

中国热带雨林的群落特征、研究现状及问题

朱 华* 谭运洪

中国科学院西双版纳热带植物园综合保护中心, 云南省东南亚生物多样性保护国际联合实验室, 云南勐腊 666303

摘 要 中国的热带雨林主要分布在西藏东南部、云南南部、广西南部、台湾南部和海南岛, 它们具有与亚洲热带季风气候地区其他热带雨林类似的群落结构、生态外貌和物种多样性, 是亚洲热带雨林的北缘类型。由于发生在热带季风气候地区北缘, 受到季节性干旱和热量不足的影响, 它们在植物区系组成上缺少典型的热带分布属种; 在生态外貌上, 低地的热带雨林的林冠层中具有比例一定的落叶树种, 大高位芽植物和附生植物比例相对较低, 而藤本植物和叶级谱上的小叶植物更为丰富; 与热带亚洲非季节性气候地区的低地热带湿润雨林有一定区别, 被称为热带季节性雨林。中国的热带季节性雨林在西南部与热带山地的常绿阔叶林交错过渡, 在南部与亚热带常绿阔叶林交错过渡。通过比较, 云南与广西的热带季节性雨林在群落结构和生态外貌特征上最接近; 云南含龙脑香科植物的热带季节性雨林尽管分布海拔偏高(可分布到海拔1 100 m, 最高可达1 300 m), 但体现了低地热带雨林的群落结构特征, 并在植物区系组成上具有最高比例的热带亚洲分布属种。中国不同地区对热带雨林研究的文献在对其界定、分类、描述及生态外貌特征和树种丰富度等方面的记载都不尽相同。该文简要评述了中国热带雨林的群落特征、研究的情况和存在的问题, 期望能对中国热带雨林的深入研究、保护和管理提供参考。

关键词 热带雨林; 分类; 生态外貌; 生态结构; 植物区系; 物种多样性; 中国

朱华, 谭运洪 (2023). 中国热带雨林的群落特征、研究现状及问题. 植物生态学报, 47, 447-468. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0260

Community characteristics, research states and problems of tropical rain forests in China

ZHU Hua* and TAN Yun-Hong

Center for Integrative Conservation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yunnan International Joint Laboratory of Southeast Asia Biodiversity Conservation, Mengla, Yunnan 666303, China

Abstract

Tropical rain forests are currently distributed in the southeastern Xizang, southern Yunnan, southern Guangxi, southern Taiwan, and Hainan Island in China. The ecological physiognomy, species composition and diversity of the tropical rain forests were reported in literatures, however with different terms for different regions of China, due partly to different methods, definitions and references used. In this review article, we summarize current research status and main questions on the phytosociological characteristics of the tropical rain forests in China, to provide information for further studies, protection and management. The lowland tropical rain forests in China belong to the northern marginal type of the southeastern Asian lowland rain forests, and share the similar community structure, physiognomy, and species diversity with other subtypes of the southeastern Asian lowland rain forests. Distributed in the northern edge of the monsoonal tropical zone, the lowland tropical rain forests in China are limited by seasonal drought and insufficient amount of heat, which is usually demanded by typical tropical rain forests, and therefore were given the name “tropical seasonal rain forest” by Chinese researchers. They are different from the typical humid or wet tropical rain forests in that they include a certain proportion of deciduous trees in canopy, less megaphanerophytes and epiphytes, but more lianas and microphyllous species in tree leaf sizes. The tropical rain forests in China show different floristic composition in different regions. Specifically, they contain less typical tropical floristic components, and show a transition to the tropical lower montane forests in southwestern China, and to the subtropical evergreen broad-leaved forests in south China. They show similar community structure and ecological physiognomy in Yunnan and Guangxi. Furthermore, the tropical seasonal rain forest in Yunnan contains dipterocarp trees and has the highest proportion of tropical Asian floristic components among the tropical rain forests in China and show the similar community structure characteristics as

收稿日期Received: 2022-06-22 接受日期Accepted: 2023-01-03

基金项目: 国家自然科学基金(41071040和31970223)和云南省科技厅建设面向南亚东南亚科技创新中心专项(202203AP140007). Supported by the National Natural Science Foundation of China (41071040 and 31970223) and Funding from Yunnan Province Science and Technology Department (202203AP140007).

* E-mail: zhuh@xtbg.ac.cn

the lowland tropical rain forests in the Southeast Asia, although occurring on a higher altitude (up to 1 100 m above sea level, can reach up to 1 300 m in some certain areas). We further discuss the uncertainty and confusion in definition, classification and description of the tropical rain forests from literatures in different regions of China and propose to give a consolidated consideration on the definition and classification of the tropical rain forests in China.

Key words tropical rain forest; classification; ecological physiognomy; ecological structure; floristic composition; species diversity; China

Zhu H, Tan YH (2023). Community characteristics, research states and problems of tropical rain forests in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 447-468. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0260

中国的热带雨林主要分布在西藏东南部, 云南、广西、台湾的南部和海南岛, 具有最大面积的低地类型的热带雨林则是分布在云南(Zhu, 2017; 朱华, 2017)。它们具有与亚洲季节性气候地区的热带雨林类似的群落结构、生态外貌和树种多样性, 是亚洲热带雨林的北缘类型。由于发生在季风热带北缘, 受到季节性干旱和热量不足的影响, 它们在植物区系组成上缺少典型热带分布的属种, 在生态外貌特征上, 林冠层中具有一定比例的落叶树种, 与热带亚洲非季节性气候地区的热带湿润雨林有一定区别, 被称为热带季节性雨林。中国的热带雨林尽管发生在热带北缘, 在植物区系组成上仍具有85%–95%的属和75%–80%的种为热带分布, 其中30%–40%的属和50%–70%的种为热带亚洲成分; 它们与东南亚北部的热带雨林有接近的植物区系组成, 含属种较多的优势科和在群落中重要值较大的科的组成及地位也相似, 表明它们的植物区系为东南亚热带雨林植物区系的一个部分, 是其热带北缘类型。

对中国热带雨林研究较多的文献主要集中在云南、广西和海南的热带雨林。云南的热带森林植被自1939年王启无有所提及(Wang, 1939), 20世纪50–60年代以来中国科学院、云南大学等做了大量的调查研究工作, 一系列描述和研究云南热带雨林植被和植物区系的文献也相继发表(刘伦辉和余有德, 1980; 金振洲, 1983; Zhu, 1992, 1994, 1997, 2004, 2006, 2008a, 2008b, 2017; 朱华, 1992, 1993a, 1993b, 1993c, 1994, 2000, 2011, 2018; Cao *et al.*, 1996; Cao & Zhang, 1997; 金振洲和欧晓昆, 1997; 朱华等, 1998a, 1998b, 2004, 2007, 2015; 王洪等, 2001; 周虹霞等, 2001; Zhu *et al.*, 2003, 2004, 2005, 2006a, 2006b; 张国成等, 2006; Lan *et al.*, 2009, 2011; 肖明昆等, 2019), 较为综合性的研究见《云南植被》(云南植被编写组, 1987)。这些研究均充分肯定了云南

具有热带亚洲植物区系亲缘的东南亚类型的热带雨林。随着研究工作的深入, 在云南南部的龙脑香热带雨林建立了20 hm²定位样地(兰国玉等, 2008), 进行生态学相关各方面的研究, 在西双版纳纳板河流域国家级自然保护区的非龙脑香林热带雨林也建立了一个20 hm²定位样地, 进行生态学观测研究(施国杉等, 2021)。

海南的热带雨林早期的研究主要是对其基本特征的描述(侯宽昭和徐祥浩, 1955; 张宏达, 1963a, 1963b)。早期较为系统的研究见《广东植被》(广东植物研究所, 1976), 随后对具体植物群落的研究论文, 特别是对具有热带雨林的各自然保护区的考察报告, 也大量发表(胡玉佳, 1982; 胡婉仪, 1985; 黄全等, 1986; 安树青等, 1999; 王峥嵘等, 1999; 陈红锋等, 2005; 兰国玉等, 2010)。对海南的热带雨林较为系统的研究见胡玉佳和李玉杏(1992), 对龙脑香热带雨林的研究见Hu (1997)。王伯荪和张炜银(2002)对海南的热带森林植被进行了分类, 蒋有绪等(2002)、王伯荪等(2005)则对海南热带森林的生物多样性特征及其形成机制等进行了研究。中国林业科学院热带林业研究所在海南尖峰岭建立了60 hm²森林动态监测样地, 系统开展了对热带山地雨林的研究(许涵等, 2015a, 2015b)。然而, 在有关海南热带雨林的文献中, 对热带森林植被类型的名称和运用上却各有不同。杨小波等(2019)出版了《海南植被志》, 对海南的植被进行了系统的梳理, 正如他们所说, 对海南热带森林植被的划分、命名上不同学者有差异, 以致在学术和实践上存在困扰和混淆(杨小波等, 2021)。

广西西南和南部的热带雨林植被在石灰岩和酸性土山地都有分布, 亦有较多研究论文发表(胡舜士和王献溥, 1980; 王献溥和胡舜士, 1982; 苏宗明等, 1988, 2014; 王献溥等, 1998, 2014; 温远光等, 2004; 和太平, 2007; 王斌等, 2014, 2016)。较早期涉

及广西热带森林的研究主要是对广西的地带性植被进行讨论, 如李治基等(1964)认为广西北热带地区的原生植被为常绿季雨林。后来这些常绿季雨林被认为是热带季节性雨林, 如胡舜士和王献溥(1980)对广西石灰岩地区的热带季节性雨林的群落学特点进行了研究, 王献溥和胡舜士(1982)对广西酸性土地带的季节性雨林的群落学特点进行了研究。随后发表的相关文献大多使用热带季节性雨林这一名称。王献溥等(1998)对广西石灰岩季节性雨林进行了系统分类; 温远光等(2004)对广西热带和亚热带山地的植物多样性及群落特征进行了综合研究, 其中也包括了热带季节性雨林, 但其在对广西的植被类型及分类系统研究中, 又把大多数曾被建议为热带季节性雨林的群落重新划归热带季雨林, 保留了沟谷雨林作为热带雨林的类型(温远光等, 2014)。王献溥等(2014)和苏宗明等(2014)出版了覆盖广西全境的植被调查研究专著, 明确了广西具有热带季节性雨林植被, 并对其热带季节性雨林各群系的群落特征进行了较全面的阐述。在中国森林生物多样性监测网络的框架下, 在广西弄岗自然保护区设立了北热带喀斯特季节性雨林15 hm²监测样地(王斌等, 2014, 2016), 对北热带喀斯特季节性雨林开展了生态学各方面的观测研究。

广东目前已见不到有热带雨林特征的原始植被。在雷州半岛, 例如徐闻, 有小片的次生林, 在这些次生林里, 有许多热带雨林的物种成分, 反映了这一地区过去有热带雨林存在。在鼎湖山自然保护区的低海拔沟谷, 含多种榕树(*Ficus* spp.)、蒲桃(*Syzygium* spp.)、苹婆(*Sterculia* spp.)的群落, 在一些地方也见在热带雨林次生演替中常见的树种黄桐(*Endospermum chinense*)占优势的群落, 这类群落被一些学者称为南亚热带低地常绿阔叶林(余世孝和练琚渝, 2003), 但也被认为是热带雨林的片断, 因为这些地区的低海拔区域, 在海拔200–300 m以下几乎已无原始植被存在, 在生物地理上属于热带-亚热带常绿阔叶林群落交错区(朱华和 Ashton, 2021), 这些具有一些热带雨林特征的植物群落, 因面积不大, 保存不完整, 对其性质仍未有确切的定义。

西藏东南部的热带雨林主要分布在雅鲁藏布江下游的墨脱县海拔1 000 m以下地区, 以千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)为标识树种(杨宁和周学武,

2015)。Wu等(2022)记录了在雅鲁藏布江大峡谷海拔600–1 100 m之间分布有季节性雨林。*Flora of China*记录了在西藏东南部海拔900 m以下地区具有龙脑香科植物西藏青梅(*Vatica lanceifolia*)、西藏坡垒(*Hopea shingkeng*)、东京龙脑香(*Dipterocarpus retusus*)、云南娑罗双(*Shorea assamica*)、娑罗双(*Shorea robusta*) (Li et al., 2007b), 其中的娑罗双是落叶龙脑香林的优势种。如果常绿的龙脑香科植物存在, 则西藏东南部也应具有龙脑香热带雨林。毕竟, 该地区热带雨林的研究仍比较缺乏。

台湾省的热带雨林存在于最南部, 对其研究不多, 有对垦丁的喀斯特热带雨林的研究等少数文献(Wang et al., 2004; Wu et al., 2011)。在Song和Xu (2003)的中国台湾植被分类方案中, 在兰屿和恒春记录了以番龙眼(*Pometia pinnata*)、黄果波罗蜜(*Artocarpus xanthocarpus*)、锡兰肉豆蔻(*Myristica ceylanica*)为特征的热带季节性雨林, 以及在台湾南部, 还具有热带半常绿季雨林。黄威廉(2003)在其对台湾植被类型分类系统研究中, 也记述了台湾南部具有热带雨林植被。

对中国热带雨林在国家层面的研究主要体现在《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)里, 该专著为中国热带雨林的研究奠定了基础。陈灵芝等(2014)出版了《中国植物区系与植被地理》, 蒋有绪等(1998)出版了《中国森林群落分类及其群落学特征》, 这些著作都涉及了中国的热带雨林植被。Zhu (2017)系统评述了中国热带雨林及它们的组成、特征及生物多样性保护问题。《中国植被分类系统修订方案》(郭柯等, 2020)基本上沿续了《中国植被》的热带雨林分类。许涵等(2021)对中国热带森林植被类型和分类进行了探讨, 提出了不同的热带雨林植被分类系统。

由于以往的工作几乎都是在各省所做的研究, 并且大多数集中在自然保护区层面, 在相关的文献资料里, 对热带雨林植被的分类、各类型的群落特征、物种多样性等的记录差异较大。获得一个能被多数学者认可的分类系统, 阐明其性质和特征, 对现存面积相对较小、零散分布而脆弱的中国热带雨林的保护, 以及建立的海南热带雨林国家公园, 推进建立以热带雨林为基础的亚洲象国家公园的研究、保护和管理都是迫切需求的。

