

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2016.50715

朱华. 云南中山湿性常绿阔叶林起源的探讨[J]. 植物科学学报, 2016, 34(5): 715~723

Zhu H. Discussion on the origin of mid-montane wet evergreen broad-leaved forest in Yunnan[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(5): 715~723

云南中山湿性常绿阔叶林起源的探讨

朱 华

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘 要: 云南中山湿性常绿阔叶林广泛分布于海拔 1800 ~ 3400 m 的山地, 这类常绿阔叶林在生态外貌上具有亚热带常绿阔叶林特征, 但其分布生境却是暖温带-温带气候, 且植物区系组成与热带植物区系有古老的渊源。该文以研究得比较深入的哀牢山中山湿性常绿阔叶林为例, 对其植物区系与其气候条件的不协调进行剖析。哀牢山的中山湿性常绿阔叶林记录了种子植物 110 科 386 属 821 种。在植物区系科的地理成分上, 无论是含种数多的科, 还是所有科的分布区类型, 都是以热带分布科为主, 体现了它的远古热带起源背景。在该种子植物区系中, 热带分布属占总属数的 47.75%, 热带分布种占总种数的 33.45%, 在近代演化上仍体现出明显的热带亲缘特征。按照哀牢山中山湿性常绿阔叶林分布地区的暖温带-温带气候条件, 它相当于中国东部的暖温带落叶阔叶林地区。在中国东部地区类似气候条件的地带性植被的植物区系中, 热带分布属通常只占总属数的 25% ~ 27%, 云南中山湿性常绿阔叶林植物区系的地理成分与所在地的温带气候明显不协调。对这种现象的解释, 笔者认为结合哀牢山地区曾经是低海拔夷平面, 在第四纪以来才迅速抬升形成的地质历史, 可能这里曾经在第四纪以前的热带-亚热带性质的植物区系和常绿阔叶林随着地形的迅速抬升, 逐渐适应了因海拔上升而形成的温带气候, 成为在云南高海拔山地存在的所谓中山湿性常绿阔叶林, 其植物区系和植被的热带-亚热带性质及常绿阔叶生态外貌并未因气候改变而发生改变。

关键词: 中山湿性常绿阔叶林; 植物区系; 地理成分; 温带气候; 地形抬升; 云南

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)05-0715-09

Discussion on the Origin of Mid-Montane Wet Evergreen Broad-Leaved Forest in Yunnan

ZHU Hua

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: Mid-montane wet evergreen broad-leaved forest is widely distributed in the upper montane areas of Yunnan between 1800 ~ 3400 m. This forest has the same ecological and physiognomic characteristics as the evergreen broad-leaved forest of the subtropical lowlands; however, although it has a tropical geographical affinity in its flora, it occurs in warm-temperate to temperate climates. Using the data of a well-studied mid-montane wet evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains as an example, the apparent disharmony between the forest and the climate where it occurs is discussed. The forest is comprised of 821 seed plant species, belonging to 386 genera in 110 families. In regards to the geographical elements of the flora, tropical families are major contributors, suggesting ancient tropical origin. The tropical distributions make up 47.75% of total genera and 33.45% of total species, strongly suggesting tropical affinity of the flora. The present temperate climate, where the

收稿日期: 2016-06-29, 退修日期: 2016-09-02。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41471051, 31170195, 41071040)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (41471051, 31170195, 41071040)。

作者简介: 朱华(1960-), 男, 研究员, 主要从事植被与植物区系研究(E-mail: zhuh@xtbg.ac.cn)。

montane wet evergreen broad-leaved forest occurs, is similar to the climate in the eastern regions of China with deciduous broad-leaved forests, in which tropical genera are only minor contributors to the flora. Obviously, the high proportion of tropical elements and the evergreen broad-leaved physiognomy of the forest on the upper montane of the Ailao Mountains exhibit apparent dissonance with the local climate. This might be explained by the rapid uplift of the Ailao Mountains with the Himalayas during the Quaternary period, with the indigenous flora not conspicuously changing although the habitat became a temperate one. Thus, the former evergreen broad-leaved forest found in the tropical/subtropical lowlands has continued in the high montane habitat with the uplift of the terrain.

Key words: Mid-montane wet evergreen broad-leaved forest; Flora; Geographical elements; Temperate climate; Uplift of terrain; Yunnan

云南在基带为亚热带和热带地区、海拔 1800 ~ 3400 m 的山地广泛分布有在生态外貌上常绿的阔叶林,在《中国植被》^[1]和《云南植被》^[2]中被称为“中山湿性常绿阔叶林”。尽管在不同地区它们的分布海拔各有不同,如哀牢山(2400 ~ 2600 m)^[3]、无量山(2200 ~ 2900 m)^[4]、永德大雪山(2000 ~ 2800 m)^[5]、高黎贡山(1800 ~ 2600 m)^[6]、小百草岭(2500 ~ 3400 m)^[7]等,这类常绿阔叶林在植物区系组成和生态外貌上具有亚热带常绿阔叶林特征,但其分布生境却是暖温带-温带气候。以哀牢山徐家坝地区为例,它的年均温为 10.7 ~ 11.1℃, 10℃以上年积温仅 3049℃,具有明显的暖温带-温带气候,但在此生境条件下,却分布有大面积的中山湿性常绿阔叶林。类似的森林植被在中国东部地区却是分布在年均温 15 ~ 20℃、≥ 10℃年积温 5000 ~ 7500℃的区域。如果按气候条件,则它相当于中国东部的暖温带落叶阔叶林地区。这个植被特征与其气候条件的不协调引起生态学家的很大兴趣,认为对这一问题的研究将对探讨云南常绿阔叶林的起源及其与近代生境的关系具有科学意义^[8]。以往的研究均显示这类常绿阔叶林在植物区系组成中具有一定比例的热带成分,反映了它们与热带或与热带亚洲植物区系的古老渊源。本文以研究得比较深入的哀牢山地区的中山湿性常绿阔叶林为例,对其植物区系特征与其气候条件的不协调性进行剖析。

