

DOI: 10.20103/j.stxb.202505141157

赵丽珍, 吴敬东, 王明旭, 付新喜, 刘应志, 刘其武, 封林华, 肖怀中. 南山国家公园候选区濒危植物长苞铁杉生境群落及种群结构特征. 生态学报, 2026, 46(4): 2074-2084.

Zhao L Z, Wu J D, Wang M X, Fu X X, Liu Y Z, Liu Q W, Feng L H, Xiao H Z. Habitat community and population structure characteristics of endangered plant *Nothotsuga longibracteata* in the candidate area of Nanshan National Park. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(4): 2074-2084.

南山国家公园候选区濒危植物长苞铁杉生境群落及种群结构特征

赵丽珍¹, 吴敬东², 王明旭³, 付新喜^{1,*}, 刘应志⁴, 刘其武⁵, 封林华⁴, 肖怀中⁴

1 中南林业科技大学生态环境学院, 长沙 410004

2 中南林业科技大学低空经济学院, 长沙 410004

3 湖南省林业局, 长沙 410004

4 湖南南山国家公园管理局, 邵阳 422000

5 湖南黄桑国家级自然保护区, 邵阳 422607

摘要:长苞铁杉(*Nothotsuga longibracteata*)是中国特有的珍稀濒危植物,被列为国家Ⅱ级重点保护野生植物。而位于南山国家公园候选区黄桑国家级自然保护区源头山的长苞铁杉群又是全国百个最美古树群之一,保护意义重大。为揭示该长苞铁杉种群的生存潜力与濒危机制,实现科学有效保护目标,采用标准样地调查法,通过空间代替时间的研究策略,分析了该群落特征及种群年龄结构,编制了种群静态生命表和存活曲线,并进一步结合种群动态量化分析和时间序列模型,预测了种群未来发展趋势。研究表明:(1)长苞铁杉生境群落共有植物 64 种,被子植物占比最高(94.1%),长苞铁杉为乔木层的显著优势种;(2)该长苞铁杉群共有完整植株 32 株,种群的年龄结构整体表现为 I 龄级个体比重小,其余龄级个体比重大,难以维持种群的更替,属于衰退型种群;(3)基于静态生命表所构建存活曲线符合 Deevey—II 型特征,这反映出长苞铁杉种群具有相对稳定的死亡模式;(4)种群动态分析显示, V_{pi} 和 V'_{pi} 指数均为正值,但 V'_{pi} 趋近于零,表明该种群在未来将维持缓慢的增长态势,但整体上抗外界干扰能力弱;(5)时间序列分析预测发现,尽管预测显示种群整体数量存在缓慢增长,但受 I 龄级个体存活率低、自然更新受阻、年龄结构断层等因素,未来该种群整体仍呈现不同程度的衰退趋势,甚至濒危。基于以上结果,本文提出以就地保护为主,生境修复为辅的综合保护策略,以促进长苞铁杉种群的保护与恢复。

关键词:珍稀濒危植物;长苞铁杉;生境群落;种群结构;种群动态

Habitat community and population structure characteristics of endangered plant *Nothotsuga longibracteata* in the candidate area of Nanshan National Park

ZHAO Lizhen¹, WU Jingdong², WANG Mingxu³, FU Xinxin^{1,*}, LIU Yingzhi⁴, LIU Qiwu⁵, FENG Linhua⁴, XIAO Huaizhong⁴

1 School of Ecology and Environment, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 School of Low-Altitude Economy, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

3 The Forestry Department of Hunan Province, Changsha 410004, China

4 Hunan Nanshan National Park Administration, The Forestry Department of Hunan Province, Shaoyang 422000, China

5 Hunan Huangsang National Nature Reserve, The Forestry Department of Hunan Province, Shaoyang 422607, China

Abstract: *Nothotsuga longibracteata*, a rare and endangered plant endemic to China, was listed as second-grade national

基金项目:湖南省林业科技攻关与创新资金项目(XLK202523);南山国家公园珍稀野生动植物种群保护与恢复项目(2024002633);省级林业生态保护修复及发展项目(2130234)

收稿日期:2025-05-14; **网络出版日期:**2025-11-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fuxinxin123@163.com

key protected wild plant, underscoring its high conservation value. The *Nothotsuga longibracteata* community at Yuantoushan in Huangsang National Nature Reserve, a candidate area for Nanshan National Park, was recognized as one of China's 100 most remarkable ancient tree assemblages, further highlighting its profound conservation significance for ecological preservation. To elucidate the survival potential and endangerment mechanisms of *Nothotsuga longibracteata* populations for scientifically effective conservation and achieve scientifically effective conservation goals, this study employed the standard plot survey method. Guided by a spatial-for-temporal substitution strategy, it analyzed community characteristics and population age structure in detail. Static life tables and survival curves of the population were meticulously constructed. Additionally, by integrating quantitative analyses of population dynamics with time series models, reliable predictions regarding the population's future development trends were generated to inform targeted conservation efforts. The results indicated the following: (1) The habitat community of *Nothotsuga longibracteata* comprised a total of 64 plant species, among which angiosperms accounted for the highest proportion (94.1%), and *Nothotsuga longibracteata* was confirmed as the dominant species in the tree layer. (2) The *Nothotsuga longibracteata* population consisted of 32 intact individual plants. The age structure of the population showed a relatively small proportion of Age Class I individuals while a relatively large proportion of individuals in other age classes, which made it difficult to maintain normal population replacement and thus belonged to a declining population. (3) The survival curve that was constructed based on the static life table fitted the characteristics of Deevey—II type, which clearly reflected that the population had a relatively stable mortality pattern. (4) Population dynamics analysis revealed positive V_{pi} and V'_{pi} indices (V'_{pi} approaching zero), suggesting potential slow future growth but weak disturbance resistance. (5) Time series analysis predicted that although the population was projected to show a general trend of slow overall growth in the future, key factors such as the persistently low survival rates of Age Class I individuals, seriously blocked natural regeneration processes, and obviously prominent age structural discontinuity led to persistent population decline with varying degrees of severity, which could potentially exacerbate its endangered status. Based on all of these important findings, this study proposed a comprehensive integrated conservation strategy prioritizing in situ protection measures, supplemented by targeted habitat restoration efforts, with the goal to enhance the effective preservation and natural recovery of the *Nothotsuga longibracteata* population.

