

文章编号: 1001-1498(2009)04-0493-07

不同恢复时期红松阔叶林群落结构与多样性特征

邓守彦¹, 刘万德², 郭忠玲^{3*}, 王梦君⁴

(1. 吉林省环境监测中心站, 吉林 长春 130011; 2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091; 3. 北华大学林学院, 吉林 吉林 132013; 4. 北京林业大学, 北京 100083)

摘要:以长白山不同恢复时期红松阔叶林群落为研究对象,采用空间序列代替时间序列的方法,探讨了不同恢复时期(恢复20年、30年、70年和原始林)红松阔叶林群落的结构与多样性特征。结果表明:恢复70年的群落中乔木科、属、种特征与原始林相同,而恢复20年和30年的群落则与原始林存在显著差异,物种多度分布曲线也显示了相同的特征。恢复70年的群落与原始林中的物种丰富度及多度随径级和高度级的分布形式相同,但恢复20年和30年的群落则与原始林不同,并且缺少大径级和较高的树木。恢复30年的群落中乔木和灌木的物种丰富度最高,而恢复70年的群落则与原始林无显著差异,草本物种丰富度在原始林中最高。乔木 Shannon-Wiener 多样性指数也表现出与物种丰富度相同的大小关系,而灌木在4个不同恢复时期群落中无显著差异,草本则是恢复30年和原始林较高。恢复70年的群落与原始林相似性最高,而恢复20年的群落与原始林相似性最低。从群落的结构与多样性特征来看,恢复70年的群落结构与多样性特征已经接近原始林群落水平。

关键词:群落恢复;径级;高度级;物种丰富度;多度;红松阔叶林

中图分类号: S791.247

文献标识码: A

Community Structure and Diversity of Broadleaved Korean Pine Forests at Different Restoring Stages

DENG Shou-yan¹, LIU Wan-de², GUO Zhong-ling³, WANG Meng-jun⁴

(1. Environment Monitoring Center Station of Jilin Province, Changchun 130011, Jilin, China; 2. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration, CAF, Beijing 100091, China; 3. College of Forestry, Beihua University, Jilin 132013, Jilin, China; 4. Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: The community structure and diversity of broadleaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest communities in different restoring stage at Changbai Mountain areas were surveyed via space-time substitution method. The results showed that in terms of the characteristics of family, genera and species richness, no significant difference was found between 70-year restored community and primary forest, but there existed significant differences between 20-year restored, 30-year restored communities and the primary forest. This could be seen in the species-abundance curves. The 70-year restored community and primary forest had the similar species richness and abundance distribution in different diameter classes and height classes. However, significant differences were found between 20-year restored, 30-year restored communities, which had less big trees, and the primary forest. The species richness of trees and shrubs were the highest in 30-year restored communities, while the species richness of herb community in primary forest was the highest. Shannon-Wiener Index of tree was also the highest in the 30-year restored communities, and no significant difference was found between 70-year restored community and primary

收稿日期: 2009-04-20

基金项目: “十一五”国家科技支撑计划(2008BADB0B02)

作者简介: 邓守彦(1965—),男,黑龙江双鸭山人,高级经济师,主要研究方向:森林生态与环境。E-mail: 0431deng@163.com

*通讯作者 E-mail: gzl65@163.com

forest. However, no significant difference was found about Shannon-Wiener Index of shrub in all communities, and the 70-year restored community and primary forest had the highest Shannon-Wiener Index of herbs. The Sorensen Index was the highest between 70-year restored community and primary forest and the lowest between the 20-year restored community and primary forest. It could be concluded that the structure and diversity in 70-year restored community was the closest to the primary forest.

