

# 植物生态学

E. 瓦尔明著

科学出版社

# 植物生态学

(植物羣落研究引論)

E. 瓦尔明 著

陈庆誠 陈泽霖 譯

单人驛 校

科学出版社

1965

# OECOLOGY OF PLANTS

## AN INTRODUCTION TO THE STUDY OF PLANT-COMMUNITIES

BY EUG. WARMING, PH.D.

PROFESSOR OF BOTANY IN THE UNIVERSITY OF COPENHAGEN

ASSISTED BY

MARTIN VAHL, PH.D.

PRIVATDOCENT IN THE UNIVERSITY OF COPENHAGEN

PREPARED FOR PUBLICATION IN ENGLISH BY

PERCY GROOM, M.A., D.Sc., F.L.S.

ASSISTANT PROFESSOR OF BOTANY IN THE IMPERIAL COLLEGE OF SCIENCE AND  
TECHNOLOGY, LONDON

AND

ISAAC BAYLEY BALFOUR, M.A., M.D., F.R.S.

KING'S BOTANIST IN SCOTLAND, REGIUS KEEPER OF THE ROYAL BOTANIC GARDEN  
AND PROFESSOR OF BOTANY IN THE UNIVERSITY, EDINBURGH

OXFORD UNIVERSITY PRESS

LONDON : HUMPHREY MILFORD

## 內 容 簡 介

本书系丹麦植物生态学与地植物学家 Eug. 瓦尔明所著，现根据 1909 年英文版本译成中文。全书除緒論外，分为十七編，每編包括若干章。一至三編主要論述生态因子及其作用，有机体的共同生活，水生与陆生植物的适应性以及植物的生态与形态等；四至十六編，著者根据自己所制定的植物羣落分类系统，将地球上的植物，按它們居住环境的特点与植被特征，进行了系统的分类。共划分十三个羣落綱，即水生植物、沼生植物、酸土植物、盐生植物、石生植物、高寒植物、荒漠植物、砂生植物、干荒植物、稀树干草原植物、硬叶常綠植物、針叶植物和中生植物等。在每一羣落綱内著者都闡述了植物的生态环境、植物的适应特性等等。最后一編討論了植被的演替关系。

此书可供植物生态学工作者以及高等院校生物系师生的参考。

## 植 物 生 态 学

(植物羣落研究引論)

E. 瓦尔明 著

陈庆誠 陈泽霖 譯

\*

科学出版社出版

北京朝阳門內大街 117 号

北京市书刊出版业营业許可證出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1965 年 4 月第一版 开本：787×1092 1/16

1965 年 4 月第一次印刷 印张：23 7/9

精装：0001—2,600 插頁：4

平装：0001—2,050 字数：542,000

统一书号：13031·1966

本社书号：3025·13—8

定价：[科六] 精装本 3.70 元  
平装本 3.00 元

## 譯 者 的 話

这本书系丹麦哥本哈根大学教授、著名的植物生态学与植物羣落学家 E. 瓦尔明 (Eug. Warming) 所著。原书以“植物生态地理学为基础的植物分布学”为名,于 1895 年用丹麦文出版; 1896 年譯成德文;其后又有两个俄文版的譯本。1909 年,著者为英文版的发表,在原著的基础上重新改写并扩大原书的內容及篇幅,由英人格伦姆 (Percy Groom) 加以整理,經牛津大学出版社出版。这个中譯本是根据英文版本翻譯的。

