

DOI: 10.20103/j.stxb.202506131505

占志立, 刘坤平, 杜虎, 彭晚霞, 曾馥平, 谭卫宁, 黄宗贵, 罗惠章, 尹力初. 木论喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物群落动态. 生态学报, 2026, 46(4): 1658-1668.

Zhan Z L, Liu K P, Du H, Peng W X, Zeng F P, Tan W N, Huang Z G, Luo H Z, Yin L C. Dynamics of the woody plant community in Mulun Karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(4): 1658-1668.

木论喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物群落动态

占志立¹, 刘坤平^{2,3}, 杜 虎^{1,2,3,*}, 彭晚霞^{2,3}, 曾馥平^{2,3}, 谭卫宁⁴, 黄宗贵⁵, 罗惠章⁵, 尹力初¹

1 湖南农业大学资源学院, 长沙 410128

2 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 广西喀斯特生态过程与服务重点实验室, 河池环江农田生态系统广西野外科学观测研究站, 环江 547100

3 中国科学院亚热带农业生态研究所, 长沙 410125

4 广西木论国家级自然保护区管理中心, 环江 547100

5 环江毛南族自治县华山林场, 环江 547100

摘要:探究森林群落的动态变化, 对于理解森林生态系统的保护、维持机制和促进生态系统恢复具有重要意义。基于 2007、2012、2017 和 2022 年对木论国家级自然保护区内 1hm² 的喀斯特常绿落叶阔叶混交林样地胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物的 4 次调查数据, 分析了植物群落组成、重要值、径级结构、生物多样性和种群动态的变化规律。结果表明: (1) 15 年间植株个体数从 3380 (41 科 81 属 99 种) 减少到 2128 (42 科 79 属 98 种), 物种组成相对稳定; 物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数逐渐降低, Pielou 均匀度指数呈先上升后下降的趋势。(2) 群落中小径级个体数逐渐减少, 大径级个体数增加, 中小径级以常绿树种为主, 大径级以落叶树种为主。结构多样性指标 (胸径变异系数和胸径基尼系数) 呈先降后升的变化模式。(3) 种群动态发现, 重要值排名前 14 位的物种仅粗糠柴逐渐退出; 相比前 10 年, 后 5 年重要值前 14 位的物种死亡率有所下降, 增补率上升, 种群变化率上升; 不同径级表现出明显的动态分化特征, 小径级年均死亡率为 3.18%, 增补率从 0.36% 提升至 2.14%, 中径级年均死亡率为 1.44%, 大径级年均死亡率仅为 0.17%, 中大径级年均增补率为 1.38%, 表明径级越大, 种群稳定性越强。研究结果揭示了喀斯特森林在环境胁迫下的独特演替模式, 为亚热带喀斯特森林生物多样性保护及生态恢复提供科学依据。

关键词:群落结构; 生物多样性; 种群更新; 喀斯特生态系统; 木论自然保护区

Dynamics of the woody plant community in Mulun Karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest

ZHAN Zhili¹, LIU Kunping^{2,3}, DU Hu^{1,2,3,*}, PENG Wanxia^{2,3}, ZENG Fuping^{2,3}, TAN Weining⁴, HUANG Zonggui⁵, LUO Huizhang⁵, YIN Lichu¹

1 College of Resources, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

2 Huangjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem, Chinese Academy of Sciences/Guangxi Key Laboratory of Karst Ecological Processes and Services/Guangxi Scientific Observation and Research Station for Farmland Ecosystems in Huangjiang, Hechi, Huangjiang 547100, China

3 Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

4 Administrative Centre of Guangxi Mulun National Nature Reserve, Huangjiang 547100, China

5 Huashan Forestry Farm, Huangjiang Maonan Autonomous County, Huangjiang 547100, China

基金项目:国家重点研发计划 (2022YFF1300703); 广西自然科学基金 (2023GXNSFAA026109); 中国科学院青年创新促进会项目 (2021366); 广西八桂青年拔尖人才项目

收稿日期: 2025-06-13; 采用日期: 2025-11-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hudu@isa.ac.cn

Abstract: Investigating the dynamic changes in forest communities is of substantial significance for understanding the conservation mechanisms, maintenance processes, and promotion of ecosystem restoration in forest ecosystems. This study draws upon a 15-year census dataset (2007, 2012, 2017, 2022) derived from a permanent 1-hectare monitoring plot located in a karst evergreen-deciduous broadleaved mixed forest within the Mulin National Nature Reserve. All woody plants with a diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm were surveyed, enabling a detailed examination of temporal trends in community composition, importance values, diameter-class structure, biodiversity indices, and population dynamics. The key findings are summarized as follows: (1) Over the 15-year period, the total number of stems declined from 3380 individuals (41 families, 81 genera, 99 species) to 2128 individuals (42 families, 79 genera, 98 species), indicating a reduction in density but relative stability in floristic composition. Concurrently, key biodiversity indices showed distinct trends: species richness, the Shannon-Wiener index, and the Simpson index all gradually decreased. In contrast, Pielou index initially increased before subsequently declining. (2) The size structure of the community shifted significantly. The abundance of small-diameter individuals progressively decreased, while the number of large-diameter individuals increased. An ecological pattern was evident where evergreen species dominated the small and medium diameter classes, and deciduous species were predominant in the large diameter class. Furthermore, indices of structural diversity—the coefficient of variation (CV) and the Gini coefficient of DBH—both exhibited a pattern of initial decline followed by a later increase. (3) Analysis of the top 14 species by importance value revealed that only *Mallotus philippensis* experienced a continuous decline, leading to its eventual disappearance from the plot. Comparing the latter five-year interval (2017–2022) with the preceding decade showed a notable shift in demographics for these dominant species: mortality rates decreased, while recruitment rates and the net population change rate increased. Dynamics varied strongly with tree size: small-diameter trees had a high mean annual mortality rate (3.18%) and a recruitment rate that rose from 0.36% to 2.14%. Medium-diameter trees showed a moderate annual mortality rate (1.44%), and large-diameter trees were highly stable, with an annual mortality rate of only 0.17%. The combined medium and large-diameter classes had an annual recruitment rate of 1.38%. These results clearly demonstrate that population stability strengthens with increasing tree size. In summary, this research elucidates the unique successional trajectory of karst forests under environmental stress. The findings on community reorganization and size-dependent demographic shifts provide a scientific basis for guiding biodiversity conservation and ecological restoration in subtropical karst ecosystems.