Key words: community restoration; diameter class; height class; species richness; abundance; broadleaved Korean pine forest

近年来,国内外对退化生态系统做了大量的研究。美国于上世纪 60—70 年代就开始了北方阔叶林、混交林等生态系统的恢复试验研究,探讨采伐破坏及干扰后系统生态学过程的动态变化及其机制研究^[1]。20 世纪 70 年代开始,欧美一些发达国家开始从事水体恢复研究^[2]。欧洲共同体国家,特别是中北欧各国对大气污染(酸雨等)胁迫下的生态系统退化研究较早,并开展了大量的恢复实验研究^[3]。北欧国家对寒温带针叶林采伐迹地植被恢复开展了卓有成效的研究与试验^[4]。澳大利亚对采矿地的生态恢复也是一个研究历史长、研究深入的重点方向^[5]。我国对生态系统恢复的研究主要集中于川西及南亚热带地区,研究的内容涉及恢复群落的结构、动态等^[6-7],而对东北地区森林恢复的研究则较少,特别是红松阔叶林的恢复研究。红松阔叶林是我国东北林区的特有森林类型,主要分布于长白山地区,是该地区重要的生态屏障,具有维持区域小气候、保持水土和涵养水源等重要生态功能。上世纪 50 年代,我国的原始红松阔叶林由于遭受不同程度的人为干扰,保持原始状态的群落已经十分少见,在原始林区形成了不同干扰时期恢复的群落。本文以采伐后不同恢复时期的红松阔叶林为研究对象,运用空间代替时间的研究方法,开展红松阔叶林生态恢复过程的研究,探讨了不同恢复时期的群落结构及多样性特征,这将有助于了解红松阔叶林恢复群落的动态,揭示植被恢复的生态规律,制定合理的经营管理措施。

1 研究区概况

研究工作主要在吉林省东部露水河林业局进行。该地位于长白山东北坡,地理位置为 127°47' E 和 42°28' N,海拔平均为 850 m,平均坡度为 8°。气候属季风性中温带气候类型,年平均气温 2.7℃,7 月份平均气温 19.9℃,极端高温为 34.7℃,1 月平均气温 -16.8℃,最低温度为 -39℃,5 月活动积温为 1 527℃。年降水量为 870 mm,多集中在

6—8 月,年平均相对湿度 72.2%,无霜期为 107~122 天,积雪 4 个月,积雪厚 30~50 cm。该区土壤为典型的暗棕壤。

该地区物种丰富,森林覆盖率高,典型的群落类型为红松阔叶林,但由于上世纪 50 年代前后大量采伐,形成众多的次生林或过伐林。在调查样地区域内,乔木树种主要有红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)、紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)、蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch.)、色木槭(*Acer mono* Maxim.)等,灌木主要有刺五加(*Acanthopanax senticosus* (Rupr. et Maxim.) Hams.)、毛脉卫矛(*Euonymus pubescens* Maxim.)、东北山梅花(*Philadelphus schrenkii* Rupr.)等,林下的草本植物主要包括龙牙草(*Agrimonia pilosa* Ledeb.)、莫石竹(*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl)、木贼(*Equisetum hyemale* (L.) Boem.)、东北羊角芹(*Aegopodium alpestre* Ledeb.)、毛缘苔草(*Carex pilosa* Scop.)、羊胡子苔草(*Carex callitrichos* V. Krecz.)、荨麻叶龙头草(*Meehania urticifolia* (Miq.) Makino)等。本文所选样地均为红松阔叶林经过采伐后恢复的群落,恢复时间分别为 20 年(采伐时间为 1983 年)、30 年(采伐时间为 1973 年)和 70 年(采伐时间为 1933 年)(采伐时间是根据当地林业局森林经营记录确定),同时选取未受干扰的原始林作为对照,探讨采伐后不同恢复时期红松阔叶林群落的结构与多样性特征。

2 研究方法

2.1 野外调查

野外调查于 2003 年 7—9 月进行。分别选取恢复 20 年、30 年和 70 年的红松阔叶林建立调查样地,样地面积为 30 m × 30 m。每个类型 2 个重复。同时选取未受干扰的原始林作为对照,重复数为 2。利用网格法在每个样地内设置 36 个 5 m × 5 m 的小样方,在每个小样方内测定所有乔木植物种类、胸径、树高,同时在样地内选取 10 个小样方设置 2 m × 2 m

