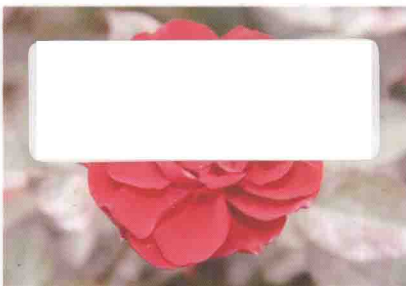


植物地理学

ZHIWU DILI XUE (SHANGCE)

上册

李宏 编著



首都师范大学出版社
CAPITAL NORMAL UNIVERSITY PRESS



植物地理学

ZHIWU DILI XUE (SHANGCE)

上册

李
宏
编
著



首都师范大学出版社
CAPITAL NORMAL UNIVERSITY PRESS

图书在版编目 (CIP) 数据

植物地理学：全 2 册 / 李宏编著. —北京：首都师范大学出版社，2014. 10
ISBN 978-7-4545-2176-5

I. ①植… II. ①李… III. ①植物地理学—高等学校—教材 IV. ①Q948.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2014) 第 246636 号

ZHIWU DILI XUE (SHANGCE)

植物地理学 (上册)

李宏 编著

责任编辑 李荣平

首都师范大学出版社出版发行

地 址 北京西三环北路 105 号

邮 编 100048

电 话 68418523 (总编室) 68982468 (发行部)

网 址 www.cnupn.com.cn

三河市博文印刷有限公司印刷

全国新华书店发行

版 次 2014 年 11 月第 1 版

印 次 2014 年 11 月第 1 次印刷

开 本 787mm×1092mm 1/16

印 张 17.75

字 数 413 千

总定价 66.00 元 (全 2 册)

版权所有 违者必究

如有质量问题 请与出版社联系退换

前 言

2003年春季,因原来植物地理学的主讲教师参与首都师范大学建校50周年校庆工作,因此临时安排本人代为授课,授课对象是地理科学2001级学生。什么是植物地理学?主要内容是什么?经过认真备课,初步印象是植物地理学与生态学的知识有很多相似的地方,如植物分类类群、植物群落、世界主要陆地植被类型;但也有一些不同的地方,如植物区系和区划。当年4月中旬之后,适逢“非典”时期,正常的教学秩序受到影响,课堂教学改为教师网络指导和学生自学为主。第一次授课个人的最大收获是,在教材的每一页几乎都留下了许多大大的问号。

2005至2009年及2011年这6年,本人正式担任了植物地理学的主讲。在逐年的教学过程中,我发现授课教材中存在许多问题。首先,教材理论性很强,但与实践性的联系比较少。对于地理科学专业的学生而言,虽然在高中阶段学习了一些地理学、生物学的知识,但在没有系统学习植物学、树木学、植物生态学、植物生理学、测树学的情况下,学习植物地理学的知识,难度还是比较大的。其次,在教材内容组织方面,许多概念的出现非常突兀,缺乏预先铺垫,增加了教学的难度。再者,教材内容如何与首都师大雾灵山植物地理综合实习内容相衔接,教学与实习如何相互促进,也使本人为之思考了很长时间。随着对植物地理学内容、特点认识的日益深入,一个想法开始在内心涌现出来,能否自己编撰一本适用的植物地理学的教材,尽可能将自己这些年收集整理的素材与自己教学过程中的心得融入其中。

真正将这种想法付诸实施始于2012年暑假。有想法是一回事,但要付诸实施,体现系统性、科学性,还是有很大难度的。在编写过程中,虽然对每一部分内容都力图多方求证,但因个人学识所限,时常感觉学海无涯,有时甚至想过要放弃。但仔细想想,要想真正做成一件事,只有耐得住寂寞,才能有所成就。最后实现梦想的,往往不是最有才华的人,而是直到最后也不放弃的人。在这个喧嚣、浮躁、欲望沉重的时代里,要求我们既要有聪明的大脑,还要有自卑、笨拙的一面。因为自卑和笨拙的人,才愿意对自己认定的事情付出双倍的、在他人看来甚至是可笑的努力。正是坚持着这种信念,不论是寒冬还是酷暑,每天在书桌前坚持着,不知不觉中,书稿越来越厚,终于有了搁笔的这一刻。

有人说,你之所以要到山顶上去,并不是为了让别人看你,而是你为了看外面的世界。虽然山的外面还有很多更高、更大的山,即使凭我们目前的能力只能爬上一座低山或中山,这对我们来说也是一种成就。因为与过去的自己相比,看见了更高、更远的地方。

所谓读千卷书,行万里路。20世纪80年代本人上的是以“马尾巴的功能”闻名于世的“江西共产主义劳动大学”(简称“共大”),即江西农业大学,4年间实习去的最远的地方是九江市、宜春市,参加系里组织的森林调查。1987年考上研究生之后才第一次出