Key Words: community structure; biodiversity; population regeneration; karst ecosystem; Mulin National Nature Reserve

森林是陆地生态系统的核心组成部分,在固持土壤、调节水循环及净化大气等方面有着不可替代的作用,同时,森林也是重要的碳库,贡献了陆地生态系统近一半的净初级生产量^[1]。我国西南地区森林资源丰富,森林生态系统功能提升潜力巨大^[2],有研究发现西南地区是近 20 年来全球植被覆盖“变绿”的热点区之一^[3]。该区域喀斯特地貌广布,占我国国土面积的 36%,其植被为典型的非地带性植被类型,受喀斯特高岩石出露率、土层浅薄等胁迫环境的影响,植物类群通过长期的趋异演化形成了嗜钙性、耐瘠性、耐旱性、石生性等适应特征^[4]。探究高异质性生境下喀斯特森林动态变化和维持机制对区域生物多样性保护和生态系统恢复具有重要意义。

森林动态是森林生态学研究热点问题之一^[5],其演替过程和机制一直备受关注。群落演替主要受到优势物种更新策略调控,通过分析群落组成和结构的时间动态,可以更深入地认识森林生态系统的演替机制^[6]。鉴于森林生态系统演替较长的特性,建立固定样地开展长期监测成为研究森林动态的重要手段^[7],通过采集物种组成、生物多样性等关键参数,分析森林群落演替轨迹和优势物种的发展趋势,可为森林资源保育、适应性经营和生态系统研究提供理论依据^[8–9]。物种组成决定群落基本特征和生态位空间格局^[10];径级结构反映群落更新潜力和年龄结构特征,影响群落稳定性维持^[11];生物多样性通过生态位互补和选择效应增

强生态系统功能^[11-13],是评估群落健康的核心指标^[14];种群动态反映了主要树种的消长动态^[15],其为预测群落演替轨迹提供重要依据^[16]。近年来,我国学者在古田山^[17]、鼎湖山^[18]、长白山^[9, 14]、乌岩岭^[19]等地基于长期森林动态样地监测,对不同森林类型的群落动态特征和演替规律开展了深入研究,阐明了我国森林典型群落在生长过程中呈现出的多样化动态规律。这些研究表明,气候变化和人为干扰是驱动多数森林群落演替的主要因素。然而,喀斯特森林因其极端的生境异质性和资源限制条件,在群落动态特征和演替驱动机制上可能与地带性森林存在差异。目前针对喀斯特森林群落动态的长期研究相对匮乏,现有研究多基于短期调查或空间替代时间的方法,对喀斯特森林群落组成变化、物种更替规律及其演替阶段特征的认识仍然不足。

峰丛洼地作为我国西南喀斯特地区最大的地貌类型,所在的亚热带区域分布着非地带性顶极群落—喀斯特常绿落叶阔叶混交林,其中位于广西环江毛南族自治县的木论国家级自然保护区保存着原生性最强的喀斯特森林,这为探究喀斯特森林群落动态提供了理想的研究平台。因此,本研究基于木论保护区 1 ha 长期动态监测样地 15 年 4 次的群落每木调查,探讨喀斯特常绿落叶阔叶混交林的物种组成、多样性、群落结构和种群动态变化特征,为亚热带喀斯特森林生态系统保护和喀斯特脆弱生态系统恢复提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于广西壮族自治区环江县西北部的木论国家级自然保护区(25°06′09″N—25°12′25″N, 107°53′29″E—108°05′42″E),该保护区与贵州茂兰国家级自然保护区连片接壤共同构成世界同纬度地区连片面积最大、原生性最强、保存最完好的喀斯特森林生态系统,其顶极群落为喀斯特常绿落叶阔叶混交林。木论保护区林区总面积达 10829.7hm²,森林覆盖率达 95.4%,海拔高度为 250—1028m,森林群落处于演替中晚期。该地区属亚热带季风气候,年均气温在 19.4℃,年均降雨量在 1530mm,降雨主要集中在 4—8 月,9 至次年 3 月为旱季,林内山坡岩石出露面积高达 80%,只有零星分布的土壤,土壤类型主要为碳酸盐岩发育的深色或棕褐色石灰土^[4, 20]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与植被调查

2007 年,在保护区从洼地向坡顶建立一块投影面积为 100m×100m 的动态监测样地。用全站仪将整个样地划分为 25 个 20m×20m 的样方,并在四个角用 PVC 管标记。再将 20m×20m 的样地划分为 16 个 5m×5m 的小样方^[21]。以 5m×5m 的小样方为基本单元,按 ForestGEO (Forest Global Earth Observatory) 标准(<http://forestgeo.si.edu/>)进行植被调查,按顺时针挂牌标记每个胸径 DBH(Diameter at breast height)≥1cm 的个体,记录树种名称、胸径、树高、冠幅、坐标和生长状况等,并挂牌标记^[22],每隔五年复查一次,后续共进行 3 次复查。

1.2.2 数据统计分析

重要值计算基于相对频度、相对多度和相对显著度,反映物种在群落中的生态重要性。为了研究群落中植物的径级结构以及结构多样性中的垂直分层的差异,将不同大小的胸径的树木划分为小径级(1cm≤DBH<5cm)、中径级(5cm≤DBH<15cm)和大径级(15cm≤DBH<25cm, 25cm≤DBH<35cm, DBH≥35cm)3 个径级类型。根据叶生活型将所有物种划分为常绿型和落叶型两种。

以 20m×20m 的样方为取样单元,计算各样方内的物种个数及生物多样性。群落中的物种多样性采用丰富度指数(S)、Shannon-Wiener 指数(H′)、Simpson 指数(D)、Pielou 均匀度指数(J)4 个测定指标进行分析,分别反映群落的物种数量、信息多样性、优势度集中程度和物种分布均匀性,按照方精云、刘璐等^[23-24]计算物种多样性。

群落中的结构多样性采用胸径变异系数 V_d (Coefficient of variation of DBH)和胸径基尼系数 G_d (DBH Gini index)两个指标测定,反映群落垂直结构复杂性和个体大小分布不均匀性,指示群落演替阶段和竞争状况,按

照庞荣荣、Dănescu A 等^[25-26]计算结构多样性。

群落的种群动态采用死亡率(M)、增补率(R)以及种群变化(λ)三个指标分析,用来量化群落更新过程中个体的损失、补充和净变化,反映群落稳定性和演替趋势,按照徐玮泽等^[27]计算种群动态。