区域调查灌木种类、平均高度、盖度、株数,在 2 m × 2 m 区域内设置 1 m × 1 m 样方,调查草本种类、平均高度、盖度、多度。样地基本情况及具体设置分别见表 1 和图 1。

表 1 样地概况

恢复时间 / a	样地号	海拔 / m	坡度	平均胸径 / cm	郁闭度	干扰情况
20	1	838	9°	11.81	0.80	中等强度择伐
	2	869	7°	11.75	0.90	中等强度择伐
30	3	714	7°	13.68	0.75	中等强度择伐
	4	732	0°	15.24	0.75	中等强度择伐
70	5	670	0°	32.06	0.60	日伪拔大毛
	6	660	10°	22.20	0.70	日伪拔大毛
原始林	7	714	0°	24.34	0.70	无
	8	714	0°	22.55	0.80	无

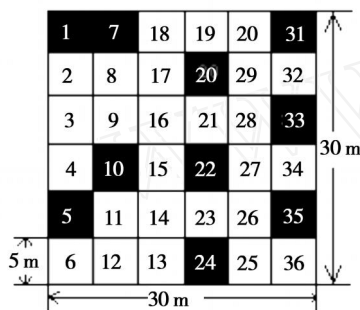


图 1 样地设置图 (图中黑色区域为调查灌木及草本的样方)

2.2 数据处理与分析

根据野外调查数据,分别统计不同恢复时期的群落总体及不同生长型(乔木、灌木、草本)中科、属、种的数量特征(见表 2),同时统计不同恢复时期群落内各个物种的多度,绘制物种多度分布曲线。

表 2 不同恢复时期群落组成特征
(0.18 hm² 林地上的科、属、种数)

项目	生长型	恢复 20年 群落	恢复 30年 群落	恢复 70年 群落	原始林
科	乔木	12	13	10	10
	灌木	5	7	7	7
	草本	20	22	16	23
	(合计)	37	42	33	40
属	乔木	16	19	14	15
	灌木	9	13	9	10
	草本	29	34	20	39
	(合计)	54	66	43	64
物种	乔木	27	35	22	23
	灌木	11	19	13	17
	草本	31	43	21	45
	(合计)	69	97	56	85

径级结构按上限排外法,每 10 cm 为一个径级,共划分 9 级: 0 < DBH < 1 cm, 1 DBH < 10 cm, 10

DBH < 20 cm, 20 DBH < 30 cm, 30 DBH < 40 cm, 40 DBH < 50 cm, 50 DBH < 60 cm, 60 DBH < 70 cm, 分别统计每个样地各径级树木物种数及个体多度,计算不同恢复时期群落内不同径级的物种丰富度(平均值 ± 标准误)及多度(平均值 ± 标准误)。

高度级结构同样按照上线排外法,每 5 m 为一个高度级共划分 5 级: 1. 3 H < 5 m, 5 H < 10 m, 10 H < 15 m, 15 H < 20 m, H 20 m, 分别统计每个样地各高度级树木物种数及个体多度,计算不同恢复时期群落内不同高度级的物种丰富度(平均值 ± 标准误)及多度(平均值 ± 标准误)。

多样性指标选取物种丰富度及 Shannon-Wiener 指数,而群落相似性则选用经典的 Sorensen 相似性指数。物种丰富度即为物种的个数,直接利用野外调查数据统计。Shannon-Wiener 多样性指数和 Sorensen 相似性指数则利用 Estimate S 软件 (Version 8.0) 计算。

文中所有数据均在 SPSS 13.0 中进行统计分析,显著性水平为 P < 0.05。

3 结果与分析

3.1 不同恢复时期群落组成结构

在 0.18 hm² 的样地内,恢复 20 年群落中共发现 69 个物种,分属 37 科 54 属,其中乔木 27 种,分属 12 科 16 属,灌木 11 种,分属 5 科 9 属,草本 31 种,分属 20 科 29 属(表 2);而在恢复 30 年的群落中共发现 97 个物种,分属 42 科 66 属,其中乔木、灌木、草本分别占总物种数的 36.08%、19.59% 和 44.33%;恢复 70 年群落中共有物种 56 种,分属 33 科 43 属,乔木、灌木、草本分别占总物种数的 39.29%、23.21% 和 37.50%;原始林中共有物种 85