省, 经过湖南、广西、贵州, 坐了 44 个小时的特快列车, 最后到达云南昆明。期间, 有机会参与导师组织的大理地区永平县的森林资源二类调查, 像猴子似的钻了近 3 个月山沟, 苦中作乐, 在澜沧江边与娇艳的大树杜鹃、山茶花不时相遇。为云南的自然、人文景观所陶醉, 研究生 3 年去过西双版纳、楚雄、大理、畹町、瑞丽等城市, 在大理的佛教圣地鸡足山, 从海拔 1800 米的山脚一口气爬上了 3248 米的极顶天柱峰, 第一次感受到了植被的垂直变化。1990 年毕业之后, 又来到原广西农业大学林学院工作, 足迹涉及玉林、百色、桂林、河池等县市。时光荏苒, 7 年飞驰而过。1997 年 31 岁时重新走进北京林业大学当学生, 才发现有的同班同学比自己差不多小了一辈。1998 年、1999 年两次来到吉林省汪清林业局收集资料、开展野外调查工作, 对北方的针叶林、针阔混交林有了一定的认识。2000 年 10 月进入中国林业科学研究院博士后流动站, 2001 年有半年多时间在全国 14 个省开展社会林业调研工作, 调查区域东至山东五莲县, 西至新疆和田市, 北至黑龙江省伊春市, 南至广东肇庆市、深圳市。我的硕士导师一直说我专业思想不稳固, 不想真的被他老人家言中, 2002 年出站时阴差阳错地改了行, 幸运地来到首师大从事旅游管理的教学研究工作的, 并兼任植物地理学课程多年。在日常教学过程中, 有机会参加地理、旅游专业的所有实习, 和地理专业的老师们对华北、华中地区的植被进行重点考察。因此, 现在回想起来, 似乎一切都是命运注定和安排。如果不是考大学时选择了林学专业, 大学毕业后继续做了 15 年与林学相关的教学、规划、生产性调查工作; 如果不是机缘巧合去过那么多地方调研, 对这些地区的气候、植被有了感性认识; 如果不是被首师大接纳, 并且有机会承担植物地理学的教学工作, 就也不会有本书的出版。所以俗话说得好, 有心栽花花不开, 无心插柳柳成荫。其实, 不同学科的知识都是相通的, 所谓的“专业”并不是你学了什么, 就一定要终其一生地直接从事与之紧密相关的工作; 所谓“无心”并不是真的不上心, 只是自己没有意识到而已。机会从来都是留给有准备的人。过去十多年的付出, 都在为本书的写作做着准备。就像爬山, 每向前迈出一小步, 就离顶峰近了一步。恒心加上毅力, 只要不停下来, 总会有攀上顶峰的那一刻。

由于一直没有机会出国去学习、考察, 对于世界各地气候、植被分布特点、成因和相互关系, 除了查阅各种书籍外, CCTV9 纪录频道也成为我学习的一种重要途径。通过反复观看诸如《地球创世纪》、《鸟瞰地球》、《自然的力量》、《狂野沙漠》、《加那利群岛》、《狂野俄罗斯》、《狂野印度》、《狂野非洲》、《非洲》、《森林之歌》等精彩纪录片, 逐渐解开了许多困惑。过去总想不明白为什么非洲大陆、澳洲、马达加斯加都分布有猴面包树, 如果从联合古陆及板块运动的角度去分析, 问题就变得非常简单了。因此, 只要有心, 处处都是有学问的。

本书内容共分 7 章, 第一章, 植物类群特征与环境; 第二章, 植物生活和环境; 第三章, 植物分布与地理成分分析; 第四章, 植物种群; 第五章, 植物群落生态; 第六章, 世界植被; 第七章, 世界植被分布规律与植被区划。本书分上、下册出版, 第一章至第三章为上册, 第四章至第七章为下册。

在本书的编写过程中, 引用他人书籍或文章的地方, 分别在每一页用脚注标注, 这样做的原因一是为了尊重其他研究者的劳动成果; 二是为了给阅读者提供清晰的资料来源, 方便他们查阅原文, 开展进一步的研究工作。一本书的价值除了它本身的学术观点外, 脚



注和参考文献也是非常重要的。为了增加本书的趣味性，方便同学们自学，在书中还添加了许多知识链接和案例。

为了避免同一植物多个称谓或同一名称多个植物引起混淆现象，文中涉及的大量植物名及其拉丁名，均根据《中国植物志》、《中国高等植物图鉴》进行了查询、校订。一些国外的植物只能参考相关书籍。

本书得到了李小娟老师在出版资金上的大力资助。首都师范大学出版社的沈小梅编辑对于本书的编辑、出版也提出了许多非常好的建议，在此也表示衷心的感谢！

本书编写过程中，编者力图体现理论综合性、实践指导性。由于知识水平有限，难免挂一漏万，希望得到专家、学者们的批评指正。

编 者

目 录

绪 论 / 1

第一章 植物类群特征与环境 / 14

- 第一节 植物分类概述/ 14
- 第二节 原核生物/ 27
- 第三节 真核藻类和真菌、地衣/ 31
- 第四节 苔藓和蕨类植物/ 39
- 第五节 种子植物/ 46
- 第六节 植物进化与地球环境/ 62

第二章 植物生态和环境 / 80

- 第一节 概述/ 80
- 第二节 光照条件/ 92
- 第三节 温度条件/ 114
- 第四节 水分条件/ 128
- 第五节 营养条件/ 144
- 第六节 地形条件/ 174
- 第七节 风、火/ 178
- 第八节 植物的适应策略/ 181

第三章 植物分布与地理成分分析 / 198

- 第一节 植物分布区/ 198
- 第二节 植物区系分析/ 227
- 第三节 人类对植物分布的影响/ 265

绪 论

一、植物地理学概念

(一)植物地理学概念界定

植物地理学(Geobotany), 又称地植物学, 是研究一定区域内各种植物、植被的空间分布规律、植物区系组成、植被特征及其与自然环境之间相互关系的学科。

传统的植物地理学分为三个门类, 即区系植物地理学、生态植物地理学和历史植物地理学。区系植物地理学(Floristic Plant Geography)是研究世界或某一地区植物种类的组成、分布、起源和演化历史的科学。^① 生态植物地理学研究植物与环境的相互影响关系, 包括个体生态学、种群生态学、群落生态学和生态系统学四大部分。历史植物地理学研究植被的时间发展规律, 现代植被空间规律的阐明要借助于历史植物地理学研究的结论。历史植物地理学不仅要研究植物种的现在与过去的分布, 而且要研究植物区系的起源和发展史, 从而给了我们一把了解地球历史的钥匙。