本文主要针对涉及中国的热带雨林发表的文献

和资料中存在的分类和命名、群落特征、树种多样性等方面的论述和分歧进行评述,并从多年研究热带雨林的角度,针对存在的主要问题进行讨论。本文也对中国热带雨林的基本特征,包括它们的分类、生态外貌、物种多样性、区系组成、与东南亚热带雨林的关系等提出自己的观点,期望能对中国热带雨林的深入研究、保护和管理提供参考。

1 中国热带雨林的群落特征

1.1 云南的热带雨林

云南热带地区由于纬度偏北和海拔偏高,本身又是山原地貌,有相对较低的年平均气温(约21–22℃)和年降雨量(平均1 500–2 000 mm),故在云南是否存在真正的热带雨林一直有争议。一些生态学家习惯地认为如果云南有热带雨林的话,它可能是Schimper (1903)定义的经典热带雨林与季风林之间的一种类型,或是Richards (1952)早期所认为的一种在很多方面与真正热带雨林相区别的亚热带雨林类型。早期的研究初步肯定了云南南部具有生物地理意义上的真正热带雨林(Fedorov, 1958)和热带植物区系(Fedorov, 1957),但仍旧认为它们是一种与印度、马来西亚的热带雨林不同的类型。直到1974年,龙脑香科植物望天树(*Parashorea chinensis*)在云南勐腊县被发现(望天树协作组, 1977),云南具有东南亚类型的热带雨林这一事实才在国际上被普遍接受(Whitmore, 1982, 1984, 1990)。云南南部的热带雨林主要是一种分布在热带季风气候下,在水分和热量上均到了极限条件的热带雨林类型,在海拔900–1 000 m以下区域分布的热带低地雨林中具有一定比例的落叶树种存在,被命名为热带季节性雨林(中国植被编辑委员会, 1980; 金振洲, 1983; 云南植被编写组, 1987)。

云南的热带季节性雨林在西南部、南部和东南部边境热带地区都有分布。研究发现它们均具有与东南亚大陆的热带雨林类群的群落结构、接近赤道雨林的生活型谱、叶级谱及叶型、叶质特征和树种丰富度,是亚洲热带雨林的一个类型(Zhu, 1992, 1994, 1997, 2004; 朱华等, 1998a)。由于它们发生在季风热带北缘纬度和海拔的极限条件下,受到季节性干旱和热量不足的影响,在其林冠层中有一定比例的落叶树种存在,大高位芽植物和附生植物比例相对较少,藤本植物和叶级谱上的小叶植物更丰富,

这些特征又有别于非季节性气候地区的赤道低地的热带湿润雨林(朱华, 1994; Zhu *et al.*, 2006a; Zhu, 2008a)。在植物区系组成上,云南热带季节性雨林中有90%的属和多于80%的种为热带成分,其中约40%的属和70%的种为热带亚洲分布成分(Zhu, 1997, 2008b),显示了云南的热带季节性雨林不仅与大陆东南亚的低地热带雨林有接近的植物区系组成,而且含属种较多的优势科和重要值较大的科的组成及其在群落中的地位也相似,云南的热带季节性雨林和其植物区系均为大陆东南亚低地热带雨林和植物区系的一个部分,是其热带北缘类型。

在群落特征上,对云南西南部、南部和东南部的热带季节性雨林不同群系的调查研究获得了类似的结果。云南的热带季节性雨林层次结构复杂,在一个发育较好的林段,可以划分出5个基本层,乔木有3层,即上层、中层和下层,另有幼树、灌木层和草本层。乔木上层一般高达30–60 m,常为散生巨树;乔木中层覆盖度最大,构成主要的林冠层。在生活型组成上,它们以常绿的大、中高位芽植物为主,以单叶、革质、全缘、中型叶为优势,具体体现为大高位芽植物占7.2%–9.7%,中高位芽植物占27.1%–28.0%,小高位芽植物占12.6%–23.1%,矮高位芽植物占5.5%–9.7%,草本高位芽植物占4.2%–12.9%,藤本高位芽植物占15.1%–23.1%,附生植物占6.6%–8.3% (朱华等, 1998a, 2007, 2015; 周虹霞等, 2001)。在叶级谱上,以木本植物统计,中叶占70.9%–86.5%,小叶占12.2%–23.6%,大叶占1.3%–7.5%。若分别对乔木种类和灌木种类进行统计,则灌木种类的小叶占比较乔木种类高。在乔木树种的叶型统计上,复叶占21.4%–24.5%,在叶质、叶缘、叶尖和板根的统计上,纸质+膜质叶占43.0%–54.5%,革质叶占45.5%–56.8%;全缘叶占78.9%–81.1%;具有板根的乔木占23.6%–32.6% (刘伦辉和余有德, 1980; 王达明等, 1985; 云南植被编写组, 1987; 朱华, 1992; 朱华等, 1998a, 2007; 周虹霞等, 2001; 肖明昆等, 2019)。

在物种多样性上,不同群落间有一定差异,根据对10个热带季节性雨林不同群落的样方统计:在0.25 hm²取样面积内有维管植物150–200种,其中,胸径(DBH)在5 cm以上的树木44–63种(如果包括幼树、幼苗,则树木种数是80–90种),藤本植物30–40种,灌木15–20种,草本植物15–25种,附生植物

5–20种(附生植物统计不全面, 因林冠层的附生植物很难调查)(朱华等, 1998b)。在1 hm²取样面积上, 记录DBH > 5 cm的树木约150种, DBH > 10 cm的树木120种(Cao *et al.*, 1996)。然而, 在1个20 hm²龙脑香热带季节雨林样地中记录到DBH ≥ 1 cm的树木468种, 其中DBH ≥ 10 cm的树木339种, DBH ≥ 30 cm的树木215种(兰国玉等, 2008)。

云南热带季节性雨林乔木的种序图显示了一个长尾(Cao & Zhang, 1997; Zhu *et al.*, 2004b), 意味着一个样地内的多数种类只有少数个体, 稀有种丰富。在勐腊的20 hm²永久样地内, 个体数量仅为1株的树种却有69种, 占树种总数的14.74%, 但仅占个体总数的0.07% (Lan *et al.*, 2012)。如果按照Hubbell和Foster (1986)关于稀有种的定义, 即平均每hm²个体数少于1的种被认为是稀有种, 则云南的热带季节性雨林20 hm²的大样地内就有230个稀有种, 占总树种数的49.14%, 稀有种几乎占到样地内树种总数的一半, 但却只占个体总数的1.24% (Lan *et al.*, 2012)。

对云南热带季节性雨林树种多样性的研究支持热带雨林的一个群落是由林窗、建成和成熟3个演替阶段构成的镶嵌体, 它的林冠总是处在一个连续的植物区系组成的浮动状态(Whitmore, 1989, 1990)。单个样方仅是群落景观实体的一个小块, 它代表的也仅是该群落的植物区系在时间和空间上浮动的一个小部分。样方调查也发现, 群落的植物多样性的一大部分仍体现在幼树、灌木、草本、藤本等非立木种类上。正如Spicer等(2020)的比较发现, 热带森林中, 树种的种数占有所有植物生长型种数的30%, 如果只关注树种的调查会低估了森林群落的物种多样性。

云南西南部、南部与东南部的热带季节性雨林在群落结构和生态外貌上类似, 但却有明显的植物区系分异(朱华, 2022a, 2022b)。云南东南部的热带季节性雨林含有相对多的亚热带、温带分布的科属的物种, 而云南南部的热带季节性雨林则具有更多的热带亚洲分布属种, 主要因为云南南部与东南部在地质历史上隶属于不同的地质板块, 它们经历了不同的起源背景和演化历程, 云南西南部、南部主要源自掸邦-泰国地质板块, 东南部则主要源自华南地质板块(Zhu, 2013; 朱华, 2022b)。

云南的热带季节性雨林按Schimper (1903)的定

义(狭义热带雨林), 显然不是典型热带雨林, 而是热带雨林向热带落叶林(即Schimper定义的季风林或季雨林的)过渡类型。

垂直结构是热带雨林分类的关键(Robbins, 1968), 按一般标准, 热带低地雨林的乔木层具有3层结构, 这是基本的结构特点。云南的热带季节性雨林与所有的热带低地雨林一样, 乔木层具有3个亚层, 显然属于热带低地雨林类型。3个乔木亚层在水平和垂直方面的配置是进一步区分雨林类型的依据。混交热带雨林一般分层不明显, 单优雨林及热带山地雨林分层较明显; 混交的热带低地雨林的乔木中层(B层)具有最大层盖度, 是林冠的主要构成者, 单优低地雨林和山地雨林则趋于上层(A层)树冠连续, 构成林冠(Grubb *et al.*, 1963; Robbins, 1968; Pajmans, 1970; Richards, 1983)。云南的龙脑香热带季节性雨林, 例如望天树林, 虽为单优群落, 但分层不明显, 有混交热带低地雨林的结构特征, 它的分布海拔可达1 100 m (最高达1 300 m) (在同样纬度的其他地区, 如此海拔已是热带山地雨林的范围了), 但林冠主要由乔木中层构成, 乔木上层树冠不连续, 有明显的散生巨树, 具备热带低地雨林的结构特征(朱华, 1992; Zhu, 1997), 这是其特别之处。

与赤道地区热带低地雨林(Cain & Oliveira Castro, 1959)的比较显示, 云南的热带季节性雨林的生活型谱十分接近巴西的热带低地雨林, 不同之处是藤本植物更丰富, 大、中高位芽植物的比例较少。云南的热带季节性雨林藤本植物丰富, 我们认为这是季风地区热带雨林的特色, 大中高位芽植物的比例较少又反映了该热带雨林在纬度和海拔上已处于极限条件, 有向亚热带森林过渡的趋向(朱华, 1993b; Zhu, 1997)。与赤道地区的热带雨林(Richards, 1952; Cain & Oliveira Castro, 1959; Pajmans, 1970; Givnish, 1978; Proctor *et al.*, 1983, 1998)的叶级谱的比较显示, 赤道地区热带雨林的中叶和大叶物种合计占90%以上; 云南的热带季节性雨林中叶和大叶物种合计占80%以上, 小叶物种比例偏高, 这一方面是受气候季节性干旱的影响, 另一方面也反映了该群落发生在纬度和海拔极限条件下, 还受一定热量不足的影响。在叶质、叶缘谱及叶型谱的比较上, 云南的热带季节性雨林与典型的热带低地雨林有类似的叶质、叶缘谱及叶型谱特征。

Givnish (1978)认为热带雨林中复叶具有对季

节性干旱及乔木迅速向上生长的适应意义。例如,在对云南热带落叶林的研究中,发现其复叶树种占到乔木层树种的31%–39% (Zhu *et al.*, 2021),而云南的热带季节性雨林中复叶树种占乔木层树种的23%–24%,热带落叶林乔木层复叶树种的比例明显比热带季节性雨林高,证明复叶具有对季节性干旱的适应意义是存在的,结果支持Givinsh (1978)的观点。

在树种多样性的比较上,云南热带季节性雨林在1 hm²样地面积上记录到119种DBH > 10 cm的树木(Cao *et al.*, 1996),而在马来西亚沙捞越(Sarawak)同样面积的样地上,记录到214–223种DBH > 10 cm的树木(Proctor *et al.*, 1983),在印度尼西亚的加里曼丹记录到129–149种DBH > 10 cm的树木(Kartawinata *et al.*, 1981),在巴布亚新几内亚记录到145–184种DBH > 10 cm的树木(Paijmans, 1970)。与亚洲赤道地区的热带低地雨林相比,云南的热带季节性雨林单位面积上的乔木种数相对较少。

由于其地理位置,在植物区系组成上,云南的热带季节性雨林是东南亚热带雨林的北部边缘类型,热带性强的一些科,如龙脑香科、野牡丹科、藤黄科、棕榈科、桃金娘科、肉豆蔻科、山榄科、五桠果科等在东南亚热带雨林中发展了极其丰富的属种,它们在云南的热带雨林植物区系中仅有少数或个别属种。在东南亚热带核心地区才具有的纯粹热带科属,如Anisophyllaceae、Matoniaceae等科及龙脑香科的Anisoptera、Dryobalanops、Vateriopsis、Pentacme等属,在云南及邻近地区的热带雨林中则不存在。

云南热带雨林群落中重要值大的科大多数也在各东南亚热带雨林群落中有相当的地位,但樟科、无患子科、壳斗科、楝科、桑科、茶茱萸科在云南热带雨林群落中排名偏前,为其特点(朱华等, 2015; Zhu, 2017)。

云南热带季节性雨林从东南部的河口县海拔100 m可分布到南部和西南部地区900–1 100 m (最高到1 300 m)地区,分布海拔跨越超过1 000 m,它们的群落结构和生态外貌特征均与东南亚的热带低地雨林接近。从植被地理的角度看,植被垂直带上相同植被类型在延绵的山区较在小而独立的山峰或山脊的海拔更高,在远离海岸的山地又较海滨山岭为高,这就是所谓海拔升高的效应(Massenerhebung, 或mass elevation effect) (Richards, 1952; Grubb, 1971;

Whitmore, 1990)。对于云南的热带季节性雨林的分布和群落结构特征,除了海拔升高效应外,无疑还受局部地形和局部生境的影响,因为云南的热带季节性雨林主要呈不连续状沿沟谷分布,这些地区均是处在热带雨林分布的气候极限条件,小气候可能对它们的发生更为关键,但如何影响仍需研究。

