

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202110053

朱华, 2023. 云南的硬叶常绿阔叶林——古地中海残余植被 [J]. 广西植物, 43(2): 234–241.

ZHU H, 2023. Sclerophyllous evergreen broad-leaved forest in Yunnan — A remnant vegetation related to Tethys [J]. *Guihaia*, 43(2): 234–241.



云南的硬叶常绿阔叶林——古地中海残余植被

朱 华*

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303)

摘 要: 云南从干热河谷到寒温性山地广泛分布有一类常绿、阔叶、以壳斗科栎属植物为乔木优势种的森林植被, 由于其独特的生态特征显示了与现代地中海地区硬叶栎林的相似性, 而在群落的外貌、结构、特征种、地理分布等方面却与云南的亚热带常绿阔叶林有明显区别, 因此被称为“硬叶常绿阔叶林”, 它是在喜马拉雅隆升中因适应新的环境而发育的一个特殊植被类型。该植被的优势树种具有古地中海地区渊源, 但在分布上大多为我国西南地区的特有种。硬叶常绿阔叶林除优势树种为硬叶栎类以外, 其他种类与同域天然植被的物种组成基本一样, 并没有一个独特的植物区系。硬叶常绿阔叶林群落结构简单, 典型的硬叶常绿阔叶林群落有清楚的乔木、灌木和草本 3 个层次, 而在生活型上, 寒温性山地的群落以地面芽植物占绝对优势, 干热河谷的群落以草本植物占优势。在中新世以前, 硬叶栎类植物出现在湿润的热带-亚热带性质的古地中海常绿阔叶林里, 直到上新世以后, 现代的地中海式气候形成, 适应干旱的地中海植物区系出现, 并随喜马拉雅隆升, 硬叶常绿阔叶林才从原先的热带-亚热带常绿阔叶林演化产生。

关键词: 硬叶常绿阔叶林, 生态特征, 物种组成, 地理分布, 起源与演化

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2023)02-0234-08

Sclerophyllous evergreen broad-leaved forest in Yunnan — A remnant vegetation related to Tethys

ZHU Hua*

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China)

Abstract: Widely occurred on diverse habitats from hot dry deep valleys to cold temperate mountains, the sclerophyllous evergreen broad-leaved forest dominated by *Quercus* species (Fagaceae), is an unique vegetation type in Yunnan. The forest is similar to sclerophyllous oak forests in the modern Mediterranean regions on physiognomy. It differs obviously from the other subtropical evergreen broad-leaved forests in Yunnan by its particular physiognomy, structure, characteristic tree species and geographical distribution, and is named as “sclerophyllous evergreen broad-leaved forest” in the vegetation classification of Yunnan. The sclerophyllous forest is a special vegetation type developed to adapt to the new environment during uplift of the Himalayas. The dominant tree species of the forest show Mediterranean floristic affinity, but they presently distribute mostly in southwestern China. Except for *Quercus* species, its floristic composition is the same as other neighbor vegetations. The community structure of sclerophyllous evergreen broad-leaved forest is simple. The typical forest community has a profile of tree-shrub-herb layers as common forests, but hemicryptophyte plants absolutely dominate in the communities on cold temperate mountains, and herbaceous plants dominate in the

收稿日期: 2022-01-25

基金项目: 国家自然科学基金(41471051, 31970223)。

第一作者: 朱华(1960-), 研究员, 主要从事植被与植物区系研究, (E-mail) zhuh@xtbg.ac.cn。

*通信作者

communities at hot dry valleys in its life form. The sclerophyllous oak species fossils recorded in moist tropical-subtropical evergreen broad-leaved forest in Tethys region before Miocene. Until Pliocene epoch, the modern Mediterranean climate formed and drought-resistant Mediterranean flora arose, the sclerophyllous evergreen broad-leaved forest evolved from the former tropical-subtropical evergreen broad-leaved forest with the Himalayas uplift.

Key words: sclerophyllous evergreen broad-leaved forest, ecological characteristics, species composition, geographical distribution, origin and evolution

云南地势和地貌类型复杂多样,从北到南地势总体上为一个向南倾斜的大斜坡,海拔高差达 6 664 m。在地质历史上,云南是古南大陆与古北大陆的一个融合地带,云南大部分地区是在第三纪古地中海消退、喜马拉雅隆升、地壳间歇性上升隆起而形成的,其生物区系在历史起源上具有古南大陆与古北大陆成分融合的背景,在现代自然地理上体现了热带东南亚与东亚和温带喜马拉雅成分的交汇。自第三纪以来,印度板块在约 5 000 万年前与亚洲板块碰撞,导致喜马拉雅形成与隆升 (Jain, 2014)。随着喜马拉雅的隆升,云南西北部地区发生了快速抬升,其他地区亦发生了各种不同程度的差异抬升,与此同时,印度支那地质板块向东南亚逃逸 (Tapponnier et al., 1990; Schärer et al., 1990; Lee & Lawver, 1995),云南境内的兰坪-思茅地质板块发生了顺时针旋转 (Sato et al., 2001, 2007),从而造就了云南特殊的地形地貌及气候和生境的多样性。这个特殊的地质历史、复杂多样的地形地貌及气候和生境的多样性奠定和促成了云南植物区系和植被的形成和演化 (Zhu, 2012, 2015; 朱华, 2018),使云南具备了 1/2 以上的中国植物种类,并由这些物种组成了多种多样的植被类型,被认为在植被的大类型上包含了欧亚大陆的各种主要植被。