Key Words: rare and endangered plants; *Nothotsuga longibracteata*; habitat community; population structure; population dynamics

种群是物种在自然界中存在、繁衍和进化的基本单元,也是维持生态系统结构和功能的重要组成部分^[1]。作为生物多样性保护的关键研究对象,种群动态及其结构特征长期以来受到生态学、保护生物学和资源管理领域的广泛关注。种群结构是指种群内个体在年龄、性别、空间分布和遗传组成等方面的配置格局,它既是种群历史动态的累积结果,也是未来发展趋势的重要预测指标。深入解析种群结构特征,不仅能够揭示种群内部组成特征、种群与生境的适合度,还能评估种群的受干扰状况及预测种群未来发展趋势,进而为生物多样性保护提供理论依据和实践指导^[2]。种群结构研究通常可通过分析个体数量、年龄结构、静态生命表及存活曲线、动态量化、生存函数、时间序列预测等途径来开展^[3]。总体上,研究种群结构可揭示物种的生存状态与稳定性,对促进濒危种群的恢复至关重要。

长苞铁杉(*Nothotsuga longibracteata*)是中国特有珍稀濒危植物,属于松科中较为原始的类群,素有“活化石”之称,已被列为国家Ⅱ级重点保护野生植物^[4]。作为第三纪古近纪孑遗物种的长苞铁杉,曾广泛分布于北半球,但到第四纪冰期,分布区急剧萎缩,目前仅在我国中亚热带针阔混交林的中海拔山区残存。长苞铁杉的急剧减少与其生物学特性和人类活动有密切关系^[5-6]。在繁殖方面,长苞铁杉属于雌雄同株但需异花授粉,传粉效率低。而种子又具有深度休眠特点,自然萌发率不足5%。幼苗更新依赖特定林窗环境,竞争力弱。此外,长苞铁杉生长极其缓慢,乔木成材需80—100年,种群恢复周期长。在人类活动方面,长苞铁杉木材防腐性强,20世纪50—80年代被大量采伐,湖南城步县志记载1958年单年砍伐量超3000株^[7]。而生境破坏也加剧了长苞铁杉的减少。据《中国植物红皮书》旅游开发记载,垦荒造林导致南山等地原生群落面积缩

减,种群呈“岛屿化”分布^[8]。基于以上因素,目前长苞铁杉天然分布仅见于广西、湖南、贵州交界处以及福建南部等中亚热带地区,生境片段化极其严重^[9]。2023年,湖南黄桑国家级自然保护区源头山长苞铁杉群被评为全国100个最美古树群之一^[10],是国内罕见的长苞铁杉古群落。因此,开展该长苞铁杉种群特征研究极其迫切,且保护意义重大。

基于此,本研究采用标准样地调查法,基于野外调查数据,分析种群内部组成结构和分布状况,通过静态生命表、存活曲线、生存函数构建和绘制,揭示长苞铁杉与生境的适合度,利用种群动态量化分析和时间序列预测评估种群受干扰状况及未来种群发展趋势,从而为长苞铁杉的保护和恢复提供基础数据和科学参考。

1 区域概况

本研究区位于南山国家公园湖南黄桑国家级自然保护区源头山,地理坐标为110°05' E,26°22' N,海拔约1000—1200m,分布范围约为32hm²。研究区属中亚热带湿润气候,温暖湿润,四季分明,年均气温为15.7℃,年均降雨量为1536.3mm。山区常年云雾缭绕,空气湿度约在85%—95%之间。土壤类型多为山地黄棕壤,土壤pH值呈弱酸性,主要分布马尾松(*Pinus massoniana*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)等植物。

2 研究方法

2.1 样地设置与野外调查

为合理设置研究样地,本研究在全面踏查湖南黄桑国家级自然保护区源头山长苞铁杉种群的基础上,参照《森林生态系统长期定位观测研究站建设规范》中样地建设相关要求^[11],固定样地的设置见图1。采用全站仪将样地划分为4个20m×30m的样方,并进行固定标记,对样地内所有胸径(DBH)≥1.0cm的木本植物个体,用红色油漆标记其胸径。调查、测定并记录每个样方的总盖度和样方内的植物个体数、胸径、高度和冠幅等。

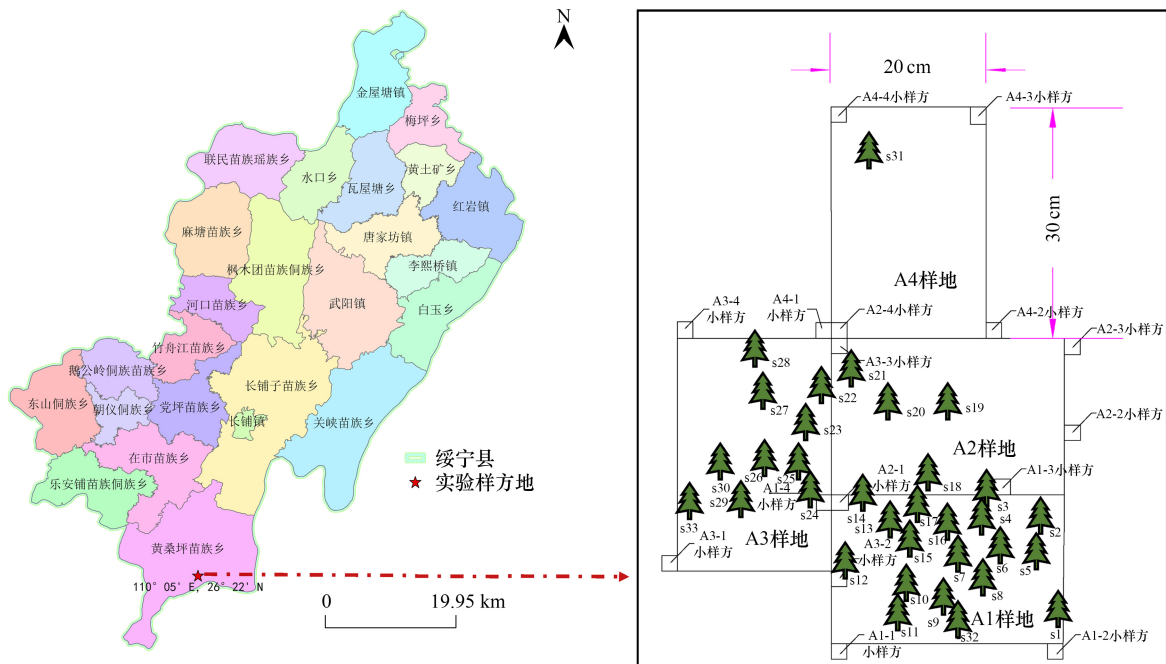


图1 长苞铁杉样地设置及分布图

Fig.1 Map of sample plots and resource distribution of *Nothotsuga longibracteata*

