



中国热带-亚热带常绿阔叶林群落交错区

朱华^{1*}, Peter Ashton²

1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 保护生物学中心, 勐腊 666303;

2. Arnold Arboretum, Harvard University and Royal Botanic Gardens, Kew, London TW9 3AE, UK

* 联系人, E-mail: zhuh@xtbg.ac.cn

2021-03-01 收稿, 2021-04-27 修回, 2021-04-28 接受, 2021-04-29 网络版发表

国家自然科学基金(41471051, 31170195, 41071040, 31970223)和生态环境部生物多样性调查、观测和评估项目(2019-2023)资助

摘要 在中国南部热带北缘, 热带森林向亚热带常绿阔叶林转变过渡, 它们之间存在群落交错区. 本文主要通过对中国热带北缘地区的4个永久样地植被的群落结构、生态外貌和植物区系组成分析, 论证了热带-亚热带常绿阔叶林群落交错区的存在和其识别特征. 由于中国南部西高东低的地势, 西南部群落交错区主要体现在沿海拔的转变过渡, 东南部则是沿纬度的转变过渡. 西南部热带北缘存在两个明显的群落交错区. 在海拔800~1200 m, 热带低地季节性雨林与热带低山常绿阔叶林交错过渡, 森林群落的外貌、结构和林冠层树种明显改变: 由具有3个乔木亚层和散生巨树、典型混交热带树种组成林冠层的热带低地季节性雨林转变为具有2个乔木亚层、缺乏散生巨树、林冠趋于平整、主要由热带山地分布的壳斗科和茶科植物为林冠层优势树种的热带低山常绿阔叶林. 在海拔1800~2100(2200) m, 热带低山常绿阔叶林向亚热带常绿阔叶林交错过渡, 林冠层树种发生了替换, 群落的植物区系性质也发生了改变, 由热带性质的植物区系变成亚热带-暖温带性质的植物区系. 在中国东南部低地, 约22°30'N及两侧附近, 存在一个明显的常绿森林群落交错区: 热带北缘低地季节性雨林向(南)亚热带低地常绿阔叶林交错过渡, 群落的外貌、结构和林冠层树种明显改变. 我们认为, 热带-亚热带常绿阔叶林群落交错区与霜冻情况有关, 霜冻对热带低地季节性雨林的林冠树种是致命的. 我们建议, 西南部的热带低山常绿阔叶林与亚热带常绿阔叶林的群落交错区和东南部的低地热带季节性雨林与亚热带常绿阔叶林的群落交错区为热带森林分布的北界. 超越热带北界, 林冠树种在西南部替换为亚热带-温带分布的中国-喜马拉雅和中国特有种, 在东南部替换为主要是亚热带分布的中国特有种. 中国东南部的亚热带气候地区存在热带植物区系成分, 本文也对其原因进行了探讨, 并提出了尚需进一步研究的问题.

关键词 热带北缘, 群落交错区, 热带-亚热带森林过渡, 中国南部

东亚的亚热带常绿阔叶林大体上从北回归线向北, 在中国分布到31°~32°N的秦岭南坡, 在日本和朝鲜最南部可达36°N^[1], 经度上从尼泊尔中东部85°E向东连续分布到中国东南部的台湾省^[2]. 这个广袤地区的亚热带常绿阔叶林是东亚生物多样性最为丰富和特有的森林植被^[2-6]. 这类亚热带常绿阔叶林在日本被称为“照叶林”(因树种叶片浓绿而有光泽), 在欧洲被称为

“温带常绿阔叶林”. 但它们发生在东亚热带、亚热带潮湿的夏季和干燥的冬季交替的季风气候下, 在亚林冠层和林下具有热带植物区系成分, 在世界上是独特的.

在北半球, 一般认为热带植物区系的边缘大致可到北回归线, 即23°26'N; 但在喜马拉雅南坡, 无霜的气候因青藏高原阻挡了北来的冷气流而能进一步向北延

引用格式: 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

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, doi: [10.1360/TB-2021-0231](https://doi.org/10.1360/TB-2021-0231)

伸,在印度北部可达32°N,在尼泊尔中部可达27°N,在中国西藏可到29°N^[2]。在中国西南部,一般在海拔约2000 m以下的地区,向南和向较低海拔,冬季通常无霜,具有一个热带低山气候和以热带成分占主要比例的热带植物区系;而在海拔2000 m以上山地,则过渡到以温带成分为主的植物区系^[2]。在中国东南部低地,在北回归线以北,典型热带分布的林冠树种消失,但在亚热带常绿阔叶林广袤分布的区域,一些热带物种仍可在林下生存,并可分布到秦岭南坡,即中国地理上的南北分界线。越过此南北分界线,植物区系整体转变为温带植物区系。

中国(东亚)的亚热带常绿阔叶林在其南部向亚洲热带森林直接过渡,由于其西高东低的地势,在西南部主要体现在海拔上转变过渡,在东南部则是在纬度上的转变过渡。这样,中国的热带森林和亚热带常绿阔叶林之间存在群落交错区。我们曾探讨了在中国西南部的热带北缘地区海拔800~1200 m地段,可能是热带低地季节性雨林向热带低山常绿阔叶林(季风常绿阔叶林)转变的群落交错区,而在海拔1800~2100(2200) m是热带低山常绿阔叶林向亚热带中山湿性常绿阔叶林转变的群落交错区。在中国东南部,热带北缘低地季节性雨林向低地亚热带常绿阔叶林转变的群落交错区可能大约在22°30'N—线及两侧地带^[2,7]。本文依据对中国热带北缘地区的热带低地季节性雨林、热带低山常绿阔叶林和东南部的亚热带低地常绿阔叶林的研究资料^[2,8-20],从群落的结构、生态外貌和树种组成上对中国热带北缘植被类型的转变过渡,即群落交错区进行进一步的论述。为理解气候变化将可能对这些热带-亚热带群落交错区,特别是相邻的热带和亚热带森林生态系统之间产生的影响提供一些思路。

1 中国南部热带北缘地区森林的比较

利用中国科学院生物多样性委员会组织建立,并与全球森林监测网络(CTFS-ForestGEO)共享的云南勐腊永久样地(21°36'N, 20 ha (1 ha=1×10⁴ cm²), 海拔709~869 m)、广西弄岗(22°25'N, 15 ha, 海拔194~374 m)、广东鼎湖山(23°25'N, 20 ha, 海拔230~470 m)^[15-18,21-23],以及中国林业科学研究院资源昆虫研究所建立的云南普洱样地(22°58'N, 30 ha, 海拔1523 m)的资料^[24]和对云南的热带低地季节性雨林、热带低山常绿阔叶林和亚热带中山湿性常绿阔叶林的研究^[8-10,13,14,23,25],对中国南部热带北缘地区森林植被

的群落结构、外貌和物种组成进行了比较。所比较的4个永久样地均在地理上的热带北缘(北回归线及附近),其中,云南勐腊和广西弄岗样地的植被为热带低地季节性雨林,云南普洱样地为热带低山常绿阔叶林(季风常绿阔叶林),广东鼎湖山样地为南亚热带低地常绿阔叶林(图1)。