洪保德(Humboldt)被认为是植物地理学的创始人, 他在 1807 年出版的著作《植物地理学知识》中首次提出了这门新的科学, 并且给予了它现在的名称。在其著作中, 他对植物地理学基础及与历史植物地理学有关问题的看法是: “植物地理学, 在某种程度上, 能鉴别以前连接而以后变为彼此相隔的海岛; 并发现非洲与南美洲的分离发生于生物发展以前。这门科学也指出东亚与墨西哥、加利福尼亚地区有哪些相同的植物, 以及是否有能生长在所有地带和所有海拔高度的植物。借助于植物地理学, 我们才能够相当可靠地追溯到地球原始的自然状态。这门科学也能决定是否在洪水退后(水之泛滥及其运动可由钙质岩石证明)全地球表面同时覆盖着各种不同的植物, 或者是否如许多民族的古代神话所说的, 地球在已恢复宁静后, 首先仅在一地产生出植物, 然后, 在千万年的过程中, 海流逐渐从该处携带它们到最远的地带。”(19—20 页)。

关于区系植物地理学、生态植物地理学和历史植物地理学三个门类的称谓, 不同时期、不同研究者的叫法不同。韦尔登诺(1792)将三个门类均称为植物的历史。洪保德(1807)、奥斯古丁·德康多(1820)将三个门类统称为植物地理学。而斯特若迈耶(1800)、司考(1822)将区系植物地理、生态植物地理称为植物地理学, 将历史植物地理称为植物地理历史学或植物的历史(表 1)。

^① 阎传海:《植物地理学》, 北京: 科学出版社, 2001 年, 第 1 页。

表 1 各著者表达植物地理学三个门类所用的名词

著者	区系植物地理学	生态植物地理学	历史植物地理学
韦尔登诺(1792)	植物的历史	植物的历史	植物的历史
斯特若迈耶(1800)	植物地理学	植物地理学	植物地理历史学
洪保德(1807)	植物地理学	植物地理学	植物地理学
奥古斯丁·德康多(1820)	植物地理学	植物地理学	植物地理学
司考(1822)	植物地理学	植物地理学	植物的历史
阿尔方斯·德康多(1855)	—	—	推理的植物地理学
格瑞斯巴赫(1866)	地貌学地植物学	气候学地植物学	地质学地植物学
德鲁结(1890)	地貌学地植物学、 植被—外貌学	气候学地植物学	地质学地植物学
恩格勒(1899)	种属植物地理学	生理植物地理学	发展史的植物地理学
狄尔士(1908)	种属植物地理学	生态植物地理学	发生植物地理学
格瑞勃诺(1910)	种属植物地理学	生态植物地理学	发生植物地理学
茹贝尔(1922)	分布学地植物学	生态地植物学	发生植物地理学
施若特(1913)	—	—	发生植物地理学
哈叶克(1926)	种属植物地理学	生态植物地理学	发展史的植物地理学或历史植物地理学

引自：E. B. 吴鲁夫著，仲崇信，张梦庄译：《历史植物地理学引论》，北京：科学出版社，1960 年，第 3 页。

(二)植物地理学的发展阶段

1. 萌芽阶段

植物地理学思想的萌芽可以追溯到远古时代。公元前 11 世纪的古代著作中，就有关于植物种类和分布的记述。周朝已知道植物有旱生和水生之分，并了解不同的环境中生长着不同的植物种类。《诗经》中有“山有榛，隰有苓”、“山有扶苏，隰有荷华；山有乔松，隰有游龙”等记载。秦岭山地多松材、竹类，还有桑、杞、栲、栲等。^① 公元前 1200 年，《尔雅》记载了 226 种植物的形态与生态环境；《管子·地员》有一段专叙山地植物的垂直分布，自高向下为落叶松、山柳、山杨、檉楸和榆枢等植被。春秋时代末期的《考工记》第一次提出中国植物分布以淮河为界的思想(“橘逾淮而北为枳，……此地气然也”)。《水经》中记载今日罗布泊一带“多葭苇、怪柳、胡桐、白草”等。《禹贡》及后来的《南方草本状》(晋代)和《本草纲目》(明代)等著作中也有所记述。但所有这些，还没有形成科学的植物地理学，可称为植物地理学的萌芽。

① 王荷生：《植物区系地理》，北京：科学出版社，1992 年，第 4 页。

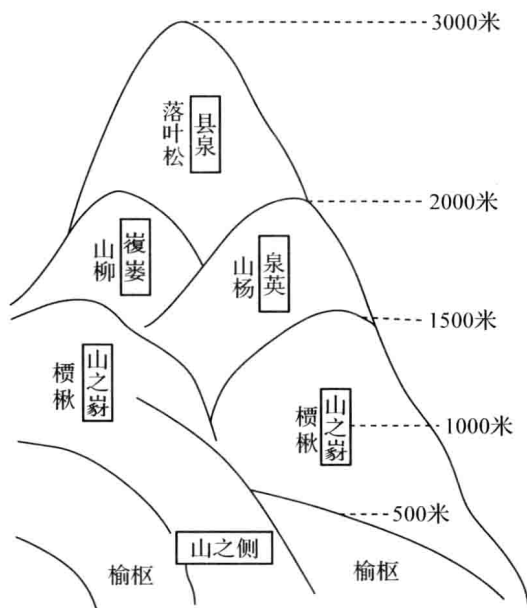


图1 《管子·地员》中所记载植物的垂直分布

植物地理学思想于公元前4世纪在古代希腊产生。可是希腊人不曾超出现代的地中海亚区(植物亚区)的范围以外,因此他们没有掌握比较地理学观念的材料。直到亚历山大马其顿进军到波斯和印度时,希腊人才走出了地中海区域的范围,开始熟悉其他地方的植被——中亚细亚干草原、荒漠和热带森林。^①

