獐牙菜属植物的起源, 散布和分布区形成*

何廷农 薛春迎 王伟 (中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810001)

THE ORIGIN, DISPERSAL AND FORMATION OF THE DISTRIBUTION PATTERN OF SWERTIA L. (GENTIANACEAE)

Ho Ting-nong Xue Chun-ying Wang wei

(Northwest Plateau Instite of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001)

Abstract The genus Swertia is one of the large genera in Gentianaceae. including 154 species, 16 series and 11 sections. It is disjunctly distributed in Europe, Asia, Africa and N. America, but entirely absent from Oceania and S. America.

According to Takhtajan's (1978) regionalization of the world flora, Swertia is found in 14 regions. Eastern Asiatic region with 86 species, of which 58 are local endemics, 13 series and 9 sections, ranks the first among all the regions. The highest concentration of the taxa and endemics in Eastern Asiatic region occurs in SW China-Himalayan area (Sikang-Yunnan P., W. Sichuan, W. Yunnan-Guichou Plateau of China and NE. Burma, N. Burmense P., E. Himalayan P. and Khasi-Manipur P.). In this area there are 74 species (48 endemics), 12 series, and 9 sections; thus about half species of the world total, three quarters of series and 82% of sections occur in this small area. Besides, the taxa at different evolutionary stages in Swertia also survive here. It is an indication that SW. China-Himalayan area is a major distribution centre of the genus Swertia. In addition, Sudan-Zambezian Region in Africa, with 22 species, 4 series and 2 sections, is a second distribution centre.

The primitive type of the genus Swertia is Sect. Rugosa which consists of 2 series and 23 species. It is highly centred in the mountains of SW. China (Yunnan, Sichuan, Guizhou and SE. Xizang) where 2 series and 16 species occur. Among them 15 species of Ser. Rugosae were considered as the most primitive groups in this genus. From our study, the outgroup of Swertia is the genus Latouchea Frahch., which is distributed in Yunnan, Sichuan, Guizhou, Hunan, Guangdong, Guangxi and Fujian. The two groups overlap in distribution

^{*} 国家自然科学基金资助项目。 1993-10-20 收稿。

in SW. China. According to the principle of common origin, the ancestor of two genera appeared most probably in this overlapping area. It was inferred that SW. China was the birth-place of the genus *Swertia*.

Four sections of Swertia have different disjunct distribution patterns: Sect. Ophelia is of Tropic Asia, Africa and Madagascar disjunct distribution; sect. Swertia is of north temperate distribution; sect. Spinosisemina is in Tropical Asia (Trop. India to S. China and Philipines); sect. Platynema also is in Tropical Asia (Java, Sumatra, Himalayas to SW. China). These disjunct patterns indicate that the Swertia floras between the continents or between continent and islands have a connection with each other. From paleogeographical analysis, Swertia plants dispersed to Madagascar before the Late Cretaceous, to SE. Asian Islands in the Pleistocene, to North America in the Miocene. The distribution of Swertia in Madagascar might be later than that in Asia. Therefore the origin time of the genus Swertia was at least not later than the Late Cretaceous, and might be back to the Mid-Cretaceous.

The genus Swertia first fully developed and differentiated, forming some taxa at different evolutionary stages (Rugosa, Swertia, Poephila, Ophelia and Platynema etc.) in the original area, and these taxa quickly dispersed in certain directions during the Late Cretaceous-Middle Tertiary when the global climate was warm and no much change. There seem to be three main dispersal routes from the origin area to different continents: (1) The westward route i. e. from SW. China, along the Himalayas area to Kashmir, Pakistan, Afghanistan and Iran, and then southwestwards into Africa throuth Arabia. Four sections (Poephila, Macranthos, Kingdon-Wardia and Ophelia) took this dispersal route. Most species of sect. Ophelia dispersed along this route, but a few along southern route and northern route. Sect. Ophelia greatly differentiated in Africa and the African endemic section-Sect. Montana was derived from it. The two sections form there a second distribution center of Swertia. (2) The southward route, i. e. towards S. India through the Himalayas, and towards SE. Asian islands through C. and S. China, Indo-China. Along this dispersal route sect. Platynema, Sect. Spinosisemina and a few species of Sect. Ophelia dispersed. (3) The northward rout, i. e. northwards across N. China, C. Asia to a high latitude of Euasia, and also through E. Asia into N. America. The following groups took this route: sect. Rugosa, sect. Swertia, sect. Frasera, sect. Heteranthos and sect. Ophelia ser. Dichotomae.