Blasco等(1996)对东南亚大陆的热带森林植被进行了分类,他们的分类中包括了“热带雨林群系”,在该群系中包括了“热带低地常绿雨林(非季节性气候地区)”、“热带低地半常绿雨林(季节性气候地区)”和“热带山地雨林”3个亚型,云南的热带季节性雨林符合“热带低地半常绿雨林”。在Ashton (2014)对亚洲热带森林的分类中,云南的热带季节性雨林被归类到“热带北缘低地季节性雨林”。尽管目前外国学者对云南的热带低地雨林的名称有不同的用法,我们认为使用“热带季节(性)雨林”(中国植被编辑委员会, 1980, 云南植被编写组, 1987)这一名称较为适合。云南的热带季节性雨林,就生态外貌和群落结构而言,类似于: (1) Beard (1944, 1955)所定义的热带美洲常绿季节林(evergreen seasonal forest of tropical America),该类型被Richards (1952)重新分类为热带雨林的一个亚群系; (2) Hall和Swaine (1976, 1981)所定义的非洲热带雨林的湿润常绿林类型(moist evergreen type of African tropical rain forest); (3) Webb (1959)定义的澳大利亚热带雨林的中叶型雨林类型(mesophyll vine forest of Australian rain forest); (4) Walter (1971)定义的半常绿雨林类型(tropical semi-evergreen rain forest)等。然而云南的热带雨林在多个方面最等同于Whitmore (1984, 1990)定义的东南亚半常绿雨林类型(tropical semi-evergreen rain forest of southeast Asia)或Champion (1937)的印度-缅甸的热带半常绿林(tropical semi-evergreen forest of India-Burma (Myanmar))。

云南的热带雨林在很大程度上由西南季风维持,喜马拉雅隆升导致西南季风气候形成和加强,在云南热带地区产生了湿润气候,发育了在结构和生态外貌特征上与亚洲热带低地雨林类似的植被。云南的热带雨林显然已是处在热带低地与山地常绿阔叶林的群落交错区,它们的分布主要受制于局部生境,是地区局部生境条件的产物(朱华和Ashton, 2021; 朱华, 2022b)。

1.2 广西的热带雨林

《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)中记录了广西具有热带湿润雨林的一个群系: 狭叶坡垒、乌榄、锈毛梭子果林 (Form. *Hopea chinensis*, *Canarium pimela*, *Eberhardtia aurata*), 主要分布在十万大山和龙州海拔700 m以下沟谷。胡舜士和王献溥(1980)、王献溥和胡舜士(1982)等对广西的热带雨林进行了较全面的群落学研究后, 提出广西低地的热带雨林, 无论是在岩溶(包括石灰岩、白云岩、白云质灰岩、硅质灰岩、泥质灰岩等)地区, 还是酸性土山区, 都是热带季节性雨林, 它们分布在热带季节性气候区域, 具有热带低地雨林的特征, 但林冠层具有一定比例的落叶树种, 与云南的热带季节性雨林是一样的, 仍采用“热带季节性雨林”这一名称来定义。正如王献溥和胡舜士(1982)所阐明的, 过去在广西这类植被多被称为“常绿季雨林”, 但它们并不符合Schimper (1903)对热带季雨林的定义和范畴。

广西酸性土山区的热带季节性雨林, 在群落结构上, 乔木层高达35 m, 分3个亚层, 第一亚层(乔木上层)高26–35 m, 第2亚层(中层)高11–25 m, 第3亚层(下层)高4–10 m; 第一亚层的乔木具板根现象。在群落特征上, 高位芽植物占总种数的82%–91%, 以常绿阔叶大高位芽植物占首位, 木质藤本高位芽植物占样地总种数的8%–13%; 地面芽植物占9%–13%, 地上芽和地下芽植物占的比例很少; 整个群落明显以常绿成分占优势, 落叶成分占8%–16%, 在上层乔木中占有一定比例(王献溥和胡舜士, 1982)。在叶级谱上, 中叶物种占调查样地总种数的64%–72%, 大叶物种占4%–9%, 小叶物种占20%–30%; 在叶型上, 单叶物种占73%–83%, 复叶物种占17%–27% (王献溥和胡舜士, 1982)。

广西石灰岩地区的热带季节性雨林在群落结构上, 乔木层高度相对较矮一些, 但仍分3个亚层, 在一些群落中, 上层乔木成为散生巨树, 高度可达30 m, 并多具板根(胡舜士和王献溥, 1980)。它们的高位芽植物占总种数的70%–87%, 在高位芽植物中, 以常绿阔叶大、中高位芽植物占主要地位, 但落叶植物比例较高, 占到20%–30%; 常绿木质藤本高位芽植物占9%–14%, 落叶木质藤本高位芽植物占4.5%–11.5%; 在草本植物中, 地面芽植物比例较高, 而地上芽和地下芽植物占的比例很少。在叶级谱上, 中叶植物占调查样地总种数的60%–70%, 大叶植物

占5%–12%, 小叶植物占18%–28%; 在叶型上, 单叶植物占70%–80%, 复叶植物占20%–30%; 在叶质上, 革质叶植物占52%–60%, 纸质叶植物占40%–48% (胡舜士和王献溥, 1980)。

广西的热带季节性雨林, 无论是在石灰岩地区, 还是酸性土山区, 它们均具有热带低地雨林基本的群落结构和生态外貌特征, 是低地热带雨林的一个类型, 与亚热带常绿阔叶林明显不同。王献溥等(1998)对广西石灰岩季节性雨林进行了分类研究, 把最初被划归为常绿季雨林的肥牛树(*Cephalomappa sinensis*)、蚬木(*Excentrodendron tonkinense*)林, 蚬木、金丝李(*Garcinia paucinervis*)林, 东京桐(*Deutzianthus tonkinensis*)林等均作为热带季节性雨林群系。这个处理符合Blasco等(1996)和Ashton (2014)对亚洲热带森林的分类, 它们归属于“热带北缘低地季节性雨林”。

在植物区系组成上, 以广西弄岗的北热带喀斯特季节性雨林15 hm²监测样地为例(王斌等, 2016), 在DBH ≥ 1 cm的木本植物组成上, 它主要以热带分布, 但分布区扩展到亚热带至温带地区的科占优势, 如大戟科有36种, 占总种数的16.14%, 为最优势的科; 桑科有18种, 占总种数的8.07%, 为次优势的科; 其次为茜草科(11种)、豆科(12种)、马鞭草科(9种)、楝科(9种)等。在树种的重要值上(王斌等, 2014), 仍以大戟科重要值最大, 为19.78, 其次为马鞭草科(8.67)、梧桐科(8.62)、桑科(6.36)、椴树科(4.62)、茜草科(3.35)、楝科(3.24)等。这些科都是主产热带, 分布区扩展到亚热带至温带地区的科, 在科层面它体现了热带北缘特征。在属的分布区类型上(王斌等, 2014), 广西的热带季节性雨林仍以热带分布属占优势, 占总属数的87.25%; 在热带分布属中, 又以热带亚洲分布属比例最高, 占28.66%, 其次是泛热带分布属, 占22.93%。广西的热带季节性雨林与云南的热带季节性雨林类似, 为热带性质, 并且具有热带亚洲植物区系特征。

胡舜士和王献溥(1980)、王献溥和胡舜士(1982)对广西热带季节性雨林的研究为广西热带雨林植被的研究奠定了基础, 在这些基础上, 形成了后来的王献溥等(2014)和苏宗明等(2014)等对广西热带雨林植被较全面的研究成果。

1.3 海南的热带雨林

在海南热带森林植被研究的文献里, 对热带森

林的描述、生态外貌特征和植被类型的划分上差异较大。《广东植被》(广东植物研究所, 1976)把海南的主要热带常绿森林分为热带雨林(*tropical rain forest*)和热带季雨林(*tropical monsoon forest*) 2个植被类型, 但把热带雨林的山地类型单列为山地雨林(*montane rain forest*), 作为一个单独的植被类型。

《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)与《广东植被》(广东植物研究所, 1976)的分类基本类似, 把海南低地的含龙脑香科植物青皮(亦称青梅, *Vatica mangachapoi*)和坡垒(*Hopea hainanensis*)的群系青皮、蝴蝶树(*Heritiera parvifolia*)、坡垒林划归到热带雨林的一个亚型——热带湿润雨林, 把以陆均松(*Dacrydium pectinatum*)、栲(*Castanopsis* sp.)、五列木(*Pentaphylax euryoides*)为特征的森林划归到热带雨林的山地亚型——山地雨林, 但把常绿树种占75%–76%, 常绿树木占77%–86%的热带森林, 包括青皮林归到热带季雨林植被型里的半常绿季雨林植被亚型, 这点可能导致了后人把海南的几乎是常绿的低地森林作为季雨林处理。如胡婉仪(1985)、黄全等(1986), 把海南低地的热带常绿林称为热带常绿季雨林(*tropical evergreen monsoon forest*)。蒋有绪等(1998)也把海南低地的大多数热带常绿林划归到热带常绿季雨林。胡玉佳和李玉杏(1992)在较系统地研究了海南的热带常绿森林的基础上, 把海拔900 m以下地区的热带常绿林称低地雨林(*lowland rain forest*), 把海拔600–1 300 m的山地的热带常绿林称山地雨林, 这个分类较为接近Richards (1952)的经典热带雨林分类。参考对云南热带雨林的研究及与东南亚热带雨林的比较, 我们认为《广东植被》(广东植物研究所, 1976)、胡玉佳和李玉杏(1992)、王伯荪和张炜银(2002)、陈红峰等(2005)、兰国玉等(2010)、杨小波等(2021)等对海南热带雨林植被类型的界定和描述应比较接近经典热带雨林植被的分类。

在垂直结构特征上, 海南的“湿润雨林”群落高达40 m, 乔木分层不明显, 乔木上层高25–40 m, 中层高15–25 m, 下层高6–15 m, 林冠主要由中、下层构成, 上层乔木常成散生巨树, 在结构上接近赤道地区的低地热带雨林(广东植物研究所, 1976)。在生态外貌特征上, 例如在生活型组成上, 以海南铜铁岭的低地热带雨林(陈红峰等, 2005)和龙脑香林(胡玉佳, 1982)为例, 大高位芽植物占0–7.3%, 中高位

芽植物占24.3%–37.5%, 小高位芽植物占30.2%–33.3%, 矮高位芽植物占12.5%–14.3%, 藤本植物占6.3%–20.5%, 附生植物占0–1.6%, 草本植物占3.2%–8.1%。尽管这些数字变幅较大, 但基本上还是具有热带雨林的生活型谱特征, 它们与云南和广西的热带季节性雨林比较接近。在叶级谱上, 海南铜铁岭热带低地雨林的大叶植物占群落总种数的15.9%, 中叶植物占64.7%, 小叶植物占16.3% (陈红峰等, 2005); 根据兰国玉等(2010), 海南霸王岭的龙脑香林的大叶植物占群落总种数的18.1%, 中叶植物占67.1%, 小叶植物占13.8%。这些结果与云南的热带季节性雨林比较接近。也就是说, 文献中所提的海南的所谓湿润雨林、低地雨林和龙脑香林, 在群落学特征上很接近云南和广西的热带季节性雨林, 它们都属于热带低地雨林的范畴。

叶质、叶缘、叶型谱也是森林群落重要的生态特征, 一般在不同的植被类型之间差异明显, 但在相近的植被类型或同一植被类型的不同亚型、不同群系间差异不会很大。叶质的标准由于不好掌握, 以致同一群落类型在不同人的统计中叶质谱的差异会较大。例如, 在海南尖峰岭, “热带常绿季雨林”的叶质谱按黄全等(1986)的统计, 革质(包括厚革质)叶植物占57.8%, 按胡婉仪(1985)的统计, 革质叶植物占82%; 同样, 海南热带山地雨林的叶质谱按黄全等(1986)革质叶植物占52.6%, 而按胡婉仪(1985)统计为82%。叶缘和叶型虽标准清楚, 但可能因统计的种数不一样, 结论也不一样。

仍以上述的陈红峰等(2005)和兰国玉等(2010)的文献为例, 海南铜铁岭的低地热带雨林群落革质叶植物占58.5%, 单叶植物占88.4%, 复叶植物占11.6%, 全缘叶植物占76.7%, 非全缘叶植物占23.3%; 海南霸王岭的龙脑香林群落革质叶植物占53.2%, 单叶植物占76.4%, 复叶植物占23.6%, 全缘叶植物占92.6%, 非全缘叶植物占7.4%。这个结果很接近云南的热带季节性雨林。海南霸王岭的龙脑香林群落的大、中高位芽植物中, 落叶树种占群落总种数的4.26% (兰国玉等, 2010), 与云南的龙脑香季节性雨林是很接近的。这也反映了海南存在类似于云南的热带季节性雨林的植被。

在对海南的热带雨林树种多样性研究上, 特别是对热带山地雨林, 发表的文献主要集中在计算树种多样性的各种指数及研究单位面积乔木个体数及

分布格局上(蒋有绪等, 2002)。对单位取样面积上调查的乔木种数, 即使名称上为同一植被类型, 不同文献中差异也较大, 这点可能限于人力物力、取样面积、数目、群落地段的代表性方面的差异, 致使单位面积物种数上差异较大(蒋有绪等, 2002)。例如, 在霸王岭海拔 860 m 处的含优势树种公孙锥(*Castanopsis tonkinensis*)、鹅掌柴(*Heptaphyllum heptaphyllum*)、白颜树(*Gironniera subaequalis*)的热带低山雨林(蒋有绪等, 2002), 在 2 500 m² 取样面积上记录 DBH \geq 1 cm 的乔、灌木植物 116 种, 在 3 500 m² 取样面积上记录 DBH \geq 1 cm 的乔、灌木植物 152 种; 在海拔 1 030 m 处的含优势树种陆均松的热带山地雨林, 在 2 500 m² 取样面积上记录 DBH \geq 1 cm 的乔、灌木植物 156 种, 在 1 hm² 取样面积上记录 DBH \geq 1 cm 的乔、灌木植物 228 种(蒋有绪等, 2002), 而根据彭少麟(1996)的研究, 海南的热带山地雨林 2 500 m² 面积上有高 1.5 m 以上乔木 71–125 种。总之, 从发表的文献看, 海南的热带雨林, 包括低地热带雨林和山地雨林, 在单位取样面积乔木物种数上, 差异较大, 原因复杂。

在对海南热带雨林的群落特征的描述上, 海南热带森林植被的划分、命名上不同学者有差异(杨小波等, 2021), 仅从发表的文献难于归纳。尽管如此, 我们对发表的海南热带森林的文献分析, 能确定在海南低地存在与云南和广西同样性质的热带季节性雨林植被, 在其山地存在热带雨林的山地变型或亚型——热带山地雨林。

