



中国喀斯特区最高树原生境森林群落的林层结构及物种组成

王斌^{1,2}, 丁涛¹, 刘晟源^{2,3}, 彭定人⁴, 李冬兴^{1,2}, 陆茂新^{2,3}, 农正权^{2,3}, 农重刚^{2,3}, 农世新³, 郭屹立^{1,2}, 向悟生^{1,2}, 李先琨^{1,2*}

1. 广西壮族自治区、中国科学院广西植物研究所, 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 桂林 541006;

2. 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站, 崇左 532499;

3. 崇左市广西弄岗国家级自然保护区管理中心, 崇左 532499;

4. 广西壮族自治区林业勘测设计院, 南宁 530011

* 联系人, E-mail: xiankunli@163.com

2023-08-22 收稿, 2023-11-06 修回, 2023-11-07 接受, 2023-11-08 网络版发表

国家自然科学基金(32260276, 32271599)、广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室项目(22-035-26)和弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站(桂科23-026-273)资助

摘要 望天树是我国热带季节性雨林的标识性树种, 其原生境热带森林群落是我国植物热带性最强烈、种类组成最复杂、雨林特征最浓厚的植被类型, 但现存分布区域狭窄. 近期广西弄岗热带喀斯特峰丛洼地森林发现高 72.4 m 的望天树, 打破了我国喀斯特区域和华南地区的最高树纪录, 刷新了以往对热带喀斯特森林植被特征的认识. 本文基于弄岗望天树原生境森林群落调查样方, 展示了其群落的林层结构、物种组成及生态特征, 与我国其他望天树群落对比分析探讨了其植被生态学意义. 结果表明: (1) 该群落有高 50 m 以上望天树巨树散生乔木冠层之上; 连续乔灌木层可分为 4 层, 平均高度分别为 36.9、25.6、9.5 和 2.7 m; 在 2400 m² 样方内乔、灌、藤、草和附生植物分别有 64、24、31、26 和 8 种; (2) 林冠上层优势种有望天树、人面子等典型热带区系树种, 蚬木、肥牛树等喀斯特专性树种, 岭南酸枣、白头树等落叶树种; (3) 在乔木层的物种中, 热带亚洲(印度-马来)分布型占 65.6%, 大高位芽植物占 15.6%, 常绿植物占 85.9%, 复叶植物占 39.1%, 革质叶片占 60.9%, 典型喀斯特植物占 28.1%; (4) 该区域群落乔木层优势属与我国其他望天树群落的相似性从高到低依次为广西那坡县、云南马关和勐腊县、广西巴马、田阳和大化县; 群落结构组成差异与气候环境条件显著相关. 综上, 广西弄岗望天树原生境群落是在热带喀斯特峰丛洼地的局域封闭生境条件下发育形成的巨树散生、林层复杂的热带季节性雨林植被, 孕育着丰富的耐旱型的典型喀斯特植物.

关键词 喀斯特峰丛洼地, 热带季节性雨林, 群落林层结构, 龙脑香科, 物种组成

望天树(*Parashorea chinensis*)是龙脑香科(Dipterocarpaceae)柳安属的高大乔木, 是我国热带季节性雨林(seasonal rainforest)的标识性树种, 属国家一级重点保护野生植物^[1]. 龙脑香科是亚洲热带雨林林冠层特征

科, 其分布区域对热带森林植被类型的划定有重要指示意义^[2,3]. 龙脑香科植物可能起源于中白垩世的东冈瓦纳热带地区(热带非洲东部), 于晚白垩世末期至古新世期间扩散到印度板块, 在印度-亚欧板块碰撞后, 于渐

引用格式: 王斌, 丁涛, 刘晟源, 等. 中国喀斯特区最高树原生境森林群落的林层结构及物种组成. 科学通报, 2024, 69: 912–924

Wang B, Ding T, Liu S Y, et al. Layer structure and species composition of primeval habitat forest communities that include the tallest tree in karst areas of China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2024, 69: 912–924, doi: [10.1360/TB-2023-0874](https://doi.org/10.1360/TB-2023-0874)

新世在东南亚分化发展,并在西马来西亚形成现代物种多样化中心^[4]。古生物化石研究表明,龙脑香科植物存在于古新世的印度、始新世晚期的中国广东茂名、渐新世的婆罗洲和中新世中期的中国福建漳浦,说明它们历史分布区域比现在更广泛^[5,6]。望天树是龙脑香科植物现代分布区域最北缘的树种之一,主要分布于我国滇南、滇东南和桂西南以及越南北部和老挝北部^[7]。热带季节性雨林是生长在我国热带湿润地区的热带雨林(rainforest)亚类型,其林冠层优势树种由高度超过30 m的常绿阔叶乔木组成,群落外貌具有一定季节性变化^[8]。云南南部和广西西南部发现的望天树(擎天树)于1977年正式公布后^[9,10],国际上逐渐接受我国热带季节性雨林是属于东南亚类型的真正热带雨林的事实^[11]。

热带地区的望天树群落是我国热带季节性雨林的典型代表,是我国植物热带性最强烈、种类组成最复杂、雨林特点最浓厚的森林群落^[12,13]。我国热带-亚热带森林交错区的植被复杂多样,不同地区的群落特征和植物区系组成存在差异,这与我国西南部复杂的地质板块事件、植物区系背景和局域气候条件等有关^[14,15]。云南西南部和南部在地质历史上属于掸邦-泰国板块,而云南东南部和广西西南部属于华南板块^[16]。晚三叠世印支运动后,华南板块整体抬升为陆地,露出广泛的海相沉积期的碳酸盐岩,成为喀斯特地貌发育的物质基础;中侏罗世至晚白垩世,部分地区经历内陆盆地堆积和燕山运动等地质作用,形成了干燥炎热的热带-亚热带环境,产生以红色岩系土壤为主的山地^[17]。始新世印度-亚欧板块碰撞后,我国西南部不同地质板块再次发生扭转和位移,影响了该区域植物区系格局^[11]。中新世喜马拉雅-青藏高原隆升到一定高度后,东亚现代季风气候形成并带来丰富降水,促进了热带区系植物的发展,形成了复杂多样的热带-亚热带森林群落交错区域^[18]。目前,我国西南部的植被调查研究尚不充足,阐明望天树等典型森林群落特征及物种区系组成对全面深入理解我国热带-亚热带群落交错区植被性质至关重要^[19,20]。

我国望天树原生群落分布区域狭窄,主要位于我国西南部热带北缘至亚热带低海拔的局域沟谷或低洼地带。其中,滇东南马关县和河口县、桂西巴马县、桂西南龙州县和宁明县等以碳酸盐岩为基岩,属于喀斯特地貌^[17,21,22],而滇南勐腊县、桂西那坡县、田阳、大化县等地则以页岩、砂岩、泥灰岩为基岩,属于红

色岩系土壤背景^[19,23-25]。我国西南喀斯特区域受到富钙偏碱、少土易旱等生境的影响,形成了大量喜钙耐旱的典型喀斯特植物^[26,27],是全球生物多样性热点区域和特有植物属分布中心之一^[28]。位于广西龙州县和宁明县的广西弄岗国家级自然保护区具有典型的热带喀斯特峰丛洼地地貌和保存完好的热带原始森林,其地带性植被属于热带季节性雨林并具有浓厚的地域性喀斯特植被特征^[29-31]。1977年在该保护区周边(武德乡群合村)发现望天树。然而由于热带喀斯特地貌地形复杂,望天树巨树大多残存在位置偏远且地势陡峭的峰丛洼地周围,因此弄岗保护区内最典型的望天树巨树及其原生境热带森林群落长期未被发现。

近年来,随着无人机应用的普及,特别是大型无人机机载激光雷达在测量上的广泛应用,望天树巨树等珍稀树种的发现和监测不断取得新进展。2023年3月,在弄岗保护区热带喀斯特峰丛洼地森林发现了一株高72.4 m的望天树,打破了我国喀斯特区域和华南地区最高树纪录,刷新了以往对热带喀斯特森林植被特征的认知^[22,32](中国政府网, https://www.gov.cn/yaowen/2023-04/18/content_5751926.htm)。本研究基于广西弄岗望天树巨树所在4个分布点的原生境森林群落调查样方,展示了其群落的林层结构和物种组成等特征。通过与我国其他望天树森林群落相比较,探讨了其植被生态学意义。拟回答以下科学问题:(1)广西弄岗望天树原生境森林群落林层结构如何?(2)不同林层由哪些物种组成,在植物区系、叶片特征、生态习性、优势科属等方面有哪些特点?(3)与我国其他区域望天树森林群落相比有何差异,反映了哪些植被生态学特性?

