

前 言

热带云雾林是一种重要的高海拔热带森林植被类型。1993年在波多黎各举行的热带山地云雾林国际学术研讨会指出，热带云雾林是指分布在狭窄海拔范围内，有持续性或季节性的云雾覆盖的森林。与低海拔热带湿润森林相比，热带云雾林树木相对矮小、植株密度较大、树冠紧凑、叶子以硬叶为主，叶面积小；草本、灌木、乔木和附生植物多样性较高、特有植物较多。全球热带云雾林总面积约 380 000 km²，约占陆地面积的 0.26%，占热带雨林面积的 2.5%。全球热带云雾林约有 59.7% 分布于亚洲热带地区，约有 25.3% 和 15.0% 分别分布于美洲热带地区和非洲热带地区。热带云雾林被誉为“绿色水库”“空气净化器”“天然氧吧”和“天然碳库”。

海南和云南是中国热带云雾林主要分布地区。2009年前，施济普对云南金平分水岭国家级自然保护区、黄连山国家级自然保护区和苏典国有林等地的热带云雾林物种组成、群落结构和植物区系特征进行了研究。2009年起，我们陆续在海南霸王岭、尖峰岭、黎母山、五指山、吊罗山等林区建立森林植物多样性和生态系统功能监测样地，利用物种多样性、功能性状、功能多样性、谱系多样性等研究方法，开展了植物适应性、植物多样性分布规律及植物多样性维持机制等研究。并在 *Oecologia*、*Journal of Vegetation Science*、*Biotropica* 和《植物生态学报》《生态学报》《生物多样性》等刊物上发表了研究成果。通过各种国内外会议平台，向同行和社会宣传热带云雾林，使热带云雾林走进公众视野。2016年以来，《海南日报》、《南国都市报》、海南省电视台“最美科技人”和“海南故事”栏目陆续关注热带云雾林，为云雾林的知识普及做了相关报道。

海南热带云雾林分布在海拔 1200 m 以上的山顶或山脊，山高、坡陡、路远，野外工作条件艰苦，在山上居住需要搭帐篷，生活补给靠人力肩挑背扛，经常还要提防山蚂蝗和竹叶青蛇的叮咬。2009年，我们在霸王岭石峰搭棚居住了 4 个月；2012年，我们在尖峰岭南崖果园租房子住了 20 天；2013年，我们在黎母山主峰屋檐石下搭帐篷住了 20 天。有人造访我们的热带云雾林野外工作生活后，留下一首打油诗：

三五科考人，群居森林谷。围木以为墙，席地便是铺。
手机无信号，信息凭高呼。闻声不见人，云深雾绕处。

猛然一抬头，青蛇打招呼。身上痛痒处，蚂蟥胀鼓鼓。

肩挑背扛者，哼哈忙粮储。掘地起灶膛，杂碎一锅煮。

不问咸与淡，吞食比狼虎。晾衣四五日，仍见水珍珠。

自 2009 年开始，作者的导师——中国林业科学研究院臧润国教授与作者商讨热带云雾林的研究，此项研究至今已持续 8 年，得到了海南大学杨小波老师、霸王岭林业局杨秀森高工、海南省林业厅周亚东总工程师、海南省林业厅莫燕妮副局长、海南省林业厅方洪处长、海南省林业厅钟仕进站长、三亚市林业科学院罗金环院长、海南大学热带农林学院张银东书记、海南大学热带农林学院朱国鹏副院长、霸王岭林业局洪小江副局长、五指山国家级自然保护区陈康局长、吊罗山国家级自然保护区邓海燕副局长、黎母山省级自然保护区管理站原站长陆雍泉、海南省黎母山林场方燕山场长、海南省黎母山林场李时兴科长、海南尖峰岭森林生态系统国家野外科学观测研究站林明献高工等领导和专家的大力支持和帮助。海南师范大学陈玉凯博士、深圳市中国科学院仙湖植物园左勤博士帮助鉴定物种。香港嘉道理农场暨植物园项目“中国海南岛山顶苔藓矮林植物多样性调查及评估”、海南省自然科学基金项目“基于物种多样性和功能性状的热带云雾林群落构建规律研究”、海南省自然科学基金创新研究团队项目“热带云雾林的环境因子和植物多样性对生态系统功能的影响机制”（2016CXTD003）、国家自然科学基金项目“多空间尺度热带山顶矮林植物功能性状分异及其对环境变化响应的研究”（31260109）、国家自然科学基金项目“不同热带云雾林分布区植物群落构建机制：基于系统发育及功能性状研究”（31660163）、国家自然科学基金地区基金项目“海南热带山地云雾林苔藓植物多样性与谱系结构”（31760054）和海南省高等学校科学研究重点项目“海南热带山顶矮林苔藓植物多样性随环境及空间尺度变化的研究”（Hnky2017ZD-6）对热带云雾林研究进行了资助。在此，对各位领导、老师、专家、同学和资助单位表示深深的谢意！

