

[美] MARTIN C. KELLMAN

PLANT
GEOGRAPHY

张 绅 吴章钟 周秀佳 译

植物地理学

高等教育出版社

植物地理学

[美] MARTIN C. KELLMAN

张 绅 吴章钟 周秀佳 译

高等教育出版社

PLANT GEOGRAPHY

植 物 地 理 学

[美] MARTIN C. KELLMAN

张 坤 吴章钟 周秀什

*

高等教育出版社出版

新华书店上海发行所发行

浙江洛舍印刷厂印装

*

开本 850 × 1168 1/32 印张 6.375 字数 119,000

1987年9月第1版 1987年9月第1次印刷

印数 00,001—2,530

书号 12010·060 定价 1.60 元

第一版序

在写植物地理学这本书的时候，我曾想到那些把对景观的兴趣扩展到生物学领域中的地理系学生。生物地理学，在长期从正规的地理课程中消失之后，经历了一个近代复苏。然而迄今为止，在“地理学”的生物地理方面还没有独立的著作，也没有适合学生用的明确的理论体系。在这样情况下，学生在生物生态学和生物地理学的文献中常常如入迷宫，因为他们只懂一些指导原理和极有限的生物学基础知识。在本书中，我试图提供了一个理论体系，据此，一个上述的学生就可以结合他能够得到的充分的导论性植物学，来学习植物地理学。

这本书中，一般对论题采取两层处理：即先列举某些基本的事实资料，随后作概念性问题的讨论。后者在植物地理学中是常有争论的，这里必然有我自己的观点和倾向所在。然而，我希望学生们不要把我的观点作为信条，而是作为线索，说明这个领域还有待于概念的完善并给于不断再解释。如果学生们读了这本书后对他们在植物地理文献中所读的大多数内容表示怀疑的话，那就达到了我的主要目的之一。在本书范围内，不可能综合地讨论列入植物地理学课程的全部主题。因此，我的重点主要是那些我认为对于理解这个领域来说是最基本的题目上，同时，尽可能提及在本研究领域里其他较重要的论题。

有些读者也许对我在这本书的开头没有讨论生态系统这一当今十分流行的概念感到惊奇。因为我本人认为，这一概念太复杂，并是一个难处理的课题，而且这一概念的用处比通常理解的要小得多。有机体进化的过程在生物圈中产生了特别复杂现象，这种

现象也不仅仅是符合热力学定律。因此，尽管我对那些自然地理学者把生态系统概念看作是生物和非生物世界统一体的意思深表同情，但我相信，如果不首先解释这个世界生物组成的复杂性，而企图运用生态系统这一概念，则将会造成不良的后果。

我对那些最先鼓励我对植物景观产生兴趣的人们表示感谢，他们是：Kenneth Hare, Paul Maycock, Jonathan Sauer 和 Donald Walker。我也要感谢很多学生，他们自觉或不自觉地参与并发展我在此表述的思想。如果没有我妻子 Tila 的鼓励和帮助，这本书是不可能写成的，她对本书的手稿读了多遍，并在风格和内容上做了非常重要的修改。

于中美洲伯利兹，1974年1月

M. C. 凯尔曼

第 二 版 序

我写本书第二版的目的是为了发展植物地理学的一种格局,即更肯定地以植物种群生物学为基础。这就必须从根本上重组原先的内容,大约 2/3 是重写的,文献书目也增加了些。同时,我力图保持一种简明的版式,以便能使本书拥有更多的读者。这版中更强调了两个相互联系的题目,我鼓励学生提出更多他们观察到的有关植物和植物分布的进化问题,我也强调了地理学中环境历史的作用以及现代植物的进化适应。

我对洛杉矶加利福尼亚大学的 Jonathan Sauer 对全部手稿的审阅评述表示感谢。此外加拿大约克大学的 Martin Lewis 和 Alan Hill 以及我的妻子 Tila 也提了有益的建议,我的妻子在这版的整个准备过程中曾给我以多方面的鼓励。本版中所引用的新图是加拿大约克大学制图室 Ms Carol Randall 绘制的。

安大略州约克大学, 1979年 6 月

M. C. 凯尔曼

目 录

第一版序	1
第二版序	3
第一章 导言	1
第二章 植物种及其生态特征	7
第三章 植物的个体发育、种群统计学和养分分配	18
第四章 植物种间的干扰和共存	46
第五章 植物环境	56
第六章 植物迁移和分布区的发展	89
第七章 植被的结构和功能	102
第八章 植被的格局分析	117
第九章 植物地理学的技术	141
第十章 人类的作用	165