种, 分属 40 科 64 属, 其中, 乔木、灌木、草本物种数分别占总物种数的 27.06%、20% 和 52.94%。

在不同恢复时期的群落中, 具有物种数最多的科均是槭树科 (Aceraceae), 分别占总物种数的 15.79% (恢复 20 年群落)、10.91% (恢复 30 年群落)、17.14% (恢复 70 年群落) 和 17.50% (原始林群落), 但具有个体多度最大的科在恢复 20 年的群落中是松科 (Pinaceae), 占群落总多度的 30.31%, 而在其它群落中, 个体最多的科均是槭树科, 在恢复 30 年、恢复 70 年及原始林中分别占群落总多度的 38.45%、62.22% 和 40.01%。

在不同恢复时期的群落中, 群落总的胸高断面

积分别为 $23.2367 \text{ m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$ (恢复 20 年群落)、 $25.2006 \text{ m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$ (恢复 30 年群落)、 $37.4189 \text{ m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$ (恢复 70 年群落)、 $49.3489 \text{ m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$ (原始林群落), 其中红松胸高断面积占群落总胸高断面积的比例分别为 13.97% (恢复 20 年群落)、28.13% (恢复 30 年群落)、37.30% (恢复 70 年群落) 和 42.19% (原始林群落)。

在不同恢复时期群落内乔木和灌木物种多度分布曲线中 (图 2), 恢复 30 年群落乔木物种多度分布曲线与其它群落分离明显, 而恢复 20 年群落及恢复 70 年群落与原始林均较相似; 但灌木物种多度分布则恰好相反, 恢复 30 年群落物种多度分布与原始林较相似。

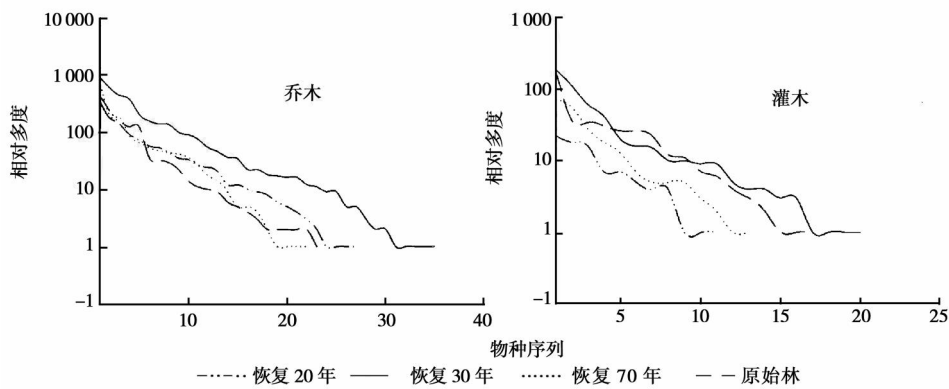


图 2 不同恢复时期群落中乔木及灌木物种多度分布

3.2 不同恢复时期群落中乔木物种丰富度及多度随径级和高度级分布

所有不同恢复时期群落物种丰富度随不同径级的分布均与原始林群落相似 (表 3), 但仅有恢复 70

年的群落中具有与原始林相同的大径级树木。从不同径级物种丰富度的比较来看, 恢复 20 年及 30 年的群落在胸径 1~10 cm 及 40~60 cm 时物种丰富度分别高于和低于恢复 70 年及原始林群落。

