

对旱生植物、旱生形态、硬叶植物及硬叶常绿阔叶林概念的认识

中国科学院植物研究所 贺金生 陈伟烈

旱生植物、旱生形态、硬叶植物和硬叶常绿阔叶林这四个概念是密切联系的。在一些文章及教科书中，对这四个概念的理解常常有相互矛盾的地方，因此，本文从历史角度谈谈我们对这四个概念的看法。

要正确理解这几个概念，要追溯到上世纪末和本世纪初，那时是生态学建立及概念形成的光辉时期，很多生态学概念在这一时期相继出现了。

早在1882年，施库(Schouw)就把在干旱生境下生长的植物称为旱生的植物。1909年，世界上第一部生态学教科书，瓦尔明(Warming)的《植物生态学——群落学研究导论》英文版出版了。在这本具划时代意义的教材中，瓦尔明根据植物和水分的关系，把植物分为三类，即水生植物、旱生植物和中生植物，分别指在水体、干燥、湿润生境下的植物，并且指出，旱生植物是指适应强烈的蒸腾而水分供应不能保证的条件下的植物。瓦尔明(1909)在这本教材中，也介绍了生理干旱这个概念。“当土壤含有相当多的水分，然而这些水分仅仅很少一点能被植物所吸收或很难被吸收时，不管是因为土壤紧紧束缚了这些水分，还是根系的渗透力不足以克服土壤中高盐浓度对水的束缚，这时就称为生理干旱”。这样，盐生植物就成了旱生植物的特殊类型。因为在土壤盐分浓度较高的情况下，水分供应也是不能保证的，根据瓦尔明的概念，也应该称为旱生植物。

在描述地中海气候的植物群系时，瓦尔明引进了一个概念，即旱生形态：“这些群落，如石楠灌丛和石楠类的群落，都表现出了旱生形

态，就是说，通过某些结构来保护免受干旱的危害。”他列出了这些结构，如发达的毛，受保护的气孔器，蜡质，厚的角质层，厚而硬的叶子等。这样看来，很明显，生长在这样条件下的植物，水分供应往往是不能保证的，按照瓦尔明的概念，也应该属于旱生植物。

这样就出现了一个问题，根据瓦尔明的概念，旱生形态往往不仅仅局限于干旱的环境下，在较湿润条件下，如盐渍土壤条件下，也可能有分布。反过来，在干旱条件下生长的植物，往往不全都具有瓦尔明所描述的旱生形态，即旱生植物不一定具有旱生形态。

这个时期，还有一个伟大的生态学家，那就是波恩大学的辛普尔(A. F. W. Schimper)教授，在他的著作《以植物生理学为基础的植物地理学》中，介绍了一个新的概念——硬叶植物：“生长在这些环境下的旱生植物，如沙漠、沙质土、泥炭沼泽、高山、海滨，为了保持水分，减少蒸腾，往往具有特殊的形态结构，通常情况下，它们往往减少叶面积。随着干旱的增加，叶子变得越来越小，同时成比例增加叶子的厚度，呈革质、硬叶、肉质或叶不发育或无叶的形态。”由此可见，硬叶植物是具有革质硬叶的植物，和肉质、无叶的形态相对应。

在早期的这两本教材中，辛普尔和瓦尔明有一个观点是一致的，即旱生形态的功能是通过减少蒸腾以减少水分损失。

以后的许多植物生理学家，对旱生植物进行了研究，发现旱生形态的功能并不全是减少蒸腾。因此这两个词的概念慢慢就有了现在的变化，旱生形态就用来描述植物具有瓦尔明所

列举的旱生形态特征,而不管这些特征的功能;旱生植物则专指那些生长在干旱环境下的植物,并且往往专指那些具有旱生形态特征的植物。

正象人们对旱生植物和旱生形态的混淆一样,很多人对硬叶植物概念的混淆起源于辛普尔和瓦尔明的原始用法。他们对硬叶植物的用法,有三个含义,虽然当时认为是一致的,但随着生态学的发展,证明并非如此。一、硬叶植物被辛普尔用来描述具革质的、坚硬的、厚角质层的叶子的树或灌丛。这个意思一直沿用到现在。二、和旱生形态的初始含义一样,硬叶植物指植物对于干旱环境的一种适应特性。三、是生物地理方面的,硬叶植物常常用来指非常明显和广泛分布在地中海气候条件下的地带性植物,因此引伸为地中海气候下的地带性植被。