第一章 导 言

植物地理学的范畴

植物地理学是把论述地球表面的植物覆盖(plant cover)作为研究对象。在这个广阔的领域里,曾采取过许多完全不同的探讨方法。在本书中,重点是放在植物分布的动态性质以及环境和历史在形成这种分布中所起的作用。本书的主要部分,着重从地球的植物覆盖分布问题着手,既作为一个整体(植被地理学),又作为独立的组成部分(种属地理学)进行探讨。探讨分布问题的规模是不受约束的,它的变化可以从比例尺最小的全球性形式到由个体植物形体所支配的微型规模。尽管植物地理学理论上包含了由最原始的原叶体植物至最进步的被子植物的全部植物类别,但由于生命周期和生理差异,要在一本著作中充分探讨这样的全部类别,是难以行得通的。因而,这里将把注意力集中在高等(种子)植物方面,它构成了地球植物覆盖的浩瀚部分。然而,阐述的许多概念也同样适用于低等植物。

虽然,植物地理学的历史根源可以说与人类历史同样悠久,然而它作为一门正式的学科是在十九世纪伟大的德国地理学家亚历山大·冯·洪堡德(Alexander von Humboldt, 1807)的著作中才出现的。洪堡德在遍及欧洲和拉丁美洲的广泛旅行中,大量地采集制作标本,认识植物类型与环境(主要是气候)之间具有纬度的和高度的一般相关趋势。因而,他创始了什么是植物地理学的“结构的”探讨方法,后来 Warming(1909)、Raunkiaer(1934)等人在这个领域中又有了发展。

植物地理学在二十世纪的进展,表现为前进中在方向上的分歧。一方面植物分类学家们致力于植物分类单位(科、属、种)及有关区域的植物区系的分布问题,导致通常称为植物区系地理学的方向。这种方向所论述问题的范围通常是全球的或某一大陆的,并在历史因素中寻求解释,例如物种形成速度、远区域散布和大陆漂移。强调用环境来解释影响植物分布的研究,可以称为植物生态地理学,它在植物生态学的名义下得到发展。由于赞成用环境来解释,使所论述的分布问题趋于更大规模,而历史因素有被忽视的倾向。单个种的分布问题是作为个体生态学(个体植物的环境关系)的一个部分来论述,而包含植被的那些分布问题,则作为群落生态学(植物群落的研究)的一部分来论述。

虽然,在植物地理学大部分现代文献上还坚持这种方法论的区分法,但其中许多方法是不能成理的。地球植物覆盖的大多数格局都反映了既是环境的效应,又是历史事变的多样性,但很少能把其中的一个因素排除在作用之外。诚然,这两类因素相对重要性的评价,通常是植物地理学工作者的一个重要任务,上述方法学的争论都尚未能占优势。

本书所采取的较综合方法,是在认识植物种群这一水平上所进行的各种过程。这些种群的分布,从个体来说是确定种的分布区,从整体上看是确定某一景观的植被。每一个种群各有一个演化和迁移的历史,并具有特有的种群统计(demographic)特性,所有这些特性都影响了它的分布,并在植被形成过程中起着作用。

生物地理现象的独特性

生物地理现象所形成的若干特征,与地理工作者传统研究的地球物理学和社会经济学现象根本不同。由于评价这些差异对认识植物地理学过程是重要的,故在后面各章对它们详尽阐述之前,

这里先作一概述。

在严格的形态学术语中，生物地理现象由于它们的特殊性而引人注目：它们包括独立的有机体，以某种格局被覆在地球表面，罕见有任何体态上的内部联系(interconnection)。因而生物的分布是由一系列的点所组成，而不占据连续空间，例如泛滥平原(floodplain)生物的分布。因此，倘要以小于表示单个生物体的任何比例尺来表现生物的分布，则需要画出围绕这些分布点的封闭曲线，作空间概括，但必须使它充分接近这个空间单元。所有这样的分布区都有内部变化很大的不连续性(图 1-1)。大多数有机体之间缺乏体态上的相互联系，这意味着空间并列并不需要必然的功能上的相互联系。由空间结合表示相互关系的一般的地理学方法论，在生物圈中常常是不恰当的，这里，常以个体性(individualism)的不规则的程度占优势。

除分散分布外，生物现象还包括了极小量的有限和相对短促的生活期(life spans)。这种特性主要的地理含义对大部分生物地理格局而言是潜在的非永久性的(impermanence)。这些格局生来是短促的，变化迅速，而通常又是无法预料的。再者，由于各种有机体的生活期的不同，某些有机体的分布可能反映出现代的起因，而其他一些可能是以往某种事件的人为影响的产物。