勐腊永久样地位于西双版纳国家级自然保护区的勐腊片区。根据对西双版纳地区的植被和植物区系的研究^[8,25-29]得出,西双版纳地区虽已处在热带季节性雨林发育的年平均温度下限,但仍在热带雨林分布的热量范围内。由于该地区干季有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,发育了低地热带雨林的一个类型——热带季节性雨林。而在较开阔的盆地和受季风影响强烈的河谷,发育了热带落叶季雨林,由它们构成该地区的水平地带性植被。在水平地带性植被热带季节性雨林和季雨林之上的山地,发育有大面积的热带低山常绿阔叶林(季风常绿阔叶林)。故西双版纳国家级自然保护区是位于热带北缘的低地季节性雨林和季雨林与热带低山常绿阔叶林的群落交错区。西双版纳的热带季节性雨林具有与赤道低地热带雨林几乎一样的群落结构和生态外貌特征,是亚洲热带雨林的一个类型。在植物区系地理上,热带季节性雨林中90%的属和多于90%的种均为热带成分,其中约40%的属和70%的种为热带亚洲成分,属于热带亚洲植物区系。其上部的热带低山常绿阔叶林在群落外貌、结构和植物区系组成上类似于东南亚的低山常绿阔叶林。勐腊永久样地位本身处在热带低地季节性雨林与热带山地常绿阔叶林的群落交错区,根据无人机照片从群落外貌上的判读,热带山地常绿阔叶林在样地里约占4成(分布在样地的3个山脊及其下方),季节性雨林约占6成。

普洱样地位于云南景东河省级自然保护区,该保护区海拔980~1698 m。根据我们对该自然保护区的植被和植物区系的研究^[9,30,31],该自然保护区最低海拔的沟箐980~1200 m底部,尽管缺乏热带季节性雨林的标识树种龙脑香科植物,但在其他树种组成和群落结构上具有热带季节性雨林的特征^[30],是西双版纳热带季节性雨林分布的最北边缘。景东河自然保护区的主体是热带低山常绿阔叶林,该保护区也是处在热带低地季节性雨林与低山常绿阔叶林的一个群落交错区。保护区低山常绿阔叶林(季风常绿阔叶林)的热带分布属

占总属数的83.26%, 热带分布种占总种数的77.33%, 其中热带亚洲分布种占64.64%, 明显是热带性质的植物区系, 并具有热带亚洲亲缘^[31]. 普洱样地位于保护区热带低山常绿阔叶林分布的典型地段, 它的林冠层优势种主要是壳斗科和茶科植物, 几乎都为东南亚山地至中国热带北缘分布的种类, 代表了热带低山常绿阔叶林的林冠树种组成.

热带低山常绿阔叶林也称为季风常绿阔叶林, 是作为云南常绿阔叶林植被型下的一个植被亚型. 由于它与热带低地季节性雨林直接交错过渡, 植物区系为热带性质, 是一种热带低山植被, 并非亚热带性质, 我们建议给予新名称——热带低山常绿阔叶林^[13,14]. 它与中国东南部低地的南亚热带常绿阔叶林在群落结构和外貌上类似, 但在植物区系成分上有明显差异, 特别是林冠层树种差异更大. 热带低山常绿阔叶林的林冠层主要是东南亚至中国热带北缘地区分布的树种, 而东南部低地的南亚热带常绿阔叶林的林冠层树种更多是中国亚热带地区的特有种.

弄岗样地位于弄岗国家级自然保护区内的典型喀斯特地区. 该保护区的地貌为喀斯特峰丛洼地, 洼地的海拔为150~200 m, 峰丛的海拔为400~500 m, 海拔高差不大. 根据对该保护区的野外考察和文献^[19,32,33]的研究, 该保护区水平地带性的天然植被为北热带喀斯特季节性雨林, 它具有热带季节性雨林的标识树种望天树(擎天树)(*Parashorea chinensis*). 弄岗自然保护区植物区系的研究显示^[33], 它的热带分布属占总属数的90%以上, 其中的热带亚洲分布属占40%, 属于热带亚洲植物区系, 该保护区是位于热带北缘的热带性质的自然保护区. 在广西西南部, 含有望天树的植物群落主要分布在海拔500 m以下石灰岩低地, 所代表的植被为热带北缘季节性雨林, 均被认为是水平地带性植被^[19,20]. 在这些地区的西南部海拔700 m以上山地, 则过渡为红锥(*Castanopsis hystrix*)、越南栲(*C. tonkinensis*)等为林冠优势种的所谓南亚热带的常绿阔叶林^[19,20]. 它们与普洱样地的热带山地常绿阔叶林类似, 林冠层优势的壳斗科树种几乎都为东南亚山地和中国热带北缘分布的种类. 弄岗样地内尽管没有记录到望天树, 但弄岗自然保护记录有望天树, 样地的植被为热带北缘季节性雨林, 是热带北缘季节性雨林的一个代表.

鼎湖山样地位于鼎湖山国家级自然保护区. 根据我们的野外考察, 该保护区的天然原始植被在海拔500 m以下主要是南亚热带常绿阔叶林. 有研究称亚热

带季风常绿阔叶林为其地带性植被^[20]. 它的林冠层优势树种主要是中国亚热带分布和东亚分布的树种. 在最低海拔(50~300 m)的一些沟箐底部, 存在一些具有热带雨林特征的群落片断. 如有板状根、较多的木质大藤本等, 但它们面积很小, 不构成完整的热带雨林群落. 鼎湖山自然保护区在植被区划上划为南亚热带季风常绿阔叶林地带的南缘^[20], 亦是位于热带雨林与亚热带常绿阔叶林的交错地区. 鼎湖山自然保护区未见发表全面的植物区系分析资料, 但根据与其有类似纬度, 同样被划为南亚热带季风常绿阔叶林地带南缘的广东黑石顶自然保护区(23°25'~30'N)植物区系的研究^[34,35], 热带分布属占总属数的70.4%, 其中的热带亚洲分布属占20%, 泛热带分布属占24.8%; 温带分布属合计占22.7%, 其中有51个东亚分布属, 占8.3%. 植物区系特征显示了热带边缘性质. 鼎湖山样地位于自然保护区的地带性植被南亚热带常绿阔叶林地段, 它的林冠层优势树种以中国或东亚亚热带分布的物种占优势, 代表了该保护区的南亚热带常绿阔叶林.

从上述4个永久样地所在自然保护区的植被和植物区系特征看, 它们都位于热带北缘群落交错区. 勐腊样地设置在水平地带性植被为热带季节性雨林并与热带低山常绿阔叶林的交错地带, 弄岗样地设置在热带季节性雨林, 普洱样地设置在其保护区的热带低山常绿阔叶林, 鼎湖山样设置在保护区的南亚热带低地常绿阔叶林.

从热带低地季节性雨林(勐腊和弄岗样地)到热带低山常绿阔叶林(普洱样地)和亚热带低地常绿阔叶林(鼎湖山样地), 群落的外貌、结构和林冠层树种发生了显著变化. 热带低地季节性雨林的乔木层具有典型热带分布的散生巨树, 林冠高低起伏, 而热带低山常绿阔叶林(季风常绿阔叶林)和南亚热带低地常绿阔叶林的乔木层无散生巨树, 林冠层趋于平整(图1). 南亚热带低地常绿阔叶林的林冠层主要由中国(东亚)特有(或准特有)的壳斗科树种占优势, 热带低山常绿阔叶林的林冠层则由东南亚和中国热带北缘分布的壳斗科和茶科树种占优势. 这些特征显示它们之间存在群落交错区. 西南部的群落交错区主要体现在沿海拔高度变化, 是热带低地到热带低山森林的交错, 再向上则热带低山向亚热带森林交错过渡. 东南部的群落交错区主要体现在沿纬度的变化, 由热带低地森林到亚热带低地常绿阔叶林交错过渡.

