

西双版纳刀耕火种弃耕地树种多样性比较研究

林露湘 曹 敏* 唐 勇 付先惠 张建侯

(中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

摘 要 在西双版纳热带地区选择了 4 块不同演替年龄的刀耕火种弃耕地(4 年、9 年、29 年、大约 40 年), 通过“空间代替时间”的办法, 采用 Shannon-Wiener 多样性指数(H')、Pielou 均匀度指数(E)、Margalef 丰富度指数(D) 分别测定其树种多样性, 并进行了比较研究。结果表明, 群落的演替阶段不同, 树种组成及其多样性也有明显差异。在重要值最大的前 5 个树种中, 山黄麻(*Trema orientalis*) 群落全部都为先锋树种组成; 中平树(*Macaranga denticulata*) 群落仍以先锋树种占优势, 但已出现两个顶极树种; 在印度栲(*Castanopsis indica*) 群落和刺栲(*C. hystrix*) 群落中, 很多先锋树种都已消失, 多数种类系当地季风常绿阔叶林的顶极种。在 9 年的中平树群落中, 其多样性指数、均匀度指数、丰富度指数均为最大, 先锋种和演替中、后期的树种共存于这一群落中。可以看出, 此时正是种间竞争和树种相互替代的高峰期, 也是种类成分比较不稳定的阶段。随着演替年龄的增大, 群落的树种多样性指数又呈下降趋势。通过分析初步认为, 4 个群落在不同的发育阶段表现出不同的树种多样性特征, 这可能是特定区域内群落演替进程中不同生态学种组树种竞争的结果。并且, 类似条件下的刀耕火种弃耕地具有较好的演替恢复能力。

关键词 树种多样性 次生演替 刀耕火种 萌生 西双版纳

TREE SPECIES DIVERSITY IN ABANDONED SWIDDEN
FIELDS OF XISHUANGBANNA, SW CHINA

LIN Lu_Xiang CAO Min* TANG Yong FU Xian_Hui and ZHANG Jian_Hou
(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming 650223, China)

Abstract The tree species diversity of swidden fields at 4 successional ages (4 years, 9 years, 29 years, $\approx$ 40 years) following abandonment was measured by applying Shannon-Wiener index (H'), Pielou evenness index (E), Margalef abundance index (D). A comparison in the changes of tree species diversity and rank/abundance in succession was also conducted. The results showed that the 9-year-old *Macaranga denticulata* forest had the highest value of tree species diversity in the four types. The presence of root sucker and above-ground sprout not only led to the earlier appearance of the peak of tree species diversity, but also accelerated the process of the early succession. Swidden fields had still good ability of forest recovery.

Key words Tree species diversity, Secondary succession, Swidden, Sprouting, Xishuangbanna

西双版纳是我国西南热带森林分布的主要地区, 而刀耕火种是当地山民普遍采用的传统耕作方式之一。近半个世纪以来, 由于人口的剧增, 刀耕火种已成为当地毁林的主要原因之一, 大面积的原生植被已被不同演替阶段的次生植被所取代(Zhang & Cao, 1995; Cao & Zhang, 1996)。因此, 开展刀耕火种弃耕地的生态学研究, 不仅能够了解弃耕地上的树木种群动态规律, 而且还能为当地次生植被的恢复与重建提供科学依据。近年来, 关于西双版纳热带地区刀耕火种弃耕地的土壤养分状况(沙丽清等,

1998)、不同演替群落的生物量(唐建维等, 1998; 冯志立等, 1999)、不同类型次生林的土壤种子库特征(曹敏等, 1997; 唐勇等, 1998; 2000; Cao *et al.*, 2000)等已有相关研究。对于轮歇地演替中的生物多样性也有部分前期研究报道(Long *et al.*, 1995; 许建初等, 1997)。为进一步探讨刀耕火种弃耕地上的树种多样性动态及其优势树种的变化(替代)趋势, 我们于 2001 年 3 月在西双版纳傣族自治州勐腊县关累镇勐远办事处兰坪村附近, 选择了 4 块不同演替年龄的刀耕火种弃耕地(4 年、9 年、29 年、大约 40 年)

收稿日期: 2001-05-29 接受日期: 2001-11-01
基金项目: 中国科学院知识创新工程项目(KZCX2_406)、云南省自然科学基金(1999C0089M)和国家自然科学基金(30070618)
* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: caomin@public.km.yn.cn