中国西藏南部、广东南部及台湾南部的热带雨林, 因缺乏深入的研究资料, 本文不再进一步讨论。

2 云南、广西、海南热带雨林生态外貌特征、物种多样性和植物区系的比较

2.1 生活型谱的比较

尽管已发表了许多中国热带森林植被的生活型谱研究论文, 但因划分归类不同及物种统计资料的详略不同, 进行比较经常很困难。例如, 有些文献未列出藤本和附生植物, 有的把藤本植物归在高位芽植物内未单独列出; 在草本植物的生活型划分上, 即使是同样的植被类型, 林下草本植物或被列为地上芽植物, 或都被划归为地面芽植物。在生活型的粗分——生长型上, 即把群落中物种分为乔木、灌木、草本、藤本和附生植物, 这样的资料具有更多

的可比性。根据资料筛选, 我们将一些可供比较的包含有生活型谱的文献的中国热带森林的代表性群落的生活型进行了比较。

云南南部(朱华, 1992, 1993b)、西南部的龙脑香热带季节性雨林(云南植被编写组, 1987)与广西的季节性雨林(王献溥等, 1998)在生活型谱上比较接近, 它们的共同点是: 以高位芽植物为主, 可占到总种数的 80%, 其中藤本植物丰富, 分别占 23.1%、23.5% 和 20.0%, 附生植物分别占 8.3%、6.6% 和 7.1%。它们的乔木中均有一定数量的落叶成分存在, 表现为干季有部分种类落叶, 群落季节性特征明显。它们的区别是: 云南南部的龙脑香季节性雨林乔木层中落叶树种所占比例较小, 约 7.1%; 云南西南部盈江的龙脑香季节性雨林落叶树种所占比例高达 31%; 广西石灰岩季节性雨林中落叶树种所占比例也较高, 达 17.6% (王献溥等, 1998)。根据王献溥等(2014), 广西的热带季节性雨林中, 落叶大高位芽植物占 2.4%–4.2%; 落叶中高位芽植物占 2.1%–4.0%; 落叶小高位芽植物占 0–2.1%; 在藤本植物中, 落叶种类占 1.2%–6.0%。原因可能主要是云南西南部盈江的气候季节性更强(根据在海拔 826.7 m 的盈江县气象站资料, 盈江县年降雨量 1 459.8 mm, 其中雨季(5–10月)降雨量 1 292.4 mm, 干季(11月至次年 4月)降雨量 167.4 mm, 降雨量的季节性非常强(云南省气象局, 1983)。广西的石灰岩季节性雨林不仅受气候的季节干旱影响, 也受到基质干旱的影响, 以致它们的落叶树种的比例相对较高。

海南热带森林研究文献报道的生活型谱, 常因植被类型的划分、归类不同及物种统计资料的不同, 即使名称上是同样植被类型的群落, 结果差异都明显。我们将云南南部的热带季节性雨林与海南的一些具有代表性的热带森林群落的结构与生活型组成(胡玉佳, 1982; 胡玉佳和李玉杏, 1992; 蒋有绪等, 1998; 陈红峰等, 2005)进行了比较。云南的热带季节性雨林具有更多高大的散生巨树, 高耸于林冠层之上, 例如望天树林, 在海拔 800 m 处, 望天树高度可达 72 m, 显示了热带低地雨林的结构特征。在所比较的海南的热带森林中, 散生巨树记录不多, 记录中出现的散生巨树仅高达 40 m, 而群落的中、小高位芽植物比例相对较高, 这或许是受经常性的台风或飓风的影响。在垂直结构特征上, 云南的热带季节性雨林与海南一些文献中的“热带湿润雨林”最

接近。海南的热带湿润雨林或称沟谷雨林被认为是最接近赤道热带雨林的类型, 它们与云南的热带季节性雨林在群落结构上也最接近, 应属于同样类型的植被。

与海南热带森林相关文献中的“低地常绿季雨林”和龙脑香林相比, 云南的热带季节性雨林的附生植物、草本高位芽植物、藤本植物和地上芽植物比例相对较高。兰国玉等(2010)比较了0.36 hm²取样面积上的云南南部的龙脑香林(望天树林)和海南霸王岭的龙脑香林(青梅林)的生活型谱, 从其比较看, 海南的青梅林缺少大高位芽植物, 云南的龙脑香林具有一定比例的大高位芽植物。

通过初略的生活型谱的比较可看出, 不同文献差异较大, 特别是对群落中附生植物的调查常缺乏, 对草本植物的生活型划分上亦有差异, 但基本的特点是: 云南的热带季节性雨林具有更多大高位芽植物(高度30 m以上的散生巨树)、附生植物和藤本植物, 广西的热带季节性雨林和海南的低地热带森林中这3类生活型占比相对较少。

2.2 叶级谱的比较

植物的叶级因有一定叶面积标准, 相对来说较好识别, 大多数文献是针对乔木或乔木层的树种进行叶级谱的分析, 少数文献针对群落中所有物种。我们筛选了一些对乔木层树种叶级谱分析的文献, 进行了比较。

云南热带季节性雨林的叶级谱与广西的热带季节性雨林(包括石灰岩和酸性土山)比较接近, 它们的大、中叶物种合计都占70%以上, 但相对来说, 广西石灰岩季节性雨林小叶物种比例偏高。

与海南的热带雨林, 如霸王岭的龙脑香林(兰国玉等, 2010), 铜铁岭的热带低地雨林(陈红锋等, 2005), 尖峰岭的山地雨林(黄全等, 1986)相比, 云南热带季节性雨林的叶级谱与它们比较接近, 共同特点是中叶物种与大叶物种合计占80%以上。海南六连岭的沟谷湿润雨林(原文献称)叶级谱的中叶物种比例高达88.3% (广东植物研究所, 1976)。这些均符合热带雨林叶级谱的一般特征。

海南的所谓常绿季雨林, 在文献中包括了龙脑香科植物占优势的一些群落。不同文献叶级谱的统计差异较大, 如按胡玉佳(1982)、胡玉佳和李玉杏(1992)的统计, 铁凌(*Hopea reticulata*)林的小叶物种占53.6%, 低地龙脑香林的小叶占41.4%; 但按蒋有

绪等(1998)和黄全等(1986)对海南常绿季雨林的统计, 小叶物种分别占14.5%和13.4%。对海南的热带雨林、热带山地雨林和常绿季雨林的界定和分类仍需深入研究。

2.3 叶质、叶缘、叶型谱的比较

叶质、叶缘、叶型谱也是森林群落重要的生态特征, 在不同的植被类型之间差异明显, 但在相近的植被类型或同一植被类型的不同亚型、不同群系间差异不是很大。

广西酸性土山区的热带季节性雨林里, 单叶物种占73%–83%, 复叶物种占17%–27% (王献溥和胡舜士, 1982)。广西石灰岩地区的热带季节性雨林里, 单叶物种占70%–80%, 复叶物种占20%–30%; 革质叶物种占52%–60%, 纸质叶物种占40%–48% (胡舜士和王献溥, 1980)。在云南的热带季节性雨林里, 复叶物种占21.4%–24.5%, 革质叶物种占45.5%–56.8%, 全缘叶物种占78.9%–81.0% (朱华, 1992; 朱华等, 1998a, 2007; 周虹霞等, 2001; 肖明昆等, 2019)。可以看出, 云南的热带季节性雨林与广西的热带季节性雨林在叶质、叶缘、叶型谱上是比较接近的。

海南热带森林的叶质、叶缘、叶型谱的统计在发表的文献中差异也较大, 如黄全等(1986)、胡婉仪(1985)和Hu (1997)的统计结果差异都较大。我们筛选了部分海南的文献, 如海南铜铁岭热带低地雨林(陈红锋等, 2005), 龙脑香林(兰国玉等, 2010), 尖峰岭的热带常绿季雨林和热带山地雨林(黄全等, 1986)进行了比较, 云南和广西的热带季节性雨林在叶质、叶缘、叶型谱上与这几篇文献的结果是类似的。

总的来说, 在生态外貌特征上, 云南的热带季节性雨林最接近海南低地(沟谷)的所谓湿润雨林和广西酸性土山区的热带季节性雨林。广西的石灰岩季节性雨林可能不仅受季节性干旱及冬季的低温影响, 而且也受基质干旱的影响, 群落表现为高度较低, 乔木上层散生巨树较少, 落叶成分比例较高, 小叶、革质、非全缘叶和单叶物种的比例均较大, 偏向向亚热带森林过渡, 显然是位于热带-亚热带常绿森林群落交错区的热带季节性雨林(Ashton & Zhu, 2020; 朱华和Ashton, 2021)。海南的所谓常绿季雨林群落高度明显较低, 小叶和革质叶物种的比例较高, 群落具有一定的旱生特点, 缺少热带雨林的特征。海南的山地雨林是热带雨林在山地垂直带

上的变型,就生态外貌特征的各项指标比较接近低地雨林。云南的热带季节性雨林群落高大,分层不明显,通常乔木中层为主要的林冠层,散生巨树常见,具有低地热带雨林的结构特征,应是一种最接近低地热带雨林的类型。

2.4 树种丰富度的比较

在较小的取样面积上,云南的各热带雨林类型单位面积物种多样性比较一致,但中国其他热带地区,可能因不同调查人员对物种识别的差异,出现较多不一样的数据。例如,在西双版纳国家级自然保护区勐仑片区保存较好的热带季节性雨林地段,取样面积从500 m²扩展到5 000 m²的物种多样性调查样地显示,在500 m²取样面积上有DBH ≥ 5 cm的乔木19种,5 cm以下的乔木幼树18种;2500 m²和5000 m²取样面积上分别有DBH 5 cm以上的乔木55–60和80多种(朱华等, 1998b)。广西西南部的龙脑香热带季节性雨林,如狭叶坡垒群系,在400–600 m²取样面积上有林木33–53种,广西拟肉豆蔻(*Knema guangxiensis*)群系在600 m²取样面积上有林木29–47种,紫荆木(*Madhuca pasquieri*)群系在400–600 m²取样面积上有林木31–39种(王献溥等, 2014)。云南的热带季节性雨林在树种多样性上,在较小的取样面积上,与广西的热带季节性雨林相当或稍低。海南六连岭低地热带雨林2 500 m²面积上有DBH 4 cm以上乔木52种(广东植物研究所, 1976),龙脑香热带雨林2 000 m²面积上有高1.5 m以上的乔木96种(Hu, 1997),热带山地雨林2 500 m²面积上有高1.5 m以上乔木71–125种(彭少麟, 1996),5 000 m²面积上有DBH 5 cm以上的乔木114–118种(安树青等, 1999; 王峥峰等, 1999)。从这些植被类型相关的文献中的物种数统计看,海南的热带森林在较小取样面积上乔木种数变化较大,比云南的热带季节性雨林的树种多样性高(朱华和周虹霞, 2002)。

在较大的取样面积,即永久定位样地的比较上,情况则相反。云南南部的龙脑香热带季节性雨林20 hm²永久样地记录到DBH > 1 cm的木本植物468种(兰国玉等, 2008; Lan *et al.*, 2012),广西北热带喀斯特季节性雨林15 hm²样地记录到DBH > 1 cm的木本植物223种(王斌等, 2014),而海南热带山地雨林60 hm²永久样地记录到DBH > 1 cm的木本植物290种(许涵等, 2015b)。在DBH > 10 cm上,云南南部样地记录到339种,海南样地记录到236种。显然,云南

的热带季节性雨林在较大的取样面积上有更大的树种丰富度。

2.5 群落中乔木物种丰富度和重要值较大的科的比较

样方层面上,乔木树种在科上的丰富度和重要值在明确森林植被的地理属性上具有意义(Ashton & Zhu, 2020; 朱华, 2021; 朱华和Ashton, 2021)。

在群落乔木层重要值较大的科的比较上(兰国玉等, 2008; 王斌等, 2014; 许涵等, 2015a),云南南部的热带季节性雨林以典型热带和热带性强的科为重要值大的科,广西北热带喀斯特季节性雨林也主要是热带分布,但分布区扩展到亚热带地区的科具有较大重要值,海南的热带山地雨林除热带分布科外,还有亚热带甚至温带分布的科,如壳斗科、榆科、山矾科、山茶科、木兰科都在重要值大的前10个科之列。

在群落乔木层含种数较多的科(方精云等, 2004; Lan *et al.*, 2012; 王斌等, 2016)的比较上,云南和广西的热带季节性雨林主要以热带分布,但分布区扩展到亚热带地区的科占优势,而海南的热带山地雨林除热带分布的科外,还有亚热带至温带分布的科在优势科之列。在科层面的比较显示了云南和广西的热带季节性雨林为热带北缘性质,而海南的热带山地雨林则带有一些南亚热带常绿林特征。

3 存在的问题

3.1 热带雨林与热带季雨林的问题

在《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)中,热带雨林和热带季雨林是2个分开的植被型,它们均分布在云南西南到东南部热带地区、广西西南部及海南岛,并且呈交错分布。如果按照Schimper (1903)的定义,热带雨林是指潮湿或湿润热带的一类常绿高大的森林植被。热带雨林具有独特的外貌和结构特征,与世界上其他森林类型有清楚的区别。它的乔木层有3–4个树层或亚层,第一亚层高度一般都在30 m以上。热带雨林中的大乔木通常都具有板根,木质大藤本和附生植物十分丰富,林下草本植物多具有大型叶子。

“季雨林”,又称季风林(monsoon forest),是独立于热带雨林的另一个热带森林植被类型。按Schimper (1903)的原始定义,季雨林是在热带季风气候下发育的介于热带雨林与萨瓦纳之间的一种基

本上是落叶的森林植被。东南亚大陆及中国热带北缘明显受季风气候的强烈影响, 热带季雨林是广泛分布的, 它与热带季节性雨林在一些地方相互交错。王伯荪(1987)、林媚珍等(1996)、王伯荪和张炜银(2002)、朱华(2011, 2018, 2019)、Zhu等(2021)均对热带雨林和热带季雨林的界定进行了论述。郭柯等(2020)在《中国植被分类系统修订方案》中已按Schimper (1903)的原始定义界定了热带季雨林。

