

世界植被

(西德)H.沃尔特著

科学出版社

出版

社

世 界 植 被

——陆地生物圈的生态系统

〔西德〕 H. 沃尔特 著

中国科学院植物研究所生态室 译

李世英 校

科 学 出 版 社

1984

内 容 简 介

本书是一部概述全世界植被地带和过渡带主要植被类型的植物生态学专著。书中不仅叙述了世界植被类型的简要特征和与气候、土壤、地形的关系，而且也介绍了有关植被科学的一些基础理论和植被区域特点。此外，本书还很重视从生态生理学角度解释植物生活与环境的关系以及世界植被生产率的空间规律。全书图文并茂，通俗易懂，处处利用图解，说明植被与环境的相互关系等。

本书可供地植物学和植物生态学工作者参考，亦可作为大专院校有关专业、自然地理专业以及农、林、牧专业人员和其他有关人员教学和科研的参考。

Heinrich Walter

VEGETATION OF THE EARTH

and Ecological Systems of the Geo-biosphere Second Edition

1979, Springer-Verlag New York Inc.

世 界 植 被

——陆地生物圈的生态系统

〔西德〕H. 沃尔特 著

中国科学院植物研究所生态室 译

李世英 校

责任编辑 于 拔

科学出版社 出版

北京朝阳门内大街37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

*

1984年3月第一版 开本：850×1168 1/32

1984年3月第一次印刷 印张：10 1/2

印数：0001—5,000 字数：268,000

统一书号：13031·2472

本社书号：3398·13—8

定价：1.95 元

英文本第一版序

在一个人口过剩的世界，生态学是当前的、使人激动而切实的一门科学，它对行动提供指导，甚至为人类提供一种和谐、秩序、智慧、宁静环境的希望。植物生态学是普通生态学、动物生态学、系统生态学、古生态学和人类生态学的基础。植物是第一性生产者，在生态系统中主宰着能量、水分和矿物营养元素的流动和循环。植被的结构更决定着包括人类在内的其他有机体的生活和繁荣的景观性质。

植物近在手边，可以直接研究。因为它们是显而易见的，在一定阶段是易变的，人们所熟悉的，易于鉴别的，并在各种植物特性上与浩繁的文献有关。假若明了植物何以生长在一个地方，那么就进一步知道一些有机体何以生活在那里的道理了。

植物生态学家须有一个广泛的植物学经历。Walter 教授具有那种经历。他的多卷教程丛书，《植物科学引论》(Introduction to Plant Science) 包含了普通植物学、系统学、狭义的生态学(第二版，1960)、植物种属地理学(Plant geography) (与 H. Straka 合著，第二版，1970) 和关于植被的书。在最后的一个问题上，Ellenberg 著述了关于植被形成原理(1956) 和中欧植被(1963)的一些著作。这些 Ulmer (斯图加特) 出版的版本均为德文，读者可以参阅《生态学》(Ecology) [38(4): 666—68, 1957; 43 (2): 346, 1962; 47 (1): 167—68, 1966] 和《生态学杂志》(J. Ecology) [55 (1): 234—45, 1967] 各卷期的综述。

植物生态学家只在理论上有良好的造诣是不够的。我们的所谓生态原理，需要继续加以考验、探索、验证。原理必须来源于并应用于一定生态系统中植物的特殊生态关系。具体的生态系统乃是原理及其来源的试验场地。因此，生态学家对于世界上的植物

