

海南岛热带天然林主要功能群 保护与恢复的生态学基础

臧润国 丁 易 张志东 邓福英 毛培利 著

life

科学出版社

海南岛热带天然林主要功能群 保护与恢复的生态学基础

臧润国 丁 易 张志东 邓福英 毛培利 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书以海南岛典型的热带天然林为对象,在概述热带天然林及其相关理论研究进展的基础上,对其主要功能群进行了辨识;探讨了主要功能群对变化生境的适应性;分析了退化天然林恢复过程中不同功能群的动态变化规律;应用野外公里网格调查与“3S”技术相结合的方法,对典型区域内的植被斑块进行了类型划分,比较了主要功能群在不同生境中的适宜性,建立了以功能群为基础的景观动态模型。在对研究理论成果综合的基础上,探讨了热带天然林保护、恢复与经营的对策。本书所表达的成果不仅发展和完善了天然林生态系统保育和退化生态系统恢复的理论体系,同时也为我国复杂(物种丰富)林区天然林保护等生态建设工程提供了科学依据。

本书可供从事生态学、林学、植物学、地理学和环境科学的研究人员和管理工作者,以及高等院校的师生参考。

图书在版编目(CIP)数据

海南岛热带天然林主要功能群保护与恢复的生态学基础/臧润国等著.

—北京:科学出版社,2010

ISBN 978-7-03-028455-6

I. 海… II. 臧… III. 热带林:天然林-森林生态系统-森林保护-研究-海南省 IV. S718.54

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 147578 号

责任编辑:韩学哲 沈晓晶/责任校对:张 琪

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010 年 8 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2010 年 8 月第一次印刷 印张:26

印数:1—1 200 字数:596 000

定价:98.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序

海南省是我国最大的热带省份。海南岛的热带林属于亚洲雨林的北缘类型，是我国森林植被中区系和结构最复杂的类型，具有很高的特有性、多样性和复杂性，是我国乃至世界的宝贵的自然财富，具有十分重要的保护价值和科学意义。

由于海南岛有非常明确的自然边界，其干扰体系、地质历史过程及与周边区系的关系比较易于分析，有利于对天然林生态系统的形成和变化规律的认识；海南岛全岛中高周低，地貌地势既复杂多变。又有明显的规律性；岛内生态因子、生境和生物群落类型由于受不同方位的影响，因此呈水平格局和垂直梯度变化的规律显著；加之群落结构复杂，生态系统的格局及其动态关系都有不同程度、不同方式的表达，因此是进行生态学及相关学科科学研究和试验的最为理想的场所之一。海南岛在尖峰岭、霸王岭、五指山、吊罗山等都保存有一定面积的原生热带低地雨林、季雨林、山地雨林、山地常绿林、山顶矮林等类型以及它们的演替系列，同时也具有由各类热带林被破坏后所形成的各种退化生态系统类型，包括受不同年代、不同采伐方式和不同采伐强度干扰后形成的次生林，少数民族在不同年代刀耕火种后形成的不同大小和处于不同恢复阶段的植被斑块，台风等自然干扰破坏后形成的处于不同恢复阶段的干扰斑块，农耕撂荒后形成的灌木林、荒草地，种植橡胶等经济作物后形成的低产人工林地和严重水土流失地等，这些处于不同过程、不同类型的热带群落类型为开展热带天然林保护和恢复的研究提供了难得的良好对象。在以往的有关海南岛热带林理论研究中，主要针对的是海南岛的热带原始林，而对那些受人为干扰后的自然恢复的森林植被关注较少。臧润国博士及其年轻团组所著的《海南岛热带天然林主要功能群保护与恢复的生态学基础》一书，是他们刚刚完成的国家自然科学基金重点项目等课题的理论总结，也是对前人研究工作的深入和补充。全书以海南岛热带林及相应的退化生态系统为研究对象，以功能群为主线，对刀耕火种和商业采伐干扰后恢复的低地雨林和山地雨林进行了恢复与保育生态学研究。该书很好地与海南岛以往的研究成果进行了衔接，体现了海南岛热带林生物多样性及其保护与恢复的最新研究成果。该书是作者在第一手调查和实验资料的基础上，结合国际相关研究的最新理论完成的。如果亲眼见到他（她）们常年在酷热、水湿、虫蚊交加的山岭做调查、试验的情景，就会知道这些数据和成果来之不易，会被他们献身科学事业的精神所感动。该书学术思路清晰、主题明确、针对性强、内容新颖，是一本具有很高参考价值的专著，值得从事相关学科领域和专业的科研、教学和管理科技同行们一读，故欣为此序。

中国科学院院士

蒋有绪

2009年8月2日于中国林业科学研究院

前言

一、热带天然林保护与恢复的意义

在陆地上热带天然林的生物多样性最高,生态功能也最为强大,在维护地球生态平衡中具有至关重要的作用,常被喻为“地球之肺”和“地球物种的博物馆”。据估计,占地球覆盖面积7%的热带雨林中生存着地球上约50%的物种(Wilson 1992)。热带地区共有植物165 000种,其中,热带美洲约90 000种,热带非洲35 000种,热带亚洲40 000种,这些植物中的绝大多数都生活在热带森林中。热带天然林的植物物种多样性要比地球上任何生境中的都高(Richardson et al. 2001)。某些热带天然林中,在仅0.5km²范围内存在的树种数就比整个北美洲或整个欧洲的树种数还多(Burslem et al. 2001)。

天然森林退化是自然生态环境恶化的重要因素,因此,退化森林的恢复与重建就成了生态研究的热点和国际前沿学科之一,众多的国际协作组织都将植被恢复作为重要的研究内容(Dobson et al. 1997; Lamb et al. 2005; Chazdon 2008)。热带天然林的退化是非常严重的,据估计,印度尼西亚Kalimantan低地雨林保护区十几年就消失了56%以上(Curran et al. 2004),全球每年大约有1 300 000hm²的热带森林被毁掉,释放出5.6~8.6Gt的碳,14 000~40 000种物种从热带天然林中消失。由于温室气体的排放,21世纪地球表面的温度有可能上升1~4℃,从而导致更加严重的洪涝和干旱,并增加物种灭绝和外来物种侵入的速率。保护热带天然林既能减少全球变暖,又能减少生物多样性的丧失(Kremen et al. 2000)。

