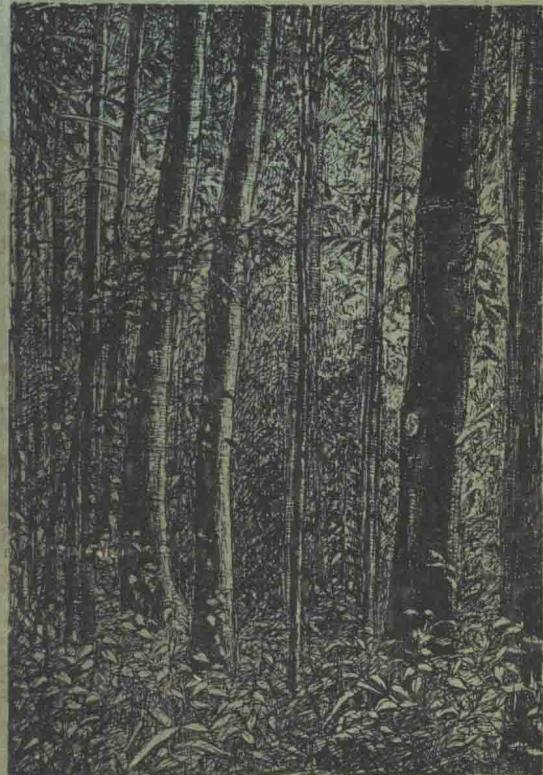


热帶雨林

P. W. 理查斯



热带雨林

P. W. 理查斯 著

张宏达 何绍颐 譯
王鑄豪 刘健良

科学出版社

1959

P. W. RICHARDS
THE TROPICAL RAIN FOREST
CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS
1.952

內容簡介

热带雨林一书是英国植物生态学家 P. W. 理查斯以七年的时间在亚洲、非洲及美洲热带地区进行調查觀察，并綜合各方有关热带植被的文献写成的。全书分十七章，全面介紹了各种条件下的热带雨林的结构、外貌及环境条件。同时論述了雨林以外的热带常綠林、落叶林、热带草原和次生林等植被类型，并比較深入地討論了它們的动态，以及它們和环境条件之間的关系。从这本书里可以看到世界三大地区的热带植被的面貌，也可以看到有关热带植被的研究方法，这对于我們进行热带及亚热带植被的調查研究将有所帮助。本书是植物生态学及地植物学重要的参考資料之一。

热 带 雨 林

P. W. 理 查 斯 著
张宏达 何紹頤
王鑄豪 劉健良譯

*

科学出版社出版 (北京朝阳门大街 117 号)
北京市书刊出版业营业許可證出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1959 年 12 月第一 版 书号：1980
1959 年 12 月第一次印刷 字数：465,000
(京) 精：1—1,000 开本：850×1168 1/32
平：1—1,000 印张：17 1/8 插页：20

定价：精装本 3.50 元
平装本 2.95 元

前　　言

生态学的范畴是不容易肯定的，甚至有过这样的說法，以为生态学唯一的定义是生态学雜誌的主題。因此在我写热带雨林的生态学一书时，我曾决定那些是和我的課題有关，那些是无关的，在这方面，无疑地我是受到我的幻想与偏見的影响。

因为生态学是一門綜合的科学，它包括了或接触到許多門的科学。我企图使許多既非植物学家亦非森林学家，象动物学家及地理学家們，事实上凡是把雨林当作一个植物羣落或者环境来看待的人都对本书发生兴趣。我是不大較量我这本书的經濟状况的；我的目的是在給予未来的工作，无论是“理論的”或“应用的”工作打下一个基础。因为我希望这本书对于植物学专家以外的人能有所帮助，我試圖做到意义明白并避免不必要的术语。

自从 1898 年辛伯尔 (Schimper) 刊行他的植物地理学(英文版，1903)，并在 1935 年經過費伯 (Faber) 增訂之后，很少看到有关热带雨林的一般报导。作者从事此項繁重工作的条件，主要是对于热带雨林植被加起来差不多有过两年的直接經驗。这种經驗在時間上說虽然很短，但很重要，由于我在七年的时间內有过不平凡的机会去过三个主要的热带区域——南美、非洲及馬来亚，这种条件看起来不算不充分。最近十五年来对于热带植被的发展的兴趣，出現大批而且分散的文献，当編写本书时作者曾努力来利用这些資料，但难免有許多疎忽和无意的遺漏。在这一項工作中不可避免地有許多論述可能是錯誤的，并且有些地方或者把事实曲解了。假如本书能刺激今后的工作，则这种缺点将无关重要。在旅程中我从林学家的記憶中和記事簿里或林业局的报告里得到大量未經發表的有价值的生态学知識；我希望本书的刊印将把这些深藏着的資料誘導出来。我还从不同的友人处得到非常有价值的記錄；这些記錄的来源是没有日期的

