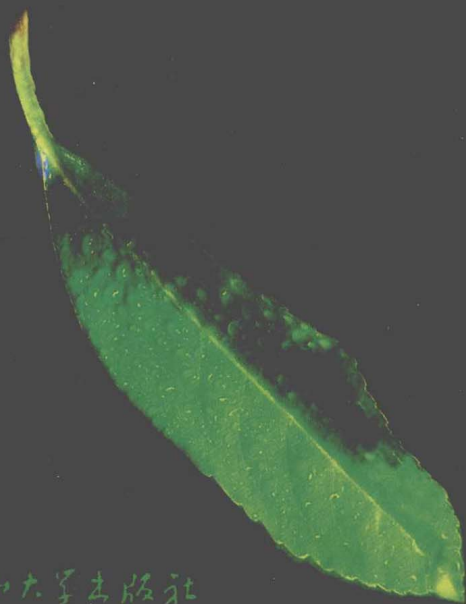


植物

繆汝槐
编著

地理学



中山大学出版社

版权所有 翻印必究

图书在版编目(CIP)数据

植物地理学/缪汝槐编著. —广州:中山大学出版社, 1998. 10
ISBN 7-306-01453-6

I. 植… II. 缪… III. 植物地理学 IV. Q948.2

中山大学出版社出版发行

(广州市新港西路 135 号)

中山大学印刷厂印刷 广东省新华书店经销

850 毫米×1168 毫米 32 开本 12.25 印张 305 千字

1998 年 10 月第 1 版 1998 年 10 月第 1 次印刷

印数:1—500 册 定价:17.00 元

前 言

本书是近几年的教学总结。初稿完成于 1995 年，当时作为油印教材发给学生。这次利用付梓之机，对原稿作了较大量的补充，使本书的内容更为丰富、充实，渐趋完整。

在我国出版的植物地理学著作中，多采用原苏联的广义植物地理学的概念，即包括植物生态、群落学等部分，而纯粹的植物地理学部分则只占极小的篇幅，但这些部分早已各自独立为一门学科了，如植物生态学、植物群落学、植被学等，且多作为植物学专业本科生或研究生的必修课程或学位课程。因此，目前所有出版的植物地理学著作已不适合于当前的教学，亟待编写一部新的植物地理学教材出版，以应急需。经过几年的教学实践，现代植物地理学应包括如下七个方面的内容：历史植物地理学、种属植物地理学、生态植物地理学、植物区系学、区域植物地理学、植物分布区和植物地理分区等。随着研究的深入，植物地理学由宏观层次进到微观层次，因而产生了细胞地理学。当然，这七个部分没有绝对界限，彼此间有部分内容重叠。为了讲课的方便，分布区放在历史植物地理学内，植物地理分区放在植物区系学里。此外，岛屿植物区系、华夏植物区系、伴人植物地理学等内容较特殊，在这里各单独成章排在最

后。

本书得以付梓，得到生命科学学院的领导胡玉佳教授的关怀和鼓励；得到同事吕雪莲、刘志群、马彩凤诸女士的鼎力支持，为编写准备一切所需的材料，谢庆健先生清绘部分插图；中山大学出版社李慈老师对文稿进行认真的校阅，并提出许多宝贵的意见，在此一并表示深深的谢意。最后，本书得以完成，要感谢导师张宏达教授多年来的殷殷教诲。

由于作者水平有限，错误难免，内容如有不妥之处，敬请读者批评指正。

缪汝槐

1997年9月30日于

广州康乐园

目 录

前 言

第一章 历史植物地理学	(1)
第一节 种子植物出现前后的地表概况.....	(2)
第二节 植物区系的演化概况.....	(7)
一、前寒武纪植物区系.....	(7)
二、古生代植物区系.....	(8)
三、中生代植物区系.....	(12)
四、新生代植物区系.....	(19)
第三节 现代植物分布区.....	(35)
一、植物分布区概念.....	(35)
二、植物分布区的起源和形成.....	(46)
三、分布区的类型.....	(78)
第二章 种属植物地理学	(114)
第一节 种的分布区.....	(114)
一、种的分布区的形成和结构.....	(114)
二、按种的性质划分的分布区.....	(116)
三、按气候带划分种的分布区.....	(132)
第二节 属的分布区.....	(135)
一、属的分化和分布.....	(135)
二、属的地理分布类型.....	(137)
第三节 科的分布区.....	(148)
第三章 植物区系学	(158)
第一节 植物区系学的名称、研究对象及区系单元等级.....	(158)