本书除“緒論”外,分作十七編計壹百章。“緒論”中着重于“生长型”的討論,对不同学者所創立的“生长型”或“营养型”系統与內容作概括的介紹与評論。著者对于自己所建立的“生长型”系統与觀点,予以全面而詳尽的闡述。第一編以“生态因子和它們的作用”为題,論述各个生态因子的性質和它們对于植物的生命活动、尤其是对植物的形态結構所起的作用。第二編主要討論“有机体的共同生活”,包括人类經濟活動对植被的影响、动物与植物、植物与植物之間的各种相互关系以及植物羣落之形成諸現象的描述与解釋。第三編以水分因子为中心,論述水生植物与陆生植物的适应性,对它們的外部形态及解剖结构与环境相协调的現象,提供了大量的例証。从第四編至第十六編,著者从自然地理的觀点出发,也即以植被生态特征为基础,将地球上的植被进行了系統的分类,共划分为十三个羣落綱,并逐章予以討論,它們是:水生植物、沼生植物、酸土植物、盐生植物、石生植物、高寒植物、砂生植物、荒漠植物、干荒植物、稀树干草原植物、硬叶常綠植物、針叶植物与中生植物。于每个羣落綱內,著者根据羣落建羣层片优势种的生长型、生活习性与外貌,区分为一至若干个羣系。对于每个羣系,分別闡述其羣落之生境特点、植物区系、植物适应情况及羣落的地理分布。在若干較大的羣系之下,还进行亚羣系和羣丛之分类与描述。最末一編的中心內容是討論植被演替关系,包括内因的与外因的演替。

本书所涉及的范围比較广泛,它包括植物生态学(个体生态学)、植物羣落学(羣体生态学)与植被的地理分布諸方面的內容。著者所搜集的資料是丰富的,全书的布局、结构与材料的安排、处理和描述,亦是比较周密的,书中的基本論点与重要原理为現代的植物生态学与地植物学,奠定了理論基础。

著者从植物与其生境的協調性与适应性这一觀点出发,以探討个体植物与植物羣落之生态关系,因此“生长型”在本著作中便显出其特殊的重要地位,它貫穿着本书的整个內容。在討論环境对植物所起的作用与植物的适应关系上,著者将其注意力集中在个体植物的形态、结构和羣落的外貌与景观上。因此,它至今仍不失为一部較完善和內容丰富生态形态学方面的重要著作。

“生长型”是著者根据各別生境中植物在形态結構上的适应特征所划分出来的植

物类型。瓦尔明根据与植物生命活动关系最为密切的生态因子——水分因子，建立起他的“生长型”分类系统。他认为：“植物的水分供应与蒸腾作用的调节是导致植物的‘生长型’与植物生活的最大差别的因子”。此一“生长型”系统，一直至今，被公认为较完善的系统之一。

著者在进行群落分类时，同样抓住了植物生活中最不可缺少的水分因子，作为基本依据。著者认为：“水生植物与陆生植物之间的区别，其基础是深刻的，它不仅涉及外部形态，而且涉及内部结构。因此，植物群落，首先必须分为水生植物与陆生植物，……”。

关于植物群落分类等级的问题，瓦尔明建立了如下的体系，他根据植物群落居住地的水分条件，将地球上的植被划分为十三个群落纲；在每个群落纲之下，依照植被的外貌（“生长型”的主要类型），将植物群落划分为群系；而群落的最基本之单位——群丛，则是按植物群落中的优势种，从群系中划分出来的。

根据植被的外貌，作为划分群系的原则，是著者所明确提出的。他规定了植被外貌如下的主要内容：(1)优势种的生长型；(2)植被的密度；(3)植被的高度；(4)植被的颜色；(5)季节关系；(6)种的生活期限；(7)种的数目。这一分类观点，一直为现代地植物学者所依循。

在划分群落高级单位——群落纲时，主要是以植物群落的生境特征为基础，即所谓生态群落学路线或自然地理学路线。这一分类观点，目前虽为某些地植物学者所舍弃，但于实用植物群落学（例如森林学与草场学等）方面，仍采用得十分广泛。

诚然，瓦尔明的植物群落分类系统，存在着某些不尽完善的地方，然而，现代植物群落学各种分类系统，基本上是由瓦氏的体系脱胎出来的。

著者在本书中，明确地提出了植被动态的观点，并于最后一编中予以系统的论述，确定了植被发育最普遍的规律与形式。

在植被的地理分布方面，著者着重地指出，植物群落常常是气候与土壤两个因子共同的产物，而且强调土壤特征在决定植物群系的出现上的重要性，同时认为，它们必须作为生态上分类的基础。他同意辛柏尔（Schimper）的见解，即植被的地理分布，不单纯依气候为转移的论点，而区别出受气候所制约的气候植物群系与受土壤所制约的土壤植物群系。这一观点的基本内容，也普遍地为一般学者所接受。