如何使热带森林生态系统发挥其应有的维护地球环境和保存丰富生物多样性的作用,迫切需要科学家解决两方面的问题:一是如何有效地保护现存的热带天然林,使其不再因遭受进一步的破坏而退化?二是如何使由于热带天然林受到不同程度损害而形成退化的生态系统尽快得到有效的恢复?为了更加科学合理地保护和恢复热带天然林,近年来有不少杰出的生态学家、林学家、植物学家和经济学家对热带天然林的结构、动态、功能和评价等许多方面进行了深入细致的研究,取得了不少重要的成果(Burslem et al. 2001, Achard et al. 2002)。其中,热带天然林的保护与恢复,就是热带生态学、生物多样性保育和热带林业研究中的一个热点和难点。

二、热带天然林功能群的保护与恢复

保护或恢复生态系统的关键在于保护或恢复其物种多样性(Hails 2002),特别是主要功能群的保护与恢复。热带森林物种繁多,它们之间以及它们与环境之间相互作用的结果,就使得每个物种有不同的空间分布格局,形成了不同的物种组合,并执行不同的生态功能,从而在热带林中形成了不同的功能群(Denslow 1996)。深入分析不同物种间的组配格局,调节和控制这种格局的内在机制及其随时空条件的变化规律,将有助

于我们认识热带森林生态系统的内稳态机制和受损过程,并寻求快速、有效的保护和恢复途径。有关物种多样性与生态系统功能的关系,是近年来生态学研究中的一个热点(Loreau et al. 2001; Tilman et al. 2001b; Hooper D U et al. 2005),并且在物种多样性与生态系统功能之间关系的描述、重要生态功能种的鉴别以及在揭示多样性对生态系统功能作用的机制等方面已取得了不少进展,但还有许多问题有待进一步做深入细致的综合研究(Loreau et al. 2001)。物种或功能多样性的作用被认为是随物种或功能群之间差异的增加而增加,而物种或功能群之间的差异却又会影响到由功能组成的不同所引起的效应(Tilman et al. 1997)。当群落物种的组成数量巨大时(这在热带天然林中非常突出),将不同种类的物种按照其结构或功能进行生态种组或功能群的划分,在研究生态系统的结构(或多样性)与生态功能的关系以及热带林的动态模拟时,就显得非常有用和必要(Köhler et al. 2000)。功能群的概念起源于物种共存机制和生态位研究过程中所产生的生态种组,功能群与生态种组概念虽然有一定的相似性,但是二者在内涵上还是有很大区别的,生态种组主要侧重于物种对环境资源和生态系统结构的反应,而功能群则更侧重于物种对生态过程和功能的作用(Blondel 2003)。功能群的研究可以在对生态种组初步分析的基础上进行。对功能群进行研究时,首先要对生态系统中不同的植物功能群进行辨识(Köhler et al. 2000)。植物功能群的划分指标可能是多种多样的,如相关生物学特性的整体特征、生态对策、某些功能的相似性、对干扰的反应等(Lavorel et al. 1997)。虽然有关顶级种、先锋种、耐荫种、喜光种等种组的划分主要是依据树种对环境的反应来确定的粗略类型,但对于热带林功能群,目前还很难精确地直接按照生态系统的功能性状指标来划分,一般主要是采用一些间接的性指标作为划分的基础(Cook et al. 2001)。例如,Denslow (1996)主要是依据热带林中植物生活型的类型将其划分为乔木、灌木、层间植物等功能群,并阐述了不同的功能群与干扰后群落动态及生态恢复的关系。Köhler 等(2000)则在研究马来西亚的低地雨林时,按照演替状态和潜在最大高度等级的组合将热带雨林划分为 15 个功能群,并将此功能群划分应用到了以光合生产为基础的过程模型如 FORMIX3 和 FORMIND。这类功能群的划分有可能在其他地区应用,并有助于建立更加符合实际的基于过程的热带天然林生长模型。Metzger (2000)则在研究巴西热带破碎化的景观中树种功能群多样性与景观结构的关系时,按照传播因子将树种划分为动物传播种、空气传播种等功能群,并证明不同功能群对景观参数变化的敏感性不同。Breshears 和 Barns (1999b)在景观水平上研究了功能群类型和环境异质性的关系,并提出了概念模型。在功能群划分的基础上,有些学者还对不同功能群在生态系统结构与功能中的作用进行了不同程度的研究和探索(Symstad 2000; Reich et al. 2003; Reich et al. 2004)。环境因子的变化不仅直接影响着各功能群内物种的组合、分离及其组成比例,还影响着景观中不同功能群类型的分布格局和数量配比。土壤因子通过影响生态系统的养分循环,对不同功能群的组成和功能具有非常显著的影响(Breshears et al. 1999b; Reich et al. 2003)。近年来,在热带天然林保护与恢复的研究中,乔木以外的其他生活型的作用也越来越引起人们的注意,特别是有关藤本植物功能群在热带林结构和多样性维持中的作用,备受热带生态学家的关注。发达的层间植物是热带天然林最为明显的外貌标志之一。而藤本植物又是热带林层间植物中最为繁盛的功能群之一,对热带林的生物多样性和生态功能具有显著贡献(Phillips et al.