本书共分八章。第一章由龙文兴、康勇、肖楚楚、江焕撰写，第二章由龙文兴、林灯、肖楚楚、李宣儒撰写；第三章由龙文兴、王茜茜、肖楚楚、廖灵聪撰写；第四章由曾念开、林灯、王茜茜、李超、肖楚楚撰写；第五章由张莉娜、章为平、韦玉梅、肖楚楚、李超、林灯撰写；第六章由龙文兴、罗文启、林灯、康勇、杨媛媛撰写；第七章由龙文兴、米承能、肖楚楚、程毅康撰写；第八章由罗文启、肖楚楚、龙文兴、罗金环撰写；附录由肖楚楚、龙文兴编写。全书由龙文兴、肖楚楚负责统稿。

由于水平有限，本书难免存在不足，欢迎读者批评指正！

作 者

2017 年 5 月于海口

目 录

前言

第一章 热带云雾林的分布	1
第一节 热带云雾林的概念	1
第二节 热带云雾林的生态功能	2
第三节 热带云雾林的分布	4
参考文献	5
第二章 热带云雾林的环境特征	7
第一节 热带云雾林的气候环境特征	7
第二节 热带云雾林的地理环境特征	11
参考文献	14
第三章 热带云雾林的结构特征	18
第一节 垂直结构	18
第二节 层间植物	20
第三节 高度特征	21
第四节 径级和密度特征	22
参考文献	24
第四章 热带云雾林大型真菌多样性	26
第一节 大型真菌在热带云雾林中的生态作用	26
第二节 热带云雾林的大型真菌研究	27
第三节 热带云雾林的大型真菌图谱	27
参考文献	44
第五章 热带云雾林苔藓植物多样性	46
第一节 概述	46
第二节 热带云雾林苔藓植物图谱	46
参考文献	69
第六章 热带云雾林蕨类植物多样性	70
第一节 热带云雾林蕨类植物组成	70

第二节 热带云雾林蕨类植物分布与环境关系	71
第三节 干扰对热带云雾林蕨类的影响	74
第四节 海南热带云雾林蕨类植物图谱	75
参考文献	113
第七章 热带云雾林种子植物多样性	116
第一节 概述	116
第二节 热带云雾林种子植物图谱	121
参考文献	261
第八章 热带云雾林附生植物多样性	263
第一节 附生植物类群	264
第二节 热带云雾林附生植物多样性的影响因素	266
第三节 热带云雾林附生植物与宿主的关系	269
第四节 热带云雾林附生植物群落演替	270
第五节 附生植物的生态功能	273
第六节 热带云雾林附生植物图谱	276
参考文献	296
附：海南热带云雾林植物名录	299
大型真菌	299
苔藓植物	301
蕨类植物	303
种子植物	306
附生植物	314
中文名索引	318
拉丁名索引	326

第一章 热带云雾林的分布

热带云雾林是指潮湿热带地区经常被云雾掩盖的森林（Stadtmüller, 1987）。虽然只占全球热带雨林面积的 2.5%，却是全球多数生物的避难所。它是热带森林植被的一种特殊类型，具有丰富的生物多样性，是淡水的重要来源，但至今为止并没有受到广泛的关注。

第一节 热带云雾林的概念

1993 年波多黎各举行的热带山地云雾林国际学术研讨会（Tropical Montane Cloud Forests International State-of knowledge Symposium and Workshop）明确概括了热带云雾林的特征：分布在狭窄的海拔范围内，有持续性或季节性的云雾覆盖，云雾通过减小太阳辐射、水汽蒸发和抑制蒸腾作用等方式影响水汽相互作用；林冠层对雾水有直接截留作用，植被用水量少使林内降水量较大；与低海拔热带湿润森林相比，热带云雾林树木相对矮小、植株密度较大、树冠紧凑、叶子以硬叶为主、叶面积小；草本、灌木、乔木和附生植物多样性较高，特有植物较丰富（Hamilton et al., 1995）。