本研究的数据基础统计在 Excel 中完成,采用 R4.4.3^[28]进行数据分析与作图。利用 vegan 包计算物种多样性、利用 dplyr 包计算结构多样性,并通过单因素方差分析来探究不同年份间物种多样性和结构多样性的显著性水平($P<0.05$),利用 ggplot2 包进行绘图。

2 结果

2.1 群落物种组成和多样性变化

2.1.1 物种组成变化

在 2007—2022 年四次调查期间,研究样地中共发现了 103 个种隶属于 43 科 84 属。其中,2007、2012、2017 和 2022 年的物种数分别为 99、101、99 和 98 种,整个样地的物种数略微减少。与 2007 年相比,2012 年新增了两个物种为刺叶冬青和光腺合欢,总体增加一个科和两个属;与 2012 年相比,2017 年有三个物种消失,分别为椴木、南方紫金牛和竹叶花椒,新增了一个物种为小花栎木,总体增加一个科,减少两个属;与 2017 年相比,2022 年有两个物种消失,分别为八角枫和盐肤木,新增了一个物种为香叶树,总体减少了一个科和两个属。

2.1.2 物种多样性变化

由图 1 可知,2007—2022 年 4 次调查期间,群落的平均丰富度指数显著降低($P<0.05$),分别为 32.920、31.360、28.200 和 26.720;平均 Shannon-Wiener 指数逐渐降低,分别为 2.982、2.945、2.893 和 2.842,但差异不显

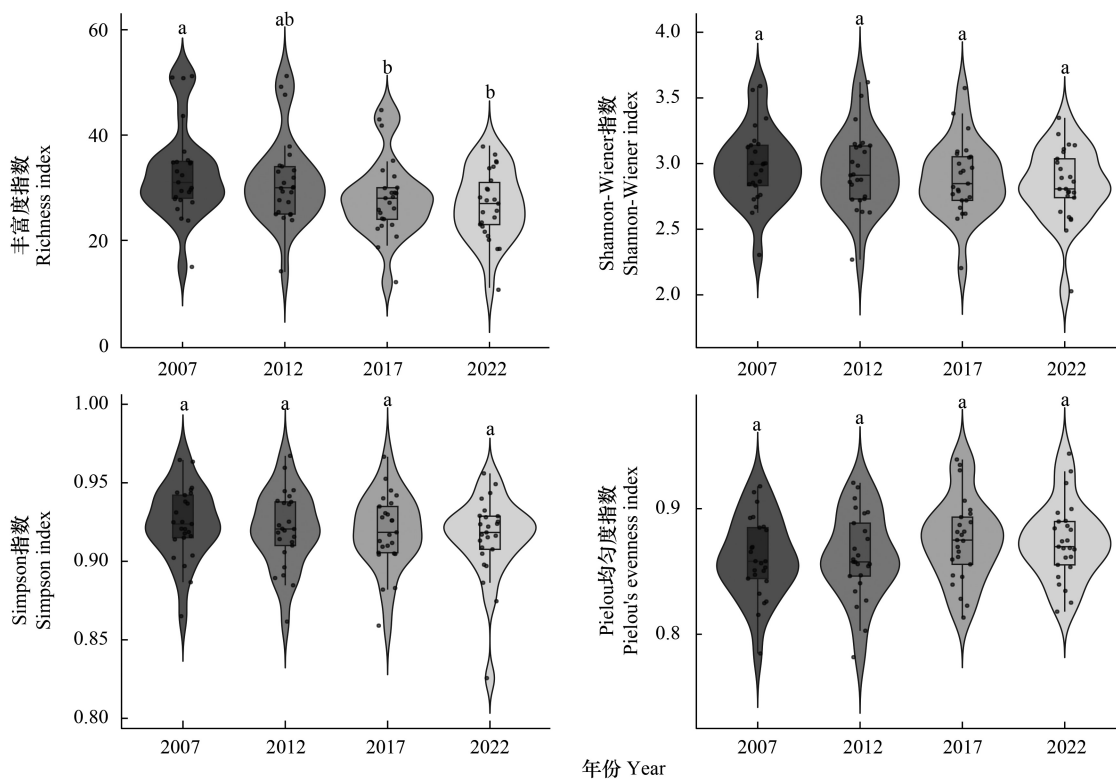


图 1 群落物种多样性的变化

Fig.1 Dynamics of community species diversity

箱体代表四分位距,箱子内的水平线代表平均值,箱型上下方横线分别为上下四分位数加减标准差(SD);不同小写字母表示组间差异显著($P<0.05$)

著($P>0.05$);平均 Simpson 指数逐渐降低,分别为 0.924、0.921、0.919 和 0.915,但差异不显著($P>0.05$);平均 Pielou 均匀度指数由 2007 年的 0.861 上升至 2012 年的 0.862,再上升至 2017 年的 0.875,但差异均不显著($P>0.05$),与 2017 年相比,2022 年的 Pielou 指数下降至 0.874,但差异不显著($P>0.05$)。

2.2 群落结构特征变化

2.2.1 径级结构变化

径级结构分析发现(图 2),群落中的小径级个体处于优势地位,中、大径级个体较少,群落呈现倒“J”级结构。随着群落的演替,小径级的个体比例呈大幅下降趋势,常绿树种的小径级个体减少 40.5%,落叶树种的小径级个体锐减 64.3%,群落整体的个体减少近 50.2%;中径级的个体比例仅 2007—2012 年间常绿树种的个体略微增加,其余年份呈现下降趋势,常绿树种的个体整体减少 10.4%,落叶树种的个体减少 30.8%,群落整体的个体减少 19.8%;而大径级的个体比例呈现上升趋势,仅部分年份略微下降,常绿树种的个体增长了 27.9%,落叶树种的个体增长 30.1%,群落整体的个体增加 29.6%。15 年间,小径级和中径级的个体仍以常绿树种为主,但大径级以落叶树种主导,特别是 $DBH \geq 35\text{cm}$ 的个体中,常绿树种个体数始终未突破 1 株,落叶树种占据绝对的主导地位。