1 材料与方法

1.1 研究区域

广西弄岗国家级自然保护区位于崇左市龙州县和宁明县境内(106°42'28"~107°4'54"E, 22°13'56"~22°39'9"N),总面积10077.5 hm²。该区域属北热带季风气候,平均气温22°C,每年有7个月的平均温度在22°C以上,极端最高温40.5°C,极端最低温-2°C,≥10°C的年积温7834°C,年平均降水量1150~1550 mm,最长达2043 mm,最少890 mm,其中76%雨量集中于5~9月^[33,34]。

弄岗保护区地貌为喀斯特峰丛洼地,由众多石峰与其间围成的封闭洼地所构成(图S1)。峰顶平均海拔

400~500 m, 洼地底部平均海拔150~200 m; 山峰密度10~30个/km², 洼地最大宽度450 m. 该地区喀斯特“峰丛-洼地”坡面的生境分为3种类型: (1)山顶周围, 基岩裸露度达95%, 全天阳光直射, 夏季地表最高温达60℃以上, 土壤分布于石缝中; (2)山坡中部, 基岩裸露平均70%左右, 光照充足, 湿度中等, 土层厚度30~60 cm; (3)洼地周围, 基岩裸露平均30%左右, 受周围山体遮挡, 荫蔽性强, 有被水淹的可能, 土层厚度可达60 cm以上^[29,35].

弄岗保护区植被为北热带喀斯特季节性雨林(植被亚型), 可分为3类: (1)革叶铁榄(*Sinosideroxylon wightianum*)+清香木(*Pistacia weinmanniifolia*)林, 分布于山顶周围, 属旱生型山顶矮林, 林高5~6 m; (2)蚬木(*Excelsior tonkinense*)+肥牛树(*Cephalomappa sinensis*)林, 分布于中坡周围, 林高20~30 m, 最高树可达35 m以上; (3)望天树+大叶风吹楠(*Horsfieldia kingii*)+中国无忧花(*Saraca dives*)林, 分布于洼地周围, 林高35 m左右, 最高树可达45 m以上, 板根和茎花现象较普遍, 附生及藤本植物较多^[17]. 本文研究的望天树森林群落属于第3类.

弄岗保护区有184科810属1752种维管束植物, 其中蕨类植物29科51属150种, 裸子植物4科5属10种, 双子叶植物126科611属1337种, 单子叶植物25科143属255种^[36,37]. 木本植物以大戟科、马鞭草科、桑科、锦葵科(含蚬木属、独子楸属、苹婆属等)、茜草科、楝科、番荔枝科、无患子科、蝶形花亚科、柿树科、紫葳科等为优势^[31].

1.2 群落样方调查

选择树高超过50 m的望天树生长的原生性森林共建立4个600 m²群落样方, 其中3个位于弄岗保护区的陇瑞片区, 1个位于保护区周边的武德乡群合村. 将每个样方分成6个100 m²样格作为调查单元. 记录胸径≥1 cm的全部乔灌木的物种名称、胸径、树高、冠幅长宽等, 以及其他全部的乔、灌、藤、草、附生植物的物种名称、个体数量、平均基径、平均树高、平均冠幅长宽等^[33,38]. 对于树高超过45 m的巨树, 使用机载激光雷达数据进行矫正^[22]. 在植被踏查过程中, 我们发现望天树巨树残存于相对封闭的喀斯特洼地周围, 周围地形复杂陡峭、极少受到人为活动干扰、局域岩石裸露度较高(60%~80%)、地表相对干燥(图S2).

1.3 数据统计分析

1.3.1 群落林层划分

基于群落全部乔灌木个体的树高数据, 使用R语言的kmeans函数进行聚类分析^[39], 将乔灌木划分成4层: 乔木1层、乔木2层、乔木3层、幼树和灌木层. 为方便与其他热带森林比较, 定义最大树高超过30 m的乔木为大高位芽植物^[40], 超过50 m的乔木为巨树.

1.3.2 物种分布区类型

植物物种名称和分类系统使用《中国生物物种名录2023版》^[41]. 物种水平上的植物分布区类型, 是基于全球物种分布数据和属级分布区类型进行判定的^[36,42,43]. 数据主要来源于中国数字标本馆CVH (<https://www.cvh.ac.cn/>)和全球生物多样性信息平台GBIF (<https://www.gbif.org/>).

1.3.3 科属种的重要值

计算植物在科、属、种水平上的重要值, 确定其在群落中的优势度^[33,40]. 重要值计算公式如下: 物种重要值=(相对个体数量+相对截面积)/2; 属重要值=(相对物种数量+相对截面积)/2; 科重要值=(相对属的数量+相对截面积)/2. 当个体胸径≥1 cm时, 使用胸径计算截面积; 否则, 使用平均基径计算.

1.3.4 植物叶片特征

参考中国植物志和实际监测数据, 记录物种的叶片特征, 包括是否为复叶、是否为常绿、是否为革质、叶片平均长宽等. 本文将多年生草本植物统一记录为叶片常绿. 复叶植物仅统计单片小叶的平均叶片面积. 叶面积的大小等级的划分方法是: 鳞型叶(0.02~0.2 cm²)、微型叶(0.2~2 cm²)、小型叶(2~20 cm²)、中型叶(20~180 cm²)、大型叶(180~1500 cm²)、巨型叶(>1500 cm²)^[40].

1.3.5 典型喀斯特植物

典型喀斯特植物包括喀斯特专性植物和喀斯特适生植物^[26,27]. 前者仅能生长在喀斯特区域, 不能在非喀斯特区域生存, 也称为嗜钙植物; 后者在喀斯特区域生长更好, 但在非喀斯特区域也有分布, 也称为喜钙植物. 典型喀斯特植物的判定参考了《滇黔桂种子植物名录》^[44]《广西本土植物及其濒危状况》^[45]和全球生物多样性信息平台GBIF的物种分布数据. 望天树适合生长在以碳酸盐岩为基质的喀斯特区域, 在非喀斯特区域也有分布, 因此被划定为喀斯特适生植物. 不同林层中植物的喜钙性用典型喀斯特植物所占物种数量比例

来表示。

1.3.6 望天树胸径和树高的关系

为了明确望天树种群在突破每个林层时所对应的胸径,参考望天树天然林种群生长规律^[25],选择一元三次线性回归模型,使用R语言lm函数^[39]对望天树胸径和树高曲线进行拟合。

1.3.7 与其他望天树群落乔木优势属的差异性

为了揭示弄岗与其他地区望天树群落乔木层组成结构的差异性及其环境驱动因素,我们对7个地区望天树群落的乔木层优势属进行统计,并结合各地区地理、气候和土壤等50余个环境因子数据,利用多元统计分析进行研究^[46]。望天树群落位于广西的龙州宁明县(弄岗)、那坡县、巴马县、田阳县、大化县和云南的马关县、勐腊县^[17,19,23,24]。我们对每个群落乔木层中重要值排序前40的属进行赋值,从40到1。环境数据来源于世界气候数据库(<https://worldclim.org/>)和联合国粮农组织世界土壤数据库(<https://www.fao.org/>)。使用R语言vegan程序包做数据分析^[39],先用mantel函数初步筛选显著性环境因子,再用rda函数做主成分分析后剔除强烈共线的环境因子,最后使用rda函数和ordistep函数做冗余分析和逐步向前置换检验,筛选出关键环境影响因子。