及植被，需要一个全面的了解。什么是植物生长和植被的组建的研究前景和现实性？

Walter 教授的两卷德文版的《世界植被，生态生理学研究》(Vegetation of the Earth Considered Eco-physiologically)一书(1964, 1968)是许多这种基础植物生态学中的一个值得推崇的综述。由于字学上的障碍，许多人需要但还不能利用它。这部著作得到 A. Löve [《生态学》(Ecology)50(6): 1105—6, 1969] 和 Grubb [《生态学杂志》(J. Ecology) 58(1): 315—16, 1970]¹⁾ 的充分推崇。书中记载了 Walter 的世界植被的广泛的第一性知识，推进了自 Schimper 创建的《生理基础上的植物地理学》(Plant Geography on a Physiological Basis, 1898; 1903 英文版, 1935 von Faber 的德文第二版)以来关于植物在世界上何以生长的生态生理学的理解。正如 Löve 所说的，Walter 的书对于每一个植物生态学家都是必不可少的。全书共计 1593 页，页页都是珍馐。这些篇章又以其无比的学识、巨帙、详尽、丰富、字字千金，可以独立成篇，对于缺乏良好地理学训练或仅具有初步植物分类学基础的许多学生来说，是难于消化的。然而，Walter 的书属于传统性的科学，具有世界意图和眼界。但是，这种传统与普遍的、广为褊狭的专门性事物，成为鲜明对比，而这种专门性事物有时似乎是生态学的抱有希望的广博知识范围的必然结果。或者说，我们还有许多工作需要做。

1970 年，Walter 教授出版了一部关于植被地带与气候的关系及其分布于各大陆的原因的生态学小部头的书。这部书的英文版就是本书。德文版已在 1971 年《生态学》52 卷 5 期作过综述。这本书简明而富于事实。这些事实说明了文献情况，指出何处还缺乏实际资料。它也是一本简洁、易读、两部大部头书的完美概括，因而是畅销的。

近年来，生态生理学已深深吸引着有经验的植物学家。仪器技术的进步，使得在田间精确测定光合作用和蒸腾作用、快速化学

1) 第一卷英文版，参看《生态学杂志》60(3): 940—41, 1972.

分析植物和土壤、辨别有机体热平衡的原理、测定土壤和植物中的水势、计算机模拟植物群落片段的光合作用和呼吸作用的过程、整理过去研究者难于胜任的大量资料等等，已经成为可能。至今还未见到生态生理学综合原理的著作。但是，Walter 的简明的著作则是应时而有价值的。它对地带性植被提供了一个生态学的轮廓，其中贯穿了必要的生态生理学的资料。

植物生态生理学可用于不同方面。植物无论是生态型的或可塑性的，对于环境的成功适应，在生态生理意义上均应明确。对于一部分人来说，目的是了解植被的生理，而对于个体植物的组合则是许多植物学家所忽视的。现已发展到研究作物群落的生理了。在本书中，Walter 利用了生物量的新资料，这些资料是总结各种植被类型生理过程的结果，并阐明其结构特征。

在国际生物学计划 (International Biological Program) 下，正在研究各种类型的生态系统。在美国，这些生态系统包括草原、荒漠、落叶阔叶林、针叶林、热带森林和冻原。一个关于“生态系统的起源与结构” (Origin and structure of ecosystems) 的计划指出，“本计划的生物学基础问题，是要求回答：是否两种非常相近的物理环境，在作用于世界不同地区种系发生相异的有机体时，将在结构和功能上产生相似的生态系统。若回答曰否，则不会有什可以预见的生态科学了。事实上，来自某一生态系统的知识，不能应用于另一类似的生态系统，除非相似的物理环境确实意味着相似的生态系统”(美国国际生物学计划国家委员会。国家科学院，华盛顿，D. C. 报告 4: 46)。大概，问题的答案显然是没有的，但并不得出相应的结论。这倒是真实的：世界上不同地方的植物和植被之间具有许多相似之点，以其气候、土壤母质、地形、火烧历史和植物演替及土壤发育历史相似的原故，尽管它们的生物区系 (biotas) 不同。对此，Walter 多次举出一些例子。但是，他也提到一些例外。生态学不是一件简单的对环境适应的事情，而必须把地球上生物区系多样性 (biotic diversity) 视为一种生态因素；而且 Walter 在本书的开头，在植物区系多样性 (floristic diversity) 上概括成几条

经典性的结论。在环境条件密切相似的生态系统，输入以部分的异质遗传影响，将在生态上以明确的结构和功能的形式保存下来。这点是再清楚不过的了。C-4 光合作用的途径，是一辉煌的例证，但在生态学上几乎一直是毫无意义的。