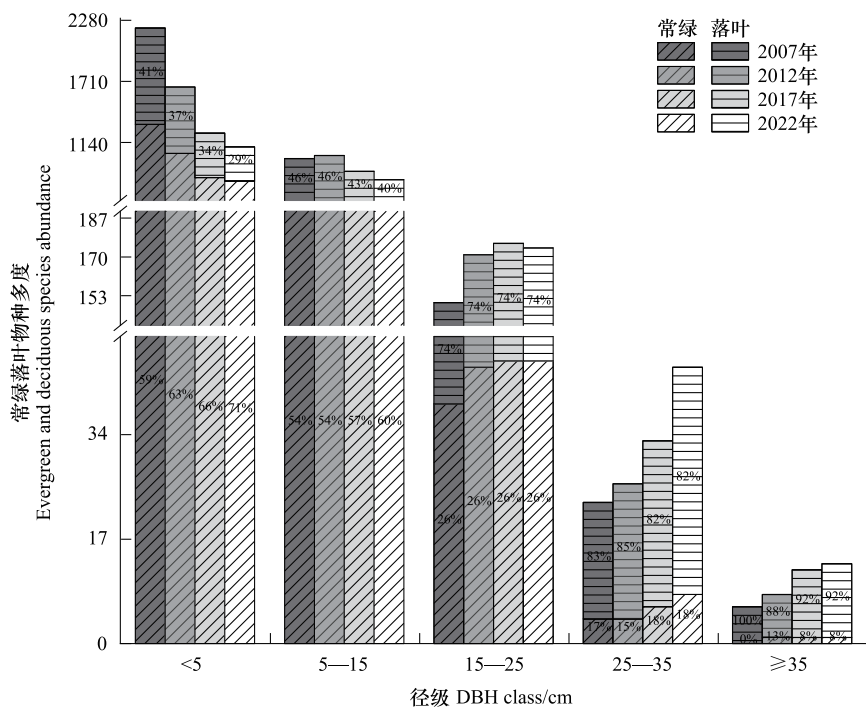


图 2 常绿和落叶树种径级结构变化

Fig.2 Changes in the diameter class structure of evergreen and deciduous species

DBH: 胸高处直径 Diameter at breast height

2.2.2 结构多样性变化

由图 3 可知,15 年间,群落的胸径变异系数(V_d)与胸径基尼系数(G_d)变化趋势一致,都是在 2007 年—2012 年间下降,在 2012—2022 年间上升,且 2007 年和 2022 年相对较高。其中 2007 年和 2022 年 V_d 分别为 91.806 和 92.613,与 2012 年的 V_d 83.986 有显著差异($P<0.05$),与 2017 年 87.323 没有显著差异($P>0.05$); 2007 年和 2022 年 G_d 分别为 0.736 和 0.740,与 2012 年的 G_d 0.704 有显著差异($P<0.05$),与 2017 年 0.718 没有显著差异($P>0.05$)。

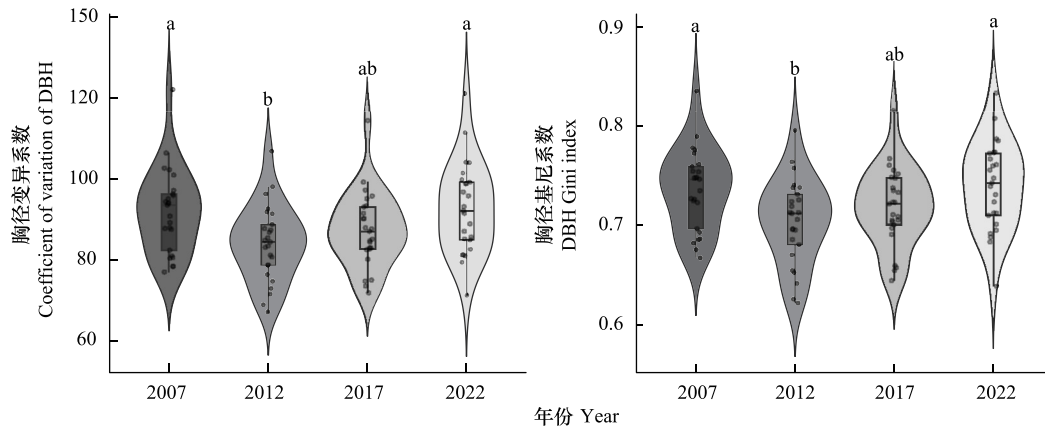


图3 群落结构多样性的变化

Fig.3 Dynamics of community structural diversity

2.3 种群动态变化

2.3.1 优势种重要值变化

重要值分析发现,15年间重要值排名前14位的物种中仅岩樟的排序未发生变化,其余物种的排序均发生变化(表1)。其中铁榄和小叶栎树是群落中最重要的两个物种,铁榄的重要值在2012年达到最高后开始下降,但始终位于重要值的前两位,而小叶栎树的重要值逐年上升,并在2017和2022年升至第一。从2007年到2012年,3个物种重要值排序上升,5个物种重要值排序下降,除小叶女贞、掌叶木、榔榆、粗糠柴、岩樟和青檀6个物种重要值降低,其余8个物种重要值均增加;从2012年到2017年,7个物种重要值排序上升,5个物种重要值排序下降,除铁榄、小叶女贞、朴树和粗糠柴4个物种重要值降低,其余10个物种重要值增加;从2017年到2022年,4个物种重要值排序上升,2个物种重要值排序下降,除铁榄、小叶女贞、掌叶木和罗伞4个物种重要值降低,其余10个物种重要值增加。值得注意的是,在15年间,仅粗糠柴的重要值排序在2012年后下降至14名外,小花山小橘进入前14位,其余物种保持优势或较优势的物种。

表1 重要值前14位树种组成变化

Table 1 Compositional changes of the top 14 tree species by importance value

树种 Species	科 Family	属 Genera	生长型 Growth form	重要值 Important value				重要值排序 Order of important value			
				2007	2012	2017	2022	2007	2012	2017	2022
铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	山榄科	铁榄属	落叶	8.29	8.78	8.14	7.11	1	1	2	2
小叶栎树 <i>Boniiodendron minus</i>	无患子科	黄梨木属	落叶	7.34	7.60	8.78	9.04	2	2	1	1
小叶女贞 <i>Ligustrum japonicum</i>	木犀科	女贞属	常绿	6.26	6.21	4.96	4.07	3	3	3	6
广西密花树 <i>Rapanea kwangsiensis</i>	紫金牛科	密花树属	常绿	4.63	4.65	4.73	5.05	4	4	4	3
掌叶木 <i>Handeliodendron bodinieri</i>	无患子科	掌叶木属	落叶	3.50	3.25	3.26	3.09	5	6	8	8
千里香 <i>Murraya paniculata</i>	芸香科	九里香属	常绿	3.10	3.21	3.96	5.01	6	7	5	4
菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	紫葳科	菜豆树属	落叶	3.08	3.42	3.78	4.23	7	5	6	5
榔榆 <i>Ulmus parvifolia</i>	榆科	榆属	落叶	3.07	2.62	3.53	3.65	8	9	7	7
粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	大戟科	野桐属	常绿	2.79	2.39	1.70	1.32	9	10	18	22
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	榆科	朴属	落叶	2.76	2.90	2.91	2.95	10	8	9	9
粉苹婆 <i>Sterculia euosma</i>	梧桐科	苹婆属	常绿	2.25	2.33	2.57	2.58	11	11	10	10
岩樟 <i>Cinnamomum saxatile</i>	樟科	樟属	常绿	2.21	2.21	2.30	2.48	12	12	12	12
青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii</i>	榆科	青檀属	落叶	2.19	2.11	2.21	2.41	13	11	10	10
罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	五加科	罗伞属	常绿	2.15	2.20	2.49	2.38	14	13	11	14