进行树种多样性的对比研究, 目的在于揭示各类次生植物群落的树种多样性特征和优势种树木种群的演替趋势, 同时积累本地区生物多样性的背景资料, 为当地热带森林保护管理和可持续利用提供生态学基础数据。

1 研究地区概况

研究地区位于西双版纳傣族自治州勐腊县, 地理位置为 21°41' N, 101°25' E。地形为中低山间盆地, 坝区的平均海拔约为 600~ 700 m 左右, 山地海拔在 800~ 1900 m 之间。该地区属北热带季风性气候。年均温 21.4 ℃; 年降雨量为 1557 mm, 具有明显的干季(11~ 4 月)和雨季(5~ 10 月)交替, 干季、雨季的降雨量分别为 264 mm 和 1293 mm, 分配极不均匀。地带性植被为热带季节雨林和季雨林, 海拔 1000~ 1500 m 山地的原生植被多为季风常绿阔叶林(云南植被编写组, 1987)。

所选择的 4 块样地均位于兰坪村附近低山的中上部。该村为傣族聚居地, 共有村民 17 户, 由于水田较少, 目前仍以刀耕火种为其主要耕作方式, 轮歇时间一般为 7~ 10 年。该村附近低中山山地上(海拔 700~ 1000 m)有大面积的不同年龄的弃耕地(以前为轮歇地, 但现已划入自然保护区范围, 今后不再用于轮歇种植), 时间最长的已达 40 年以上, 最短的仅 1~ 2 年, 处于不同的演替阶段, 形成了优势种不同的次生群落类型, 如飞机草(*Chromolaena odorata*) 草丛、山黄麻(*Trema orientalis*) 群落、中平树(*Macaranga denticulata*) 群落、栲类(*Castanopsis*) 次生林等。我们选择的 4 块样地距离村寨大约 3 km, 海拔 830~ 910 m, 均为耕作 1~ 2 年后的弃耕地, 弃耕前曾种过旱稻或玉米。

在滇南热带季节雨林和季雨林区, 季风常绿阔叶林一般分布在海拔 1000 ~ 1500 m 的山地上, 但由于农业开发利用等原因, 其下方的热带植被受到破

坏, 这一类型常常下延到低海拔地区(云南植被编写组, 1987), 并且部分群落片段带有很强的次生性质(含有一些演替前期的先锋树种)。从植被分布的地带性规律推测来看, 本项研究选择的 4 块样地最早的原生植被可能是季节雨林或山地雨林, 但由于样地周围 900 m 以下的原生植被早已被破坏, 研究样地在弃耕前已被向下延伸的季风常绿阔叶林或栲类次生林所取代, 因此我们根据样地中残留树桩的萌生幼树及更新幼树的种类推测, 4 块样地弃耕前的植被类型为季风常绿阔叶林或栲类次生林。

2 研究方法

2.1 样地选择及调查方法

采用典型取样法, 选取保存相对完好并处于不同演替年龄的 4 个森林群落类型作为样地, 即山黄麻群落、中平树群落、印度栲(*Castanopsis indica*) 群落、刺栲(*Castanopsis hystrix*) 群落。在每个群落类型中各设置 5 个 10 m × 10 m 的样方, 因此, 每个群落类型的调查样地总面积均为 500 m²。记录样方内 DBH ≥ 3 cm 的所有乔木的种名、高度和胸径。样地概况见表 1。

2.2 分析计算

重要值的计算采用如下公式: 重要值(*IV*) = 相对密度 + 相对优势度 + 相对频度(Curtis & McIntosh, 1951)。对于树种多样性的测定, 本文采用以下 3 种多样性指数: Shannon-Wiener' s 指数(*H'*)、Pielou' s 指数(*E*)、Margalef' s 指数(*D*) (Magurran, 1988)。公式分别为:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

$$E = H' / \ln S$$

$$D = (S - 1) / \ln N$$

式中, $p_i = N_i / N$, N_i 为 *i* 树种的个体数, N 为样地中所有树种个体数的总和, S 为样地中的树种数。此外, 本文还选用重要值(*IV*) 作为多样性指数的测