表 3 不同恢复时期群落中物种丰富度及多度随径级分布

指标	径级 /cm	恢复时间 /a			
		20	30	70	原始林
物种丰富度	0~1	8.0 ±2.0a	6.0 ±1.0a	10.0 ±1.0a	6.5 ±2.5a
	1~10	14.5 ±0.5a	18.0 ±2.0a	13.0 ±1.0b	12.5 ±1.5b
	10~20	10.5 ±1.5a	9.5 ±0.5a	5.5 ±0.5a	9.0 ±3.0a
	20~30	2.5 ±0.5a	3.5 ±0.5a	4.0 ±1.0a	5.5 ±1.5a
	30~40	1.5 ±0.5a	1.0 ±0.0a	2.5 ±1.5a	3.5 ±1.5a
	40~50	0.0 ±0.0a	0.0 ±0.0a	3.5 ±0.5b	1.5 ±0.5b
	50~60	0.0 ±0.0a	0.0 ±0.0a	2.0 ±0.0b	2.5 ±0.5b
	60~70	0.0 ±0.0a	0.0 ±0.0a	1.0 ±1.0a	2.0 ±0.0a
多度	70	0.0 ±0.0a	0.0 ±0.0a	1.0 ±1.0a	1.5 ±0.5a
	0~1	28.5 ±12.5a	20.5 ±9.5a	164.5 ±28.5b	75.0 ±11.0a
	1~10	273.5 ±16.5a	159.0 ±85ab	162.0 ±38.0ab	74.0 ±8.0b
	10~20	76.0 ±7.0a	58.0 ±12.0a	11.5 ±0.5b	29.5 ±7.5b
	20~30	5.0 ±2.0a	13.0 ±1.0a	8.0 ±4.0a	8.0 ±2.0a
	30~40	2.0 ±0.0a	1.5 ±0.5a	4.5 ±2.5a	6.0 ±2.0a
	40~50	0.0 ±0.0a	0.0 ±0.0a	4.5 ±1.5b	2.0 ±0.0b
	50~60	0.0 ±0.0a	0.0 ±0.0a	2.5 ±0.5b	3.5 ±0.5b
60~70	0.0 ±0.0a	0.0 ±0.0a	1.0 ±1.0b	2.5 ±0.5b	
70	0.0 ±0.0a	0.0 ±0.0a	1.5 ±1.5a	1.5 ±0.5a	

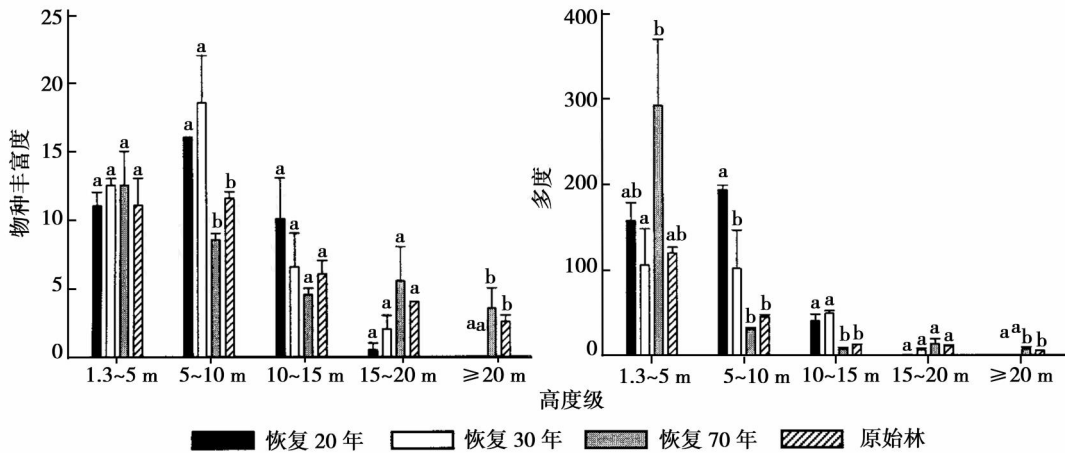
注: 表中字母 a, b 代表差异显著性, 具有相同字母表示无显著差异。

对于不同径级中的个体多度,恢复 70 年的群落与原始林相同,均随径级的增大个体多度逐渐减少,而恢复 20 年和 30 年的群落则均为单峰曲线,峰值出现在胸径 1~10 cm 范围。从不同径级物种个体多度的比较来看,恢复 20 年和 30 年的群落拥有更多的小径级个体,而缺少大径级个体。