由于著者所搜集资料的广泛与自己在植物生态学、植物群落学与植被地理分布学上杰出的研究，特别在于他对植物学的这一门学科所树立与奠定的体系和基础，此书受到各国学者誉为植物生态学与植物群落学的经典著作。

然而，正因为著者受到了当时的社会历史条件与科学水平的限制，本书也存在着某些观点上的缺陷或错误。由于片面地强调了环境对植物的作用，因而，在一定程度上忽视了植物本身的内在因子——植物的自然性与主动性；与此相联系的是在处理植被与环境的相互关系的论述中，从植被对其生境发生影响的这一角度去探讨这一论题，重视得十分不够；生态因子对个体植物及其群落之综合作用的概念，没有在本

书中得到应有的反映(例如在“生长型”与植物羣落的分类中,过分強調了水分条件);值得特別指出的缺陷是本书的著者,仅滿足于自然現象的描述、解释与一般自然規律的探索,而几乎完全放弃研究这門科学的最終任务,即所了解和掌握的自然規律,进一步用来改造植被、改造自然,为人类的經濟生活創造更丰盛的物质財富这一丰富而生动的內容。

在閱讀这本书时,如果我們以辯証唯物主义为指导思想,抱着批判的态度,有选择地去对待和接受著作的知識,“取其精华,去其糟粕”,并且在掌握这一科学部門的基本理論知識的基础上,結合我国的生产实际,发揚革命的創造精神,掌握并运用植物生态学与地植物学的規律作为服务于农、林、牧生产实践与改造大自然的鋒利武器,为加速我国的社会主义建設發揮它的积极作用。那么,这本书的譯成中文,对讀者掌握這門学科的基本理論知識,是有裨益的。这便是我們翻譯这一著作的目的。

限于譯者的中外文和业务水平,譯文中的缺点和錯誤,在所难免。敬希讀者予以批評和指正。

陈 庆 誠

1961.5

## 著者序

于 1895 年我出版了一本丹麦文的书，书名为“Plantesamfund”。这本书是根据我在哥本哈根大学演講稿写成的。我从未想到这本书除我的受业生徒之外还能吸引許多讀者，在它出版不久以后，諾柏劳喀博士 (Dr. E. Knoblauch) 要求我准許譯它为德文，因此我感觉万分駭异。这是一件友好的举动，由于丹麦沒有参加 Bern Convention，我的著作成为公产。感謝諾柏劳喀博士充沛的精力，德文本于 1896 年便出版了。但当时可利用的光阴不多，因此我对他这一版本只能給予一些零碎的更改，至于我所想要作的較重要之更改不得不暫且擱起。

于 1902 年柏林的 Gebrüder Bornträger 出版社发行这一德文本的第二版。这一版本是由格拉布納博士 (Dr. P. Graebner) 編輯的，本人和这一版本不发生任何关系。題材之布局与排列都沒有改变。

我的内心对 Plantesamfund 这本书的內容之排列法常常有所怀疑。当写作时我没有可供研究的样本。我的书是生态植物地理学的初次尝试，当时这个名称几乎是新的。現在将发行的这本书实际上是一本新书，因为不但我自己把好多新的材料加进去，我还邀请了青年植物地理学家瓦赫尔博士 (Dr. Vahl) 的协助，他严谨地以純地理的和純气候的观点加以处理。

下列是出現于英文本的更改中的重要部分：

第二章包括一些有关生长型的新題材和它們的全新的分类法。有关水生植物和陆生植物的适应性部分，在本书中已經組合成为第三編；在这一編內，我更全面地和詳尽地提出了关于生态分类的見解。这些更改大体上是我所作出的，至于植物羣系的新分类系統，大部分是出自瓦赫尔博士的心裁，他曾用这种分类系統，把本书的一部分的材料加以改編。此外，原稿各別地討論水生的、旱生的、盐土的和中生的植物羣落四个編被刪去而代之以論述十三种以土壤和气候为根据的生态門类，分为十三个編(4—16編)。在討論各别的植物羣系时，其題材之布局在許多方面是新穎的；其中的更改，部分地出自我自己的意見(例如有关盐土植物和有关石生植物的部分)，部分地出自瓦赫尔博士的主张(特別是十一至十五等編)。