公元前334年~公元前332年,亚里士多德的学生提奥夫拉斯塔(Theophrastus,公元前372~公元前287)曾参加过亚历山大的印度远征,他把随军过程中所收集的不同地方的植物加以整理,指出气候和土壤对植物分布的影响,并把这些观察记述于《植物历史》和《关于植被的论文》中。之后,在古罗马或在中世纪,植物地理学的知识没有得到发展。

2. 发生发展阶段——前达尔文时期

1792年,德国格丁根大学教授韦尔登诺(C. L. Willdenow, 1765~1812)出版《草本植物学基础》。该书明确地表达了关于植物分布规律的概念,可称之为历史植物地理学的开始。作者在第七章“植物的历史”中写道:“植物的历史即指气候对植被的影响,指植物由于地球上历次发生的巨变而可能遭受过的变迁,它们在地面上的分布,它们的迁移,以及大自然为了保存它们而做的安排(418)”。^② 该书根据植物分布划分了不同植物区域,并指出植物分布与环境条件尤其是气候的关系,认为在具有相似气候的地区,即使相隔数千米,如南非和大洋洲,也能产生相似的植被,同时还讨论到区域的相似性以及大陆与海洋历史变迁的关系。

1800年,斯特若迈耶(Stromeyer)出版《种的历史植物地理学初评》。该书在普通植物

① В. В. Алёхин 著,傅子祯,王燕译:《植物地理学》,北京:中华书局,1954年,第3页。

② Е. В. 吴鲁夫著,仲崇信,张梦庄译:《历史植物地理学引论》,北京:科学出版社,1960年,第10页。

学与历史植物地理学之间做了明晰的区别,并进一步细分历史植物地理学为“人类和动物影响的历史植物学”,论及与人类和动物的定居及迁移历史有关的植物分布。

洪保德之前,地理学的眼界很狭窄。洪保德曾到西伯利亚、里海、阿尔泰山等地旅行,尤其是在南美的5年考察,足迹遍及南美中部和北部。1807年,洪保德出版《植物地理学知识》。该书首次对植物群落进行了现代描述,第一次提出了“群丛”(association)和“外貌”(physiognomy)的概念,说明了等温线在植物地理分布上的意义。^①

1820年,瑞士植物学家奥古斯丁·德康多(Augustin P. de Candolle)出版《植物地理学初论》一书。书中更详细地指出了植物地理学的研究任务,清楚地区分“habitation”(植物在地球表面上的分布)和“station”(植物生境条件的总体)两个名词。他所理解的历史植物地理学不只限于确定植物分布的生境,还尝试确定其所以这样分布的原因与规律。他指出植物赋有不同程度克服障碍的能力,而且有借助水流、大气流、动物和人类散布种子的方法。

1822年,丹麦哥本哈根大学教授司考(J. F. Schouw, 1789~1852)出版《普通植物地理学纲要》,总结了各国研究者所搜集的资料,描述了环境因素尤其是温度对植物分布的影响。在书中,司考第一次明确地描述了植物地理学的三大方向,但是他把“植物地理学”和“植物历史学”之间做了机械的划分,称后者只包含植物种以及植物区系的历史和发生。他特别注意植物生态地理学和植物区系地理学的各项问题,而不是植物历史地理学的问题。

在俄国,从19世纪30年代到50年代,也出现了大量植物地理学著作。如杜尔查尼诺夫关于贝加尔—达乌里亚区植物的著作(1842~1850),书中增加了一篇植物地理学概念。列捷布尔的经典著作“俄罗斯植物志”(1842~1853),在这部著作中,他把俄罗斯划分为16个植物区(当时属于俄国的美洲领土除外),每一个植物区都用一个各科植物统计表来说明。^②

1846年,福尔毕斯(Forbes)出版《论不列颠群岛现代动植物区系的分布与曾影响它们的分布区的地质变迁,尤指与北方漂移期中的地质变迁的关系》。福尔毕斯假定有“物种中心”的存在,就是有“起源于一个或两个祖先的各个种的个体从一定的地理位置出发开始它们的地理分布。”福尔毕斯指出下列三项事实来充实这个见解:“(1)位于相似条件下的两半球的种是代表种而非同一种。(2)在远隔的地质构造中占据相似条件,而中间的地质构造却不见这些相似条件,这些种也是代表种而非同一种。(3)地理上或地质上连续的任何地方,唯有其全部条件的综合为某些植物种所适应者,则全区布满同一的植物种”(336页)。福尔毕斯从这一观点来检查不列颠岛的植物区系,得出的结论是:不列颠群岛的植物种群是岛屿与岛屿、岛屿与大陆分离之前迁移来的,而这些岛屿原是大陆的一部分。该书为了解植物的现代地理分布指出了新远景,对达尔文提出“生物进化论”也有很大的启示。^③