生物体的非永久性对类型的连续性来说也需要有种群的对策(strategies)，从非生物的角度来看，这些过程似乎自相矛盾。例如，在生产后代方面，大多数有机体都付出了重大的投资，但多数的后代却从来未达到成熟期。对于物种来说，面对环境的不稳定性以及与其他有机体的竞争，如此显而易见的“浪费”仍然具有存在的价值。

有机体的非永久性还提供了生物体最独特的特征：通过称为生物进化的过程，它们获得和传递新信息的能力。非生物体的形

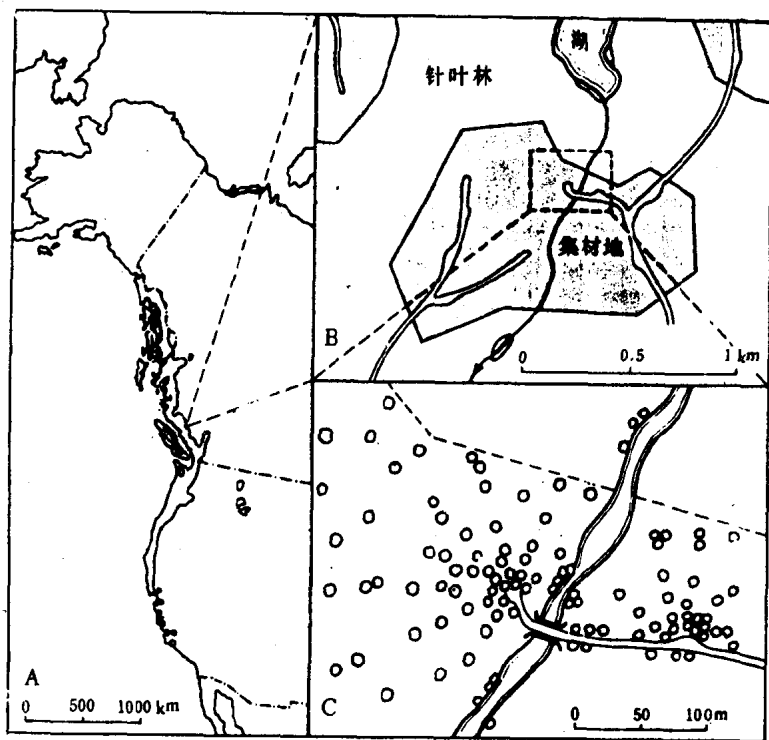


图 1-1 红桧木三个不同级别的分布图

图 B 和 C 是图解式的。在大陆级别 A 中，科的分布区表现出与湿润海洋气候的相关性(但可见到内部的间断性和南部的种群)。在较局部的级别 B 中，种的分布区表现出与伐木区紧密相符。在最详细的级别 C 中，每个树木的位置是限在伐木集材区中那些严重干扰的地点，特别是集材道路、装车地点和拖曳通路。在未遭干扰的林内，红桧木是以分散的单个树木形式沿着溪岸和湖岸出现的。

态完全是外力的产物，而生物体与之形成对照，由于本身具有遗传密码，故具有对外界刺激反应的内在潜势。这种潜势可以通过遗传密码的修饰(modifications)发生变化，以及这种修饰可以通过种群的内部繁殖(interbreeding)而扩散。简单地说，作为成群和成谱系(lineages)的有机体具有一种“模仿”能力，这种能力使有

机体具有一定程度的独立性，而这二即是非生物体所不具备的。有机体所发展的这种能力，也导致了它们的多样性，导致了一个由多变的生活型所构成的生物圈，生活型的复杂性常使一些非初学者也感到迷惑不解。这种多样性在实践和理论上都已有研究成果。在实践方面，要求大学生掌握某些分类学的技巧，允许他们对遇到的不同种进行鉴定。从理论的角度，生物多样性对全面概括生物地理学现象的进展产生困难，生物地理学现象通常包括对类似环境问题作极为多样的演化上的推理。

所有这些特性显然都是相互关联的。它们在一起，通过断裂、暂时不连续性、自我繁殖，以及在空间和时间中获得和传递新信息的能力，形成了所谓特有的生物综合特征(syndrome)。这种综合特征的空间生物地理效果，是许多过程的高度随机性以及时间和空间现象的变动性(fluidity)。

高等植物，除了与其他有机体共同具有这些特征外，对地理学来说，还具有重要的、两个进一步特化的性质。首先，它们缺乏能动性。每个植物在整个生命期中，其空间位置是固定的，运动也仅是限于两个世代间繁殖体的被动传播(通常是种子)。其次，它们不存在营养(供食)关系上的专性。大多数的高等植物需要相同的生长养料，结果，使得对于这些养料资源的竞争成为植物分布的主要影响。