中国分布的典型热带科, 如泛热带分布的龙脑香

科(Dipterocarpaceae)、肉豆蔻科(Myristicaceae)、玉蕊科(Lecythidaceae)、可可李科(Chrysobalanaceae)、隐翼科(Crypteroniaceae), 以及旧世界热带分布的钩枝藤科(Ancistrocladaceae), 它们仅分布在中国南部热带边缘低地的季节性雨林里。壳斗科则为热带至温带广泛分布, 但它的一些种类对植被类型具有识别特征。如印度锥(*Castanopsis indica*)、短刺锥、泥柯(*Lithocarpus fenestratus*)等只分布在热带低地季节性雨林和低山常绿阔叶林; 锥(*C. chinensis*)、甜槠(*C. eyrei*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)则主要分布在亚热带地区, 是亚热带常绿阔叶林的特有成分。在植物区系上, 中国分布的典型热带科和壳斗科的热带、亚热带分布种在热带-亚热带群落交错区上也具有识别特征。

2 中国西南热带-亚热带森林群落交错区

以云南的研究资料来探讨这个问题。云南勐腊永久样地海拔在709~869 m, 该地气候资料(勐腊县城)是: $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温7632 $^{\circ}\text{C}$ 、年均温21 $^{\circ}\text{C}$ 、最冷月均温12.3 $^{\circ}\text{C}$ 、极端最低气温记录0.5 $^{\circ}\text{C}$ 、年降雨量1532 mm、终年无霜^[36]。样地的主体是龙脑香热带季节性雨林, 但在样地的山脊部分包含了热带低山常绿阔叶林, 样地本身就处在一个群落交错区。在该样地的低平地段和沟箐具有散生巨树龙脑香科植物望天树和无患子科植物绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)构成林冠层优势树种的季节性雨林群落, 在山坡上部 and 山脊上, 为缺乏散生巨树、林冠趋于平整、以壳斗科树种在林冠层占优势的热带低山常绿阔叶林群落^[23]。

云南普洱样地为典型的热带低山常绿阔叶林, 海拔在1467~1587 m。该地气候资料显示: 年平均气温17.7 $^{\circ}\text{C}$ 、 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的积温为6353.5 $^{\circ}\text{C}$ 、最冷月均温7.3 $^{\circ}\text{C}$ 、极端最低气温记录-2.5 $^{\circ}\text{C}$ 、年降水量1547.6 mm, 偶有霜冻^[36]。在该样地里, 热带低地季节性雨林的标识性散生巨树消失了, 季节性雨林林冠层的典型热带分布科肉豆蔻科的风吹楠属(*Horsfieldia*)、红光树属(*Knema*)、肉豆蔻属(*Myristica*)及典型热带分布的玉蕊科植物也消失了, 而壳斗科植物短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*, 中国西南部至东南亚分布)、枹丝锥(*Castanopsis calathiformis*, 中国西南部至东南亚分布)、泥柯(*Lithocarpus fenestratus*, 中国西南部至东南亚分布)、截果柯(*Lithocarpus truncates*, 中国西南部至东南亚分布)和茶科植物西南木荷(*Schima*

wallichii, 中国西南部至东南亚分布)、茶梨(*Anneslea fragrans*, 中国南部至东南亚分布)成为林冠层优势物种^[24], 林冠也趋于平整。

在群落结构和生态外貌的比较上, 勐腊样地龙脑香热带季节性雨林的大高位芽植物(>30 m), 如望天树、绒毛番龙眼等, 是群落的散生巨树, 约占样地乔木树种的16%; 在叶级谱上, 中叶占乔木树种的74.1%, 小叶占16.1%^[23]。普洱样地未作群落生活型和叶级谱的分析, 但根据我们对云南南部热带低山常绿阔叶林的分析, 大高位芽植物占树种的2%~3%, 无明显散生巨树; 小叶占乔木树种的22.7%~29.7%^[13,14]。显然, 从热带低地的热带季节性雨林到热带低山常绿阔叶林, 群落的外貌、结构和林冠层树种发生了明显变化。最突出的是林冠层的变化: 从由多种典型热带分布的散生巨树构成乔木上层的热带低地季节性雨林转变为散生巨树消失、林冠趋于平整、林冠层树种以壳斗科和茶科植物占优势的热带低山常绿阔叶林。根据我们的研究, 这种转变, 也就是群落交错区, 发生在海拔800~1200 m的热带低山地带。

在西南山地, 随着海拔的进一步上升, 在1800~2100(2200) m地带, 热带低山常绿阔叶林向亚热带(暖温带)常绿阔叶林转变过渡。中国西南山地的亚热带常绿阔叶林在《云南植被》中分别被称为中山湿性常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林^[37]。中山湿性常绿阔叶林也被称作中山常绿阔叶林(upper montane evergreen broad-leaved forest)^[25,38], 它主要是一种热带-亚热带山地上部云雾带的湿性常绿阔叶林。主要分布在云南高原的半湿润地区, 与中山湿性常绿阔叶林在分布海拔上有重叠, 但主要由更为耐干旱的乔木树种构成林冠的常绿阔叶林即为半湿润常绿阔叶林。中山湿性常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林被认为是热带-温带的过渡森林植被(tropical-temperate transition forest)^[2]。

中山湿性常绿阔叶林分布在海拔2000~2900 m, 年降水量1800~2000 mm以上的云南中部和北部山地。在哀牢山海拔2320和2450 m处的样方调查数据显示, 中山湿性常绿阔叶林虽仍以壳斗科和茶科树种占优势, 但树种已替换为主要是中国西南至喜马拉雅分布和中国西南特有种类。如腾冲栲(*C. wattii*, 中国西南至喜马拉雅分布)、木果石栎(*Lithocarpus xylocarpus*, 中国西南至喜马拉雅分布)、大理茶(*Camellia taliensis*, 云南准特有)、云南连蕊茶(*C. forrestii*, 云南准特有)为林冠层中重要值最大的种类^[14]。在哀牢山海拔2472 m处扩

建的20 ha定位样地的调查显示^[39],重要值大的树种主要是云南连蕊茶、云南越桔(*Vaccinium duclouxii*, 中国西南特有)、多花山矾(*Symplocos ramosissima*, 中国南部至喜马拉雅分布)、硬斗柯(*Lithocarpus hancei*, 中国特有)、变色锥(*Castanopsis wattii*, 中国西南至喜马拉雅分布)、半湿润常绿阔叶林分布在海拔1500~2600 m, 年降水量900~1200 mm的云南中部高原。在海拔1950 m的昆明石林和海拔2450 m的宾川县鸡足山的调查样地显示,它们以滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*, 中国西南特有)、高山栲(*Castanopsis delavayi*, 中国西南特有)、元江栲(*C. orthacantha*, 中国西南特有)及石灰岩山生境的黄连木(*Pistacia chinensis*, 中国特有)、团花新木姜子(*Neolitsea homilantha*, 中国西南特有)为林冠层优势种^[14]。在植物区系整体上,中山湿性常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林热带分布种仅占总种数的20%~26%^[14]。它们的林冠层在冬季受霜冻的影响,主要由亚热带-温带分布的树种组成,无严格热带分布种,显然是亚热带(暖温带)性质的常绿阔叶林。