除粗糠柴外,表中选取的大部分物种为2007—2022年间重要值均大于2的物种

2.3.2 群落水平种群动态

由表 2 可知,2007—2017 年,群落中重要值前 14 位的物种中除小叶栎树、粉苹婆和青檀外其余物种的死亡率升至最高,并在 2017—2022 年间呈下降趋势;而在 2007—2017 年,除朴树外的其余物种补员率均有一定程度的上升,并在 2017—2022 年除罗伞外补员率均高于 2007—2012 年;在 2007—2022 年间除了铁榄、小叶女贞、广西密花树和粗糠柴这几个物种的种群变化率在部分年间大于 5%,其余物种均保持较稳定的一个状态,而广西密花树、千里香、菜豆树、榔榆、粉苹婆、青檀的种群变化率逐年递增,特别是千里香在 15 年间种群变化率由-3.2%增长到 4.6%,优势地位增加。15 年间,平均死亡率在 2007—2017 年由 4.5%增长到 7.4%,随后在 2017—2022 年下降到 4.2%;平均补员率逐年递增,由 0.6%增长到 2.2%;平均种群变化率在 2007—2017 年由-3.9%下降到-5.5%,随后在 2017—2022 年增长到-2.0%。

表 2 群落主要树种的死亡率、补员率及种群变化率的变化

Table 2 Changes in mortality rates, recruitment rates, and population change rates of Major Species in the Community

树种 Species	死亡率 Mortality rate/%			增补率 Recruitment rate/%			种群变化率 Population change rate/%		
	2012	2017	2022	2012	2017	2022	2012	2017	2022
铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	10.6	26.8	16.8	2.6	3.8	3.8	-8	-23	-13
小叶栎树 <i>Boniodendron minus</i>	3.6	3.2	4	0.6	3.4	2.6	-3	0.2	-1.4
小叶女贞 <i>Ligustrum japonicum</i>	10	19.6	10.6	1.2	1.2	3.8	-8.8	-18.4	-6.8
广西密花树 <i>Rapanea kwangsiensis</i>	8	13.4	5.4	1.2	5	5	-6.8	-8.4	-0.4
掌叶木 <i>Handeliodendron bodinieri</i>	1	1.8	1.6	0	0.2	0.6	-1	-1.6	-1
千里香 <i>Murraya paniculata</i>	3.8	6.4	4	0.6	5.6	8.6	-3.2	-0.8	4.6
菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	2.8	3.4	1.6	0.2	1	0.8	-2.6	-2.4	-0.8
榔榆 <i>Ulmus parvifolia</i>	0.8	1	0.8	0	0.2	0.6	-0.8	-0.8	-0.2
粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	7.6	9.4	4	0	1	0.6	-7.6	-8.4	-3.4
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	1.8	3.8	1.4	0.4	0	0.2	-1.4	-3.8	-1.2
粉苹婆 <i>Sterculia euosma</i>	1.8	1.6	1.2	0	0.2	0.4	-1.8	-1.4	-0.8
岩樟 <i>Cinnamomum saxatile</i>	4	6.6	2.6	0.2	1.8	1.6	-3.8	-4.8	-1
青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii</i>	2.8	2.2	1.4	0.2	1.2	1.4	-2.6	-1	0
罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	3.8	4	3.6	0.8	1.8	0.6	-3	-2.2	-3
总平均 Total average	4.5	7.4	4.2	0.6	1.9	2.2	-3.9	-5.5	-2.0

表中 2012、2017、2022 分别表示某物种在 2007—2012、2012—2017、2017—2022 的变化情况

2.3.3 不同径级种群动态特征

由图 4 可知,群落的死亡率和增补率均随径级增大而逐渐减少,不同径级表现出明显的动态分化特征。小径级在 15 年间年均死亡率为 3.18%,其中 2007—2012 年年均死亡率为 3.02%,2012—2017 年上升至 4.38%,2017—2022 年降至 2.35%。小径级增补率呈持续上升趋势,从 2007—2012 年的年均 0.36%提升至 2012—2017 年的 1.61%,进一步提升至 2017—2022 年的 2.14%。中径级动态相对稳定,15 年间年均死亡率为 1.44%,增补率在 2012—2017 年短暂下降至 0.17%后,于 2017—2022 年回升至 0.29%。大径级表现出最强的稳定性,15 年间年均死亡率仅为 0.17%,2017—2022 年年均增补率为 0.02%。

3 讨论

3.1 群落组成和结构变化

4 次调查数据显示,随着群落的演替,群落中物种的数量由 99 种微降至 98 种,科属的数量有着一定的波动,但群落整体的个体数量呈下降趋势。新增的刺叶冬青等 3 个物种以及消失的椴木等 8 个物种数量均没有超过 5 株,都属于稀有种或偶见种,群落物种数量的波动主要受稀有种或偶见种的动态来驱动,因其种群更易受到个体的存活情况而更替^[29-30]。古田山常绿阔叶林 24hm² 样地 15 年监测发现,群落物种组成高度稳定,