云南的植物区系和植被的组成与分布格局可能在 2 300 万年前的中新世就基本形成了 (朱华, 2018; Zhu, 2019; Zhu et al., 2020)。例如,云南吕合盆地早渐新世 (大约 3 300 万年至 3 200 万年前)就已有该地现代植被的一些主要植物 (Tang et al., 2020);植物化石研究揭示了青藏高原中部在 4 700 万年前就有了热带-亚热带性质的森林植被 (Su et al., 2020)。这些古植物学的发现使我们认识到云南现代植被的演化历史开始得很早。

云南广泛分布有一类常绿阔叶的森林植被,其生态特征独特,乔木层优势种组成特殊。该植被以常绿栎属 (*Quercus*) 植物为乔木优势种,这些优势树种叶片革质、坚硬、多毛,树皮粗厚,树干弯曲,显示出明显的耐干旱特征,与现代地中海地区的硬叶栎

林非常类似。现代地中海地区的硬叶常绿林主要由硬叶栎类的冬青栎 (*Q. ilex*) 构成林冠优势树种,专称 holm oak 林,群落高度较矮,通常高 5~12 m。冬青栎生长缓慢,具有小而常绿、硬叶的叶子,耐干旱,主要分布在冬季较冷而夏季干旱的地区,特别是地中海盆地和中东地区,它在生物地理上是温带落叶阔叶林和亚热带灌木林 (如马基植被 Maquis) 之间独特的植被类型 (Rodá et al., 1999)。

由于云南的硬叶常绿阔叶林在群落外貌、结构、特征种、地理分布等方面与亚热带常绿阔叶林有明显区别,因此作为一个独立的植被型—硬叶常绿阔叶林 (金振洲和欧普定, 1981)。硬叶常绿阔叶林在“中国植被分类系统修订方案”中被划归到常绿阔叶林植被型下的一个植被亚型 (郭柯等, 2020),对它们在植被分类系统中的归类,仍需商榷。

古地中海又称特提斯海 (Tethys), 在古生代末二叠纪出现,介于古南大陆与欧亚大陆 (安哥拉古陆) 之间,于新生代第三纪早期因印度板块与亚洲板块碰撞而融合,在东南缘关闭,并导致喜马拉雅隆升形成 (Zhu et al., 2021)。因此,喜马拉雅-青藏高原的现代植物区系的一个重要来源就是古地中海植物区系 (孙航和李志敏, 2003)。川滇高山栎以及类似帽斗栎 (黄背栎)、灰背栎的硬叶栎类植物化石最初在西藏希夏帮马峰海拔 5 700~5 900 m 处的中-晚上新世地层被发现 (徐仁等, 1973),后来在中新世的西藏南木林植物群中也被发现 (周浙昆等, 2003),最近在西藏芒康晚始新世发现了高山栎组化石 (陈琳琳等, 2021),显示这类硬叶栎树种与古地中海地区有古老联系。周浙昆等 (2003) 认为壳斗科高山栎组植物出现的时间不晚于中新世,因为中新世时高山栎组植物已经有了较广的分布,最早属于高山栎组的硬叶栎类的化石发现于西藏芒康晚始新世植物群,它们混生于当时的亚热带常绿阔叶林里。喜马拉雅地区化石的发现及不同类型的硬叶常绿阔叶林分布在现代的地中海区域、西亚、中亚、喜马拉雅至中国西南部,以及南美洲,显示了它是一类古老的植被。

针对中国西南的硬叶常绿阔叶林,特别是对云南的硬叶常绿阔叶林的群落生态学和植物区系

研究不多,仅见金振洲和欧普定(1981)、杨钦周(1990)、刘方炎等(2012)、王雪丽等(2008)、杨朗生等(2017)的少数文章,部分内容在地区植被专著中,如《云南植被》(吴征镒和朱彦丞,1987)、《昆明植被》(金振洲和彭鉴,1998),极少研究是从植被的角度对硬叶常绿阔叶林进行综述讨论的(金振洲和欧普定,1981),但更多的文章涉及硬叶栎类的古植物学和起源(周浙昆,1992a,b;周浙昆等,2003;Jiang et al.,2019;陈琳琳等,2021)、分类与分布(刘兴良等,2008)及生理生态(Yang et al.,2020)等。硬叶常绿阔叶林在云南广泛分布,其起源古老及其特殊的生态适应性,是一类非常值得深入研究的植被,在印证云南的地质历史、喜马拉雅隆升及云南的古地中海植被和植物区系的起源上具有重要科学意义。因此,本文从群落生态学和植物区系地理学的角度,评述和探讨这类没有引起足够关注的特殊植被,对它们的生物多样性保护和实践提供了参考。