2002b; Schnitzer and Bongers 2002; Pérez-Salicrup et al. 2004)。另外,某些草本植物在天然林受到一定程度的干扰时,也会在演替的某个阶段表现出非常明显的优势,在森林的动态变化中发挥着举足轻重的作用。例如,在海南岛热带林受到严重采伐破坏后,棕叶芦在森林的恢复中就起着抑制树木发展、进而减缓进展演替的功能(蒋有绪等 1991)。在热带天然林保护与恢复生态的研究中,非常有必要对这些独特的功能群给予足够的关注。

三、干扰体系与热带天然林动态变化规律

森林生态系统是一个动态的开放系统,其变化过程既受到群落内生物之间和生物与环境之间的相互作用的影响,又受到外部干扰事件的影响,并且起调控作用的往往是外部的干扰事件。造成热带天然林退化的因素主要有自然活动和人为活动两个方面:前者包括台风、雷暴、林火等;后者主要包括商业性采伐、刀耕火种、热带作物种植、放牧等。真正能够对天然林造成破坏,而使其变为受损生态系统的自然干扰是热带地区的大型干扰事件。大型干扰指干扰破坏的面积较大(一般为 0.1hm^2 以上)的自然干扰(臧润国等 1999)。由于其作用的强度大、面积广,因此,一般对群落结构造成的破坏也较大。在许多热带地区,大型灾难性的干扰是很常见的,并常以大型的暴风雨形式出现,造成的干扰破坏面积常常能达到数百平方千米(Vandermeer et al. 2000),而一般的树倒形成的林隙常常只有数十到数百平方米。森林动态变化的具体过程和机制往往与干扰事件的具体特性有关,不同规模、不同强度和不同方式的干扰对热带林的破坏程度及其以后的恢复演替过程产生的影响不同。虽然大型干扰为阳性树种提供了大量的更新和补充的空间,但由于干扰发生的时间短促,在短期内阳性树种不能提供足够的种子或其他繁殖体来占据如此充足的空间,从而为其他非先锋的、但有一定繁殖体来源的物种提供了生态位(Vandermeer et al. 2000)。非先锋树种的补充限制性(recruitment limitation)(Hubbell et al. 1999)以及树种利用林隙的专性化(gap specialization)(Denslow 1987)都在热带林中普遍存在。这就启示我们,在干扰发生后一定的时期内,可以采取主动措施,人为地选择符合特定保护或经营目标、对生态系统进展演替和功能恢复有促进作用、但由于补充限制性而不能到达干扰后生境的树种或功能群,填补空缺的生态位,从而加速恢复的进程。在热带林中经常出现且对热带林生物多样性维持不可缺少的却是小型干扰,小型干扰的表现形式一般都是树倒后出现的林隙。小型干扰一般不会产生退化生态系统,是森林生物多样性动态维持的重要动力。小型干扰体系的研究为我们模拟自然,保护、恢复和经营天然林提供了良好的参照体系和模型构建与系统模拟的基础单元。在人类活动中,商业性采伐是造成大面积森林破碎化并产生退化生态系统的最重要的方式之一(Curran et al. 1999; Nepstad et al. 1999; Curran et al. 2004; Asner et al. 2005),采伐后退化天然林的生态恢复一直是恢复生态学家和森林经营者们非常关注的课题。关于采伐与物种多样性的关系是非常复杂的,需要考虑不同的森林类型、采伐时期、方式、强度、土壤、地形等实际条件。至于采伐对不同景观破碎化程度的影响以及不同功能群或物种组对干扰的反应等,还需要细致地开展相关的研究工作(Cannon et al. 1998; Cannon et al. 1999)。造成热带天然林破坏的另一种方式就是刀耕火种,刀耕火种的土地弃耕后一般都变成了灌丛和草地,群落结构单一,生物多样性锐减,生态

功能低下。这类退化生态系统的恢复是近年来热带恢复生态学研究的一个重要方向 (Fox et al. 2000; Read et al. 2003b; Vieira et al. 2007)。自然干扰或人为干扰所导致的景观破碎化过程直接或间接地影响着景观的结构、功能和动态。同时,对植物种群的大小和灭绝速率、扩散和迁入、遗传和变异、存活力和灭绝阈值等产生作用 (Metzger 2000)。采伐和刀耕火种是造成森林景观破碎化的重要原因,景观破碎化对不同的功能群有不同的影响。例如,破碎化更容易造成在热带林生态系统的结构和功能中具有非常重要作用的功能群——超冠层树木 (emergent trees) 的死亡,从而对整个生态系统产生一系列的影响 (Laurance et al. 2002b)。气候变化通过干扰体系对热带林的发展和变化具有极其长远和间接的作用。在那些发生大型干扰太频繁的地区,许多树种就不能在两次干扰的间隔期内完成生殖成熟,从而导致种群维持潜力的下降,在这种区域内,干扰频率的增加就有可能减少物种的丰富度或功能群的数量,甚至造成某些功能群的解体或其生态关键种的消失。相反,在某些区域却会因为暴风雨等大型干扰的频率太小而使竞争排斥发生作用,这时就需要补充限制性或生境特化等起主导作用,以维持热带林的物种和功能群的多样性。在这样的区域,大型干扰可能会增加物种多样性 (Vandermeer et al. 2000)。由此看来,由于气候的变化以及干扰的增加或减少,对不同生态系统内的功能群会产生不同的作用。

四、热带天然林更新与恢复的生态动力学机制

热带天然林生态系统变化的生态动力学机制与森林动态 (forest dynamics) 理论有非常密切的关系。到目前为止,有关群落动态与演替的机理已有一些相对成熟的理论。特别是有关植物的生活史特性和干扰体系相互作用机制的研究,使生态学家们能够更加清楚地认识森林群落的动态变化规律。演替或森林动态研究中常常将物种分为早期演替种和后期演替种两大生态种组。演替多样性 (successional diversity) 大多可以用两大种组物种特性随环境的变化来解释 (Rees et al. 2001)。不同类型的植物功能群在森林演替与恢复的不同阶段中出现的比例不同。热带林的种子和幼苗阶段是热带林树种更新和生态位分化最关键的阶段之一 (Grubb 1977),其中有不少方面都与热带天然林的更新与恢复机理有很大的关系。关于种子库和幼苗库的研究,开始多以草本植物为主,但近年来对森林中种子及幼苗库的研究与日俱增 (Dalling et al. 1998; Connell et al. 2000; Valbuena et al. 2001; Capers et al. 2005b; Martins et al. 2007; Zang et al. 2007; Zang et al. 2008)。在原生植被的保护和退化植被的恢复中,研究土壤种子库与地上植物的相互关系是非常重要的,因为在许多生境下,当地上的幼苗不能建立或成体不能繁殖时,土壤种子库在恢复地上种群的组成和遗传多样性中就具有重要的作用。所以,种子库可以缓冲灭绝的速率,可以使一个种群在一个地区存留更长的时间。种子在一定生境萌发成为幼苗后,常常在林下形成幼苗库,幼苗库是许多树种保证到达幼树或大树阶段的一个缓冲机制,在幼苗补充为幼树或大树的过程中具有重要的“保险”作用。在树木的生活史过程中,至少可以划分为种子、幼苗、幼树、大树等几个阶段,其中,幼树和大树的种群大小和空间格局等特性在很大程度上都依赖于前两个阶段,因此,有些科学家把种子萌发出土、幼苗的补充、萌生迁入等称为供应方过程 (supply-side process) (Connell et al. 2000),在热带林更新演替和自然恢复中具有非常重要的基础作用。