工余之暇，在我的其他工作容許下（包括行政的工作）我曾取得瓦赫尔博士的协助，把 1895 年以来所刊行与本題有关的大量文献列入考慮之中。自此以后，刊行問世的，不但有辛柏尔 [Schimper, 1898 (英文版本 1903)]、索爾姆斯-勞巴喀 (Solms Laubach, 1905) 和克列門茨 (Clements, 1904, 1905, 1907) 等所著的一些大部头的和包罗許多創見的及充滿启示的著作，并且在各国各种定期刊物之中出現了大量的創見文献。我曾尽可能对截至現在止所曾經发表的重要著作予以检閱，它們的題目，可于附录的文献目录中查到。但如此浩繁的文献，要在其中择最重要的殊非易事。

我觉得有关各种問題之肯定的、詳細的和真正的生态学資料在許多地方是缺乏的；也必須承認我的理想远未能实现，与 1895 年无异。植物生态学还是一个处于幼稚阶段的課題，必須經過大量的調查研究以后，才能真正与准确地奠定其基础；亦必须如是，一个正常的、明晰的和自然的植物羣落分类系統才能完成。

最后，我必須对瓦赫尔博士表示謝意，因为他以高度的热情进行改善本书的工作；我亦必須对英国的同好們表示謝意，因为他們以异常的謹慎促使本书的英文版之产生。

瓦 尔 明 (Eug. Warming)

1909 年 3 月于哥本哈根

## 目 次

譯者的話.....	v
英文本序.....	viii
著者序.....	ix

### 緒 論

第一 章 植物种属地理学与植物生态地理学.....	1
第二 章 生长型.....	2
第三 章 植物羣落.....	12
第四 章 本书的計劃.....	14

### 第一編 生态因子和它們的作用

第五 章 光.....	16
第六 章 热.....	21
第七 章 大气的湿度和降水.....	27
第八 章 空气的运动.....	34
第九 章 营养基質的性質.....	37
第十 章 土壤的結構.....	38
第十一 章 土壤中的空气.....	40
第十二 章 土壤中的水分.....	41
第十三 章 土壤的温度.....	46
第十四 章 土壤的深度。上层土壤与底土.....	49
第十五 章 土壤中的养料.....	50
第十六 章 土壤的种类.....	54
第十七 章 土壤的化学性质与物理性质何者較为重要？.....	60
第十八 章 无生命复盖物对植被的影响.....	65
第十九 章 有生命植被复盖物对土壤的影响.....	69
第二十 章 土壤內动植物的活动.....	70
第二十一 章 朝向。地形和其他因子.....	73

### 第二編 有机体的共同生活

第二十二章 有机体之間的相互关系.....	75
第二十三章 人类的干預.....	75
第二十四章 植物与动物的共生現象.....	76

第二十五章 植物彼此之間的共生。互惠共生現象.....	77
第二十六章 同住現象。植物羣落.....	84

### 第三編 水生植物与陆生植物的适应性。生态上之分类

第二十七章 水生植物与陆生植物.....	88
第二十八章 水生植物的适应情况.....	89
第二十九章 陆生植物的适应情况.....	91
第三十章 陆生植物对蒸騰作用的調節.....	93
第三十一章 陆生植物对水分的吸收.....	108
第三十二章 陆生植物对水分的儲藏。儲水器.....	110
第三十三章 陆生植物，尤其旱生植物的其他构造上之特征与生长型.....	117
第三十四章 生态学的分类.....	121
第三十五章 植被外貌。植物羣系。植物羣丛。植物羣丛的变体.....	126

### 第四編 第一羣落綱 水生植物。水生植物羣系

第三十六章 生态因子.....	137
第三十七章 水生植物羣系.....	141
第三十八章 浮游生物羣系.....	143
第三十九章 冰雪浮游生物。冰与雪上的植被.....	149
第四十章 水鱉植物羣系.....	151
第四十一章 石生水底植物.....	153
第四十二章 疏松土壤的水底植物.....	160