1 云南硬叶常绿阔叶林的分布和种类组成

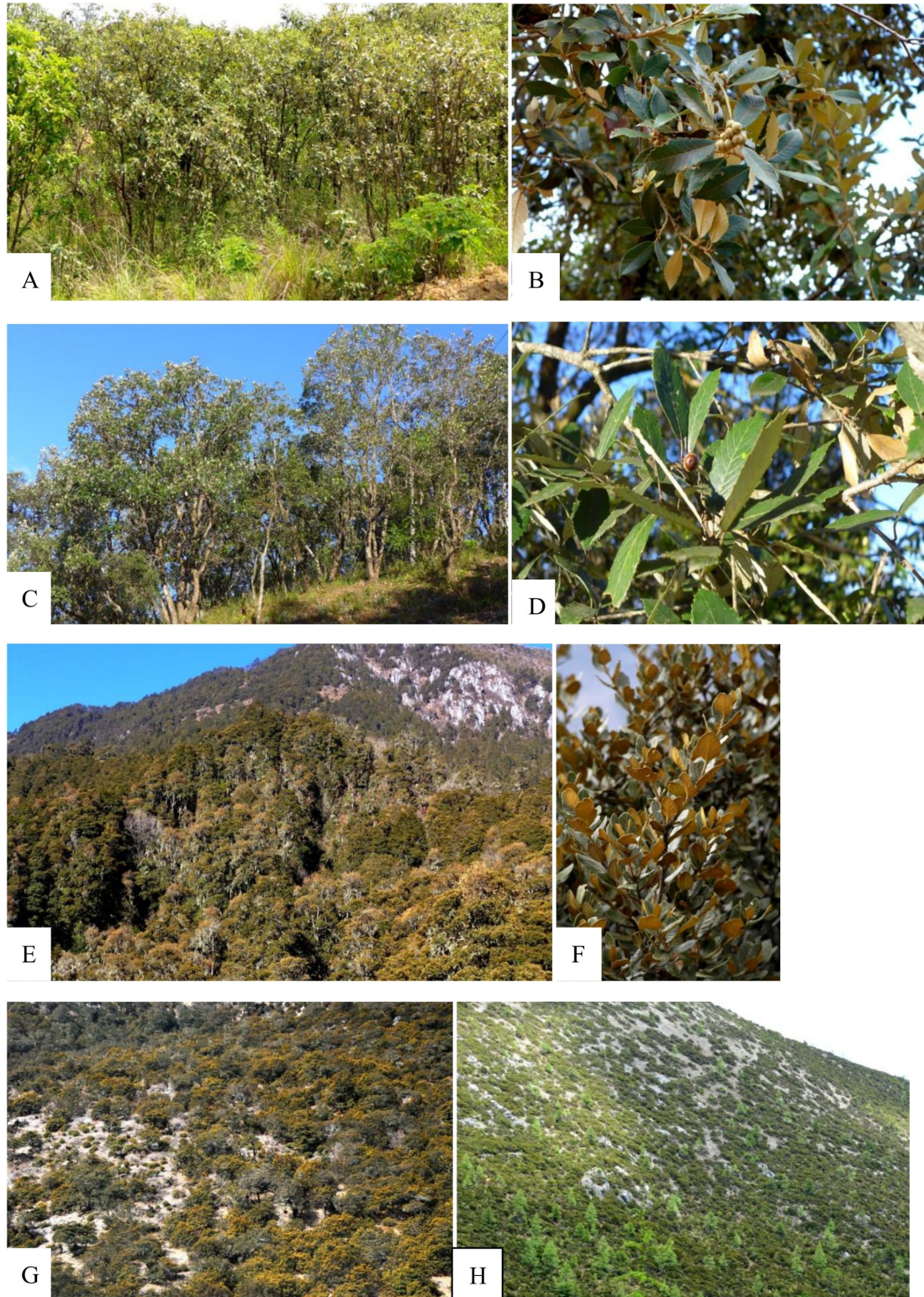
云南的硬叶常绿阔叶林在分布上覆盖了除热带湿润地区以外几乎整个云南省的各种生境,从干热、干暖河谷,亚热带滇中高原到寒温性山地,主要分布在海拔1 600~4 000 m之间。它们主要包括干热、干暖河谷地区的锥连栎(*Quercus franchetii*)林、铁橡栎(*Q. cocciferoides*)林、澜沧栎(*Q. kingiana*)林,滇中高原亚热带地区的灰背栎(*Q. senescens*)林、光叶高山栎(*Q. rehderiana*)林,滇西北、滇北的寒温性山地的帽斗栎(*Q. guajavifolia*)林、川滇高山栎(*Q. semecarpifolia*)林。多数硬叶常绿阔叶栎类树种与特定气候带相关,而一些树种的分布则跨了多个气候带。锥连栎主要在干热河谷形成单优群落,或在亚热带半湿润常绿阔叶林中及云南松林中成为伴生树种;铁橡栎与锥连栎类似,可以在干热、干暖河谷中形成单优群落,亦可以是半湿润常绿阔叶林的伴生树种;澜沧栎在南亚热带地区可形成单优群落;灰背栎主要混生在半湿润常绿阔叶林里,或在局部地段形成单优群落;光叶高山栎和帽斗栎混生在半湿润常绿阔叶林,但在温性、寒温性山地也可形成单优群落;川滇高山栎则主要混生在寒温性针叶林中或在寒温性山地形成单优群落。

硬叶常绿阔叶林与所处地带的天然植被有基本一致的植物区系组成,除构成群落特征树种的硬

叶栎类外,其他种类均与同域植被的物种组成基本一致。例如,金沙江干热河谷的锥连栎林,除锥连栎外,其他种类与周边干热性稀树灌草丛(萨王纳植被)完全一样(刘方炎等,2012),主要的乔木和灌木种类以清香木(*Pistacia weinmannifolia*)、余甘子(*Phyllanthus emblica*)、山合欢(*Albizia kalkora*)、车桑子(*Dodonaea viscosa*)占优势,其他常见乔、灌木有毛叶柿(岩柿)(*Diospyros dumetorum*)、马鞍叶(*Bauhinia faberi*)、单叶木蓝(*Indigofera linifolia*)、灰叶(*Tephrosia purpurea* var. *yunnanensis*)、栎菊木(*Nouelia insignis*)、川滇野丁香(*Leptodermis pilosa*)、沙针(*Osyris lanceolata*)、华西小石积(*Osteomeles schwerinae*)等。群落以草本植物覆盖度最大,并以扭黄茅(*Heteropogon contortus*)占绝对优势,其他多度较大的种类有细柄草(*Capillipedium parviflorum*)、三芒草(*Aristida adscensionis*)、黄背草(*Themeda japonica*)、孔颖草(*Bothriochloa pertusa*)、臭根子草(*B. bladhii*)、虎尾草(*Chloris virgata*)、旱茅(*Schizachyrium delavayi*)等禾草,除禾草外,其他常见种有丛毛羊胡子草(*Eriophorum comosum*)、蔓草虫豆(*Atylosia scarabacoides*)、草本叶下珠(*Phyllanthus urinaria*)、柳叶斑鸠菊(*Vernonia saligna*)、野拔子(*Elsholtzia rugulosa*)、丁癸草(*Zornia diphylla*)、地皮消(*Pararuellia delavayana*)、假杜鹃(*Barleria cristata*)、独脚金(*Striga asiatica*)、土丁桂(银丝草)(*Evolvulus alsinoides*)、黄细辛(*Asarum longiflorum*)、千解草(*Premna herbacea*)等(图1:A,B)。锥连栎的分布范围相对较广,除干热河谷外,常分布到滇中高原,特别是楚雄地区,混生在半湿润常绿阔叶林及云南松林里,或在局部地段也能形成单优群落。