五、海南岛热带天然林保护与恢复生态学研究的基础

我国对热带森林的研究始于新中国成立后我国老一辈植物学家、生态学家和林学家的先导性工作。20 世纪 50~60 年代,学者们分别对我国热带天然林的区系、外貌和结构等进行了初步的调查研究。80 年代以后,研究的深度和广度进一步加强,取得了一系列阶段性的成果。例如,中山大学,中国科学院植物研究所,华南植物研究所,昆明植物研究所,生态环境中心,云南大学,南京大学,海南大学,厦门大学,中国林业科学研究院热带林业研究所和森林生态环境与保护研究所等对我国不同类型热带森林的结构和功能进行了较为细致的研究。这些研究使我们对热带森林的结构和功能规律有了深入的认识,为今后开展热带森林结构与功能研究奠定了坚实的基础。

我国在新时期实施的天然林保护工程,引起了全球各界人士的关注,天然林保护工程的科学性和合理性更是生态学家和林学家关注的焦点。近年来,结合天然林保护工程,国家虽然已开始天然林保护技术和试验示范研究工作,但对有关天然林保护与恢复的基础理论,特别是与天然林保护工程密切相关的生态学基础理论还没有进行过系统的研究。海南岛是我国第一个全面实施天然林保护工程的省份,海南岛热带天然林保护与恢复的理论研究,必然是广大科学工作者十分关心的一个重大科学问题。

六、开展热带天然林功能群保护与恢复生态学研究的必要性

我国在有关植物功能群的研究方面,有些学者在草原中进行了初步的工作 (Bai et al. 2004; Zhou et al. 2006; 白永飞等 2001, 2002; 王正文等 2002; 陈世苹等 2003),但在森林生态系统中的研究报道尚少。有关天然林功能群及其保护与恢复理论的系统研究在国内尚处于空白阶段。目前,在海南岛全面实施的天然林保护工程、野生动植物保护和自然保护区建设工程以及退耕还林工程中,都把热带天然林生态系统的保护或恢复作为工程的重要内容,这些林业生态建设工程都需要把天然林保护与恢复的理论作为其基本的科学依据。另外,从以往的研究基础来看,主要针对破坏较少的原始林,我们已对海南岛热带林的区系、物种进化、群落结构、生物多样性、生态系统功能等进行了较为系统的研究 (胡玉佳等 1992; 曾庆波等 1997; 蒋有绪等 2002; 臧润国等 2004; 王伯荪等 2005),但有关海南岛热带天然林主要功能群保护与恢复的生态学研究还几乎没有涉及。以往的国内外研究中,也没有在一个项目中同时将保护和恢复结合起来作为一个整体进行系统的研究。针对海南岛热带天然林物种丰富、组成复杂的特点,我们选择热带天然林的主要功能群作为重点研究对象 (限于精力和财力等,主要考虑植物功能群),以期抓住热带天然林动态变化的主体,开展有针对性的研究和探索,为天然林的保护和恢复提供主要的理论指导;同时,考虑到海南岛热带天然林原生生态系统与退化生态系统的相关性和海南岛生态建设工程对热带天然林保护与恢复的整体需求,我们将热带天然林的保护与恢复纳入同一个研究内容中,这样既可以在研究中提供学科交叉产生创新性的科学理论成果,又可以对我国目前正在逐步实施的天然林保护工程提供科学依据。

七、本书的分工与致谢

本书主要是在国家自然科学基金重点项目“海南岛热带天然林主要功能群保护与恢

复的生态学基础”(项目编号: 30430570)的资助下完成的,部分内容同时还得到了科技部基础性工作专项项目“海南岛及西沙群岛生物资源考察”(项目编号: 2006FY110500)、国家“十一五”科技支撑课题“自然保护区功能区划技术研究”(项目编号: 2008BADB0B02)、国家重点基础研究发展计划“973”课题“退化森林植被的定向恢复机制与调控途径”(项目编号: 2002CB111505)、国家林业局“948”项目“森林野生动植物及自然保护区分区管理技术引进”(项目编号: 2002-54)和国家自然科学基金面上项目“海南岛热带森林生态系统退化过程与恢复机制”(项目编号: 30340047)的资助。

本书的学术思想和写作框架是在臧润国研究员的主持下完成的,蒋有绪院士和刘世荣研究员给予了很多指导,并提出了许多宝贵意见。本书是课题组成员及有关合作研究者集体努力的结晶,主要是臧润国及其所指导的博士生多年来辛勤劳作的成果。本书主要是以项目的前期工作基础和几个博士论文为基础编辑完成的,其中有关热带天然林及其功能群的恢复生态主要由丁易博士(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所)负责编写,有关景观水平上的热带天然林植物功能群生态分析由张志东博士(中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所)完成,有关热带天然林功能群划分和生态关键种确定的内容主要由邓福英博士(云南大学资源环境与地球科学学院)负责编写,有关热带天然林主要功能群的生态适应性及生态功能部分主要由毛培利博士(中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所)负责编写,其余部分由臧润国和丁易博士共同完成。全书的统稿由臧润国完成,文字编校和出版事宜由臧润国和丁易完成。参加本书外业调查和内业工作的还有井学辉、刘贵峰、刘华、陶晶、刘万德、齐耀东、周彬、刘广福、龙文兴、许涵、黄运峰、路兴慧、王进强、周照骊、陈少伟、李儒财、杨秀森、陈庆、杨民、李小成、王永贤、王养、黄卢标、王昌益、农寿千、徐中亮、陈玉凯、魏旭伟、黄志敏、郭伦智、骆士寿、陈德祥、王文毅、林明献、柏程锋、毛振军、赵秀军等同志。