### 第五編 第二羣落綱 沼生植物

第四十三章 适应情况。羣系.....	172
第四十四章 芦葦沼澤或芦葦羣系.....	174
第四十五章 淡水矮灌木沼澤与森林沼澤.....	178

### 第六編 第三羣落綱 酸土植物

第四十六章 旱生形态。羣系.....	181
第四十七章 低地酸沼羣系.....	184
第四十八章 禾草-石南灌丛。丛生草本植物羣系 .....	187
第四十九章 高地酸沼羣系.....	188
第五十章 苔蘚冻原或苔蘚石南灌丛.....	193
第五十一章 地衣冻原或地衣石南灌丛.....	195
第五十二章 矮灌木石南灌丛.....	197

第五十三章 酸性腐殖质土上的灌丛与森林.....	202
--------------------------	-----

### **第七編 第五羣落綱 盐生植物。盐土上的植物羣系**

第五十四章 盐生植物总論.....	205
第五十五章 盐生植物的适应情况.....	206
第五十六章 喜石的盐生植物.....	210
第五十七章 喜砂的盐生植物.....	211
第五十八章 喜泥土的盐生植物.....	216
第五十九章 盐泽与盐生荒漠.....	219
第六十章 潮线间的沼泽森林。红树林.....	221

### **第八編 第六羣落綱 石生植物。岩石上的植物羣系**

第六十一章 岩地.....	226
第六十二章 石生植物.....	227
第六十三章 石隙植物.....	230
第六十四章 粗砾与碎石上羣系.....	233

### **第九編 第四羣落綱 寒土羣系。高寒植物**

第六十五章 冰緣稀矮植物区的气候条件.....	235
第六十六章 冰緣稀矮植物区植物种的适应情况.....	237
第六十七章 冰緣稀矮植物区羣系.....	242

### **第十編 第七羣落綱 砂生植物。砂与砾石上的植物羣系**

第六十八章 生态因子。植物羣系.....	248
第六十九章 流动砂丘或白色砂丘.....	249
第七十章 固定砂丘或灰色砂丘。砂地。砂丘灌丛。砂丘矮灌丛。砂丘森林。砂生植被的其他实例.....	250

### **第十一編 第九羣落綱 荒漠植物。荒漠与干草原的植物羣系**

第七十一章 生态因子。植物羣系.....	258
第七十二章 荒漠.....	259
第七十三章 灌木干草原.....	262
第七十四章 禾草干草原.....	266
第七十五章 森林-干草原 .....	273

### **第十二編 第八羣落綱 干荒植物。荒地植物羣系**

第七十六章 荒地草本植物.....	274
-------------------	-----

---

第七十七章 干土上的矮灌丛.....	276
--------------------	-----

### **第十三編 第十羣落綱 稀树干草原植物。稀树干草原植物羣系**

第七十八章 稀树干草原植物羣系.....	278
第七十九章 具刺稀树干草原.....	278
第八十章 真稀树干草原.....	280
第八十一章 稀树干草原森林.....	284

### **第十四編 第十一羣落綱 常綠硬叶植物羣系。灌丛与森林**

第八十二章 常綠硬叶植被与植物羣系.....	288
第八十三章 咖里哥宇羣落。百里香矮灌丛.....	289
第八十四章 瑪西叶羣落：常綠硬叶密灌丛.....	290
第八十五章 常綠硬叶林.....	293

### **第十五編 第十二羣落綱 針叶植物羣系。森林**

第八十六章 常綠松杉林.....	296
------------------	-----

### **第十六編 第十三羣落綱 中生植物**

第八十七章 中生植物与植物羣系.....	303
第八十八章 极地和高山的鋪地禾草草地与鋪地草本植物羣.....	304
第八十九章 草甸.....	309
第九十章 耕作土上的牧草場.....	312
第九十一章 中生矮灌丛.....	314
第九十二章 落叶双子叶森林.....	316
第九十三章 常綠双子叶森林.....	324

### **第十七編 植物羣落之間的竞争**

第九十四章 竞争的情况.....	335
第九十五章 植物移植于新土壤上.....	336
第九十六章 由于植物充分占住的土壤之緩慢演变而导致的植被演变.....	344
第九十七章 气候与土壤不变的条件下植被的演变.....	349
第九十八章 植物种的武器.....	351
第九十九章 稀有植物种.....	353
第一百章 物种起源.....	354
参考文献.....	359
索引.....	391