在云南西南部,热带低山常绿阔叶林(季风常绿阔叶林)向中山湿性常绿阔叶林在海拔1800~2100(2200) m的转变过渡是明显的,它们之间存在清楚的群落交错区;但热带低山常绿阔叶林向半湿润常绿阔叶林的转变过渡,主要是在云南东南部,它们之间群落交错区的海拔范围尚无可靠资料。热带低山常绿阔叶林尽管在生态外貌和群落结构上与中山湿性常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林类似,但林冠树种组成完全不同。它的植物区系总体上热带分布属占总属数的79%,热带分布种合计占总种数的70.5%,它的林冠层树种主要是热带北缘和东南亚分布种,是一种热带性质的常绿阔叶林^[14]。故从林冠树种和植物区系组成上,热带低山常绿阔叶林与中山湿性常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林有明显区别。超越热带低山常绿阔叶林的海拔上限,群落的植物区系明显变成了亚热带-温带性质^[2,14]。

在中国西南部,热带-亚热带森林群落的转变过渡存在两个明显的群落交错区,即热带低地季节性雨林向热带低山常绿阔叶林在海拔800~1200 m交错过渡;热带低山常绿阔叶林向亚热带(暖温带)的中山湿性常绿阔叶林在海拔1800~2100(2200) m交错过渡。在海拔800~1200 m的群落交错区,森林群落的外貌、结构和林冠层树种组成明显改变,但植物区系性质未变;直到海拔1800~2100(2200) m的群落交错区,森林群落的外貌和结构基本不变,但林冠层树种组成和植物区系性

质发生明显改变,由热带性质的植物区系变成亚热带-温带性质的植物区系。

3 中国东南部低地热带-亚热带森林群落交错区

广西弄岗永久样地和广东鼎湖山永久样地分别代表了中国东南部的热带低地季节性雨林和南亚热带低地常绿阔叶林。这两个样地位于理论上的热带生物地理北界及其附近^[7]。从这两个样地的群落外貌、结构和树种组成来探讨中国东南部低地热带-亚热带群落交错区。

弄岗样地设置在弄岗国家级自然保护区内的典型喀斯特地区,海拔在194~374 m。该保护区的气候资料是:≥10℃的年积温7400~7834℃、年均温22℃、最冷月(1月)均温13℃、极端低温-2~-3℃、年降雨量1200~1550 mm。弄岗样地记录的植被为热带季节性雨林^[17,18]。弄岗国家级自然保护区也偶有霜的记录^[40],这反映了弄岗样地是处在热带边缘。该样地所在地区年降雨量不高,又是在喀斯特地区,从弄岗样地具有一定比例的落叶树种可以反映这个情况。弄岗样地在林冠层记录了3个热带散生巨树:糖胶树(*Alstonia scholaris*)、木棉(*Bombax ceiba*)和顶果木(*Acrocarpus fraxinifolius*),其中的木棉和顶果木为热带落叶树种。因此,弄岗样地的热带季节性雨林是一种喀斯特地区的半常绿季节性雨林,具有向热带季雨林过渡的一些特征。

弄岗自然保护区具有低地热带季节性雨林的特征种——望天树和肉豆蔻科植物滇南风吹楠。弄岗样地里虽没记录到望天树,但其他树种体现了热带低地石灰岩季节性雨林特色。例如,记录了与云南热带季节性雨林一样的番荔枝科乔木石密(*Alphonsea mollis*)、藤春(*A. monogyna*)、田方骨(*Goniothalamus donnaiensis*)、山焦(*Mitrephora maingayi*)等,大风子科植物海南大风子(*Hydnocarpus hainanensis*)、藤黄科植物大苞藤黄(*Garcinia bracteata*)、云实科中国无忧花(*Saraca dives*)、山榄科植物金叶树(*Chrysophyllum lanceolatum*)、紫荆木(*Madhuca pasquieri*)以及热带石灰岩季节性雨林专有或适宜种闭花木(*Cleistanthus sumatranus*)、蚬木(*Excentrodendron tonkinense*)、金丝李(*Garcinia paucinervis*)等^[18],这足以证明弄岗样地的植被是热带季节性雨林。

在群落的生态外貌和结构上,除林冠层具有热带散生巨树外,弄岗样地乔木树种的叶级谱显示了中小

叶(notophylla)和小叶(microphylla)合计共占16.1%,与广西龙州石灰岩季节性雨林的小叶占18%类似^[19]。弄岗样地乔木树种的叶级谱与热带亚洲的典型低地雨林很类似^[2]。显然,在群落结构和生态外貌上,弄岗样地体现了热带低地季节性雨林的特征。

鼎湖山样地设置在鼎湖山国家级自然保护区的非喀斯特地区,海拔在230~470 m。该地区的气候资料是:≥10℃的年积温7699℃、年均温20.9℃、最冷月(1月)均温12.6℃、极端低温-2℃、年降雨量1985 mm,记录的植被为南亚热带常绿阔叶林^[15]。鼎湖山样地以中国亚热带分布种锥(*Castanopsis chinensis*)占优势,该种是中国东南部低地亚热带常绿阔叶林最有代表性的树种。在群落的生态外貌和结构上,鼎湖山样地的林冠层无散生巨树,林冠趋于平整,具有亚热带常绿阔叶林的结构特征。鼎湖山样地乔木树种的中小叶和小叶共占31.8%,也体现了亚热带常绿阔叶林的特征。从群落的生态外貌和结构、林冠层树种组成上看,鼎湖山样地的植被已是亚热带常绿阔叶林,但它毕竟几乎位于北回归线,亦具理论上的热带北缘。在鼎湖山自然保护区沟箐底部存在的热带雨林群落片断里,记录了唯一热带分布的林冠树种白榄(*Ananum album*),它是唯一具有板根的热带树种。鼎湖山样地的林冠层没有严格热带分布的树种记录,但亚林冠层仍具有丰富的热带植物区系成分。显然,鼎湖山样地也是位于低地热带雨林向亚热带常绿阔叶林过渡的群落交错区。按样地群落的生态外貌和结构、林冠层树种组,它已属于亚热带常绿阔叶林范畴,因此被称为南亚热带常绿阔叶林。

根据Ashton和Zhu^[2]的分析,鼎湖山样地的亚林冠层既含有热带也含有亚热带分布的树种。在样地亚林冠层的85个树种中,约有1/3为分布到东南亚的热带低山常绿阔叶林的树种,1/3为中国热带-亚热带地区特有或准特有种(包含越南北部),但有12%的种类为东亚亚热带特有种^[2]。鼎湖山样地植物总体上以热带分布种为主,其中大部分是热带亚洲的广布种,不是严格热带分布种。在属的地理成分上,热带分布属高达总属数的89.9%^[14]。鼎湖山样地的林冠层里中国(东亚)亚热带常绿阔叶林特有种已占优势,它是热带性较强的亚热带常绿阔叶林。

弄岗样地与鼎湖山样地在植物区系地理成分总体构成上是类似的,均以热带成分占优势,二者均在热带北缘。如果按我们建议的中国南部生物地理热带北界^[6,7],即约22°30'N,弄岗样地恰在该界线以南,鼎湖

山样地在该线以北。按群落生态外貌和结构特征及林冠层优势树种组成,弄岗样地为热带低地季节性雨林,鼎湖山样地为(南)亚热带常绿阔叶林。也就是说,二者植物区系的地理成分构成类似,均以热带成分为主,但在群落结构、生态外貌和林冠层树种组成上有明显区别。它们代表了不同的植被类型,所处地区显然是一个中国东南部低地热带-亚热带群落交错区。