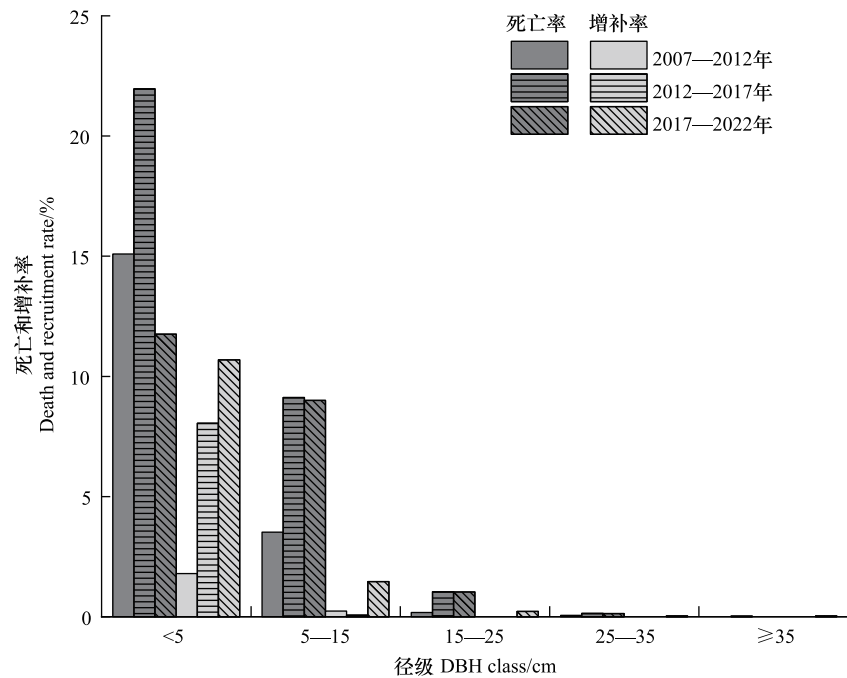


图4 群落不同径级个体死亡和增补率

Fig.4 Mortality and recruitment rates of individuals in different diameter classes within the community

优势种地位几乎无变化^[31];鼎湖山亚热带森林 20 年动态显示,气候变化导致部分先锋种重要值上升^[18]。相比之下,木论喀斯特森林优势种排序波动更为明显,反映了喀斯特环境的高度异质性对种群动态的强烈影响。但粗糠柴作为唯一退出的优势种,其衰退可能与该种对水分胁迫的敏感性有关,而其余的 13 个物种重要值排序大多也发生一定的波动情况,也可能是与这种环境胁迫和种间竞争密切及物种间不同的性状相关^[32],但整体优势种对群落的主导越来越强^[19]。

群落的径级结构能反映未来的演替趋势^[33]。木论 1hm² 样地的物种个体集中在小径级,四次调查小径级个体分别占比 65.4%、57.5%、52.9%、51.7%,尽管小径级个体的比例逐渐下降,中大径级个体比例持续增加,但群落仍保持倒“J”型径级结构,表明群落当前以及未来更新良好。通过对叶生活型分类,我们发现常绿物种在中小径级一直占主导,而大径级个体则以落叶物种主导,这与天童山^[34]、鼎湖山^[18]和八大公山^[35]相似,但与湖北神农架样地的情况相反^[36]。这可能由于常绿树种具有光合连续性优势,全年都能进行光合作用有利于幼苗在林下低光环境中生存,同时常绿叶片的长期保持减少了养分周转成本,其具有较高的萌蘖能力,有利于在干扰后快速恢复,而落叶树种资源获取能力强,深根系和高比叶面积有利于获取深层土壤水分和养分,抗逆性强,落叶习性有助于度过干旱和低温胁迫,同时寿命较长,一旦建立种群能够长期维持竞争优势^[37]。这种径级结构分化模式在喀斯特森林中尤为明显,反映了水分和养分双重限制环境下的物种共存机制。常绿树种通过占据更新层维持种群延续,落叶树种通过占据冠层空间获得长期竞争优势。

3.2 群落生物多样性变化

本研究中,群落物种多样性的变化模式体现了喀斯特森林演替的特殊性质。丰富度指数显著下降反映了环境筛选的强化效应,在水分和养分双重限制的喀斯特环境中,只有具备特定适应性状的物种能够维持稳定种群。Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数的逐渐降低表明群落内部竞争格局的重构,优势种通过资源竞争优势扩大种群规模,群落结构趋于简化。Pielou 均匀度指数先升后降的复杂变化模式可能与喀斯特环境的多重胁迫因子有关,初期环境筛选可能促进了物种间的均匀分布,但随着演替进程,优势种的竞争优势逐渐显现,导致均匀度下降,这一模式与传统森林演替理论(长白山、BCI 样地^[38]等)存在差异,反映了喀斯特生态系

统的独特演替轨迹^[35]。但与天目山^[39]和钱江源国家公园的研究相似,这可能是由于群落在演替过程中受到了一定的干扰^[8]。

结构多样性的先降后升模式更加明确地揭示了群落演替的阶段性特征。2007—2012 年结构多样性的下降可能与外部干扰或气候事件相关,导致群落结构趋于单一化^[40]。而在 2012 年后结构多样性的持续上升表明群落进入了竞争分化阶段,不同物种通过占据不同的垂直空间实现共存,这种垂直结构复杂化是群落趋于成熟的重要标志^[41]。不同层次物种共存,个体的差异变大,表明群落可能处于竞争最激烈的阶段^[42],结构多样性的增加也反映了物种对有限空间资源的充分利用,体现了喀斯特森林高效的资源配置策略^[43]。

3.3 群落种群动态变化

群落的死亡率和增补率是反映群落更新状况的直接指标^[19]。巴拿马 Barro Colorado (BCI) 样地^[44]中 DBH \geq 1cm 的个体年死亡率为 2.64%、年增补率为 2.87%,马来西亚 Pasoh 样地^[44]分别为 1.46%和 1.65%,乌岩岭样地^[19]分别为 2.73%和 0.31%,古田山样地^[45]分别为 2.02%和 6.65%,百山祖样地^[46]分别为 1.45%和 0.62%。本研究中,DBH \geq 1cm 的个体年死亡率为 4.87%、年增补率为 1.51%、年种群变化率为-3.36%,与其他的一些常绿阔叶林相比,有着较高的年死亡率以及种群变化率。这可能归因于喀斯特森林的环境胁迫和空间异质性的综合作用,喀斯特地貌的高度破碎化导致微生境条件差异极大,岩石出露率高达 80%,土壤分布呈斑块状,形成了水分和养分的强烈空间变异。在干旱季节,土壤水分严重不足,加上土层浅薄导致的保水能力差,使得大量个体面临水分胁迫死亡^[47]。此外,喀斯特地区频繁的极端天气事件,如干旱、暴雨和大风等,直接导致树木死亡率上升。土壤侵蚀和根系裸露现象在坡度较大的区域尤为严重,进一步增加了个体死亡风险。虽然种间竞争在群落动态中发挥重要作用,但在喀斯特环境中,非生物环境胁迫往往是决定个体存活的主导因子。较高的死亡率实际上反映了喀斯特森林群落对极端环境的适应过程,是维持群落长期稳定性的重要机制^[48]。