1855年,瑞士植物学家阿尔方斯·德康多(Alphonse de Candolle, 1806~1893)出版《推理的植物学地理学或有关现代植物地理分布的规律及主要事实的说明》两卷本,这是当

① 马丹炜,张宏:《植物地理学》,北京:科学出版社,2008年,第6页。

② В. В. Алёхин 著,傅子祯,王燕译:《植物地理学》,北京:中华书局,1954年,第5页。

③ E. В. 吴鲁夫著,仲崇信,张梦庄译:《历史植物地理学引论》,北京:科学出版社,1960年,第14页。

时植物地理学方面所有一切知识的总结。德康多提出了“epiontology”(植物地理分布学)概念,第一个注意到进行科属研究时利用地理分布的必要性。他认为“植物地理学的主要目标应该是在植物现在分布上指出哪些可用现在气候条件来解释,哪些是过去气候条件影响的结果。”他的研究使人们明白,现代的植物分布仅用气候条件来解释是不够的,他钻研洪保德的理论并首创了历史植物地理学。他也特别重视温度、光、湿度等外界因素对植物分布的影响,并以分布的不同类型作为对这一指定任务的初步探求。

植物地理学的进一步发展,受到当时物种永恒性与不变性、造物主行为信念的限制。

3. 深入发展时期——达尔文时期

早在18世纪中期,林奈等就注意到东亚和北美大陆具有相似的植物类群。1846年,美国植物学者阿瑟·格雷(Asa Gray)指出,第三纪北美植物区系与当时在格陵兰、斯匹次卑根及北欧发现的植物区系有密切联系,而且在许多方面就是同一个植物区系。累积的古植物学资料指出,枫香(*Liquidambar*)、檫树(*Sassafras*)、楸木(*Aralia*)、玉兰(*Magnolia*)、鹅掌楸(*Liriodendron*)、落羽松(*Taxodium*)、世界爷(*Sequoia*)等见于现代北美但不见于欧洲的这几属在第三纪有过广阔分布,甚至格陵兰亦有发现。格雷最早指出北美大西洋诸洲与亚洲东北部植物区系间毫无疑问有连接。他以一广泛的植物种名录证实这一事实,并解释道:这一植物区系在中新世分布于现在的北极和亚北极带,这些植物种是它的残余。当气候变得更冷和冰川向前推进时这个植物区系就向南退却,并在那些气候条件与过去时代相仿的地区存活至今。如一方面在东亚与日本,另一方面在北美东西海岸,所再现的情形一样。这些资料表明在第三纪中亚美二洲间有直接的连接并有种型的交换,在现在的白令海峡那时是可能有陆桥存在的。^①

虎克(Joseph Dalton Hooker)在多次旅行中及对许多国家的植物区系的研究中获得了几乎对全世界植物的深邃的知识,他的著作是我们初次发现由植物界各个单位的研究过渡到全部植物区系起源与发展研究的证明。1844年、1853年、1860年,虎克先后出版《论新西兰植物区系的“南极航行植物学I~III”》。在第二部的绪论中,他讨论了种的分布问题,结论是:“现在分布于南冰洋各岛上的植物以前曾一度形成单独植物区系的一部分,其所占陆地大于南极洲”。在第三部中,得出的结论是:植物的现在分布不能单以现在因素来解释,而必须研究过去气候变化及干燥地区分布的变迁。他在《印度植物志》第一卷(1855)中研究了印度植物区系发展史,这对于后人认识现代热带植物区系的历史很重要。他的《北极植物分布纲要》(1862)和《岛屿植物区体系的演讲》(1866)对于研究北极植物区系和岛屿植物区系的起源、相互关系以及与大陆植物区系的关系等都是很重要的。

1859年,达尔文(C. R. Darwin)出版《物种起源》巨著。该书论证了生物界的进化,用物种形成或进化论的观点阐明了生物的地理分布并解释了其原因,解决了当时许多问题。因此,恩格斯称达尔文的生物进化论是19世纪自然科学三大发现之一。

1863年,马瑞劳(Kemer von Marilaun)研究了匈牙利东部地区的植被,发表《多瑙河地带的植物生活》,首先提出了群落分层性的概念,同时注意到群落物候相的更替。他利用洪保德的植物生活型,把群落划分为一些群系,并对它们进行了详细描述。

^① E. B. 吴鲁夫著,仲崇信,张梦庄译:《历史植物地理学引论》,北京:科学出版社,1960年,第22—23页。

1866年,德国学者格瑞斯巴赫(R. H. Risebach, 1814~1879)出版《植物地理的现代观点》,首先提出地植物学“Geobotany”概念。他在《地球上的植被》(1872)中继承和发展了洪保德的外貌观点,创立了很详细的基本生活型系统,并确立了植被的分类单位——群系(formation)的概念。

1866年,俄罗斯的弗朗茨·鲁普列赫特(Ф. Рупрехт)出版《黑钙土的地理植物学研究》,第一次确定了黑钙土由于地上条件的影响而发生的情况。他详细研究了俄罗斯不同地带的区系植物和植物种类成分,说明了这些地带的不同年龄,并且把植物区系和植被的发生发展同地质历史和土壤的发生发展联系起来,这是他与前人不同之处,并为后人开辟了新的途径。