# 緒論

## 第一章 植物种属地理学与植物生态地理学

植物地理学論述地球上植物的分布和决定这种分布的原理。我們可以从两个不同的观点来探討这种分布，因此可将这一課題划为两个分科，就是植物种属地理学和植物生态地理学<sup>1)</sup>；但是这两个分科不过是同一科学的不同方面，在許多項目上互相接触，有时彼此互相融会貫通。

### **植物种属地理学**涉及：

1. 植物种系的編汇，就是編汇生长于一个或大或小地区内之植物种的名录。这些名录成为本学科的主要基础。
2. 根据植物种属的亲緣关系，把地球的表面划分为若干个天然的植物种属区域（植物种属界等等<sup>2)</sup>），即是根据它們所拥有共同的种、属和科的数量进行划分的問題。
3. 較大的天然植物种属区域——植物种属界——再划分为較小的植物种属天然区域，地区（regions）、小地区（districts）和給它們下准确的定义的問題。
4. 关于各个种、属与科分布的界限（即它們的分布区）；关于它們在不同国家里的分布与頻度；关于特有种的产生；关于岛屿与大陆、高山与低地的植物区系之間的相互关系以及諸如此类問題的討論。

富于思想的研究者将不滿足于承認事实；他将探討它們的原因。这些原因有一部分是属于現代的（属于地球构造学的、地形学的或气候学的），而一部分是属于历史的。种的分布边界为普遍存在着的条件所决定，以山岭、海洋、土壤和气候等形式而出現的隔离会阻碍种的传播；然而，它們也可能受远古的属于地质史的和气候的条件所决定，又可能受种的全部进化史和进化所经历的境遇及迁移的条件与方法所决定。此外，还須探討发展的中心、种和属的发生以及年龄的問題；在这些問題的后面还存在着种的起源問題。

例如，要从事于研究未經描述过的丹麦植物种属地理学，就必须研究下列等項目：現存的植物种之分布；它們在国内的分配情况；把丹麦划分为若干較小的天然植物种属地段，丹麦则作为較大的天然植物区的一部分，換言之，它与瑞典、挪威、德意志和其他国家的植物种属之亲緣关系；关于冰期之后植物种子何时从何处进行迁移，它們

1) 赫克尔 (Haeckel) 于 1886 年为生态学 (Ecology) 所下的定义是：研究有机体与其外界的相互关系。列伊特 (Reiter) 于 1885 年以相同的意义应用这个名詞；参考麦克米令 (MacMillan) 1897, 第 950 頁。

2) Drude 1884, 1886—7, 1890.

迁移的路線和方法、方式；關於遺留下來的植物（殘遺植物）的問題和諸如此類的其他問題<sup>1)</sup>。

植物種屬地理學的這些有趣和具有深遠效果的內容，我們在本書中將不加以論述。這一課題曾經華赫蘭柏(Wahlenberg)、斯曹(Schouw)、A.德康多爾(A. de Candolle)、格里斯巴喀(Grisebach)、恩格勒(Engler)、德魯捷(Drude)和其他植物學家討論過。

**植物生態地理學**有着全然不同的目的：

它為我們說明植物或植物羣落如何調整它們的外形與活動的方式以對付實際起作用的因素，例如有效水分、熱、光、養料等的總量和其他。

很容易觀察到，植物種並非均勻地分配其個體於其所生長的整個地區之中，而是將它們組成外貌上十分不同的植物羣落。植物生態學所探討的問題如下：

1. 找出那些植物種慣於集聚在相似的生境中。這是一項簡單的工作僅僅包括一系列事實的確定或描述。

2. 描述羣落的外貌和該處的景觀。這並不是困難的工作。

3. 回答下列的問題：

何以每個種都有自己的特殊習性和生境，

何以植物種集結而形成一定的羣落，

何以這些羣落有一個特殊的外貌。

這是較困難得多的事，並從而引導我們至：

4. 研究有關植物營養分配法則之間題，它們對環境的要求，它們在利用環境條件時所採取的手段和它們如何改變外部與內部的構造及总的外形以達到它們的目的。這樣就引導我們進入植物生長型的討論。

## 第二章 生長型 (Growth-forms)

每個種的外部與內部構造，必須與其生長的自然條件相協調；當這些自然條件發生改變而它不能適應時，它將受到其他植物種的排斥或滅絕。因此，植物生態地理學最重大的問題之一，就是取得關於種之適應型的了解<sup>2)</sup>。這種適應型可稱為它的生長型以與它的系統型相區別。生長型，特別地顯示於營養器官的習性、形狀和延續的時間之中（於尋常葉和有生長力的嫩枝的構造上，於個體生命的延續時間上等等），但不太表現於繁殖器官之中。這一課題引導我們進入了關於形態的、解剖的<sup>3)</sup>和生理的深

1) Warming, 1904.