2 结果与分析

2.1 林层结构

弄岗望天树原生境群落乔灌木可划分为4个林层(图1,表S1)。(1)乔木1层,树高>30 m,有21株乔木,冠幅总面积与样方总面积的比值为184.6%,平均高度42.9 m,平均胸径57.9 cm。树高>50 m的巨树有5株,全部为望天树,平均高度62.5 m,平均胸径96.2 cm;其中,最高望天树的高度为72.4 m,胸径为132.4 cm,冠幅为31 m×25 m。连续林冠层的树高范围在30~50 m,有16株乔木,平均高度36.9 m,平均胸径45.9 cm。(2)乔木2层,树高范围18~30 m,有29株乔木,冠幅总面积占95.6%,平均高度25.6 m,平均胸径33.1 cm。(3)乔木3层,树高范围6~18 m,有108株乔木,冠幅总面积占50.1%,平均高度9.5 m,平均胸径14.5 cm。(4)幼树和灌木层,树高范围0~6 m。其中,乔木幼树393株(含桃榔和单穗鱼尾葵等乔木状植物),冠幅总面积占59.2%,平均高度2.9 m,平均胸径6.8 cm;灌木174株,冠幅总面积占8.1%,平均高度2.4 m,平均胸径2.0 cm。

根据望天树胸径和树高的线性回归模型关系(图1(b)),弄岗望天树在胸径4.4 cm时树高6 m,胸径14.1 cm时树高18 m,胸径25.9 cm时树高30 m,胸径46.7 cm时树高45 m。然而,群落调查数据中缺少树高6~30 m的望天树,表明望天树在群落中的生长瓶颈期是乔木3层至2层阶段,即胸径在4.4~25.9 cm。

在群落样方中,共记录66科119属153种1486株植物。其中乔木31科50属64种551株,灌木13科18属24种174株,藤本植物20科27属31种61株,草本层植物20科23属26种668株,附生植物4科5属8种32株(表S1)。高位芽树种数量占乔木树种数量的15.6%。如果仅将乔、灌、藤统计为高位芽植物,则附生、高位芽、草本植物的比例为5.2%、77.8%、17.0%。

2.2 不同林层的优势物种

分别计算不同林层的物种重要值来确定优势物种(表1)。(1)乔木1层中,前两名优势树种为望天树和人面子(*Dracontomelon duperreanum*),分别有10和3株,均为典型板根植物;落叶树种有白头树(*Garuga forrestii*)、岭南酸枣(*Allospondias lakonensis*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*);单叶树种有望天树、网脉核果木(*Drypetes perreticulata*)、蚬木、大叶风吹楠;典型喀斯特植物有蚬木、望天树、白头树。(2)乔木2层中,前两名优势树种为中国无忧花和大叶风吹楠,分别有6和4株;典型喀斯特植物有肥牛树、金丝李(*Garcinia paucinervis*)、董棕(*Caryota obtusa*)、中国无忧花等。(3)乔木3层中,前两名优势树种为苹婆(*Sterculia monosperma*)和海南大风子(*Hydnocarpus hainanensis*),分别有10和17株;典型喀斯特植物有假肥牛树(*Cleistanthus petelotii*)、米扬噎(*Streblus tonkinensis*)、南烛厚壳桂(*Cryptocarya lyoniifolia*)等。(4)幼树和灌木层中,前两名优势幼树为乔木状的桃榔(*Arenga westerhoutii*)和单穗鱼尾葵(*Caryota monostachya*),分别有85和37株,还有望天树24株,大叶风吹楠14株;前两名优势灌木为南方紫金牛(*Ardisia thyrsiflora*)和野独活(*Milusa balansae*),分别有48和17株,典型喀斯特植物有单穗鱼尾葵、淡黄金花茶(*Camellia flavida*)、凹脉金花茶(*Camellia impressinervis*)、灰岩棒柄花(*Cleidion bracteosum*)、垂茉莉(*Clerodendrum wallichii*)等。(5)藤本植物中,优势种有龙须藤(*Phanera championii*)、赤苍藤(*Erythralium scandens*)、苍白秤钩风(*Diploclisia glaucescens*)、茎花崖爬藤(*Tetrastigma cauliflorum*)等。(6)草本层中,优势

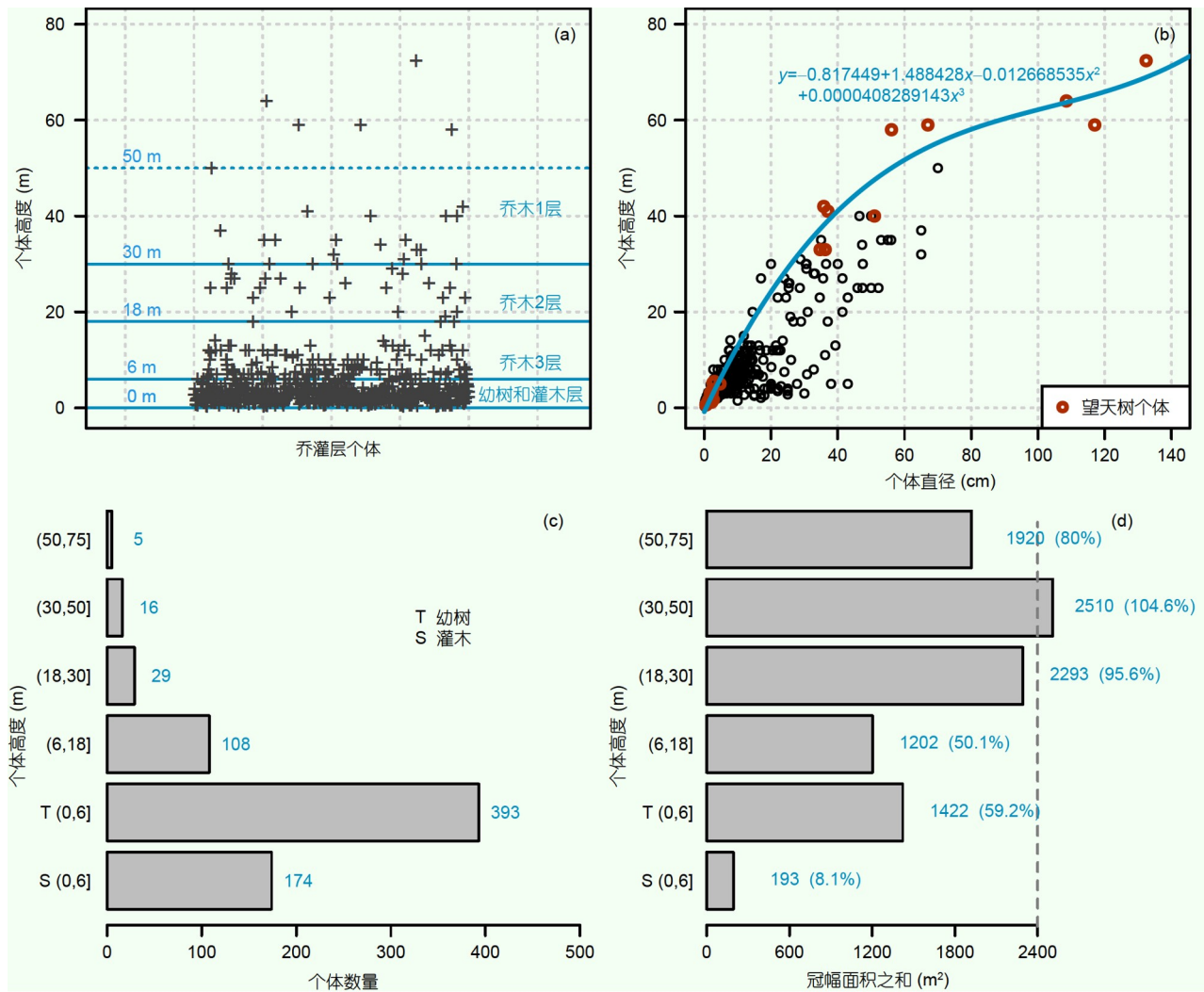


图 1 (网络版彩色)群落乔灌木的林层结构及数量特征. (a) 植物个体高度的层次结构; (b) 植物个体高度与直径的关系; (c) 不同林层的个体数量; (d) 不同林层的冠幅面积之和

Figure 1 (Color online) Forest layer structure and quantitative characteristics of trees and shrubs in the community. (a) Layer structure of plant individual height; (b) relationship between individual height and diameter; (c) number of individuals in different forest layers; (d) sum of crown area in different forest layers

种有广东万年青(*Aglaonema modestum*)、南蛇棒(*Amorphophallus dunnii*)、长茎沿阶草(*Ophiopogon chingii*)、大盖球子草(*Peliosanthes macrostegia*)等. (7) 附生植物中, 优势种有巢蕨(*Asplenium nidus*)、狮子尾(*Rhaphidophora hongkongensis*)、纹瓣兰(*Cymbidium aloifolium*)等.