1868年,摩理兹·瓦格纳(Moritz Wagner)在《达尔文学说与生物迁移法则》及其他论文中,提出了“迁移法则”。认为迁移法则与达尔文的见解相辅而不相背。这个迁移法则是根据下述的意见:生物的竞争及生存斗争激起动植物扩大其分布区。新的生境条件引起迁移者性质上的显著变异。一个植物种如果在迁移时所克服的困难不大以致新变种与始生种型仍保持密切联系,那么这些新变种因与始生种型相混,经杂交后就极快地消亡了。反之,它们仍保持区别分明,并转变为新的地理宗或新种。过去地质时期中的条件——如海陆相对分布的变迁、岛屿自大陆分离、频繁的火山爆发——较现存条件在更大范围上能促进新种的形成。迁移法则是了解替代种分布(vicarism)及这些分布区分裂的一把钥匙。对于历史植物地理学非常重要。^①

1878~1882年,恩格勒(A. Engler)出版《植物界发展史的实验,特别是第三纪以来的有花植物区》。该书认为历史植物地理学的原理与资料不仅适用于解释个别单位的分布,还适用于解释全世界各植物区系之发展及相互关系。他还特别发展了北极—第三纪植物区系起源的假说,这一假说以后长期统治着植物地理学,至今仍有人维护这个观点。恩格勒把各个植物种的地理分布(分布区)应用于分类学,以阐明各个植物种之间的亲属关系,这一方法后来成为分类学中的一种可靠方法。^②

1890年,德鲁结(O. Drude)出版《植物地理学手册》,其中有些章节专论分布区,书中还论及岛屿、山峰、亚热带荒漠植物区系等问题。该手册是对植物地理学进行总结的众多手册中的佼佼者。

从19世纪末开始,可称为植物地理学发展中的生态学时期,使植物地理学向生态地理学各个分支方向发展。植物区系地理学则显得黯然失色。不过,植物生态学的发展,对认识植物区体系,尤其是关于它们在生态植物地理学方面,有极大的帮助。丹麦学者尤金·瓦尔明(Eugene Warming)出版《以植物生态地理学为基础的植物分布学》(1895)。瓦尔明整理了自洪保德以来积累的大量本学科的知识,论述了个体生态、群体生态、植被演替和物种起源。1898年,德国学者希姆普(A. F. W. Schimper)出版《以生理为基础的植物地理学》。该书分析了各类型植被特点以及它们与环境的关系;从植物生理功能与形态结

① 吴征镒,周浙昆,孙航等:《种子植物分布类型及其起源和分化》,昆明:云南出版集团,云南科技出版社,2006年,第6~7页。

② B. B. Алехин 著,傅子桢,王燕译:《植物地理学》,北京:中华书局,1954年,第6页。

构、生活力等方面,阐述了植物的生态适应;用环境因子的综合作用,阐明植物分布的多样性;从历史的发展观点,分析了植物和群落的起源和发展,开辟了生理生态学和进化生态学的广阔道路。

4. 新的变革时期——现代植物区系地理学兴起和发展时期

20 世纪 20 年代以来,主要由于与植物地理学有关学科新理论的发展,植物区系植物地理学获得比前一世纪更重要的变革和更突出的发展,产生了现代植物区系地理学。对它影响最大的是魏格纳(Alfred Lothar Wegener)的大陆漂移说和孟德尔、摩尔根学派的新达尔文主义。

魏格纳(1880~1930)综合当时的气候学、地质学、地球物理学、古生物学和古气候学等证据,于 1912 年提出著名的大陆漂移学。1915 年,写成《海陆的起源》,系统阐述和论证了“大陆漂移说”。舌羊齿的植物化石在印度、澳大利亚和非洲的晚古生代地层中被发现,由于舌羊齿的“种子”太大,不能随风漂移,另一方面它容易破碎,不可能漂移过海。尽管现在大陆之间呈犬牙交错状,但仍能说明它们在以前曾是连成一片的。爬行类动物中龙的化石,分别见于巴西和南非的石炭纪地层中。但中龙是一种营淡水生活的爬行小动物,难道能插翅飞过烟波浩渺的大西洋?^① 魏格纳从地质学、古生物学、气候学等角度进行了科学的推敲,得出的结论是:大约 3 亿年前,我们今天所知的南北美洲大陆、非洲大陆、欧亚大陆、南极大陆等统统属于一块“超级大陆”(联合古陆),在石炭纪时期这块“超级大陆”分裂为若干块大陆,经过漫长岁月的移动,终于形成了今天的大陆位置关系。

恩格勒的大弟子和合作者 E. Irmscher 首先将此学说应用于植物分布的研究,1922 年、1923 年出版《大陆植物分布和发育》。此书对于长期作为地质学主导思想的海陆固定论、在植物地理学反映出来的陆桥说和“北极—第三纪起源说”造成很大的冲击。

苏联学者吴鲁夫(Е. В. Вульф)也非常推崇魏格纳的学说,他的著作《植物地理学引论》(1943)和《历史植物地理学(世界植物区系历史)》(1944),是植物区系地理学的全面总结。书中详尽地论述了世界 14 个区域的历史植物地理,有力地驳斥了植物区系北极起源假说和迁移论,而认为是联合大陆(Pangaea)的存在、分裂和漂移为世界植物区系的热带统一起源提供了地质根据。

新达尔文主义是在 20 世纪 30 年代由基因学说和自然选择理论相结合而产生的,它的根本特征认为是认为遗传变异的基本原因是染色质的突变,外界环境的各种生态因子对于基因和染色体的突变是外因和条件,但突变的内因或根据,仍是基因和染色体本身的改变,这种突变可以导致地理亚种和物种的分化和形成,并使之适应新的环境。这是植物种系发育和物种多样性的根本原因。R. Good 的《有花植物地理学》(1953)是植物区系学的全面总结,是历史植物地理学的杰出成果。

