

热带次生林经营研究文献分析*

何波祥¹ 薛立² 曾令海¹ 王洪峰¹

(1. 广东省林业科学研究院 广州 510520; 2. 华南农业大学)

Reference Analysis on Study of the Management in Tropical Secondary Forests

He Boxiang¹ Xue Li² Zeng Linghai¹ Wang Hongfeng¹

(1. Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou, 510520; 2. South China Agricultural University)

Abstract Tropical secondary forests own enormous potential and ecological function due to its vast area, and are an increasingly important component of the forest resources in the tropics. This paper reviews main research outcomes of secondary forests during their succession process. Soil-stored seeds significantly contribute to the development of secondary forests, increased levels of incident light temperature stimulate seed germination, whereas remnant vegetation and seed predator have strongly negative influence on the rate of initial colonization. Species and number of secondary forests generally increase with succession process. Early successional species are generally shade-intolerant while late successional species are shade-tolerant. Time frame that plant species richness in secondary forests approach old-growth values varies considerably depending on forest type, type and intensity of past land use, and environmental conditions. Artificial plantation can accelerate germination and growth of seed by improving the light, temperature and the degree of humidity of soil surface layer, so that they greatly accelerate processes of plant succession. Most herbivores feed in secondary forests because pioneer species in secondary forests do have little or no mechanical or chemical protection against herbivores and many early and late seral tree species in secondary forests produce edible fruits in large quantities. Environment and fire have some effects on secondary forest succession. In early succession, relatively more biomass is allocated to resource acquiring tissues (leaves and fine roots) and in later stages more is allocated towards structural materials (woody stems and coarse roots). The nutrient cycling of secondary forests is quick during approximately the first 15 years of succession and it decreases as forests age. That the loss of soil organic matter and N due to deforestation and burning decreases soil fertility of secondary forests.

Key words tropical forests, secondary forests, management of secondary forests

摘要 热带次生林面积巨大且在热带森林资源中的作用越来越重要,因而拥有巨大的经营潜力和生态功能。次生林演替过程中的主要研究成果如下:土壤贮存的种子对次生林的再生非常重要,光投射的强度增加和温度提高将刺激种子萌芽,而残余植被群落强烈影响次生林种子的散布,食种子动物影响次生林的成林;次生林群落植物种类数量一般随演替的进程而增加;随着演替的进程,次生林内阳生树种趋于衰亡,耐荫树种不断增加;次生林的树种数量能接近原生林水平的时间过程更随着林分种类、过去土地的利用强度和利用种类,以及环境条件的不同而异;在一定环境中,人工林树种通过人工林树种改变光、温度和土壤表层的湿度,能够促进发芽和种子生长,改善林地和林下植被的状况,从而加速次生林演替。大多数食草动物喜欢在次生林中取食,因为次生林中先锋树种很少或没有机械和化学保护,且林内许多树种产生大量可食用的果实;环境和火对次生林演替有一定影响;在早期的演替过程中,更多的生物量分配到资源需求旺盛的组织(如叶和细根),在演替晚期阶段,更多的生物量则分配到结构组织中(如木质部和根端)。次生林在 15 至 20 年内能迅速积累生物量,然后积累逐渐减慢;次生林被砍伐或火烧后,森林土壤的结构被破坏,导致土壤有机质和氮减少。

* ITTO PD 294/04 Rev. 4 (F)。旨在提高生态和经济效益的热带次生林经营系列研究报告之五。

关键词 热带森林 次生林 次生林经营

中图分类号: S718.54

文献标识码: A

文章编号: 1006-4427(2008)03-0072-10

在世界的热带地区,由于人口不断增加带来的毁林开荒和森林商业性采伐,热带森林被大量破坏后转变为次生林或退化为荒地。据 ITTO 的材料,热带次生林或退化荒地占热带森林面积的 60%。由于热带次生林的可及性强、面积巨大,因而拥有巨大的经营潜力。热带次生林能改善环境,如防止污染、固定 CO_2 ^[1],提供森林恢复模式^[2],提供生物多样性保护区,同时具有多种产出^[3]。在热带地区,人们对次生林的利用远远超过对原始林的利用,采集薪材、放牧、游耕农业和收获非木质林产品等与林区和周边地区群众生活密切相关的生产活动,绝大多数都是在次生林里进行的^[4-5]。随着工业化和城市化的进展,在下个世纪热带次生林的面积将有所增加^[6]。因此,加强对次生林的研究,对于促进次生林经营和管理,发挥次生林的生态经济潜力,具有重要的意义。

为总结过去世界热带地区次生林的经营和研究工作经验,为今后次生林研究和生产经营工作提供技术支持,本综述共检索世界与热带次生林经营相关的文献 605 篇,其中包括森林生态学文献 306 篇,内容涵盖了植被特征的研究、热带次生林植被动态的研究、森林的更新、演替、结构功能动态、生殖生态学、苗木更新、个体生态学、恢复生态学、水分动态、元素循环尤其是碳循环,以及次生林的生态功能方面、保护生物学等方面;森林动物学及低等生物学文献 67 篇,主要包括了热带次生林动物的区系组成、生物多样性及其与植物的相互关系和热带次生林低等生物的研究;森林土壤学文献 95 篇,森林经营学文献 81 篇;森林栽培学文献 56 篇。目的是总结次生林演替中的变化,提出需要进一步研究的问题。