Therefore, it seems that the genus *Swertia* originated in SW. China and then dispersed from there to N. and S. Asia, Africa, Europe and North America and formed the modern distribution pattern of this genus.

Key words Swertia; Endemic plants; Distribution pattern; Origin area; Dispersal route

摘要 本文根据植物类群的系统发育和地理分布统一的原理,讨论了獐牙菜属植物的起源、散布和分布区的形成。獐牙菜属包括 11 组 16 系 154 种,间断分布在亚洲、欧洲、北美洲和非洲。中国西南部- 喜马拉雅地区汇集了大多数种类、不同演化水平的类群以及形形色色的特有类群,成为该属的多样化中心和多度中心。该属的原始类群和外类群也集中分布在中国西南山地,极有可能是该属的起源地。该

属的分布区类型中出现了各式的间断分布,根据有该属植物分布的大陆间及大陆与岛屿间分离和连接的时间推测,该属的起源时间至少不会晚于晚白垩纪,也许更早,可追溯到中白垩纪。通过分类群间亲缘关系和现代分布分析,显示出该属植物从起源地向周围和一定方向散布,形成了三个主要散布途径。在散布过程中植物本身也发生演化和就地特化,形成新的类群。

关键词 獐牙菜属;特有植物;分布类型;起源地;散布途径

獐牙菜属 Swertia L. 是龙胆科的一个大属。自林奈 1753 年建立以来,不少学者进行过研究,以不同的观点来处理,分成一些小属,如 Ophelia Griseb., Frasera Walt., Anagallidium Griseb., Kingdon-Wardia Marq., Swertiopsis Makino 等,或把属下作不同分类(Clarke, 1883; Fries, 1923; Hedberg, 1957; Smith, 1970; 何廷农, 1980, 1988)。根据作者的最新研究(待发表),獐牙菜属包括 11 组、16 系 154 种。本文在讨论属下分类群系统发育的基础上,分析了该属的起源,散布和分布区的形成。

獐牙菜属间断分布于欧洲、亚洲、北美洲和非洲,属于北温带和南温带间断分布类型 (Fig. 1)。绝大多数种类分布在亚洲,少数分布在北美洲和非洲,仅一种扩散至欧洲。本属分布区的北界,欧洲大约在北纬 62°,亚洲偏北达北纬 70°,北美洲在北纬 68°(阿拉斯加)。分布区的南界,亚洲在爪哇岛南纬 9°,非洲在莫桑比克和马达加斯加一线、约南纬 25°,北美洲在得克萨斯北纬 30°.大洋洲和南美洲尚无獐牙菜属记载。

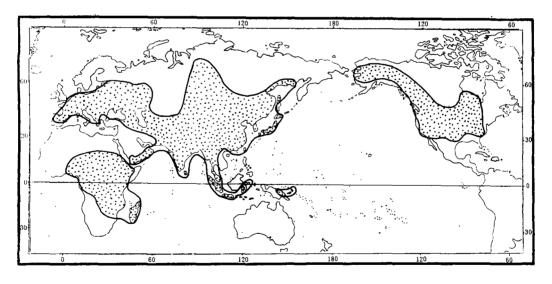


Fig. 1 The distribution of Swertia L.

一、属下分类群的亲缘关系和分布区类型

按照作者(1978)属的概念和范围以及近年来的最新研究,獐牙菜属包括折皱组 Sect. Rugosa,獐牙菜组 Sect. Swertia, 肉根组 Sect. Poephila, 大花组 Sect. Macranthos, 多枝组 Sect. Ophelia, 异花组 Sect. Hetranthos, 宽丝组 Sect. Platynema, 藏獐牙菜组 Sect. Kingdon-Wardia, 密花组 Sect. Frasera, 热带山地组 Sect. Montana 和刺种组 Sect. Spinosisemina 等 11 个组。