第二节	植物区系概念	(159)
第三节	植物区系与植被	(163)
第四节	植物区系学在国民经济中的意义	(165)
第五节	植物区系的研究方法	(166)
一、	统计和分析法	(166)
二、	分布区图绘制法	(172)
三、	分布区型谱法	(177)
四、	植物历史的分布图法	(177)
五、	地理学—形态学方法	(182)
六、	分布区年龄和历史的研究方法	(185)
七、	植物区系的成分分析	(192)
第六节	植物区系分区	(198)
一、	植物区系分区和植被分区的不同	(198)
二、	世界植物区系区划	(198)
第四章	生态植物地理学	(241)
第一节	环境与植物	(241)
一、	环境概念	(241)
二、	环境梯度和环境的有序性	(243)
三、	植物与环境的关系	(245)
第二节	生态植物区系各论	(251)
一、	水生植物区系	(251)
二、	海洋植物区系	(261)
三、	盐碱土植物区系	(266)
四、	荒漠植物区系	(281)
五、	红树林植物区系	(301)
第五章	岛屿植物区系	(313)
第一节	岛屿植物区系的特征	(313)
第二节	岛屿植物区系的起源	(315)

第三节	海洋岛屿和漂流岛屿的特有现象·····	(316)
第四节	岛屿生物地理学的平衡论·····	(320)
第六章	华夏植物区系·····	(323)
第一节	古植物演变的古地理背景·····	(323)
第二节	华夏植物区系的基本特点·····	(328)
第三节	华夏植物区系成分分析·····	(333)
第四节	植物区系分区·····	(337)
第七章	细胞地理学·····	(349)
第一节	概论·····	(349)
第二节	单倍体和二倍体世代植物的分布区·····	(353)
第三节	多倍性的地理学·····	(354)
第四节	多倍性的生态学·····	(356)
第五节	染色体组型的非对称性和植物的种系发生·····	(363)
第六节	多倍体与植物的迁移·····	(364)
第八章	伴人植物地理学·····	(367)
第一节	有用植物的起源·····	(367)
一、	栽培植物区系中心·····	(367)
二、	栽培植物区系的地理分布区·····	(372)
第二节	伴人植物地理分类·····	(373)
一、	人类有意识引入但后来野生化的植物·····	(374)
二、	人类无意识引入的植物·····	(374)
三、	从前或现在有用但次生野生化的当地植物, 或由于 人类活动而占据新生境的野生植物·····	(375)
第三节	伴人植物区系的多样性·····	(377)
参考文献	·····	(379)

第一章 历史植物地理学

历史植物地理学 (Historical Plant Geography) 是根据现存植物种属的分布, 结合地质、古地理、古气候以及古生物的资料, 来阐明植物区系的起源及其发展史。反过来, 历史植物地理学的发展, 也给地质、古地理、古气候以及古生物学带来其本身提供不出来的科学论证。所以 E.B. 吴鲁夫称历史植物地理学是“一把了解地球历史的钥匙”。同时, 历史植物地理学也是植物区系成分分析工作的基础, 而植物区系的分区, 又是以植物区系成分分析工作为依据。所以, 没有历史植物地理学的基础, 就很难肯定植物区系成分的分析; 没有植物区系成分的分析, 就很难给植物区系的分区提供足够的论据。

历史植物地理学的范围, 当然也包括人类历史在内, 但又远远超出人类历史, 而进入地质时期之内, 所以“历史”二字是不受人类历史限制的。但是历史植物地理又不等于地质植物地理, 因为历史植物地理的范围, 主要是从第四纪到第三纪的后期。到了第三纪的后期以前的植物分布情况, 则完全属于古植物学的范畴, 而与现在生存的植物种类和分布已经失去直接联系, 所以历史植物地理并不包括全部地质时期在内。故 E.B. 吴鲁夫说: “历史植物地理学在古植物学终止处开始它的工作。”然而物种比这更早就产生了, 不同的类群产生于不同的地质时期。要阐明各植物区系的发生、发展, 还须借助地质学、古地理学、古气候学及古生物学的研究成果。只有这样, 我们的区系研究才建立在可靠的基础上。