在干热、干暖河谷,特别是金沙江流域,包括南盘江流域具有铁橡栎单优群落,它们通常呈片断斑块分布且常矮化。它们常见于这些干热、干暖河谷海拔为1 600~2 000 m的峡谷坡地和石灰岩陡坡上。乔木层高3~6 m,层盖度为60%~80%。乔木层中铁橡栎占很大比例,伴生的种类中常见的有清香木、毛叶柿、滇青冈、滇榄仁(*Terminalia franchetii*)等;灌木层高0.5~1.5 m,层盖度为15%~20%,常见有川滇野丁香、马鞍叶、云南山蚂蚱(*Desmodium yunnanense*)等;草本层高20~30 cm,种类较多,但常无明显优势种,以喜阳耐旱的植物为多见。草本层在种类和覆盖度上,禾草类较锥连栎林为少,因为它们主要是在石灰岩陡坡上,所以岩石露头较多。

在云南中南部海拔1 600~1 800 m范围,如澜沧县的佛房山地区,分布有较为典型的澜沧栎林。



A. 锥连栎林; B. 锥连栎; C. 澜沧栎林; D. 澜沧栎; E. 帽斗栎(黄背栎)林; F. 帽斗栎(黄背栎); G. 帽斗栎萌生灌丛; H. 矮高山栎灌丛。

A. *Quercus franchetii* forest; B. *Q. franchetii*; C. *Q. kingiana* forest; D. *Q. kingiana*; E. *Q. guajavifolia* forest; F. *Q. guajavifolia*; G. *Q. guajavifolia* sprout shrubs; H. *Q. monimotricha* shrubs.

图 1 云南硬叶常绿阔叶林的种类

Fig. 1 Kinds of sclerophyllous evergreen broad-leaved forest in Yunnan

它以澜沧栎占绝对优势,伴生有高山栲(*Castanopsis delavayi*)、袍丝锥(*C. calathiformis*)等,林下灌木、草本层覆盖度相对较低,种类不多(图 1:C,D)。

灰背栎主要分布在滇中高原并常混生在半湿润常绿阔叶林中,以灰背栎形成的单优群落不多见。以阳宗海老爷山含有较高比例灰背栎的元江栲-灰背栎林群落(103°01' E、25°03' N,海拔 2 480 m)为例,该群落乔木层高达 16 m,盖度约为 80%,元江栲和灰背栎为优势树种,其他伴生物种有珍珠花(*Lyonia ovalifolia*)、滇石栎(*Lithocarpus dealbatus*)、毛杨梅(*Myrica esculenta*)、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)、马缨杜鹃(*Rhododendron delavayi*)、大果冬青(*Ilex macrocarpa*)、大花卫矛(*Euonymus grandiflorus*)、香叶树(*Lindera communis*)、银木荷(*Schima argentea*)、水红木(*Viburnum cylindricum*)、头状四照花(*Cornus capitata*)、大白花杜鹃(*Rhododendron decorum*);灌木层较稀疏,盖度很小,主要组成物种有爆杖花(*R. spinuliferum*)、碎米花杜鹃(*R. spiciferum*)、清香木、铁仔(*Myrsine africana*)及幼树云南木犀榄(*Olea yunnanensis*);草本层盖度亦不大,主要种类有野拔子、山菅兰(*Dianella ensifolia*)、浆果薹草(*Carex baccans*)、十字苔草(*C. cruciata*)、刚莠竹(*Microstegium ciliatum*)、旱蕨(*Pellaea nitidula*)等。在局部地段的乔木、灌木层中也常出现黄连木幼树(*Pistacia chinensis*)。

以帽斗栎和川滇高山栎为优势种的硬叶常绿阔叶林在云南分布面积较大,是滇中高原、滇西北到东北部的硬叶常绿阔叶林(图 1:E,F),它们分布在海拔 2 000~4 000 m 的地区。以云南西北部德钦县海拔 3 400~3 600 m 处的帽斗栎林(99°09'16" E、28°18'8" N,海拔 3 556 m)为例,群落乔木层分为 1~2 层,上层乔木郁闭度可达 0.9,以帽斗栎为优势,高 25~30 m,同时混生有较多吊兰云杉(*Picea brachytyla*)、华山松(*Pinus armandii*)等树种;乔木第二层高约 5 m,郁闭度为 0.3,主要以毛肋杜鹃(*Rhododendron augustinii*)、川滇柳(*Salix rehderiana*)组成。林下灌草层的种类较为丰富,盖度为 30%~40%,高 0.5~1.5 m。灌草层以圆叶栒子(*Cotoneaster rotundifolius*)、球花溲疏(*Deutzia glomeruliflora*)等最为优势;草本层以尖鳞薹草(*Carex atrata* subsp. *pullata*)最为优势。该帽斗栎林的物种组成与周围的寒温性针叶林也是一样的。如丽江玉龙雪山的帽斗栎林(100°24' E、27°13' N,海拔 2 940 m),群落以帽斗栎占绝对优势,伴生有丽江云杉(*Picea likiangensis*)、高山松(*Pinus densata*)。灌草层主要有粉叶小檗(*Berberis pruinosa*)、矮高山