国内对热带云雾林的概念存在争议：有学者认为热带云雾林指的是山顶苔藓林或山顶苔藓矮曲林（云南植被编写组，1987；吴征镒，1995）；而在《云南植被生态景观》中，热带云雾林被描述为山地苔藓常绿阔叶林（中国科学院昆明生态研究所，1994），《中国植被》（吴征镒，1995）中热带云雾林包括山地苔藓常绿阔叶林和山地常绿阔叶苔藓林。山地苔藓常绿阔叶林又称为热带山地常绿林，对于其分类地位也存在争议：有学者认为热带山地常绿林分布带很窄，在植物区系的组成上是属于由热带山地雨林向热带山顶苔藓矮林过渡的类型，很多植物种类是热带山地雨林的共有种类，因此在植被垂直分布梯度上应归入热带山地雨林类型（陈树培等，1982；黄全等，1986）；但很多学者（陆阳等，1986；胡玉佳等，1992；杨小波等，1994a, 1994b；王伯荪等，2002）都把热带山地常绿林从热带山地雨林中分离出来，认为它们比热带山地雨林云雾多、湿度大；余世孝等（2001）则把热带山地常绿林称为热带云雾林。龙文兴等（2011）研究了海南霸王岭热带山地常绿林和热带山顶苔藓矮林的结构和环境特征，发现两者共有 190 个

物种，分属于 59 科 109 属，两种类型的森林 Sørensen 物种相似性指数为 0.71，热带山顶矮林可能是热带山地常绿林向高海拔山脊或山顶地带的延伸分布，由于地形和气候环境变化的影响，使其群落结构和外貌与热带山地常绿林出现差别；两种类型的森林云雾出现频率都较高（图 1-1），5 ~ 10 月热带山地常绿林和热带山顶苔藓矮林日平均空气相对湿度在 88% 以上，且有 98 天以上的时间空气湿度达到 100%，根据国际惯用方法（Stadtmüller, 1987; Bubb et al., 2004），从森林环境角度把热带山地常绿林和热带山顶苔藓矮林划分为热带云雾林。



图 1-1 海南霸王岭热带云雾林环境特征

第二节 热带云雾林的生态功能

热带云雾林较低的温度能够使云雾冷凝成水滴。在潮湿的环境下，热带云雾林植物拦截的水分占降水量的 10% ~ 20%，甚至可能达到 50% ~ 60%。在降水量较少或者干旱的季节，植物拦截的水分相当于 700 ~ 1000 mm 的降水量（Bruijnzeel et al., 2000），丰富的水分能供给植物生长，也能为下游河流和人们生活提供水源（Zadroga, 1981; Hamilton, 1983; Stadtmüller et al., 1990）。例如，厄瓜多尔的首都基多，有 130 万人使用着由云雾林提供的水分；在坦桑尼亚的首都达罗斯萨拉姆，旱季里几乎全部的饮用水源都来自乌卢古鲁的云雾林；危地马拉热带云雾林储蓄着当地 60% 的水资源。

热带云雾林是许多濒危物种的栖息地，特有种非常多。例如，全球 2609 种分布范围狭窄的鸟类有 10% 分布在热带云雾林，另外有 315 种（12%）鸟类在

热带云雾林和其他栖息地被发现 (Long, 1995)。在美洲, 327 种濒危的鸟类中有 38 种 (11.6%) 是热带云雾林的特有种。墨西哥热带云雾林的覆盖面积仅为城市面积的 1%, 但是分布的植物种类占了全国 3000 种植物的 12% (Rzedowski, 1996), 其中超过 30% 是墨西哥特有种。秘鲁安第斯山脉东部的热带云雾林仅占全国 5% 的面积, Young 和 León (CPD, 1997) 估算这里庇护了秘鲁境内 14% 的植物物种。同样地, 安第斯山脉海拔 900 ~ 3000 m 的热带云雾林中, 分布有厄瓜多尔一半的物种和 39% 的特有种 (Balslev, 1988)。安第斯山脉之所以有非常高的物种丰富度, 是因为这里有非常多的特有现象: 在安第斯山脉每一片独立的热带云雾林中, 一些植物已经逐渐进化为当地特有种 (Gentry, 1992)。同时, 在这里发现了木兰科植物的 21 个特有种 (Lozano, 1983)。Gentry 认为, 在安第斯山脉的热带云雾林中, 可能有更多的特有种还没有被发现, 我们知道的只是当地较常见的特有种, 但是独立的山脊和岛屿上还存在着 20% 的特有种。在这里也发现有脊椎动物的特有种。秘鲁热带云雾林中的哺乳动物占全国 272 种的 32% (Leo, 1995)。Mares (1992) 认为, 虽然安第斯山脉东部的热带云雾林只占大陆地区面积的 3.2%, 却是 63% 的特有哺乳动物的栖息场所。热带云雾林中的无脊椎动物和其特有种受到关注较少。Anderson 等 (2000) 调查了洪都拉斯 13 个地方热带云雾林中的甲壳虫, 发现了 173 种象鼻虫科昆虫和 126 种隐翅虫科昆虫, 分别占总数 (293 种和 224 种) 的 59.0% 和 56.3%, 多数栖息在落叶层, 而且仅局限于一个地方的热带云雾林。