此外, 与历史植物地理学有同等意义的名词, 尚有 A. Eng-

ler 的“发展史的植物地理学”及 L. Diels 的“发生植物地理学”。前者着重于植物区系的发展历史，但名称过长，使用不方便；后者着重于植物区系的起源问题，而未能反映它们的历史发展与现在的分布动态。历史植物地理学的任务并非静止地描述植物的分布，而是要将它作为一个历史的演变过程来描述。所以这二者好像都各有所偏，不够全面。然而，历史植物地理学的“历史”二字，也往往被人误解为仅包括与人类生存时期有关的那些事件，即局限于仅指由于人类活动所造成的植物界的变迁等，像 M. Flahault (1907) 的《历史植物地理学》。尽管如此，“历史植物地理学”这一名称还是较上述其它名称来得简明。此名称的引用，部分应归功于 F. Stromeyer，但主要应归功于 J. F. Schouw，他在他的《普通植物地理学》(1882) 一书中就用它来指我们所讨论的这门科学。E. B. 吴鲁夫总结前人的积极成果，对这一名称进行全面的完整的诠释，为这门科学的发展作了重大贡献。

第一节 种子植物出现前后的地表概况

根据地质学和地球物理学研究，约在 3 亿年前即石炭纪末、二叠纪初（地质年代见表 1-1），整个地球表面仅有一块很大的泛古大陆。到三叠纪时，这块大陆分成差不多相等的两部分，一部分位于南半球，称为冈瓦纳古陆（Gondwana），一部分位于北半球，称为劳亚古陆，包括现在的北美洲、欧洲和亚洲。作为这两块古大陆组成的现今各大洲，当时已经能够辨别。这两块古陆间，在相当于现在非洲西北部到北美洲和欧洲的部分，彼此之间是相连的。冈瓦纳古陆和劳亚古陆之间的水域叫特提斯海（Tethys Sea）。特提斯海的浅海部分经常淹没两块大陆的连接处，构成了动、植物迁移的天然障碍（见图 1-1）。另外，在两大陆块的周围以及大陆块内部早已存在着不同深度的古海沟和裂隙，

也正是这些裂隙和海沟对以后各大洲之间大洋的形成起十分重要的作用。

表 1-1 地质时期地壳变动和生物进化表

时代单位			距今年数 /Ma	地壳发展阶段		生物发展阶段	
				名称	基本情况	动物界	植物界
新生代	第四纪晚第三纪	全新世	2或3	新构造期	差异升降显著, 冰川广布	哺乳动物时代	被子植物时代
		更新世					
		上新世	25	喜马拉雅期	2. 古地中海带和环太平洋带隆起成山		
		中新世					
		渐新世					
		始新世					
古新世	70						
中生代		白垩泥	135	燕山期	2. 环太平洋地槽内带隆起成山	爬行动物时代	裸子植物时代
		侏罗纪	180		1. 南大陆解体, 北大		
		三叠纪	225		陆普遍活动		
古生代		二叠纪	270	海西期	2. 末期许多地槽隆起, 北大联合南大陆开始解体	两栖动物时代	陆生孢子植物时代
		石炭纪	350		1. 陆地相对扩大	鱼的时代	
		泥盆纪	400		2. 末期加里东地槽褶皱隆起	海生无脊椎动物时代	
		志留纪	440	1. 海洋沉积仍占优势			
		奥陶纪	500		2. 古地台形成	低等原始生物产生	
		寒武纪	600		1. 海洋沉积占优势		
		震旦纪	1000?		3. 末期形成一些古地台		
元古代			1800?		2. 海洋沉积占绝对优势		
太古代			4500?				
地 球			天 文 时 期				



图 1-1 劳亚古陆和冈瓦纳古陆的侏罗纪初的复原图 (1.8 亿年前)
点线表示断裂线；阴影线示古地中海海沟；实线箭头示沿板块边界的大剪切和侧向滑动带；空箭头示联合古陆分裂以后的转动。安的列斯群岛和斯科舍弧 (A 和 S) 示现在的基准点。Dietz 和 Holden (1970) 指出印度位置 1, 已经略微脱离了南极洲, 但按照 McKenzie 和 Sclater (1973) 指出的位置似乎可能接近位置 2 (根据 Dietz 和 Holden, 1970 修改)

约在距今 1 亿年的时间内 (白垩纪前后), 构成上述古陆的陆块大部分又发生了分离 (见图 1-2)。南方古陆中的非洲和南美洲在白垩纪初断裂分离; 澳洲与南极洲和非洲之间不同程度的连接, 约延续到中白垩纪; 马达加斯加与印度在白垩纪的早期还是连接的, 直到中白垩纪时仍与南极古大陆、澳洲形成不同程度的连续陆桥; 印度与马达加斯加, 保持连接的时间长于马达加斯加和非洲连续的时间; 澳洲、南美洲与南极古大陆的连接一直持续到渐新世。北方的欧亚大陆 (包括格陵兰) 在晚白垩纪与北美大陆分离, 位于 75°N 附近的白令古陆 (后沉落形成白令海峡),