在《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)中, 曾把75%以上的种类和80%以上的植株为常绿树种的热带森林的一部分划归为季雨林, 并把季雨林分为半常绿季雨林、落叶季雨林和石灰山季雨林3个植被亚型。这样, 海南常绿的青皮林(青梅林)、广西西南部和云南东南部的中国无忧花、红果欒木、锈毛梭子果林(Form. *Saraca dives*, *Dysoxylum gotadhora*, *Eberhardtia aurata*)、石灰岩山地的望天树、滇南风吹楠、方榄林(Form. *Parashorea chinensis*, *Horsfieldia tetratopala*, *Canarium bengalense*)、蚬木、金丝李、肥牛树林(Form. *Excentrodendron tonkinense*, *Garcinia paucinervis*, *Chephanomappa sinense*), 这些以常绿树种为优势的热带森林植被都被归到了季雨林植被型里(中国植被编辑委员会, 1980)。广西西南部的石灰岩山地的常绿或半常绿森林先前被划归为季雨林, 后来均被接受为热带季节性雨林(胡舜士和王献溥, 1980; 王献溥和胡舜士, 1982; 苏宗明等, 2014; 王献溥等, 2014)。在《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)中, 把海南的青皮、蝴蝶树、坡垒林(Form. *Vatica mangachapoi*, *Heritiera parvifolia*, *Hopea hainanensis*)划归到了热带雨林的一个亚型——热带湿润雨林, 这样, 在海南以青皮为特征或优势树种的热带森林就被划归到热带雨林和热带季雨林2个不同的植被型里, 这可能导致了后来在海南热带森林植被分类上的混淆。

分布在云南热带石灰岩山地的半常绿森林, 在《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)中也被归到石灰岩季雨林里的四数木群系(Form. *Tetrameles nudiflora*), 在《云南植被》中具体记录为石灰山季雨林的四数木、多花白头树、越南榆群系(Form. *Tetrameles nudiflora*, *Garuga floribunda* var. *gamblei*, *Ulmus lanceifolia*) (云南植被编写组, 1987), 我们认为它不符合Schimper (1903)的季雨林定义, 把它重新给予“热带季节性湿润林(tropical seasonal moist

forest)”名称(Zhu *et al.*, 1998, 2006a; Zhu, 2006; 朱华等, 2015; 朱华, 2018)。在《中国植被》和《云南植被》中记录的这个群系以四数木为标志种, 但四数木同时也是云南热带季节性雨林中的标志种之一。这个群系分布在石灰岩山地坡脚和沟谷的部分, 在林冠层优势种中还具有热带季节性雨林的标志种番龙眼(*Pometia pinnata*), 在该群系的乔木层中, 亚优势树种为常绿的白颜树、轮叶戟(*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*)等, 它们同时也是云南热带季节性雨林的主要或亚优势树种。因此, 在云南南部的石灰岩山地的坡脚和沟谷, 曾划归为季雨林植被型下的四数木群系, 在树种组成上无法与热带雨林植被型下的季节性雨林植被亚型中含四数木的群系相区别(注: 在《云南植被》中, 在热带季节性雨林下的千果榄仁、番龙眼林群系里, 也包含一个分布在石灰岩山的群落——番龙眼、四数木、轮叶戟群落(*Pometia pinnata*, *Tetrameles nudiflora*, *Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata* Comm.))。四数木本身是一个落叶树种, 但它也是云南热带季节性雨林上层乔木中的一个树种, 用它的存在来判断是否是热带季节性雨林或季雨林的应用价值不大。云南南部地区的季节性干旱在一定程度上由雾、露水以及这些月份中的低温所补偿或抵消。在云南南部所谓的热带石灰岩季雨林中, 一些树木的落叶发生在旱季末期, 一些是在雨季落叶, 有的树木在老叶掉落的同时又在生长新叶, 它们并无一个明显的落叶树种同时落叶的时期。它们的落叶现象可能主要是局部生境的干燥和历史的原因, 并不主要是地区性气候干旱所导致。因此, 我们认为应把分布在云南热带石灰岩山地坡脚和沟谷的含有热带季节性雨林标志树种番龙眼、白颜树、轮叶戟等的群落划归到热带季节性雨林, 而把分布在石灰岩山地热带季节性雨林带之上的含有四数木, 并且群落基本上是常绿的森林类型给予新名称——热带季节性湿润林(Zhu *et al.*, 1998, 2006a; Zhu, 2006; 朱华等, 2015; 朱华, 2018)。热带季节性湿润林是云南南部石灰岩山地垂直地带性植被中的山坡中、上部的特殊的植被类型, 它在群落结构、生态外貌和植物区系组成上明显不同于基带的热带季节性雨林和非石灰岩地区的热带山地雨林, 也明显不同于该地区的水平地带性植被之一的热带季雨林, 也就是说, 它不是热带雨林(缺乏雨林特征), 也不属于热带季雨

林(它具有基本上常绿的季相或外貌特征), 我们因此提出了用“热带季节性湿润林(Tropical seasonal moist forest)”来命名这类特殊植被, 以区别在群落结构、生态外貌特征和植物区系组成与它不同的热带雨林和热带季雨林植被。

3.2 热带山地雨林的问题

《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)和《云南植被》(云南植被编写组, 1987)均在热带雨林植被型中列出山地雨林植被亚型。“热带雨林”这一名称的范畴和运用并不一致。在热带亚洲, 热带山地垂直带上各植被类型都被归类于广义的热带雨林植被型, 作为不同亚类(Whitmore, 1990)。中国学者大多采用与亚洲热带雨林一致的分类处理。《云南植被》(云南植被编写组, 1987)对云南的山地雨林给予了定义, 即分布在热带季节性雨林之上, 其热带低地雨林的成分约占60%, 外貌和结构多具雨林特点, 但缺乏散生巨树, 板根和茎花现象少见, 树蕨类植物丰富。

云南的山地雨林主要分布在海拔800 m以上地区, 海南的山地雨林根据文献分布在海拔500–1 500 m区域, 在广西未有山地雨林的记录。云南的山地雨林群落高度较大, 常高达30 m。海南的山地雨林群落的高度相对较低, 乔木优势树种中含有陆均松为其特征。

山地雨林常随山体的相对高差及湿度有明显的分布海拔的变化, 但它都是在热带山地垂直地带、在低地雨林带之上出现的森林类型。中国的山地雨林在植物区系组成上都以樟科、大戟科、壳斗科、蝶形花科、茜草科、山茶科等占优势; 在乔木的重要值上, 以樟科、木兰科、大戟科、壳斗科、蓝果树科等为主。Ashton (2003)较为系统地研究了热带山地雨林与低地雨林植物区系组成的差异, 认为热带山地雨林有突出的樟-橡(即以樟科植物和壳斗科植物占优势)特征, 中国的热带山地雨林在植物区系组成上的樟-橡特征是明显的。

云南的热带山地雨林在群落外貌及结构上与热带亚洲的低山雨林类似, 而与其典型的山地雨林有差异。例如, 与印尼爪哇1 450 m海拔高度上分布的典型的热带山地雨林(Meijer, 1959)比较, 云南的山地雨林附生植物比例较少, 乔木层在一些地段有3个亚层, 它相似于热带亚洲的低山雨林中分布下限, 接近低地雨林的山地雨林类型。

Grubb等(1963)比较研究了热带美洲的低地雨林和山地雨林, Whitmore (1990)比较研究了热带亚洲的低地雨林和山地雨林, 共同认为热带山地雨林群落乔木通常有2层(热带低地的雨林有3层), 缺乏散生巨树, 林冠较为平整, 林冠层主要由上层乔木构成, 羽状复叶种类比例相对较低, 大叶物种的比例减少, 小叶物种的比例增加, 板根和茎花现象少见, 附生植物丰富。云南的热带山地雨林有类似的生态外貌特征, 尽管分布海拔较高, 但其群落相对高大, 乔木在一些地段有3个亚层, 这点与低地雨林类似。

云南的山地雨林分布海拔偏高, 显然可能受所谓的“海拔升高效应”(Grubb, 1971)的影响。

在云南, 分布在海拔900–1 500 m的热带山地雨林群落中, 乔木层的中叶树种占77.8%, 复叶树种占22.3%, 全缘叶树种占82.2% (张国成等, 2006), 与热带低地雨林(季节性雨林)类似。分布在海拔1 500–1 800 m的热带山地雨林群落中, 乔木层的中叶树种占75.9%–76.4%, 复叶树种占11.0%, 全缘叶树种占76.4% (王洪等, 2001), 更接近典型的热带山地雨林。可以看出, 分布海拔相对较高的热带山地雨林, 中叶、全缘叶和复叶树种比例均有下降, 这符合广义热带雨林(包括热带低地雨林和热带山地雨林)沿海拔在热带山地上的垂直变化的规律(Ashton, 2003)。

海南的山地雨林, 在发表的文献中, 其生态外貌和结构特征上的结果存在差异。按《广东植被》(广东植物研究所, 1976)的描述, 海南的山地雨林上层乔木高25–30 m, 林冠较平整, 无散生巨树。按《广东植被》的描述, 海南的山地雨林应是缺少大高位芽(高30 m以上散生巨树)植物的, 这是山地雨林群落的结构特征。蒋有绪等(1998)统计, 海南尖峰岭热带山地雨林在生活型谱上大高位芽物种占总种数的3%, 按胡玉佳和李玉杏(1992)对霸王岭热带山地雨林的统计, 大高位芽物种占总种数的11.8%。这种差异有可能是不同山地的环境差异, 也可能是样方地点的海拔差异所致。在叶特征上, 按黄全等(1986)的统计, 尖峰岭热带山地雨林大叶物种占12.0%, 中叶物种占70.7%, 小叶物种占16.2%, 复叶物种占23.9%, 全缘叶物种占80.7%, 显示了低地热带雨林的特征。可以肯定海南存在热带雨林植被型的山地亚型。

此外,一些文献描述的云南海拔1 000 m以上地区的“山地雨林群落”,常与所谓的季风常绿阔叶林混淆,这在一些对自然保护区的植被调查中尤为如此。我们认为有必要以《云南植被》(云南植被编写组,1987)对热带山地雨林的原始定义为准,对云南热带地区所谓的“山地雨林”各群落进行梳理。热带亚洲的低山(山地)雨林的建群树种中常见细青皮(*Altingia excelsa*),云南的山地雨林中也常有细青皮,它应该可作为一个标志种。

3.3 云南热带湿润雨林的问题

《中国植被》(中国植被编辑委员会,1980)和《云南植被》(云南植被编写组,1987)都把热带雨林植被型划分为湿润雨林、季节(性)雨林和山地雨林3个植被亚型。Richards (1996)根据年降雨量和年干旱月数把热带低地森林分布地区的气候分为:1)热带极潮湿(tropical super wet)气候(年降雨量 $\geq 3\,000$ mm,年干旱月数为0);2)热带潮湿(tropical wet)气候(年降雨量 $\geq 2\,000$ mm,年干旱月数为0-3),对应于热带极潮湿和热带潮湿气候的森林植被是低地湿润雨林(lowland rain forest);3)热带季节性潮湿(tropical wet-seasonal)气候(年降雨量 $\geq 1\,700$ mm,年干旱月数为3-5),对应的热带森林是常绿季节林(evergreen seasonal forest);4)热带湿润(tropical wet-dry marked by dry season)气候(年降雨量 $\geq 1\,200$ mm,年干旱月数为4-6),对应的热带森林是半常绿季节林(semi-evergreen seasonal forest);5)热带半湿润(tropical wet-dry with long-dry season)气候(年降雨量 ≥ 700 mm,年干旱月数为6-8),对应的植被是热带落叶季节林(deciduous seasonal forest)。云南的热带季节性雨林和所谓的湿润雨林都分布在海拔900-1 100 m以下的低地和沟谷,这些地区的年降雨量和年干旱月的情况是:西南部的瑞丽县:年降雨量1 402.2 mm,干季(11月至次年4月)降雨量152 mm;南部的勐腊县:年降雨量1 531.9 mm,干季(11月至次年4月)降雨量281.6 mm;东南部的河口县:年降雨量1 777.7 mm,干季(11月至次年4月)降雨量329 mm(云南省气象局,1983)。可见云南的热带季节性雨林和所谓的湿润雨林分布地区年降雨量在1 400-1 800 mm之间,年干旱月数为6个月,是在Richards (1996)的热带湿润和热带半湿润气候之间,理论上对应的植被是热带半常绿季节林到热带落叶季节林(季雨林)。由于云南的特殊地形地貌,干季的

浓雾及局部地形下的湿润土壤在一定程度上弥补了降水的不足,在局部仍能形成较地区性气候更为湿润的小气候,这些局部生境的半常绿季节林的落叶成分相对较少,并且具有雨林特征,成为一种落叶成分不多的热带季节性雨林。无论是Richards (1996)对热带森林的分类,还是Blasco等(1996)对大陆东南亚的热带森林植被分类,或是Corlett (2005)、Ashton (2014)对亚洲热带森林的分类,云南的低地热带雨林因是分布在季节性气候地区,均属于热带低地的半常绿雨林,而在热带亚洲非季节性气候地区分布的热带低地常绿雨林或湿润雨林在云南应是不存在的。前者群落外貌有明显的季节性变化(亦即乔木层中有一定比例的落叶树种),后者具有几乎完全常绿的外貌,并主要分布在中南半岛南部至泛马来西亚的非季节性气候地区(Zhu, 2019)。从地区气候为热带季风气候、上层乔木树种中具有落叶成分以及学术界对热带亚洲森林植被的分类上,云南是不存在“热带湿润雨林”的,这点在《中国植被分类系统修订方案》(郭柯等,2020)中已被肯定。