哀牢山是云南高原西南部、横断山区南段的一条西北-东南走向的山脉。在地貌上它是滇中高原与滇西纵谷区的分界线,它也是我国冬季东北风和夏季湿热西南季风近直交的地区,是云南东、西两

类气候的分界线^[9-11]。在地质历史上,它是上新世末更新世初,与古云南夷平面一并隆起、定型成现代的高、中山与峡谷组合而成的山原型山脉^[12]。哀牢山-红河断裂带是决定中国西南和东南亚地形地貌演化的重要地质事件^[13-17]。在植被地理上,哀牢山的东、西坡分别具有不同的植被垂直带,是一些物种和植被类型的分界线。这些特点使得哀牢山在地质历史、自然地理和生物地理上十分重要而特殊,为国内外学者所瞩目。

为什么这种亚热带特征的森林植被能生长在温带气候条件下,一种解释是该地区虽为温带气候,但最冷月均温 4.8℃,并不太低,也就是冬暖夏凉,与夏热冬寒的中国东部温带地区有所不同,以至这里的热带-亚热带起源的常绿树种仍能忍受冬季不冷(暖冬)的温带气候。笔者认为从植物区系研究上还可以看出端倪。在地质历史上,哀牢山是在第四纪以来才迅速抬升的,随着地形的抬升,气候相应改变了,可能原来的热带-亚热带起源的这类森林仍保留了它们亚热带常绿阔叶林特征,并在这种暖冬条件下幸存。

中国科学院西双版纳植物园于 1981 年在云南哀牢山徐家坝地区建立了生态定位研究站,对其中山湿性常绿阔叶林进行了研究。该地区在其温带气候条件下分布有大面积的在植物区系和群落生态外貌上具有热带特征的中山湿性常绿阔叶林,其原因一直以来是未解之谜。我们在完成了对哀牢山地区全面植物区系调查的基础上^[18],将该地区中山湿性常绿阔叶林分布范围内出现的所有植物种类抽提出来,结合该地区的地质历史,在科、属和种上对它们的地理成分进行剖析,以期探

讨云南这类奇特的植被起源和演化等科学问题提供依据。

1 自然地理背景

哀牢山属于云岭山系的东南支,是滇中高原与滇西纵谷区的分界线,也是云南高原东、西地貌的分界线。山体东、西两侧为深切河谷,东侧石羊江(元江)河谷海拔 900 m。西侧川河河谷(把边江)海拔 1100 m。哀牢山山体宽厚,顶部为夷平面,平均海拔 2400 ~ 2700 m,最高峰为 3170 m,与河谷相对高差 1500 ~ 1600 m。

中生代时,哀牢山地区曾经是夷平面,新生代的喜马拉雅运动,使石羊江和川河两大断裂带之间的地块强烈上升,河流沿断裂线相对下切,形成几组山地和几条深谷,奠定了哀牢山山脉地貌的基本形态。从第四纪到现在,这种间歇性抬升仍在继续。从地质构造看,哀牢山山体是一个完整的构造实体,为断块上升的高、中山,岩石是经过长期构造运动变动形成的变质岩系统。以哀牢山东麓的石羊江-元江河谷的深大断裂带为界,以东是波状起伏的云南高原,以西是切割剧烈的横断山山地,哀牢山正是处在这一地貌分界的边缘。因地质构造的变迁,在总的山地地貌中,哀牢山地区形成了不同切割程度的中山地貌、残留高原面、以及侵蚀阶地、古河道、宽谷平原等,并相间分布^[12]。

哀牢山地区是冬季东北风和夏季西南季风近直交的地区,是云南东、西两类气候的分界线,形成了干、湿分明的气候特征。由于哀牢山体相对高差大,因此具有显著的山地气候特征和垂直气候结构^[9]。以哀牢山北段的徐家坝为例,它位于北纬 24°32′、东经 101°01′,海拔 2450 m 处,该地年均温 11.1℃,最热月均温 16.4℃,最冷月均温 4.7℃,10℃以上年积温 3049℃;年平均降水量 1840.9 mm,其中雨季(5-10月)占年降水量的 87%,年平均相对湿度 86%。总的气候特点是冬暖夏凉,具有温带气候特征^[10]。