2) 貝斯葵(Vesque, 1882a)為‘L'épharmonie’所下的定義是‘l'état de plante adaptée’。Ephamosis這一名詞亦是貝斯葵所創立的，其意義有所不同，乃是指有機體暴露於新環境條件時的適應行為或舉動。

3) 解剖學(anatomy)這個名詞的涵義，新近曾經許多研究構造與機能或環境相協調這一問題的研究者所大量增廣，尤其受哈布蘭特(Haberlandt)所倡導。Duval-Jouve (1875)曾用下面的語句來說明這種工作的性質：‘L'objet de la présente étude est de constater les principales dispositions des tissus dans les feuilles de Graminées, et de déterminer, autant que possible, le rapport de certaines dispositions avec les fonctions imposées par le milieu.’

入研究；这种研究是十分困难的，但却是十分有吸引力的；然而，在目前它的問題仅有少数获得滿意的解决。于是，我們面临着不同植物种的起源問題。

然而，情况常使討論的問題遇到困难，这不但因为植物种的形态由于外界因子之影响而改变，并能适应这些因子，而且因为每个植物种亦受賦予以某些遺传上的定向，这些定向具有內在的但尚未探知的原因以引起那些与現存环境不相关連的形态上之特征，因而是不能解释的。这些內在的定向，随系統上的亲緣关系而不同，但都是使不同的植物种能够在它們的进化过程中，受相同因子所作用时，用最不同的方式来达到相同的目标。一个植物种可能借着稠密的表皮毛而使自己适应于干燥的生境，而另一个植物种，在相同的情况下，可能不产生任何表皮毛，而是选择了披上一层腊被的方法或者是減縮它的叶子而形成肉質的莖，或是它的寿命可能縮至极端之短。

从一方面來說，极其少数的有花植物的科[如睡蓮科(*Nymphaeaceae*)]，其不同的种具有大致相同的生长型。即是說，获得与同一环境相協調的相同的外形、相似之适应性与生活习性。通常，一个科中的成員，不論在形态上抑或在对环境的要求上，都是彼此有着很大的差异。从另一方面來說，于系統上距离很远的植物种，其营养苗的结构特征可能极其相似。仙人掌科(*Cactaceae*)与仙人掌型的大戟属(*Euphorbia*)、五星国徽属(*Stapelia*)等的植物种，提供这种明显的例子。我們說这些植物提供一个非常优异的实例，是因为一个单独的、分明适应于外界条件的特殊生长型，出現于三个亲緣关系相远离的科中(适应型的趋同性)。从水鱉属(*Hydrocharis*)、荳菜属(*Limnanthemum*)和其他植物中可看到另一个例子，就是它們的叶子与睡蓮科植物叶子的外形之相似，是足以令人迷惑的。

本书中所采用的生长型一詞，几乎与其他植物学家所习用的营养型(Vegetative form)一詞相符合，但是它带着更为严格的科学意义。营养型这个詞是格里斯巴喀(Grisebach)最先起用的，也曾經以各种不同的涵义被应用于文献中，因而有加以說明之必要。所有那些在式样上或外貌上高度相似的或相似的程度不很高的，都被列入于同一营养型中，不管它們是近緣的或是亲緣很远的。图案(design)不仅表現于外部形态上(营养苗和叶子的外形、更新芽的位置及其他)，而且是表現于解剖学上的結構与植物的生活习性中(落叶、生命的延續期間等等)。在这方面，营养器官，特別是营养苗具有重要的意义，花部結構对于系統分类就見重要。营养苗使自己适应于普遍存在着的营养条件；但植物的花則遵循他种法則，朝着他种目标，更特別的是采用很不同的授粉方法。营养苗的形态与解剖結構，把气候条件与同化条件都反映出来；然而花的构造則几乎或全然不受气候所影响，而是在十分不同的生活条件下保留着其种族起源的烙印。