在现在的文章中,关于旱生植物的用法也有不一致的。如《简明生物学词典》把旱生植物解释为:“能耐受较长期或较严重的水分亏缺的植物。它们有发达的旱生形态与生理适应,可生长在不易获得水分的生境里,例如沙漠、岩石表面、冻土、酸沼或强盐渍化的土壤。”这和瓦尔明的原始用法一致,并且把旱生植物和它们的生理功能联系起来,这是值得商榷的。我们认为旱生植物应当是指干旱气候条件下的地带性植物,它们在这样的环境条件下仍能正常生长发育。

“硬叶常绿阔叶林”这个概念的出现,则是和早期的植被分类工作相联系的。瓦尔明(1901)根据植物与水分的关系,将植被进行分类,其中就有常绿硬叶林群系。他主要指地中海地区的栎树林(以 *Quercus ilex* 为主),由旱生植物齐墩果 (*Olea europaea*) 所组成的橄榄林。同时他把澳大利亚的桉 (*Eucalyptus*),金合欢 (*Accacia*) 及加利福尼亚的大果栎 (*Q. macrocarpa*) 和红杉 (*Sequoia sempervirens*) 组成的群落亦归为常绿硬叶林。

鲁贝尔 (Rubel, 1912) 根据生态外貌,戴尔士 (Diels, 1929) 根据植被适应水分的情况对植被进行了分类。虽然他们根据的原则不同,

但有一点是一致的,那就是他们把建群种所具有的“硬叶”特征给予了足够的重视,同时,他们所指的硬叶常绿林,主要限于地中海气候条件下非常明显和广泛分布的地带性植被。

我国青藏高原南部和东南部地区分布有以高山栎组为建群种的常绿阔叶林。这些建群种在形态上表现为硬叶的特征。在中国植被的研究中,曾给予这种类型的植被不同名称。如“高山栎林”,“高山栎类林”等等。金振洲、区普定等(1981)认为,采用“硬叶常绿阔叶林”这一概念比较合适,因为只有“硬叶”、“常绿”、“阔叶”和“林”才是它们的共同特征。但是,具有这四个特征的,不仅限于以高山栎组为建群种的植被类型,以栲属、石栎属、青冈属的一些种类为建群种的森林,也具有这样的特征,任何人都不会否认栲属、石栎属、青冈属硬叶的事实。本文同意林裕松(1963)对这一植被分类上的意见,由于他是一古老的残遗植被,因此在分类上应考虑到其历史发生起源上的一致性,这就决定了这种类型是西南的一个特殊的类型,不同于亚热带常绿阔叶林。

硬叶常绿阔叶林,在世界范围内,一般指在地中海气候类型下发育的地带性植被。在我国,把以高山栎组的部分种类为建群种的常绿阔叶林称为硬叶常绿阔叶林(中国植被编委会,1980),本文理解是基于两个标准,即起源上和地中海植被的联系和形态上的硬叶特性。虽然我们把它们称之为硬叶常绿阔叶林,并且在演化上即使和地中海气候类型存在着某种联系,在研究上可与地中海类型植被相对比,但它们的确有其独特的特点。其中一个最重要的特点就是栎属中分布最高的,并且在世界上分布到如此高度的常绿栎类林也绝无仅有,这是和其他亚热带植被最明显不同的地方。

有些文献把杜鹃林也归为硬叶常绿阔叶林之内。也有人把以栲,栎,润楠,樟,木荷为建群种的森林类型,归为硬叶常绿阔叶林。这种把杜鹃林及亚热带的一些森林归为硬叶常绿阔叶林,则完全是基于形态学上的考虑而不是起源上或生态学上的考虑,这是值得商榷的。