哀牢山植被垂直带分布是:在西坡从川河河谷开始,海拔 1140 ~ 2000 m 为季风常绿阔叶林及思茅松林带,2000 ~ 2600 m 为中山湿性常绿阔叶林带,2600 ~ 2740 m 为苔藓矮林带;在东坡,从石羊江河谷开始,海拔 910 ~ 1300 m 为干热河谷植被,主要是稀树灌木草丛,1300 ~ 2400 m 为

半湿润常绿阔叶林及云南松林带,2400 ~ 2600 m 为中山湿性常绿阔叶林带,2600 ~ 2740 m 为苔藓矮林带^[3, 18, 19]。

哀牢山的中山湿性常绿阔叶林具有我国亚热带常绿阔叶林的共同特征,例如乔木层主要由壳斗科(Fagaceae)、茶科(Theaceae)、樟科(Lauraceae)及木兰科(Magnoliaceae)等 4 大科组成,其它如山矾科(Symplocaceae)、冬青科(Aquifoliaceae)、杜鹃花科(Ericaceae)、八角科(Illiciaceae)、紫金牛科(Myrsinaceae)、五加科(Araliaceae)也占有显著地位,同时也有其特有的“中山湿性”特征,是云南亚热带山地垂直带上的一个特殊植被类型。

2 材料与方法

在完成了对哀牢山地区全面的植物区系调查和植物标本鉴定的基础上,我们编撰了哀牢山地区植物名录^[18],该名录记录了种子植物共 199 科 956 属 2242 种及 206 变种(亚种)。根据该植物名录,我们将哀牢山地区出现在中山湿性常绿阔叶林的植物,即在海拔 2400 ~ 2600 m 范围出现的所有植物种类抽提出来,共获得种子植物 110 科 386 属 821 种,并以此作为哀牢山地区中山湿性常绿阔叶林植物区系,分析它们在科、属、种层面的地理成分。科的范围和大小按 APGⅢ(Angiosperm Phylogeny Group Ⅲ)系统,并统一使用 w3TROPICOS of Missouri Botanical Garden (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>)数据库核实。种子植物科和属的分布区类型依据吴征镒的划分方法^[20-23]。种的分布类型划分参考属的分布类型划分方法,种的分布范围确定参考《中国植物志》和《云南植物志》等地方植物志资料。

3 研究结果

哀牢山的中山湿性常绿阔叶林植物区系记录了种子植物共计 110 科 386 属 821 种,其中含 10 种以上的科有 25 个(表 1)。种数最多的科是蔷薇科(Rosaceae, 60 种),其次是杜鹃花科(Ericaceae, 40 种)、菊科(Asteraceae, 36 种)、樟科(Lauraceae, 27 种)、唇形科(Lamiaceae, 26 种)、兰科(Orchidaceae, 25 种)、百合科(Liliaceae, 23 种)、茜草科(Rubiaceae, 22 种)、山

表 1 哀牢山中山湿性常绿阔叶林种子植物区系含 10 种以上的优势科
Table 1 Dominant families with more than 10 species in the mid-montane wet evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains

科名 Family	含属数 No. of genera	含种数 No. of species	分布区类型 Distribution type
蔷薇科 Rosaceae	20	60	世界分布
杜鹃花科 Ericaceae	8	40	世界分布
菊科 Asteraceae	23	36	世界分布
樟科 Lauraceae	10	27	泛热带分布
唇形科 Lamiaceae	16	26	世界分布
兰科 Orchidaceae	17	25	世界分布
百合科 Liliaceae	15	23	北温带分布
茜草科 Rubiaceae	10	22	世界分布
山茶科 Theaceae	6	22	泛热带分布
荨麻科 Urticaceae	11	22	泛热带分布
五加科 Araliaceae	10	20	热带亚洲至热带美洲间断
毛茛科 Ranunculaceae	7	20	世界分布
忍冬科 Caprifoliaceae	6	18	北温带分布
禾本科 Poaceae	13	18	世界分布
报春花科 Primulaceae	2	18	世界分布
壳斗科 Fagaceae	4	17	北温带分布
龙胆科 Gentianaceae	5	16	世界分布
玄参科 Scrophulariaceae	9	16	世界分布
豆科 Fabaceae	14	15	世界分布
凤仙花科 Balsaminaceae	1	12	泛热带分布
桔梗科 Campanulaceae	8	12	世界分布
蓼科 Polygonaceae	3	12	世界分布
小蘗科 Berberidaceae	3	11	北温带分布
山矾科 Symplocaceae	1	11	泛热带分布
冬青科 Aquifoliaceae	1	10	热带亚洲至热带美洲间断

茶科 (Theaceae, 22 种)、荨麻科 (Urticaceae, 22 种) 等。

这 25 个大科(共计 529 种)是其植物区系的主
体,从这些科的分布类型来看,世界分布科就有
15 个,热带分布科(包括泛热带分布和热带亚洲至
热带美洲间断分布)7 个,北温带分布科 4 个。若
除去地理意义不大的世界分布科外,则热带分布科
明显多于温带分布科,就像中国其它热带-亚热带
地区的植物区系一样,具有远古的热带起源背景。

从该中山湿性常绿阔叶林种子植物所有科的分
布区类型来看,若除去世界分布科,同样是以热带
分布科为主,占 62.67%,温带分布科占 37.33%
(表 2),这同样显示出它的远古热带起源性质。在
热带分布科中,又以泛热带分布科占优势