1 热带次生林经营研究历程

对热带次生林的研究,多从生态学角度,研究植物群落、演替过程和生态位方面的较多。从现有的文献看,国际上对热带次生林的研究起始于 20 世纪的 50 年代初。Greig-Smith^[7]1952 年开始对西印度群岛特立尼达的三片次生林进行了以林分结构为主要对象的生态学调查,是目前已知最早开展的热带次生林研究工作。之后,Bartholomen 等^[8]报道了刚果湿润热带林刀耕火种后 2~18 年生的次生林生物量和养分含量;Ross^[9]研究了尼日利亚干旱性热带林刀耕火种 23 年后 5~17 年生次生林的林分结构;宋君等^[10]报导了中国广东亚热带常绿阔叶林种类组成与分布、群落结构的研究;彭少麟等^[11]研究了中国广东亚热带常绿阔叶林约 40~400 年生的代表着不同演替阶段的主要树种群落动态;管东生^[12]研究了中国香港和广东烧荒后季风常绿阔叶林生物量、初级生产力、凋落物和养分;Aide 等^[13]总结了波多黎哥热带低地雨林农耕、放牧、择伐后 10~60 年土地利用对次生林的影响;蔡锡安等^[14]研究了中国广东亚热带 400 年以上常绿阔叶林群落均匀度和多样性的 12 年定位观测结果等。近 20 多年来,热带次生林研究的范围越来越广,发表的文献也越来越多。

2 热带次生林的类型

综合各国的情况,热带次生林主要可以分为以下类型:

(1) 过度开采的次生林(post-extraction secondary forests)。由于某次或某个时期在某地采伐使原有森林植被显著减少后再生的森林,即森林—砍伐—次生林。

(2) 弃耕后恢复的森林(swidden fallow secondary forests)。在森林被砍伐后种植农作物,然后休耕以便恢复地力,再在栽培农作物的土地上形成的森林,即森林—砍伐—炼山—农作物—休耕—次生林(—砍伐—炼山—农作物)。

(3) 次生林农庄(secondary forest gardens)。相当肥沃的休耕地上或在管理松散的小地产主的人工林中树木大量自发再生的森林,即森林—管理松散的小地产主人工林 + 天然次生林;或森林—砍伐—炼山—农作物—相当肥沃的休耕地。

(4) 火灾引起的次生林(post-fire forest)。由于一次或连续的森林火灾使原有森林植被显著减少后再生的森林,即森林—火灾—次生林。

(5) 人工恢复的次生林(rehabilitated secondary forests)。在退化林地上再生的森林,通常人为帮助恢复森林或通过防止剧烈干扰、维持立地的稳定性、水分管理和造林加速天然更新,即森林—退化林地—森林恢复或更新。

3 热带次生林的发育

次生林的演替是从种子传播和根桩萌芽开始的。种子的传播有利于次生林的发展,但是土壤贮存的种子对森林的再生显得更为重要。即使林地由于火烧使土壤贮存的种子减少^[15],对绝大多数树种而言,它对林木再生所起的作用要大于传播的种子^[16]。光投射的强度增加和温度提高将刺激种子萌芽^[17]。随着土地使用强度的增加,来自土壤种子库的次生林木的再生潜力不断降低。Aide 和 Cavelier 认为在哥伦比亚的退化草地上,来源于种子库的森林再生是不重要的^[18]。土地使用强度也影响种子库的物种组成,这可以在土地弃置后形成一个预定的植物群落。通常砍伐原始森林后的物种丰富度小于砍伐自然演替的林分。土地利用的种类也将影响种子库的数量和质量。例如,农耕地或其他森林破坏地附近的种子库的种类组成包含大量的喜光灌木和草本,而次生林种子库的草本较少^[19]。

残余植被群落通过对其种子的散布,强烈影响次生林的形成速度。在大规模的森林破坏地区,对种子分布的空间限制成为影响演替的障碍之一。Aide 和 Cavelier^[18]精确测量了牧场上林木种子的散播距离从最近的林中空地算起不超过 20 m。Parrotta^[20]研究发现苗木密度和最近的种源之间存在显著的负相关关系。

种子散播后,另外一个影响成林的因素就是种子被掠食。在刀耕火种的 Rio Negro 废弃地上被取食的种子要比邻近的林地要高。Nepstad 等报道在巴西的 Paragominas,由于蚂蚁和嚼齿动物的取食,11 个试验树种种子中的 6 种在 20 天内被吃掉 80% 以上。他们研究发现,小粒种子容易扩散到达牧场,而大粒种子被取食的可能性则较小^[21]。因此小粒种子的扩散状况要好,而大粒种子则容易成林。但是 Holl 和 Lulow 通过观察认为,林木种子大小与其保存率没有明显的相关关系^[22]。这种差异可能由于种子在不同地点被取食情况的不一样,也可能是林地退化和植被覆盖类型的不同而造成的。