从 50 年代起,由于古地磁学的发展以及各种新学科、新技术的发明和应用,魏格纳大陆漂移说在渐趋消沉 20 年之后,又再度受到生物、地学各分支的重视,并得到再现的发展。这个新的理论无疑推动了植物区系地理学的发展,对于植物分布区的形成和历史变化及植物区系的起源、演化等中心问题又取得了新的认识和证明。如《海底扩张和生态系

^① 金性春:《漂移的大陆》,上海:上海科学技术出版社,1980 年,第 17 页。

统的关系》(D. I. Axelrod, 1972)、《板块构造和被子植物的分布》(R. F. Thorne, 1977)、《板块构造及其对被子植物的地理起源和传播的关系》(R. M. Schuster, 1976)等著作中均有详述。E. C. Pielou 的《生物地理学》则综合了生物地理学, 包括植物区系学的最新成就。

岛屿生物地理学是生物地理学的一个特殊分支。20 世纪 60 年代, F. W. Preston (1962)、R. H. MacArthur 和 E. O. Wilson (1963) 提出岛屿生物地理的平衡理论, 表示岛屿生物区系动态平衡模型。此后, 又有许多研究论著修改 R. H. MacArthur 等的模型。于是这一时期岛屿区系的研究提高到定量的水平, 使对生物种的兴衰和生灭有预测的可能性。

到 70 年代, 现代植物区系地理学已发展到一个崭新的阶段, 而今正继续向宏观(全球构造、全球进化历史、全球生态系统)和微观(细胞、染色体、基因结构)两个方向同时发展, 成为地理学与生物学之间一门综合而深化的学科。

塔赫他间(A. JI. Takhtajan)的《有花植物的起源和散布》(1969)是植物地理学和进化生物学相结合的代表成就, 他从植物的系统发育和地理分布论述了世界有花植物的热带起源和起源中心。美国凯恩(Cain)的《植物地理学基础》(1944)、塔赫他间的《世界植物区系区划》(1978)等对植物区系和历史植物地理学产生了很大的影响。

(三)中国植物地理学研究概述

中国近代和现代植物区系学的发展比较缓慢, 早期一些外国植物学家对于中国不同地区的植物区系进行了研究。

W. B. Hemsley 早在 1896 年就研究过西藏植物区系, 虽然只是一个鉴定名录, 并未讨论其区系的特点和性质。

从 1913 年起, 恩格勒的继承人 L. Diels 开始研究华西的植物地理并尝试进行分区。其后, 奥地利学者 H. Handel-Mazzetti 1931 年根据他 1914 年~1918 年在我国川、滇、黔、湘等省的调查, 对全中国进行了地理分区。F. K. Ward 作为一个植物猎奇者, 在 1909 年至 1957 年间考察了喜马拉雅山区, 包括西藏东南部、四川西南部和云南广大地区的植物区系, 在 1921 年提出澜沧江—怒江分水岭作为一个地理边界的问题^①, 同年又提出滇缅山系对东南亚植物区系分布的影响问题, 而于 6 年后提出中国—喜马拉雅植物区系这一较完整的概念。到 1930 年更提出中国—喜马拉雅山是两大山系、三个植物区系和两个地理区的交汇点问题, 在 1935 年他进一步做了西藏地理、植物地理和植物的素描, 作为西藏植物区系的材料。他们分别发表了有关中国植物区系的分区、区系的起源和历史、与北美或中亚等植物区系的关系以及中国一些地区(尤其是东南部森林区和西北部干旱区)的植物区系成分和特征的著作。

中国最早的近代植物地理学家, 首推胡先骕、刘慎谔和李惠林三人。胡先骕在 1926 年及 1929 年两次进行了中国东南部森林植物区系的观察。1933 年至 1934 年间又进行了我国安息香科、红豆杉(*Taxus*)、松柏类地理分布的研究。1935 年他对比了中国和北美东部木本植物区系, 并在次年提出中国植物区系的起源和亲缘。同时, 刘慎谔根据他在我国西北各省及新疆、西藏等地旅行观察和采集所得, 于 1934 年写成《中国北部及西部植物地理

^① Ward F K. The Sino-Himalayan flora[J]. Proc Linn Soc London, 1927: 139.

概论》。^①

1944年至1945年间,李惠林首先以五加科为特殊参考,研究了中国植物地理分区问题进而提出东亚植物分布的要义和问题,与此同时,他还研究了野牡丹科植物在东亚的分布和中国玄参科植物地理的替代现象。1953年他提出东亚木本植物区系的地区特有性问题。同年,他还研究了“台湾”和菲律宾之间的区系交流问题,并于1957年对台湾植物区进行了研究。以上中外学者的工作,为中国植物区系地理研究奠定了一定基础。

直到1956年以后,有关中国植物专科、专属、地区性或全国性植物区系地理的论著才陆续发表。如钱崇澍等的《中国植被区划草案》(1956)、陈嵘的《中国森林植物地理》(1962)、吴征镒的《中国植被的类型》(1956)和《中国植物区系的分区问题》(1963)。1964年吴征镒划分中国种子植物属(约2980个)为15个分布区类型和35个变形。1979年吴征镒发表了“论中国植物区系的分区问题”的研究报告,把青藏高原、中国—日本和中国—喜马拉雅作为与亚洲荒漠、欧亚草原并列的植物亚区。