热带云雾林丰富的特有种现象有助于新物种形成。例如, 20 世纪 90 年代在安第斯山脉发现了鸟类 2 种新的物种; 1996 年在秘鲁的热带云雾林山脉上发现了巨嘴鸟, 在老挝和越南的热带云雾林中发现了两种叫声像鹿的鸟类。热带云雾林的另一个重要功能, 是成为许多作物近缘野生种的天然栖息地, 为作物遗传育种提供了潜在的基因资源。例如, Debouck 等 (1995) 在热带云雾林中鉴定出了热带地区 12 种作物近缘野生种基因。

与其他热带森林一样, 热带云雾林经常面临着威胁。气候变化、森林砍伐、毁林开荒、火灾、外来物种入侵、修路、采矿、毁林种植毒品、台风的干扰等都可能使热带云雾林面积缩小, 生物多样性减少。如毁林开荒使大部分地区的热带云雾林正在转为农业用地, 用来种植庄稼、咖啡等。据世界保护监测中心 (World Conservation Monitoring Center, WCMC) 的数据, 已经有 8 ~ 11 个拉丁美洲国家将热带云雾林转化为牧场, 其中包括安第斯山脉经过的所有国家。不断地放牧导致植被被破坏、水土流失, 热带云雾林正逐渐消失。非洲国家的热带云雾林中的捕猎现象较为普遍, 猎杀动物常导致食物链被破坏, 生态失衡。印度尼西亚、马来西亚及菲律宾对热带云雾林的砍伐较多, 热带云雾林面积急剧缩

小，生物生存的生境迅速消失；外来入侵物种的繁殖非常快，常没有天敌的限制，能迅速侵占热带云雾林，与本土生物争夺资源，限制或替代热带云雾林中的原有生物。

有证据表明，20 世纪后 30 年气候变暖已经影响了有机体的生物气候学特征、分布范围及群落组成和动态（Walther et al., 2002），植物逐渐向高山地区转移（Lenoir et al., 2008）。高海拔生态系统中热带云雾林对气候变化特别敏感，被认为是典型的对气候变化敏感的生态系统之一（Walther et al., 2002）。气候变化可能会导致云雾的出现频率降低、云雾面积减小，使一些物种生存环境发生改变，进而改变物种的分布区和丰富度，成为物种绝灭的诱因（McLaughlin et al., 2002）；全球气候变化也容易对热带云雾林的动态平衡产生不利影响（Foster, 2001），使物种沿海拔分布梯度范围改变、群落改组、物种多样性丧失和森林消失等。

在热带云雾林的保护上，我们不仅要提高公众的认识水平，还要针对所有的威胁因素采取相应的措施，从政府部门入手，积极解决相关利益群体在热带云雾林中所关注的问题，加强热带云雾林生物多样性保护和恢复研究，将生态学、保护生物学等理论成果应用到热带云雾林的保护实践中，给动植物一个安全、稳定的庇护所。

第三节 热带云雾林的分布

全球热带云雾林面积可能在 380 000 km² 左右，仅占地球陆地面积的 0.26%，并且实际比例可能低于 0.26%。因为某一海拔范围内，除了云雾林之外还可能存在其他森林类型。热带云雾林在热带地区的分布极不均匀，约 59.7% 分布于亚洲热带地区，印度尼西亚和巴布亚新几内亚是亚洲云雾林分布最集中的地区；约 25.3% 和 15.0% 分别分布于美洲和非洲的热带地区。热带云雾林面积占全球热带雨林面积的 2.5%，美洲和非洲热带云雾林分别占这些地区热带雨林面积的 1.2% 和 1.4%。海南和云南是中国有热带云雾林分布的主要地区（Aldrich et al., 1997; Bubb et al., 2004; Shi et al., 2009），海南的热带云雾林主要分布在霸王岭、尖峰岭、吊罗山、黎母山及五指山等林区。

在潮湿的热带地区，热带云雾林分布海拔为 500 ~ 3500 m（LaBastille et al., 1978; Unesco, 1981; Sosa, 1987; Stadtmuller, 1987）。受山体效应的影响（Grubb, 1971; Walker, 1979），各地热带云雾林分布海拔不一致，主要分布在海拔 1200 ~ 2500 m。影响它们海拔分布差异的主要因素是降水量及所处的地形。在内陆生态系统中，热带云雾林通常分布在海拔 2000 ~ 3500 m，这里温度

较低, 降雨丰富, 四季有云雾存在, 有丰富的附生植物。在沿海地区, 受海洋季风的影响, 热带云雾林分布地区海拔降至 1000 m 左右。除此之外, 在潮湿的条件下, 热带云雾林还可能形成于陡壁、热带岛屿及沿海的山体上, 海拔甚至降至 500 m 左右。