4 热带次生林的树种组成与林分结构

森林群落的演替以物种组成和群落结构的变化为表征。次生林群落植物种类数量一般随演替进程而增加。Kellman 发现在不到 30 年的时间内,次生林的树种数量就几乎与附近成熟林所拥有的数量相当^[23];次生林的树种丰富度较老龄林低,但两种林分的幼苗和幼树树种丰富度相当,且两类林分的幼树种类十分相似^[24]。有的研究发现,次生林比热带雨林拥有更多的树种。例如,Laska 对哥斯达黎加 12~25 年生次生林和热带雨林的研究发现,12~25 年生次生林的植物种类比热带雨林大约多 50%,密度也大于后者。12~25 年生次生林的林冠比热带雨林的稀疏,使更多的光照到达灌木层,导致其灌木的种类多于后者^[25]。有的研究发现,次生林在演替过程中,种类数量有一定波动。刀耕火种后引起的演替强烈地受邻近种子资源和土地利用强度的影响^[26]。在被弃置的广大牧区,或是在退化严重的区域,演替规律很可能不一样,所期待的生态功能的恢复也将非常缓慢^[27]。

5 热带次生林演替过程中的树种变化

随着演替的进程,次生林内阳生树种趋于衰亡,耐荫树种(顶极群落优势种)不断增加是一种普遍规律。在美国 Arkansas 东南部的海岸平原的次生林演替过程中,早期演替的树种是不耐荫的松树。随着演替进行,不耐荫的松树的重要性下降,而耐荫的硬木树种,特别是栎树增加,林冠变成多层,上层为不耐荫的松树,接下来为栎树和其他中等耐荫的树种,中层为没有潜力生长到林冠上层的耐荫树种。松树由于衰老而引起个体死亡或由于灾害引起群体死亡后,栎树和其他树种变成上层林冠的树种^[28]。

在潮湿的热带低地,废弃地的森林演替最初 10 年的特征是草类、灌木类、阔叶牧草占优势,它们最终被那些生命周期短的喜光树种所取代。接下来,此区域又将被长寿的、更高大的喜光树种所控制。因为耐荫树种在荫蔽环境下更易萌芽、生长并成材,所以这些树种不能够在其自身的林冠蔽荫下更新,最终被耐荫树种所取代^[24,29]。

在印度,当森林被转变成农地后,由于火灾、农作物收获期间野草的入侵和其他的破坏,导致树种的多样性减少。而在次生演替期间,树种的多样性逐渐增加^[30]。在低海拔地区,群落结构随次生演替的进行变化

显著,开始为野草,接着是竹林,最终为混交阔叶林^[31]。

次生林演替可能会经历数世纪之久后,其种类组成到最后接近于原始林,树体结构也随演替而变化。在演替早期,大部分阳性树种具有展开的树冠,从第10到第30年,林冠层逐渐被一些既喜光又能耐一定庇荫的树种占据;第30年后,稳定的林冠层开始疏开,为中性或耐荫树种逐渐占据林冠层提供方便^[32]。

通常来讲,和原生林比较,年幼的次生林有更高的密度,更低的树干断面积以及更小的林冠层高度^[13,29]。不同次生演替时期的树种特征有所不同。与次生演替晚期的树种相比,次生演替早期的树种:①具有窄树冠,主干的顶层枝条的生长速度快于其他枝条,顶端优势明显。这些特征保证次生演替早期的树种能够生长快和获取更多的光照;②次生演替早期的树种叶生产量大,新叶比老叶的比例高,这样有利于其捕获光能和加快光合作用;③次生演替早期的树种,根的结构与次生演替晚期的树种不同。次生演替早期养分在土壤表面快速积累,演替早期树种的根系集中于土壤表层,有利于获得土壤表层中的养分。次生演替晚期随着养分的消耗,养分在土壤各层的分布趋于均匀,演替晚期树种的根系较均匀地分布于土壤各层,有利于获得不同土壤层次中的养分^[31]。

6 热带次生林的植物种类与土地利用强度

虽然林地废弃几十年后出现的次生林的树种数量能接近原生林的水平,但却需要一个相当长的过程,特别是对更新时间更长的优势树种来讲更是如此^[33]。这个时间过程更会随着林分种类、过去土地の利用强度和利用种类,以及环境条件的不同而异。在经营强度轻微到中等的土地上,当种源在附近时,植物种类的丰富度在次生林演替的头些年迅速增加。废弃不超过几十年的土地,植物种类的丰富度可接近原生森林。然而,在强度经营的林地上,由于土地过于板结、繁殖受限以及森林火灾的存在,物种恢复情况比较缓慢^[21]。在山区,优势冠层树种将比低海拔林地更快地恢复到原始森林的水平^[34]。在土地废弃后,过去的土地利用强度不仅影响物种定居的可能性,也影响早期的群落组成。例如在哥斯达黎加,如果林分被砍伐以后立即闲置,有些生命周期短的先锋树种的丰富度呈明显下降趋势。树种群落组成开始被喜光的长寿树种所支配^[35]。缺乏无机矿物的土壤,植物残体和凋落物存在使得短命的小粒种子的萌芽和生长很困难^[36]。在波多黎各的 Luquillo 山脉, *Cecropia* 在牧地废弃的头几十年内不能定居,尽管它是最适生的先锋树种^[13]。土地的既往利用情况也将影响废弃土地上的植物组成。Zimmerman 比较有 60 年种植历史的咖啡地和牧草地上的植被时发现,2 种林地的乔木和灌木的多样性比较类似,而植物的组成却大不一样。即使 5 年前有一场强烈的飓风影响了这 2 块林地,但对物种组成影响更大的仍然是过去的土地利用情况^[37]。Rivera 和 Aide 报道,废弃牧地上形成的次生林与废弃的咖啡林地上形成的次生林的植物种类多样性比较接近,但组成上有显著差异^[38]。