在《云南植被》中,“热带湿润雨林”植被亚型只记录了1个群系:东京龙脑香、狭叶坡垒、隐翼木林(Form. *Dipterocarpus retusus*, *Hopea chinensis*, *Crypteronia paniculata*)。它主要分布在云南东南部的河口、屏边、金平等县的低海拔沟谷。这些地区降雨量的季节性变化是明显的(云南省气象局,1983)。虽然东京龙脑香、狭叶坡垒、隐翼木林群系所分布的沟谷生境在一定程度上补偿了干季降雨量的不足,但还是避免不了该地区气候明显的季节性变化的影响。这个群系与作为热带季节性雨林的望天树林群系分布生境重叠。野外调查显示,在云南东南部,“湿润雨林”的标识树种东京龙脑香与季节性雨林的标志树种望天树常生长在同一个植物群落,含望天树的群落被划归为热带季节性雨林植被亚型,含东京龙脑香的群落被划归为热带湿润雨林植被亚型,现实上无法把既含望天树,又含东京龙脑香的群落进行植被亚型归类。另外,即使在不含望天树的东京龙脑香林群落,它的乔木层仍包含了落叶树种。因此,不但从分布地区的季节性气候,而且从群落的生态外貌特征看,云南东南部的含东京龙脑香的群系更符合热带季节性雨林的一个群系。因此,在云南东南部应不存在非季节性气候地区才有的几乎完全常绿的热带湿润雨林。

《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)中记录的广西热带湿润雨林群系——狭叶坡垒、乌榄、锈毛梭子果林。胡舜士和王献溥(1980)、王献溥和胡舜士(1982)已阐明它属于一种热带季节性雨林。文献记录的海南岛的热带湿润雨林, 目前仍有争议, 将在下一节中论述。

3.4 海南岛的热带森林植被分类问题

正如杨小波等(2021)对海南植被分类的梳理中所说, 对海南热带森林植被的划分、命名上不同学者有差异, 以致在学术和实践上存在困扰和混淆。从群落学角度, 张宏达(1963a, 1963b)把海南低地的热带阔叶森林划分为: 湿润混合青皮林、常绿混合青皮林、单优青皮林、半常绿林、干燥半落叶林, 认为湿润混合青皮林的雨林结构明显, 常绿混合青皮林的雨林结构相对不明显, 单优青皮林缺乏雨林结构。按张宏达(1963a, 1963b)的释义, 湿润混合青皮林可以作为热带低地雨林, 常绿混合青皮林和单优青皮林不应为热带低地雨林。《广东植被》(广东植物研究所, 1976)基本遵从这一思想, 把海南岛的热带雨林分为低平地的热带雨林和山地雨林, 作为2个植被型, 并认为低平地的热带雨林星散分布在海拔500 m以下的低地或山地下部, 是迎风坡山前地形条件下的局部生境的产物, 是季风热带雨林, 也就是一种季节性热带雨林, 它是海南岛最接近赤道热带雨林的类型。《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)把海南岛的热带雨林植被型分类为湿润雨林和山地雨林2个植被亚型, 其中的湿润雨林等同于张宏达(1963a, 1963b)定义的湿润混合青皮林, 并把海南山地垂直带上的湿润常绿阔叶森林作为山地雨林。由于海南岛低平地的湿润混合青皮林是一种季风热带雨林或季节性热带雨林, 它不同于亚洲非季节性气候地区的热带低地的几乎是完全常绿的湿润雨林, 我们建议仍按《广东植被》(广东植物研究所, 1976)的处理, 把它认作是季风热带雨林, 也就是一种季节性热带雨林, 而对于海南的热带山地雨林, 无论是把它作为热带雨林植被型的一个山地亚型, 还是独立于热带低地雨林的一个植被型, 只是植被分类等级问题, 它都是属于热带雨林的山地类型。

海南岛植被调查研究文献中最为混淆的就是对“热带季雨林”的界定和运用。《广东植被》虽也阐述了Schimper (1903)对季雨林(monsoon forest)的定

义: 在旱季或多或少是无叶的热带森林, 但把热带美洲的在季节性气候影响下的“季节林(seasonal forest)”包含到季雨林这一植被型的范畴。这样, 就把海南岛低地的具有季节性变化的基本上常绿的热带森林(常绿乔木种数占70%, 株数占80%), 如青皮林, 当作“常绿季雨林”, 并认为季雨林也是海南的地带性代表植被。《中国植被》基本遵从了《广东植被》的分类, 把海南岛低地除热带雨林外的常绿的森林作为“常绿季雨林”。在涉及海南的植被调查研究上, 在许多文献中区分不了“热带低地雨林”和“热带常绿季雨林”, 以至于对海南低地的热带森林, 在群落结构和生态外貌特征的描述上出现混淆。

针对热带雨林与热带季雨林的问题, 如前面所说, 王伯荪(1987)、林媚珍等(1996)、王伯荪和张炜银(2002)、朱华(2011, 2018)、Zhu (2019)、Zhu等(2021)均对它们的界定和特征进行了论述。郭柯等(2020)在《中国植被分类系统修订方案》中已按Schimper (1903)的原始定义界定了中国的热带季雨林。希望今后在海南的热带森林植被分类上, 这些观点能被接受和运用。

3.5 中国热带雨林的面积问题

实际的中国热带雨林的面积有多大, 至今仍无定数。我们认为有几个主要原因:

1)中国西南部的热带雨林, 分布零散、破碎, 如云南的热带季节性雨林, 主要分布在海拔900–1 100 m以下的沟谷和低丘, 局部地区沿沟谷可上升到1 300 m, 它们是处于水分和热量极限条件下的热带雨林, 是局部环境的产物(朱华, 2022a, 2022b)。它们与热带低山的常绿阔叶林(季风常绿阔叶林)在图像资料上很难区别; 另一方面, 对云南热带雨林(包括季节性雨林和山地雨林)的野外调查也不全面, 以致对云南热带雨林接近实际的面积仍没有一个被认可的说法。广西西南部的热带季节性雨林是热带北缘类型, 它与南亚热带常绿阔叶林交错分布(Ashton & Zhu, 2020; 朱华和Ashton, 2021), 如何清楚识别它们是个难题, 并且在喀斯特地区, 喀斯特洼地很多早已开发为农地, 其原始植被已难于判定, 热带季节性雨林仅分布或残存在深谷和喀斯特峰丛, 更为破碎化。海南的热带雨林, 特别是低地雨林, 因历史上植被类型划分的混淆, 亦难获得准确的热带雨林的面积。西藏墨脱的热带雨林分布面积仍不清楚。

2) 20世纪虽对中国南部边境省份的野外考察做了大量调查工作,但那时缺乏地理定位及制图工具,较准确的热带雨林分布图也未能获得。现在虽已有了高清卫星影像资料和各种定位及地理信息系统,但因学科的细化,掌握制图、景观分析人员与对热带雨林调查研究人员并非能够协同工作进行地面核实配合(ground verification or truing),仅从卫星影像图上很难判断,制图人员经常不得不以海拔来确定热带雨林斑块。

3) 热带地区土地利用和格局变化非常明显,对热带雨林的分布又涉及历史分布和现状分布,使问题复杂化了。例如,在云南的西双版纳,橡胶种植占用了热带雨林使其片段化,通过GIS研究,假定海拔900 m以下地区的原始植被为热带季节性雨林,则西双版纳的热带季节性雨林覆盖率在1976年时为西双版纳面积的10.9%,2003年减为3.6% (Li *et al.*, 2007a),这也只是一个按分布海拔的粗略估计,但也是唯一获得的统计。中国其他热带地区也存在类似的情况。

在现今人为活动日趋强烈和气候变化加强的背景下,人们对这一生物多样性最富集、生态关系最复杂的热带雨林非常关注,特别是对分布面积很小的中国热带雨林,关注更为密切。中国热带雨林的面积,至少是接近真实的面积,是迫切希望能被解决的问题。

4 结论

中国的热带雨林主要分布在西藏东南部,云南(西南到东南部)、广西(西南、南部)、台湾的南部和海南岛,发生在季风热带北缘地区。依据群落的外貌和结构特征,以及在分布生境上的垂直地带性关系,中国的热带雨林植被型可划分为低地雨林和山地雨林2个植被亚型,其低地雨林具有与热带亚洲低地雨林类群的群落结构、接近的生活型谱、叶级谱及叶型、叶质特征和树种丰富度,是亚洲热带雨林的一个类型。由于它们发生在季风热带北缘,受季节性干旱和热量不足的影响,在林冠层中有一定比例的落叶树种存在,大高位芽植物和附生植物较少而藤本植物和在叶级谱上的小叶植物更丰富,这些特征又有别于非季节性气候地区的低地湿润热带雨林,被给予名称“热带季节性雨林”。在植物区系组成上,中国的热带季节性雨林与大陆东南亚的热

带低地雨林在含属种较多的优势科和在群落中重要值较大的科的组成上相似,是东南亚热带低地雨林的北缘类型。中国的热带季节性雨林在西南部与热带山地的常绿阔叶林交错过渡,在南部与亚热带常绿阔叶林交错过渡。

从中国的西南部到东南部,热带季节性雨林的群落外貌、结构和植物区系组成上有一定差异。云南的热带季节性雨林发生在纬度和海拔的极限条件下,主要分布在局部生境,它们除乔木上层具有一定比例的落叶树种外,具有东南亚热带低地雨林的群落结构、生态外貌特征和基本的植物区系组成。广西的热带季节性雨林,无论是石灰岩地区还是酸性土山区,与云南的热带季节性雨林比较接近。海南的热带低地雨林在林冠层中仍有一定比例的落叶树种存在,比较显示它们与云南南部和东南部的季节性雨林在生态外貌特征上最接近,仍应属于一种热带季节性雨林类型。

云南的热带季节性雨林群落高度大,结构复杂,有明显的散生巨树存在,其分布的海拔跨度大,沿沟谷可达海拔1 300 m,但它具有东南亚低地雨林的群落结构特征,并具有比例最高的热带亚洲分布属种,这不仅仅是海拔升高效应在云南的体现,仍有未知因素需探讨。

热带雨林和热带季雨林的界定,热带山地雨林的确定,在中国热带湿润雨林是否存在,海南的所谓热带常绿季雨林及海南热带森林植被的分类等问题,在目前的调查研究和运用实践上仍存在混淆和争议。具有低地雨林结构特征的云南热带季节性雨林为何沿沟谷可分布到海拔1 300 m的生态学机理,以及中国的热带雨林的面积等,都是亟待研究和解决的重要问题。

参考文献

- An SQ, Zhu XL, Wang ZF, Cambell DG, Li GQ, Chen XL (1999). The plant species diversity in a tropical montane rain forest on Wuzhi Mountain, Hainan. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 803-809. [安树青, 朱学雷, 王峰峰, Cambell DG, 李国旗, 陈兴龙 (1999). 海南五指山热带山地雨林植物物种多样性研究. *生态学报*, 19, 803-809.]
- Ashton P, Zhu H (2020). The tropical-subtropical evergreen forest transition in East Asia: an exploration. *Plant Diversity*, 42, 255-280.
- Ashton PS (2003). Floristic zonation of tree communities on wet tropical mountains revisited. *Perspectives in Plant*

- Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 87-104.
- Ashton PS (2014). *On the Forests of Tropical Asia*. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew, London. 1-670.
- Beard JS (1944). Climax vegetation in tropical America. *Ecology*, 25, 127-158.
- Beard JS (1955). The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, 36, 89-100.
- Blasco F, Bellan MF, Aizpuru M (1996). A vegetation map of tropical continental Asia at scale 1:5 million. *Journal of Vegetation Science*, 7, 623-634.
- Cain SA, Oliveira-Castro GM (1959). *Manual of Vegetation Analysis*. Harper & Brothers, New York. 255-284.
- Cao M, Zhang JH (1997). Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China. *Biodiversity & Conservation*, 6, 995-1006.
- Cao M, Zhang JH, Feng ZL, Deng JW, Deng XB (1996). Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Tropical Ecology*, 37, 183-192.
- Champion HG (1937). A preliminary survey of the forest types of India and Burma. *Indian Forester*, 63, 613-615.
- Chang HT (1963a). Scheme of vegetation classification of Hainan Island. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1, 141. [张宏达 (1963a). 海南岛的植被分类方案. 植物生态学与地植物学丛刊, 1, 141.]
- Chang HT (1963b). The *Vatica* forest in Hainan Island. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1, 142. [张宏达 (1963b). 海南岛的青皮林. 植物生态学与地植物学丛刊, 1, 142.]
- Chen HF, Yan YH, Qin XS, Xing FW (2005). Study on characteristics of the tropical lowland rainforest in Tongtieling, Hainan Island. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 25, 103-112. [陈红锋, 严岳鸿, 秦新生, 邢福武 (2005). 海南铜铁岭热带低地雨林群落特征研究. 西北植物学报, 25, 103-112.]
- Chen LZ, Sun H, Guo K (2014). *Flora and Vegetation Geography in China*. Science Press, Beijing. [陈灵芝, 孙航, 郭柯 (2014). 中国植物区系与植被地理. 科学出版社, 北京.]
- Compiling Group of the Vegetation of Yunnan (1987). *The Vegetation of Yunnan*. Science Press, Beijing. [云南植被编写组 (1987). 云南植被. 科学出版社, 北京.]
- Cooperation Group of "*Parashorea chinensis*" (1977). A rare and valuable new tree discovered in Yunnan—*Parashorea chinensis*. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 15(2), 10-21. [望天树协作组 (1977). 云南发现稀有珍贵树种——望天树. 植物分类学报, 15(2), 10-21.]
- Corlett RT (2005). Vegetation//Gupta A (2005). *The Physical Geography of Southeast Asia*. Oxford University Press, Oxford.
- Fang JY, Li YD, Zhu B, Liu GH, Zhou GY (2004). Community structures and species richness in the montane rain forest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Biodiversity Science*, 12, 29-43. [方精云, 李意德, 朱彪, 刘国华, 周光益 (2004). 海南岛尖峰岭山地雨林的群落结构、物种多样性以及在世界雨林中的地位. 生物多样性, 12, 29-43.]
- Fedorov AA (1957). The flora of southwestern China and its significance to the knowledge of the plant world of Eurasia (in Russia). *Komarov Chten*, 10, 20-50.
- Fedorov AA (1958). The tropical rain forest of China. *Botanicheskii Zhurnal SSSR*, 43, 1385-1480.
- Givinish TJ (1978). *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, London. 351-380.
- Grubb PJ (1971). Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. *Nature*, 229, 44-45.
- Grubb PJ, Lloyd JR, Pennington TD, Whitmore TC (1963). A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy, and floristics. *Journal of Ecology*, 51, 567-601.
- Guangdong Institute of Botany (1976). *The Vegetation of Guangdong*. Science Press, Beijing. 41-97. [广东植物研究所 (1976). 广东植被. 科学出版社, 北京. 41-97.]
- Guo K, Fang JY, Wang GH, Tang ZY, Xie ZQ, Shen ZH, Wang RQ, Qiang S, Liang CZ, Da LJ, Yu D (2020). A revised scheme of vegetation classification system of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 111-127. [郭柯, 方精云, 王国宏, 唐志尧, 谢宗强, 沈泽昊, 王仁卿, 强胜. 梁存柱, 达良俊, 于丹 (2020). 中国植被分类系统修订方案. 植物生态学报, 44, 111-127.]
- Hall JB, Swaine MD (1976). Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. *Journal of Ecology*, 64, 913-951.
- Hall JB, Swaine MD (1981). Distribution and ecology of vascular plant in a tropical rain forest: Forest vegetation in Ghana/Werger MJA. *Geobotany I*. Dr W. Junk Publishers, London.
- He TP (2007). Research on plant flora of Shiwandashan Mountain National Natural Reserve in Guangxi. *Journal of A & F University (Natural Science Edition)*, 35(7), 75-84. [和太平 (2007). 广西十万大山国家级自然保护区植物区系研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 35(7), 75-84.]
- Hou KZ, Xu XH (1955). *Plants and Vegetation of Hainan Island and General Situation of Vegetation of Guangdong Mainland*. Science Press, Beijing. [侯宽昭, 徐祥浩 (1955). 海南岛的植物和植被与广东大陆植被概况. 科学出版社, 北京.]
- Hu SS, Wang HP (1980). The phytocoenological features of seasonal rain forest of limestone region in Guangxi. *Journal of North-Eastern Forestry Institute*, (4), 11-26. [胡舜士, 王献溥 (1980). 广西石灰岩地区季节性雨林的群落学特点. 东北林业大学学报, (4), 11-26.]