越过东南部低地热带-亚热带群落交错区向北,以江西井冈山和浙江古田山为例,进一步论述低地亚热带常绿阔叶林的特征及其变化。

江西井冈山约在26.57°N,根据景慧娟等人^[41]对井冈山地区海拔650 m以下区域沟谷的植被调查,这些沟谷的森林被建议为南亚热带性质的季雨林。这类森林群落具有丰富的大型木质藤本,一些树种具有板根,这些特征类似热带雨林。群落中种子植物属的地理成分以热带-亚热带成分占优势,占总属数的64.71%~77.94%^[41],与鼎湖山样地比较接近。从群落的一些特征和植物区系总体组成看似热带森林,但从其树种组成看,重要值最大的依次为杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*,中国亚热带分布)、鹿角锥(*Castanopsis lamontii*,中国亚热带分布,最南可达越南北部)、大果马蹄荷(*Exbucklandia tonkinensis*,中国亚热带到东南亚热带北缘分布)、赤杨叶(*Alniphyllum fortune*,东亚热带-亚热带广布)、甜槠(*Castanopsis eyrie*,中国亚热带分布)等^[42]。这些样地重要值大的种类以中国亚热带分布为主,部分种类为热带北缘到亚热带分布。群落的乔木层分为2亚层,具有亚热带常绿阔叶林的结构特征,林冠层树种主要是壳斗科的鹿角锥、钩锥(*Castanopsis tibetana*,中国亚热带分布)、栲(*Castanopsis fargesii*,中国亚热带分布)、甜槠。它们与鼎湖山样地一样,是一种南亚热带常绿阔叶林,但也可见,在井冈山的这些沟谷,热带植物较集中分布,为亚热带地区热带植物丰富的孤岛。

古田山样地(29°10'N,样地面积24 ha,海拔446~714 m)记录为中亚热带常绿阔叶林^[43],或典型常绿阔叶林^[44]。它的林冠层以甜槠、木荷(*Schima superba*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)占优势种,它们都是中国或东亚亚热带常绿阔叶林的代表种。

从这些例子可见,在中国东南部低地,在大约22°30'N及附近地区,存在热带-亚热带群落交错区,它反映了热带北缘低地季节性雨林向亚热带低地常绿阔叶林交错过渡。越过该群落交错区向北,直到29°~30°N,

亚热带常绿阔叶林的结构和外貌几乎不变,林冠层树种也几乎都为中国(东亚)亚热带分布种,但它们的亚林冠层和林下仍有丰富的热带植物,这些热带物种随纬度增加而减少。

4 讨论

弄岗样地(代表了热带北缘低地季节性雨林)与鼎湖山样地(代表了南亚热带低地常绿阔叶林)的群落结构、生态外貌和林冠树种的比较显示了在这两个样地之间的地带存在一个热带-亚热带群落交错区。这与我们提出的中国南部生物地理热带北界大约在 $22^{\circ}30'N$ 是一致的,也与中国南部低地喀斯特季节性雨林分布的北界和低地南亚热带常绿阔叶林的南界基本一致^[20,35]。我们认为,这个群落交错区是一个无霜气候向有霜气候过渡转变的地带^[2]。鼎湖山样地每年有1~2 d的 $0^{\circ}C$ 以下低温,平均每年有4次霜冻^[15]。弄岗样地没有记录是否有霜冻,但弄岗自然保护区记录了极端低温 $-2^{\circ}C$ ^[40],偶尔出现霜冻现象。我们发现,在中国东南部的亚热带常绿阔叶林的林冠层占优势的中国(东亚)特有树种,没有出现在广西弄岗和云南勐腊的热带北缘低地季节性雨林样地,但有高比例的热带植物存在于中国东南部亚热带常绿阔叶林的亚林冠和林下层,尽管纬度越北它们越少。我们假设,具有1或多天 $0^{\circ}C$ 以下的低温对热带-亚热带群落交错区的典型热带林冠树种是致命的。弄岗样地未记录到热带北缘低地季节性雨林的林冠树种望天树,但记录到了其他的林冠散生巨树。该样地虽未明确是否有霜冻,但弄岗国家级自然保护区记录到极端低温 $-2^{\circ}C$,样地的位置显然已处在低地季节性雨林的温度极限条件下了,这可能制约了望天树在样地里的存在。弄岗样地的植被虽在群落外貌、结构和林冠层树种组成上显示为一个热带低地季节性雨林群落,但已是在热带低地季节性雨林分布的极限条件了。鼎湖山样地每年有1~2 d的 $0^{\circ}C$ 以下低温,平均每年有4次霜冻^[15],这限制了热带林冠散生巨树的存在。样地的植被已具有了亚热带常绿阔叶林的外貌和结构特征,林冠层以亚热带分布的壳斗科树种占优势,已是一个亚热带低地常绿阔叶林群落。

在中国西南部,由于其山地地貌特征,从热带低地季节性雨林到亚热带(暖温带)常绿阔叶林主要是随海拔上升而发生转变过渡。这个转变过渡存在两个明显的群落交错区:在海拔800~1200 m,由热带低地季节性雨林向热带低山常绿阔叶林交错过渡;在海拔1800~

2100(2200) m,热带低山常绿阔叶林向亚热带(暖温带)中山湿性常绿阔叶林转变过渡。在海拔800~1200 m的群落交错区,森林群落的外貌、结构和林冠层树种组成明显改变,但它们的热带植物区系性质未变;在海拔1800~2100(2200) m的群落交错区,林冠树种替换,植物区系整体上也从热带性质的植物区系变成亚热带-温带性质的植物区系。在西南部海拔800~1200 m的群落交错区,终年无霜冻记录,对严格热带分布的林冠树种无致命影响,热带散生巨树存在。在1200 m以上的热带低山常绿阔叶林分布区域,有偶尔霜冻现象,林冠散生巨树消失了,但对非严格热带分布的物种并未造成实质性影响,其植物区系总体上仍保持热带性质。直到超越海拔1800~2100(2200) m的热带-亚热带群落交错区,气候上已有严重的霜降,热带林冠树种被完全替换为亚热带-温带分布的树种,其热带植物区系在短距离迅速转变为亚热带-温带性质的植物区系。仅有少量林下层的热带物种仍可存在,但它们只能沿海拔进一步上延400~500 m,之后便消失。原因可能是在海拔2700 m以下的亚热带(暖温带)常绿阔叶林,在林冠庇护下能形成无霜或弱霜的小生境,这些林下的热带植物得以保留^[2]。

在中国东南部,情况却有不同。越过热带-亚热带群落交错区向北,虽然林冠层热带树种被亚热带常绿阔叶林树种替换,但亚林冠和林下层的一些热带物种仍能向北分布直到秦岭南坡。原因之一仍可能是亚热带常绿阔叶林的林冠庇护,在林内会形成无霜的小气候,使得林下热带植物能够幸存,随着纬度增加,空气霜渗透到林内的能力加大,林下幸存的热带植物也就越少。这些在亚热带地区存在的热带物种大多是从热带科属中演化出来的物种,但在亚热带石灰岩地区,演化了更多的热带亲缘的草本特有种,包括苦苣苔科(*Gesneriaceae*)、荨麻科楼梯草属(*Elatostema*)、秋海棠科(*Begoniaceae*)、凤仙花科(*Balsaminaceae*)植物^[2]。大量的热带物种存在于中国的亚热带常绿阔叶林,这也是它区别于世界亚热带(暖温带)常绿阔叶林的一个特征。除了林冠庇护原因外,大量的热带物种存在于亚热带常绿阔叶林的林下和亚林冠层,显然还有历史生物地理原因。