不同径级的种群动态特征显示出明显的分化模式。小径级表现出最高的死亡率和最活跃的更新动态,15 年间年均死亡率为 3.18%,其中在 2012—2017 年间达到峰值 4.38%,随后在 2017—2022 年降至 2.35%。值得注意的是,小径级增补率呈现持续上升趋势,从 2007—2012 年的 0.36%提升至 2017—2022 年的 2.14%,表明尽管更新层个体面临强烈的环境筛选压力,但群落的更新潜力正在逐步恢复。中径级的动态相对稳定,年均死亡率为 1.44%,增补率从 2007—2012 年的 0.24%下降至 2012—2017 年的 0.07%后,于 2017—2022 年回升至 0.29%,反映出中径级个体已经度过了环境筛选的关键期。大径级表现出最强的稳定性,15 年间年均死亡率仅为 0.17%,年均增补率为 0.02%,表明成年树木对喀斯特环境具有较强的适应性和抵抗力。这种径级分化的动态模式与喀斯特环境的资源异质性密切相关,小径级个体主要分布在土壤浅薄的微生境中,对水分波动和养分限制更为敏感,而大径级个体通过发达的根系能够获取深层土壤资源,在干旱等极端环境下具有更强的缓冲能力。

通过对群落中重要值前 14 位的种群动态分析发现,部分优势种如铁榄、小叶女贞等死亡率和种群变化率一直 \geq 5%,优势地位衰退,这可能与其对喀斯特环境胁迫的敏感性差异有关。铁榄作为落叶树种,虽然在冠层占据优势位置,但其幼苗对土壤水分波动的耐受性较低,导致更新层死亡率较高。小叶女贞作为常绿树种,在小径级虽占据数量优势,但其浅根系特征使其在干旱胁迫下竞争力减弱。相比之下,千里香等物种的种群变化率从负值转为正值,表明其通过有效的资源获取策略在竞争中获得优势。整体上年死亡率和年变化率先上升后下降,而年补员率稳步上升,虽然暂时补员数量有限,但衰退速度可以控制,表明群落正在向更稳定的阶段过渡,但整体并未达到动态平衡。这种动态模式表明群落正处于从环境胁迫主导向竞争平衡主导的过渡阶段,但由于喀斯特环境的持续筛选作用和资源限制,群落短期内难以达到完全的动态平衡。

4 结论

基于 15 年长期监测数据,木论喀斯特常绿落叶阔叶混交林呈现以下关键动态特征:群落物种组成相对稳

定,径级结构保持倒“J”型但趋向成熟化,常绿树种主导更新层,落叶树种主导冠层;物种多样性总体下降但结构多样性增加,反映了环境筛选与空间分化的双重作用;种群动态表现出强烈的径级分化特征,高死亡率体现了喀斯特环境的筛选压力,但增补率的提升显示群落更新潜力正在恢复。研究结果揭示了喀斯特森林独特的演替模式,为脆弱生态系统的保护和恢复提供了重要的科学依据。

参考文献 (References):

- [1] 何浩,潘耀忠,朱文泉,刘旭拢,张晴,朱秀芳. 中国陆地生态系统服务价值测量. 应用生态学报, 2005, 16(6): 1122-1127.
- [2] 王淑静,赖佩玉,郝斌飞,马明国,韩旭军. 西南地区 2001—2019 年森林损失特征遥感监测与时空分析. 遥感技术与应用, 2021, 36(3): 552-563.
- [3] 吕妍,张黎,闫慧敏,任小丽,王军邦,牛忠恩,顾峰雪,何洪林. 中国西南喀斯特地区植被变化时空特征及其成因. 生态学报, 2018, 38(24): 8774-8786.
- [4] 熊松,涂江,谢彦军,邓晰朝,覃国乐,彭晚霞,曾馥平,占志立,谭卫宁,黄国勤,杜虎. 喀斯特常绿落叶阔叶林凋落物产量动态及影响因素. 生物多样性, 2024, 32(12): 124-134.
- [5] McDowell N G, Allen C D, Anderson-Teixeira K, Aukema B H, Bond-Lamberty B, Chini L, Clark J S, Dietze M, Grossiord C, Hanbury-Brown A, Hurr G C, Jackson R B, Johnson D J, Kueppers L, Lichstein J W, Ogle K, Poulter B, Pugh T A M, Seidl R, Turner M G, Uriarte M, Walker A P, Xu C G. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 2020, 368(6494): eaaz9463.
- [6] Stevens-Rumann C S, Kemp K B, Higuera P E, Harvey B J, Rother M T, Donato D C, Morgan P, Veblen T T. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. *Ecology Letters*, 2018, 21(2): 243-252.
- [7] 马克平,徐学红. 中国森林生物多样性监测网络有力支撑生物群落维持机制研究. 中国科学: 生命科学, 2020, 50(4): 359-361.
- [8] 贾贞妮,张意岑,杜彦君,任海保. 干扰对中亚热带森林群落物种多样性演替动态的影响. 生物多样性, 2025, 33(2): 14-26.
- [9] 李其斌,张春雨,赵秀海. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多样性及其影响因子. 生态学报, 2022, 42(17): 7147-7155.
- [10] HilleRisLambers J, Adler P B, Harpole W S, Levine J M, Mayfield M M. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, 43: 227-248.
- [11] Forrester D I, Bauhus J. A review of processes behind diversity—productivity relationships in forests. *Current Forestry Reports*, 2016, 2(1): 45-61.
- [12] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J P, Hector A, Hooper D U, Huston M A, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294(5543): 804-808.
- [13] 牛一迪,蔡体久. 大兴安岭北部次生林演替过程中物种多样性的变化及其影响因子. 植物生态学报, 2024, 48(3): 349-363.
- [14] 孟莹莹,周莉,周旺明,于大炮,包也,王晓雨,郭焱,代力民. 长白山风倒区植被恢复 26 年后物种多样性变化特征. 生态学报, 2015, 35(1): 142-149.
- [15] 单伟强,房帅,尹进,任静,蔺菲,毛子昂,郝占庆,东北温带针阔混交林不同演替阶段树木种群动态及其与功能性状的关系. 应用生态学报, 2024, 35(9): 2501-2510.
- [16] 丁晖,陈水飞,徐辉,罗夏琦,李垚,许宝坤,吴翼,吴延庆,雍凡,周炜伦, 2013—2018 年武夷山亚热带常绿阔叶林乔木层动态. 生态学报, 2022, 42(8): 3458-3469.
- [17] 金毅,陈建华,米湘成,任海保,马克平,于明坚. 古田山 24ha 森林动态监测样地常绿阔叶林群落结构和组成动态: 探讨 2008 年冰雪灾害的影响. 生物多样性, 2015, 23(5): 610-618.
- [18] 邹顺,周国逸,张倩媚,孟泽,褚国伟,徐姗,夏艳菊. 1992—2015 年鼎湖山季风常绿阔叶林群落种间关联动态. 生态学报, 2019, 39(17): 6362-6371.
- [19] 单航,雷祖培,郑方东,韦博良,仲磊,于明坚. 2013—2023 年浙江乌岩岭次生常绿阔叶林群落动态变化. 生物多样性, 2024, 32(12): 158-168.
- [20] Du H, Wang X, Yuan W, Wu F, Jia L Y, Liu N T, Lin C J, Gan J, Zeng F P, Wang K L, Feng X B. Elevated mercury deposition, accumulation, and migration in a karst forest. *Environmental Science & Technology*, 2023, 57(45): 17490-17500.
- [21] 张芳,杜虎,曾馥平,彭晚霞,宋同清. 喀斯特峰丛洼地原生林群落更新动态. 生态学报, 2019, 39(22): 8516-8525.
- [22] 刘璐,宋同清,彭晚霞,王克林,杜虎,鹿士杨,曾馥平. 木论喀斯特自然保护区土壤微生物生物量的空间格局. 生态学报, 2012, 32(1): 207-214.
- [23] 刘璐,刘志成,杨瑞莹,张任菲,李豪,许晓明. 永定河干涸段(卢梁段)河流廊道植物群落数量分类及多样性特征. 生态学报, 2020, 40(24): 9129-9137.
- [24] 方精云,王襄平,沈泽昊,唐志尧,贺金生,于丹,江源,王志恒,郑成洋,朱江玲,郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范.