表 1 各样地概况
Table 1 Description of the four sites

样地号 No. of site	群落类型 Community	群落年龄 Age of comm. (a)	海拔 Altitude (m)	坡向 Aspect	坡度 Slope	调查时间 Date of investigation
1	山黄麻群落 Comm. <i>Trema orientalis</i>	4	880	NW	15°	2001_03_08
2	中平树群落 Comm. <i>Macaranga denticulata</i>	9	840	NW	20°	2001_03_08
3	印度栲群落 Comm. <i>Castanopsis indica</i>	29	830	SE	15°	2001_03_19
4	刺栲群落 Comm. <i>Castanopsis hystrix</i>	≈ 40	910	SE	12°	2001_03_20

度指标(Whittaker, 1977), 即 $p_i = IV_i/IV$, IV_i 为 i 树种的重要值, IV 为样地中所有树种重要值之和。

3 结果分析

3.1 树种组成特征

从样地中重要值排在前 5 位的树种来看, 山黄麻群落的优势树种为山黄麻和草鞋木 (*Macaranga henryi*), 均为西双版纳热带地区最常见的先锋树种 (表 2); 但除重要值排在前 5 位的优势树种外, 已出现了以栲类为主的 8 种 15 株萌生幼树 (表 3)。中平树群落则为中平树单独占据优势, 但在其 5 个重要值最大的树种中也出现了印度栲和湄公栲 (*Castanopsis mekongensis*), 且多为萌生更新的幼树。在 4

个类型的演替群落中, 这一类型的萌生树种最多 (表 3), 这些树种多数无种子萌发形成的个体。在印度栲群落中, 印度栲的重要值最大, 但并未占据突出的地位, 其它树种更未表现出明显的优势地位; 在 5 个重要值最大的树种中, 除滇银柴 (*Aporosa yunnanensis*) 之外, 其它 4 个种都是栲属和石栎属 (*Lithocarpus*) 的树种, 而很多先锋树种的个体已被淘汰, 样地中随处可见山黄麻、中平树等树种的枯立木。该群落类型的萌生树种个体数在 4 个类型中最多, 同时还出现了靠栎、栲类种子萌发更新的幼树。在刺栲群落最重要的 5 个树种中, 滇银柴是次生性季风常绿阔叶林内最常见的中、下层灌木或小乔木, 而刺

表 2 各样地优势树种的重要值
Table 2 The importance value (IV) of the dominant tree species in the four sites

样地号 No. of site	优势树种 Dominant tree species	总个体数 Total number of trees	平均胸径 Mean DBH (cm)	相对密度 RDE	相对优势度 RDO	相对频度 RF	重要值 IV
1	山黄麻 <i>Trema orientalis</i>	68	6.97	0.25	0.41	0.09	0.75
	草鞋木 <i>Macaranga henryi</i>	78	4.01	0.28	0.15	0.09	0.52
	白背桐 <i>Mallotus panialatus</i>	34	6.60	0.12	0.19	0.07	0.38
	华南吴茱萸 <i>Euodia austrosinensis</i>	30	5.01	0.11	0.10	0.09	0.30
	中平树 <i>Macaranga denticulata</i>	16	3.70	0.06	0.10	0.09	0.25
2	中平树 <i>Macaranga denticulata</i>	51	7.42	0.30	0.36	0.08	0.74
	白背桐 <i>Mallotus panialatus</i>	13	8.68	0.08	0.14	0.03	0.25
	湄公栲 <i>Castanopsis mekongensis</i>	9	5.57	0.05	0.04	0.08	0.17
	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	10	6.21	0.06	0.05	0.03	0.14
	印度栲 <i>Castanopsis indica</i>	6	6.16	0.04	0.03	0.06	0.13
3	印度栲 <i>Castanopsis indica</i>	18	10.97	0.13	0.18	0.08	0.39
	滇银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	22	5.20	0.15	0.04	0.08	0.27
	湄公栲 <i>Castanopsis mekongensis</i>	18	6.48	0.13	0.05	0.08	0.26
	白穗石栎 <i>Lithocarpus leucostachyus</i>	7	15.97	0.05	0.14	0.06	0.25
	刺栲 <i>Castanopsis hystrix</i>	5	19.94	0.04	0.16	0.05	0.25
4	刺栲 <i>Castanopsis hystrix</i>	30	10.59	0.21	0.30	0.11	0.62
	滇银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	44	6.34	0.31	0.08	0.11	0.50
	印度栲 <i>Castanopsis indica</i>	10	19.36	0.07	0.16	0.11	0.34
	湄公栲 <i>Castanopsis mekongensis</i>	11	16.21	0.08	0.12	0.09	0.29
	红木荷 <i>Schima wallidii</i>	8	19.86	0.06	0.13	0.06	0.25