本书的完成得到了有关同仁和领导的大量支持,在此我们特别感谢蒋有绪先生和刘世荣先生对我们工作的指导和帮助,他们二位在项目申请书修改、项目学术思想和技术路线制定、博士生研究方向确定、论文修改发表和项目理论成果提炼等过程中都给予了我们大量的指导和帮助。此外,我们还特别感谢国家自然科学基金委员会生命科学部,感谢中国林业科学研究院森林生态环境研究所、热带林业研究所及其下属尖峰岭试验站,南京大学生命科学学院,中山大学生命科学学院,海南省霸王岭林业局、霸王岭国家级自然保护区管理局和尖峰岭林业局等单位给予我们的大力支持和帮助!由于参与本书编写的作者较多,加之成书过程仓促,其中一定有不少缺点和错误,敬请各位同仁批评指正!

臧润国

2009年7月20日

目 录

序

前言

第 1 章 热带天然林概述	1
1.1 热带雨林与热带林	1
1.2 世界热带雨林的分布	3
1.3 世界热带林的主要类型概述	5
1.4 中国热带林的分布和主要类型.....	11
1.5 热带林的人类利用历史.....	11
1.6 热带林的现在和未来.....	12
第 2 章 海南岛热带天然林概述	17
2.1 海南岛的热带林分布.....	17
2.2 海南岛的主要热带林类型概述.....	17
2.3 海南岛热带天然林的破坏过程和恢复概况.....	21
2.4 海南岛热带天然林保护与恢复的意义.....	23
第 3 章 热带天然林保护与恢复生态学研究进展	25
3.1 热带林生物多样性保护与恢复的若干理论.....	25
3.2 热带森林植物功能群划分.....	36
3.3 热带森林植物功能群的生态适应性与生态功能.....	43
3.4 景观水平上的热带森林植物功能群.....	51
3.5 热带天然林恢复生态学研究进展.....	58
第 4 章 热带天然林主要功能群保护与恢复生态学研究的总体思路	72
4.1 总体思路和方法步骤.....	72
4.2 研究地点自然概况.....	75
第 5 章 热带天然林植物功能群类型划分与生态关键种确定	78
5.1 基于生活型划分的功能群及变化规律.....	78
5.2 基于物种喜光性划分的功能群及变化规律.....	85
5.3 基于物种潜在高度划分的功能群及变化规律.....	91
5.4 基于板根大小划分的功能群及变化规律.....	96
5.5 基于物种木材密度划分的功能群及变化规律	101
5.6 基于种子生物量划分的功能群及其变化规律	107
5.7 基于种子传播方式划分的功能群及变化规律	113
5.8 基于树种叶片习性划分的功能群及变化规律	117
5.9 热带山地雨林物种不同功能性状之间的关系	121
5.10 综合多个功能性状因子划分的功能群及变化规律.....	126

5.11 热带山地雨林主要功能群内主要生态关键种的确定	135
第6章 热带天然林典型植物功能群的生态适应性与生态功能	149
6.1 热带山地雨林早期演替阶段四种植物的生态适应性	149
6.2 热带山地雨林不同演替阶段典型树种的光生态适应性	158
6.3 不同光照强度下不同演替阶段树木功能群幼苗形态特征的季节动态	168
6.4 不同光照强度下不同演替阶段植物功能群光合参数的月动态	177
6.5 热带山地雨林不同演替阶段植物功能群在不同光照强度下的生长动态	184
6.6 热带山地雨林不同演替阶段植物功能群雨季、旱季光合生理日进程	191
6.7 热带山地雨林不同演替阶段植物功能群阴天、晴天下光合生理指标比较	201
第7章 海南岛热带天然林植物功能群的景观生态分析	210
7.1 热带天然林景观恢复动态分析	210
7.2 热带天然林景观中功能群的分布格局与动态	220
7.3 热带天然林景观中功能群分布的影响因素	231
7.4 以功能群为基础的热带天然林景观类型划分	241
7.5 基于植被指数的热带天然林景观中功能群地上生物量空间分布模拟	253
7.6 热带天然林功能群内物种丰富度空间分布与景观格局的相关分析	260
7.7 热带天然林景观中生态关键种的潜在分布	269
7.8 热带天然林景观中基于功能群的潜在自然植被分布模拟	280
第8章 海南岛退化热带天然林的生态恢复	292
8.1 低地雨林刀耕火种弃耕地初期恢复植被的群落特征	292
8.2 刀耕火种弃耕地自然恢复过程中落叶物种比例的变化	300
8.3 热带低地雨林刀耕火种弃耕地木质藤本恢复动态	305
8.4 不同人为干扰方式对低地雨林植被恢复动态的影响	314
8.5 不同采伐方式下的热带山地雨林植被恢复	329
第9章 海南岛热带天然林的保护、恢复与经营	337
9.1 热带天然林主要功能群保护与恢复的理论成果概述	337
9.2 基于主要功能群保护与恢复理论成果的应用前景	343
9.3 海南岛热带天然林经营	343
主要参考文献	351

第1章 热带天然林概述

热带森林是地球上最重要的生态系统类型之一，同时也是物种最丰富和结构最复杂的陆地生态系统。虽然人们对热带林的重要性早有认识，但由于其多样性、复杂性和可及性等限制，对它的研究还非常欠缺。本章对热带林的概念、类型、分布、基本特征和变化趋势等加以概述，旨在为以后的深入研究和分析奠定基础。