7 热带人工林对次生林演替的影响

在一定环境中,人工林树种通过改善林地的和林下植被的状况,能够加速森林演替。人工林树种改变光、温度和土壤表层的湿度,能够促进发芽和种子生长,并抵御来自邻近森林的野生动物和其他传病媒介的危害^[39]。Otsamo 的研究发现^[40],在印度尼西亚的 Riam Kiwa 地区,在草本植被 (*Imperata*) 占优势的土地上,苗木恢复比在无植被或灌木占优势的土地上显著慢。用适合的速生外来树种 (*Acacia mangium*, *Gmelina arborea*, *Paraserianthes falcataria*) 营造人工林,可以促进各种乡土树种的天然更新,这有利于生态系统的快速恢复及促进速生外来树种和天然更新的乡土树种形成混交林。人工林树种对于林下植被的苗木密度和树种的多样性有重要影响,其中马占相思 (*Acacia mangium*) 林分中的苗木种类有 29 种,密度达 3 042 株/hm²,在 3 种人工林中最高。因此,营造速生和林冠早期郁闭的人工林是在 *Imperata* 草地上次生演替成功的最初手段,否则林分将参差不齐。*Imperata* 草的数量庞大时,次生演替缓慢。Lugo 研究了波多黎各次生林的结构和动态,并与同龄的加勒比松 (*Pinus caribaea*) 人工林和桃花心木 (*Swietenia macrophylla*) 人工林对比。未经营的幼年人工林的林下树种多样性小于同龄次生林,但是人工林的林下树种多样性随林龄的增加而增加,50 年生的桃花心木人工林的林下树种多样性已接近同龄次生林^[2]。Oberhauser 研究了 7, 12, 21, 28 年生的松树 (*Pinus kesiya*) 人工林,发现维管种类很多。随着中层和低层植物林冠的发展,林下其他植物取代松树。在较老的松林中动物散播种子的树种不断增加。木本植物在松林中恢复得比在废弃的农田快。随着时间的推移,松林的树干断面积不断减少,而其他树种的树干断面积不断增加,说明松树人工林能够促进混交林的

形成^[41]。

8 热带次生林与动物

原始森林转变为次生林对树栖哺乳动物有不利影响,因为原始森林为野生动物提供更多的隐蔽场所。但是次生林却能为野生动物提供更多的食物。因为次生林中的先锋树种很少或没有,同时,次生林早期和晚期演替系列中的许多树种产生大量可食用的果实,这就是大多数食草动物喜欢在次生林中取食的原因^[42]。繁茂的次生林可以改善食草动物的生存环境。一些鸟类需要在原始森林繁育和做巢,迁移鸟类喜欢在受到破坏的森林中取食,在次生林中它们的数量会有增长^[43]。对香港的次生林和 *Lophostemon confertus* 人工林中的鸟类进行比较发现,次生林比 *Lophostemon confertus* 人工林的树种多,因而林内鸟类密度和种类比后者多。研究显示,鸟类的物种多样性与栖息地的植被复杂性有相关关系^[44]。

9 热带次生林的演替与环境

环境对次生林演替有一定影响。Leak 报道了次生林在美国 New Hampshire 的次生林演替特征^[45]:①演替方向随地点而变化。在粘土上向山毛榉、糖槭和阔叶树种的方向演替;在沙土上向山毛榉为优势树种的方向演替;在土层薄和干旱土壤上向云杉和铁杉方向演替;②5 个生态种的作用是明显的。随着时间的推移,主要的顶极种显著增加,稳定的顶极种保持稳定和丰富,次要顶极种占据小面积的异常生境。持续演替种是不耐荫或中性种类,他们在反复的破坏中生存下来。短暂的演替种显著减少;③演替过程由一开始就存在的优势种的变化构成;④Barlett 地区的老的、未砍伐的阔叶和针叶林包含了至少 70%~80% 的耐荫顶极种类。Corlett 认为,在新加坡的退化土地上的次生演替最初受土壤因素——可能是养分缺乏或定期缺水的控制,后来是受种子扩散的控制^[46]。生长在沙壤上的次生林受到湿度不足的影响^[47],特别是有显著干旱季节的地区^[48]。

Rivera 和 Aide 对波多黎哥岩溶地区次生林的研究表明,与废弃的咖啡林相比,废弃的牧场上的树种多样性高,原因可能是喜光和耐荫树种在森林的这个发展阶段共存。岩溶地区次生林的恢复比波多黎哥的其他次生林快,原因可能是其独特的地形。岩溶地区次生林位于山谷,在飓风和热带风暴期间可以避开强风。另外,山谷地形有利于土壤和有机质的积累,避开强烈的阳光和减少土壤侵蚀,因而促进了树木生长^[38]。

地面上小生境的差异影响次生林演替过程中早期植物的构成^[15]。Harcombe 对植物演替策略的研究表明,同一生长期牧草在肥沃的土壤上占优势,而灌木和树木本在贫瘠土壤上较多^[49]。次生林演替过程中不管是植物区系还是生命形式构成,均受土壤中可利用养分的影响。高生长率的树种可能不相称地占有丰富的资源,这导致它们在早期的演替过程中往往占据过强的支配位置,因为生长慢的树种对提高资源利用水平不敏感。由于一个林分的树种组成不仅受土壤的影响,同时它能对其他树种利用资源情况产生影响,进而影响了整个演替过程。土壤肥力的变化影响树种的结构和分布。Herrear 和 Finegan 报道了两种在林冠层占优势的树种的空间分布情况。*Vochysia ferruginea* 的个体集中生长在缓坡的酸性土壤上,而 *Cordia alliodora* 的个体更集中分布在地势平坦的中性土壤上^[50]。