此外，结构与功能应分开来看。它们之间没有必不可少的、永远的联系。过早的联系，如 Schimper 的沼泽适旱变态（bog xeromorphosis）一样，是一种错误。Walter 概括的贫养变态（peinomorphosis），是一真正的进展。然而结构与功能的明显一致，是令人惊异的，对它们详加研究以及研究其突出的例外，已使许多生态难题得到了解决。

另外，生态学原理，广泛应用于诸如为农业、林业、草场经营、污染控制、公园和荒地管理、自然保护的土地经营管理。生态学原理显然是存在的，并可以预知。Walter 的这本书，对于那引述过的匆忙而错误地下的判断，倒是一个很好的纠正。

自然，进化是生态学的一个方面。可惜，适应的概念仅仅为进化论者所利用，但往往不是很字斟句酌的。事实上，在研究适应时，常有一种从类型转移到功能的情况，反之亦然；这是以两个不知来代替一个不知的现象。Walter 没有犯这种错误。他很清楚，需要作出许许多多的研究，才能描述植物和植被的结构和功能，它们的相关及其对环境的关系。他的书作了一个良好的开端。

Walter 教授是一位博学而经验丰富的生态学家。他和他的妻子都是学识渊博、热忱、勤奋、野外工作中互助的伴侣。他的调查研究以及他的学生们的调查研究已经提出、验证并记载了来自在各大陆广泛旅行和逗留所产生的生态学概念。他的教益已说明了他们的赠礼。

有人怀疑，植物生态学自 1866 年 Haeckel 创造最初的术语以来，在本世纪是否已经发展了什么原理。本书作了一个肯定的回答。

Jack Major

1972 年 2 月 8 日于加利福尼亚大学，戴维斯

〔李世英译〕

英文本第一版前言

由于处于重大前沿的分子生物学和生物化学的影响，植物学正愈加变成一门实验性的科学了。科学工作者都重视大陆范围的野外植物学中带世界性的、引人入胜的生态生理学方面的问题，是很重要的情况。人口爆炸及随之而来的都市化现象，以及有增无已的，包括空气和水的污染的自然环境破坏，普遍地带给人类身心康福以最大危险。为此，耶拿-斯图加特（Jena-Stuttgart）出版的、作者的两卷《世界植被》（*Vegetation of the Earth*, 1964, 1968）的缩写本似乎是及时的。这个缩写本综合地研究了涉及这些范围的一些问题。大量的表格，图解资料收载于大部头的书中（卷 I 第三版，印刷中）。仅仅少量近期的或至今尚未引注的参考文献，在本书后以注释方式列出。由加拉加斯大学中心和犹他州洛根生态学中心资助的、作者至今还未发表的最近旅行成果（委内瑞拉（1968）和北美（1969）），已概略地以概述的方式作了处理（参阅考察路线图）。