1.1 热带雨林与热带林

在全球气候变化和生物多样性不断减少的背景下，热带雨林 (tropical rainforest) 是科学家和社会各界最为关心的植被类型之一。热带雨林最早由著名的植物学家 A. F. W. Schimper 在他的《植物地理学》中首次提出，是用于称呼热带常绿林 (tropical evergreen forest) 的科学术语。德国博物学家 Humboldt 则将他考察过的南美雨林称为希莱亚 (Hylaea)，另外，urwald 也是德语中常用的描述热带雨林的词汇。而在英文中则通常使 bush、jungle、brush 和 scrub 等来描述热带林及其次生林。严格意义上的热带雨林专门指那些分布在赤道附近、终年在高温多雨的气候条件下的植被类型，这些地区不存在干湿季的变化，即月平均降水量均大于 100mm。19 世纪，德国植物学家 Schimper 广泛收集和总结了热带地区的科学发现和各种资料，把潮湿热带地区常绿高大的森林植被称作为热带雨林，并从当时的生态学角度对它进行了科学描述和解释。热带雨林具有独特的外貌和结构特征，与世界上其他森林类型有清楚的区别。热带雨林主要生长在年平均温度为 24℃ 以上，或者最冷月平均温度为 18℃ 以上的热带潮湿低地。Schimper 在 1903 年曾对热带雨林做过扼要的解释：“常绿喜湿，树木高度超过 30m，富有厚茎的藤本、木质及草本的附生植物” (胡玉佳等 1992)。热带雨林是地球陆地生态系统中物种最为丰富、群落结构最为复杂、生产力最高的自然生物类群区 (biomes)。例如，在某些热带林 1hm² 的群落中，胸径为 10cm 树木的物种数量可达到 250 种 (Leigh Jr et al. 2004)，而 0.5km² 的婆罗洲或亚马孙的热带雨林中所拥有的树种数与欧洲、北美洲和亚洲温带森林的树种总和相当 (Wright 2002)。热带林中的动物，特别是昆虫的物种多样性十分丰富，全球 80% 的昆虫分布在热带林中。在秘鲁的 Tambopata 保护区内，一颗乔木上可以发现 43 种蚂蚁，而在 13 590acre^① 的 Peruvian 保护区内则有 1209 种蝴蝶；巴拿马 2.5acre 的森林中有 18 000 种甲虫，而该地区一个树懒的毛发中可以容纳 3 种甲虫、6 种螨类、3 种蛾类 (Jukofsky 2002)。除此之外，大量分布的附生植物和木质藤本也成为热带雨林显著区别于其他植被类型的重要特征 (Richards 1996; Schnitzer et al. 2002)。

由于地球赤道附近大陆和海洋的不规则分布，因此热带林并非沿赤道向南北均匀分

① 1acre=0.404 686hm²

布,而且随气候和土壤条件的改变也出现各种类型的森林植被。按照 Holdridge 的生活区系统,严格意义上的热带雨林仅分布在气候极度湿润的小片区域,如婆罗洲和哥伦比亚,因此这个系统排除了 Schimper 划分的非洲热带雨林、美洲热带雨林和亚洲热带雨林。不过有时候热带雨林的定义更加广泛。例如,澳大利亚将季节性气候下的热带季雨林(monsoon forest)也划分为热带雨林。因此部分学者认为热带雨林应该采用其他科学术语来表述,如热带适雨林(tropical ombrophilous forest)、热带常绿林(tropical evergreen forest)或复合叶肉藤本林(complex mesophyll vine forest)(Richards 1996)。实际上热带地区不仅包括这些常绿的低地雨林,还包括那些存在季节性干旱、大陆海洋交错或沼泽生境中的植被类型。因此大多数有关热带雨林的著作中不仅包括热带低地雨林(tropical lowland rain forest),还包括山地雨林(montane rain forest)、热带云雾林(tropical cloud forest)、干旱林(dry forest)、季雨林(monsoon forest)、季节性雨林(seasonal rain forest)、多刺林(thorn forest)、石南林(heath forest)、泥炭沼泽林(peat swamp forest)、红树林(mangrove forest)(Whitmore 1984; Richards 1996; Whitmore 1998; Allaby 2006)。不同学者对热带林植被的命名也存在一定的差异。例如,Whitmore(1998)将热带雨林划分为热带低地常绿雨林(tropical lowland evergreen rain forest)、热带半常绿雨林(tropical semi-evergreen rain forest)、山地雨林、石南林、泥炭沼泽林和淡水沼泽林(freshwater swamp forest)等。而 Richards(1996)在 *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study* (Second edition) 中介绍的森林类型包括雨林(rain forest)、季雨林、稀树草原(savanna)、低山雨林(lower montane rain forest)、常绿季节林(evergreen seasonal forest)、半常绿季节林(semi-evergreen seasonal forest)、山地雨林、落叶季节性雨林(deciduous seasonal forest)、石南林、多刺林、淡水沼泽林、红树林、海滨植被(costal vegetation),以及分布在石灰岩和超基性岩(ultrabasic rock)的森林等。在这个意义上,热带雨林在很多情况下囊括了热带地区所有的植被类型,因此热带雨林在广义上等同于热带林(Richards 1996),不过在有些场合下也有专门指狭义的湿润雨林,即赤道雨林(主要是常雨的低地雨林和山地雨林)。由于热带林通常与亚热带森林、稀树草原和有林地紧密联系,因而定义一个准确和能够被广泛接受的热带林的概念非常困难。因此对于热带地区分布的森林而言,统称为热带林似乎更加合理和简洁,在本书中也将主要以热带林的概念来介绍世界热带地区的森林植被类型。据联合国粮食及农业组织(FAO)估算,全球 2000 年的热带林面积约为 1803 万 km^2 , 49% 的热带林分布在热带美洲,而热带非洲和热带亚洲分别占全球热带林面积的 34% 和 16% (Lewis 2006)。其中热带湿润林面积为 1172 万 km^2 , 热带美洲、热带非洲和热带亚洲分别占全球热带湿润林面积的 56%、19% 和 26%。