火灾对次生林的植物种类有一定影响。次生林比原始森林干燥快,因而容易发生火灾。在许多天然林窗内原有的苗木大部分被火毁灭,土壤裸露,因而火灾地形成的次生林往往物种多样性低,上层林冠种类贫乏。火灾后的次生林容易再次受到火灾伤害。现有土地契约的不安定性、缺乏森林恢复和森林防火的经费不足等,是影响火灾后次生林再生的重要因素^[51]。

斯里兰卡(Sri Lanka)西南地区的 dipterocarp 混交林,在森林发展后期的优势树种依赖于季风、干旱、病害和昆虫这样的再生破坏,许多后期演替的林冠优势树种局限于雨林景观的特殊地形^[52]。

10 热带次生林的生物量和生产力

次生林演替的典型特征是植物群落内生物量的转移。在早期的演替过程中,更多的生物量分配到资源需求旺盛的组织(如叶和细根),在演替晚期阶段,更多的生物量则分配到结构组织中(如木质部和根端)。直径小于 2 mm 的细根生物量的积累要比叶的少,但是其更新速度仍然很快。次生林比林龄相近的人工林拥有更多细根生物量^[53]。经过 1 年至 10 年的演替后,次生林拥有同原始林相似甚至更多的细根生物

量^[54]。次生林在其再生过程中能积累生物量,这样也就沉积了大气中的碳^[55]。一般来说,次生林在 15 至 20 年内能迅速积累超过 100 t/ha 的生物量^[56]。气候、土地既往利用情况等这类因素对次生林的生物量积累有影响,地上部分生物量显示出和时间有关的渐近模式。

有资料表明,热带次生林的生物量积累有以下突出的特点:①林分发育头 15 年左右是生物量积累的高峰期,一般可达 100 t/hm²。15 年生以后,生物量积累有较大差异。林龄达 80 年左右的次生林,其生物量几乎都不超过 200 t/hm²。大多数次生林的叶片生物量积累在演替早期(约 20 年)达到最大,以后略有减少并基本保持不变,直到林分成熟^[2,55]。

人工林的生物量和地上部分净生长量也大于同龄次生林,而根密度、生物量和根系深度小于同龄次生林^[2]。一般而言,次生林有较高的生产力,这就是它们被称为重要的木材资源的原因。在早期成林过程中(例如小于 20 年)其叶的生产量远比木材的生产量大。木材生产量的快速增加要在叶和根充分发育之后出现。经过这段时期之后,次生林的木材生产能力要比原生林高出许多^[56]。热带次生林的净初级生产力在演替早期(约 30 年生)一般较高,约 2~11 t/(hm²·a),普遍高于成熟林 1~8 t/(hm²·a),但林龄 >40 a 时,生产力普遍下降 1.0~4.5 t/(hm²·a)。Yoneda 等发现低山雨林采伐后几年,次生林的初级生产力即达到峰值,以后趋于稳定,稳定后的初级生产力与原始林的初级生产力没有显著差异^[57]。起源于农耕地的次生林的生长速度要快于荒废牧地上形成的次生林^[1]。

11 热带次生林的养分循环

树木的生长量和养分循环是紧密联系的,因为植物组织在生长时需要吸收养分,而当这些组织死亡之后,又将一部分养分返回到土地。次生林大约在前 15 年的演替过程中能迅速积累生物量,使养分沉积并将养分输送到叶和根部^[56]。如此迅速的养分积累与养分循环联系在一起,其速度要比人工林或其他土地要快^[2]。到成林期,绝大多数的生物量已集聚到木质部,而养分的循环下降。在次生林的早期演替过程中,一般养分循环模式是养分在叶部和根部迅速地积累以及这些养分的快速循环。在演替后期,养分的循环明显变慢。土地利用历史、气候和土壤类型影响了养分循环的速率,同样的养分循环模式出现在许多次生林演替过程中。

印度的长期休耕地在次生演替发生 15~20 年期间,可以观察到物种的多样性和凋落物产量及净初级生产量之间有种显著的线性关系。在早期休耕阶段,土壤中的养分快速迁移到植被中。在淋溶和径流引起养分大量损失的情况下,植被吸收养分使土壤养分快速枯竭。在休耕 10 年后,植被凋落物归还使土壤的养分收入大于消耗,因而是土壤肥力恢复的重要途径^[31]。McDonald 等研究了 Jamaica 山区的次生林和原始森林养分循环^[58],发现次生林的径流和流失的土壤沉淀物中的养分损失速率低,树干断面积恢复到原始森林的 81%,凋落物量大。通过对土壤的化学分析和对植物的生物测定判断,土壤肥力已经得到很好的恢复。在陡坡的中部,农耕停止后养分循环、土壤状况和肥力在次生演替 20 年后得到有效的恢复。Johnson 研究了生长于东亚亚马逊流域(原为农田)沙壤上 10,20 和 40 年生次生林的地上部分的碳和养分的储量,并与原始森林对比。次生林的叶平均 C、N、P、K、Ca、Mg 含量与原始森林相比无显著差异^[59]。原始森林干材的平均 Mg 含量低于次生林,而平均 N 含量高于次生林。由于次生林的叶生物量大于原始森林,其叶的养分储量大于后者。除了 Mg 的储量外,次生林的干材的其他养分储量小于原始森林。次生林土壤中可交换 Ca 的含量随林龄的增加而减少,可交换 Mg 的含量大于原始森林。Lugo 报道^[2],松树人工林的林下植物组织,特别是凋落叶的养分含量大于同龄次生林,人工林的林下植物的生物量中贮存的养分量大于同龄次生林,而根系中贮存的养分量小于后者。次生林根系发达的特点有利于其从土壤中吸收养分。与人工林相比,次生林的养分循环速率快,凋落物的养分周转快,而人工林在叶凋落前比次生林有更多的养分回流。Montagnini 等对巴西的 25 年生次生林和原始森林的土壤状况进行了研究,发现次生林的土壤 pH、C、N、P、Ca、Mg 含量比原始森林的土壤高。次生林的凋落物量和凋落物中的养分量也大于原始森林^[60]。由于次生林中的优势树种的再生,次生林的土壤状况得到了改善。