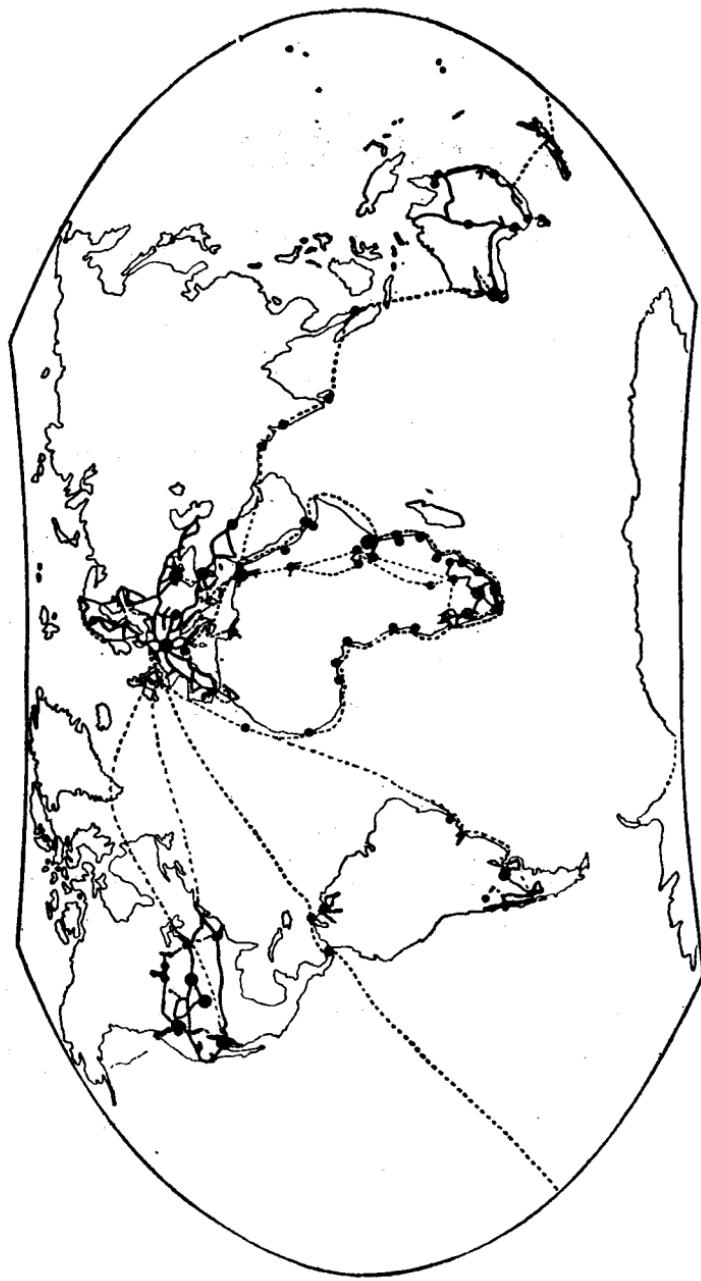
目的在于查明自然界中保持植物界最内部整体性的各种因素的生态生理学，成为研究维护现代人类健康环境的基础。因此，它也是研究环境、自然保护和不发达国家某些问题的基础，这些一直都是涉及植被的利用问题的。生理试验对于生态生理学只能提供一种有用的补充，但不能代替自然的田间条件下的全部生态生理学的研究。成功的生态生理学研究，要求通晓植物间竞争的各个方面。

H. Walter

1969年12月25日斯图加特-霍恩海姆

[李世英译]

作者考察路线：通过汽车或火车——，通过轮船或飞机……；大黑点表示对于研究所的较长期的访问。对于亚洲某些达不到的地区则参考俄文文献



德文本第三版序

本书的第二版已以六种文字问世。德译和英译已迅即售罄并重印。在这一版中，根本的改动，是在作为各种生态系统组分的气候和植被。这些生态系统一起组成陆地生物圈。而后的向下划分，是建立在生态学考虑之上的 (Walter, 1976)。

这本简明的全球性综述的基础，是根据作者自己的观察。通过40年的阅历，遍历了地球上除南极外的每一气候带和植物区域（参看图）。其成果已表现为下列出版物，在这些出版物中，有关的文献也已予考虑：

1. 世界植被，卷 I：热带和亚热带植被的生态学 (Die Vegetation der Erde, Vol. I: Tropische und subtropische Zonen)。第三修订版，743 页，Gustav Fischer, Jena-Stuttgart, 1973. (英译第二版，“Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation”，Oliver & Boyd, Edinburgh, 1971；俄文版，“Rastitelnost Semnovo Shara” I, Moscow, 1968)。
2. 世界植被，卷 II：温带和北极地带植被 (Die Vegetation der Erde, Vol. II: Gemässigte und arktische Zonen)，1001 页，Jena-Stuttgart, 1968 (俄文版“Rastite'nost Semnova Shara” II 和 III, Moscow, 1974/75)。
3. 东欧、北亚和中亚的植被 (Die Vegetation Osteurpas, Nord- und Zentralasiens)，452 页，Gustav Fischer, Stuttgart, 1974。
4. 大陆的生态系统(生物地理圈)，带有例证的分区原则 (Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre), Prinzipien ihrer Gliederung mit Beispielen]，130 页，Stuttgart, 1976。
5. 各大陆的气候图解图和世界生态气候区 (Klimadiagramm