2.3 不同林层植物物种的分布区类型

分别统计了不同林层植物在物种水平的分布区类型(表2). (1)乔木层64个物种中, 热带亚洲(印度-马来)分布类型占65.6%, 热带亚洲至热带大洋洲类型占15.6%,

中国特有分布类型占9.4%, 温带区系物种占4.7%. (2)灌木层24个物种中, 热带亚洲类型占87.5%, 没有温带区系物种. (3)藤本植物31个物种中, 热带亚洲类型占61.3%, 温带区系物种占19.4%. (4)草本层26个物种中, 热带亚洲类型占46.2%, 中国特有分布类型占7.7%, 温带区系物种占34.6%. (5)附生植物8个物种中, 热带亚洲类型占75.0%, 泛热带类型占25.0%. (6)全部植物153个物种中, 热带亚洲类型占65.4%, 中国特有分布类型占6.5%, 温带区系物种占11.8%.

群落内共有18个温带区系物种. 其中, 东亚类型12个物种, 有南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、日本蛇根

表 1 不同林层的优势物种^{a)}

Table 1 Dominant species in different forest layers

林层	物种	多度	林层	物种	多度
乔1	望天树 <i>Parashorea chinensis</i> *	10	幼树	桃榔 <i>Arenga westerhoutii</i>	85
乔1	人面子 <i>Dracontomelon duperreanum</i>	3	幼树	单穗鱼尾葵 <i>Caryota monostachya</i> *	37
乔1	海南欒木 <i>Dysoxylum mollissimum</i>	1	幼树	杂色榕 <i>Ficus variegata</i>	18
乔1	白头树 <i>Garuga forrestii</i> *	1	幼树	灰岩棒柄花 <i>Cleidion bracteosum</i> *	25
乔1	网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	1	幼树	望天树 <i>Parashorea chinensis</i> *	24
乔1	岭南酸枣 <i>Allospondias lakonensis</i>	1	幼树	海南大风子 <i>Hydnocarpus hainanensis</i>	22
乔1	秋枫 <i>Bischofia javanica</i>	1	幼树	望谟崖摩 <i>Aglaia lawii</i>	20
乔1	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	1	幼树	苹婆 <i>Sterculia monosperma</i>	17
乔1	蚬木 <i>Excentrodendron tonkinense</i> *	1	幼树	大叶风吹楠 <i>Horsfieldia kingii</i>	14
乔1	大叶风吹楠 <i>Horsfieldia kingii</i>	1	幼树	对叶榕 <i>Ficus hispida</i>	10
乔2	中国无忧花 <i>Saraca dives</i> *	6	灌木	南方紫金牛 <i>Ardisia thyrsiflora</i>	48
乔2	大叶风吹楠 <i>Horsfieldia kingii</i>	4	灌木	野独活 <i>Milium balansae</i>	17
乔2	细子龙 <i>Amesiodendron chinense</i>	3	灌木	小绿刺 <i>Capparis urophylla</i>	21
乔2	董棕 <i>Caryota obtusa</i> *	2	灌木	长柱山丹 <i>Duperrea pavettifolia</i>	11
乔2	肥牛树 <i>Cephalomappa sinensis</i> *	2	灌木	田方骨 <i>Goniothalamus donnaiensis</i>	18
乔2	金丝李 <i>Garcinia paucinervis</i> *	2	灌木	淡黄金花茶 <i>Camellia flavida</i> *	8
乔2	秀丽锥 <i>Castanopsis jucunda</i>	1	灌木	刺通草 <i>Trevesia palmata</i>	3
乔2	假玉桂 <i>Celtis timorensis</i>	1	灌木	垂茉莉 <i>Clerodendrum wallichii</i> *	8
乔2	毛叶藤春 <i>Alphonsea mollis</i>	1	灌木	白花龙船花 <i>Ixora henryi</i>	7
乔2	网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	1	灌木	凹脉金花茶 <i>Camellia impressinervis</i> *	6
乔3	苹婆 <i>Sterculia monosperma</i>	10	藤本	龙须藤 <i>Phanera championii</i>	16
乔3	海南大风子 <i>Hydnocarpus hainanensis</i>	17	藤本	赤苍藤 <i>Erythralium scandens</i>	12
乔3	杂色榕 <i>Ficus variegata</i>	12	藤本	苍白秤钩风 <i>Diploclisia glaucescens</i>	10
乔3	中国无忧花 <i>Saraca dives</i> *	4	草本	广东万年青 <i>Aglaonema modestum</i>	34
乔3	假肥牛树 <i>Cleistanthus petelotii</i> *	9	草本	南蛇棒 <i>Amorphophallus dunnii</i>	20
乔3	米扬噎 <i>Streblus tonkinensis</i> *	7	草本	长茎沿阶草 <i>Ophiopogon chingii</i>	18
乔3	肥牛树 <i>Cephalomappa sinensis</i> *	4	草本	大盖球子草 <i>Peliosanthes macrostegia</i>	13
乔3	董棕 <i>Caryota obtusa</i> *	2	附生	巢蕨 <i>Asplenium nidus</i>	14
乔3	南烛厚壳桂 <i>Cryptocarya lyoniifolia</i> *	4	附生	狮子尾 <i>Rhaphidophora hongkongensis</i>	18
乔3	网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	2	附生	纹瓣兰 <i>Cymbidium aloifolium</i>	7

a) *, 典型喀斯特植物

草(*Ophiorrhiza japonica*)、香花鸡血藤(*Callerya dielsiana*)、沿阶草(*Ophiopogon bodinieri*)等; 北温带类型5个物种, 为贯众(*Cyrtomium fortunei*)、蕺菜(*Houttuynia cordata*)、麦冬(*Ophiopogon japonicus*)、紫藤(*Wisteria sinensis*)、蜘蛛抱蛋(*Aspidistra elatior*), 旧世界温带类型1个物种, 为笔管草(*Equisetum ramosissimum* subsp. *debile*)。

群落内共有9个中国特有区系物种。其中, 秀丽锥(*Castanopsis jucunda*)和长柄地锦(*Parthenocissus fed-*

dei)的分布区域可达到长江以北; 其他7个物种主要分布于云南、广西的热带地区及周边, 个别延伸至贵州南部的喀斯特区域。这些物种包括大叶南天藤(*Caesalpinia magnifoliolata*)、茎花赤才(*Lepisanthes cauliflora*)、毛叶藤春(*Alphonsea mollis*)、弄岗马蓝(*Strobilanthes longgangensis*)、山榄叶柿(*Diospyros siderophylla*)、石山楠(*Phoebe calcarea*)和疏花螺序草(*Spiradiclis laxiflora*)。

表 2 不同林层植物在物种水平的分布区类型百分比^{a)}

Table 2 Percentage of flora areal-types at species level in different forest layers

林层	物种数	分布型2(%)	分布型3(%)	分布型4(%)	分布型5(%)	分布型6(%)	分布型7(%)	分布型8~14(%)	分布型15(%)
乔1	10	0	0	0	20	0	60	10	10
乔2	14	0	0	7.1	14.3	0	57.1	0	21.4
乔3	35	2.9	2.9	0	20	0	62.9	5.7	5.7
乔4	45	2.2	2.2	0	13.3	0	73.3	0	8.9
乔木层	64	1.6	1.6	1.6	15.6	0	65.6	4.7	9.4
灌木	24	8.3	0	0	4.2	0	87.5	0	0
乔灌层	88	3.4	1.1	1.1	12.5	0	71.6	3.4	6.8
藤本	31	3.2	3.2	3.2	0	3.2	61.3	19.4	6.5
草本	26	3.8	3.8	0	3.8	0	46.2	34.6	7.7
附生	8	25	0	0	0	0	75	0	0
总计	153	4.6	2	1.3	7.8	0.7	65.4	11.8	6.5

a) 物种分布型: 2, 泛热带; 3, 热带亚洲及热带美洲间断; 4, 旧世界热带; 5, 热带亚洲至热带大洋洲; 6, 热带亚洲至热带非洲; 7, 热带亚洲(印度-马来); 8, 北温带; 10, 旧世界温带分布; 14, 东亚; 15, 中国特有. 其中, 2~7为热带区系, 8~14为温带区系