是欧亚大陆与北美洲之间通过北太平洋迁移联系的主要途径，这种联系一直持续到第四纪初。早在第三纪时，从北美到中亚细亚是一个大的古地中海，将非洲和劳亚大陆隔开（见图 1-3）。此后，大西洋出现，纵分南北古陆为北美和欧亚，以及南美和非洲。大约在始新世中期，印度板块向北移动与亚洲碰撞，同时大西洋向北延伸，又将北美大陆、格陵兰和欧洲大陆分开。

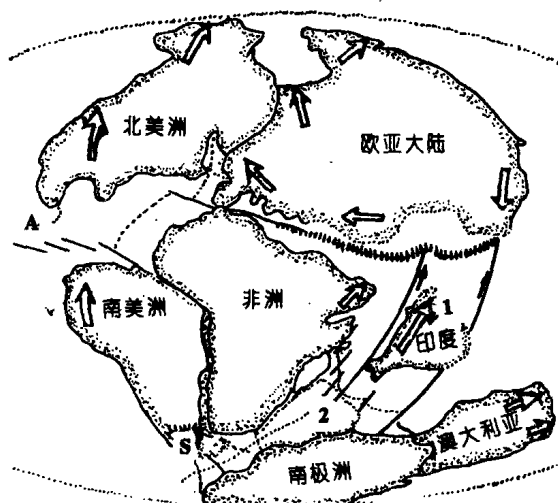


图 1-2 白垩纪初 (135 百万年前)，冈瓦纳古陆漂移 65 百万年后的解体
按照 Dietz 和 Holden，北大西洋和印度洋已经形成；微小的断裂示南大西洋正在形成的初期阶段；劳亚古陆仍然坚固地联结着；依 Dietz 和 Holden (1970)，印度板块向北迁移已经历了一半路程 (位置 1)，但按照 McKenzie 和 Sclater (1973)，认为它仍位于遥远的南方，也许远在南方的位置 2，很可能是居间的位置 (依 Dietz 和 Holden 修改，符号同图 1)

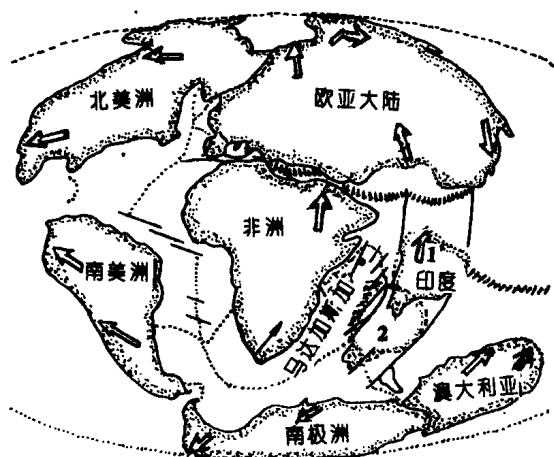


图 1-3 在第三纪初 (65 百万年前) 大陆各板块和它们的配置
南大西洋完全展开；非洲除与劳亚古陆连接外被孤立，一条断裂把马达加斯加从非洲分离出来。印度的位置是有疑问的：1 的位置依照 Dietz 和 Holden (1970)，但根据 McKenzie 和 Sclater 推测其位置可能接近 2 (1973)。当时，南美洲、北美洲和南极洲之间以前的连接已断 (依 Dietz 和 Holden, 1970)

地壳的运动主要表现为大陆的离合和地壳的升降 (即造陆与造山)。晚白垩纪地壳下沉，全球陆地仅为今日陆地的 $2/3$ ；白垩纪末地壳的升降运动加剧，许多地方由海变为陆地。第三纪中期造山运动加剧，喜马拉雅山、横断山、阿尔卑斯山、落矶山、安底斯山等都在这一时期相继形成；印度古陆与亚洲大陆相接，古地中海消失。