(42.68%);在温带分布科中,则以北温带分布科
为主(29.33%),这又反映出它在远古的泛热带背
景上,与北温带成分在其演化发展上的融合。

表 2 哀牢山中山湿性常绿阔叶林种子植物区系科的地理成分
Table 2 Geographical elements at the family level in the mid-montane wet evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains

分布区类型 Distribution type	科数 No. of families	占百分比 (世界分布除外) % (excluded cosmopolitan)
世界分布 Cosmopolitan	35	—
泛热带分布 Pantropic	32	42.67
热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	11	14.67
旧世界热带分布 Old World Tropics	2	2.67
热带亚洲至热带大洋洲分布 Trop. Asia to Trop. Australasia	2	2.67
(热带成分合计) (Total sum of tropical elements)	(47)	(62.67)
北温带分布 North Temperate	22	29.33
东亚和北美洲间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted	2	2.67
东亚分布 E. Asia	4	5.33
(温带成分合计) (Total sum of temperate elements)	(28)	(37.33)
合计 Total	110	100.00

有些科虽然所含属数和种数不多,但它们在该
植物区系的演化中形成了地区特色,如单种或寡种
科的青莢叶科(Helwingiaceae)、水青树科(Tetra-
centraceae)、三尖杉科(Cephalotaxaceae)、旌
节花科(Stachyuraceae)等是东亚特征科,其中水
青树科为典型的第三纪孑遗植物,目前仅存 1 属 1
种,即水青树(*Tetracentron sinense* Oliv.),被誉
为现存被子植物的活化石。这些科通常是古老孑遗
或系统演化上的关键类群,它们的存在也反映了该
地区在植物区系演化上仍保留了继承和持续性,并
未发生过毁灭性(如冰川覆盖)变化。

属的分布区类型构成能反映一个地区或植被类
型的近代演化发展历史。该中山湿性常绿阔叶林种
子植物 386 属可划分为 13 个分布区类型(表 3)。

热带分布合计有 170 属,占总属数(除世界分
布属,下同)的 47.75%。其中,以泛热带分布属
最多,有 56 属,占总属数的 15.73%;热带亚洲
分布属有 52 属,占总属数的 14.61%。其它还有
旧世界热带分布属、热带亚洲至热带大洋洲分布
属、热带亚洲至热带非洲分布属等。该中山湿性常

表 3 哀牢山中山湿性常绿阔叶林种子植物区系属的地理成分		
Table 3 Geographical elements at the genera level in the mid-montane wet evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains		
分布区类型 Distribution type	属数 No. of genera	占百分比 (世界分布除外) % (excluded cosmopolitan)
世界分布 Cosmopolitan	30	—
泛热带分布 Pan tropic	56	15.73
热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	10	2.81
旧世界热带分布 Old World Tropics	21	5.90
热带亚洲至热带澳洲分布 Tropical Asia & Trop. Australasia	18	5.06
热带亚洲至热带非洲分布 Trop. Asia to Trop. Africa	13	3.65
热带亚洲(印度-马来西亚)分布 Trop. Asia (Indo-Malaysia)	52	14.61
(热带成分合计)(Total sum of tropical elements)	(170)	(47.75)
北温带分布 North Temperate	77	21.63
东亚和北美洲间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted	26	7.30
旧世界温带分布 Old World Temperate	18	5.06
温带亚洲分布 Temp. Asia	2	0.56
东亚分布 E. Asia	55	15.45
中国特有分布 Endemic to China	8	2.25
(温带成分合计)(Total sum of temperate elements)	(186)	(52.25)
合计 Total	386	100.00

绿阔叶林在近代演化上仍保持了其热带亲缘的特点。

温带分布合计有 186 属，占总属数的 52.25%。其中，以北温带分布属最多，有 77 属，占 21.63%；其次是东亚分布，有 55 属，占 15.45%；东亚和北美洲间断分布有 26 属，占 7.30%。

从热带属与温带属的比例来看，热带性质的属稍逊于温带性质的属，总体上该中山湿性常绿阔叶林植物区系在属的地理成分构成上可定义为亚热带性质，但在这样的温带气候条件下(年均温 11.1℃，10℃以上年积温 3049℃)，仍有 47.75%的热带分布属，与其所处的温带气候环境不相协调。

种的分布区类型构成能反映一个地区或植被类型的现在演化状态。哀牢山中山湿性常绿阔叶林种子植物区系 822 种植物的分布区类型见表 4。热带分布合计 275 种，占 33.45%，温带分布合计(包括中国及云南特有分布) 545 种，占 66.30%。由于该地区毕竟是处在一个温带气候条件下，现在的植