根据古植物学记录,在中中新世时,低地热带成分,如龙脑香科植物,在中国东南部可分布到福建南部^[45,46]。现在的热带成分广泛存在于亚热带常绿阔叶林下,这一方面暗示了在历史上热带植物区系曾扩展

到远超现代热带北缘的区域^[6,47,48], 导致在现在的亚热带地区残留了热带成分; 另一方面, 亚热带地区可能存在局部的“热带气候孤岛”, 显然也能促进新的特有物种演化。因此, 在中国的亚热带常绿阔叶林下存在大量的热带植物, 有复杂的因素, 既有历史生物地理原因, 也因东亚季风气候的存在并能形成局部“热带气候孤岛”, 以及在亚热带常绿阔叶林的林冠庇护下, 在林下会形成无霜的小气候而使热带植物幸存。

5 尚需进一步研究的问题

关于中国热带北缘的热带-亚热带群落交错区, 有以下问题仍需讨论和进一步研究。

(1) 根据我们的研究资料, 中国西南部(云南)在海拔1800~2100(2200) m的是热带低山常绿阔叶林(季风常绿阔叶林)向亚热带(暖温带)中山湿性常绿阔叶林过渡的群落交错区, 但热带低山常绿阔叶林与滇中高原的亚热带半湿润常绿阔叶林群落交错区的海拔范围仍未被确定。依据野外考察和经验, 半湿润常绿阔叶林在云南东南部可以下降到海拔1800 m以下, 甚至可到1500 m海拔, 它与热带低山常绿阔叶林群落交错区的具体情况仍需进一步研究。

(2) 中国西南部的热带低山常绿阔叶林与亚热带中山湿性常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林的群落交错区, 意味着它是西南部的热带边界。在该边界以上山地, 存在热带植物不能幸免的空气霜冻, 或者地面霜冻, 典型的热带植物不能生存, 植物区系整体上从热带迅速转变成亚热带-温带性质的植物区系。但是在中国东南部, 亚林冠和林下层的热带木本植物可超越热带-亚热带群落交错区甚至分布到秦岭南坡, 这是否主要因为低地热带雨林在这些地区曾经存在(历史生物地理原因), 还是因为在东亚季风气候所到达的亚热带区域存在“热带气候孤岛”, 或是因林冠庇护在林内和林下能形成无霜小气候环境。这几个方面对热带植物在中国亚热带地区能广泛存在的贡献各是多大, 值得深入研究。

(3) 根据对中国种子植物属的地理成分分布格局的研究, 在东南部22°30'N以南的低地, 热带植物区系成分占到80%。我们认为, 这些地区原始植被应是热带季节性雨林, 并具有在中国分布的典型热带植物科。由此建议, 中国东南部22°30'N是生物地理热带北界。这个界线对应的气候数值是: $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温 $\geq 7500^{\circ}\text{C}$, 最冷月平均温度 $\geq 15^{\circ}\text{C}$, 年绝对最低气温多年平均值 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 。在这条界线以南, 我们认为, 热带作物, 例如

椰子、橡胶、咖啡、菠萝蜜、胡椒、菠萝等, 在冬季应可以无需保护而生存^[7], 但这仍需实验证实。要说明的是, 我们建议的这个生物地理热带北界, 并不是热带植物分布的最北边界, 因在亚热带常绿阔叶林的林下和亚林冠层, 一些热带植物可以分布到秦岭南坡, 它应是一个热带-亚热带群落交错区。在此界线以南, 一般不会出现霜冻天气, 原生的森林植被应为热带季节性雨林和热带季雨林, 严格热带分布的物种能够生存。

(4) 在中国西南的热带山地随海拔变化而出现的群落交错区, 包括热带低地季节性雨林到低山常绿阔叶林及低山常绿阔叶林到亚热带(暖温带)性质的中山湿性常绿阔叶林的群落交错区。前者林冠层的树种及群落结构和生态外貌发生了变化, 后者是冠层的树种和植物区系整体发生了变化, 从热带性质的植物区系转变为亚热带-温带性质的植物区系。这种在群落交错区林冠层的树种、群落结构、生态外貌直到植物区系整体的变化, 与气候, 如空气温度、湿度、季节性干旱条件下低温的强度和频度是如何关联的?

(5) 土壤与植被的群落交错区是否同步发生变化? 或者在植物群落交错区是否也存在土壤的生态交错区?

(6) 在气候变化的情况下, 在热带-亚热带群落交错区两侧的树种如何能成功适应气候变化? 分布跨越热带-亚热带群落交错区的热带树种, 它们的种子休眠情况及萌发和生长规律是如何及在多大程度上能抵抗低温霜冻的?

(7) 在中国东南部亚热带地区存在热带植物区系的避难所, 如上述江西井冈山例子, 它们是因局部无霜气候而适合热带植物生存的“孤岛”? 还是在这些热带植物集中分布地, 热带植物自身已通过进化产生了耐霜性而能够生存?

以上这些涉及热带-亚热带森林群落交错区的问题, 不但是植被、植物区系、地理上需阐明的重要科学问题, 也是在当今剧烈的气候变化下如何有针对性地保护生物多样性亟须解决的问题。

6 结论

中国南部热带北缘地区在西南部山地和东南部低地, 森林植被均发生了结构、生态外貌和植物区系的变化, 发生最显著变化的地方存在群落交错区。在西南部热带北缘, 海拔800~1200 m是热带低地季节性雨林向热带低山常绿阔叶林过渡的群落交错区。森林群落

从具有3个乔木亚层、由严格热带分布的树种形成散生巨树的热带低地季节性雨林转变为具有2个乔木亚层、缺乏散生巨树、主要由壳斗科和茶科树种占优势并有趋于平整的林冠层的热带低山常绿阔叶林。热带低山常绿阔叶林向亚热带(暖温带)常绿阔叶林在海拔1800~2100(2200) m交错过渡, 森林群落的结构和外貌虽未明显改变, 但林冠层树种改变明显。由主要是热带分布的树种变为亚热带-温带分布的树种, 群落的植物区系主体也从热带植物区系转变成亚热带(暖温带)植物区系。在中国东南部低地, 在约22°30'N及两侧附近, 热带北缘低地季节性雨林向(南)亚热带常绿阔叶林交错过渡, 植被由低地热带季节性雨林转变为具有2个乔木亚层、缺乏散生巨树、林冠趋于平整及主要由中国(东亚)特有的壳斗科树种在林冠层占优势的亚热带常绿阔叶林。从该群落交错区向北直到秦岭南坡, 亚热带常绿阔叶林持续延伸了超过10个纬度, 它们的群落结