植物地理学研究单元

正如一个非常复杂的现象具有许多无联系的属性一样，地球的植物覆盖不能按照任何形式作综合地理分析，相反的是，具有共有特性的某些属性应被选来作为研究的对象。

本书的开头一章论述植物种及其分布的决定因素。第二章概述植物种的性质和起源。在第三章里，部分地讨论了个体植物的

生活期和种群的统计,以及不同器官和过程对养分的分配。第四章论述了植物间的相互作用在种分布格局改变中的作用。在第五章里概述自然的和生物的环境条件对植物潜在分布区布局(setting)的作用。种的实际分布区常是潜在分布区的一个较有限的子集(subset)。反映以往演化结局的效果,环境变化以及种的迁移能力,这些论题将在第六章中论述。第七和第八章讨论植被地理学。首先考虑种群如何聚集在一起形成植被,其次通过调查,可以分析出这种植物聚集体呈何种空间格局。植物地理学中常用的一系列技术在第九章中讨论,第十章则论述人在植物景观中的作用。

第二章 植物种及其生态特征

种 的 概 念

每一株植物都有其独特的形态，然而通过对大量植物的细致考查发现，根据外貌可把它们区分成若干个相当明显的类别，例如：每一棵糖槭在细节上，如分枝式样、树冠形状和个体大小都不同于其他糖槭。然而通过对大量糖槭的周密考查，发现它们之间的相似之处远比不同之处来得多：每株糖槭都具有三至五裂的单叶，叶对生，达成熟龄后树皮裂开，并具有几乎相同的繁殖结构。它们在一起形成了一个形态上同质的类群，尽管它们的内部具有某些差异，但与其他类群相比，差异是相当明显的。

这种形态上同质的类群称为“种”，习惯上以拉丁双名法命名。如糖槭被命名为 *Acer saccharum*，既表明它作为一个种的特殊性，又表明它为槭属 (*Acer*) 的一员。仔细的野外观察和实验发现，这种形态同质的植物具有生理特征的相似性，尤其是对环境需求的相似性。因而，种是那些具有某些共同形态和机能特征的植物所组成的抽象概念。

某一植物种同质性的基础，是该种的每一个植物所有的明显类似的基因对，基因对控制了植物种的形态和生理。这些基因来自该种植物群体的共同祖先以及在种群有性繁殖过程中发生的基因互换。在地方种群中，有性繁殖过程中的植物异花传粉，保证了基因的不断互换，保证了与现存物质没有显著矛盾的新的遗传物质合成到基因库中去。在这样的杂交种群中，基因的互换包含了若干机制。其中主要机制是繁殖过程中偶然的选择和亲本的

成对染色体的重组，以及由于成对染色体间遗传物质的交换而产生染色体之间的转移(transfers)。这些过程在遗传学的导论部分有着充分论述，这里就不详细讨论了。

在全体种群中存在的某一同质性，传统上认为是种群个体间的某种基因流(gene flow)。实际上，杂交的能力是常被作为种的功能界限(definition)(Löve 1962)，但新近的资料表明，植物间实际基因流的局限性，远比以前想象的要大得多(Bradshaw 1972, Erlich 和 Raven 1969, Levin 和 Kerster 1974)。诚然，Bradshaw 曾经断定，植物有效杂交种群的测定，是以平方米而不是以平方公里计算的！不管局限的基因流如何，关于同质性怎样被保存下来，已经成为某些争论的课题。Erlich 和 Raven(1969)把这归结为在相似的选择方式下该种绝大多数植物的持续生存方式(详见下)。若进一步解释，则在于种的综合基因复合体中存在一种自身调节控制力(homeostatic controls)，从而防止了甚至在繁殖上隔离的亚种群中的频繁大变异。分布区移动也有助于这种同质性的程度，将在第六章讨论。通过这些或其他还未明确的机制，植物种作为明显同质的类群而被保留下来，类群的成员保留着潜在的能育性。然而，即使在杂交活力强的亚种群个体间，保持这种同质性现象也远非绝对的。

每一个植物仅仅含有存在于杂交种群基因库中的全套遗传信息的一个子集，这个子集得自两组可遗传的亲本染色体，并导致个体植株间在形态上和生理上的细微变异。这种植物间的变异性保证了对环境条件的适应幅度。即面临环境的变化，这种环境条件对种群来说可以有生存的价值。某一种群面临某些新环境的压力，例如，长期干旱天气，假如其内部存在足够的遗传变异性以保证其中至少某些植株具有抗旱能力和基因组合，那么该种群就可以生存下来。与此相对照，一个遗传性质完全一致的种群可以