私人通訊，在每章里我都把目前的認識上的漏洞指出来，并建議出未来的发展方向。假如本书很快就变成过时的东西，那就将是再好不过的愿望。

生态学家們都可能同意这一門科学还未成熟到具有完整的理論结构的程度，但由于需要有一个某种的理論背景，这里采用了英美学派的生态学家的一般原理，关于生物因子这一章的貧乏，倒不是因为不認識它的重要性，而是由于沒有充分可用的資料。

本书一部分的資料系采用 1933 年以来所发表的一系列的文献。不难想象，其中有些論点和解释是在被引用于本书时加以改变了。

关于植物种类的命名法問題，虽然曾經利用了一切时间与机会的可能来从事校正过，但由于这一类工作必須是引用各国的植物誌和植被的文献，因此不能保証每一个名字都正确无訛。作者非常感激邱园标本室(英国的研究单位——譯者)的同事們在这方面的协助。本书所引用的名詞如在发表过的文献中有了修正則与原文不同，但这可以在本书后面的植物名詞索引中找到异名。有少数的植物名附有倒轉的逗点，这是指示該名詞的有效性或引証的正确性是有問題的。

编写热带雨林这本书，假使得不到許多友人的帮助作者是不可能对热带雨林作出概括的报导。虽則对于供給过資料，介紹文献，或在其他方面的协助工作的朋友們无法一一致謝，但对于阿尔伯博士(Agnes Arber)在介紹資料方面給予作者許多有价值的忠告，并对大部分的原稿加以閱讀和批評表示特別的謝忱。同时对于沙力士堡(Edward Salisbury)先生对本书作过非常有价值的設計表示感謝，他还建議采用对热带林植被的研究非常有用的“剖面图”(profile diagram)。并对下列各位先生如：貝尔德(J. S. Beard)、騫便(H. G. Champion)、陈納理(E. M. Chenery)、康納(E. T. H. Corner)、戴維斯(T. A. W. Davis)、伊文斯(G. C. Evans)、格兰卫(P. J. Greenway)、哈地(E. Hardy)、已故的鍾士(A. P. D. Jones)、开依(R. W. J. Keay)、萊布倫(J. Labrun)、曼利(G. Manley)、罗斯(R. Ross)、范斯提尼(C. G. G. J. van Steenis)、斯瓦庇(C. Swabey)、

杜納 (J. S. Turner)、杜汀 (T. G. Tutin)、及梵端 (Frans Verdoorn) 等諸先生致謝。对許多图书馆的工作人員，特別是牛津皇家林业研究所的图书馆員們协助找寻文献工作表示謝意。还有貝加 (J. R. Baker)、貝爾德 (J. S. Beard)、埃格林 (W. G. Eggeling)、G. C. 伊文斯、鍾士 (E. W. Jones)、溫特 (F. W. Went) 諸先生，比利时皇家自然历史博物馆主任，布廷疎的雅丁植物学杂志編輯，馬来联邦林业部，及生态学杂志的編輯等允以重制图片及照片謹致謝忱。最后，我妻在許多方面特別是编写索引的工作帮助甚大。

理查斯 (P. W. Richards)

目 录

插图目录	(xi)
图版目录	(xiii)

第一 章 緒 論

热带雨林的生物学譜	(8)
热带雨林現在及過去的分布	(12)
热带雨林对生态学的意义	(16)

第一 編 結構与外貌

第二 章 結構: 層羣与成層現象

層羣	(19)
成層現象	(22)
剖面圖解	(25)
混合雨林的成層現象	(26)
單优种森林的成層現象	(34)
成層現象与植物成分的关系	(41)

第三 章 森林更新

老樹死亡与空隙形成	(44)
年齡級代表	(46)
各个发展阶段的生長率	(50)
更新的鑲嵌理論	(54)