物区系以温带分布种为主，这也是自然而然的结果，但它仍有 33.45%的种类是热带分布，这是其特别之处。

表 4 哀牢山中山湿性常绿阔叶林种子植物区系种的地理成分		
Table 4 Geographical elements at the species level in the mid-montane wet evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains		
分布区类型 Distribution type	种数 No. of species	占百分比 Percentage (%)
泛热带分布 Pantropic	2	0.24
旧世界热带分布 Old World Tropic	2	0.24
热带亚洲至热带澳洲分布 Tropical Asia to Tropical Australia	16	1.95
热带亚洲至热带非洲分布 Tropical Asia to Tropical Africa	5	0.61
热带亚洲分布及变型 Tropical Asia and its subtypes	—	—
(1) 印度-马来西亚分布 India-Malaysia	63	7.66
(2) 南亚-大陆东南亚分布 S Asia to Mainland SE Asia	106	12.90
(3) 大陆东南亚-中国南部分布 Mainland SE Asia to S China	81	9.85
(热带成分合计 Total sum of tropical elements)	(275)	(33.45)
北温带分布 North Temperate	11	1.34
旧世界温带分布 Old World Temperate	3	0.36
温带亚洲分布	12	1.46
全东亚分布 East Asia	66	8.03
(1) 中国-喜马拉雅 Sino-Himalaya	138	16.79
中国特有分布及其变型 Endemic to China and its varieties	—	—
(1) 中国西南或至华南分布 SW to SE China	112	13.63
(2) 中国西南分布 SW China	133	16.18
(3) 云南特有分布 Endemic to Yunnan	70	8.52
(温带成分合计 Total sum of temperate elements)	(545)	(66.30)
分布区不明 Unknown	2	0.24
合计 Total	822	100.00

从具体种的分布区类型构成来看，该中山湿性常绿阔叶林的热带成分主要是南亚-大陆东南亚分布(占 12.90%)、大陆东南亚-中国南部分布(占 9.85)、印度-马来西亚分布(占 7.66)，它们是过去热带植物区系的残余。该植物区系的温带成分中，中国-喜马拉雅分布种比例最高，占总种数的 16.79%；其次是中国西南分布种，占 16.18%；再次是中国西南或至华南分布种，占 13.63%；北温带分布和旧世界温带分布种类不多。这反映了该植物区系的现代演化(物种形成)主要受喜马拉雅隆

升的影响,从而演化出较大量的现今喜马拉雅—横断山地区和中国西南地区的种类。

4 讨论

按照哀牢山北段分布的中山湿性常绿阔叶林所在地的气候条件,即年均温 $10.7 \sim 11.1^{\circ}\text{C}$, 10°C 以上年积温 3049°C 的指标,这样的气候条件可与我国东部地区山东省等暖温带落叶阔叶林地带的气候相对应^[24]。如果以类似暖温带气候条件下的地带性植被的植物区系研究为例进行比较,能进一步反映哀牢山中山湿性常绿阔叶林种子植物区系的地理成分构成与所在地的气候不协调。例如,山东泰山(位于 $36^{\circ}11' \sim 36^{\circ}31' \text{N}$, $116^{\circ}50' \sim 117^{\circ}12' \text{E}$)的年均温 12.8°C , 10°C 以上年积温 4300°C ,虽年均温和 10°C 以上年积温高出云南哀牢山不多,但其种子植物区系(100科407属757种)中,热带分布属只占总属数的 27.8%^[25]。再如山东半岛昆嵛山(位于 $37^{\circ}11' \sim 37^{\circ}25' \text{N}$, $121^{\circ}00' \sim 121^{\circ}48' \text{E}$),年均温 $11 \sim 12^{\circ}\text{C}$, 10°C 以上年积温 $4100 \sim 4170^{\circ}\text{C}$,年均温和年积温与哀牢山接近,但昆嵛山的地带性代表植被是暖温带落叶阔叶林,在其种子植物区系(100科392属830种)中,热带分布属占总属数的 26.8%^[26]。哀牢山北段温带气候下分布的森林则为常绿阔叶林,其种子植物区系中热带分布属占总属数的 47.75%,植物区系的地理成分与所在地的气候不协调是明显的。

如果按哀牢山中山湿性常绿阔叶林种子植物区系中热带分布属所占比例进行比较,则它与中国东部的亚热带常绿阔叶林类似,例如,浙江省松阳县箬寮岬自然保护区($28^{\circ}18' \text{N}$, $119^{\circ}16' \text{E}$,海拔高达 1182 m)种子植物区系(141科662属1475种)中,热带分布属占总属数的 45.4%^[27],与哀牢山中山湿性常绿阔叶林接近,但其所在地的年均温为 13.5°C , 10°C 以上年积温 6024°C ,已为亚热带气候。再如,浙江古田山($29^{\circ}20' \text{N}$, $118^{\circ}14' \text{E}$,海拔高达 1246 m),其野生种子植物区系(136科564属1186种)中,热带分布属占总属数的 46.47%^[28],但年均温已达 15.3°C 。也就是说,具有与哀牢山中山湿性常绿阔叶林类似的植物区系组成的常绿阔叶林,在中国东部地区已分布在更为温暖的亚热带气候条件下。

如果与中国东部的北亚热带常绿阔叶林地区较

高海拔山地的植被比较,例如,浙江省天目山清凉峰自然保护区,主峰 $30^{\circ}7' \text{N}$, $118^{\circ}52' \text{E}$,海拔高达 1787 m,年均温 9.7°C ,但其植物区系(181科601属1228种)中,热带分布属占总属数的 33.54%^[29]。可见,即使在中国东部地区与哀牢山有类似气候条件的亚热带山地,其植物区系中热带成分所占的比例仍明显偏低。