参 考 文 献

- 陈树培, 1982. 海南岛乐东县的植被和植被区划 [J]. 植物生态学与地植物学从刊, 6(1): 37-50.
- 胡玉佳, 李玉杏, 1992. 海南岛热带雨林 [M]. 广州: 广东高等教育出版社.
- 黄全, 李意德, 郑德璋, 等, 1986. 海南岛尖峰岭地区热带植被生态系列的研究 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 10(2): 90-105.
- 龙文兴, 丁易, 臧润国, 等, 2011. 海南岛霸王岭热带云雾林雨季的环境特征 [J]. 植物生态学报, 35(2): 137-146.
- 陆阳, 李鸣光, 黄雅文, 等, 1986. 海南岛霸王岭长臂猿自然保护区植被 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 10(2): 106-114.
- 王伯荪, 张炜银, 2002. 海南岛热带森林植被的类群及其特征 [J]. 广西植物, 22(2): 107-115.
- 吴征镒, 1995. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社.
- 杨小波, 林英, 梁淑群, 1994a. 海南岛五指山的森林植被 I . 五指山的森林植被类型 [J]. 海南大学学报自然科学版, 12(3): 220-236.
- 杨小波, 林英, 梁淑群, 1994b. 海南岛五指山的森林植被 II . 五指山森林植被的植物种群分析与森林结构分析 [J]. 海南大学学报自然科学版, 12(4): 311-323.
- 余世孝, 臧润国, 蒋有绪, 2001. 海南岛霸王岭垂直带热带植物多样性的空间分析 [J]. 生态学报, 21(9): 1438-1443.
- 云南植被编写组, 1987. 云南植被 (第 1 版) [M]. 北京: 科学出版社.
- 中国科学院昆明生态研究所, 1994. 云南植被生态景观 [M]. 北京: 中国林业出版社.
- Aldrich M, Billington C, Edwards M, et al., 1997. Tropical montane cloud forests: An urgent priority for conservation[J]. WCMC Biodiversity Bulletin, 2(2): 1-16.
- Anderson R S, Ashe J S, 2000. Leaf litter inhabiting beetles as surrogates for establishing priorities for conservation of selected tropical montane cloud forests in Honduras, Central America (Coleoptera; Staphylinidae, Curculionidae) Biodiversity and Conservation[J]. Biodiversity and Conservation, 9(5): 617-653.
- Balslev H, 1988. Distribution patterns of Ecuadorean plant species[J]. Taxon, 37(3): 567-577.
- Bruijnzel L A, Hamilton L S, 2000. Decision Time for Cloud Forests[M]. Paris: IHP Humid Tropics Programme Series No. 13.UNESCO Division of Water Sciences.
- Bubb P, May I, Miles L, et al., 2004. Cloud Forest Agenda[M]. Cambridge: UNEP-WCMC.
- CPD, 1997. Centres of Plant Diversity-The Americas[EB/OL]. <http://www.nmnh.si.edu/botany/projects/cpd/>.
- Deboucq D G, Libreros Ferla D, Churchill S P, et al., 1995. Neotropical Montane Forests: A Fragile Home of Genetic Resources of Wild Relatives of New World Crops[M]. New York: Biodiversity & Conservation of Neotropical Montane Forests A Symposium: 561-577.