DBH: Diameter at breast height RDE: Relative density RDO: Relative dominance RF: Relative frequency

表 3 萌生树种在各样地中所占的比例
Table 3 The proportion of sprouting tree species in the four sites

样地号 No. of site	树种数 Number of tree species	萌生种数 Number of sprouting species	总个体数 Number of individuals	萌生个体数 Number of sprouting individuals	平均胸径 Mean DBH (cm)	平均高度 Mean height (m)	密度 Density (individual m ⁻²)
1	28	8(28.57%)	274	15(5.47%)	5.22	8.53	0.55
2	40	18(45.00%)	170	29(17.06%)	6.58	8.22	0.34
3	26	14(53.85%)	144	35(24.31%)	8.57	9.21	0.29
4	23	9(39.13%)	140	21(15.00%)	10.87	10.43	0.28

栲、印度栲、红木荷(*Schima wallichii*)就是当地季风常绿阔叶林的优势种;从树种结构来看,上层乔木的平均高度已达 15~20 m,平均胸径约为 10~20 cm(表 3),说明该群落已处于演替的中、后期,随着演替的进一步发展,有可能发展成为刺栲、印度栲林(即季风常绿阔叶林的一种类型)(云南植被编写组,1987)。

3.2 树种多样性

3.2.1 多样性比较

我们选用个体数和重要值两个指标分别计算了 Shannon-Wiener 多样性指数(H')和 Pielou 均匀度指数(E)。两个测度指标计算的 H' 值无显著差别,这点可以从两条曲线的变化趋势相似来说明(图 1)。 E 值则有一定差别,此时应该采用重要值作为测度指标以消除个体大小差异对 Pielou 均匀度指数(E)的影响。总体来看,Shannon-Wiener 多样性指数(H')、Pielou 均匀度指数(E)、Margalef 丰富度指数(D)、树种数(S)均在 9 年时达到最大,然后有缓慢下降的趋势(图 1)。丰富度指数变化趋势比均匀度指数显著,且多样性指数和丰富度指数变化趋势较相似,由此可见丰富度对多样性的贡献比均匀度大。

多样性值在 9 年时最大,其根本原因在于萌生树种的加入(表 3)。萌生的树种数量在 9 年时最多,占该样地所有树种的 45%,均为季风常绿阔叶林的优势种或常见种。在群落中,以种子萌发更新的个体均为先锋树种,如中平树、白背桐(*Mallotus paniculatus*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)等。但一些壳斗科的萌生树种,如湄公栲、印度栲等已经成为优势树种之一。一些学者认为,群落演替过程中的多样性峰值可以出现在演替过程的中期阶段(Louks, 1970; Bazzaz, 1975; Denslow, 1980; Ricklefs, 1990),此时先锋树种和顶极树种同时出现在群落中,使得其树种多样性增加,但同时在具有不同生态学要求的树种间也产生了激烈的竞争。多样性峰值在 9 年的群落中出现正是因为此时是先锋树种和顶极树种共存的阶段。从这个角度来说,本研究结果支持了这一观点。

在 29 年的群落中,萌生树种种数和个体数仍较多,分别占 53.85% 和 24.31%,但它们基本上都同时兼有种子萌发更新的个体,加上仅靠种子萌发更新的其它树种,靠种子更新的个体已占优势,并且此时很多先锋树种已被淘汰,因此在这一阶段树种多样性的下降是与群落中顶极树种优势度的增加和多数先锋树种被排挤出去密切相关的。从优势种重要