第四 章 乔木与灌木的外貌

雨林植物区系的生态学的形态学	(61)
乔木的习性	(62)

树皮	(65)
板根与根系	(66)
板根的构造与发育	(70)
板根的形成与生境的关系	(73)
板根形成与土壤条件	(74)
板根形成的理論	(77)
呼吸根	(83)
灌木的习性	(85)
乔木及灌木的叶子	(85)
芽	(86)
嫩叶	(87)
叶的形状和大小	(89)
花和果实	(99)
結論	(104)

第五章 地面草本及依赖层羣

地面草本	(106)
藤本	(112)
分布与习性	(112)
参与森林结构的作用	(116)
形态学与解剖学	(117)
毁坏植物	(119)
附生植物	(120)
附生的有花植物与附生蕨类	(123)
生境与生理学	(125)
森林内附生植物分布的控制因素	(127)
附生植物层羣	(131)
层羣的垂直分布	(133)
生态学的形态学	(135)
非维管束的附生植物	(139)
腐生植物	(142)
寄生植物	(144)

第二編 环 境

第六章 气 候

温度	(149)
雨量	(151)
大气湿度	(156)
风	(160)
日照与云量	(161)
雨林的气候界限	(163)
雨林气候的某些生理学效应	(169)

第七章 小气候

空气运动	(176)
降雨的阻截	(177)
温度	(178)
相对湿度、饱和差、蒸发	(183)
光	(192)
二氧化碳	(197)
林型对小气候的影响	(200)
植物区系的生理学与小气候的关系	(201)
水分关系	(202)
碳素同化作用与生长	(204)
下木的生理学状态	(206)

第八章 季节性变化

叶子的变化	(212)
生长与形成层的活动	(218)
开花	(219)

第九章 土壤条件

成土过程	(226)
潮湿的热带条件下的风化作用	(227)

热带紅壤	(230)
母質所決定的土壤类型	(232)
沼澤森林土壤	(237)
高海拔的土壤	(239)
土壤发育中的生物因子	(239)
植物养料的循环	(242)
土壤是特异的生态因子	(244)

第三編 頂极群落的种类成分

第十章 原始雨林的成分(I)

研究方法	(254)
英属圭亚那的原始林羣落	(259)
沙捞越的原始林羣落	(268)

第十一章 原始雨林的成分(II)

混合雨林的成分	(274)
小样地內的成分	(274)
大面积混交林的变化	(278)
混交林的优势科	(281)
单优种雨林的成分	(282)
混合原始羣落和单优原始羣落的关系	(291)
頂极羣落的理論	(293)

第四編 原生演替

第十二章 克拉卡图的原生旱生演替系列及其植被重建

克拉卡图的植被重建	(296)
火山喷发后克拉卡图的历史	(296)
演替的概况	(304)
环境的变化	(309)
其他的旱生演替系列	(310)

第十三章 水生演替系列

热带美洲的水生演替系列	(314)
热带非洲的水生演替系列	(319)
东方热带的水生演替系列	(323)
沼泽森林頂极羣落	(324)
非泥炭地的沼澤森林	(324)
酸沼森林(泥炭沼澤森林)	(325)
热带水生演替系列的一般特征	(326)

第十四章 海岸演替

沙滩植被	(330)
紅树植被和尼帕(Nipa)羣系	(334)

第五編 在极限条件下的热带雨林

第十五章 雨林、落叶林和热带草原

南美洲东北部的雨林、落叶林及热带草原	(352)
特里尼达的森林类型	(352)
南美洲东北部及西印度的热带草原	(358)
南美洲东北部的热带草原的生态学状态	(363)
东南亚的雨林、落叶林及热带草原	(365)
东南亚的热带草原	(375)
非洲的气候交錯羣落	(375)
西非洲的成带現象	(376)
密閉森林中的交錯羣落	(379)
密閉森林—热带草原的界限	(382)
刚果森林区的热带草原	(385)
結論	(387)

第十六章 热带雨林在海拔及緯度上的极限

馬来西亚山地的成带現象	(388)
伊里安高山的成带現象	(391)

馬來西亞低山的成帶現象.....	(396)
非洲熱帶雨林的海拔極限	(402)
南美和西印度熱帶雨林的海拔極限	(409)
熱帶雨林在緯度上的極限	(415)
雨林在海拔極限和緯度極限方面的比較	(419)