构、外貌和林冠树种几乎未改变, 但林下层的热带成分随纬度增加趋于减少。我们提出, 热带北缘的群落交错区与霜冻情况有关。因为对于热带低地季节性雨林的林冠树种, 即使偶然发生的低温霜冻都会成为其制约因素。中国东南部的亚热带常绿阔叶林在亚林冠层和林下, 存在热带植物区系成分, 这也是中国(东亚)亚热带常绿阔叶林的一个特征。我们认为, 在历史上中国的东南部热带北缘曾经北移, 为这些热带植物成分来源提供了基础; 在现今的亚热带气候条件下, 可能主要由于林冠的庇护, 在林内会形成无霜的小气候, 林下的热带植物仍能够幸存, 随着霜冻的增强, 林下幸存的热带植物也就越少。许多热带木本植物在中国亚热带地区多样化, 但中国的亚热带植物却很少在热带亚洲多样化, 原因需进一步探讨。中国的亚热带植物区系是独特的, 它具有丰富的地区或地方特有种, 这个特有现象向南增加, 直到热带北缘群落交错区。

致谢 感谢审稿人提出宝贵的建设性意见, 广西壮族自治区、中国科学院广西植物研究所李先琨研究员和中国科学院华南植物园夏念和研究员提供样地照片。

参考文献

- Li C H. The distribution of evergreen broad-leaved forests in East Asia (in Chinese). *Nat Resour*, 1997, (2): 37–45 [李昌华. 亚洲东部常绿阔叶林的分布. *自然资源*, 1997, (2): 37–45]
- Ashton P, Zhu H. The tropical-subtropical evergreen forest transition in East Asia: An exploration. *Plant Diversity*, 2020, 42: 255–280
- Wu Z Y, Wu S G. A proposal for a new floristic kingdom (realm)—The Asiatic kingdom, its delineation, and characteristics. In: Zhang A L, Wu S G, eds. *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants*. Beijing: China Higher Education & Springer Press, 1996. 3–42
- Axelrod D I, Al Shehbaz I, Raven P H. History of the modern flora of China. In: Zheng A, Wu S, eds. *Floristic Characteristics and Diversity of South-East Asian Plants*. Beijing: China Higher Education & Springer Press, 1996. 43–55
- Qian H, Ricklefs R E. A comparison of the taxonomic richness of vascular plants in China and the United States. *Amer Nat*, 1999, 154: 160–181
- Zhu H. Geographical elements of seed plants suggest the boundary of the tropical zone in China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2013, 386: 16–22
- Zhu H. Suggestions for the northern boundary of the tropical zone in China (in Chinese). *Plant Sci J*, 2018, 36: 893–898 [朱华. 中国热带生物地理北界的建议. *植物科学学报*, 2018, 36: 893–898]
- Zhu H. 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. *J Biogeogr*, 1997, 24: 647–662
- Zhu H. A tropical seasonal forest at its altitudinal and latitudinal limits in southern Yunnan, China. *Gard Bull Sing*, 2004, 56: 55–72
- Zhu H. Forest vegetation of Xishuangbanna, south China. *For Stud China*, 2006, 8: 1–58
- Zhu H. The tropical forests of southern China and conservation of biodiversity. *Bot Rev*, 2017, 83: 87–105
- Zhu H. A biogeographical study on tropical flora of southern China. *Ecol Evol*, 2017, 7: 10398–10408
- Zhu H, Shi J P, Zhao C J. Species composition, physiognomy and plant diversity of the tropical montane evergreen broad-leaved forest in southern Yunnan. *Biodivers Conserv*, 2005, 14: 2855–2870
- Zhu H, Zhou S, Yan L, et al. Studies on the evergreen broad-leaved forests of Yunnan, southwestern China. *Bot Rev*, 2019, 85: 131–148
- Ye W H, Cao H L, Huang Z L, et al. Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2008, 32: 274–286 [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20 ha样地群落特征研究. *植物生态学报*, 2008, 32: 274–286]

- 16 Cao H L, Wu L F, Wang Z G, et al. Dinghushan Lower Subtropical Forest Subdynamics Plot: Tree Species and Their Distribution Patterns (in Chinese). In: Ma K P, ed. Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network. Beijing: China Forestry Publishing House, 2013 [曹洪麟, 吴林芳, 王志高, 等. 鼎湖山亚热带森林——树种及其分布格局. 见: 马克平, 编. 中国森林生物多样性监测网络. 北京: 中国林业出版社, 2013]
- 17 Wang B, Huang Y S, 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]
- 18 Wang B, Huang Y S, Li X K, et al. Guangxi Nonggang Karst Seasonal Rain Forest: Tree Species and Their Distribution Patterns (in Chinese). In: Ma K P, ed. Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network. 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. 见: 马克平, 编. 中国森林生物多样性监测网络. 北京: 中国林业出版社, 2016]
- 19 Wang X P, Guo K, Wen Y G. Vegetography of Guangxi (in Chinese). Beijing: Higher Education Press, 2014 [王献溥, 郭柯, 温远光. 广西植被志要. 北京: 高等教育出版社, 2014]
- 20 Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences. Vegetation of China and Its Geographic Pattern (in Chinese), Vols. I, II. Beijing: Geological Publishing House, 2007 [中国科学院中国植被图编辑委员会. 中国植被及其地理格局(上卷, 下卷). 北京: 地质出版社, 2007]
- 21 Cao M, Zhu H, Wang H, et al. Xishuangbanna Tropical Seasonal Rainforest Dynamics Plot: Tree Distribution Maps, Diameter Tables and Species Documentation. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 2008
- 22 Lan G, Zhu H, Cao M. Tree species diversity of a 20-ha plot in a tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna, southwest China. *J For Res*, 2012, 17: 432–439
- 23 Zhu H. Research of community ecology on *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna (in Chinese). *Acta Bot Yunn*, 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 Li S F, Lang X D, Huang X B, et al. Association classification of a 30 hm² dynamics plot in the monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan, China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2020, 44: 236–247 [李帅锋, 郎学东, 黄小波, 等. 云南普洱30 hm²季风常绿阔叶林动态监测样地群丛数量分类. 植物生态学报, 2020, 44: 236–247]
- 25 Zhu H, Chai Y, Zhou S, et al. Combined community ecology and floristics, a synthetic study on the upper montane evergreen broad-leaved forests in Yunnan, southwestern China. *Plant Diversity*, 2016, 38: 295–302
- 26 Zhu H. The tropical rainforest vegetation in Xishuangbanna. *Chin Geogr Sci*, 1992, 2: 64–73
- 27 Zhu H. The floristic characteristics of the tropical rainforest in Xishuangbanna. *Chin Geogr Sci*, 1994, 4: 174–185
- 28 Zhu H, Cao M, Hu H. Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, southern Yunnan, China. *Biotropica*, 2006, 38: 310–317
- 29 Zhu H. The tropical flora of southern Yunnan, China, and its biogeographic affinities. *Ann Mo Bot Gard*, 2008, 95: 661–680
- 30 Zhu H, Li B G, Deng S C, et al. Tropical rain forest of Caiyanghe nature reserve, Simao and its biogeographical significance (in Chinese). *J Northeast For Univ*, 2000, 28: 87–93 [朱华, 李保贵, 邓少春, 等. 思茅莱阳河自然保护区热带季节雨林及其生物地理意义. 东北林业大学学报, 2000, 28: 87–93]
- 31 Zhu H, Zhao C J, Wang H, et al. A study on the flora of Caiyanghe Nature Reserve in Simao, Yunnan with references to the transition from tropical Asian flora to eastern Asian flora (in Chinese). *Bull Bot Res*, 2006, 26: 38–52 [朱华, 赵崇奖, 王洪, 等. 思茅莱阳河自然保护区植物区系研究——兼论热带亚洲植物区系向东亚植物区系的过渡. 植物研究, 2006, 26: 38–52]
- 32 Su Z M, Zhao T L, Huang Q C. The vegetation of Nonggang Nature Reserve in Guangxi (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]
- 33 Liang C F, Liang J Y, Liu L F, et al. A report of the exploration of the flora of Nonggang (in Chinese). *Guihaia*, 1985, 5: 191–209 [梁畴芬, 梁健英, 刘兰芳, 等. 弄岗植物区系考察报告. 广西植物, 1985, 5: 191–209]
- 34 Yang N. Initial flora research in Heishiding Nature Reserve of Guangdong Province (in Chinese). *Central South Forest Invent Plann*, 2005, 1: 57–59 [杨宁. 广东黑石顶自然保护区植物区系初步研究. 中南林业调查规划, 2005, 1: 57–59]
- 35 Chen L Z, Sun H, Guo K. Flora and Vegetation Geography of China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2014 [陈灵芝, 孙航, 郭柯. 中国植物区系与植被地理. 北京: 科学出版社, 2014]
- 36 Yunnan Meteorological Bureau. Yunnan Agricultural Climate Data (in Chinese). Kunming: Yunnan People's Publishing House, 1983 [云南省气象局. 云南农业气候资料. 昆明: 云南人民出版社, 1983]
- 37 Wu Z Y. The Vegetation of Yunnan (in Chinese). Beijing: Science Press, 1987 [吴征镒. 云南植被. 北京: 科学出版社, 1987]
- 38 Ohsawa M. An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in South and East Asian mountains. *J Ecol*, 1990, 78: 326–339
- 39 Wen H D, Lin L X, Yang J, et al. Species composition and community structure of a 20 hm² plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2018, 42: 419–429 [温韩东, 林露湘, 杨洁, 等. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林20 hm²动态样地的物种组成与群落结构. 植物生态学报, 2018, 42: 419–429]
- 40 Liang C F, Liang J Y, Liu L F, et al. Report on comprehensive survey of Nonggang Reserve, Guangxi (in Chinese). *Guihaia*, 1988, (Suppl 1): 83 [梁