- Hu WY (1985). The vegetation belts and forest types of Jianfengling Mountain, Hainan Island. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 9, 286-296. [胡婉仪 (1985). 海南岛尖峰岭的植被垂直带及林型. 植物生态学与地植物学丛刊, 9, 286-296.]
- Hu YJ (1982). *Hopea exalata* forest in Hainan Island// Dinghushan Forest Ecosystem Reserach Satation, Chinese Academy of Sciences. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem I*. Science Press, Beijing. 251-271. [胡玉佳 (1982). 海南岛的无翼坡垒林//中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站. 热带亚热带森林生态系统研究: 第1集. 科学出版社, 北京. 251-271.]
- Hu YJ (1997). The dipterocarp forest of Hainan Island, China. *Journal of Tropical Forest Science*, 9, 477-498.
- Hu YJ, Li YX (1992). *The Tropical Rain Forest of Hainan Island*. Guangdong Higher Education Press, Guangzhou. [胡玉佳, 李玉杏 (1992). 海南岛热带雨林. 广东高等教育出版社, 广州.]
- Huang Q, Li YD, Zheng DZ, Zhang JC, Wang LL, Jiang YX, Zhao YM (1986). Study of tropical vegetation series in Jianfengling region, Hainan Island. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 10, 90-105. [黄全, 李意德, 郑德璋, 张家城, 王丽丽, 蒋有绪, 赵彦民 (1986). 海南岛尖峰岭地区热带植被生态序列的研究. 植物生态学与地植物学丛刊, 10, 90-105.]
- Huang WL (2003). Vegetation type classification system of Taiwan Island. *Guizhou Science*, 21(1-2), 40-45. [黄威廉 (2003). 台湾植被类型分类系统. 贵州科学, 21(1-2), 40-45.]
- Hubbell SP, Foster RB (1986). Commonness and rarity in a neotropical forest, implications for tropical tree conservation//Soulé M. *Conservation Biology, Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Press, Sunderland, UK.
- Jiang YX, Guo QS, Ma J (1998). *Forest Community Classification and Its Characteristics in China*. Science Press, Beijing. 234-293. [蒋有绪, 郭泉水, 马娟 (1998). 中国森林群落分类及其群落学特征. 科学出版社, 北京. 234-293.]
- Jiang YX, Wang BS, Zang RG, Jin JH, Liao WB (2002). *Biodiversity and Formation Mechanism of Tropical Forest in Hainan Island*. Science Press, Beijing. [蒋有绪, 王伯荪, 臧润国, 金建华, 廖文波 (2002). 海南岛热带森林生物多样性及形成机制. 科学出版社, 北京.]
- Jin ZZ (1983). Study on the basic characteristics of Yunnan tropical rain forest and monsoon rain forest. *Journal of Yunnan University*, (1-2), 197-207. [金振洲 (1983). 论云南热带雨林和季雨林的基本特征. 云南大学学报, (1-2), 197-207.]
- Jin ZZ, Ou XK (1997). The diversity features of plant community types in the tropical rain forest vegetation of Xishuangbanna, Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, (Suppl. 4), 1-30. [金振洲, 欧晓昆 (1997). 西双版纳热带雨林植被的植物群落类型多样性特征. 云南植物研究, (增刊4), 1-30.]
- Kartawinata K, Abdulhadi R, Partomihardjo T (1981). Composition and structure of a lowland dipterocarp forest at Wanariset, East Kalimantan. *Malaysian Forester*, 44, 397-406.
- Lan GY, Chen W, Tao ZL, Xie GS, Lin WF (2010). A comparison study on the tropical dipterocarp rain forests of Hainan and Xishuangbanna. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 30, 806-812. [兰国玉, 陈伟, 陶忠良, 谢贵水, 林位夫 (2010). 海南与西双版纳龙脑香热带雨林比较研究. 西北植物学报, 30, 806-812.]
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H (2011). Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in China. *Forest Ecology and Management*, 262, 1507-1513.
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou SS, Deng XB, Cui JY, Huang JG, Liu LY, Xu HL, Song JP, He YC (2008). Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot, species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 287-298. [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才 (2008). 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, 32, 287-298.]
- Lan GY, Zhu H, Cao M (2012). Tree species diversity of a 20-ha plot in a tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna, southwest China. *Journal of Forest Research*, 17, 432-439.
- Lan GY, Zhu H, Cao M, Hu YH, Wang H, Deng XB, Zhou SS, Cui JY, Huang JG, He YC, Liu LY, Xu HL, Song JP (2009). Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in Xishuangbanna, southwest China. *Ecological Research*, 24, 1117-1124.
- Li HM, Aide TM, Ma YX, Liu WJ, Cao M (2007a). Demand for rubber is causing the loss of high diversity rain forest in SW China. *Biodiversity and Conservation*, 16, 1731-1745.
- Li XW, Li J, Ashton PS (2007b). Dipterocarpaceae//Wu ZY, Raven HP. *Flora of China: Vol 13*. Science Press, Beijing; Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. 48-54.
- Li ZJ, Wang XP, He MG (1964) The basis and characteristics of dividing tropical and subtropical areas in Guangxi from the law of vegetation geographical distribution. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 2, 253-256. [李治基, 王献溥, 何妙光 (1964). 从植被地理分布的规律略谈划分广西热带和亚热带的依据及其特征. 植物生态学与地植物学丛刊, 2, 253-256.]
- Lin MZ, Zhuo ZD, Guo ZH (1996). Some problems on the monsoon forest in Guangdong. *Acta Phytoecologica Sinica*, 20, 90-96. [林媚珍, 卓正大, 郭志华 (1996). 广

- 东季雨林的几个问题. 植物生态学报, 20, 90-96.]
- Liu LH, Yu YD (1980). Study of the shorea forest and its phytocoenological characters in western Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 2, 451-458. [刘伦辉, 余有德 (1980). 云南西部盈江县的娑罗双林及其群落学特点的研究. 云南植物研究, 2, 451-458.]
- Meijer W (1959). Plant sociological analysis of montane rain forest near Tjibodas, West Java. *Acta Botanica Neerlandica*, 8, 277-291.
- Pajmans K (1970). An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea. *Journal of Ecology*, 58, 77-101.
- Peng SL (1996). *Dynamics of South Subtropical Forest Community*. Science Press, Beijing. 96-98. [彭少麟 (1996). 南亚热带森林群落动态学. 科学出版社, 北京. 96-98.]
- Proctor J, Anderson JM, Chai P, Vallack PCW (1983). Ecological studies in four contrasting rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. I. Forest environment, structure and floristics. *Journal of Ecology*, 71, 237-360.
- Proctor J, Haridasan K, Smith GW (1998). How far north does lowland evergreen tropical rain forest go? *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7, 141-146.
- Richards PW (1952). *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, London. 450.
- Richards PW (1983). The tree dimensional structure of tropical rain forest//Sutto SL, Whitmore TC, Chadwick AC. *Tropical Rain Forest, Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publication, Oxford. 3-10.
- Richards PW (1996). *The Tropical Rain Forest: an Ecological Study*. 2nd ed. Cambridge University Press, London.
- Robbins RG (1968). The biogeography of tropical rain forest in SE Asia//Misra R, Gopal B. *Proceedings of the Symposium in Recent Advances in Tropical Ecology, Varansi, India*. International Society for Tropical Ecology, Banaras Hindu University, Varanasi, India. 531-535.
- Schimper AFW (1903). *Plant-geography upon a Physiological Basis*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Shi GS, Liu F, Chen D, Deng Y, Lin LX (2021). Species composition and community classification of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan. *Biodiversity Science*, 29, 10-20. [施国杉, 刘峰, 陈典, 邓云, 林露湘 (2021). 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地的树种组成与群落分类. 生物多样性, 29, 10-20.]
- Song YC, Xu GS (2003). A scheme of vegetation classification of Taiwan. *Acta Botanica Sinica*, 45, 883-895.
- Spicer ME, Mellor H, Carson WP (2020). Seeing beyond the trees: a comparison of tropical and temperate plant growth forms and their vertical distribution. *Ecology*, 101, e02974. DOI: 10.1002/ecy.2974.
- Su ZM, Li XK, Din T, Nin SJ, Chen WL, Mo XL (2014). *The Vegetation of Guangxi*. China Forestry Press, Beijing. 757. [苏宗明, 李先琨, 丁涛, 宁世江, 陈伟烈, 莫新礼 (2014). 广西植被. 中国林业出版社, 北京. 757.]
- Su ZM, Zhao TL, Huang QC (1988). The vegetation of Nonggang Nature Reserve in Guangxi. *Guihaia*, (Suppl. 1), 185-214. [苏宗明, 赵天林, 黄庆昌 (1988). 弄岗自然保护区植被调查报告. 广西植物, (增刊1), 185-214.]
- The Editorial Committee of Vegetation of China (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. 363-397. [中国植被编辑委员会 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京. 363-397.]
- Walter H (1971). *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh. 207-236.
- Wang B, Huang YS, Li XK, Xiang WS, Ding T, Huang FZ, Lu SH, Han WH, Wen SJ, He LJ (2014). Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 22, 141-156. [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军 (2014). 弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha监测样地的树种组成与空间分布. 生物多样性, 22, 141-156.]
- Wang B, Huang YS, Li XK, Xiang WS, Ding T, Liu SY, Liu Y, Lu SH, Nong CG, Lu MX, Han WH, Li DX (2016). *Guangxi Nonggang Karst Seasonal Rain Forest, Tree Species and Their Distribution Patterns*. China Forestry Publishing House, Beijing. [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 刘晟源, 刘演, 陆树华, 农重刚, 陆茂新, 韩文衡, 李冬兴 (2016). 广西弄岗喀斯特季节性雨林——树种及其分布格局. 中国林业出版社, 北京.]
- Wang BS (1987). Approach to the horizontal zonation of monsoon forests. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 11, 154-158. [王伯荪 (1987). 论季雨林的水平地带性. 植物生态学与地植物学学报, 11, 154-158.]
- Wang BS, Yu SX, Shi SH, Wang T, Liao WB, Jin JH (2005). *Tropical Forest Biodiversity and Its Species Evolution in Hainan Island*. Science Press, Beijing. [王伯荪, 余世孝, 施苏华, 王艇, 廖文波, 金建华 (2005). 海南岛热带林生物多样性及其物种进化. 科学出版社, 北京.]
- Wang BS, Zhang WY (2002). The groups and features of tropical forest vegetation of Hainan Island. *Guihaia*, 22, 107-115. [王伯荪, 张炜银 (2002). 海南岛热带森林植被的类群及其特征. 广西植物, 22, 107-115.]
- Wang CW (1939). A preliminary study of the vegetation of Yunnan. *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology*, 9(2), 65-125.
- Wang DM, Yang SZ, Zhu RX (1985). The dipterocarpaceae forests in Yunnan Province. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 9, 32-45. [王达明, 杨绍增, 朱荣兴 (1985). 云南的龙脑香林. 植物生态学与地植物学丛刊, 9, 32-45.]
- Wang H, Zhu H, Li BG (2001). A study on the tropical