- Foster P, 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests[J]. *Earth-Science Reviews*, 55(1-2): 73-106.
- Gentry A H, 1992. Diversity and floristic composition of Andean forests of Peru and adjacent countries: Implications for their conservation[J]. *Memorias Museo de Historia Natural*, (21): 11-29.
- Grubb P J, 1971. Interpretation of the 'Massenerhebung' effect on tropical mountains[J]. *Nature*, 229: 44-45.
- Hamilton L S, King P N, 1983. Tropical forested watersheds: Hydrologic and soils response to major uses or conversions[M]. Boulder: Westview Press.
- Hamilton L S, Juvik J O, Scatena F N, 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis[C]// Hamilton L S, Juvik J O, Scatena F N. *Tropical montane cloud forests*. New York: Springer-Verlag Inc: 1-23.
- LaBastille A, Pool D J, 1978. On the need for a system of cloud-forest parks in Middle America and the Caribbean[J]. *Environmental Conservation*, 5(3): 183-190.
- Lenoir J, Gégout J C, Marquet P A, et al., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century[J]. *Science*, 320(5884): 1768-1771.
- Leo M, 1995. The importance of tropical montane cloud forest for preserving vertebrate endemism in Peru: The Rio Abiseo National Park as a case study[C]// Hamilton L S, Juvik J O, Scatena F N. *Tropical montane Cloud Forests*. New York: Springer-Verlag Inc: 126-133.
- Long A, 1995. Restricted-range and threatened bird species in tropical montane cloud forests[C]// Hamilton L S, Juvik J O, Scatena F N. *Tropical montane Cloud Forests*. New York: Springer-Verlag Inc.
- Lozano C G, 1983. Magnoliaceae[J]. *Flora de Colombia*, 1: 1-119.
- Mares M A, 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity[J]. *Science*, 225(5047): 976-979.
- McLaughlin J F, Hellmann J J, Boggs C L, et al., 2002. Climate change hastens population extinctions[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(9): 6070-6074.
- Rzedowski J, 1996. Analisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México[J]. *Acta Botanica Mexicana*, 35: 25-44.
- Shi J P, Zhu H, 2009. Tree species composition and diversity of tropical mountain cloud forest in the Yunnan, southwestern China[J]. *Ecological Research*, 24(1): 83-92.
- Sosa V J, 1987. Generalidades de la región de Gomez Farias[J]. Mexico: Instituto de Ecología. 15-28.
- Stadtmüller T, Agudelo N, 1990. Amount and variability of cloud moisture input in a tropical cloud forest[J]. *International Association of Hydrological Sciences Publication*, 193: 25-32.
- Stadtmüller T, 1987. Cloud forests in the humid tropics: A bibliographic review[J]. United Nations University.
- Unesco. 1981. Vegetation map of South America. Explanatory notes[M]. Paris: Unesco.
- Walker D, Flenley J R, 1979. Late Quaternary vegetational history of the Enga province of upland Papua New Guinea[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 286(1012): 265-344.
- Walther G, Post E, Convey P, et al., 2002. Ecological responses to recent climate change[J]. *Nature*, 416: 389-395.
- Zadroga F. 1981. The hydrological importance of a montane cloud forest area of Costa Rica[J]. New York. 59-73.

第二章 热带云雾林的环境特征

1993年6月波多黎各举行的热带云雾林会议描述了热带云雾林的环境特征 (Aldrich et al., 1997): ①常存在于一个相对较窄的海拔梯度范围, 经常或季节性地处于云雾弥漫之中, 弥漫的云雾通过减少太阳辐射、水汽蒸发和抑制土壤水分挥发等方式, 影响云雾林与大气之间的交互作用, 通过林冠对雾的作用形成水平降水, 使林内降水量明显增加; ②土壤潮湿, 常处于饱和状态, 并富含有机质, 物种多样性相对较高; ③在全球范围内, 各地区云雾林的降水量差别很大, 海拔分布也很不一致。

从一位登山者对热带云雾林的体验中, 也可以感受到它的环境特征: “清晨初入云雾林, 映入眼帘的是漫天白雾和婆娑树影, 隐隐约约朦朦胧胧, 宛若置身于仙境。忽而一阵微风袭面, 水珠亲吻脸颊带走一分眉间的温度。丝丝凉意缓缓入心, 置身孤峰孑然独立, 与世隔绝; 待不多时, 雾气渐散, 几缕暖阳投射下来, 另一番景象映入眼帘: 低矮的树冠, 蜿蜒的枝干, 满布绒毛般的苔藓, 枝条树梢盛开着各种颜色附生植物的花朵, ‘须发’尽显妖娆。稍不留心, 便陶醉其间, 四处寻觅, 却突感脚凉。低头下望, 松厚的凋落物早已打湿鞋袜。拨开它, 露出形形色色湿润土壤滋养的小生命。傍晚时分, 风力渐大, 雾气借着风势重新爬升, 半晌不到, 四周又重归迷雾。夜里, 浓雾像是没拧紧的水龙头, 打湿周围的一切。”

第一节 热带云雾林的气候环境特征

一、水分

热带云雾林分布在全球热带全年或季节性多雨区, 年均降水量可达 10 000 mm (Hamilton et al., 1995)。从内陆到海洋, 热带云雾林降水量为: 陆地云雾林 < 沿海或近陆岛屿云雾林 < 热带海洋群岛云雾林。与此同时, 海拔也对降水量有影响, 但陆地、沿海或近陆岛屿云雾林的降水量受海拔影响较小, 海洋岛屿的云雾林降水量随着海拔升高而显著增加。例如, 北美大陆的云雾林通常年降水量为 1500 ~ 2500 mm (Walter, 1973), 科斯雷岛 (Kosrae) 的 Lelu (海拔 10 m) 年均降水量 4495 mm, Mwot 岛 (海拔 100 m) 年均降水量达到 6472 mm, 并且海拔