第六編 人與熱帶雨林

第十七章 次生演替及偏途演替

次生雨林的一般特征	(424)
次生林喬木的特征	(427)
次生林植物區系的起源	(433)
次生演替的觀察	(434)
尼日利亞的次生演替	(434)
剛果的次生演替	(438)
馬來亞地區的次生演替及偏途演替	(440)
熱帶美洲的次生演替	(447)
雨林中次生演替的一般特征	(450)
次生演替及偏途演替過程中環境的變化	(451)
附 誌 热帶雨林的將來	(455)
參考文獻	(460)
學名索引	(476)
一般索引	(508)

第一章 緒論

1493年哥伦布关于埃士宾脑拉島(Espanola)曾經这样写过：“它的地勢是高峻的，山巒起伏高聳入云，是不能和田那力島(Teneriffe)相提并論的。一切都非常美丽，真是繽紛万状，引人入胜，参天乔木，种以千計。據說这些树并不落叶，而我們所看到的也正是这样，它們青葱可爱有如西班牙的五月，接着它們的性質有的正在开花，有的已結果实，或处在别的阶段里。”在这几句话里我們得一睹本书所将論及的、可能是最早文献所記述的热带景观。在哥伦布的时代，常綠的热带森林复蓋着西印度羣島大部分的地区。这种森林是潮湿热带特征的植被，除了一小部分过于潮湿的地区，以及幼年的火山岩浆使植被一时无法发展起来之外，它占有全部高温、多雨而且雨量分布均匀的广大地区。在生态学的意义上說，这种常綠的森林是赤道气候的頂极羣落。

在科学文献上这种常綠森林一向被当作辛伯尔(Schimper)的植物地理学里所指的热带雨林，它的同义的拉丁名 *Pluviisylva* 也常被采用。洪保德(Humboldt)最先适当地叙述过这种森林，他称南美的雨林为希萊亚(Hylaea——意即森林)，德国的作者常用同一字眼于非洲的常綠森林，德国人亦常用原始林(Urwald)一名，它虽沒有涉及热带的字眼，但通常多指热带雨林，而不用于别的类型的原始森林。在热带地区的英国人常称雨林为矮灌从(bush)或密草疏林(jungle)，在澳洲叫丛林(brush)或密灌丛(scrub)。

雨林这一名词在这本书里不仅用之于潮湿热带平地的植物羣系，同时亦用于热带山岳低海拔及中等海拔的不大郁閉的常綠森林，海洋性亚热带气候的常綠森林，如見于中国西南部、智利南部、南非洲、新西兰及澳洲东部的超热带地区(extra-tropical)。这些各別的羣落类型将分別地称之为山地雨林(Montane Rain forest)及亚热带雨

林(Subtropical Rain forest)。在这本书里，雨林一名无条件地指热带雨林。

什么是热带雨林呢？辛伯尔(Schimper)曾下过扼要的解說：“常綠喜湿，高逾30米的乔木，富有厚莖的藤本、木质及草本的附生植物。”这定义符合于热带雨林的概念，自辛伯尔以来一直被作者們所采用，我們現在也采用它。但某些現代学者企图把这一名词用于較狭窄的意义，或者完全摒弃它。在这狭隘的意义上，雨林一名将限于雨量分布均匀，沒有季节性的热带气候的森林；而不适用于有显著干旱的季节性的常綠林。对于这問題将留到第十五章及第十六章，在这里我們将要一方面把热带雨林的，与另一方面关于山地雨林，亚热带雨林，以及各种或多或少落叶的热带森林，曾被辛伯尔区分为季雨林、热带草原森林(Savanna forest)及有刺森林等的区别来較量清楚。

对于什么是热带雨林这个缺乏概念的名词，将給予一个簡短而明确的定义，特別是对于那些仅仅熟悉温带植被，如欧洲及北美植被的人來說是需要的。什么是它的扼要特征呢？对于一个調查觀察者看来是怎样一个印象呢？

許多对于热带植被缺乏直接經驗的人从遊記里获得了雨林的概念，不幸的是这些概念虽非完全不正确，但往往是偏頗而夸张。这种錯誤是由于旅行家只从片断地区的觀察便急于下結論，或者他們仅行經河流两岸便誤認森林内部也和河岸一样。不正确的来源是因为热带植被具有一种最有害的趋势往往使作者文飾过实。写书的人們往往忍受不了绚烂詞句的誘惑，而异常冒昧地写出一些并未看見过的东西，或曲解了那里的真正存在的东西，在試圖替雨林描繪出正确的画图时必需指出并改正这些常見的錯誤。