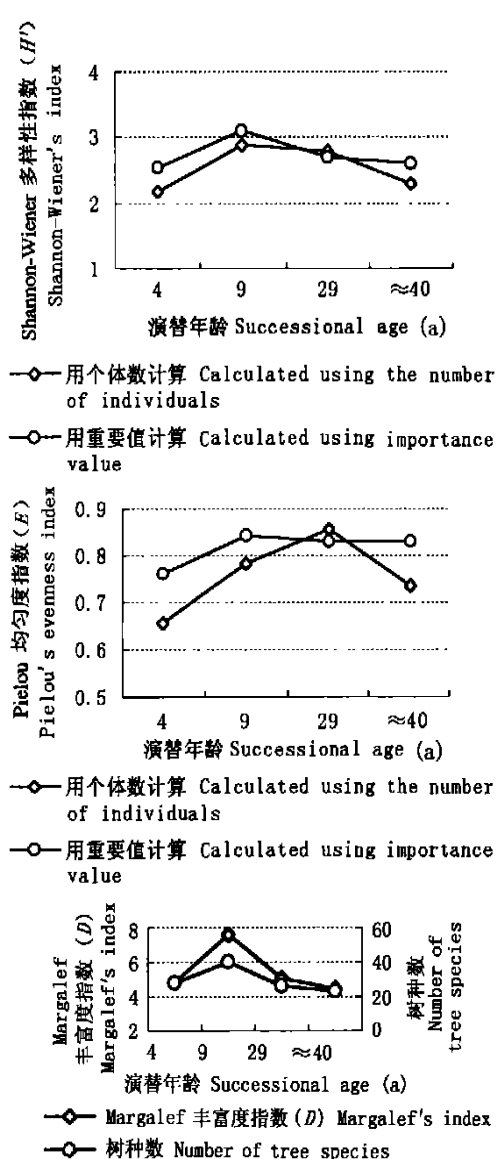


图 1 不同演替年龄树种多样性、均匀度和丰富度的比较

Fig. 1 Changes of tree species diversity, evenness and richness at different successional ages

值的比较来看,印度栲在 29 年的群落中的重要值最大,刺栲位居第五;而在大约 40 年的刺栲群落中,刺栲的重要值达到最大,印度栲仅居第三位(表 2)。大约 40 年时,树种多样性指数仍呈缓慢下降的趋势,这仍然和个体间的竞争作用是相关的。随着演替年龄的增加,在一定程度上反映群落生物量的乔木平均胸径逐步上升,而密度则逐步下降(表 3)。此时群落中的树种个体较大,且分布较稀疏,在竞争上处于劣势的前期、中期树种开始逐步被淘汰,因而导致了种类数量和个体数量的减少,多样性指数也逐步下降。由于刺栲在演替过程中自然更新较好、生长迅速,此时已成为明显的优势树种,印度栲在大约 40 年群落中的重要值也低于它在 29 年群落中的

重要值, 整个群落的结构和种类组成已基本接近于该区普遍分布的刺栲、印度栲林。

3.2.2 种序图

在4年和9年的样地中, 少数先锋树种占据突出的优势地位。9年的中平树群落中, 中平树的植株最多(51株, 占总株数的30%), 仅有1个植株的树种达20个, 占该样地树种总和的50%, 为4个类型之最。在这一群落中, 先锋树种和顶极树种共存, 正是种间竞争和相互替代的高峰时期, 也是最不稳定的阶段, 正是由于群落的不稳定性和生态位占据的充分性才导致了树种多样性峰值在此时出现(图2)。

29年的印度栲群落处于演替中期, 此时很多先锋树种已被淘汰, 印度栲具有最大的重要值。滇银柴的数量最多, 有22株, 占植株总数的15.28%, 但其多为小乔木或灌木, 因此其重要值仍低于印度栲。这时群落仍处于相对不稳定的阶段。在大约40年的群落中, 刺栲占据明显的优势地位, 而印度栲的重要值却低于刺栲。同时湄公栲、红木荷等季风常绿阔叶林的标志种也出现在重要值最大的前5位树种中, 此时群落演替进入相对稳定的状态。从相对不稳定到相对稳定, 树种多样性逐步下降。

4 讨 论

4.1 优势种变化趋势

4块样地在不同的年龄出现不同的优势种, 使得它们的种类组成产生很大的差异(表2、表3)。随

着演替的进展, 优势种的更替呈现出一定的连续性, 从时间上来看, 一个阶段的优势种往往已经隐含在前一阶段的非优势种中(图3)。山黄麻在4年时的重要值为0.75, 而到了9年时只有0.03; 中平树在4年时的重要值只有0.25, 而9年时达到了0.74。可见, 先锋树种之间也有相互更替的现象。以9年的群落与29年的群落相比较, 印度栲的重要值从0.13增长到了0.39。再以29年与40年的群落相比较, 刺栲的重要值在两个群落中分别为0.25和0.62, 而印度栲的重要值又分别是0.39和0.34。因此, 由于树种生物学特性的差异, 演替后期树种的优势地位同样也存在差异(图3)。