物种丰富度随不同高度级的分布形式在 4 种群落中略有不同(图 3)。恢复 20 年和 30 年的群落物种丰富度随不同高度级呈单峰分布,峰值出现在树高 5~10 m,而恢复 70 年及原始林群落物种丰富度

随不同高度级呈倒“J”型分布。在不同高度级内,恢复 20 年及 30 年的群落在树高 5~10 m 范围内拥有更多的物种,而在树高大于 20 m 内没有物种分布。

除恢复 20 年的群落中个体多度随不同高度级呈单峰分布(峰值出现在树高 5~10 m)外,其余群落中个体多度随不同高度级均呈倒“J”型分布。在不同高度级内,恢复 70 年群落在树高处于 1.3~5 m 范围内拥有最高的个体多度,而在树高 5~10 m 范围内恢复 20 年的群内个体多度最高。



图中字母 a, b 代表差异显著性,具有相同字母表示无显著差异。

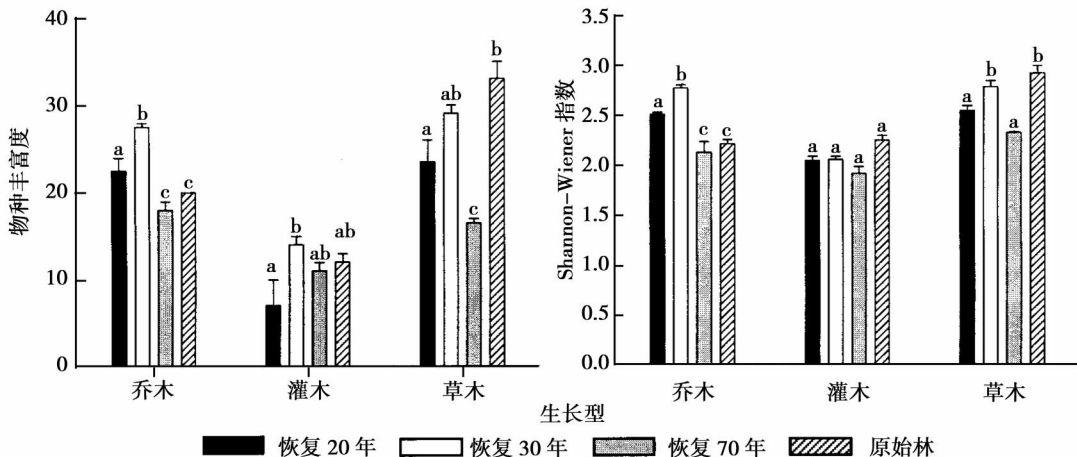
图 3 不同恢复时期群落中物种丰富度及多度随高度级分布

3.3 不同恢复时期群落多样性特征

在 4 个不同恢复时期的红松阔叶林群落中,乔木物种丰富度最高的是恢复 30 年的群落,而恢复 70 年及原始林群落乔木物种丰富度最低,彼此之间也无显著差异(图 4)。恢复 30 年的群落中灌木物种丰富度也是最高,但与恢复 70 年及原始林群落无显著差异,恢复 20 年的群落与恢复 70 年及原始林群落也无显著差异。草本物种丰富度最高的为原始林

群落,恢复 70 年的群落中最低。

恢复 20 年的群落中乔木 Shannon-Wiener 多样性指数在 4 个不同恢复时期的群落中大小关系与物种丰富度的大小关系相同。灌木 Shannon-Wiener 多样性指数在 4 个群落中均无显著差异。草本 Shannon-Wiener 多样性指数则在恢复 30 年及原始林群落中最高,而恢复 20 年的群落与恢复 70 年的群落之间无显著差异。