所有小样方大小为2m×2m;S代表长苞铁杉的编号

2.2 年龄结构划分

濒危木本植物的年龄结构,通常采用“空间代替时间”方法,即用径级代替龄级的方式划分^[12]。基于胸径(DBH)实际分布情况,参考乔木径级划分方法^[13]及相关森林资源规划规范标准^[14],本研究区的长苞铁杉种群年龄结构,可划分为5个等级:Ⅰ级, $DBH \leq 40\text{cm}$; Ⅱ级, $40\text{cm} < DBH \leq 60\text{cm}$; Ⅲ级, $60\text{cm} < DBH \leq 80\text{cm}$; Ⅳ级, $80\text{cm} < DBH \leq 120\text{cm}$; Ⅴ级, $DBH > 120\text{cm}$ 。

2.3 群落物种重要值

本研究参照张喜亭等^[15]对林层的划分方法,将林层分为乔木层、灌木层与草本层,其中 $DBH \geq 5\text{cm}$ 的树种为乔木层; $DBH < 5\text{cm}$ 且高度 $H \geq 50\text{cm}$ 的树种为灌木层。

分层计算群落物种重要值:

$$\text{乔木层重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度}) / 3 \quad (1)$$

$$\text{灌木层/草本层重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度}) / 3 \quad (2)$$

其中,相对多度为某一物种株数占所有物种株数总和的百分比;相对频度为某一物种出现的样方数占所有物种出现样方数总和的百分比;相对显著度为某一物种的胸高断面面积占所有物种的胸高断面面积总和的百分比;相对盖度为某一物种的盖度占所有物种盖度总和的百分比^[16]。

2.4 种群静态生命表及存活曲线

参考吴承祯的种群生命表分析方法^[17],编制湖南黄桑国家级自然保护区源头山长苞铁杉种群静态生命表。而静态生命表往往只能反映特定时间点的种群结构,而非长期追踪^[18]。为减少相关因素对原始数据产生的波动,使静态生命表更符合真实规律,本研究采用匀滑技术处理长苞铁杉的原始数据,并绘制存活曲线。

为确定长苞铁杉属于 Deevey—Ⅱ型还是 Deevey—Ⅲ型,参考相关文献^[19],采用指数函数($N_x = N_0 e^{-bx}$)和幂函数($N_x = N_0 x^{-b}$)对两种存活曲线进行拟合,建立检验模型。式中 N_x 、 N_0 分别代表 x 龄级内存活数和种群形成初期的个体数, b 为死亡率。

2.5 种群动态量化分析

参考陈晓德的种群结构动态量化分析方法^[20],应用种群动态量化分析中的三个动态指数,对长苞铁杉种群动态进行定量描述。计算公式如下:

种群龄级间动态指数(V_n)

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} 100\% \quad (3)$$

忽略外部干扰时,种群年龄结构的数量变化动态指数(V_{pi})

$$V_{pi} = \frac{1}{K-1} \sum_{n=i}^{K-1} (S_n \times V_n) \quad (4)$$

考虑未来外部干扰时,种群年龄结构数量变化动态指数(V'_{pi})

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=i}^{K-1} (S_n \times V_n)}{K \times \min(S_1, S_2, \dots, S_K) \sum_{n=i}^{K-1} S_n} \quad (5)$$

种群对外界干扰所承担的风险概率($P_{极大}$)

$$P_{极大} = \frac{1}{K \times \min(S_1, S_2, \dots, S_K)} \quad (6)$$

当 V_n 取正、零、负值时,分别表示种群相邻龄级个体数量的增长、稳定和衰退的动态关系; V_{pi} 、 V'_{pi} 取正、零、负值时分别表示种群个体数量的增长、稳定和衰退情况。式中, S_n 、 S_{n+1} 、分别为第 n 、 $n+1$ 龄级种群个体数, K 为年龄级数。仅当 P 取值为最大时才会对种群动态指数 V'_{pi} 构成最大的影响。

2.6 种群生存力分析

为了更好地分析长苞铁杉种群的动态变化规律,应用生存分析中的四个函数进一步揭示长苞铁杉种群的结构动态变化情况,参考杨凤翔等的计算方法^[21],公式如下:

种群生存率函数($S_{(i)}$)

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times S_3 \cdots \times S_i \quad (7)$$

种群累计死亡率函数($F_{(i)}$)

$$F_{(i)} = 1 - S_i \quad (8)$$

种群死亡密度函数($f_{(i)}$)

$$f_{(i)} = \frac{S_{i-1} - S_i}{h_i} \quad (9)$$

种群危险率函数($\lambda_{(i)}$)

$$\lambda_{(i)} = \frac{2(1 - S_i)}{h_i(1 + S_i)} \quad (10)$$

式中, S_i 为存活率, h_i 为龄级宽度。

2.7 种群数量时间序列预测

应用时间序列分析,可以对种群未来的年龄结构和发展趋势进行预测^[22]。本研究采用一次移动平均法对长苞铁杉种群年龄结构进行模拟和预测^[23],计算公式如下:

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (11)$$

式中, t 为龄级; n 为预测时间年限; X_k 为 k 龄级的种群存活数量; M_t 表示经过 n 年时 t 龄级的种群存活数量。

3 结果与分析

3.1 群落物种组成

由图 2 可知,样地内调查记录植物 64 种,隶属 32 科 42 属。其中被子植物在群落中占比最高,共有 60 种 29 科 38 属。代表性植物有甜槠(*Castanopsis eyrei*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、冬青(*Ilex chinensis*)等;裸子植物共有 3 种 2 科 3 属,依次为长苞铁杉(*Nothotsuga longibracteata*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)。群落中蕨类植物仅 1 种—里白(*Diplazium glaucum*),且呈零星分布。

3.2 群落优势物种分析

由表 1 可知,长苞铁杉为显著优势种,相对显著度高达 68.24%,但相对多度(4.58%)和频度(5.00%)较低,表明个体数量少但单株胸径大。甜槠为乔木层次优势种,同时其多度(21.92%)和显著度(11.95%)均较高,说明甜槠生态位较广。木姜子的重要值位居乔木层第三,其多度第二(15.33%),但显著度低(0.34%),这可能与其为小乔木有关。木荷重要值为 5.58%,位居乔木层第四,其显著度较高(9.01%),但多度低(2.72%),可能与其为散生大树有关。如表 2、3 所示,杜鹃(28.03%)是灌木层中优势种,多度和盖度均较高。鹿角杜鹃(8.26%)与马银花(8.04%)为灌木层次优势种,盖度与频度较高,分布较均匀。柃木的频度突出,但多度较低,可能为少数个体广布。在草本层中,酢浆草占据绝对优势地位,其多度与盖度显著高于其他物种,这可能与其较强繁殖能力和快速扩展特性有关。