越高，降水量越丰富（Hosokawa, 1952）；波纳佩（Pohnpei）群岛年均降水量约 3650 mm，该地科洛尼亚（Kolonía）的年均降水量达到 4850 mm（Pounds et al., 1999），相邻的 Nihpit 岛（海拔 450 m）年均降水量达到 6200 mm（Hosokawa, 1952）。

热带云雾林的水分并不完全来源于垂直降水，有 2.4% ~ 60.6% 的水分（Cavelier et al., 1996）来源于水汽（云雾）运动到植被表面，经过冷凝形成水滴到达地面，称为水平降水（horizontal precipitation）（Stadtmüller, 1987）。一天中云雾所带来的水平降水能达 0.2 ~ 4.0 mm，这降水随雨季向旱季或由海洋向陆地的过渡而逐渐降低（Bruijnzeel et al., 1995；Cavelier et al., 1989）。另外，水平降水在陆地随海拔的升高而增加。Bruijnzeel 等（1995）用降水量分数（林内净降水量 / 垂直降水量 × 100%）来反映水平降水量，指出热带低地雨林降水量分数为 67% ~ 81%（平均 75%），几乎不受水平降水影响；中海拔云雾林降水量分数为 80% ~ 101%（平均 88%），水平降水对净降水量有一定影响；高海拔云雾林降水量分数为 81% ~ 179%，水平降水对净降水量影响显著。

水平降水离不开树木对云雾的拦截作用，研究人员把这种作用称为“云剥离”（Vogelmann, 1973）或“雾捕手”（Kerfoot, 1968）。研究发现树木云剥离作用很可能对旱季和雨季的降水量增长有 10% 的贡献（Vogelmann, 1973；Bruijnzeel, 1990）。通过云剥离作用估算出的水平降水和垂直降水不存在正相关关系。相反，雨季较高的垂直降水量反而让水平降水量趋于减少（Cavelier et al., 1989；Vogelmann, 1973；Hamilton et al., 1995）。那么树木的稀疏程度或排列方式是否对云剥离作用有影响？答案是肯定的，无论是丛生还是单株生长，只要树木与云雾的接触面积增大，就可以增强云剥离作用，拦截更多的水平降水（Weathers et al., 1995）。

所有热带云雾林中都有较高的空气湿度，常年可以达到 79% 或更高水平。例如，中国云南的高海拔云雾林年均相对湿度达到 85% ~ 99%（施济普, 2007），即使在比较干燥的 1 月和 4 月，一天中也有相当长的时间处于相对湿度较高的状态（刘玉洪等, 1996）；中国海南的热带云雾林雨季年均相对湿度在 88% 以上，日变化呈“倒 S 形”曲线变化（龙文兴等, 2011）；菲律宾的中海拔云雾林年白天均相对湿度达到 79%，傍晚和夜晚的湿度更高（Hamilton et al., 1995）；萨摩亚（Samoa）群岛的低海拔云雾林年均相对湿度超过 80%（Hamilton et al., 1995）。

蒸散量（evapotranspiration, ET）通常是指土壤蒸发（E-ground layer vaporation, E_e ）、植被截留蒸发（E-precipitation intercepted by the vegetation, E_j ）和植物蒸腾（transpiration, E_t ）的总和，是土壤—植物—大气连续体系（SPAC）中水分运动

的重要过程 (Jordan et al., 1982; van Steenis, 1972)。因为热带云雾林存在持续、频繁或季节性的云雾, 降低了太阳辐射和水汽蒸发 (Braak, 1922; Driscoll et al., 1956; Briscoe, 1966)。云雾林每天蒸散量 (约 5 mm) 主要集中在早晨云雾逸散的那段时间 (Hamilton et al., 1995)。目前关于云雾林蒸散量的研究多是套用公式估算, 赤道附近云雾出现频率较低的低地森林每年蒸散量为 1155 ~ 1380 mm (平均 1265 mm), 云雾出现频率居中的中海拔云雾林每年蒸散量为 980 mm, 云雾出现频率较高的高海拔云雾林每年蒸散量为 310 ~ 390 mm (Bruijnzeel et al., 1995)。

二、温度

由于海陆距离、海拔、纬度等因素影响, 热带云雾林的气温差异较大。大致可以分为: ①热带海洋岛屿的低海拔云雾林年均气温在 22 °C 以上 (科斯雷岛年均气温 27 °C; 萨摩亚群岛气温在 23 ~ 30 °C; 波纳佩群岛年均气温 23 °C) (Hamilton et al., 1995; Hosokawa, 1952); ②热带沿海及近陆大型岛屿的中海拔云雾林平均气温在 18 °C [蒙特韦尔德 (Monteverde) 年均气温 18.5 °C; 海南的日平均气温在 19 ~ 23 °C] (Hamilton et al., 1995; Hafkenscheid, 2000; 龙文兴等, 2011); ③热带大陆的高海拔云雾林的年均气温在 15 °C 以上 (云南的分水岭年均气温 17.8 °C、苏典国有林为 22.6 °C) (施济普, 2007)。