- 1. 折皱组 Sect. Rugosa T. N. Ho & S. W. Liu 是獐牙菜属分化最早、最原始的组, 具有一系列的近祖性状,如多年生草本,茎单一,不分枝,聚伞花序仅含数花,花大而 少,种子表皮折皱状,有纵棱脊,脊上有窄翅等。分布区从我国山西通过西北和西南区、 喜马拉雅地区(印度、不丹、锡金、尼泊尔)、克什米尔地区、帕米尔高原、前苏联的中 亚地区至西亚的土耳其东部, 其跨度大约是北纬 25°-50°, 东经 40°-114° (Fig. 2)。本 组属于温带亚洲分布类型。该组有 2 系、23 种,其中折皱系 Ser. Rugosae 腺窝囊状,具 长流苏,含22种,我国云南西北部、四川西部和西藏东南部有15种,被认为是本属最原 始的类群,如 S. tibetica Batal., S. souliaei Burk., S. elata H. Smith 和 S. asarifolia Franch. 等,我国华北、西北至中亚、克什米尔地区、西亚有10种,其中3种与四川、云 南和西藏共有,其余7种相应较进化,多数为地理替代种,如S. fedtschenkvana Pissjauk., S. gonczaroviana Pissjauk. 和 S. longifolia Boiss. 三者亲缘关系很近,是一个自然 群,它们的分布从东向西依次替代(从西天山经塔吉克斯坦、巴基斯坦,阿富汗北部,伊 朗西北部和伊拉克北部至土耳其东部); S. petiolata D. Don 分布在西喜马拉雅和克什米 尔地区,和分布在四川西部的 S. souliaei Burk. 近缘,是后者向西分布的替代种,裸腺系 Ser. Divaricatae 2 个腺窝裸露、彼此靠近,较折皱系进化,仅 1 种,分布在云南西北部。 可以看出,我国西南山地既是该组种类最多的地区(2系16种),又是该属原始类群分布 最集中的地区,可以说是该组的分布区中心。
- 2. **獐牙菜组** Sect. Swertia 是獐牙菜属比较原始的组,其植物习性、茎分枝、花序和腺窝等均与折皱组相似,但进化程度较高,表现在种子扁平、具细网纹和环状宽翅,茎生叶通常互生。本组分布区较折皱组偏北而广泛,属于北温带分布类型。全组 11 种,分布在我国东北、华北地区以及湖北、四川和喜马拉雅地区、前苏联中亚地区和蒙古;其中1 种,即该属的模式种 S. perennis L.,间断分布在欧洲、亚洲和北美洲,成为本属分布的最北界 (Fig. 2)。这个共有种的存在也表明了欧亚大陆与北美洲植物区系的联系。
- 3. **多茎组** Sect. Poephila (C. B. Clarke) Gilg 和大花组 Sect. Macranthos T. N. Ho & W. W. Liu 是一对亲缘关系很近的类群,共同的衍征是花 4 数, 腺体 1 个。前者植物

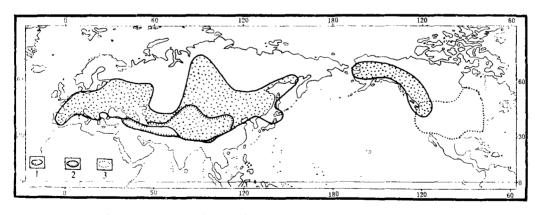


Fig. 2 The distribution of 1. Sect. Swertia, 2. Sect. Rugosa T. N. Ho & S W Liu and 3. Sect. Frasera Knobl.

体具粗大肉质根头,种子近平滑,共3种,分布从中国云南西北部及西藏东南部,经缅甸北部、不丹、锡金至尼泊尔,属典型的中国-喜马拉雅分布类型 (Fig. 3),生长在海拔3500—4600 m的高山草甸和冰缘带草地上,显然是一个高山特化类群。大花组植株高大,粗壮,花大,花冠裂片通常具裸露腺窝,种子近光滑、具环状宽翅至无翅,11种,分布限于我国西藏南部及不丹、锡金和尼泊尔 (Fig. 3),是喜马拉雅山地特有组,生长在温暖潮湿山地。多茎组和大花组极有可能是由折皱组的祖先向着高寒或低暖两个不同生境分化出来的类群。