2.4 不同林层植物的叶特征和喜钙性

分别统计了不同林层植物的叶特征和喜钙性(表3). 其中, 常绿植物占全部植物的85.9%, 在乔木1~4层中, 分别占70.0%、85.7%、85.7%、88.9%; 在乔、灌、藤、草、附生植物中, 分别占85.9%、95.8%、80.6%、100%、100%. 革质叶片植物占全部植物的43.8%, 在不同林层中的比例依次为乔(60.9%)>灌(41.7%)>附生(37.5%)>藤(35.5%)>草(15.4%). 小型叶片植物在全部物种和乔木层物种中分别占22.9%和15.6%, 中型叶片植物分别占69.3%和79.7%; 巨型或大型叶植物, 在乔木2层、草本、附生植物中分别占14.3%、15.3%、37.5%; 鳞型叶植物有1种, 为笔管草; 没有微型叶植物. 典型喀斯特植物占全部物种的22.2%; 其中, 在乔木2层中比例最大, 占35.7%; 在乔、灌、藤、草、附生植物中, 分别占28.1%、29.2%、12.9%、19.2%、0.0%.

2.5 森林群落的优势科属

分别计算每个科的重要值确定了群落中优势科(表S2): (1)群落内断面积之和较大的科依次为龙脑香科(含柳安属), 棕榈科(含桃榔属、鱼尾葵属), 云实亚科(含无忧花属、火索藤属、小凤花属), 漆树科(含人面子属、南酸枣属、槟榔青属)等; (2)含属数较多的科依次为茜草科(含7属)、番荔枝科(含5属)、蝶形花亚科(含5属)、天南星科(含5属). 分别计算每个属的重要值

确定了群落中优势属(表S3). (1)群落内断面积之和较大的属依次为柳安属、桃榔属、无忧花属、鱼尾葵属、人面子属、白头树属、风吹楠属、核果木属; (2)含物种数较多的属依次为榕属(含5种)、沿阶草属(含4种)、胡椒属(含4种)、山茶属(3种)、崖角藤属(3种).

在前30个优势属中, 热带亚洲(印度-马来)类型占30.0%; 泛热带类型占30.0%; 热带亚洲至热带大洋洲类型占20.0%; 热带亚洲至热带非洲类型占6.7%, 为藤黄属和崖角藤属; 旧世界热带类型占6.7%, 为鳞花木属和闭花木属; 热带亚洲及热带美洲间断类型占3.3%, 为岭南酸枣属; 全部温带区系属占10.0%, 为锥属、沿阶草属和南酸枣属.

2.6 与我国其他地区望天树群落乔木层优势属的相似度及环境解释

RDA排序图显示了中国7个地区望天树群落乔木层优势属的变异规律及其环境解释(图2). (1)RDA1轴代表气候条件差异, 其数值越大表示所在地区的纬度越高、温度季节性差异越大、年降雨量越小; RDA2轴代表地质背景差异, 其数值越大表示表下层土壤容重越大、表层土壤粉粒含量越大、土壤平均深度值越小. 在RDA排序图上, 7个望天树群落被分为3类: 大化、田阳、巴马和那坡县位于纬度相对较高的地区; 龙州宁明县(弄岗保护区)和马关县是典型的喀斯特地貌区域; 勐腊县位于纬度最低、年降雨量最大的地区. (2)除柳

表 3 不同林层植物的叶特征和喜钙性

Table 3 Leaf characteristics and calciophilia of plants in different forest layers

林层	物种数	常绿(%)	革质(%)	复叶(%)	小型(%)	中型(%)	大型(%)	巨型(%)	喜钙 ^{a)} (%)
乔1	10	70.0	50.0	60.0	20.0	70.0	10.0	0.0	30
乔2	14	85.7	71.4	42.9	14.3	71.4	14.3	0.0	35.7
乔3	35	85.7	60.0	34.3	17.1	77.1	5.7	0.0	34.3
乔4	45	88.9	66.7	37.8	15.6	80.0	4.4	0.0	31.1
乔木层	64	85.9	60.9	39.1	15.6	79.7	4.7	0.0	28.1
灌木	24	95.8	41.7	12.5	29.2	66.7	4.2	0.0	29.2
乔灌层	88	88.6	55.7	31.8	19.3	76.1	4.5	0.0	28.4
藤本	31	80.6	35.5	32.3	35.5	64.5	0.0	0.0	12.9
草本	26	100.0	15.4	19.2	23.1	57.7	11.5	3.8	19.2
附生	8	100.0	37.5	37.5	12.5	50.0	25.0	12.5	0
总计	153	89.5	43.8	30.1	22.9	69.3	5.9	1.3	22.2

a) 典型喀斯特植物的比例

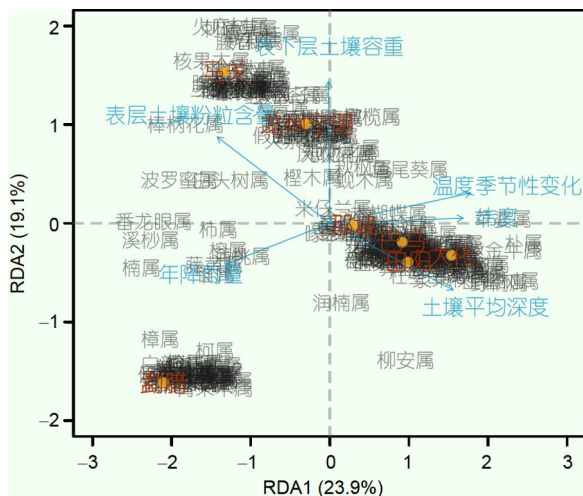


图 2 (网络版彩色)我国望天树群落乔木优势属及环境解释变量的冗余分析

Figure 2 (Color online) Redundancy analysis of dominant arbor genera and environmental explanatory variables in *P. chinensis* communities in China

安属和米仔兰属为广布属外, 弄岗群落乔木1层和2层中与其他6个群落的共同优势属数量依次为: 那坡(8个)>马关(5个)>勐腊(4个)=巴马(4个)>田阳(3个)>大化(2个). 具体来说, 那坡县的共同优势属有风吹楠属、无忧花属、欒木属、秋枫属、锥属、藤黄属和朴属等, 马关县有白头树属、核果木属、藤春属、藤黄属和蚬木属等, 勐腊县有白头树属、核果木属、藤黄属和锥属等, 巴马县有朴属、鱼尾葵属、蚬木属、藤黄属, 田阳

县有朴属、细子龙属、秋枫属, 大化县有朴属、鱼尾葵属. 由此可知, 弄岗群落乔木层优势属与那坡县最为相似, 其次为马关县和勐腊县, 再次为巴马、田阳、大化县. 综上所述, 7个地区望天树群落乔木层优势属的变异规律主要受到与纬度相关的气候因子影响, 其次受到与表下层土壤容重相关的土壤因子影响.