栎(*Quercus monimotricha*)、西南栒子(*Cotoneaster franchetii*)、川滇金丝桃(*Hypericum forrestii*)、毛叶蔷薇(*Rosa mairei*)、高山柏(*Juniperus squamata*)等;草本层有尖鳞薹草、毛轴蕨(*Pteridium revolutum*)、异叶兔儿风(*Ainsliaea foliosa*)、滇北球花报春(*Primula denticulata* subsp. *sinodenticulata*)、尼泊尔香青(*Anaphalis nepalensis*)、柳叶菜(*Epilobium pannosum*)、云南龙胆(*Gentiana yunnanensis*)、大王马先蒿(*Pedicularis rex*)。除帽斗栎外,其他物种组成均与周围的寒温性针叶林基本一样。

2 硬叶常绿阔叶林的群落结构和生态外貌

硬叶常绿阔叶林群落结构一般较简单,典型的硬叶常绿阔叶林群落有明显的 3 个层次。乔木层高 10~25 m,如滇西北的川滇高山栎和帽斗栎林,以它们为乔木优势种或各自形成单优群落,或伴生少量云杉属(*Picea* spp.)、冷杉属(*Abies* spp.)树种,在一些地段有时具有一个高度较矮的亚层,主要是柳属(*Salix* spp.)、桦木属(*Betula* spp.)植物;灌木层以杜鹃花属植物占优势,有时伴生有箭竹;草本层盖度不大。在严寒、干旱、土薄及石灰岩的山地,群落高度变矮、树干弯曲、结构简单。砍伐破坏或火烧后能从树桩萌生形成灌丛状矮林或灌丛植被,称“硬叶栎类萌生灌丛”(图 1:G)。也有一些硬叶栎种类在亚高山多石山地特化形成矮灌丛,如矮高山栎(*Quercus monimotricha*)灌丛(图 1:H)。

硬叶常绿阔叶林的生活型谱以禄劝县海拔 2 900~3 100 m 处(102°10'—102°45' E、26°0'—26°15' N)的帽斗栎林为例(金振洲和欧普定,1981),从 10 个 400 m²样地中记录到特征种和伴生种 67 种,地面芽植物占绝对优势,有 28 种,占 42%;高位芽植物 18 种,占 27%;地下芽植物 7 种,占 10%;藤本植物 6 种,附生植物 4 种,无一年生植物。该群落生活型谱以地面芽植物占绝对优势,与周边的寒温性针叶林类似,反映了生境冷湿。这一结果与四川西部的川滇高山栎群落的植物生活型谱类似,其川滇高山栎群落在 3 000 m 处的地面芽植物占总种数的 31.58%,比例最高(杨朗生等,2017)。在金沙江干热河谷的锥连栎林 1 800 m²样地中,记录了 68 种植物,其中草本植物占 58.8%(刘方炎等,2012)。因此,在生活型谱上,干热河谷的锥连栎林以草本植物占优势,接近萨王纳植被,而在寒温性山地则以草本植物中的地面芽植物占优势,显示了对寒冷的适应。

3 硬叶常绿阔叶林植物区系与地理成分

硬叶常绿阔叶林从干热河谷到亚高山寒温性针叶林带都有分布,其植物区系性质与各群落所在生境周边植被的植物区系一样,除优势种硬叶栎类外,它没有一个独特的植物区系。以元江干热河谷的锥连栎林为例(王雪丽等,2008),该硬叶常绿阔叶林记录到种子植物 91 属,其地理成分:热带分布属 83 个,占总属数的 91.21%,为典型的热带性质,其中泛热带分布属比例最大,占总属数的 45.05%;旧世界热带分布和热带亚洲分布属分别占总属数的 15.38% 和 10.99%;热带亚洲至热带大洋洲间断分布以及热带亚洲至热带非洲分布均占其总属数的 8.79%。在记录的 103 个种中,热带分布种 91 个,占总种数的 88.35%,其中以热带亚洲分布种比例最高,有 53 个种,占总种数的 51.46%;其次是泛热带分布 10 种,占总种数的 9.71%;热带亚洲至热带非洲分布 9 种,占 8.74%;东亚分布种和中国特有种各 5 种,分别占总种数的 4.85% (王雪丽等,2008)。我们对元江干热河谷稀树灌木草丛在海拔 400~850 m 范围做了 52 个 10 m×10 m 的样地,共 5 200 m²。在样地内记录到种子植物 61 科 144 属 194 种,分析了这 144 属和 194 种的地理成分(刘方炎等,2012)。这类干热河谷稀树灌木草丛植被中泛热带分布属占 38.2% (除去世界分布属的总属数),居第一位;热带亚洲至非洲分布属占 19.8%,居第二位;热带亚洲分布属占 10.7%,居第三位。热带分布属合计占总属数的 84.8% (不包括世界分布属),但在种层面,热带亚洲分布种占总种数的 46.3% (排除世界分布种),居第一位;中国特有种占 23.5%,居第二位;热带亚洲至热带非洲分布占 6.7%,泛热带分布种占 6%。元江干热河谷的锥连栎林植物区系与稀树灌木草丛植被植物区系在属的地理成分上类似,都以泛热带分布属比例最大;在种层面都以热带亚洲分布种比例最大,但后者中国特有种比例高,这种差异可能是在种分布资料获取上资料来源的差异。