所有潮湿热带植被的热带雨林最突出的特点，就是绝大部分的植物都是木本的，并且都是高大的乔木，这不限于构成雨林羣落的优势乔木，同时大多数的藤本植物及附生植物也都是木本的。林下植物大部分也是木本的——幼苗及小树，灌木及幼嫩的木质藤本。唯一的草本是某些附生的及少数的林下植物。这些植物所属的科，在温带地区是单独地由矮小的草本所代表，在这里则属于乔木。斯普

士(Spruce) (1908卷1,256頁)在談到亞馬遜森林時說道：“在這裡差不多每一目植物在它的代表中都有喬木。這是40英尺，60英尺或更高的草本(竹子)，有時是直立的，有時在具刺的灌叢中相交織，使大象亦無法通過。馬鞭草形成樹冠寬廣的喬木，具有掌狀葉，看起來很象七葉樹，遠志以其堅強的木質纏繞莖上升至最高的樹梢，綴以鄰株芬芳的花朵。在這裡有許多美丽的、能流出一種乳汁的樹，但不是歐洲常見的長春花樹(Vinca)，它有時是有益於健康的，其他則有致死的劇毒，並具有相應性質的果實。堇菜的體積有如蘋果樹。

表1 热帶雨林喬木最大的體積

表中所舉最大體積的樹其可靠的尺寸可在文獻中找到，為了比較，所舉的皆超熱帶最大尺寸的樹。

米尺	種類	地點	作者
A 高度			
84	大甘氏豆(<i>Koompassia excelsa</i>)	沙勞越(Sarawak)	福克士瓦菲(Foxworthy) (1927,84頁)
81	大甘氏豆(<i>K. excelsa</i>)	馬來半島	福克士瓦菲(1927,84頁)
71	剝皮桉(<i>Eucalyptus deglupta</i>)	新不列顛(New-Britain)	蘭尼-波里(Lane-Poole) (1925a,214頁)
70	大甘氏豆(<i>Koompassia excelsa</i>)	沙勞越(Sarawak)	貝加利(Beccari) (1904,330頁)
70	白貝壳杉(<i>Agathis alba</i>)	西利伯士(Celebes)	戈倍爾(van der Koppel) (1926,529頁)
59	筒狀非洲櫟(<i>Entandro. phragma cylindricum</i>)	尼日利亞(Nigeria)	肯尼第(Kennedy) (1936,176頁)
56	德氏苦木(<i>Desbordesia glaucescens</i>)	喀麥隆(Cameroons)	米特布勒(Mildbraed) (1922,105頁)
111	紅杉(<i>Sequoia sempervirens</i>)	加利福尼亞	狄曼(Tiemann) (1935,903頁)
107	王桉(<i>Eucalyptus regnans</i>)	維多利亞(Victoria)	狄曼(1935,904頁)
75	馬來杉(<i>Agathis australis</i>)	新西蘭	戈倍爾(van der Koppel) (1926,530頁)
46	林山毛櫟(<i>Fagus sylvatica</i>)	法國	埃耳及亨利(Elwes & Henry)(1906,1卷,13頁)
40	紅櫟(<i>Quercus robur</i>)	法國	埃耳及亨利 (1907,2卷,310頁)

B 胸 围

17	筒状非洲棟 (<i>Entandrophragma cylindricum</i>)	尼日利亚 (Nigeria)	安溫 (Unwin)
14	大叶非洲棟 (<i>E. cf. angolense</i> var. <i>macrophyllum</i>)	尼日利亚	理查斯 (Richards)
13	巴托樹 (<i>Bertholletia</i> sp.)	巴西	斯普士 (Spruce) (1908, 1 卷, 18 頁)
12*	棒形果 (<i>Balanocarpus heimii</i>)	馬來半島	福克士瓦菲 (1927, 53 頁)
12**	龍腦香 (<i>Dryobalanops aromatica</i>)	馬來半島	福克士瓦菲 (1927, 54 頁)
17	椴樹 (<i>Tilia</i> sp.)	—	肯尼基薩 (Kannegiesser) (Büsgen & Münch) (1929, 38 頁)
15	栗 (<i>Castanea sativa</i>)	—	肯尼基薩 (Kannegiesser) (1929, 38 頁)
23***	世界爷 (<i>Sequoia dendron giganteum</i>)	加利福尼亞	狄曼 (1935, 909 頁)
12	紅櫟 (<i>Quercus robur</i>)	威尔斯	埃耳及亨利 (1907, 2 卷, 309 頁)
23****	馬來杉 (<i>Agathis australis</i>)	新西兰	狄曼 (1935, 911 頁)