各演替阶段的群落都有自己显著的优势种存在, 演替也就在优势种的不断更替中进行着。对于这4块样地来说, 9年以前的样地正处于先锋树种间的更替阶段, 9年是两组生态学种组(即先锋树种和顶极树种)竞争的关键时期。此时, 演替中后期的顶极树种凭借其萌生更新的能力开始了对先锋树种的替代。两个生态学种组在群落中的共存, 增加了群落树种的多样性及种间竞争的复杂性, 群落的不稳定性是显而易见的。由于先锋树种不能在林下更新, 竞争的结果必然是顶极树种取代先锋树种的优势地位, 而先锋树种也就逐渐被排挤出去。对于29年的群落来说, 尽管仍有部分先锋树种残存, 但顶极树种已经明显占据优势, 最终各树种间将达到相对稳定的顶极群落。

研究结果表明, 在西双版纳热带地区刀耕火种

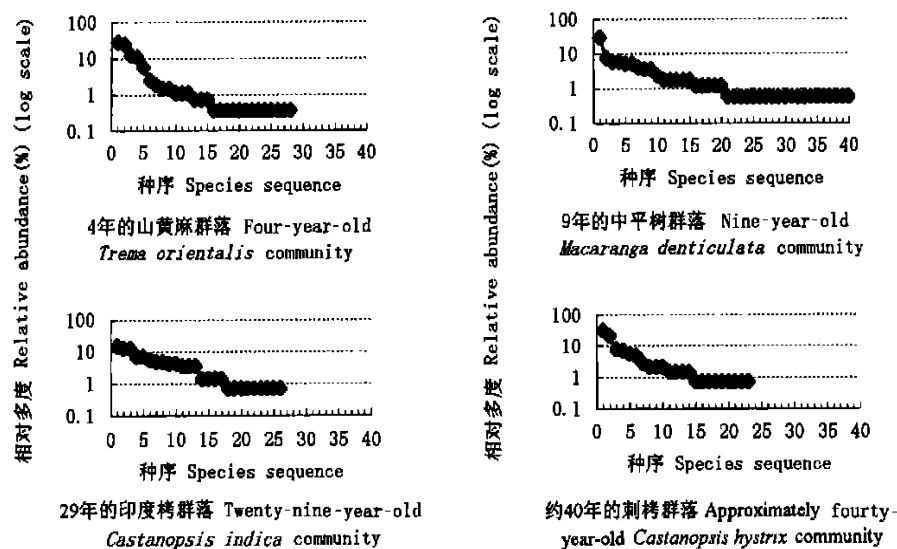


图2 4个群落的树种种序图

Fig. 2 Rank/abundance diagrams for the tree species of the four communities

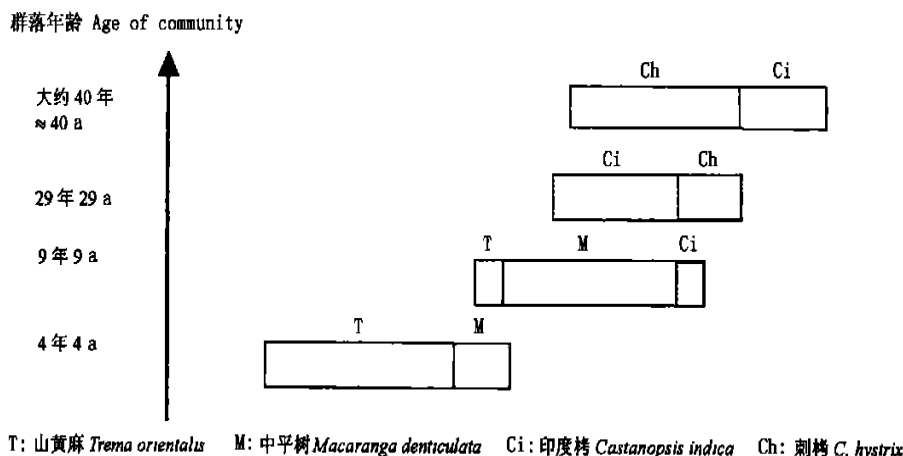


图 3 优势树种重要值比较(矩形长度代表树种重要值大小)

Fig.3 Changes in importance value of dominant tree species at different ages of community
(The length of the rectangle indicates the importance value of the species)