3.3 种群年龄结构

种群结构特征及其动态变化规律反映了物种的时空适应策略,不仅决定了种群的生存适合度,同时可作为预测群落演替趋势的重要指标^[24]。经实地调查,湖南黄桑国家级自然保护区源头山内共有长苞铁杉 33 株,其中 1 株仅剩树根,为不完整植株,因此后续分析以 32 株完整植株开展。基于径级特征划分的长苞铁杉种群的年龄结构如图 3 所示。该种群年龄结构共划分为 5 个等级,其中 I 龄级 6 株,II 龄级 11 株,III 龄级 8

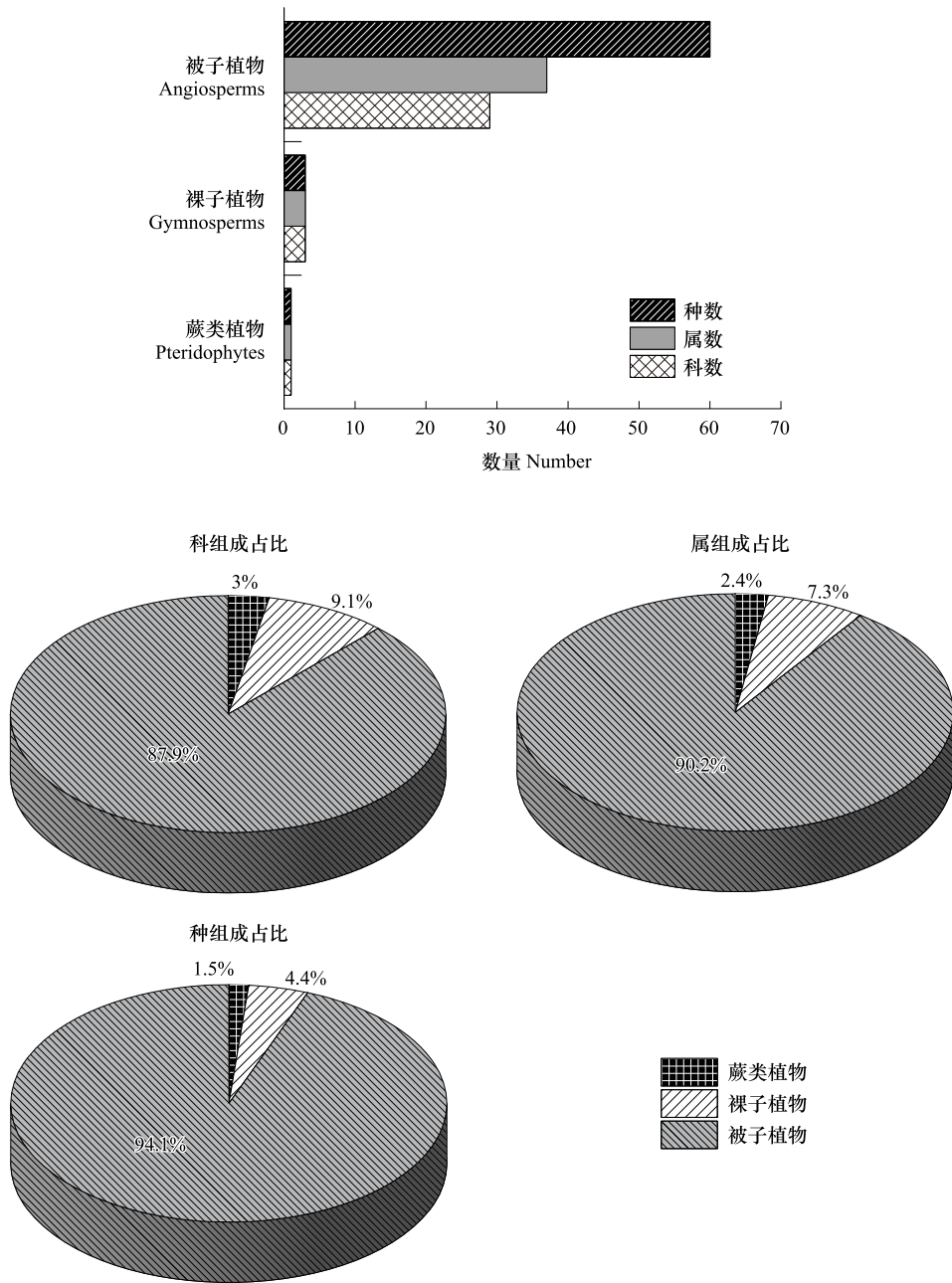


图 2 群落不同分类水平的组成及占比
Fig.2 Composition and proportion of community at different taxonomic levels

株,IV 龄级 6 株,V 龄级 1 株。II 龄级的个体数量最多,占总个体数的 34.375%。种群的年龄结构整体表现为 I 龄级的个体比重小,II 龄级之后,随着龄级增加,植株数量随之减少,呈现“两头小,中间大”的年龄结构,属于衰退型种群。

3.4 种群数量动态

长苞铁杉种群动态量化分析结果如表 4 所示。 V_1 的值为负值(-45.45%),表明此时种群结构已出现衰退趋势; V_2-V_4 均大于零,说明 II 龄级之后种群结构动态表现为增长趋势,整个种群呈现“衰退-增长”波动的结构动态关系。长苞铁杉种群的数量动态变化指数 V_{pi} 为 23.46%, V'_{pi} 为 4.69%,说明长苞铁杉种群动态结构总体波动大,抗外界干扰能力较弱。种群随机干扰风险的极大值为 20%,说明长苞铁杉种群对外界随机干扰有

一定的敏感性。

表 1 乔木层树种的重要值

Table 1 The importance value of arbor tree species

乔木 Tree	相对多度/% Relative abundance	相对频度/% Relative frequency	相对显著度/% Relative dominance	重要值/% Important value
长苞铁杉 <i>Nothotsuga longibracteata</i>	4.58	5.00	68.24	25.94
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	21.92	5.00	11.95	12.96
木姜子 <i>Litsea pungens</i>	15.33	5.00	0.34	6.89
木荷 <i>Schima superba</i>	2.72	5.00	9.01	5.58
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	7.45	5.00	1.60	4.68
木姜叶柯 <i>Lithocarpus litseifolius</i>	4.30	3.75	2.56	3.54
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	2.01	5.00	0.05	2.35
多花蓝果树 <i>Nyssa sylvatica</i>	0.86	3.75	2.09	2.23
桂樱 <i>Prunus laurocerasus L.</i>	1.86	3.75	0.08	1.90
肉桂 <i>Cinnamomum cassia</i>	1.29	3.75	0.02	1.69