3 讨论与结论

3.1 弄岗望天树群落具有与典型热带雨林类似的林层结构

(1) 弄岗望天树群落可分为3层乔木亚层和1个幼树灌木层, 平均高度分别为36.9、25.6、9.5和2.7 m, 有高度超过50 m的望天树耸立于林冠层之上, 大高位芽树种(最高树高>30 m)占乔木树种的15.6%. 这符合热带雨林的林冠层超过30 m、乔木层可划分3或4层、大高位芽树种(巨树)占有一定比例的群落结构特征. 而在云南西双版纳(勐腊)望天树林、菲律宾马季岭龙脑香林中, 大高位芽植物分别占乔木树种的22.9%、26.2%. (2) 弄岗望天树群落植物中, 藤本高位芽占20.3%, 大中高位芽(乔木)占41.8%, 小矮高位芽(灌木)占15.7%, 附生植物占5.2%. 在西双版纳、巴西、圭亚那、爪哇的热带雨林中, 藤本高位芽分别占23%、12.8%、18.8%、12.6%, 大中高位芽分别占34.4%、62.0%、37.6%、23.4%, 小矮高位芽分别占24.6%、12.4%、9.2%、12.0%, 附生植物分别占8.3%、8.3%、22.2%、

30%^[24]。由此可见, 弄岗望天树林与西双版纳(勐腊)望天树林的群落结构更为相似; 与其他热带雨林群落相比, 弄岗望天树群落的大高位芽植物占乔木树种的比例相对较少, 附生植物占全部物种的比例相对较少。

3.2 弄岗望天树群落树种组成与热带亚洲植物区系的关系密切

弄岗望天树森林群落中, 热带区系植物在属和物种水平上分别占88.6%和83.0%, 其中热带亚洲类型分别占30.9%和65.4%。乔木层中, 热带区系植物在属和物种水平上分别占94.2%和93.7%, 其中热带亚洲类型分别占36.5%和65.6%。林冠层优势树种有望天树和人面子等, 是具有典型板根的热带性树种。典型热带树种包括大叶风吹楠、中国无忧花、海南大风子、毛叶藤春等, 主要分布于中国西南部热带地区可延伸至越南、老挝北部。落叶树种有白头树和岭南酸枣等, 前者主要分布于云南东南部至贵州东南部, 后者分布于中国亚热带地区延伸至老挝、越南、缅甸的北部。而在云南南部的热带季节性雨林群落中, 热带区系的属和物种分别占94.1%和93.8%, 其中热带亚洲类型分别占42.3%和73.3%; 云南热带(季风)常绿阔叶林热带区系属占79%, 林冠层树种主要是热带北缘和东南亚分布种; 鼎湖山热带区系属高达89.9%, 然而群落大部分物种是热带亚洲的广布种, 不是严格热带分布种^[20]。综上所述, 弄岗望天树群落植物具有强烈的热带植物区系成分, 且以热带亚洲类型物种为主体。其物种热带区系成分比西双版纳(勐腊)热带季节雨林略低, 但显著高于我国热带季风常绿阔叶林、亚热带常绿阔叶林。

3.3 弄岗望天树群落具有丰富的耐旱型特征和典型喀斯特植物

弄岗望天树群落的全部物种和乔木层物种中, 常绿植物分别占89.5%和85.9%, 复叶植物占30.1%和39.1%, 小型叶占22.9%和15.6%, 中型叶占69.3%和79.7%, 革质叶占43.8%和60.9%, 典型喀斯特植物占22.2%和28.1%。相比之下, 在西双版纳望天树林、巴西热带雨林、新几内亚热带雨林的乔灌木层(高位芽植物)中, 复叶植物分别占21.4%、27.9%、23.0%。而在西双版纳望天树林、巴西热带雨林、菲律宾龙脑香林、婆罗洲龙脑香林、尼日利亚湿润常绿林中, 小型叶植物分别占16.1%、13.3%、4%、8%、10%, 中型叶植物分别占74.1%、74.0%、86.0%、77.0%、84.0%; 在我

国海南热带常绿季雨林、云南亚热带季风常绿阔叶林、广西中亚热带常绿落叶林中, 小型叶植物分别占53.6%、28.3%、44.8%, 中型叶植物分别占45.1%、64.5%、45.5%^[24]。比较分析可知, 弄岗望天树群落的叶特征与我国西双版纳热带季节性雨林更相似, 但林冠层有一定比例的落叶树种, 具有丰富的复叶、革质等耐旱型特征植物以及典型喀斯特植物。

3.4 热带气候条件比喀斯特地质背景对望天树森林群落乔木优势属的影响更大

多元统计分析表明: (1)弄岗与我国热带北缘地区的广西那坡县、云南马关、勐腊县的望天树群落乔木优势属相似性较高, 而与超地带分布到亚热带地区的广西巴马、田阳、大化县的望天树群落相似性依次降低。弄岗保护区、巴马县、马关县属于典型喀斯特地貌, 共同分布有蚬木等喀斯特专性植物。(2)地理气候因子如纬度、温度季节性变化和年降水量是影响群落林冠层结构变异的主要因素, 土壤环境因子如表下层土壤容重、土壤粉粒含量、土壤平均深度等也是影响群落组成的重要因素。我国西南部地区植被从热带季节性雨林到亚热带常绿阔叶林逐渐过渡, 森林群落的乔木层结构和外貌随之改变, 林冠层树种逐渐替换为亚热带-温带类型^[20,26,30]。但在广西南亚热带常绿阔叶林区域的巴马、田阳、大化县等地, 局部出现以望天树为标志的季节性雨林^[17]。这些望天树群落生长在低海拔、水热条件较好的山坡中下部沟谷地带, 群落林层结构相对简单, 林冠层热带性质树种比例较少。从气候条件来看, 7个望天树分布区域的最冷月平均温度依次为: 弄岗(10.5℃)>勐腊(9.4℃)>那坡(8.7℃)>马关(8.6℃)>大化(7.6℃)>田阳(7.4℃)>巴马(6.7℃); 年平均降雨量依次为: 勐腊(1676 mm)>马关(1625 mm)>大化(1502 mm)>巴马(1483 mm)>那坡(1440 mm)>田阳(1430 mm)>弄岗(1381 mm)。由此可知, 弄岗保护区年降水量最低, 可能是限制热带巨树生长与热带雨林植被发展的关键因素。然而, 喀斯特峰丛洼地地貌封闭性结构有助于雨水汇集, 洼地周围具备优良水热环境条件且周围石峰能阻挡部分台风, 可能是望天树等热带树种在此分布的重要因素。总体而言, 尽管西南部地质背景复杂且部分区域植被组成受到喀斯特地质背景影响, 如弄岗望天树群落中有28.1%的典型喀斯特树种。然而, 热带气候条件仍是决定群落林冠层树种组成的关键因素。

3.5 结论

广西弄岗望天树森林群落, 位于热带喀斯特峰丛洼地地貌的封闭洼地周围, 得益于相对湿热的局域小气候环境, 生长着望天树、人面子等热带性质巨树, 呈现出热带季节性雨林的群落特征。由于受热带北缘地理位置和喀斯特地貌的共同影响, 该群落的林冠层中

包含一定比例的落叶树种, 大高位芽植物和附生植物的比例相对较低, 而具有较丰富的革质、小叶型、复叶等耐旱叶特征的植物和典型喀斯特植物。总体而言, 弄岗望天树群落与我国西南部热带季节性雨林在生态外貌、林层结构、林冠优势属方面表现出较高的相似性。

致谢 广西林业勘测设计院林鑫、缤纷自然(北京)文化传媒徐健、广西南宁蓝天救援队黄贤铭和曾继谋、广西广播电视台李峻和李超等人参与野外工作和论文讨论。弄岗国家级自然保护区管理中心王爱龙、龙继凤、沈建华、许万能、曾继波、黄振华等为本研究提供帮助。桂林理工大学地球科学学院张桂林、刘攀峰、王静审阅了稿件。加州大学圣地亚哥分校Christopher Wills润色了英文摘要。