轮歇地的演替过程中,存在着先锋树种间的相互更替、顶极树种对先锋树种的替代以及顶极树种间优势地位的竞争转化这 3 个阶段。从这个意义上来说,群落演替的过程实际上就是具有不同生活史对策的树种之间的更替过程,具有不同生态学要求的物种竞争是群落演替的推动力。

4.2 萌生对森林恢复的影响

萌生在森林植被恢复过程中的重要作用已经得到广泛的认同(Rouw, 1993; Rijks *et al.*, 1998; Kammesheidt, 1999)。在云南哀牢山的中山湿性常绿阔叶林中,也发现约 70% 被砍伐的树桩都具有萌生更新的能力(何永涛等, 2000)。在科特迪瓦,刀耕火种地上的萌生主要是地下根部的萌生(Rouw, 1993)。在巴西的东亚马逊河流域,在火烧强度不太大的情况下,也可能兼有地上树桩的萌生(Kauffman, 1991)。而砍伐过后,某些树种主要利用其已有的根系以及残留树桩迅速萌发、生长(Rijks *et al.*, 1998)。Mesquita (2000) 的研究结果表明,森林在砍伐后不经过刀耕火种具有更强的恢复能力,其根本原因在于这两种干扰机制产生的裸地或林窗起始条件不同,从而导致了萌生数量和种类上的巨大差异。因此,萌生数量的多寡和种类的差别导致了这两种干扰机制对森林恢复影响的差异。森林砍伐后比刀耕火种后恢复要快,原因就在于其萌生数量和萌生种类均优于刀耕火种。当然,影响森林植被恢复的因素不仅仅是萌生能力,土壤结构、养分状况、林窗大小等都是不可忽视的因素,植被在演替过程中也将受到诸如动物啃噬、人为砍伐、风雨雷电等的干扰。

本项研究结果表明,萌生的存在导致了群落演替前期具有较高的树种多样性,使得先锋树种和顶极树种较早共存于群落中。但到了演替中期,萌生的种类开始进入种子繁殖阶段,较多种子萌发的更新个体出现、并迅速生长,所以萌生对森林植被恢复的贡献开始减少。到了大约 40 年前后,群落演替已经进入中后期阶段。因此,当地的刀耕火种弃耕地具有较好的森林植被恢复能力,萌生对于演替前期的影响和作用也是显而易见的。

4.3 有关“空间代替时间”的问题

“空间代替时间”是群落演替研究中的通行做法,但在样地的选择上需要注意许多问题,不同的生境将导致不同群落类型的出现(刘玉成等, 1993)。本次调查在样地的选择上进行了严格的控制,如海拔控制在 830~ 910 m 的范围内,均为耕作 1~ 2 年后的弃耕地,弃耕前均种植旱稻或玉米,演替过程中所受干扰均较小,这些都保证了演替起始条件的相似性,从而保证了“空间代替时间”的可靠性。研究结果表明,本次调查样地的选择是有科学性的。即使是这样,我们也只能说本次调查的 4 个类型有可能是一个演替序列的不同阶段。由于热带地区树种相当丰富,生态特征相似的树种很多,有时候微小的生态因子变化也可能导致样地类型的差异。另外,机遇也是一个重要因素。在树种相对贫乏的温带我们完全可以预测一个演替序列的各个阶段类型,但是在热带我们没有十足的把握这样做。

参 考 文 献

Bazzaz, F. A. 1975. Plant species diversity in old field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, **56**: 485~ 488.