对历来所編汇的营养型名录或‘系統’进行检查，将使事情更加明晰。

洪堡德(Humboldt, 1805)是第一个強調植物羣落外貌与景观間的关系之重要性的人：‘不只十六个不同的植被型被用来决定大自然的外貌或季相’<sup>1)</sup>。他更加詳細地

1) Humboldt, 1805, vol. ii 第 18 頁。

論述下列十九個類型：棕櫚型（palm）、芭蕉型（banana）、錦葵科的和木棉科的植物型（malvaceous and bombaceous plants）、含羞草型（mimosa）、石南型（heath）、仙人掌型（cactus）、蘭型（orchid）、木麻黃型（casuarina）、松柏型（conifer）、石柑子型（pathos）、巨藤型（liane）、芦薈型（aloe）、禾草型（grass）、蕨型（fern）、百合型（lily）、柳型（willow）、番石榴型（myrtle）、野牡丹科植物型（melastomaceous plant）、月桂型（laurel）。無疑的，这只是從表面上去區別外貌的與系統的類型；每一個上述的類型，實際上包含許多生活習性十分不同的植物。一個純粹的外貌系統並沒有科學上的意義，只有當外貌被建立在生理的與生態的事實之時才可以被採納。

格里斯巴喀<sup>1)</sup>循着這個方向再作一次重要的嘗試。他建立五十個營養型，後來建立了六十個，列成一個外貌的系統，他也企圖從這裡證明植物的外形與其所處的環境，特別是與氣候條件有關；他認為外貌類型大致上亦是生態類型。格里斯巴喀堅持以外貌為主，並進而深入細致的劃分，例如把具有硬的、常綠的、闊而不分裂的葉子之月桂型與具有硬的、常綠的、窄狹而不分裂的葉子之橄欖型分別開來；又把具有網狀葉脈的葉子之巨藤型與具有平行葉脈的葉子之雀藤型分別開來。然而，憑他所擬的六十個類型，他並不能將所有的生長型全部予以區別，正如他自己所指出的，只有包括那些由於大量生長在一起而可用以指示地區或氣候的類型而已。加以他對解剖上的構造絲毫未加考慮，對適應型也沒有給予足夠的重視<sup>2)</sup>。

於1884年，瓦爾明（Warming）根據北歐的種子植物對生長型作一次總的檢查。他根據形態學與生物學的特徵，將生長型歸納為十四大組，並再分為許多小組；遷移的方法在這些特徵之中占有重要的地位。德魯捷（Drude）於1895年公正地批評這樣的分組對地理上的原因沒有足夠的重視。

列伊特（Reiter）於1885年是對這一課題作精細探討的第二人。他的觀點是健全的，而且他強調內部的結構，特別是考察那些真正有適應性的特徵，又適當地注意到具有特別生活方式與特殊結構的一切類型，這和僅僅注意到大量出現的那些類型有所區別。然而，列伊特的系統是可以改進的。

其後，德魯捷<sup>3)</sup>論述這個問題，他採用了生物地理學的觀點，是以解答下列的兩個問題為依據的：

任何一個特殊的植物種，在一個特定地區的植被中起着什麼功能上的作用？

在它所處的生境中占優勢的條件下，它如何完成其 生命周期的全部過程？

他指出較重要的性狀是‘器官的延續期和在休眠期間防止損害的保護方法’，及‘冬季休眠時更新苗在主軸上的位置’<sup>4)</sup>。在其後的著作中他把營養型分為三十五類。

克勞斯（Krause）<sup>5)</sup>和後來的鮑溫德（Pound）與克列門茨（Clements）<sup>6)</sup>作了一

1) Grisebach, 1872.

2) Reiter, 1885; Warming, 1908.

3) Drude, 1887, 1889, 1890, 1896.

4) Drude, 1890, 第69頁; 1896, 第46頁。

5) Krause, 1891.

6) Pound 与 Clements, 1898.