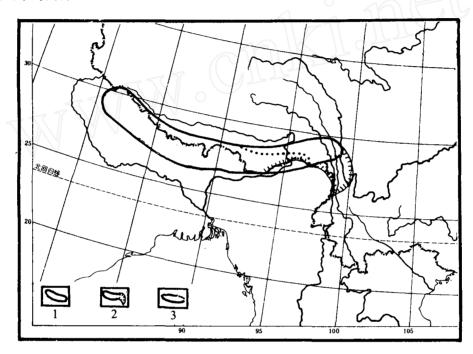


Fig. 3 The distribution of 1. Sect. Kingdon-Wardia (Marq.) T. N. Ho & S. W. Liu, 2. Sect. Poephila (C. B. Clarke) Gilg and 3. Sect. Macranthos T. N. Ho & S. W. Liu

4. **多枝组** Sect. Ophelia (D. Don ex G. Don) Benth. & Hook. f. ex Gilg 是一个中级演化程度的组,在獐牙菜属内最庞大,含 62 种,占该属总种数的 40%,分布区也比较广泛,分布在亚洲 (除北部)和非洲 (Fig. 4),属于亚洲、非洲大陆和马达加斯加间断分布类型。本组含 4 个系:多年生系 Ser. Perennes 为多年生草本,聚伞花序多花、花小,是本组的原始类群,介于折皱组和多枝组之间。计 14 种,分布从我国湖南、湖北西部、四川、云南、贵州,经过喜马拉雅地区,阿拉伯西南部、也门进入东非和热带非洲 (埃塞俄比亚、肯尼亚、坦桑尼亚、赞比亚等十多个国家);另有 1 种间断分布在苏门答腊岛北部。腺斑系 Ser. Maculatae 是一年生草本,花冠裂片具 2 个腺斑,6 种,分布在我国大多数省区(新疆、青海、宁夏、内蒙古、山东及东北区等除外)、苏门答腊岛、孟加拉、缅甸、喜马拉雅地区至巴基斯坦和阿富汗。多枝系 Ser. Ramosae 为一年生草本,花冠裂片具 2 个囊状或沟状腺窝,腺窝的流苏发达,40 种,分布区最广,分布在日本、朝鲜、新几内亚、中国各省区、泰国、缅甸、孟加拉、喜马拉雅地区、克什米尔地区、巴基斯坦、阿富汗、

阿拉伯、也门以及非洲大陆和马达加斯加岛。歧散系 Ser. Dichotomae 植株二歧分枝,腺窝具一角状突起,仅1种,分布在我国北方(东北、华北、西北)、四川、湖北及东西伯利亚、前苏联的中亚和蒙古。

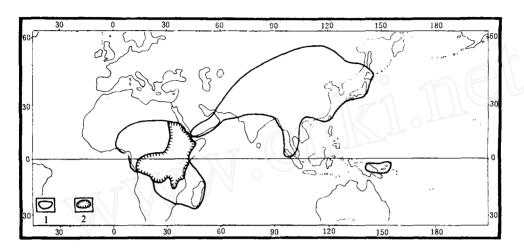


Fig. 4. The distribution of 1. Sect. Ophelia (D. Don ex G. Don) Benth. & Hook. f. ex Gilg and 2. Sect. Montana T. N. Ho & S. W. Liu