图中字母 a, b 代表差异显著性,具有相同字母表示无显著差异。

图 4 不同恢复时期群落中物种丰富度及 Shannon-Wiener 指数

3.4 不同恢复时期群落相似性

在 4 个不同恢复时期的群落之间,恢复 70 年的群落与原始林相似性最高,而恢复 20 年的群落与原始林相似性最低(表 4),表明恢复 70 年的群落最接近原始林。

表 4 不同恢复时期群落相似性系数

恢复时间	恢复 20 年	恢复 30 年	恢复 70 年
恢复 20 年			
恢复 30 年	0.731		
恢复 70 年	0.667	0.750	
原始林	0.610	0.745	0.809

4 讨论

4.1 不同恢复时期群落组成及多样性特征

森林群落在干扰后恢复过程中,随着恢复时间的延长,其群落的组成及多样性特征在逐渐改变^[8],特别是在干扰方式及强度相近的情况下,恢复时间是影响其组成和多样性特征的重要因素^[9]。在不同恢复时期的红松阔叶林群落中,恢复 70 年的群落在乔木的科、属、种特征上与原始林均相同或相近,而恢复 20 年和 30 年的群落与原始林相差较大。同时,在群落中个体多度最大及物种丰富度最高的科上,恢复 70 年的群落与原始林也相近。在森林群落中,乔木作为最主要的生长型^[10],其组成及多样性特征直接影响群落特征。乔木物种在形成群落、改变群落内的光照、温度、水分及养分等微环境方面发挥着举足轻重的作用^[11]。一般来说,乔木组成上的相近说明群落水平上也是相近的。因此,在红松阔叶林采伐后恢复的过程中,恢复 70 年的群落中物种组成及多样性即可以恢复到与原始林相近的水平。

诸多研究发现,物种多样性随着演替时间的延长而升高,最高值出现在演替的中期,随后又呈现下降的趋势^[8, 12-14],这与本文的研究结果相同。尽管本文仅选取了 3 个演替阶段,但其多样性特征同样体现出了先增后减的趋势。这种趋势的原因与干扰后恢复群落中物种的特性及更替有关。森林采伐后,特别是皆伐后形成的林窗为外来物种入侵提供了空间^[15]。

4.2 不同恢复时期群落结构特征

物种丰富度及个体多度随径级和高度级在 4 种不同恢复时期的群落中分布特征均表现出小径级和低高度级中物种数及个体多度较多的特征,这在温带及热带森林中均是较为常见的现象^[16-19],其原因

则与物种的有效生境数量、生态位宽度和结实性分配有关^[20]。但 4 种群落中存在显著差异的是恢复 20 年及 30 年的群落中缺少大径级 ($DBH > 40 \text{ cm}$) 和较高 ($H > 20 \text{ m}$) 物种,这说明恢复 20 年和 30 年的群落远没有达到原始林的水平,但恢复 70 年的群落中大径级及较高树木的物种丰富度及个体多度均与原始林无显著差异,说明恢复 70 年的群落在径级和高度级结构上与原始林相近。此外,物种丰富度及个体多度随径级和高度级在恢复 70 年的群落及原始林中分布形式相同,均为倒“J”型分布,群落的这种倒“J”型分布表明群落处于稳定状态^[21],群落的更新与死亡个体数达到平衡^[22],标志着森林具有自然更新的潜力^[23]。因此,可以说恢复 70 年的群落在结构和多样性上已经基本上达到了原始林的水平,这从群落的相似性上也可以看出。

森林恢复是森林通过天然或人工措施达到破坏前水平的过程。森林恢复过程特别是天然恢复过程对森林的经营具有重要的意义。本文通过对不同恢复时期红松阔叶林的天然恢复群落研究表明,群落的结构和多样性在不同恢复时期存在显著差异,这种差异体现了恢复时间对群落的影响,恢复时间的不同,其群落特征与原始林的相似程度不同,随着恢复时间的延长,其相似性在逐渐增大,到恢复 70 年时群落相似系数达到了 0.809,说明森林在干扰过后完全可以自然恢复,天然恢复是森林遭受干扰后恢复的重要途径。此外,森林干扰后天然恢复需要一个漫长的过程,因此,要想干扰后的森林迅速恢复到干扰前状态,必要的人为措施是不可缺少的,如封山育林、人工更新等。在天然恢复过程中加入人工措施,促进其恢复速度是干扰后森林恢复的重要方式之一。