参考文献

- Zhu H, Tan Y H. Community characteristics, research states and problems of tropical rain forests in China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2023, 47: 447–468 [朱华, 谭运洪. 中国热带雨林的群落特征、研究现状及问题. 植物生态学报, 2023, 47: 447–468]
- Wu Z Y. Vegetation of China (in Chinese). Beijing: Science Press, 1980. 363–397 [吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980. 363–397]
- Whitmore T C. Fleeting impressions of some Chinese rain forests. *Commonwealth Forest Rev*, 1982, 61: 51–58
- Bansal M, Morley R J, Nagaraju S K, et al. Southeast Asian Dipterocarp origin and diversification driven by Africa-India floristic interchange. *Science*, 2022, 375: 455–460
- Shi G, Li H. A fossil fruit wing of *Dipterocarpus* from the middle Miocene of Fujian, China and its palaeoclimatic significance. *Rev Palaeobot Palynology*, 2010, 162: 599–606
- Feng X, Tang B, Kodrul T M, et al. Winged fruits and associated leaves of *Shorea* (Dipterocarpaceae) from the Late Eocene of South China and their phytogeographic and paleoclimatic implications. *Am J Bot*, 2013, 100: 574–581
- Li Q M, Xu Z F. Population genetic structure and differentiation of *Parashorea chinensis* (Dipterocarpaceae) (in Chinese). *Acta Bot Yunnan*, 2001, 23: 313–320 [李巧明, 许再富. 龙脑香科植物望天树的居群遗传结构及分化. 云南植物研究, 2001, 23: 313–320]
- Guo K, Fang J Y, Wang G H, et al. A revised scheme of vegetation classification system of China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2020, 44: 111–127 [郭柯, 方精云, 王国宏, 等. 中国植被分类系统修订方案. 植物生态学报, 2020, 44: 111–127]
- Cooperation group of “*Parashorea chinensis*”. A rare and valuable new tree discovered in Yunnan: *Parashorea chinensis* (in Chinese). *Acta Phytotax Sin*, 1977, 15: 10–21 [望天树协作组. 云南发现稀有珍贵树种: 望天树. 植物分类学报, 1977, 15: 10–21]
- Cooperation group of “*Chingtienshu*”. A rare and valuable forest tree from Kwangsi: *Parashorea chinensis* var. *kwangsiensis* (in Chinese). *Acta Phytotax Sin*, 1977, 15: 22–30 [擎天树协作组. 广西珍贵树种擎天树. 植物分类学报, 1977, 15: 22–30]
- Zhu H. Studies on Community Ecology and Biogeography of the Tropical Rain Forest in Yunnan (in Chinese). Beijing: Science Press, 2023 [朱华. 云南热带雨林的群落生态学与生物地理学研究. 北京: 科学出版社, 2023]
- Zhu H. Floristic relationships between dipterocarp forest of Xishuangbanna and forests of tropical Asia and China (in Chinese). *Acta Bot Yunnan*, 1995, 16: 97–106 [朱华. 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, 1995, 16: 97–106]
- Yan X F, Cao M. Seedling growth and survival of the endangered tree species *Shorea wantianshuae* after a mast-fruiting event (in Chinese). *J Plant Ecol*, 2008, 32: 55–64 [闫兴富, 曹敏. 濒危树种望天树大量结实后幼苗的生长和存活. 植物生态学报, 2008, 32: 55–64]
- Yuan J J, Ye Z, Bu W J. Phylogeography of widespread species in Eurasia: Current progress and future prospects (in Chinese). *Sci Sin-Vitae*, 2019, 49: 1155–1164 [袁娟娟, 叶瑛, 卜文俊. 欧亚大陆广布物种的谱系地理研究: 现状与发展趋势. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1155–1164]
- Tan K, Malabrigo P L, Ren M X. Origin and evolution of biodiversity hotspots in Southeast Asia (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2020, 40: 3866–3877 [谭珂, Malabrigo P L, 任明迅. 东南亚生物多样性热点地区的形成与演化. 生态学报, 2020, 40: 3866–3877]
- Zhu H. Tropical rain forest of Yunnan (Southwestern China): Characteristics, biogeographical origin and evolution (in Chinese). *J Trop Subtrop Bot*, 2022, 30: 575–591 [朱华. 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, 2022, 30: 575–591]
- Su Z M, Li X K, Ding T, et al. The Vegetation of Guangxi (in Chinese). Beijing: China Forestry Publishing House, 2014 [苏宗明, 李先琨, 丁涛, 等. 广西植被. 北京: 中国林业出版社, 2014]
- Jiang C, Tan K, Ren M X, et al. Effects of monsoon on distribution patterns of tropical plants in Asia (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2017, 41:

- 1103–1112 [姜超, 谭珂, 任明迅. 季风对亚洲热带植物分布格局的影响. 植物生态学报, 2017, 41: 1103–1112]
- 19 Huang S D, Wang L, Su Y, et al. Study on diversity of *Parashorea chinensis* var. *kwangsinensis* community in Southwest Guangxi (in Chinese). *J Anhui Agric Sci*, 2011, 39: 19198–19202 [黄松殿, 王磊, 苏勇, 等. 桂西南地区擎天树群落多样性研究. 安徽农业科学, 2011, 39: 19198–19202]
- 20 Zhu H, Ashton P. Ecotones in the tropical-subtropical vegetation transition at the tropical margin of southern China (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2021, 66: 3732–3743 [朱华, Ashton P. 中国热带-亚热带常绿阔叶林群落交错区. 科学通报, 2021, 66: 3732–3743]
- 21 Zhu H, Wang H, Xiao W X. A study on *Parashorea chinensis* community of tropical rain forest in Gulinqing of Maguan County, SE Yunnan, China (in Chinese). *Guihaia*, 2007, 27: 62–70 [朱华, 王洪, 肖文祥. 滇东南马关古林箐热带雨林望天树群落的研究. 广西植物, 2007, 27: 62–70]
- 22 Peng D R, Yang Y. The tallest tree in China karst area was discovered in Guangxi (in Chinese). *Guangxi Forestry*, 2023, 5: 2 [彭定人, 杨依. 广西发现中国岩溶地区最高树. 广西林业, 2023, 5: 2]
- 23 Zhu H. Research of community ecology on *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna (in Chinese). *Acta Bot Yunnan*, 1992, 14: 237–258 [朱华. 西双版纳望天树林的群落生态学研究. 云南植物研究, 1992, 14: 237–258]
- 24 Zhu H. A comparative study of phytosociology between *Shorea chinensis* forest of Xishuangbanna and other closer forest types (in Chinese). *Acta Bot Yunnan*, 1993, 15: 34–46 [朱华. 望天树林与相近类型植被结构的比较研究. 云南植物研究, 1993, 15: 34–46]
- 25 Liang J P, Cheng F, Wu M, et al. Distribution of highness and diameter classes and correlation between tree height and DBH of *Parashorea chinensis* natural population in Tian Yang, Guangxi (in Chinese). *Guangxi Forestry Sci*, 2017, 46: 134–143 [梁建平, 程飞, 吴敏, 等. 广西田阳望天树天然种群高度级、径级分布及树高-胸径相关生长关系. 广西林业科学, 2017, 46: 134–143]
- 26 Liu C C, Wang B, Guo K, et al. Karst vegetation classification system of China (in Chinese). *Guihaia*, 2021, 41: 1618–1631 [刘长成, 王斌, 郭柯, 等. 中国喀斯特植被分类系统. 广西植物, 2021, 41: 1618–1631]
- 27 Cao J H, Yuan D X, Yang H, et al. Karst ecosystem and its plants (in Chinese). *Carsol Sin*, 2022, 41: 365–377 [曹建华, 袁道先, 杨慧, 等. 岩溶生态系统中的植物. 中国岩溶, 2022, 41: 365–377]
- 28 Cai J, Yu W B, Zhang T, et al. China's biodiversity hotspots revisited: A treasure chest for plants. *PhytoKeys*, 2019, 130: 1–24
- 29 Su Z M, Zhao T L, Huang Q C. Vegetation survey report of Nonggang Nature Reserve (in Chinese). *Guihaia*, 1988, (Suppl 1): 185–214 [苏宗明, 赵天林, 黄庆昌. 弄岗自然保护区植被调查报告. 广西植物, 1988, (增刊1): 185–214]
- 30 Li X K, Su Z M, Lv S H, et al. The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signal for ecosystem rehabilitation and reconstruction (in Chinese). *J Mount Sci*, 2003, 21: 129–139 [李先琨, 苏宗明, 吕仕洪, 等. 广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义. 山地学报, 2003, 21: 129–139]
- 31 Wang B, Huang Y S, Li X K, et al. Guangxi Nonggang Karst Seasonal Rainforest: Tree Species and Their Distribution Pattern (in Chinese). Beijing: China Forestry Publishing House, 2016 [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 等. 广西弄岗喀斯特季节性雨林: 树种及其分布格局. 北京: 中国林业出版社, 2016]
- 32 Wang Y Q, Peng D R, Yang Y. The tree is 72.4 meters high! Exploring the tallest tree in Guangxi (in Chinese). *Guangxi Daily*, 2023-04-24. 11 [王艳群, 彭定人, 杨依. 树高72.4米!探秘广西最高树. 广西日报, 2023-04-24. 11]
- 33 Wang B, Huang Y X, Li X K, et al. Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China (in Chinese). *Biodiversity Sci*, 2014, 22: 141–156 [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 等. 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, 2014, 22: 141–156]
- 34 Guo Y L, Wang B, Xiang W S, et al. Density-dependent effects of tree species in a 15 ha seasonal rain forest plot in northern tropical karst in Nonggang, Guangxi, southern China (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2015, 60: 1602–1611 [郭屹立, 王斌, 向悟生, 等. 弄岗喀斯特季节性雨林15 ha样地密度制约效应分析. 科学通报, 2015, 60: 1602–1611]
- 35 Wang B, Xiang W S, Ding T, et al. Spatial distribution of standing dead trees abundance and its impact factors in the karst seasonal rain forest, Nonggang, southern China (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2014, 59: 3479–3490 [王斌, 向悟生, 丁涛, 等. 弄岗喀斯特季节性雨林枯立木多度的空间分布及影响因子. 科学通报, 2014, 59: 3479–3490]
- 36 Wu W H. Studies on the flora and phytogeography of Nonggang National Nature Reserve of Guangxi, China (in Chinese). Master Dissertation. Guilin: Guangxi Normal University, 2008 [吴望辉. 广西弄岗国家级自然保护区植物区系地理学研究. 硕士学位论文. 桂林: 广西师范大学, 2008]
- 37 Huang Y S, Wu W H, Jiang R H, et al. Primary study on species diversity of plant in Nonggang National Nature Reserve of Guangxi (in Chinese). *Guihaia*, 2013, 33: 346–355 [黄俞淞, 吴望辉, 蒋日红, 等. 广西弄岗国家级自然保护区植物物种多样性初步研究. 广西植物, 2013, 33: 346–355]
- 38 Wang G H, Fang J Y, Guo K, et al. Contents and protocols for the classification and description of Vegetation Formations, Alliances and Associations of vegetation of China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2020, 44: 128–178 [王国宏, 方精云, 郭柯, 等. 《中国植被志》研编内容与规范. 植物生态学报, 2020, 44: 128–178]
- 39 R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2023. <https://www.R-project.org/>