云南大部分地区均随第四纪喜马拉雅山系的快速隆升而不同程度抬升,哀牢山中山湿性常绿阔叶林植物区系是在此大地质历史背景下演化与发展的,其演化与发展并不是一个孤立事件,如果单与云南省内周边地区进行比较并不能很好地说明问题,因为它们都是在相同的地质历史背景下演化与发展的。因此笔者选择了与其具有不同地质历史背景的中国东部的亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林进行比较应该更有意义。

以上比较均显示出哀牢山中山湿性常绿阔叶林不但生态外貌特征由常绿树种组成,而且其种子植物区系的地理成分均与所在地的暖温带气候不匹配。对这种现象的解释,不仅仅是因为该地区虽为暖温带气候、但最冷月均温(4.7°C)并不太低、以至这里的热带—亚热带起源的常绿树种仍能忍受冬季不冷(暖冬)的暖温带气候,还应从该地区的地质历史和植物区系的起源上去探讨。在地质历史上,哀牢山是在第四纪以来才迅速抬升形成的,抬升之前,这一地区仍是一个热带—亚热带气候环境^[30],哀牢山地区那时可能具有一个第三纪古东亚的热带—亚热带植物区系^[31],正如 Jacques 等认为的,在第三纪中新世(Mid-Miocene)时我国热带植被分布到了福建^[32],随着云南地形的抬升,气候相应改变,可能原来热带—亚热带起源的这类森林仍保留了它们亚热带常绿阔叶林的特征,并在这种暖冬条件下幸存下来。

哀牢山中山湿性常绿阔叶林种子植物区系中热带分布科占 62.67%,反映了它的远古热带起源背景。一些第三纪孑遗植物如水青树的存在反映了该地区在植物区系演化上的继承和持续性,并未发生过毁灭性(如冰川覆盖)变化。现在该种子植物区系中热带分布属仍占总属数的 47.75%,热带分布种占总种数的 33.45%,在近代演化上它仍保留了明显的热带亲缘特征,这与其所处的温带气候环境不相协调。该中山湿性常绿阔叶林种子植物区系在

科、属、种水平的地理成分构成能够反映它的发生与发展演化历史,是该地区随喜马拉雅隆升,在第四纪以来迅速抬升形成的一个结果。

尽管在生态学上存在所谓的“海拔升高效应(Massenerhebung effect)”,即在大的山体上,植被带会相应升高,也就是在大的山体上,同样的植被类型会比在岛屿上分布海拔更高^[33, 34]。哀牢山分布在海拔 2400 ~ 2600 m 范围的中山湿性常绿阔叶林,“海拔升高效应”会对其有一定作用,但绝非是关键因素。

笔者在此建议,进一步对云南的植被地理、植物区系地理进行研究时,应结合云南的地质历史,特别是晚第三纪以来喜马拉雅山系的隆升、云南地质板块的旋转以及印度支那向东南的逃逸等地质事件^[35, 36]进行分析,只有在此背景下才能获得合理的解释。

5 结论

云南在海拔 1800 ~ 3400 m 的山地区域广泛分布着所谓的中山湿性常绿阔叶林,它们具有热带-亚热带性质的植物区系组成和常绿阔叶群落生态外貌特征,但它们的分布生境却是一个暖温带-温带气候,其植物区系组成和群落生态外貌特征与其所处的气候环境不协调。通过与中国其它地区森林植被比较可见,云南中山湿性常绿阔叶林所在地的气候条件相当于中国东部地区的暖温带落叶阔叶林地带的气候,但其种子植物区系组成则类似于亚热带常绿阔叶林。这种植物区系组成、生态外貌特征与所在地气候的不协调性并不能完全用“海拔升高效应”来解释,笔者认为对这种现象的解释,应从云南的地质历史上探究。以哀牢山中山湿性常绿阔叶林为例,哀牢山地区曾经是低海拔夷平面,在第四纪以来才迅速抬升形成高海拔山地,这里在第四纪以前可能曾经是一个热带-亚热带性质的植物区系和常绿阔叶林,随着地形的迅速抬升,它逐渐适应了因海拔上升而形成的温带气候,成为了现如今云南高海拔山地的所谓中山湿性常绿阔叶林,它的植物区系和植被的热带-亚热带性质及常绿阔叶生态外貌并没有因气候的改变而随之改变,从而形成了这种不协调的植被。结合该地区的地质历史,即可解释这一现象。

致谢: 中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站

给予了大力支持,闫丽春女士帮助整理资料,特此致谢!