表中鹿角杜鹃 DBH \geq 5cm, 为乔木层范围

表 2 灌木层树种的重要值

Table 2 The importance value of shrub species

灌木 Shrub	相对多度/% Relative abundance	相对盖度/% Relative cover	相对频度/% Relative frequency	重要值/% Important values
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	12.32	60.96	10.81	28.03
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	4.15	12.51	8.11	8.26
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	3.30	12.73	8.11	8.04
柃木 <i>Eurya japonica</i>	1.29	1.71	10.81	4.60
栎树 <i>Quercus L.</i>	0.72	1.49	8.11	3.44
油茶 <i>Camellia oleifera</i>	0.86	1.64	5.41	2.63
四照花 <i>Cornus kousa subsp. chinensis</i>	0.43	1.38	5.41	2.41
山茶 <i>Camellia japonica L.</i>	0.57	1.11	5.41	2.36
鼠刺 <i>Itea chinensis Hook. & Arn.</i>	0.43	0.25	5.41	2.03
丁香杜鹃 <i>Rhododendron farrerae Sweet</i>	0.43	1.42	2.70	1.52

表中鹿角杜鹃 DBH<5cm 且高度 $H\geq$ 50cm, 为灌木层范围

表 3 草本层树种的重要值

Table 3 Importance values of herbaceous species

草本 Herbaceous plants	相对多度/% Relative abundance	相对频度/% Relative frequency	相对盖度/% Relative cover	重要值/% Important value
酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	0.57	20	56.43	25.67
麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	0.29	40	18.67	19.65
求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	0.29	20	12.45	10.91
里白 <i>Diplopterygium glaucum</i>	0.14	20	12.45	10.86

表 4 种群年龄结构动态指数

Table 4 Dynamic indices of *Nothotsuga longibracteata* population

种群动态指数级 Dynamic index	V_1	V_2	V_3	V_4	V_{pi}	$P_{极大}$	V'_{pi}
动态指数 Dynamic index value/%	-45.45	27.27	25.00	83.33	23.46	20%	4.69

V_n : 种群从 n 到 $n+1$ 的数量动态变化指数 Number dynamic index of the Community from age class n to $n+1$; V_{pi} : 忽略外部干扰时种群的数量动态变化指数 Number dynamic index of the Community when the external disturbance is ignored; $P_{极大}$: 随机干扰风险极大值 Random disturbance probability; V'_{pi} : 考虑外部干扰时种群的数量动态变化指数 Number dynamic index of the Community when the external disturbance is under considering

3.5 静态生命表

长苞铁杉种群静态生命表结果如表 5 所示。随着龄级的增加,长苞铁杉的存活数(l_x)逐渐减少,在 IV—V 龄级中,死亡率(q_x)总体较高,表明长苞铁杉种群中大树的生存适应能力较弱。I、II 龄级的生命期望值(e_x)是所有龄级中最高的两个龄级,表明该阶段的个体对环境适应力较强,稳定性较好。种群的死亡率(q_x)和消失率(K_x)在第 IV 龄级时达到最大值,分别为 0.500 和 0.693,整体趋势表现为随龄级增加而增加。

3.6 种群存活曲线和生存力分析

存活曲线是一种描述种群个体在不同年龄阶段的存活情况,直观反映了种群个体动态存活过程的曲线^[25]。经过匀滑处理后的长苞铁杉种群的生存曲线如图 4 所示。可以看到,长苞铁杉存活量随着龄级增加而减少。从龄级 I 到 IV,曲线斜率下降较缓,而从龄级 IV 到 V,曲线斜率增加。这表明种群存活率随龄级增长而降低,且后期死亡率高。种群结构的存活曲线,一般划分为 I 型凸曲线、II 型对角线、III 型凹曲线三种类型。

采用 Hett 和 Loucks 提出的数学模型,即指数方程式 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 与幂函数式 $N_x = N_0 x^{-b}$ 对其进行检验^[26]。结果如表 6 所示,两种模型的拟合结果均达到了显著水平 ($P < 0.05$),指数模型的 F 检验值及 R^2 值均大于幂函数模型的 F 检验值和 R^2 值,表明指数函数拟合结果优于幂函数。因此,长苞铁杉的整体存活曲线更符合 Deevey—II 型特征,表现为各龄级死亡率基本相同。

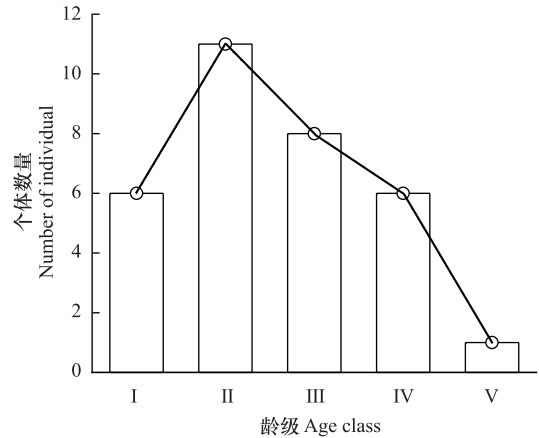


图 3 长苞铁杉种群结构

Fig.3 Age class structured diagram of *Nothotsuga longibracteata* population

根据胸径将长苞铁杉划分为 5 个龄级 Classification of *Nothotsuga longibracteata* into 5 classes according to diameter at breast height (DBH): I, DBH ≤ 40cm; II, 40cm < DBH ≤ 60cm; III, 60cm < DBH ≤ 80cm; IV, 80cm < DBH ≤ 120cm; V, DBH > 120cm

表 5 长苞铁杉种群生命静态表

Table 5 Static life table of *Nothotsuga longibracteata* population

龄级 Age class	基径/cm Diameter class	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	k_x	S_x
I	0—40	6	10	1000	6.908	200	0.200	900	2500	2.500	0.223	0.800
II	40—60	11	8	800	6.685	200	0.250	700	1600	2.000	0.288	0.750
III	60—80	8	6	600	6.397	200	0.333	500	900	1.500	0.406	0.667
IV	80—120	6	4	400	5.991	200	0.500	300	400	1.000	0.693	0.500
V	>120	1	2	200	5.298	—	—	100	100	0.500	—	—