热带次生林的养分分配存在一定的规律性:土壤中的 N 和全 P 总量通常高于植被和凋落物的 N 和全 P 总量,而与土壤类型、厚度及林龄的差异无关,但土壤有效 P 少于植被和凋落物的有效 P。随着演替年限的增加,微生物的数量、土壤呼吸作用强度、土壤酶的活性以及纤维素分解强度均呈增加趋势,说明演替改善了土壤的物理、化学和生物学状况,提高了土壤的活力^[2]。

12 热带次生林的土壤

林地的土壤状况是影响先锋树种成林的重要因素。在伐林或被火烧之后,森林土壤的性质发生很大的变化。一个显著的影响就是土壤结构的破坏,这可以从土壤容重的增大和孔隙的减少得到证明。土地的转化过程中也发生了一系列化学变化,但这些过程的规律却很难归纳。土壤有机质减少对土壤是不利的,因为这种有机质能聚合土壤,增加土壤持水能力,为土壤分解者提供能量,并通过保持营养的有机形式和增强阳离子交换能力而影响了土壤肥力。氮在次生林演替中损失的可能性很大^[61]。在皆伐过程中,氮由于生物量的转移、燃烧时的挥发、反硝化和淋溶而受到损失。然而砍伐森林后土壤 N 的含量有可能增加。例如,对哥斯达黎加的雨林进行砍伐和炼山后,NO₃和 NH₄含量增加到远比附近林地高的水平,并持续保持 6 个月之久。次生植被发展过程中土壤中的养分通过 3 种途径来保持养分平衡:①生物量中营养的贮藏;②生物量的转化和分解生物使土壤营养增加;③根系吸收淋溶的营养物质。许多研究表明,林地的土壤养分随林龄的增加而逐渐增多^[62]。土壤恢复到以前功能的过程随森林类型的不同而异^[63]。例如,从牧区发育而来的次生林的恢复过程要远远快于从农业用地发育而来的次生林。以前是农业用地的次生林地贮存的养分要比生长在其他用地上的次生林地要丰富^[59]。尽管有这些差异,一旦植物开始定居,各种林地植物的反馈作用将加速土壤功能的恢复。

13 结论和建议

人口增长、工业迅速发展和大规模的基础设施建设引起大面积的森林破坏,包括集中采伐、开矿、林地转变成人工林和农业用地、修建水坝、道路和其他基础设施而引起的破坏。原始森林的面积随着采伐、火灾和转变为其他用途的土地而急剧减少。次生林的数量和相对面积倾向于增加。作为热带林重要组成部分的次生林,近年来已经受到国际社会的广泛关注。热带次生林正在成为一个新的研究热点。有关次生林的生态学、造林学和社会经济学知识已达到一定程度,森林恢复、更新和次生林管理的研究也正在增多。然而,热带次生林研究的重点在基础研究,特别是生态方面,而森林培育和管理的论文较少,而且关于生物和社会进程联系的研究很少。虽然存在一些热带次生林管理的例子,但没有统一的管理模式,而且已有经验也没有在政策中得到体现。然而热带次生林的管理不仅要考虑森林的生物特征,还要考虑它们的社会背景和经济特征。我们需要考虑新的和正在形成的生态计划,通过这些计划有效地把生态过程和社会过程相联系。为了实现现存自然资源的有效管理,我们还需要更加完整的方法用于次生林的研究。从基础和应用的角度看,砍伐后的森林恢复过程仍然是现在的研究重点^[2,56,64]。研究者对生长中的树林结构特征(例如胸高断面积、生物量、树种丰富度以及树种组成等)进行过较多的研究,对其功能特征(养分循环、净生产力、林下植物的光环境)也进行过一定的研究。次生林演替的研究重点放在控制演替过程的物种或物种组合方面^[65]。持续定位研究少;对微生物、动物或其他非生物因子随森林群落演替的变化研究较少;缺乏对诸如种间关系、物种生态位以及演替过程中植物生理生态学特性的变化等有关演替机理的基础研究,在次生林演替过程中的结构与功能特点几乎没有科学地结合。这些内容有待于在将来的热带次生林研究中取得进展。