- Cao, M. & J. H. Zhang. 1996. An ecological perspective on shifting cultivation in Xishuangbanna, SW China. *Wallaceana*, **78**: 21~ 27.
- Cao, M., Y. Tang, C. Y. Sheng & J. H. Zhang. 2000. Viable seeds buried in the tropical forest soils of Xishuangbanna, SW China. *Seed Science Research*, **10**: 255~ 264.
- Cao, M. (曹敏), Y. Tang (唐勇), J. H. Zhang (张建侯) & C. Y. Sheng (盛才余). 1997. Storage and dominants in soil seed banks under the tropical forests of Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **19**: 177~ 183. (in Chinese)
- Compiling Group of the Vegetation of Yunnan (云南植被编写组). 1987. *The vegetation of Yunnan*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- Curtis, J. T. & R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, **32**: 476~ 496.
- Denslow, J. S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, **46**: 18~ 21.
- Feng, Z. L. (冯志立), J. W. Tang (唐建维), Z. Zheng (郑征), Q. S. Song (宋启示), M. Cao (曹敏), J. H. Zhang (张建侯) & J. W. Xie (解继武). 1999. Biomass dynamics of the pioneer *Trema orientalis* community in the early stages of secondary succession of tropical forest in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), **18**(5): 1~ 6. (in Chinese)
- He, Y. T. (何永涛), M. Cao (曹敏), Y. Tang (唐勇) & G. C. Li (李贵才). 2000. A preliminary study on sprouting of canopy trees in middle mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao mountain, Yunnan. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **18**: 523~ 527. (in Chinese)
- Kammesheidt, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, **15**: 143~ 157.
- Kauffman, J. B. 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern Amazon. *Biotropica*, **23**: 219~ 224.
- Liu, Y. C. (刘玉成), S. L. Miao (缪世利) & D. L. Du (杜道林). 1993. Studies on species diversity in the secondary succession of the evergreen broadleaved forests in Jinyun Mountain of Sichuan province. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **11**: 327~ 336. (in Chinese)
- Long, C. L., Y. H. Li, J. R. Wang, K. L. Wang & S. J. Pei. 1995. Plant diversity in swidden agroecosystems: a case study of the Jinuo community of Xishuangbanna. In: Pei, S. J. & E. Sajise eds. *Regional study on biodiversity: concepts, frameworks, and methods*. Kunming: Yunnan University Press. 53~ 71.
- Louks, O. L. 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *American Zoologist*, **10**: 17~ 25.
- Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: Princeton University Press.
- Mesquita, R. C. G. 2000. Management of advanced regeneration in secondary forests of the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, **130**: 131~ 140.
- Ricklefs, R. E. 1990. *Ecology*. New York: Freeman.
- Rijks, M. H., E. J. Malta & R. J. Zagt. 1998. Regeneration through sprout formation in *Chlorocardium rodiei* (Lauraceae) in Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, **14**: 463~ 475.
- Rouw, W. D. 1993. Regeneration by sprouting in slash and burn rice cultivation, Tai rain forest, Côte d'Ivoire. *Journal of Tropical Ecology*, **9**: 387~ 408.
- Sha, L. Q. (沙丽清), J. W. Deng (邓继武), K. J. Xie (谢克金) & Y. Meng (孟盈). 1998. Study on the change of soil nutrient before and after burning secondary forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **22**: 513~ 517. (in Chinese)
- Tang, J. W. (唐建维), J. H. Zhang (张建侯), Q. S. Song (宋启示), M. Cao (曹敏), Z. L. Feng (冯志立), C. L. Dang (党承林) & Z. L. Wu (吴兆录). 1998. A preliminary study on the biomass of secondary tropical forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **22**: 489~ 498. (in Chinese)
- Tang, Y. (唐勇), M. Cao (曹敏), J. H. Zhang (张建侯) & C. Y. Sheng (盛才余). 1998. Study on the soil seed bank and seed rain of *Mallotus paniculatus* forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **22**: 505~ 512. (in Chinese)
- Tang, Y. (唐勇), M. Cao (曹敏) & C. Y. Sheng (盛才余). 2000. Seasonal variation of soil seed bank in tropical forests in Xishuangbanna. *Guhaia* (广西植物), **20**: 371~ 376. (in Chinese)
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. In: Hecht, M. K., W. C. Steere & B. Wallace eds. *Evolutionary biology*. Vol. 10. New York: Plenum. 1~ 67.
- Xu, J. C. (许建初), Y. H. Li (李延辉), K. L. Wang (王慷林), S. J. Pei (裴盛基) & S. Y. Chen (陈三阳). 1997. Quantitative study on biodiversity in fallow succession of Xishuangbanna. In: Pei, S. J. (裴盛基), J. C. Xu (许建初), S. Y. Chen (陈三阳) & C. L. Long (龙春林) eds. *Collected research papers on biodiversity in swidden agroecosystems in Xishuangbanna*. Kunming: Yunnan Education Press. 34~ 43. (in Chinese)
- Zhang, J. H. & M. Cao. 1995. Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes with special reference to some problems in local nature conservation. *Biological Conservation*, **73**: 229~ 238.

责任编辑: 党承林 责任编辑: 周玉荣