参考文献:

- [1] 吴征镒主编. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980: 363-379.
Wu ZY. Vegetation of China [M]. Beijing: Science Press, 1980: 363-379.
- [2] 吴征镒主编. 云南植被[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 164-192.
Wu ZY. Vegetation of Yunnan [M]. Beijing: Science Press, 1987: 164-192.
- [3] 庞金虎, 范家瑞, 邱学忠等. 哀牢山植被[M]//徐永椿, 姜汉侨主编. 哀牢山国家级自然保护区综合考察报告集. 昆明: 云南民族出版社, 1988: 63-171.
Pang JH, Fan JR, Qiu XZ, et al. Vegetation of Ailao Mountains [M]// Xu YC, Jiang HQ eds. Integrated Studies of the National Nature Reserves of Ailao Mountains. Kunming: Yunnan Mingzu Press, 1988: 63-171.
- [4] 彭华, 吴征镒. 无量山中山湿性常绿阔叶林及其植物区系的初步研究[J]. 云南植物研究, 1998, 20(1): 12-22.
Peng H, Wu ZY. The preliminary floristical study on mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Mt. Wuliangshan[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1998, 20(1): 12-22.
- [5] 刘恩德, 彭华. 永德大雪山中山湿性常绿阔叶林植物区系的初步研究[J]. 云南植物研究, 2007, 29(2): 129-136.
Liu ED, Peng H. A preliminary floristic study on the mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Yongde Snow Mountain, SW Yunnan, China [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2007, 29(2): 129-136.
- [6] 孟广涛, 柴勇, 袁春明, 艾怀森, 李贵祥, 王骞, 李品荣, 蔺涛涛. 南高黎贡山中山湿性常绿阔叶林的群落特征[J]. 林业科学, 2013, 49(3): 144-151.
Meng GT, Chai Y, Yuan CM, Ai HS, Li GX, Wang Q, Li PR, Lin RT. Community characteristics of the mid-montane humid ever-green broad-leaved forest in Gaoligong Mountains, Yunnan[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(3): 144-151.
- [7] 王利松, 彭华. 滇中小百草岭多变石栎林植物区系的初步研究[J]. 云南植物研究, 2004, 26(2): 157-165.
Wang LS, Peng H. The preliminary floristic study on the elements of *Lithocarpus variolosa* forest in Mt. Xiaobaicaoling, C. Yunnan[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2004, 26(2): 157-165.
- [8] 金振洲. 论哀牢山徐家坝地区常绿阔叶林的特征和性质[M]//中国科学院昆明分院生态研究室编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社, 1983: 204-213.
Jin ZZ. On the Features and Characters of the Evergreen Broad-leaved Forest in Xujiaba, Ailao Mountains [M]// Ecology Department of Kunming Branch, Chinese Academy

- of Sciences edited. Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 1983: 204–213.
- [9] 张克映. 哀牢山北段山地气候特征[M]//中国科学院昆明分院生态研究室编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社, 1983a: 20–29.
- Zhang KY. Climate Features of the Northern Part in Ailao Mountains[M]// Ecology Department of Kunming Branch, Chinese Academy of Sciences edited. Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 1983a: 20–29.
- [10] 张克映. 关于哀牢山垂直植被—气候带划分初探[M]//中国科学院昆明分院生态研究室编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社, 1983b: 30–36.
- Zhang KY. A Primary Discussion on the Division of Vertical Vegetation-climate Belts in Ailao Mountains[M]// Ecology Department of Kunming Branch, Chinese Academy of Sciences edited. Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 1983b: 30–36.
- [11] 胡金明, 何大明, 李运刚. 从湿季降水分异论哀牢山季风交汇[J]. 地球科学进展, 2011, 26(2): 183–192.
- Hu JM, He DM, Li YG. Discussion on monsoons' interfacing around Ailaoshan through analyzing regional variation of wet season rainfall [J]. *Advances in Earth Science*, 2011, 26(2): 183–192.
- [12] 赵维成. 哀牢山北段地质地貌与新构造运动特征[M]//中国科学院昆明分院生态研究室编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社, 1983: 9–19.
- Zhao WC. Features of Geology, Topography and Neotectonic Movement of the Northern Part in Ailao Mountains [M]// Ecology Department of Kunming Branch, Chinese Academy of Sciences edited. Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 1983: 9–19.
- [13] Schärer U, Tapponnier P, Lacassin R, Leloup PH, Dalai Z, Ji SC. Intraplate tectonics in Asia, a precise age for large-scale Miocene movements along the Ailao Shan-Red River shear zone, China [J]. *J Asian Earth Sci*, 1990, 97: 65–77.
- [14] Tapponnier P, Lacassin R, Leloup PH, Schärer U, Zhong DL, Liu XH, Ji SC, Zhang LS, Zhong JY. The Ailao Shan/Red River metamorphic belt: Tertiary left-lateral shear between Indochina and South China [J]. *Nature*, 1990, 343: 431–437.
- [15] Leloup P, Lacassin R, Tapponnier P, Schärer U, Dalai Z, Liu XH, Zhang JS, Ji SC, Trinh PT. The Ailao Shan-Red River shear zone (Yunnan, China), Tertiary transform boundary of Indochina [J]. *Tectonophysics*, 1995, 251: 3–84.
- [16] Liu JL, Tang Y, Tran MD, Cao SY, Zhao L, Zhang ZC, Zhao ZD, Chen W. The nature of the Ailao Shan-Red River (ASRR) shear zone: constraints from structural, microstructural and fabric analyses of metamorphic rocks from the Diancang Shan, Ailao Shan and Day Nui Con Voi massifs [J]. *J Asian Earth Sci*, 2012, 47: 231–251.
- [17] Zuchiewicz W, Cuong NQ, Zasadni J, Yêm NT. Late Cenozoic tectonics of the Red River Fault Zone, Vietnam, in the light of geomorphic studies [J]. *J Geodyn*, 2013, 69: 11–30.
- [18] 朱华, 闫丽春. 云南哀牢山种子植物[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2009: 1–731.
- Zhu H, Yan LC. List of Seed Plants in the Ailao Mts. of Yunnan Province, China[M]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 2009: 1–173.
- [19] 施济普, 赵崇奖, 朱华. 哀牢山西坡主要植被类型的特征与物种组成[J]. 应用与环境生物学报, 2005, 11(1): 1–7.
- Shi JP, Zhao CJ, Zhu H. Characteristics and species composition of main vegetation types on west slope of the Ailao mountains in Yunnan[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2005, 11(1): 1–7.
- [20] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型[J]. 云南植物研究, 1991(增刊IV): 1–139.
- Wu ZY. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1991(增刊IV): 1–139.
- [21] 李锡文. 中国种子植物区系统计分析[J]. 云南植物研究, 1996, 18(4): 363–384.
- Li XW. Floristic statistics and analyses of seed plants from China[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1996, 18(4): 363–384.
- [22] 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭华, 孙航. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]. 云南植物研究, 2003, 25(3): 245–257.
- Wu ZY, Zhou ZK, Li DZ, Peng H, Sun H. The areal-types of the world families of seed plants [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003, 25(3): 245–257.
- [23] 吴征镒, 周浙昆, 孙航, 李德铎, 彭华. 种子植物分布区类型及其起源和分化[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2006: 1–566.
- Wu ZY, Zhou ZK, Sun H, Li DZ, Peng H. The Areal-types of Seed Plants and Their Origin and Differentiation [M]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 2006: 1–566.
- [24] 中国科学院中国植被图编辑委员会. 中华人民共和国植被图[M]. 北京: 地质出版社, 2007.
- Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences. Vegetation Map of the People's Republic of China [M]. Beijing: Geological Publishing House, 2007.