A_x : 龄级内现有个体数 Actual survival number; a_x : 匀滑修正后的存活数, The correction value of A_x ; l_x : 标准化存活个体数 Logarithmic standard surviving number; d_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级期间内标准化死亡个体数 Standardized deaths; q_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级期间的死亡率 mortality rate; L_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级期间的平均存活个体数 Survived individuals of the interval from x to $x+1$; T_x : 从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数 Total number of individuals from level x to greater than level x ; e_x : 生命期望寿命 Life expectancy; K_x : 各年龄组消失率 Vanish rate; S_x : 存活率 Survival rate

表 6 长苞铁杉种群存活曲线的检验模型

Table 6 Test models of survival curves of *Nothotsuga longibracteata* population

拟合模型 Survival curve	方程 Equation	R^2	F	P
$N_x = N_0 e^{-bx}$	$N_x = 7.5473e^{-0.064x}$	0.9298	15.9745	0.0040
$N_x = N_0 x^{-b}$	$N_x = 7.1645x^{-0.146}$	0.7858	7.2124	0.0277

N_x : 匀滑后 x 龄级内存活数 The correction value of A_x ; N_0 : 种群形成初期的个体存活数 Number of surviving individuals in the early formation stage of Community; x : 龄级 Age class

随着龄级的增加,长苞铁杉种群生存率逐渐下降,累计死亡率逐渐增加,生存率和累计死亡率呈互补状态

(图5)。Ⅲ—Ⅳ级的曲线变化较为急剧,表明种群数量在Ⅲ到Ⅳ级之间衰减速度较快。长苞铁杉种群的死亡密度与危险率变化趋势基本一致。随着年龄的增加,种群死亡密度呈现先下降后增加的趋势,其中第Ⅰ龄级、第Ⅲ龄级具有死亡高峰期。从第Ⅱ到Ⅲ龄级,死亡密度与危险率急剧上升,危险率曲线整体波动较大,表明这个时期长苞铁杉种群生命状态稳定性差,死亡可能性较大。进入老龄(第Ⅳ龄级)后,死亡密度与危险率出现骤减,均在第Ⅳ龄级时出现最小值,分别为0.001和0.005。

3.7 种群数量时间序列预测

基于野外调查获取的种群各龄级数据,采用移动平均法模拟了未来2、3、4个龄级时间尺度下的种群动态变化趋势(图6)。预测结果表明,2个龄级后,除Ⅱ龄级个体数减少2株外,其余龄级均呈现增长趋势;3个龄级后,Ⅲ龄级仅增加1株;4个龄级后,Ⅳ龄级增加2株。尽管预测显示种群整体数量存在缓慢增长,但结合Ⅰ龄级个体占比少及种群的中老龄个体增加,年龄结构失衡等特征,表明未来该种群整体仍呈现不同程度的衰退趋势,甚至濒危。这种增长乏力现象可能与种群本身幼龄个体存活率低、自然更新受阻、年龄结构断层有关^[27—28]。

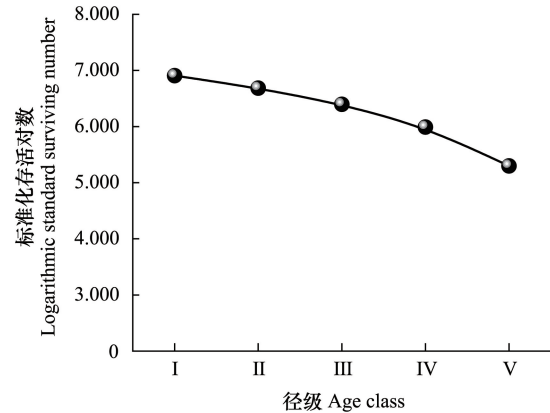


图4 长苞铁杉种群存活曲线

Fig.4 Survival curves of *Nothotsuga longibracteata* population

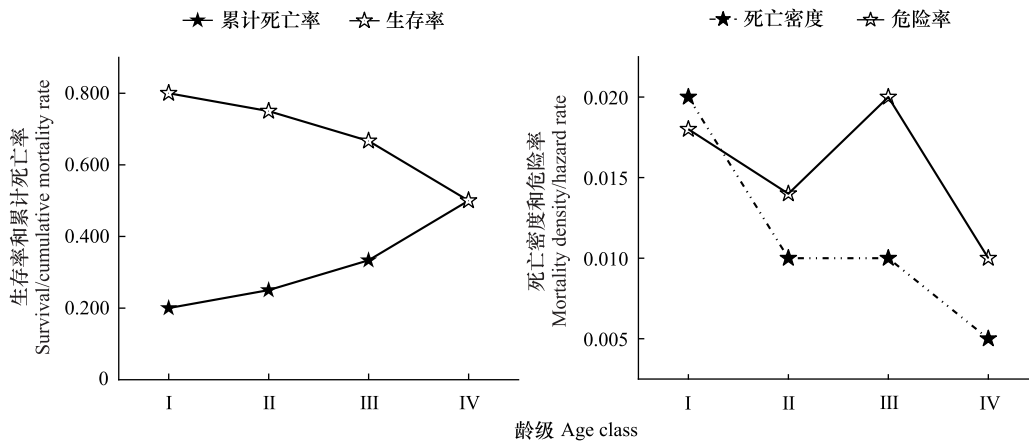


图5 长苞铁杉种群生存率与累计死亡率曲线、死亡密度与危险率曲线

Fig.5 Survival and cumulative mortality rate, mortality density and hazard rate curve of *Nothotsuga longibracteata* population

4 讨论

4.1 长苞铁杉生境群落特征

南山国家公园候选区黄桑国家级自然保护区整体属于中亚热带常绿阔叶生态系统,源头山长苞铁杉与甜槠形成生境群落属针阔混交林,是南岭森林群落结构中最复杂的类型^[29—30]。乔木层和灌木层的优势属种分别为长苞铁杉和甜槠,其它优势属种的重要值差值均较少,说明群落中多种树种能较好的适应环境。研究调查发现,群落中草本层的种类和数量都较少,可能是乔木层和灌木层的树种丰富,群落郁闭度高,导致群落下层的植物缺少光照资源,而不利于多数植物生长。此外,草本层的优势种为耐阴植物的现象也可印证以上观点。群落中长苞铁杉的相对显著度极高(67.61%),远超其他物种。这与其个体胸径极大有关,同时也表明长苞铁杉已处于为成熟或极成熟阶段。长苞铁杉相对多度(4.58%)和频度(8.89%)中等,表明数量不多但分布均匀。而具有高显著度的长苞铁杉不仅表明其为该群落的建群树种,同时也反映着群落已处于中后期演替阶