参考文献

- [1] Fearnside PM, Guimaraes WM. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia[J]. For Ecol Mgmt, 1996, 80: 35-46.
- [2] Lugo AE. Comparison of tropical tree plantation with secondary forests of similar age[J]. Ecol Monogr, 1992, 62: 1-41.
- [3] Chazdon RL, Coe FG. Ethnobotany of woody species in second growth, and selectively logged forests of Northeastern Costa Rica [J]. Conserv Biol, 1999, 13: 1312-1322.
- [4] FAO. Forest resources assessment 1990-Survey of tropical forest cover and study of change processes[M]. FAO Forestry Paper 13. Rome. FAO, 1996.
- [5] Dotzauer H. The potential of secondary forest management from a development policy point of view: An overview[M]//Bittner A, Achtnich W, Atanasiu N, et al. Plant Research and Development 47/48, Tübingen; Institute for scientific Co-operation, 1998: 79-87.
- [6] Thomlinson JR, Serrano MI, del M López T, et al. Land-use dynamics in a post-agriculture Puerto Rican landscape (1936-

- 1988) [J]. *Biotropica*, 1996, 28: 525-536.
- [7] Greig-Smith P. Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. I. General features on the vegetation [J]. *Journal of Ecology*, 1952, 40: 283-315.
- [8] Bartholomen WV, Meyer J, Laudelot H. Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) region [J]. *Publications de L'Institut National pour L'Etude Agronomique du Congo Belge, Série Scientifique*, 1953, 57: 27.
- [9] Ross R. Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha reserve [J]. *Journal of Ecology*, 1954, 42: 259-282.
- [10] 宋君, 王伯荪. 南亚热带常绿阔叶林优势种群的生物量与生物量增量 [J]. *生态科学*, 1996, 15(2): 1-5.
- [11] 彭少麟, 方炜. 南亚热带森林演替过程生物量和生产力动态特征 [J]. *生态科学*, 1995(2): 1-9.
- [12] 管东生. 华南南亚热带不同演替阶段植被类型的初级生产力和养分 [J]. *生态学杂志*, 1996, 15(3): 11-14.
- [13] Aide TM, Zimmerman JK, Rosario M, et al. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico [J]. *Biotropica*, 1996, 28: 537-548.
- [14] 蔡锡安, 彭少麟. 广州罗岗村边次生常绿阔叶林群落分析 [J]. *应用与环境生物学报*, 1998, 4(2): 107-114.
- [15] Uhl C, Clark K, Clark H, et al. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin [J]. *Journal of Ecology*, 1981, 69: 631-649.
- [16] Young KR, Ewel JJ, Brown BJ. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica [J]. *Vegetatio*, 1987, 71: 157-173.
- [17] Raich JW, Gong WK. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1990, 6: 203-217.
- [18] Aide, TM, Cavellier J. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta [J]. *Colombia. Restoration Ecol*, 1994, 2: 219-229.
- [19] Dupuy JM, Chazdon RL. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forests in NE Costa Rica [J]. *Biotropica*, 1998, 30: 223-237.
- [20] Parrotta JA. Secondary forest regeneration on degraded tropical lands: The role of plantations as 'foster ecosystems' [M] // Lieth H, Lohmann M (eds). *Restoration of Tropical Ecosystems*. Kluwer, Dordrecht, 1993: 63-73.
- [21] Nepstad DC, Uhl C, Pereira CA, et al. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia [J]. *Oikos*, 1996, 76: 25-39.
- [22] Holl KD, Lulow ME. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain forest [J]. *Biotropica*, 1997, 29: 459-468.
- [23] Kellman MC. Secondary plant succession in tropical montane Mindanao [M]. Australian National University Publication BG/2. Canberra: Australian National University, 1970.
- [24] Guariguata MR, Chazdon RL, Denslow JS, et al. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica [J]. *Plant Ecol*, 1997, 132: 107-120.
- [25] Laska MS. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica [J]. *Biotropica*, 1997, 29: 29-37.
- [26] Kochummen KM, Ng FSP. Natural plant succession after farming in Kepong [J]. *The Malaysian Forester*, 1977, 40: 61-78.
- [27] Uhl C, Buschbacher R, Serrao EAS. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession [J]. *Journal of Ecology*, 1988, 76: 663-681.
- [28] Cain MD, Shelton MG. Secondary forest succession following reproduction cutting on the Upper Coastal Plain of southeastern Arkansas, USA [J]. *For Ecol Mgmt*, 2001, 146: 223-238.
- [29] Denslow JS, Guzman S. Variation in stand structure, light, and seeding abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama [J]. *J Veg Sci*, 2000, 11: 201-212.
- [30] Toky OP, Ramakrishnan PS. Secondary succession following slash-and-burn agriculture in north-eastern India. I. Biomass, litterfall and productivity [J]. *Journal of Ecology*, 1983, 71: 735-745.
- [31] Ramakrishnan PS, Kushwaha SPS. Secondary forests of the Himalaya with emphasis on the north-eastern hill region of India [J]. *Journal of Tropical Forest Science*, 2001, 13: 727-747.
- [32] Vester HFM, Cleef AM. Tree architecture and secondary tropical rain forest development: a case study in Araracuara, Colombian Amazonia [J]. *Flora Jena*, 1998, 193: 75-97.
- [33] Finegan B. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession [J]. *Trends Ecol Evol*, 1996, 11: 119-124.
- [34] Olander LP, Scatena FN, Silver, WL. Impacts of disturbance initiated by road construction in a subtropical cloud forest in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico [J]. *Forest Ecology and Management*, 1998, 109: 33-49.