从距今 2 亿年至 1 亿年间，地球表面各地的气候条件比较均一。虽然，这期间气温也有过几次下降与回升，总的趋势是下降的。但是，那时的气候比现代温暖，这种情况是由于当时地球的绝大部分地区还没有出现山峦，大多数大陆为浅海覆盖的缘故。此后，随着大陆的不时离合，海陆的不断更替，山脉的相继出现，地球的气候也发生变化，但整个气候状况仍与今天的气候有

很大不同。白垩纪早期，北半球的平均气温约比现在高 12°C ，从白垩纪后期到第三纪最初三个时期（始新世、渐新世、中新世），这段时间的气候条件十分稳定，热带、亚热带气候在地球表面分布广泛。这种情况一直持续到第三纪最后一个时期（上新世）。从上新世开始，地表的气候出现恶化，气温下降，高纬度出现冰川覆盖，赤道与两极间形成了明显的温度梯度。正是由于第三纪末的这种气候的突变，所以整个新生代也就被人为地划分成两个时期。第三纪随着冰川的来临，也就进入了第四纪的开始。第四纪时，地球表面发生较大的气温波动至少有五次，较小的约有九次。气温下降，北极和高山地区出现冰川的时期，也就是通常所说的冰期；与之对应的气温回升时期即为间冰期。冰期和间冰期的这种交替出现，气温的升降，极地冰川的融化和凝结，直接影响到海洋水面的上升和降低，地球表面的陆地随之发生海浸和海退，使得大陆与大陆、大陆与岛屿以及岛屿与岛屿之间的陆地时隐时现。所有这一切变化，都给地球上的动、植物区系造成极其深刻的影响。

第二节 植物区系的演化概况

一、前寒武纪植物区系 (Precambrian flora)

前寒武纪（5.7 亿年以前）和早古生代是藻类植物时代。35 亿年前到大约 15 亿年的前寒武纪，地球上只有细菌和蓝藻。它们都是原核生物。从 15 亿年前到寒武纪（5.7 亿年前）以前地球上除细菌和蓝藻外，已有绿藻、红藻和褐藻（表 1-1）。也就是说，当时温暖的海洋占的面积很大，所有生命形成都集中在海洋中。

据一般的推测，最原始的生物或许是原始细菌或接近于原始

细菌的生物，它们在 35 亿年前（不早于 38 亿年前）的无氧环境下的原始海洋中，吸收溶解于海水中的有机物为主。后来，在原始海洋中出现最原始的自营细菌，利用太阳辐射能合成有机物。以后，出现光合细菌，它们利用带负电低分子的铁蛋白和细菌叶绿素为酶进行光合作用。后来，才出现蓝藻。蓝藻利用大气中的二氧化碳，通过叶绿素进行光合作用，制造有机物，使水分子分解，释放游离氧。大约经过 20 亿年之久，还原性的大气逐渐变为氧化性的大气，喜氧的细菌和真核藻类植物才相继出现。

根据化石记录，1966 年 E.S. 巴洪和 J.M. 夏福从非洲南部 31 亿年前的无花果树群岩石中发现杆状原始细菌。1965 年 E.S. 巴洪和 S.A. 泰勒在 19~20 亿年前的加拿大安大略南部贡福林建造中发现伞状的伞细菌，细胞边缘具放射线的星细菌，球形单细胞的蓝藻呼隆藻和丝状体的蓝藻。有的丝状体蓝藻没有隔膜；有的丝状体是群体，隔膜与丝状体垂直。这些丝状体蓝藻是贡福林藻、阿尼米克藻、古丝藻和古胶须藻。阿尼米克藻与现代的颤藻相似。古丝藻作管状，有分枝，无隔膜。古胶须藻很像现代的胶须藻，藻丝辐射状排列，整个藻团被胶膜包着。

在美国加利福尼亚州南部 13 亿年前的贝克泉建造的白云岩中出现一些类似绿藻的球形单细胞藻类和丝状体的藻类。在 9 亿年前的澳大利亚苦泉层的黑色燧石中出现带细胞核的单细胞绿藻。在 5.7~10 亿年前的岩石中出现褐藻和红藻。

二、古生代植物区系 (Paleozoic flora)

早古生代为藻类植物时代。到志留纪早期维管植物刚刚出现。早、中泥盆世为早期维管植物时代，石松纲、楔叶纲、真蕨纲和前裸子植物则刚刚出现。晚泥盆世和早石炭世以石松纲和楔叶纲为主，真蕨纲、前裸子植物和种子蕨纲次之。晚石炭世和早二叠世以种子蕨纲、科达目和厚囊蕨目的真蕨为主，薄囊蕨目的