- 5. **刺种组** Sect. Spinosisemina T. N. Ho & S. W. Liu 是多枝组的近缘组,也是一个中级演化水平的组,共同衍征是茎多分枝,花多而小。二者的性状呈镶嵌式进化,本组种子具棘状突起,为原始性状;但花 4 数,花冠裂片中部具 1 个杯状腺窝,又为进化性状。而多枝组花 5 数,花冠裂片中部具 2 个腺窝,为原始性状;但种子表面近平滑为进化性状。本组含 11 种,分布区从菲律宾和我国台湾通过华南、中南、西北及西南地区、喜马拉雅地区至克什米尔地区、印度南部和斯里兰卡,其北界大约在巴基斯坦北部北纬 38° (Fig. 5),属于热带亚洲分布类型。中国至喜马拉雅地区有 3 种 (2 种与印度南部共有)、印度南部有 5 种、斯里兰卡、我国台湾省和非律宾各 1 种。
- 6. **热带山地组** Sect. Montana T. N. Ho & S. W. Liu 是东非和热带非洲的特有组,与多枝组亲缘关系密切。为多年生草本,有时具匍匐茎,茎多分枝,花小,4或5数,腺体一个,为腺窝或腺斑,种子有纵棱脊,脊上有窄翅,表明它特化程度较高,是多枝组在非洲扩散过程中形成的新特有组。本组含 2 个系,8 种均分布在埃塞俄比亚、肯尼亚、坦桑尼亚、赞比亚等十几个非洲国家的山地,最南界在赞比亚南纬 15°,北界在苏丹北纬22° (Fig. 4)。
- 7. **密花组** Sect. Frasera Knobl. 是北美洲的特有组。通过种子特征(扁平、有环状翅或三棱形、无翅,稀种子有纵棱脊、脊上有窄翅)显出与獐牙菜组有较近的亲缘关系,但它的植物体具粗大、木质根头,叶质十分坚硬,基生叶非常发达,聚伞花序密集多花等显然又较特化。2 系 14 种,分布在加拿大的安大略州和美国的大多数州(从西海岸的奥里根州和加利福尼亚州至东海岸的北卡罗来纳州,其南界为德克萨斯州)(Fig. 2)。
- 8. **宽丝组** Sect. Platynema T. N. Ho & S. W. Liu 和藏獐牙菜组 Sect. Kingdon-Wardia (Marq.) T. N. Ho & S. W. Liu 是两个演化程度最高的组。二者的花丝下部均

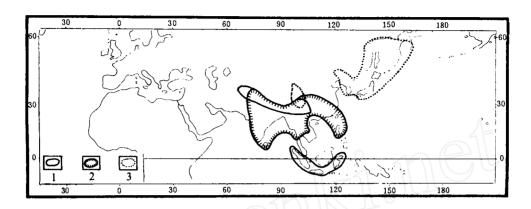


Fig. 5 The distribution of 1. Sect. Platynema T. N. Ho & S. W. Liu, 2. Sect. Spinosisemina T. N. Ho & S. W. Liu and 3. Sect. Heteranthos T. N. Ho & S. W. Liu

极度增大,甚至连合成短筒状,腺窝一个,流苏减退等共同衍征表明有最近的亲缘关系,可能起源于多枝组的祖先。二者的性状表现为镶嵌式进化。宽丝组花柱伸长、呈丝状,腺窝裸露,含9种,属于热带亚洲分布类型(爪哇、苏门答腊岛、喜马拉雅地区至中国西南部间断分布),有两个分布区,其一是从中国西南部经喜马拉雅地区至克什米尔地区,有5种;其二是苏拉威西、爪哇岛和苏门答腊岛北部,有4种(Fig. 5)。藏獐牙菜组花柱短、呈柱状,花萼和花冠明显连合成短筒,1种,分布区较宽丝组狭窄,仅限于喜马拉雅地区,我国产西藏东部(Fig. 3),为该地的常见植物。

9. **异花组** Sect. Heteranthos T. N. Ho & S. W. Liu 是一个高度特化的组,其茎基部有多数纤细小枝,主茎上的顶花比小枝上的花大 2—3 倍,呈明显异型,花冠裂片基部具 1 个篦齿状腺窝,流苏总是十分减退。2 种,呈明显地理替代方式分布。S. tetraptera分布在西藏、青海、四川及甘肃。S. tetrapetala分布在我国吉林,朝鲜、日本和俄罗斯的远东地区(Fig. 5)。

二、种的分布

全世界獐牙菜属植物总计 11 组 16 系 154 种,我们在统计时将变种包括在种的分布 区内。分布情形如下:

- 1. 世界各分布区种数的比较(表 1)按照 Takhtajan(1988)的分区系统,獐牙菜属植物在各个分布区种类多少的排列顺序是:东亚区、伊朗-土兰区、苏丹-赞比亚西区、印度区、马德雷区、马来西亚区、几内亚-刚果区、落基山区、大西洋-北美区、环北方区、马达加斯加区、地中海区。其总的种、系、组数见表 1。可见,东亚区的组、系和种数都居第一位,而且遥遥领先,伊朗-土兰区居第二;相反,马达加斯加区最后。有趣的是共有类群的分析,亚洲和非洲的所有分布区共有多枝组,而欧亚和北美洲的分布区却共有獐牙菜组,显示了这三个洲植物区系的联系。
- 2. 世界各分布区特有种数的比较 (表 1) 在獐牙菜属内虽然跨洲分布的共有组有 2 个,但共有种仅 1 个,绝大多数种都以地区特有种出现。世界各分布区内特有种总数达 114 个,占全属总种数的 74. 5%,只有 40 种跨区分布,占总种数的 25. 9%。按照特有