热带云雾林对全球气候变化特别敏感 (Lugo et al., 1992; Benzing, 1998; Cao et al., 1994; Foster, 2001)。全球变暖引起气温升高、云雾线海拔抬升、云雾凝结水平下降、云雾出现频率和降水量减少 (Scatena, 1998; Still et al., 1999; Lawton et al., 2001; Benzing, 1998; Pounds et al., 1999; Hafkenscheid, 2000; Pounds et al., 1999), 将导致物种多样性丧失、物种沿海拔分布梯度范围的改变及群落的改组、森林消失等恶劣现象的发生。受气候变暖的影响, 当山地雨林生境沿海拔向上迁移时 (Still et al., 1999; Foster, 2001; Bubb et al., 2004), 高海拔云雾林中生存的一些物种也将向上迁移, 但热带云雾林“岛屿”状分布的特征限制了其物种向上迁移的可能。此外, 由于物种的自然迁移和适应速率比预期的气候变化速率缓慢, 物种的迁移速率往往赶不上气候变化的速率和物种之间的相互作用。海洋岛屿低海拔云雾林受气候变化的影响更为严重, 由于山体海拔的限制, 它们无法向上迁移, 其繁殖体靠风媒或其他飞鸟大规模、远距离的跨海水平迁移更不可能。因此植被带将滞后于气候带的移动, 许多物种的种群大小和生存范围将会缩小 (Gottfried et al., 1999; Still et al., 1999; 张志强等, 1999; Walther et al., 2002)。全球变暖也将引起云雾林植物物候期、

种子成熟度等改变。

三、光照

目前,关于热带云雾林光照的研究还较少。无论是高海拔云雾林还是低海拔云雾林,总体上多雾的环境会吸收大量的太阳辐射(Vogelmann, 1973),使到达叶面或地面的太阳辐射十分有限,这制约了热带云雾林中植物的光合作用,同时也成为植物呈现矮小状态的原因之一(施济普, 2007)。另外,龙文兴等(2011)在研究海南霸王岭云雾林时,发现林下的光合有效辐射在晴朗无云的白天呈现单峰曲线分布,且上午 10:00 ~ 12:00 光合有效辐射最强。与此同时,山顶的云雾林由于郁闭度更低、地形变化小、冠层重叠少等原因其光合有效辐射程度比山地的云雾林更强(龙文兴等, 2011)。

四、风

信风是低空由副热带高压带吹向赤道地区的定向风。在地球自转偏向力的作用下,风向发生偏离,北半球形成东北信风,南半球形成东南信风。终年吹着信风的地带,叫信风带。信风带(南北纬 $5^{\circ} \sim 25^{\circ}$ 附近)与热带(南北纬 $0^{\circ} \sim 23^{\circ} 26'$)分布地带基本重叠。由于信风是向纬度低、气温高的地带吹送,其属性为干热风(Bruijnzeel et al., 2011)。热带许多地区的云雾林受到信风不同程度的影响,如夏威夷的冒纳凯阿火山(Mauna Kea),其上坡位常年受到哈得来环流下行干热风影响,年均降水量为 400 ~ 1000 mm。虽然降水量并不丰富,但山上仍然存有云雾林,这有赖于其间歇性云雾和频繁的降雨。在当地午后,海平面受到干热风的持续加热而生成云雾,云雾顺着热气流向山体爬升形成降雨。56%的云雾拦截和 65%的净降水量便集中在下午的 4 h 内完成。

在信风带,迎风坡和背风坡主导着降水分配(Bruijnzeel et al., 2011)。一些地区高耸的山脉能阻隔季风,形成雨影效应。这时的迎风坡易出现地形雨因而降水量较多,背风坡却因为焚风影响而降水量较少。因此,坡向的迎风或背风强烈影响着云雾林的净降水量。例如,在哥斯达黎加(Costa Rica)和委内瑞拉(Venezuela)背风坡的低山云雾林的降水量分数明显偏低,仅为 65%和 55%(Clark et al., 1998; Ataroff, 1998; Ataroff et al., 2000)。迎风坡和背风坡影响着云雾林植被的分布和生长(Hamilton et al., 1995)。在海拔梯度不大的小岛,云雾林倾向分布于迎风坡,如拉罗汤加岛(Rarotonga)的云雾林限定在迎风坡海拔 500 m 的山脊到 652 m 的山顶狭小空间内。在降水充足且海拔跨度较大的山脉,相同区系的云雾林植被可能在迎风坡和背风坡都有分布,并且背风坡的植被普遍长势