- [25] 臧得奎, 刘玉峰, 亓爱收, 杜明芸. 山东泰山种子植物区系的研究[J]. 武汉植物学研究, 1994, 12(3): 233–239.
Zang DK, Liu YF, Qi AS, Du MY. Studies on the seed plants flora of Taishan mountain in Shandong province[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1994, 12(3): 233–239.
- [26] 宋葆华, 李法曾. 山东昆崙山植物区系研究[J]. 武汉植物学研究, 1999, 17(3): 220–226.
Song BH, Li FZ. Studies on flora of Kunyu mountain in Shandong province[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1999, 17(3): 220–226.
- [27] 洪震. 浙江箬寮岬自然保护区种子植物区系分析[J]. 浙江农林大学学报, 2006, 23(2): 174–178.
Hong Z. Spermatophyte flora of Ruoliaoxian Nature Reserve in Zhejiang[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2006, 23(2): 174–178.
- [28] 陈建华, 冯志坚. 浙江古田山种子植物区系的地理成分研究[J]. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2002(1): 104–111.
Chen JH, Feng ZJ. Study on geographical compositions of seed plant flora in Gutianshan mountain of Zhejiang province[J]. *Journal of East China Normal University: Natural Science*, 2002(1): 104–111.
- [29] 黄成林. 天目山清凉峰自然保护区植物区系地理分析[J]. 浙江林学院学报, 1992, 9(3): 277–282.
Huang CL. Florogeographical analysis of mount Qingliang-fen Natural Reserve in the Tianmu mountains[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 1992, 9(3): 277–282.
- [30] Xia K, Su T, Liu YS, Xing YW, Jacques FMB, Zhou ZK. Quantitative climate reconstructions of the late Miocene Xiaolongtan megaf flora from Yunnan, southwest China[J]. *Palaeogeogr Palaeoclimat Palaeoecol*, 2009, 276: 80–86.
- [31] Zhu H. Biogeographical divergence of the flora of Yunnan, southwestern China initiated by the uplift of Himalaya and extrusion of Indochina block[J]. *PLoS One*, 2012, 7(9): e45601.
- [32] Jacques FMB, Shi GL, Su T, Zhou ZK. A tropical forest of the middle Miocene of Fujian (SE China) reveals Sino-Indian biogeographic affinities[J]. *Rev Palaeobot Palyno*, 2015, 216: 76–91.
- [33] Grubb PJ. Interpretation of the ‘Massenerhebung’ effect on tropical mountains[J]. *Nature*, 1971, 229(1): 44–45.
- [34] Bruijnzeel LA, Waterloo MJ, Proctor J, Kuiters AT, Kotterink B. Hydrological observations in montane rain forests on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the ‘Massenerhebung’ effect[J]. *J Ecol*, 1993, 81: 145–167.
- [35] Zhu H. The floras of southern and tropical southeastern Yunnan have been shaped by divergent geological histories[J]. *PLoS One*, 2013, 8(5): e64213.
- [36] Zhu H. Geographical patterns of Yunnan seed plants may be influenced by the clockwise rotation of the Simao-Indochina geoblock[J]. *Front Earth Sci*, 2015, 3: 53.

(责任编辑: 张 平)