Table 1 The distribution of the genus Swertia L. in different regions

	Region (R)		Series numbers of										numbers of species					
Kingdon		Rugosa	Swertia	Poephila	Macranthos	Ophelia	Montana	Spinosisemina	Frasera	Platynema	' Kingdon-Wardia	Heteranthos	total num- bers of section	total num- bers of series	1	end- emie	to- tal	ende- mie/ total
Holar- ctis	环北方区 Circumboreal R.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	2	2	0	2	0
	东亚区 Eastern Asiatic R.	2	1	1	1	4	0	1	0	1	1	15	9	13	28	58	86	68
	大西洋-北美区 North American Atlantic R.	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	3	2	0	4	0
	落基山区 Rocky Mountain R.	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	2	5	1	6	16
	地中海区 Mediterranean R.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
	撒哈拉-阿拉 伯区 Saharo- Arabian R.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	O	2	2	100
	伊朗-上兰区 Irano-Turanian R.	I	1	0	0	3	0	1	0	1	1	1	7	9	24	12	36	33. 3
	马德雷区 Madrean R.	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	3	2	11	13	84.6
Palaeo- tropis	几内亚- 刚果区 Guineo- Congolian R.	0	0	0	0	2	1	0	0.	0	0	0	2	3	6	0	6	0
	苏丹-赞比亚区 Sudano- Zambezian R.	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	2	4	6	16	22	72.7
	马达加斯加区 Madagascan R.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	100
	印度区 Indian R.	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	3	4	8	7	15	46.6
	印度支那区 Indachinese R.	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	2	3	3	1	4	25
	马来西来区 Malesian R.	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	3	4	1	5	6	83.
total numbers															39	11	4	74. 5

种数多少,各区的排列顺序是:东亚区,苏丹-赞比亚西区,伊朗-土兰区,马德雷区,印度区,马来西亚区,撒哈拉-阿拉伯区;印度支那区,落基山区和马达加斯加区各一种,均为特有种,这些区特有种数及其占该区总种数的百分比见表1。从特有种的系统地位和地理分布分析,亚洲,特别是东亚的特有种多数带有古特有种的性质,属于系统发育上相对古老和原始的类型,而北美和非洲以及东南亚岛屿上的特有种却带有新特有种的性质,全是系统发育上相对年轻、进步的类型。特有组更是如此,北美洲的特有组(密花组)显然较亚洲起源的亲缘组(獐牙菜组)进化,非洲的特有组(热带山地组)又较亚

洲起源的亲缘组(多枝组)进化。总起来看,北美洲和非洲均缺乏原始类群。

3. 东亚区各省的种数和特有种数比较(表2) 东亚区总计有13系85种,其中特有种58个,是世界各分布区内种类最丰富的地区。表2是各省内的分布情况,按照种数多少排列顺序是:西康-云南省,东喜马拉雅省,华中省,华北省,卡西-曼尼普尔省,日本-朝鲜省,台湾省,东北省,其种、系、组的数目及特有种占该区总种数的百分比见表2。可见,在东亚区内种类并非均衡分布,绝大多数集中在中国西南部-喜马拉雅地区[西康-云南省(我国四川西部、云贵高原西部及缅甸东北和老挝北部)、缅甸省北部、东喜马拉雅省(尼泊尔东部,83°E为西界)和卡西-曼尼普尔省(卡西山脉一带)],这里总种数达74种,约占该属总种数的一半,其中特有种48个,也占该属特有种总数的少一半。

		total Numbers	Numbers of Species						
Province (P.)	total Numbers of Section	of Series	common	endemic	total	endemic/ total (%)			
东北省 Northeastern P.	2	3	5	0	5	0			
日本-朝鲜省 Japanese-Korean P.	3	4	5	3	8	37.5			
台湾省 Taiwanina P.	1	2	2	3	5	60			
华北省 Northrn Chinese P.	4	6	11	0	11	0			
华中省 Central Chinese P.	7	9	14	3	17	17. 6			
西康-云南省 Sikang-Yunnan P.	8	11	23	26	49	53. 1			
缅甸省北部 Northern Burmense P.	2	3	3	1	4	25			
东喜马拉雅省 Eastern Himalayan P.	8	9	16	13	29	44.8			
卡西-曼尼普尔省 Khasi-Manipur P.	2	3	8	1	9	11			