- [35] Guariguata MR. Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in Northeastern Costa Rica[J]. For Ecol Mgmt, 1999, 124: 255-261.
- [36] Putz FE. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island[J]. Panama. Ecology, 1983, 64: 1069-1074.
- [37] Zimmerman JK, Aide TM, Rosario M, et al. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico[J]. Forest Ecology and Management, 1995, 77: 65-76.
- [38] Rivera LW, Aide TM. Forest recovery in the karst region of Puerto Rico[J]. Forest Ecology and Management, 1998, 108: 63-75.
- [39] Parrotta, JA, Turnbull, JW, Jones N. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands[J]. Forest Ecology and Management, 1997, 99: 1-7.
- [40] Otsamo R. Early development of three planted indigenous tree species and natural understorey vegetation in artificial gaps in an *Acacia mangium* stand on an *Imperata cylindrica* grassland site in South Kalimantan, Indonesia[J]. New Forests, 2000, 19: 51-68.
- [41] Oberhauser U. Secondary forest regeneration beneath pine (*Pinus kesiya*) plantations in the northern Thai highlands: a chronosequence study[J]. Forest Ecology and Management, 1997, 99: 171-183.
- [42] Perera GAD. The secondary forest situation in Sri Lanka: a review[J]. Journal of Tropical Forest Science, 2001, 13: 768-785.
- [43] Kartawinata K, Riswan S, Gintings AN, et al. An overview of post-extraction secondary forests in Indonesia[J]. Journal of Tropical Forest Science, 2001, 13: 621-638.
- [44] Kwok HK, Corlett RT. The bird communities of a natural secondary forest and a *Lophostemon confertus* plantation in Hong Kong, South China[J]. For Ecol Mgmt, 2000, 130: 227-234.
- [45] Leak WB. Secondary forest succession in New Hampshire, USA[J]. Forest Ecology and Management, 1991, 43: 69-86.
- [46] Corlett RT. Plant succession on degraded land in Singapore[J]. J Trop Ecol, 1991, 4: 151-161.
- [47] Johnson CM, Zarin DJ, Johnson AH. Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests: climate, soil texture, and forest type effects[J]. Ecology, 2000, 81: 1395-1401.
- [48] Nepstad DC, de Carvalho CR, Davidson EA, et al. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures[J]. Nature, 1994, 372: 666-669.
- [49] Harcombe PA. The influence of fertilization on some aspects of succession in a humid tropical forest[J]. Ecology, 1977, 58: 1375-1383.
- [50] Herrera B, Finegan B. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest[J]. Plant and Soil, 1997, 191: 259-267.
- [51] Dennis R, Hoffmann A, Applegate G, et al. Large-scale fire: creator and destroyer of secondary forests in Western Indonesia[J]. J Trop For Sci, 2001, 13: 786-799.
- [52] Ashton MS, Gunatilleke CVS, Singhakumara BMP, Gunatilleke. Restoration pathways for rain forest in southwest Sri Lanka: a review of concepts and models[J]. For Ecol Mgmt, 2001, 154: 409-430.
- [53] Cuevas E, Brown S, Lugo AE. Above-and belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest[J]. Plant and Soil, 1991, 135: 257-268.
- [54] Cavellier J, Estevez J, Arjona B. Fine root biomass in three successional stages of an Andean cloud forest in Colombia[J]. Biotropica, 1996, 28: 728-736.
- [55] Brown S, Lugo AE. Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon[J]. Interciencia, 1992, 17: 8-18.
- [56] Brown S, Lugo AE. Tropical secondary forests[J]. J Trop Ecol, 1990, 6: 1-32.
- [57] Yoneda T, Kohyama T, Hotta M. Successional changes of structure and productivity of tropical secondary forest stands after clear cutting in West Sumatra[J]. Indonesia Tropics, 1998, 8: 357-375.
- [58] McDonald MA, Healey JR. Nutrient cycling in secondary forests in the Blue Mountains of Jamaica[J]. For Ecol Mgmt, 2000, 139: 257-278.
- [59] Johnson CM, Vieira ICG, Zarin DJ, et al. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forests in eastern Amazonia[J]. For Ecol Mgmt, 2001, 147: 245-252.
- [60] Montagnini F, Fanzeres A, Vinha SGD. The potentials of 20 indigenous tree species for soil rehabilitation in the Atlantic forest region of Bahia, Brazil[J]. Journal of Application Ecology, 1995, 32: 841-856.
- [61] Vitousek PM, Matson PA, Van Cleve K. Nitrogen availability and nitrification during succession: primary, secondary, and old-field seres[J]. Plant and Soil, 1989, 115: 229-239.
- [62] Silver WL, Scatena FN, Johnson AH, Siccama TG, Watt F. At what temporal scales does disturbance affect belowground nu-

- trient pools[J]. *Biotropica*, 1996, 28: 441-457.
- [63] Neill C, Melillo JM, Steudler PA, et al. Soil carbon and nitrogen stocks following forest clearing for pasture in the southwestern Brazilian Amazon[J]. *Ecol Appl*, 1997, 7: 1216-1225.
- [64] Holl KD. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil[J]. *Biotropica*, 1999, 31: 229-242.
- [65] Finegan B. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest[J]. *For Ecol Mgmt*, 1992, 47: 295-321.