热带地区环境条件和适应于不同环境条件的物种类型丰富多样,因而在不同环境条件下常常出现多种植被类型,而且也表现出不同的外貌和结构特征。自然植被的连续梯度变化和镶嵌分布为热带林植被划分和命名带了极大的困难。在热带地区,通常将月降水量低于 100mm 的月份定义为干旱月。根据年降水量和年干旱月份数, Richards 将年平均温度为 20°C 的热带雨林分布区气候划分为 6 个类型,并对应相应的植被类型: ①热带极潮湿气候(tropical supper wet),年降水量为 3000mm,全年无干旱月数;

②热带潮湿气候 (tropical wet), 年降水量为 2000mm, 全年有 0~3 个干旱月; ③热带季节性潮湿 (tropical wet-seasonal) 气候, 年降水量为 1700mm, 全年有 3~5 个干旱月; ④热带湿润间有明显干旱 (tropical wet-dry marked by dry season) 气候, 年降水量为 1200mm, 全年有 4~6 个干旱月; ⑤热带半湿润 (tropical wet-dry with long-dry season) 气候, 年降水量为 700mm, 全年有 6~8 个干旱月; ⑥热带半干旱 (tropical semi-arid) 气候, 年降水量<700mm, 全年干旱月数>8。根据以上气候划分, 热带极潮湿气候和热带潮湿气候下的植被为低地雨林, 热带季节性潮湿气候下的植被为常绿季节林, 热带湿润间有明显干旱气候下的植被为半常绿季节林, 热带半湿润气候下的植被为落叶季节林, 热带半干旱气候下的植被为多刺林。因此, 落叶季节林相对于 Schimper 的季雨林, 而多刺林相对于 Schimper 的稀树草原 (朱华 2005)。因此, 热带林可以划分为以水分为主导因子的水平地带类型和以热量为主导因子的垂直地带类型。水平地带类型可以大致划分为 3 类: 无水分胁迫的热带雨林 (主要是低地雨林), 部分水分胁迫的热带干旱林 (包括常绿、半常绿和落叶季节雨林或者季雨林), 存在严重水分胁迫的多刺林、石南林和稀树草原。垂直地带类型可以划分为热带低地雨林、山地雨林、云雾林三个主要类别。而其他热带植被类型, 如泥炭沼泽林、淡水沼泽林、红树林、石南林等均为热带特殊环境条件下的非地带性植被类型。

1.2 世界热带雨林的分布

沿地球赤道南北 $5^{\circ}\sim 10^{\circ}$ 范围为世界热带雨林的主要分布区域。然而由于地球陆地表面南北分布不规则的特性, 以及山体、风向、海洋气流和温度的相互作用, 某些地区可延伸至 $15^{\circ}\sim 25^{\circ}$ 。例如, 尽管我国云南西双版纳远离赤道, 然而由于喜马拉雅山脉的隆起导致来源于印度洋的暖湿气流在此被迫抬升而形成高温多雨的气候条件。Richards (1952, 1996) 将全世界的热带雨林划分为 3 个大的群系: 美洲雨林群系、非洲雨林群系和印度-马来雨林群系。然而由于板块运动形成的生物地理格局和发生发展过程的不同, 非洲的马达加斯加热带雨林的生物区系明显不同于非洲大陆 (Primack et al. 2005; Corlett et al. 2006)。同样, 在亚洲印度-马来雨林群系中, 新几内亚和澳大利亚由于长期的生物区系交流阻隔, 因此也具有独特的生物地理区系特征 (Primack et al. 2005; Allaby 2006)。

美洲雨林群系以亚马孙河流域为中心, 向西扩展到安第斯山脉, 向东至圭亚那, 向南到玻利维亚和巴拉圭, 向北则延伸到墨西哥南部及安的列斯群岛 (Richards 1996)。美洲雨林为世界上面积最大的雨林群系, 占全球热带雨林的 45%, 同时存储了 40% 的陆地碳 (Malhi et al. 2000)。生物学家通常把该地区称为新热带 (neotropics), 因而该地区的热带雨林被称为新热带雨林 (neotropical rain forest)。实际上美洲雨林主要由三大块组成, 最大的一块覆盖于亚马孙河和奥里诺科 (Orinoco) 河相毗邻的广大流域。亚马孙河流域主要集中在巴西的北部和中部, 从南美西部的安第斯山横跨整个南美大陆, 全长约 3000km。而奥里诺科河流域源自哥伦比亚和委内瑞拉东部, 并沿巴西边界与亚马孙河流域接壤。同时这块最大的热带雨林也包括巴西东北部、圭亚那、苏里南和法属圭亚那的热带林。巴西大西洋森林 (Brazilian Atlantic forest) 则是新热带雨林的

第二块热带林。这块沿巴西东南大西洋海岸线分布的热带林长约 2000km, 但宽度通常不超过 160km。亚马孙雨林和巴西大西洋森林之间则被连绵数百千米的干旱灌丛和稀树草原隔开。长期的人类活动和资源利用已经导致巴西大西洋森林分布面积仅为原来的 5%。美洲雨林的第三块从南美洲西北部的太平洋海岸开始, 穿越中美洲达到墨西哥最南端 (Primack et al. 2005)。

非洲雨林群系主要集中于刚果河流域, 其中约一半的热带雨林分布在刚果民主共和国中, 其余的则主要集中于刚果共和国、加蓬和喀麦隆。除此之外, 沿西非海岸分布有长约 350km 的热带雨林, 分布范围从加纳到科特迪瓦, 从利比里亚到最东边的塞拉利昂。这两块非洲最大的热带雨林之间则被位于多哥、贝宁和加纳东部的干旱林地 (dry woodland) 和热带稀树草原隔断。在非洲东部山地, 很多小面积的热带雨林呈斑块状分布在干旱林地之中。虽然这些西部雨林面积较小 (约 10 000km²), 但是这些山地分布的森林与西非和中非的隔离时间达数百万年以上, 因而存在大量的动植物本地种 (Primack et al. 2005)。非洲东部的马达加斯加岛是非洲另外一块雨林集中分布区。马达加斯加岛位于赤道南部, 气候与典型的非洲西部雨林分布区不同, 岛内多数地区干旱, 因而雨林主要分布在马达加斯加东部宽约 120km 的狭长地带 (Primack et al. 2005)。与非洲大陆相比, 马达加斯加岛具有极高的物种丰富度, 分布大量的地方种, 而且低地雨林中分布大量的棕榈、树蕨、竹类和某些双子叶科的植物 (如樟科、欒立米科、紫金牛科、肉豆蔻科) (Grubb 2003)。Grubb (2003) 认为马达加斯加岛的植物区系大量地方种分布的主要原因是与非洲大陆隔离 125 000 000 年间独立进化的结果。