Karten der einzelnen Kontinente und ökologische Klimagliederung der Erde (同 E. Harnickell 和 D. Mueller-Dombois 合作), 9 幅图, 36 页, Gustav Fischer, Stuttgart, 1975 (英译版, "Climate-Diagram Maps of the Individual Continents and the Ecological Climatic Regions of the Earth," Springer-Verlag, 纽约-海德堡-柏林, 1975)。

6. 植物原生质的水合作用和水合度 (Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen) (同 K. Kreeb 合作), 306 页, Springer-Verlag, 维也纳, 1970。
7. 分布区学, 植物区系历史地植物学 (Arealkunde, Floristisch-Historische Geobotanik) (同 H. Straka 合作), 第二版, 478 页, Ulmer, Stuttgart, 1970。
8. 荒漠植物水分关系的新途径 (A New Approach to the Water Relations of Desert plants) (同 H. Stadelmann 合作), 荒漠生物学 (Desert Biology), 卷 II, 213—310 页, 1974。
9. 普通地植物学 (Allgemeine Geobotanik), 256 页, UTB 284 (Ulmer, Stuttgart, 1973) 是对于一般问题的有用的介绍。

上面这些工作包含了大量的图、表和相片, 在 3000 余页的巨帙压缩到现在大小的一本书中不得不割爱了。少数更近期的出版物, 在上面提到的工作中, 没有引用的则在本书后面提出。这本扼要的全球性的综述, 希望能激励进一步的研究。生态学是不能从书本中和实验室学习到手的: “生态学家的实验室是上帝的天赋, 而整个世界是他的领域。”

H. Walter
1976 年复活节于斯图加特-雷恩海姆
[李世英译]

英文本第二版序

在英文版第二版这本书中，书名《世界植被》(Vegetation of the Earth) 未改变，但副题“陆地生物圈中的生态系统”(Ecological Systems of the Geo-biosphere) 却是新的（参看 Walter, 1976）。大陆划分为大的生态单位〔地带生物群落 (Zonobiome)、土壤生物群落 (pedobiome) 和山地生物群落 (orobiome)〕，显然是依生态气候图解类型 (ecological climate diagram type)、土壤性质和地形特征为根据的。至于小的生态单位 (生物地理群落 biogeocenes 和层片 Synusiae)，植被群落是更带有决定性的。因此，在这一版里，副题“陆地生物圈中的生态系统”就是内容的确切描述了。

H. Walter

1979年6月12日于斯图加特-霍恩海姆大学

〔李世英译〕

目 录

| | |
|----------------------------------|------|
| 英文本第一版序 | v |
| 英文本第一版前言 | ix |
| 德文本第三版序 | xi |
| 英文本第二版序 | xiii |
| 概论：生态系统的分类 | 1 |
| 1. 生态学的目的 | 1 |
| 2. 陆地生物圈的地带生物群落分类 | 2 |
| 3. 地带群落交错区 | 5 |
| 4. 山地生物群落 | 8 |
| 5. 土壤生物群落 | 12 |
| 6. 生物群落 | 13 |
| 7. 生态系统的性质和结构 | 13 |
| 8. 陆地生态系统中的特殊物质循环和火的作用 | 18 |
| 9. 生态系统的小单位：生物地理群落和层片 | 19 |
| 10. 生态单位的等级系统图解 | 22 |
| 综述 | 23 |
| 1. 历史因素、植物区域 | 23 |
| 2. 气候及其表现方式(气候图解、相同气候和气候图解图) | 26 |
| 3. 环境和竞争 | 32 |
| 4. 生态型、群落生境的变化规律和生境的相对恒定性。超地带性植被 | 37 |
| 5. 变水植物和恒水植物、盐生植物 | 39 |
| I. 具有热带常绿雨林赤道周日气候的地带生物群落 | 46 |
| 1. 典型的气候 | 46 |
| 2. 土壤和土壤生物群落 | 49 |
| 3. 植被 | 51 |
| 4. 赤道带的奇观 | 61 |