真蕨、松柏目植物次之，苏铁目和银杏目植物刚刚出现。到晚二叠世厚囊蕨目繁盛，薄囊蕨目增多，科达目植物亦多，松柏目和银杏目植物增多，进入到裸子植物时代。下面分别来谈。

(一) 泥盆纪植物区系

在泥盆纪初，有利于陆生植物生存的条件形成，蕨类植物出现。开始是组织较低等的裸蕨，到上泥盆世时有了较高等的“古蕨类群”。泥盆纪植物区系的特点是具有很大的-一致性，这与当时的生境条件-一致性有关。

1. 早泥盆世的裸蕨植物区系

早泥盆世植物以早期维管植物为主，主要是光蕨 (*Coosonia*) 和工蕨 (*Zosterophyllum*)。裸蕨 (*Psilophyton*)、带蕨 (*taeniocrada*)、*Dawsonites* 和古孢体 (*Sporogonites*) 亦很重要。石松纲的刺镰木 (*Drepanophycus spinaeformis*) 是一种广泛分布于北半球的植物，出现于早泥盆世中、晚期。这种植物在南半球阿根廷也有分布。工蕨的种类各地都有不同。在澳大利亚有刺叶木 (*Baragwarathia*)，在非洲南部和阿根廷有原始鳞木 (*Protolepidodendron*)。刺叶木和原始鳞木都是石松植物。

2. 中泥盆世的叉叶植物区系

中泥盆世的植物以裸蕨和原始鳞木分布最广。镰蕨和楔叶纲的叉叶 (*Hypnia*)、芦叶 (*Calamophyton*)、前裸子植物的原始蕨 (*Protopteridium*) 比较常见，而戟枝木 (*Aneurophyton*) 刚刚出现。在联邦德国和非洲南部还出现阔叶 (*Platyphyllum*)。

3. 晚泥盆世的古羊齿植物区系

晚泥盆世植物中前裸子植物的古羊齿 (*Archaeopteris*) 和石松纲中的薄皮木 (*Leptophloeum*) 最为重要。古羊齿广泛分布于北半球。在中国、日本、蒙古、哈萨克则以拟鳞木 (*Lepidodendropsis*) 和薄皮木为主。在澳大利亚除古羊齿和薄皮木之外，还

有原始鳞木。加拿大北部和阿拉斯加除古羊齿外还有楔叶纲的羽歧叶 (*Pseudobornia*)。北极熊岛有亚鳞木 (*Sublepidodendron*)、圆印木 (*Cyclostigma*)、蹼木 (*Rhacophyton*)、楔叶羊齿 (*Sphenopteridium*) 和亚弱楔叶 (*Sphenophyllum subtenerimum*)。

(二) 石炭纪植物区系

1. 早石炭世植物区系

以高大石松、木贼为主，如鳞木、拟鳞木、亚鳞木、窝木 (*Bothrodendron*)、古封印木 (*Archaeosigillaria*)、古芦木 (*Archaeocalamites*)、弱楔叶 (*Sphenophyllum tenerrimum*)、拟铁线蕨 (*Adiantites*)、芹羊齿 (*Anisopteris*)、须羊齿 (*Rhodeopteridium*)、楔叶羊齿 (*Sphenopteridium*)、铲羊齿 (*Carodopteridium*) 和三裂羊齿 (*Triphyllopteris*) 等为早石炭世植物区系的特征。

2. 晚石炭世植物区系

出现了两个植物区：

(1) 欧美植物区

从北美加拿大和美国东部，经欧洲，而达阿特拉斯山脉、哈萨克斯坦、中国、印度尼西亚。以具有鳞木、鳞皮木 (*Lepidophloios*)、封印木 (*Sigillaria*)、窝木、楔叶、芦木 (*Calamites*)、轮叶 (*Annularia*) 和蕨型叶座延羊齿 (*Alethopteris*)、脉羊齿 (*Neuropteris*)、畸羊齿 (*Mariopteris*)、栉羊齿 (*Pecopteris*) 和裸子植物科达 (*Cortaites*) 为特征。在中国，晚石炭世以具有脉羊齿、网羊齿、楔叶、鳞木和科达为特征，大多数的种类与欧美相同，但出现少数特有属种，如齿叶 (*Tingia*)、贝叶 (*Conchophyllum*) 等，开始形成华夏植物区。

(2) 安加拉植物区

位于库兹涅茨克盆地和西伯利亚一带，以具有安加拉木