亚洲雨林一度占全球热带雨林面积的 1/4, 然而目前仅占 20%。亚洲雨林群系主要集中于马来半岛、婆罗洲岛、苏门答腊岛和爪哇岛, 生态学家常把该地区称为巽它大陆 (Sundaland)。虽然亚洲雨林分布区之间被海洋所隔断, 但是巽它大陆雨林却表现出很大的相似性。亚洲雨林同时自巽它大陆雨林向北延伸到东南亚的季节性气候区, 包括柬埔寨、老挝、越南、泰国和缅甸。然而缅甸和泰国内陆地区由于南北走向山系形成焚风效应而无雨林分布。我国的热带南部地区曾一度为雨林分布区, 向东一直延伸到台湾省的南部 (Primack et al. 2005)。亚洲雨林还向西通过缅甸一直延伸到印度东北部。印度的热带雨林主要集中分布于印度洋西海岸的西高止 (Western Ghats) 山脉, 呈长约 1500km、宽 50~100km 的狭长形状, 另外, 斯里兰卡的西南部也有雨林零星分布 (Primack et al. 2005)。亚洲雨林一个最显著的特征是以龙脑香科植物为优势种的热带低地雨林。

目前唯一一块保存完整的热带雨林位于新几内亚岛。新几内亚岛位于澳大利亚北面, 行政区划上分为两个部分。西部为印度尼西亚的巴布亚 (Papua) 省, 东部则为独立国家巴布亚新几内亚所管辖。新几内亚岛在 1000 万~1500 万年以前从海洋隆起, 因而雨林的发育时间较短, 是目前最年轻的热带雨林。由于新几内亚地形崎岖、外界干扰时间短和严格的宗族所有权制度等原因, 巴布亚新几内亚的热带雨林才得以较好的保存, 因而成为全球生物多样性最为丰富的地区之一。具估计, 占全球陆地面积 1% 的新几内亚拥有全球 5% 的生物多样性资源 (Hedges 2001)。然而在新几内亚的西部, 即印度尼西亚的巴布亚省, 雨林正面临日益增长的人口、采伐和采矿压力。澳大利亚雨林面

积相对较少，主要集中于东北部的库克郡（Cooktown）和唐斯威里（Townsville），同时在阿色顿梯保兰（Atherton Tablelands）也有零星分布（Primack et al. 2005）。

1.3 世界热带林的主要类型概述

热带林植被类型的划分一直是生态学、自然地理学、林学和环境学争论的重要议题之一。不同的学派、不同的分类等级常常导致对热带林的分类存在较大分歧，特别是世界各地热带林的群落组成和结构受到地形地貌、土壤类型、气候条件、干扰过程、自然演替阶段以及历史等因素的影响，而表现出不同的外貌和功能特征。然而热带林植被类型划分的争议主要集中在少数几种类型的命名和定义上，对于大多数热带林植被类型的划分均具有广泛的一致性。目前使用最多的是 Holdridge (1947) 提出的世界陆地生物气候分类系统，该系统根据气候参数将世界陆地划分为 120 个生活区（life zone），并且每个生活区都具有相应的植被特征。然而自然植被的连续性分布和小地形的改变，使得精确地划分各个植被类型的分布区和分布范围依然存在较大的难度。以下简要介绍热带地区存在的主要植被类型。

1.3.1 热带低地常绿雨林

热带低地雨林（tropical lowland evergreen rain forest）是热带林中生物多样性最为丰富的植被类型，同时也是受人为干扰和影响最为严重的类型（MacKinnon 2005）。热带低地常绿林主要分布在没有水分胁迫或者其强度较小的热带极湿气候下，包括印度-马来东热带区域、西亚马孙、南美洲太平洋沿岸、非洲西海岸几内亚、利比里亚、喀麦隆和加蓬等。通常海拔 600~700m 以下的热带雨林都划分为低地雨林，然而由于纬度和地形等因素的影响，世界各热带地区低地雨林海拔范围不尽相同。Whitmore (1998) 将海拔 1200m 以下的植被均划分为低地雨林。热带低地雨林复杂的群落结构和丰富的树种组成成为其他生物提供了良好的栖息和生存条件。在马来半岛，超过一半的哺乳动物生活在海拔 300m 以下，而 81% 的哺乳动物分布在海拔 660m 以下。除了极高的物种丰富度外，低地雨林还为高海拔生活的动物提供了重要的资源（MacKinnon 2005）。热带低地雨林中的一个重要特征是具有大量的低密度树种，通常 2/3 以上的林冠层树种仅占森林树木总个体数量的 1%（Whitmore 1998）。低地雨林中通常高度为 30~60m，而那些超冠层树种则能够达到更大的高度，且树木枝下高能够超过 30m。板根、大型木质藤本、茎（枝）花植物、附生植物等雨林显著特征随处可见（Leigh 1975）。在亚马孙地区的低地雨林分布区域内，由于季节性洪水通常能够影响较低海拔的森林组成和结构，因此低地雨林包括生长在没有受到洪水影响的阶地 [terra firme (várzea igapó)] 森林类型和经常受到洪水影响的低地 [várzea (várzea)] 森林类型。

1.3.2 热带半常绿雨林

热带半常绿林（tropical semi-evergreen rain forest）主要分布在那些存在季节性干旱的区域中，包括南美洲和中美洲部分地区、加勒比地区、西非海岸、印度次大陆以及印度支那半岛等。半常绿林是非洲雨林的主要类型，整个非洲刚果盆地均有该森林类型