通过长期的无性繁殖而获得),假如其现有的单纯基因组合不能赋予抗旱能力,它将面临灭绝。这些植物间的遗传差异也为定向选择可能给予种群分布区内的空间变异性提供原始材料。

种内的空间变异性

一个植物种的分布区,通常所包括的区域至少有着中度的环境差异。在广布种中,这些差异则可能相当的大。这种差异性的主要结果是,对当地环境具有选择适应的基因组合的植物,将会比不具备这些基因组合的植物在那里有较高的生存力。只要有足够的时间,此类基因型的植物将成为这些区域大多数植物的祖先,并导致当地的基因型经历了定向选择和趋异选择。这种基因型将留存下来,除非在区域之间基因交换十分迅速。但我们所看到的并非这种情况。因为,环境的细微影响最直接冲击植物的生理特性,这类演化变化常常首先表现在植物的生理特征上,其次才是植物的形态特征上。因而,甚至在形态上同质的种内,实验移植能够揭示在遗传上固定的、一致的生理差异,它表明了对存在整个分布区内不同环境的趋异演化适应。这种现象首先被 Turesson (1922)所指示,称它为生理小种生态型。在植物种内,不论是在局部还是整个区域范围内,存在的生态型差异,目前已被广泛论证(图 2-1)。在某些物种中,生态特征较为逐渐的变化,也已被证实(如 Olmsted 1944)。这种现象称为生态差型变异(ecocline variation)。生态差型(Clines)大体上既反映了在环境压力下的有选择的逐渐变化,又反映了随着当地各种群间距离的增加而降低基因互换频率。

某些生态型差异可能伴随着细微的形态差异,因而肉眼是可辨别的。然而,就整个种而言,经常是以一致的形态为主,因而需要作生态型的实验论证。生态型变异性把非难强加到了植物地

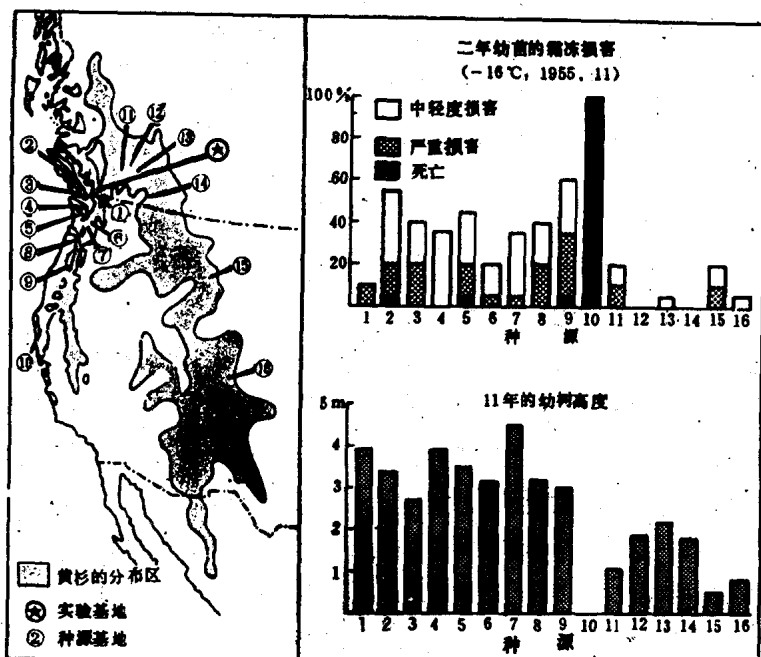


图 2-1 不同原产地的洋松〔黄杉(*Pseudotsuga menziesii*)〕的生态型差异。注意内陆与沿海产地性状之间的对比以及加利福尼亚产地的霜敏度。资料来源: Haddock 等, 1967。

理学中一个研究同质性单元——种的概念上去了, 为了确定变异性的存在, 必须进行长期的实验工作, 这却是难以实现的。因此, 在概括环境制约某些种的分布时, 必须慎重处之, 因为这些差异遍及到了它的分布区。尽管存在这些限制, 种仍然是植物地理学中一个有用的研究单元, 因为种内差异很少超过种间差异。因而, 可以把种看作为相对同质性的一个单元。

新遗传物质的起源

上述不同分布区分段内的适应性基因组合的自然选择, 明显地受到可供自然选择的遗传物质的分布区的制约。在缺少新的遗