4 喜马拉雅-青藏高原的隆升与硬叶常绿阔叶林的演化

喜马拉雅-青藏高原的隆升影响到晚新生代以来全球气候和大范围的环境变化(Raymo et al., 1992; 施雅风,1998; 施雅风等,1999)。关于喜马

拉雅隆升的时间,目前有很大争议。过去的主流观点认为,喜马拉雅-青藏高原在强烈隆起之前经历了一个漫长的抬升与夷平过程,长期处于较低高度的海拔(1 000~2 000 m)。直到第四纪初,于 340 万年或 250 万年以前才强烈隆升到达现在的高度(潘浴生,1998; 施雅风,1998)。Su 等(2020)、Liu 等(2019)对西藏古植物学的研究结果提出青藏高原应隆升得更早。在青藏高原强烈隆升以前,古地中海或地中海南缘的植被是以樟科植物为主的热带-亚热带性质的湿润常绿阔叶林(laurel forests)(Mai, 1989)。在喜马拉雅山脉隆升达到相当高度的海拔(6 000 m 以上)时,喜马拉雅-青藏高原地区才变得干旱(施雅风,1998; 刘东升等,1998)。高山栎组的硬叶栎类在喜马拉雅剧烈隆升以前就已存在,可追索到渐新世(陈琳琳等,2021),但它们只是热带-亚热带常绿阔叶林中的一个成分。直到上新世后,现代的地中海式气候形成,适应干旱的地中海植物区系才出现(Suc, 1984),硬叶常绿阔叶林从原先的湿润的热带-亚热带常绿阔叶林演化产生。郑卓(1989)的研究发现,在西欧地区中新世开始出现了具有旱生结构的现代地中海成分,如冬青栎等现代硬叶栎类以及木樨榄属(*Olea*)、清香木属(*Pistacia*)等类群,认为现代地中海常绿硬叶林的发展与北极冰盖的形成密切相关。云南的硬叶常绿阔叶林中,除硬叶栎类树种外,同样具有木樨榄属[如锈鳞木樨榄(*Olea europaea* subsp. *cuspidata*)]、清香木、黄连木等古地中海亲缘的植物。因此,我们认为它们应是在喜马拉雅-青藏高原隆升到一定高度,现代的地中海式气候形成及适应干旱的地中海植物区系出现时,从原先的热带-亚热带常绿阔叶林演化产生的。

5 讨论与结论

硬叶常绿阔叶林是中国西南地区的一类特殊植被,在云南,从干热河谷到寒温性山地广泛分布。它们以常绿阔叶的壳斗科栎属植物为乔木优势种,在群落外貌、结构、特征种、地理分布等方面与云南的其他常绿阔叶林有明显区别。这些优势树种均表现为叶片革质且坚硬、树皮粗厚、树干弯曲、具有耐干旱的特征,与现代地中海地区的硬叶栎类非常类似,并具有渊源关系。中国的亚热带常绿阔叶林是东亚的特有植被,是在东亚的热带、亚热带潮湿的夏季和干燥的冬季交替的季风气候下发育(朱华和 Ashton, 2021),而地中海区的硬叶常绿阔叶林是在冬冷而夏旱的地中海气候下发

育。一方面,云南的硬叶常绿阔叶林虽是在亚洲季风气候下发育,但它的优势林冠树种为硬叶栎类植物,具有明显耐干旱特征,与现代地中海地区的硬叶栎林在生态特征上非常类似,与中国的亚热带常绿阔叶林在群落外貌和特征树种上有明显区别。另一方面,云南的硬叶常绿阔叶林的优势树种大多为我国西南地区的特有种,应该说它是在外貌和结构上与现代地中海地区的硬叶栎林类似,是随喜马拉雅隆升而演化的以我国西南地区特有硬叶栎树种为特征的一类硬叶常绿阔叶林。

云南的硬叶常绿阔叶林群落在生活型上因分布生境的不同而具有一定差异,分布在寒温性山地的群落以地面芽植物占绝对优势,而干热河谷的群落则以草本植物占优势。在植物区系组成上,乔木层的优势栎类树种大多为我国西南地区的特有种,除优势种外,其他种类与同域天然植被的物种组成基本一样,没有一个独特的植物区系。它们在云南各种生境均有分布,暗示了其适应性很强,并且是一类古老的残余植被。金沙江干热河谷中的锥连栎林含有特有单种属菊科乔木栎菊木(*Nouelia insignis*),一个植物属的形成通常需要几百万年甚至上千万年,特有单种属栎菊木的存在也印证了这类植被的古老性。因此,我们认为云南的硬叶常绿阔叶林是在喜马拉雅—青藏高原隆升到一定高度,现代的地中海式气候形成及适应干旱的地中海植物区系出现以后,从原先的热带—亚热带常绿阔叶林中演化产生的一类古地中海渊源的植被。

参考文献:

- CHEN HH, DOBSON J, HELLER F, et al., 1995. Paleomagnetic evidence for clockwise rotation of the Simao region since the Cretaceous: A consequence of India-Asia collision [J]. *Earth Planet Sci Lett*, 134: 203-217.
- CHEN LL, DENG WYD, SU T, et al., 2021. Late Eocene sclerophyllous oak from Markam Basin, Tibet, and its biogeographic implications [J]. *Sci Chin Earth Sci*, 51(12): 2150-2162. [陈琳琳, 邓炜煜东, 苏涛, 等, 2021. 西藏芒康晚始新世高山栎组化石的发现及其生物地理学意义 [J]. *中国科学: 地球科学*, 51(12): 2150-2162.]
- GUO K, FANG JY, WANG GH, et al., 2020. A revised scheme of vegetation classification system of China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 44 (2): 111-127. [郭柯, 方精云, 王国宏, 等, 2020. 中国植被分类系统修订方案 [J]. *植物生态学报*, 44 (2): 111-127.]
- HALL R, 1998. The plate tectonics of Cenozoic SE Asia and the distribution of land and sea [J]. *Biogeogr Geol Evol SE Asia*, 1: 133-163.
- JAIN AK, 2014. When did India-Asia collide and make the Himalaya? [J]. *Current Sci*, 106: 254-266.
- JIANG XL, HIPPI AL, DENG M, et al., 2019. East Asian origins of European holly oaks (*Quercus* section *Ilex* Loudon) via the Tibet-Himalaya [J]. *J Biogeogr*, 46: 2203-2214.
- JIN ZZ, OU PD, 1981. Sclerophyllous evergreen broad-leaf forest in China [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci Ed)*, (2): 13-20. [金振洲, 区普定, 1981. 我国的硬叶常绿阔叶林 [J]. *云南大学学报(自然科学版)*, (2): 13-20.
- JIN ZZ, 1981. A mossy forest appearing in the sclerophyllous evergreen broad-leaf forests — *Quercetum pannosum nimborum* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 3(1): 75-88. [金振洲, 1981. 硬叶常绿阔叶林中的苔藓林——黄背栎、云生兔儿风群丛 [J]. *云南植物研究*, 3(1): 75-88.]
- JIN ZZ, PENG J, 1998. Vegetation of Kunming [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press: 200-204. [金振洲, 彭鉴, 1998. 昆明植被 [M]. 昆明: 云南科技出版社: 200-204.]
- LEE TY, LAWVER LA, 1995. Cenozoic plate reconstruction of Southeast Asia [J]. *Tectonophysics*, 251: 85-138.
- LIU DS, ZHANG XS, YUAN BY, 1998. The impact of plateau uplifting on surrounding areas [M]// SUN HL, ZHENG D. Formation, evolution and development of Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press: 179-230. [刘东升, 张新时, 袁宝印, 1998. 高原隆起对周边地区的影响 [M]// 孙鸿烈, 郑度. 青藏高原形成演化与发展. 广州: 广东科技出版社: 179-230.]
- LIU FY, WANG XQ, LI K, et al., 2012. Species composition and diversity characteristics of *Quercus franchetii* communities in dry-hot valley of Jinsha River [J]. *Guihaia*, 32(1): 56-62. [刘方炎, 王小庆, 李昆, 等, 2012. 金沙江干热河谷锥连栎群落物种组成与多样性特征 [J]. *广西植物*, 32(1): 56-62.]
- LIU J, SU T, SPICER RA, et al., 2019. Biotic interchange through lowlands of Tibetan Plateau suture zones during Paleogene [J]. *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol*, 524: 33-40.
- LIU XL, LIU SR, HE F, et al., 2008. Taxonomy and modern geographical distribution of species of sclerophyllous alpine oak plants in China [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 29(3): 1-7. [刘兴良, 刘世荣, 何飞, 等, 2008. 中国硬叶常绿高山栎类植物的分类与现代地理分布 [J]. *四川林业科技*, 29(3): 1-7.]
- MAI DH, 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary [J]. *Plant Syst Evol*, 162: 79-91.
- PAN YS, 1998. Plateau lithosphere structure, evolution, and dynamics [M]//SUN HL, ZHENG D. Formation, evolution and development of Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press: 1-72. [潘浴生, 1998. 高原岩石圈结构、演化和动力学 [M]//孙鸿烈, 郑度. 青藏高原形成演化与发展. 广州: 广东科技出版社: 1-72.]
- RAYMO M, RUDDIMEN W, 1992. Tectonic forcing of late Cenozoic climate [J]. *Nature*, 359: 117-122.
- RODÁ F, RETANA J, GRACIA CA, et al., 1999. Ecology of mediterranean evergreen Oak forests [M]. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- SATO K, LIU YY, WANG YB, et al., 2007. Paleomagnetic study of Cretaceous rocks from Pu'er, western Yunnan,