| | |
|-------------------------------------|-----|
| 5. 山地生物群落 I——具有周日气候的热带山地 | 66 |
| 6. 作为生态系统的地带生物群落 I 的生物地理群落 | 72 |
| 地带群落交错区 I/II ——半常绿林 | 75 |
| II. 具有落叶林的热带夏雨区的地带生物群落 | 78 |
| 1. 概论 | 78 |
| 2. 疏树草原 (Parkland) | 81 |
| 3. 稀树草原 (Savannas) | 83 |
| 4. 奥利诺科的热带无树大草原、巴西的稀树草地和棕榈稀树草原 | 85 |
| 5. 地带生物群落 I 和 II 中的热带水生生物群落 | 90 |
| 6. 在地带生物群落 I 和 II 中, 作为盐生沼泽生物群落的红树林 | 91 |
| 7. 海滨群系——砂生生物群落 | 96 |
| 8. 山地生物群落 II——具有年温周期的热带山地 | 97 |
| 地带群落交错区 II/III ——气候性稀树草原 | 100 |
| III. 亚热带荒漠的地带生物群落 | 105 |
| 1. 气候性亚地带生物群落 | 105 |
| 2. 土壤及其含水量 | 107 |
| 3. 荒漠植物的水分供应 | 113 |
| 4. 荒漠植物的生态类型 | 117 |
| 5. 盐化土——盐生生物群落 | 120 |
| 6. 盐生植物的盐分状况 | 123 |
| 7. 不同植物区的荒漠植被 | 126 |
| 8. 从控制论观点对水应力的适应 | 132 |
| 9. 荒漠植被的生产率 | 138 |
| 10. 山地生物群落 III——亚热带的荒漠山地 | 139 |
| 11. 纳米布雾荒漠生物群落 | 140 |
| 地带群落交错区 III/IV ——半荒漠 | 147 |
| IV. 冬雨区地带生物群落和趋向湿润的地带群落交错区 | 149 |
| 1. 概况 | 149 |
| 2. 地中海区的亚地带生物群落 | 150 |
| 3. 硬叶现象在竞争中的意义 | 153 |
| 4. 地中海山地生物群落 IV | 156 |

| | |
|-------------------------------------|------------|
| 5. 地中海亚地带生物群落的干旱变型 | 158 |
| 6. 加利福尼亚亚地带生物群落及其邻区 | 159 |
| 7. 具有地带群落交错区的中部智利冬雨区亚地带生物群落 | 163 |
| 8. 南非洲西南端亚地带生物群落 | 166 |
| 9. 具有冬雨的西南部和南部澳大利亚亚地带生物群落 | 168 |
| V. 暖温-湿润气候区的地带生物群落..... | 173 |
| 1. 概况 | 173 |
| 2. 各大陆东岸的湿润亚地带生物群落 | 175 |
| 3. 澳大利亚东南部和塔斯马尼亚的桉树-南水青冈林生物群落 | 178 |
| 4. 新西兰的暖温带生物群落 | 180 |
| 5. 地带生物群落 IV 和 V 之间的关系 | 181 |
| VI. 温带落叶阔叶林气候下的地带生物群落..... | 184 |
| 1. 落叶是对寒冬的一种适应 | 184 |
| 2. 地带生物群落 VI 的分布 | 185 |
| 3. 大西洋石楠灌丛区 | 187 |
| 4. 作为生态系统(生物地理群落)的落叶阔叶林 | 190 |
| 5. 乔木层的生态生理学 | 194 |
| 6. 草本层(层片)的生态生理学 | 196 |
| 7. 长循环(消费者) | 202 |
| 8. 枯枝落叶和土壤中的分解者 | 203 |
| 9. 寒冬时期对落叶林带植物的影响 | 205 |
| 10. 山地生物群落 VI——北部阿尔卑斯山 | 207 |
| 地带群落交错区 VI/VII——森林-草原 | 214 |
| VII. 干旱温带气候的地带生物群落 | 219 |
| 1. 气候 | 219 |
| 2. 东欧草原带的土壤 | 219 |
| 3. 厚层黑钙土上的草甸—草原和正常黑钙土上的针茅草原 | 223 |
| 4. 北美草原 | 227 |
| 5. 草原和北美草原种的生态生理学特点 | 229 |
| 6. 亚洲草原 | 231 |
| 7. 草原中的动物生命 | 232 |
| 8. 南半球的禾草草原 | 233 |