吴征镒、王荷生的《中国自然地理·植物地理》(1983)和王荷生的《植物区系地理》(1992)两部著作,是中国现代植物区系地理学的一个开端。吴征镒的《中国种子植物属的分布区类型》(1991)将中国3116个属的分布区概括为15个类型和31个变形。

张宏达发表的《华夏植物区系的起源和发展》(1980),根据古植物、地质历史,特别是被子植物的系统发育和大陆漂移、板块学说,论述了华夏植物区系与被子植物起源的地点与时期。他称“华夏植物区系是指中生代初期在华南地台上孕育生长起来的被子植物区系”,是“从当地起源前被子植物发展出来的”,而“前被子植物出现在三叠纪,到下侏罗纪晚期转化为真正的被子植物”,并认为“华夏植物区系最有可能是被子植物的发源地”,从而提出了关于被子植物起源中心问题的新见解。

另外,近年来随着中国及地方植物志工作的进展和开展系统学的研究,取得了许多科属和地区性地理研究成果,如关于胡桃科(Juglandaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)、樟科(Lauraceae)、蔷薇科、唇形科(Labiatae)、天南星科(Araceae)、杜鹃花属(*Rhododendron*)、蒿属、珍珠菜属(*Lysimachia*)、人参属(*Panax*)的系统发育和地理分布、演化和分区等的研究。中国植物染色体核型变化及与植物的演化关系,也开始有所研究。自1990年始,由吴征镒主持的国家自然科学基金重大项目“中国种子植物区系研究”认为,被子植物起源可能在侏罗纪,白垩纪初只是被子植物大发展时期,而不是起源时期。

中国植物区系研究发展趋势:植物区系学正继续向宏观和微观两个方向发展,成为地理学和植物学间一门高度综合和深化的学科。在方法上,从野外调查、采集等传统的统计分析进步到数理统计、定位和实验室研究观测以及电子计算机和遥感技术的应用;从研究区域来看,薄弱地区或关键地区是以后的研究重点;从类群上看,以后重点在于系统发育上有重要作用的科或属区系研究。^②

(四)植物区系地理学和植物群落学的关系

植物区系研究的基本单位是某个地区的植物分类单位(科、属、种),而植物群落学研

① Liu S E. Essai sur la géographie botanique du Nord et delouest de la China[J]. Acad Peiping, 1934(2): 16—17.

② 张光富:《植物区系研究中值得注意的几个问题——兼与孙叶根先生商榷》,载《植物学研究》,2001年,第21期,第31—33页。

研究的基本单位是群落。

植物区系是某个地区自然因素、生物因素长期作用的结果,植物区系的变化比较缓慢,植物群落的变化要比植物区系的变化快得多。

植物群落的外在表现是外貌、季相、成层结构、层片、多度、盖度等,植物区系没有可见的外在表现特征。

植物群落的研究方法包括样方法、收割法、投影多度法、生态系统系列法、剖面图法、垂直投影法、季相测定法等;植物区系研究方法是形态学、地理学方法、细胞染色体地理学乃至分子地理学方法等。

植物区系研究以植物分类学、植物分布学、地质学、气候学等学科为基础。群落区系构成是群落结构研究的关键内容之一。^①

二、植物地理学的研究内容

植物地理学是地理专业的专业基础教程,主要内容是:植物系统进化过程;生态因子对植物生长的影响和植物对生态因子的适应方式;植物区系空间分布与演变关系;植物群落的外貌和结构、动态变化规律;世界主要植被类型的性状、空间布局。

受环境因子直接或间接的影响,植物对各种环境因子产生了适应机制(Adaption),“橘生淮南则为橘,生于淮北则为枳,叶徒相似,其实味不同。所以然者何?水土异也。”(《晏子春秋·杂下之十》)受气候、土壤、生物、人为因素影响,同一物种不同个体群之间发生变异和分化,形成若干个生态型(Ecotype)。

植物区系(Flora),在我国普遍采用的是吴征镒和王荷生的观点,“植物区系是指一定地区或国家所有植物种类的总和,是植物界在一定的自然地理条件下,特别是在自然历史条件综合作用下发展演化的结果。”^②对此左家甫等人(1996)在《植物区系的数值分析》中认为“至少是不全面的”,并提出“植物区系是一个自然地理区域(或行政地区)某一(地质)时期内所有植物分类单位(如科、属、种等)的总和;它是植物界在长期的自然地理条件(特别是古地理条件)影响下,尤其是植物种(或居群)遗传与变异对立统一的综合作用下而发生发展、演化繁育、不断扩散的时空产物;它经历了从无到有、从少到多、从简单到复杂、从低级到高级的无数次演变过程;最后,形成各植物分类单位水平(即地理)与垂直分布、区系构成与组合,以及历史发展过程既相互联系又相互区别,既连续又间断的有机整体(或系统);它既是一个静态体系,又是一个动态体系。”

植物群落(Plant Community)是不同植物种类组成的空间结构的植物组合。植物群落外貌空间结构包括垂直结构、水平结构两部分。

植被(Vegetation)是一个地区内所有植物群落共同形成的植物覆被层(Coverage)。不同气候带的植被类型有所不同。气候条件(主要是热量和水分条件及其综合),决定了许多植被型呈带状分布。改进后的瓦尔特植被图,可初步考察欧亚大陆、北美大陆、南美、澳

^① 吴征镒,周浙昆,孙航等:《种子植物分布类型及其起源和分化》,昆明:云南出版集团,云南科技出版社,2006年,第2页。

^② 吴征镒,王荷生:《中国自然地理—植物地理(上册)》,北京:科学出版社,1983年。