- 40 Song Y C. Vegetation Ecology, 2nd Ed. (in Chinese). Beijing: Higher Education Press, 2017 [宋永昌. 植被生态学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2017]
- 41 Liu B. China Checklist of Higher Plants. In: the Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences, ed. Catalogue of Life China: 2023 Annual Checklist, Beijing, China, 2023. <http://col.especies.cn/>
- 42 Wu Z Y, Sun H, Zhou Z K, et al. Floristics of Seed Plants from China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2011 [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 等. 中国种子植物区系地理. 北京: 科学出版社, 2011]
- 43 Lu S G. Pteridophyte Flora of China. In: Editorial Committee of Flora of China, ed. Flora of China (Vol. 1) (in Chinese). Beijing: Science Press, 2004 [陆树刚. 中国蕨类植物区系. 见: 中国植物志编辑委员会, 编. 中国植物志(第1卷). 北京: 科学出版社, 2004]
- 44 Yu S X, Xu W B, Wu J Y, et al. Spermatophytæ of Karst Area in Guangxi, Yunnan and Guizhou: A Checklist (in Chinese). Beijing: China Environmental Press, 2017 [于胜祥, 许为斌, 武建勇, 等. 滇黔桂喀斯特地区种子植物名录. 北京: 中国环境出版社, 2017]
- 45 Wei Y G. The Distribution and Conservation Status of Native Plants in Guangxi, China (in Chinese). Beijing: China Forestry Publishing House, 2019 [韦毅刚. 广西本土植物及其濒危状况. 北京: 中国林业出版社, 2019]
- 46 Borcard D, Gillet F, Legendre P, ed. Lai J S, translated. Numerical Ecology with R, 2nd Ed. (in Chinese). Beijing: Higher Education Press, 2020 [Borcard D, Gillet F, Legendre P, 编. 赖江山, 译. 数量生态学-R语言的应用(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2020]

补充材料

图S1 广西弄岗保护区热带喀斯特峰丛洼地地貌

图S2 中国喀斯特区域最高树所在森林群落外貌

表S1 不同林层的植物组成

表S2 森林群落中排名前20的优势科

表S3 森林群落中排名前30的优势属

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “中国喀斯特区最高树原生境森林群落的林层结构及物种组成”

Layer structure and species composition of primeval habitat forest communities that include the tallest tree in karst areas of China

Bin Wang^{1,2}, Tao Ding¹, Shengyuan Liu^{2,3}, Dingren Peng⁴, Dongxing Li^{1,2}, Maoxin Lu^{2,3}, Zhengquan Nong^{2,3}, Zhonggang Nong^{2,3}, Shixin Nong³, Yili Guo^{1,2}, Wusheng Xiang^{1,2} & Xiankun Li^{1,2*}

¹ Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China;

² Nonggang Karst Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi, Chongzuo 532499, China;

³ Administration Center of Guangxi Nonggang National Nature Reserve, Chongzuo 532499, China;

⁴ Guangxi Forestry Survey and Design Institute, Nanning 530011, China

* Corresponding author, E-mail: xiankunli@163.com

Parashorea chinensis is a symbolic tree species in tropical seasonal rain forests in China. Its primeval habitat forest communities show clear adaptations to a tropical seasonal environment, and have the greatest diversity of tree species and the highest proportion of tropical flora, in China. Recently, a *P. chinensis* with a height of 72.4 m was discovered in the primeval forest of tropical karst peak cluster depression in Nonggang, Guangxi. This tree broke the record for the tallest tree in China's karst areas. Here we examine the properties of the forests that can support such remarkable trees, in order to update our understanding of the vegetation characteristics of tropical karst forests. We draw on four primeval forest community survey plots of *P. chinensis* in Nonggang, in order to summarize the characteristics of layer structure, species composition, plant areal types, leaf features, ecological habits, and dominant genera of these forest communities. The characteristics of the region around the tall tree were compared with those of other communities of *P. chinensis* in China. The results were as follows: (1) Giant trees exceeding 50 m in height are scattered across the canopy of the tallest tree's community. The continuous arbor and shrub layer can be divided into four layers, approximately 36.9 m, 25.6 m, 9.5 m, and 2.7 m high. There are 64 tree species, 24 shrub species, 31 vine species, 26 grass species, and 8 epiphyte species within the 2400 square meter plots. (2) The arbor layer is dominated by tropical flora plants such as *P. chinensis* and *Dracontomelon duperreanum*, karst endemic plants such as *Excentrodendron tonkinense* and *Cephalomappa sinensis*, and deciduous trees such as *Garuga forrestii* and *Allospondias lakonensis*. (3) Species of tropical flora account for 93.7% of the trees in the arbor layer, with species from tropical Asia (Indo-Malay) accounting for 65.6%. Mega-phanerophytes account for 15.6%; evergreen plants account for 85.9%; compound leaf plants account for 39.1%; leathery leaf plants account for 60.9%; and typical karst plants account for 28.1%. (4) The greatest similarity to the dominant tree forest is shown by Napo County in Guangxi. Maguan and Mengla Counties in Yunnan, Bama, Tianyang, and Dahua Counties in Guangxi are progressively less similar. These relationships indicate that the influence of tropical climate on community forest structure is greater than that of their geology. In summary, the primeval forest communities of *P. chinensis* in Nonggang thrive in the closed habitat environment of the tropical karst peaks cluster depressions, benefiting from the relatively humid and warm local climate. Characterized by the presence of iconic tropical giant trees such as *P. chinensis* and *Dracontomelon duperreanum*, these forests exhibit the intricate forest layers of a tropical seasonal rain forest. Due to the combined influence of the tropical northern margin's geographical location and karst landform, these communities' forest canopies contain a certain proportion of deciduous tree species, with relatively low proportions of mega-phanerophytes and epiphytic plants. The communities are rich in drought-resistant plants with features such as leathery leaves, microphyll leaves, compound leaves, and typical karst plants.

karst peak cluster depression, tropical seasonal rainforest, community layer structure, Dipterocarpaceae, species composition

doi: [10.1360/TB-2023-0874](https://doi.org/10.1360/TB-2023-0874)