| | |
|--|------------|
| 9. 半荒漠的亚地带群落交错区 | 238 |
| 10. 中亚荒漠的亚地带生物群落 | 241 |
| 11. 卡拉库姆荒漠的生物群落 | 244 |
| 12. 中亚的山地生物群落 VII(rIII) | 249 |
| 13. 亚洲中部荒漠的亚地带生物群落 | 250 |
| 14. 西藏和帕米尔高寒高原荒漠的亚地带生物群落 | 254 |
| 地带群落交错区 VI/VIII——北方针叶落叶林带 | 259 |
| VIII. 寒温带北方针叶林气候的地带生物群落 | 262 |
| 1. 北方针叶林带的气候和针叶树种 | 262 |
| 2. 欧洲北方针叶林带的生物地理群落复合体 | 263 |
| 3. 作为生物地理群落的针叶林 | 265 |
| 4. 东西伯利亚极端大陆性的落叶松林 | 268 |
| 5. 山地生物群落 VIII——山地冻原 | 270 |
| 6. 北方针叶林带中的沼泽 | 271 |
| 7. 高位沼泽的生态学 | 275 |
| 8. 西西伯利亚低地——地球上最大的泥炭沼泽区 | 277 |
| 地带群落交错区 VIII/IX——森林冻原 | 281 |
| IX. 冻原气候的地带生物群落 | 283 |
| 1. 冻原的气候与植被 | 283 |
| 2. 生态生理学研究 | 286 |
| 3. 北极冻原动物的生活 | 286 |
| 4. 北极寒冷荒漠——融冻泥流 | 288 |
| 5. 南极与亚南极诸岛 | 290 |
| 总论 | 292 |
| 整个生物圈和各植被地带的植物量和第一性生产量 | 292 |
| 参考文献 | 299 |
| 译后记 | 306 |

概论：生态系统的分类

1. 生态学的目的

地球是一个大的实体。在地球的环境中、生物圈内所发生的各种事件彼此产生相互的影响。所以不应当把对气候、土壤、植被和动物生命的研究，简单地看作孤立的科学分支。想把与生命相关的现象从环境因子中分离开来，是不可能的，生态学家的任务就是要了解这些相互关系。生物圈是个浩瀚的生态系统，在这个系统中发生着连续的物质循环以及能量流动（生物圈的某些较小的部分，也构成各生态系统）。

生态学，从广义来说是生态系统的科学，因而就不仅仅是一门分析的学科，而且在很大程度上是寻求了解整体的一种综合的科学。

人处于整体的和自然的世界中，幸亏他依靠自己具有的智力，所以他能够抛开自己而客观地来考虑这个世界。一方面，他是这个外在的、显而易见的世界的子孙，而且是依赖于天地万物；但另一方面，他又遍布于世界之内，他的能力接近于神圣的意志。

唯有认识他的天性的两重性，才能使人类发展成为聪敏而和睦的生物，并期望在毁灭前完成这个神圣的使命。

决不能只号召人类为自己的目的去利用自然，他也负有为维持地球生态平衡而竭力注意它和保护它的责任。

如果他要做这种工作，并避免最终危及他自己生存的方式去开发自然，他就必须认识自然规律，并且依据这个规律进行活动。不断保持一种平衡状态，要求有反馈机制的调节迴路。但是涉及人类本身的那些调节机制（时疫，婴儿死亡），已被他亲手消灭，而