* 这是我們所有紀錄中馬來半島最大的樹(福克士瓦菲)。

** 胸徑以直徑計算。

*** 高出地面 10 英尺計算直徑。

**** 以直徑計算。

雛菊長在樹上形如赤楊。”在雨林區域木本植物不僅構成了大部分的森林植被，即在植被各個發展階段也起着重要的作用，例如在赤裸裸的岩石及土壤上開拓林地，在湖沼及沼澤里形成出植被等。

雨林羣落的喬木種類非常多而體積的大小不一。熱帶喬木的體積有時過分地被夸大了。雨林中較高大的喬木的平均高度很少超過 150—180 英尺 (46—55 米)。雖然個別植株也超過 200 英尺 (60 米)，而高达 300 英尺 (92 米) 的樹也曾有過若干可靠的記錄。根據鍾士 (Jones, 1945) 的報導，在歐洲及北美，森林的優勢樹種常達到 100 英尺 (30 米)，在特別優良的條件下可達 150 英尺 (46 米)，故雨林樹種雖則常比溫帶森林的喬木來得高大，但仍比不上加利福尼亞的紅杉或澳洲的桉樹。以胸圍而論，雨林最大的樹也遠比不上較高緯度的

种类。最大的纪录是 56 英尺(17 米)，再大一米的树就很罕見，而一般雨林乔木的胸围都是細长的多于粗大的。雨林及其他类型的乔木的体积的纪录見表 1。

在欧洲或北美的森林，优势种只属于少数的种或单独的种；在不寻常的情况下，每半英亩的森林可以具有 20 至 25 种 [白劳恩 (Braun), 1941, 236 頁]，或者 25 至 30 种高大的乔木(辛伯尔, 1935, 831 頁，北美大西洋岸)。在热带雨林通常每英亩不少于 40 种直徑在 10 厘米以上的树，有时且超过 100 种。华萊士 (A. R. Wallace, 1878, 65 頁)說道：“如果旅行家注意到一株特別树种而想再多找几株的話，常纵目四方而一无所得。他在四周，可以看到各种不同形式、体积及顏色的树木，但很难找到重复出現的种类。时复一时在前进中以为看見了他所要找寻的树，但仔細一看又是別的，最后或者在半英里外他可以碰到第二株，或者完全失望，直到另一个机会他偶然地才再碰上了它。”

种类繁杂确是雨林的主要特征，許多其他特点常常是直接有賴于这一点，各种不同的乔木常以均匀的比例相混生；但偶見一个或两个树种比之其余的种类特別众多。故雨林通常是属于具有大量的相等优势种的羣系，但有时只为一或两个优势种；具有多数优势种的叫混合森林，那些具有单独优势种的叫单优森林(参考第 10—11 章)。

雨林乔木的种类虽然这么多，但总的說来它的一般形象与外貌是非常整齐的。树干挺直而細长，只在靠近树梢处才有分枝。基部具有板根。凸脊状的突起是雨林乔木很特別的性状，其他羣系很少形成板根。树皮薄而平滑不具深裂及显著的皮孔。绝大部分的大树乃至灌木与小树都具有大形、革質、暗綠色、全緣的叶，它的形状大小和結構很象英國一般花园所栽植的樟腊櫻(*Prunus laurocerasus*)。当叶子是复叶时，如豆科植物的叶，每一片小叶的形状和大小很象其他乔木的单叶。由于叶子的一致性遂不可避免引非植物学的觀察家錯誤地認為这种森林主要是由樟科植物所构成的。大部分叶子的相类似和暗昧的顏色主要是和森林的單調的形貌相适应。大形而且顏色显著的花朵是不常見的；多数的乔木及灌木都是长着不显著的，通常是綠