参考文献:

- [1] Jenkins M A, Parker G R. Composition and diversity of woody vegetation in silvicultural openings of southern Indiana forests[J]. Forest Ecology and Management, 1998, 109(1-3): 57-74
- [2] Merkey D H. Restoration monitoring of freshwater coastal habitats [C]. Proceedings of the Biennial Coastal Zone Conference, 2003: 13-17
- [3] Peltzer D A, Bast M L, Wilson S D, et al. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbance in boreal forest[J]. Forest Ecology and Management, 2000, 127(1-3): 191-203
- [4] Holl K D, Howarth R B. Paying for restoration[J]. Restoration Ecology, 2000, 8(3): 260-267
- [5] Sun D, Dickinson G R, Bagg A L. Direct seeding of *Aphitonia per*

- riei* (Rhamnaceae) for gully revegetation in tropical northern Australia[J]. *Forest Ecology and Management*, 1995, 73 (1 - 3): 249 - 257
- [6] 王玉涛, 侯广维, 马钦彦, 等. 川西高山松林火烧迹地植被天然恢复过程中物种多样性动态研究 [J]. *江西农业大学学报*, 2005, 27(2): 181 - 186
- [7] 温远光, 元昌安, 李信贤, 等. 大明山中山植被恢复过程植物物种多样性的变化 [J]. *植物生态学报*, 1998, 22(2): 33 - 40
- [8] Finegan B, Delgado D. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession[J]. *Restoration Ecology*, 2000, 8(4): 380 - 393
- [9] Zahawi R A, Augspurger C K. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador[J]. *Biotropica*, 1999, 31(4): 540 - 552
- [10] Gentry A H. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests[M] // Bullock S H, Mooney H A, Medina E. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995: 146 - 194
- [11] Duncan R S, Chapman C A. Tree-shrub interactions during early secondary forest succession in Uganda [J]. *Restoration Ecology*, 2003, 11(2): 198 - 207
- [12] Blanc L, Maury-Lechon G, Pascal J P. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: an analysis of the successional trends[J]. *Journal of Biogeography*, 2000, 27(1): 141 - 157
- [13] Cutler N A, Belyea L R, Dugmore A J. The spatiotemporal dynamics of a primary succession[J]. *Journal of Ecology*, 2008, 96(2): 231 - 246
- [14] Finegan B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1996, 11(3): 119 - 124
- [15] Brown K A, Gurevitch J. Long-term impacts of logging on forest diversity in Madagascar[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2004, 101(16): 6045 - 6049
- [16] Kohyama T. Size-structured multispecies model of rain-forest trees [J]. *Functional Ecology*, 1992, 6(2): 206 - 212
- [17] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, *et al*. Rebuilding community ecology from functional traits[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(4): 178 - 185
- [18] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant and Soil*, 1998, 199(2): 213 - 227
- [19] King D A, Wright S J, Connell J H. The contribution of interspecific variation in maximum tree height to tropical and temperate diversity[J]. *Journal of Tropical Ecology*, 2006, 22(1): 11 - 24
- [20] Aarssen L W, Schamp B S, Pither J. Why are there so many small plants? Implications for species coexistence[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(3): 569 - 580
- [21] Balfour D A, Bond W J. Factors limiting climber distribution and abundance in a southern African forest[J]. *Journal of Ecology*, 1993, 81: 93 - 100
- [22] Mujuru L, Kundhlande A. Small-scale vegetation structure and composition of Chirinda forest, southeast Zimbabwe [J]. *African Journal of Ecology*, 2007, 45(4): 624 - 632
- [23] Oliver C D, Larson B C. *Forest Stand Dynamics*[M]. New York: McGraw Hill, 1990: 38 - 42