- China: Evidence of internal deformation of the Indochina block [J]. *Earth Planet Sci Lett*, 258(1/2): 1–15.
- SATO K, LIU YY, ZHU ZC, et al., 2001. Tertiary paleomagnetic data from northwestern Yunnan, China: further evidence for large clockwise rotation of the Indochina block and its tectonic implications [J]. *Earth Planet Sci Lett*, 185(1/2): 185–198.
- SCHÄRER U, TAPPONNIER P, LACASSIN R, et al., 1990. Intraplate tectonics in Asia: A precise age for large-scale Miocene movement along the Ailao Shan-Red River shear zone, China [J]. *Earth Planet Sci Lett*, 97(1): 65–77.
- SHI YF, 1998. Plateau uplift and environmental evolution [M]// SUN HL, ZHENG D. Formation, evolution and development of Qinghai-Xizang (Tibetan) plateau. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press: 73–138. [施雅风, 1998. 高原隆升与环境演化 [M]//孙鸿烈, 郑度. 青藏高原形成演化与发展. 广州: 广东科技出版社: 73–138.]
- SHI YF, LI JJ, LI BY, et al., 1999. Uplift of the Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau and East Asia environmental change during late Cenozoic [J]. *Acta Geogr Sin*, 54 (1): 10–21. [施雅风, 李吉均, 李炳元, 等, 1999. 晚新生代青藏高原的隆升与东亚环境变化 [J]. *地理学报*, 54 (1): 10–21.]
- SU T, SPICER RA, WU FX, et al., 2020. Middle Eocene lowland humid subtropical “Shangri-La” ecosystem in central Tibet [J]. *PNAS*, 117: 32989–32995.
- SUC JP, 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe [J]. *Nature*, 307: 429–432.
- SUN H, LI ZM, 2003. Qinghai-Tibet Plateau uplift and its act on Tethys flora [J]. *Adv Earth Sci*, 18(6): 852–862. [孙航, 李志敏, 2003. 古地中海植物区系在青藏高原隆起后的演变和发展 [J]. *地球科学进展*, 18(6): 852–862.]
- TANG H, LI FS, SU T, et al., 2020. Early Oligocene vegetation and climate of southwestern China inferred from palynology [J]. *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol*, 560: 109988. DOI: 10.1016/j.palaeo.2020.109988.
- TAPPONNIER P, LACASSIN R, LELOUP PH, et al., 1990. The Ailao Shan/Red River metamorphic belt: Tertiary left-lateral shear between Indochina and South China [J]. *Nature*, 343: 431–437.
- WANG XL, DU F, WANG J, 2008. A floristic study on seed plants of evergreen hard and broad leaved forests in Yuanjiang Nature Reserve [J]. *J W Chin For Sci*, 37(2): 40–46. [王雪丽, 杜凡, 王娟, 2008. 元江自然保护区硬叶常绿阔叶林种子植物区系初步研究 [J]. *西部林业科学*, 37(2): 40–46.]
- WU ZY, ZHU YC, 1987. Vegetation of Yunnan [M]. Beijing: Science Press. [吴征镒, 朱彦丞, 1987. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社.]
- XU R, TAO JR, SUN XJ, 1973. On the discovery of a *Quercus semicarpifolia* bed in Mount Shisha Pangma and its significance in botany and geology [J]. *Acta Bot Sin*, 15 (1): 103–119. [徐仁, 陶君容, 孙湘君, 1973. 希夏邦马峰高山栎化石层的发现及其在植物学和地质学上的意义 [J]. *植物学报*, 15(1): 103–119.]
- YANG LS, LIU XL, LIU SR, et al., 2017. Life-form characteristic of plants in *Quercus aquifolioides* community along an elevational gradient on Balang Mountain, Wolong Nature Reserve [J]. *Acta Ecol Sin*, 37 (21): 7170–7180. [杨朗生, 刘兴良, 刘世荣, 等, 2017. 卧龙巴郎山川滇高山栎群落植物生活型海拔梯度特征 [J]. *生态学报*, 37(21): 7170–7180.]
- YANG QZ, 1990. The characteristics and classification of oak durisilvae in the Himalaya region [J]. *Acta Phytocool Geobot Sin*, 14(3): 197–212. [杨钦周, 1990. 中国喜马拉雅地区硬叶栎林的特点与分类 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 14(3): 197–212.]
- YANG Y, SUN H, KÖRNER C, 2020. Explaining the exceptional 4,270 m high elevation limit of an evergreen oak in the south-eastern Himalayas [J]. *Tree Physiol*, 40: 1327–1342.
- ZHENG Z, 1989. Flora evolution of northwestern Mediterranean Area since the Miocene and the appearance of Mediterranean vegetation [J]. *Guihaia*, 9(1): 13–20. [郑卓, 1989. 西欧地中海地区中新世以来的植被演化和现代地中海植被的形成 [J]. *广西植物*, 9(1): 13–20.]
- ZHOU ZK, PU CX, CHEN WY, 2003. Relationships between the distributions of *Quercus* sect *Heterobalanus* (Fagaceae) and uplift of Himalayas [J]. *Adv Earth Sci*, 18(6): 885–890. [周浙昆, 普春霞, 陈文允, 2003. 青藏高原隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系 [J]. *地球科学进展*, 18(6): 885–890.]
- ZHOU ZK, 1992a. Origin, phylogeny and dispersal of *Quercus* from China [J]. *Acta Bot Yunnan*, 14(3): 270–236. [周浙昆, 1992a. 中国栎属的起源演化及其扩散 [J]. *云南植物研究*, 14(3): 270–236.]
- ZHOU ZK, 1992b. A taxonomical revision of fossil evergreen sclerophyllous oaks from China [J]. *Acta Bot Sin*, 34 (12): 954–961. [周浙昆, 1992b. 硬叶常绿高山栎类化石的分类学研究 [J]. *植物学报*, 34(12): 954–961.]
- ZHU H, 2012. Biogeographical divergence of the flora of Yunnan, southwestern China initiated by the uplift of Himalaya and extrusion of Indochina block [J]. *PLoS ONE*, 7(9): e45601.
- ZHU H, 2015. Geographical patterns of Yunnan seed plants may be influenced by the clockwise rotation of the Simao-Indochina geoblock [J]. *Front Earth Sci*, 3: 53.
- ZHU H, 2018. On the origin and evolution of the flora of Yunnan [J]. *Plant Sci J*, 36(1): 32–37. [朱华, 2018. 云南植物区系的起源与演化 [J]. *植物科学学报*, 36(1): 32–37.]
- ZHU H, 2019. Floristic divergence of the evergreen broad-leaved forests in Yunnan, southwestern China [J]. *Phytotaxa*, 393(1): 1–20.
- ZHU H, TAN YH, YAN LC, et al., 2020. Flora of the savanna-like vegetation in hot dry valleys, southwestern China with implications to their origin and evolution [J]. *Bot Rev*, 86: 281–297.
- ZHU H, ASHTON P, 2021. Ecotones in the tropical-subtropical vegetation transition at the tropical margin of southern China [J]. *Chin Sci Bull*, 66(28/29): 3732–3743. [朱华, Peter Ashton, 2021. 中国热带-亚热带常绿阔叶林群落交错区. *科学通报*, 66(28/29): 3732–3743.]
- ZHU RX, ZHAO P, ZHAO L, 2022. Tectonic evolution and geodynamics of the Neo-Tethys Ocean [J]. *Sci China: Earth Sci*, 65(1): 1–24.