- montane rainforest in Mengsong, Xishuangbanna, S. Yunnan. *Guihaia*, 21, 303-314. [王洪, 朱华, 李保贵 (2001). 西双版纳勐宋山区热带山地雨林的群落学研究. 广西植物, 21, 303-314.]
- Wang HH, Sun IF, Chien CT, Pan FJ, Kuo CF, Yu MH, Ku HL, Wu SH, Cheng YP, Chen SY, Kao YC (2004). Tree species composition and habitat types of a karst forest in Kenting, Southern Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science*, 19, 323-335.
- Wang HP, Hu SS (1982). The phytocoenological features of seasonal rain forest of acid soil region in Guangxi. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2, 69-86. [王献溥, 胡舜士 (1982). 广西酸性土地地区季节性雨林的群落学特点. 西北植物研究, 2, 69-86.]
- Wang XP, Guo K, Wen YG (2014). *Local Records of Guangxi Vegetation*. Higher Education Press, Beijing. [王献溥, 郭柯, 温远光 (2014). 广西植被志要. 高等教育出版社, 北京.]
- Wang XP, Sun SZ, Li XX (1998). Study of limestone seasonal rain forest classification in Guangxi. *Bulletin of Botanical Research*, 18(4), 52-84. [王献溥, 孙世洲, 李信贤 (1998). 广西石灰岩季节性雨林分类的研究. 植物研究, 18(4), 428-460.]
- Wang ZF, An SQ, Cambell DG, Yang XB, Zhu XL (1999). Biodiversity of the montane rain forest in Diaoluo Mountain, Hainan. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 61-65. [王峥峰, 安树青, Cambell DG, 杨小波, 朱学雷 (1999). 海南岛吊罗山山地雨林物种多样性. 生态学报, 19, 61-65.]
- Webb LJ (1959). A physiognomic classification of Australian rain forests. *Journal of Ecology*, 47, 551-570.
- Wen YG, He TP, Tan WF (2004). *Plant Diversity and Community Characteristics of Tropical and Subtropical Mountains in Guangxi*. China Meteorological Press, Beijing. [温远光, 和太平, 谭伟福 (2004). 广西热带和亚热带山地的植物多样性及群落特征. 气象出版社, 北京.]
- Wen YG, Li ZJ, Li XX, Zhu HG, Liang HW, He TP, Zhuang J, Luo YH, Wu QB, Yan L (2014). Types of vegetation and its classified system in Guangxi. *Guangxi Sciences*, 21, 484-513. [温远光, 李治基, 李信贤, 朱宏光, 梁宏温, 和太平, 庄嘉, 罗应华, 吴庆标, 严理 (2014). 广西植被类型及其分类系统. 广西科学, 21, 484-513.]
- Whitmore TC (1982). Fleeting impressions of some Chinese rain forests. *The Commonwealth Forestry Review*, 61, 51-58.
- Whitmore TC (1984). *Tropical Rain Forest of the Far East*. 2nd ed. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Whitmore TC (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70, 536-538.
- Whitmore TC (1990). *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Wu PP, Wang Z, Jia NX, Dong SQ, Qu XY, Qiao XG, Liu CC, Guo K (2022). Vegetation classification and distribution patterns in the south slope of Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve, eastern Himalayas. *Plants*, 11, 1194. DOI: 10.3390/plants11091194.
- Wu SH, Hseu ZY, Shih YT, Sun IF, Wang HH, Sen YC (2011). *Kenting Karst Forest Dynamics Plot, Tree Species Characteristics and Distribution Patterns*. Taiwan Forestry Research Institute, Taipei. 1-306.
- Xiao MK, Du F, Yang JC, Shi M (2019). Community characteristics of *Dipterocarpus retusus* forest in Niuluo River Natural Reserve. *Guihaia*, 39, 1261-1270. [肖明昆, 杜凡, 杨锦超, 石明 (2019). 牛洛河自然保护区东京龙脑香林群落特征研究. 广西植物, 39, 1261-1270.]
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015a). Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 23, 192-201. [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015a). 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. 生物多样性, 23, 192-201.]
- Xu H, Li YD, Luo TS, Chen DX, Lin MX, Li YP, Yang H, Wu JH, Zhou Z (2015b). *Jianfengling Tropical Mountain Rain Forest Dynamic Plot, Community Characteristics, Tree Species and Their Distribution Patterns*. China Forestry Publishing House, Beijing. [许涵, 李意德, 骆士寿, 陈德祥, 林明献, 李艳朋, 杨怀, 吴建辉, 周璋 (2015b). 海南尖峰岭热带山地雨林——群落特征、树种及其分布格局. 中国林业出版社, 北京.]
- Xu H, Li YP, Li YD, Hong XJ, Zhou Z, Luo TS, Chen J, Lin MX, Zhang B (2021). Study history and discussion on classification of the tropical forest vegetation types in China. *Guihaia*, 41, 1595-1604. [许涵, 李艳朋, 李意德, 洪小江, 周璋, 骆士寿, 陈洁, 林明献, 张斌 (2021). 中国热带森林植被类型研究历史和划分探讨. 广西植物, 41, 1595-1604.]
- Yang N, Zhou XW (2015). *Plants of Motuo*. Chinese Forestry Publishing House, Beijing. 1-232. [杨宁, 周学武 (2015). 墨脱植物. 中国林业出版社, 北京. 1-232.]
- Yang XB, Chen ZZ, Li DH (2019). *Vegeography of Hainan: Volume 1*. Science Press, Beijing. [杨小波, 陈宗铸, 李东海 (2019). 海南植被志: 第一卷. 科学出版社, 北京.]
- Yang XB, Chen ZZ, Li DH (2021). Classification and distribution of vegetation in Hainan, China. *Scientia Sinica (Vita)*, 51, 321-333. [杨小波, 陈宗铸, 李东海 (2021). 海南植被分类体系与植被分布图. 中国科学: 生命科学, 51, 321-333.]
- Yu SX, Lian JY (2003). Outline of the vegetation classification in Guangdong Province. I. Coniferous and broad-leaved forest. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 42(1), 70-74. [余世孝, 练琚藩 (2003). 广东

- 省自然植被分类纲要I. 针叶林与阔叶林. 中山大学学报(自然科学版), 42(1), 70-74.]
- Yunnan Meteorological Bureau (1983). *Agricultural and Climate Data of Yunnan Province*. Yunnan People's Publishing House, Kunming. [云南省气象局 (1983). 云南省农业气候资料. 云南人民出版社, 昆明.]
- Zhang GC, Shi JP, Zhou SS, Zhu H (2006). Community ecology of montane rainforest in Mengyang, Xishuangbanna, Yunnan. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 12, 761-765. [张国成, 施济普, 周仕顺, 朱华 (2006). 西双版纳勐养山地雨林的群落生态学研究. 应用与环境生物学报, 12, 761-765.]
- Zhou HX, Zhu H, Wang H, Xiao WX (2001). A study on the *Pometia tomentosa* community of tropical seasonal rain forest in Dahei Mountain, Lixian River Watershed, southeastern Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 23, 55-66. [周虹霞, 朱华, 王洪, 肖文祥 (2001). 滇东南李仙江大黑山热带季节性雨林番龙眼群落研究. 云南植物研究, 23, 55-66.]
- Zhu H (1992). Research of community ecology on *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica*, 14, 237-258. [朱华 (1992). 西双版纳望天树林的群落生态学研究. 云南植物研究, 14, 237-258.]
- Zhu H (1992). The tropical rainforest vegetation in Xishuangbanna. *Chinese Geographical Science*, 2, 64-73.
- Zhu H (1993a). A comparative study of phytosociology between *Shorea chinensis* forest of Xishuangbanna and other closer forest types. *Acta Botanica Yunnanica*, 15, 34-46. [朱华 (1993a). 望天树林与相近类型植被结构的比较研究. 云南植物研究, 15, 34-46.]
- Zhu H (1993b). Floristic plant geography on the *Dipterocarp* forest of Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica*, 15, 233-253. [朱华 (1993b). 西双版纳龙脑香林植物区系研究. 云南植物研究, 15, 233-252.]
- Zhu H (1993c). A phytocoenological study on *Vatica* forest in Xishuangbanna. *Guihaia*, 13, 48-60. [朱华 (1993c). 西双版纳青梅林的群落学研究. 广西植物, 13, 48-60.]
- Zhu H (1994). Floristic relationships between dipterocarp forest of Xishuangbanna and forests of tropical Asia and S China. *Acta Botanica Yunnanica*, 16, 97-106. [朱华 (1994a). 西双版纳龙脑香林与热带亚洲和中国热带北缘地区植物区系的关系. 云南植物研究, 16, 97-106.]
- Zhu H (1994). The floristic characteristics of the tropical rainforest in Xishuangbanna. *Chinese Geographical Science*, 4, 174-185.
- Zhu H (1997). Ecological and biogeographical studies on the tropical rain forest of south Yunnan, SW China with a special reference to its relation with rain forests of tropical Asia. *Journal of Biogeography*, 24, 647-662.
- Zhu H (2000). *Ecology and Biogeography of the Dipterocarp Rain Forest in Xishuangbanna*. Yunnan Science & Technology Press, Kunming. [朱华 (2000). 西双版纳龙脑香热带雨林生态学与生物地理学研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Zhu H (2004). A tropical seasonal rain forest at its altitudinal and latitudinal limits in southern Yunnan, SW China. *Garden's Bulletin, Singapore*, 56, 55-72.
- Zhu H (2006). Forest vegetation of Xishuangbanna, south China. *Forest Studies in China*, 8(2), 1-58.
- Zhu H (2008a). Advances in biogeography of the tropical rain forest in southern Yunnan, southwestern China. *Tropical Conservation Science*, 1, 34-42.
- Zhu H (2008b). The tropical flora of southern Yunnan, China, and its biogeographic affinities. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 95, 661-680.
- Zhu H (2011). Tropical monsoon forest in Yunnan with comparison to the tropical rain forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 463-470. [朱华 (2011). 云南热带季雨林及其与热带雨林植被的比较. 植物生态学报, 35, 463-470.]
- Zhu H (2013). The floras of southern and tropical southeastern Yunnan have been shaped by divergent geological histories. *PLoS ONE*, 8, e64213. DOI: 10.1371/journal.pone.0064213.
- Zhu H (2017). The tropical forests of southern China and conservation of biodiversity. *The Botanical Review*, 83, 87-105.
- Zhu H (2017). Tropical flora of southern China. *Biodiversity Science*, 25, 204-217. [朱华 (2017). 中国南部热带植物区系. 生物多样性, 25, 204-217.]
- Zhu H (2018). A sketch for classification of the tropical forest vegetation in Yunnan. *Guihaia*, 38, 984-1004. [朱华 (2018). 云南热带森林植被分类纲要. 广西植物, 38, 984-1004.]
- Zhu H (2019). An introduction to the main forest vegetation types of mainland SE Asia (Indochina peninsula). *Guihaia*, 39, 62-70.
- Zhu H (2021). Vegetation geography of evergreen broad-leaved forests in Yunnan, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 224-241. [朱华 (2021). 云南常绿阔叶林的植被地理研究. 植物生态学报, 45, 224-241.]
- Zhu H (2022a). Vegetation diversity of Yunnan. *Journal of Southwest Forestry University*, 42(1), 1-12. [朱华 (2022a). 云南植被多样性研究. 西南林业大学学报, 42(1), 1-12.]
- Zhu H (2022b). Tropical rain forest of Yunnan (southwestern China): characteristics, biogeographical origin and evolution. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 30, 575-591. [朱华 (2022b). 云南热带雨林: 特征、生物地理起源与演化. 热带亚热带植物学报, 30, 575-591.]
- Zhu H, Ashton P (2021). Ecotones in the tropical-subtropical vegetation transition at the tropical margin of southern China. *Chinese Science Bulletin*, 66, 3732-3743. [朱华, Ashton P (2021). 中国热带-亚热带常绿阔叶林群落交

- 错区. 科学通报, 66, 3732-3743.]
- Zhu H, Ashton P, Gu BJ, Zhou SS, Tan YH (2021). Tropical deciduous forest in Yunnan, southwestern China: implications for geological and climatic histories from a little-known forest formation. *Plant Diversity*, 43, 444-451.
- Zhu H, Cao M, Hu HB (2006a). Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, southern Yunnan, China. *Biotropica*, 38, 310-317.
- Zhu H, Shi JP, Zhao CJ (2005). Species composition, physiognomy and plant diversity of the tropical montane evergreen broad-leaved forest in southern Yunnan. *Biodiversity & Conservation*, 14, 2855-2870.
- Zhu H, Wang H, Li BG (1998). The structure, species composition and diversity of the limestone vegetation in Xishuangbanna, SW China. *Gardens' Bulletin, Singapore*, 50, 5-30.
- Zhu H, Wang H, Li BG (2004). Plant diversity and physiognomy of a tropical montane rain forest in Mengsong, southern Yunnan, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 351-360. [朱华, 王洪, 李保贵 (2004). 滇南勐宋热带山地雨林的物种多样性与生态学特征. 植物生态学报, 28, 351-360.]
- Zhu H, Wang H, Li BG (2006b). Species composition and biogeography of tropical montane rain forest in southern Yunnan of China. *Gardens' Bulletin, Singapore*, 58, 81-132.
- Zhu H, Wang H, Li BG, Sirirugsa P (2003). Biogeography and floristic affinities of the limestone flora in southern Yunnan, China. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90, 444-465.
- Zhu H, Wang H, Li BG, Xu ZF (1998a). Research on the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, south Yunnan. *Guihaia*, 18, 371-384. [朱华, 王洪, 李保贵, 许再富 (1998a). 西双版纳热带季节雨林的研究. 广西植物, 18, 371-384.]
- Zhu H, Wang H, Li BG, Xu ZF (1998b). Species diversity of primary tropical rain forest of south Yunnan of China with special reference to sampling area. *Chinese Biodiversity*, 6, 241-247. [朱华, 王洪, 李保贵, 许再富 (1998b). 滇南热带雨林物种多样性的取样面积探讨. 生物多样性, 6, 241-247.]
- Zhu H, Wang H, Li BG, Zhou SS, Zhang JH (2015). Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna. *Plant Science Journal*, 33, 641-726. [朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建侯 (2015). 西双版纳森林植被研究. 植物科学学报, 33, 641-726.]
- Zhu H, Wang H, Xiao WX (2007). A study on *Parashorea chinensis* community of tropical rain forest in Gulinqing of Maguan County, SE Yunnan, China. *Guihaia*, 27, 62-70. [朱华, 王洪, 肖文祥 (2007). 滇东南马关古林箐热带雨林望天树群落的研究. 广西植物, 27, 62-70.]
- Zhu H, Xu ZF, Wang H, Li BG (2004). Tropical rain forest fragmentation and its ecological and species diversity changes in southern Yunnan. *Biodiversity & Conservation*, 13, 1355-1372.
- Zhu H, Zhou HX (2002). A comparative study on the tropical rain forests in Xishuangbanna and Hainan. *Acta Botanica Yunnanica*, 24, 1-13. [朱华, 周虹霞 (2002). 西双版纳热带雨林与海南热带雨林的比较研究. 云南植物研究, 24, 1-13.]

责任编辑: 郭 柯 责任编辑: 乔鲜果