段,长苞铁杉的衰退可能导致群落结构剧变。因此,保护和恢复长苞铁杉种群显得尤为迫切。

4.2 长苞铁杉种群的结构特征

研究结果显示,种群 I 龄级个体数量较少,仅占总个体数的 18.75%,远低于维持种群稳定所需的 30% 阈值^[31],难以实现中老龄个体的有效更替,表明该种群结构呈典型的衰退型特征。这一结果与福建天宝岩^[32]长苞铁杉种群研究结论一致,反映出该物种面临的区域性生存危机。长苞铁杉幼树生长速率低(年均生长量仅 12.3cm),远低于同域分布的甜槠(约 60cm)和木荷(约 40cm)。这种生长劣势在其伴生树种(如甜槠等耐阴阔叶树)形成的郁闭环境中更为突出。高郁闭度的林分中,林下光照强度不足将严重抑制长苞铁杉幼苗的光合作用和生物量积累。这种低生长率、高竞争压力的环境,致使幼树数量显著不足,从而成为种群更新的关键限制因素。值得注意的是,野外调查显示长苞铁杉呈狭窄分布格局,这意味着当生境受到干扰时,种群难以通过迁移或表型可塑性适应,衰退风险进一步加剧。

同时实地调查发现,在郁闭度较低、竞争物种遮蔽较少的生境中,长苞铁杉的生长状态显著更优,这再次验证种群更新依赖全光照条件^[33]。综上,黄桑国家级自然保护区源头山长苞铁杉种群结构属于衰退型,而光照强度可能是影响其动态发展的重要环境因子。

4.3 种群动态变化

种群动态分析能够有效表征各生长阶段个体的分布特征,进而揭示种群的生存状态与更新潜力,对珍稀植物保护具有重要的指导价值^[34]。基于静态生命表所构建的存活曲线符合 Deevey—II 型特征,这反映出长苞铁杉群具有相对稳定的死亡模式。种群动态分析显示, V_1 指数呈现负值($V_1 = -45.45\%$),表明第 I 至 II 龄级个体存在明显的衰退趋势,种群扩张能力受到显著制约。虽然 V_{pi} 和 V'_{pi} 指数均为正值($V_{pi} = 23.46\%$, $V'_{pi} \approx 0$),但 V'_{pi} 趋近于零的特征表明,该种群在未来将维持缓慢的增长态势,整体上仍属于易受环境干扰的衰退型种群。这种特殊的种群动态特征可能与现存中龄个体占优势的年龄结构有关,使得种群在短期内仍能维持一定的更新能力。然而,种群结构的不稳定性使其对外界干扰表现出高度敏感性,这可能是导致长苞铁杉濒危状态的重要机制,该结论与多项濒危树种的研究结果相吻合^[35—36]。相关研究表明,幼苗阶段作为个体发育最脆弱的时期,其生长往往受到资源可获得性的严格限制^[37]。时间序列预测结果进一步验证了上述发现,经过 2—4 个龄级时间后,成体植株数量增长极为有限,这表明长苞铁杉种群已难以适应当前的生境条件。若该趋势持续发展,种群将面临严重的衰退风险,甚至可能出现区域性灭绝现象。

5 保护对策

针对濒危植物的保护策略主要包括就地保护和迁地保护两种方式,其中就地保护被视为优先采取的保护措施^[38]。自 20 世纪 80 年代起,我国相继建立了 6 处以长苞铁杉为重点保护对象的国家级自然保护区,这些保护区的建立对该物种的保护起到了关键作用^[39]。本研究样地设置于湖南黄桑国家级自然保护区源头山,其中长苞铁杉种群具有分布范围狭窄、根系浅表且相互交错等生物学特性,导致其极易受到人为踩踏活动的干扰。因此,建议采取以下保护措施;第一,强化就地保护;针对生态旅游等人为活动造成的干扰影响,通过完善保护区基础设施建设、合理规划游览路线、设置生态隔离带等措施,最大限度降低人类活动对自然生境的干扰。第二,加强生境修复。通过科学措施提升长苞铁杉群喜湿的种群生境,优化生境条件,提升林内种子的自

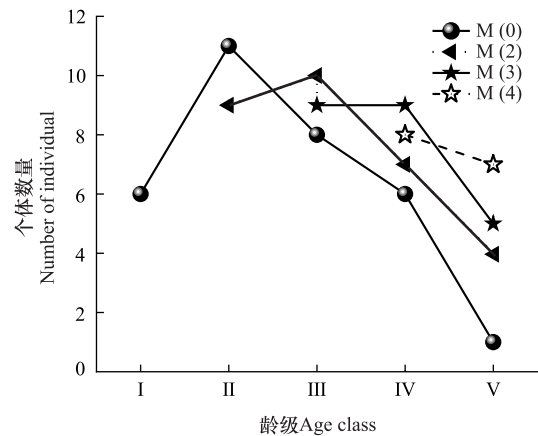


图 6 长苞铁杉种群年龄结构的时间序列预测图

Fig.6 Time series prediction chart of age structure of *Nothotsuga longibracteata* population

M(0)为野外的实际调查数据;M(2),M(3),M(4),分别表示对经历 2,3,4 龄级时间后长苞铁杉的种群大小的预测

然萌发和幼苗生长环境,充分释放种群增长潜力,促进种群恢复。第三,建立楠竹林扩张监测与防控机制,采用物理隔离与定期清理相结合的方式,防止邻近生境的楠竹林入侵,维护长苞铁杉古树群落的原生境完整性。第四,提升长苞铁杉人工繁育技术水平,通过组织培养等现代育苗手段提高育苗效率,并开展科学回归实验,选择适宜生境实施种群扩繁计划,以维持种群数量稳定,促进种群的可持续恢复。

参考文献 (References):