- 生物多样性, 2009, 17(6): 533-548.
- [25] Dănescu A, Albrecht A T, Bauhus J. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 2016, 182(2): 319-333.
- [26] 庞荣荣, 彭潔莹, 闫琰. 太白山次生锐齿栎林地上生物量影响因素. *林业科学*, 2021, 57(10): 157-165.
- [27] 徐玮泽, 刘琪璟, 孟盛旺, 周光. 长白山阔叶红松林树木种群动态的长期监测. *应用生态学报*, 2018, 29(10): 3159-3166.
- [28] R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria; R Foundation for Statistical Computing. 2024.
- [29] 杨旭霏, 王斌, 李冬兴, 陆芳, 李健星, 陶旺兰, 唐年武, 郭屹立, 向悟生, 李先琨. 桂西南喀斯特季节性雨林东京桐群落物种多样性的时序动态. *广西植物*, 2025, 45(6): 1034-1045.
- [30] Condit R, Engelbrecht B M J, Pino D, Pérez R, Turner B L. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(13): 5064-5068.
- [31] 祝燕, 赵谷风, 张俪文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 262-273.
- [32] 徐建, 韦新良, 王敬, 汪贤挺, 俞立鹏. 龙王山落叶阔叶林优势树种的种内种间竞争. *浙江农林大学学报*, 2014, 31(6): 868-876.
- [33] 葛结林, 熊高明, 邓龙强, 赵常明, 申国珍, 谢宗强. 湖北神农架山地米心水青冈-多脉青冈混交林的群落动态. *生物多样性*, 2012, 20(6): 643-653.
- [34] 杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华. 浙江天童 20ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. *生物多样性*, 2011, 19(2): 215-223.
- [35] 卢志军, 鲍大川, 郭屹立, 路俊盟, 王庆刚, 何东, 张奎汉, 徐耀粘, 刘海波, 孟红杰, 黄汉东, 魏新增, 廖建雄, 乔秀娟, 江明喜, 谷志容, 廖春林. 八大公山中亚热带山地常绿落叶阔叶混交林物种组成与结构. *植物科学学报*, 2013, 31(4): 336-344.
- [36] 魏嘉欣, 姜治国, 杨林森, 熊欢欢, 金胶胶, 罗方林, 李杰华, 吴浩, 徐耀粘, 乔秀娟, 魏新增, 姚辉, 余辉亮, 杨敬元, 江明喜. 湖北神农架中亚热带山地落叶阔叶林 25 ha 动态监测样地群落物种组成与结构特征. *生物多样性*, 2024, 32(3): 5-15.
- [37] 刘明伟, 赵常明, 陈聪琳, 徐凯, 徐文婷, 熊高明, 葛结林, 邓滢, 申国珍, 谢宗强. 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林物种组成与群落结构. *植物科学学报*, 2024, 42(6): 737-747.
- [38] Cavagna A, Fort H, Grigera T S. Testing for stationary dynamics in the Barro Colorado Island forest. *Ecological Indicators*, 2023, 146: 109880.
- [39] 吴登瑜, 汤孟平. 天目山不同演替阶段乔木林物种多样性及其影响因子. *应用生态学报*, 2025, 36(1): 13-20.
- [40] Moi D A, García-Ríos R, Zhu H, Daquila B V, Mormul R P. Intermediate disturbance hypothesis in ecology: a literature review. *Annales Zoologici Fennici*, 2020, 57(1-6): 67.
- [41] Tilman D. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 1985, 125(6): 827-852.
- [42] Hara T. Dynamics of size structure in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 1988, 3(6): 129-133.
- [43] Huston M A. Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology*, 2014, 95(9): 2382-2396.
- [44] Condit R, Ashton P S, Manokaran N, LaFrankie J V, Hubbell S P, Foster R B. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 1999, 354(1391): 1739-1748.
- [45] 汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 古田山常绿阔叶林主要树种 2002—2007 年间更新动态. *生物多样性*, 2011, 19(2): 178-189.
- [46] 陈小荣, 陈圆圆, 骆争荣, 丁炳扬. 百山祖中山亚热带常绿阔叶林群落 5 年动态特征. *浙江农林大学学报*, 2013, 30(6): 821-829.
- [47] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 曹洪麟, 李先琨, 覃文更, 谭卫宁, 刘璐. 喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落的组成与生物多样性特征. *生物多样性*, 2010, 18(4): 355-364.
- [48] 张忠华, 胡刚, 刘立斌, 程安云, 胡聪, 吴洋洋, 倪健. 黔中北亚热带喀斯特次生林动态监测样地: 物种组成与群落结构. *生态学报*, 2022, 42(2): 742-754.