- 畴芬, 梁健英, 刘兰芬, 等. 广西弄岗自然保护区综合调查报告. 广西植物, 1988, (增刊1): 83]
- 41 Jing H J, Fan Q, Wang L, et al. The ravine monsoon rain forest in Jinggangshan of Jiangxi Province and its superzonal characteristics (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2014, 34: 6265–6276 [景慧娟, 凡强, 王蕾, 等. 江西井冈山地区沟谷季雨林及其超地带性特征. *生态学报*, 2014, 34: 6265–6276]
- 42 Wu Z Y, Heng D Y, Raven P H. *Flora of China*. Vols. 1–25. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Gardens Press, 1999–2009
- 43 Chen B, Mi X C, Fang T, et al. Gutianshan Forest Dynamic Plot Tree Species and Their Distribution Patterns (in Chinese). In: Ma K P, ed. *Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network*. Beijing: China Forestry Publishing House, 2009 [陈彬, 米湘成, 方滕, 等. 浙江古田山森林: 树种及其分布格局. 见: 马克平, 编. *中国森林生物多样性监测网络*. 北京: 中国林业出版社, 2009]
- 44 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]
- 45 Shi G, Li H. A fossil fruit wing of *Dipterocarpus* from the middle Miocene of Fujian, China and its palaeoclimatic significance. *Rev Palaeobot Palynol*, 2010, 162: 599–606
- 46 Jacques F M B, Shi G, Su T, et al. A tropical forest of the middle Miocene of Fujian (SE China) reveals Sino-Indian biogeographic affinities. *Rev Palaeobot Palynol*, 2015, 216: 76–91
- 47 Zhu H, Ma Y X, Yan L C, et al. The relationship between geography and climate in the generic-level patterns of Chinese seed plants. *J Syst Evol*, 2007, 45: 134–166
- 48 Wang B, Shi G, Xu C, et al. The mid-Miocene Zhangpu biota reveals an outstandingly rich rainforest biome in East Asia. *Sci Adv*, 2021, 7: eabg0625

Summary for “中国热带-亚热带常绿阔叶林群落交错区”

Ecotones in the tropical-subtropical vegetation transition at the tropical margin of southern China

Hua Zhu^{1*} & Peter Ashton²

¹ Center for Integrative Biology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China;

² Arnold Arboretum, Harvard University and Royal Botanic Gardens, Kew, London TW9 3AE, UK

* Corresponding author, E-mail: zhuh@xtbg.ac.cn

Tropical evergreen forests are transitional to subtropical evergreen forests at the tropical margin of southern China, where ecotones exist. Forest structure, physiognomy and canopy tree flora, mainly from 4 permanent plots in the transitional area in southern China, are studied here, and the ecotones and their recognition features are clarified. Due to the different topography in southwestern and southeastern China, the forest ecotones occur along altitudinal gradients in the southwestern mountains of China, while the ecotone occurs along the latitudinal gradient in the southeastern lowlands. Two ecotones evidently exist in the southwestern mountains: At 800–1200 m asl, the tropical lowland seasonal rain forest with 3 tree layers and typical emergent tropical trees in the canopy changes to tropical lower montane evergreen broad-leaved forest with 2 tree layers and with mainly tropical southeastern Asian and tropical margin distributed Fagaceae and Theaceae canopy trees constituting their flattening canopy; at 1800–2100(2200) m asl, the tropical lower montane evergreen broad-leaved forest changes to subtropical (warm temperate) evergreen broad-leaved forest with a largely subtropical (warm temperate) Himalayan and Chinese endemic tree flora. In southeastern lowland China, the evergreen forest ecotone occurs at 22°30'N and nearby, where tropical-margin lowland seasonal rain forest changes to subtropical lowland evergreen broad-leaved forest. In the latter, the subtropical endemic Chinese and eastern Asia trees dominate the flattening canopy. We consider that the ecotones of the tropical-subtropical evergreen forest transition could be limited by air frost, because typical tropical canopy trees could be damaged and can survive only in the frost-free habitats. The ecotone between the tropical lower montane evergreen forest and subtropical (warm temperate) evergreen forest in southwestern China and the one at 22°30'N and nearby between the tropical margin lowland seasonal rain forest and the subtropical lowland evergreen broad-leaved forest are suggested as a tropical margin (boundary). Beyond the margin, tropical trees in the canopy vanish, although some tropical flora can persist in the subcanopy and understory. We find that isolated tropical floras survive in the subcanopy and underneath of the subtropical evergreen broad-leaved forests in lowland southeastern China. We suppose that the northern margin of the tropics in southeastern China was much further north before the Quaternary period than it is today, and that, on the other hand, the subtropical forest canopy could shelter subcanopy and understory tropical plants by resisting air frost penetration inside to some extent. These could explain why tropical plants survive in the subcanopy and understory of the subtropical evergreen broad-leaved forest in East Asia. We also find that tropical plants could diversify (mostly from their tropical congener taxa) in isolated free-frost climatic refuges and the understory of subtropical evergreen forests beyond the tropical margin, while the east Asian temperate flora could hardly diversify in tropical SE Asia, which needs to be studied in detail. Issues related to the ecotones at the tropical-subtropical transition of East Asia are identified for further research.

tropical margin, ecotone, tropical-subtropical vegetation transition, South China

doi: [10.1360/TB-2021-0231](https://doi.org/10.1360/TB-2021-0231)