- [1] 江波,周先容,尚进,汪建华,宋航,秦明一,刘雪凝,王庆. 中国特有植物巴山榧树的种群结构与动态. 生态学报, 2018, 38(3): 1016-1027.
- [2] 蔡晨,李珂佳,凌书伟,阮广鸣,陈泽平,潘标志,郑世群. 福建古田会址风水林小叶红豆种群结构与动态特征. 植物资源与环境学报, 2025, 34(1): 61-69.
- [3] 张婕,上官铁梁,段毅豪,郭微,刘卫华,郭东罡. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态. 应用生态学报, 2014, 25(11): 3125-3130.
- [4] 汪志培,黄世贵,朱祥龙,卢建,吴治明. 江西齐云山长苞铁杉种群特征与种间联结研究. 生物灾害科学, 2023, 46(4): 500-509.
- [5] 邱迎君,易官美,宁祖林,黄宏文. 濒危植物长苞铁杉的地理分布和资源现状及致危因素分析. 植物资源与环境学报, 2011, 20(1): 53-59.
- [6] Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy A G, Cosson J F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 1998, 7(4): 453-464.
- [7] 李红,杨宁. 湖南省绥宁县黄桑坪自然保护区珍稀濒危植物长苞铁杉自然种群年龄结构及生态对策. 湖南生态科学学报, 2014, 1(3): 12-16.
- [8] 傅立国. 中国植物红皮书-第一册: 稀有濒危植物. 北京: 科学出版社, 1991.
- [9] 谭雪,张林,张爱平,王毅,黄丹,伍小刚,孙晓铭,熊勤犁,潘开文. 孑遗植物长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)分布格局对未来气候变化的响应. 生态学报, 2018, 38(24): 8934-8945.
- [10] 全国绿化委员会办公室.“双百”古树推选结果公示. 新华网, 2023-09-04 [2025-05-13]. <https://www.news.cn/travel/20230904/207c542c618140a08949215a22a8c019/c.html>.
- [11] 国家林业和草原局. 森林生态系统长期定位观测研究站建设规范: GB/T 40053—2021. 中国标准出版社, 2021.
- [12] 马丹丹,库伟鹏,夏国华,毛洁莹,薛建辉. 珍稀濒危植物莖叶紫金牛种群结构及动态分析. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2021, 45(3): 159-164.
- [13] 李乃伟,吴宝成,庄维兵,袁师,王奇,王涛. 江苏宝华山宝华玉兰种群结构与动态特征分析. 植物资源与环境学报, 2024, 33(5): 98-105.
- [14] 国家林业局. 森林资源规划设计调查技术规程: GB/T 26424—2010. 中国标准出版社, 2010.
- [15] 张喜亭,张建宇,肖路,陈胜仙,仲召亮,高薇,王文杰. 大兴安岭多布库尔国家级自然保护区植物多样性和群落结构特征. 生态学报, 2022, 42(1): 176-185.
- [16] 吴其超,臧凤岐,李呈呈,马燕,高燕,郑勇奇,臧德奎. 濒危树种五莲杨种群结构与动态特征. 生态学报, 2021, 41(12): 5016-5025.
- [17] 吴承祯,洪伟,谢金寿,吴继林. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析. 应用生态学报, 2000, 11(3): 333-336.
- [18] 张金峰,葛树森,梁金花,李俊清. 长白山阔叶红松林红松种群年龄结构与数量动态特征. 植物生态学报, 2022, 46(6): 667-677.
- [19] 魏海龙. 白龙江流域岷江柏木种群结构特征分析及更新研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [20] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. 生态学报, 1998, 18(2): 214-217.
- [21] 杨凤翔,王顺庆,徐海根,李邦庆. 生存分析理论及其在研究生生命表中的应用. 生态学报, 1991, 11(2): 153-158.
- [22] 庞江豪,王业清,唐云龙,张东,吴浩,魏新增,江明喜. 濒危植物小勾儿茶及其变种毛柄小勾儿茶的种群结构与动态特征. 广西植物, 2025, 45(1): 108-120.
- [23] 解婷婷,苏培玺,周紫鹃,张海娜,李善家. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征. 生态学报, 2014, 34(15): 4272-4279.
- [24] 金效华,罗建南. 南山国家公园植物多样性考察报告. 长沙: 湖南科学技术出版社, 2020.
- [25] 张金峰,李俊清. 长白山阔叶红松林伴生树种色木槭的种群结构与动态. 生态学杂志, 2025, 44(1): 41-48.
- [26] Hett J M, Loucks O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *The Journal of Ecology*, 1976, 64(3): 1029.
- [27] 李宁,白冰,鲁长虎. 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成. 生态学报, 2011, 31(21): 6624-6632.
- [28] 刘继云,董遵宇,江振,林国英,郭富强,陈博闻,张厚良. 小兴安岭黄檗种群结构与动态特征. 林业科技, 2025, 50(2): 29-34.
- [29] 祁承经,萧育檀,曹铁如,林亲众. 南岭植被的研究. 中南林学院学报, 1992, 12(1): 1-10.
- [30] 龚粤宁,刘志发,水坤春,张强,吴林芳,郭腾辉,权擎,沈勇. 广东南岭 20 hm²样地华南五针松空间分布与生境特征研究. 广西植物, 2022, 42(7): 1204-1212.
- [31] 张蒙,殷培红,杨生光,和夏冰. 生态系统稳定性的生态学理论与评估方法. 环境生态学, 2023, 5(2): 1-4, 31.
- [32] 游惠明. 天宝岩长苞铁杉林倒木的基础特征及其环境效应研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
- [33] 林金星,胡玉熹,王献溥,魏令波. 中国特有植物长苞铁杉的生物学特性及其保护. 生物多样性, 1995, (3): 147-152.
- [34] 杨立荣,张治礼,云勇,严武平,陈宣,张浪,郑道君,陈加利. 濒危植物海南龙血树的种群结构与动态. 生态学报, 2018, 38(8): 2802-2815.
- [35] 林碧华;陈绪辉;罗敏贤;陈泽平;张雨晨;刘宝;刘益鹏;郑世群. 珍稀濒危植物江南油杉群落区系与种群动态分析. 西北林学院学报, 2024, 39(4): 71-78.
- [36] 邬宇峰,徐建恩,申亚梅,石从广,任明杰,仇建习,叶珊,胡伟. 濒危植物景宁木兰分布特征及其与生境土壤性质的关联分析. 林业资源管理, 2023, (1): 62-70.
- [37] 商乃演,李东海,杨小波,黄耀,刘人通,苏欣,杜春雁,和绍翠,祁天运. 濒危植物蝴蝶树所在群落不同层优势树种生态位与种间联结. 生态学报, 2025, 45(7): 3389-3400.
- [38] Yang J, Cai L, Liu D T, Chen G, Gratzfeld J, Sun W B. China's conservation program on plant species with extremely small populations (PSESP): progress and perspectives. *Biological Conservation*, 2020, 244: 108535.
- [39] Zhao H W, Wu R D, Long Y C, Hu J M, Yang F L, Jin T, Wang J J, Hu P J, Wu W, Diao Y X, Guo Y. Individual-level performance of nature reserves in forest protection and the effects of management level and establishment age. *Biological Conservation*, 2019, 233: 23-30.