Table 2 The distribution of the genus Swertia L. in Eastern Asiatic Region

三、讨 论

- 1. **现代分布中心** 从前面组、系和种的分区统计和分析表明,东亚区无论组、系的数目还是种的数目都占第一位,尤其是中国西南部-喜马拉雅地区最丰富,分布有9组12系74种(特有48种),占全属总组数的9/11、总系数的12/16和总种数的74/153。此外,这里还有从最原始到最进步不同演化水平的类群和形形色色的特有类群。因此,我们认为中国西南部-喜马拉雅地区是獐牙菜属的多样化中心。此外,非洲的苏丹-赞比亚西区种类也较丰富,分布有2组4系22种,但却缺乏原始种类,是獐牙菜属的次生分布中心。
- 2. **可能的起源地** 迄今尚未见獐牙菜属的化石报道,故起源地只能根据原始类群和外类群的分布来加以推论。正如本文第一节所提到的,獐牙菜属的原始类群是折皱组,包含 2 个系 23 种,最大集中分布在我国西南山地(云南、四川、贵州和西藏东南部)。该地区有 2 系 16 种,其中折皱系有 15 种被认为是该属最原始的种群,13 种为地区特有种。

根据作者近年对龙胆亚族 Subtribe Gentianinae 的研究,獐牙菜属的外类群是匙叶草属 Latouchea Franch.,分布在云南东北部、四川东南部、贵州、湖南、广东、广西和福建,其分布区与獐牙菜属原始类群的分布区在我国西南山地重合。根据共同起源的原理,二者的共同祖先很可能发生在这块重合地区。因此我们推测,我国西南山地是獐牙菜属的起源地或发生中心。这一地区地史古老,自该属发生以来(见后)没有发生过巨大的灾害性环境变化,不仅使原始、古老的类群得以保存,而且得以充分分化、形成各式类型,使这里成为该属的多样化中心和多度中心。喜马拉雅地区虽然植物种类也比较丰富,但却缺乏原始类群,再加该地区地史年轻,不可能是该属的起源地,然而大量的种数的存在,倒也表明了这里有该属最适宜的生存条件,故它与我国西南山地共同成为多样化中心和多度中心。

- 3. 起源的时间 分析该属各类群的分布类型表明,亚洲、欧洲、北美洲和非洲,植 物区系均存在着不同程度的联系。因此,根据这些大陆块之间或大陆与海岛分离和连接 的时间,反过来又可推测这些植物区系形成的年龄和历史。在现有獐牙菜属的 11 个组中 有 4 个组是由于海洋分割形成的间断分布。它们是獐牙菜组、多枝组、刺种组和宽丝组。 獐牙菜组间断分布在欧亚大陆和北美洲; 多枝组间断分布在亚洲(大陆和日本、我国台 湾省、苏门答腊岛和巴布亚新几内亚)和非洲(大陆和马达加斯加岛);刺种组间断分布 在东南亚洲大陆和菲律宾、我国台湾省和斯里兰卡; 宽丝组间断分布在中国西南部-喜马 拉雅地区和苏门答腊岛、爪哇岛和苏拉威西。这些事实表明了上述大陆块之间或大陆与 岛屿之间还没有分开以前,獐牙菜属就已经发生,因为一个属理应发生在它大面积扩散 以前。地质学资料证明欧亚大陆与北美中断联系较早,在中新世至白令海峡的出现,亚 洲与非洲中断联系较迟,在上新世至红海地堑的形成,亚洲东南亚岛屿与亚洲大陆之间 的中断联系最迟,一直到更新世,斯里兰卡与印度半岛的联系至最近才中断,至少在上 新世。在当今有獐牙菜属植物分布的岛屿中最早中断与大陆联系的是马达加斯加岛,它 同印度板块开始脱离冈瓦纳古陆、向北漂移的时间可能在中白垩纪。如果我们以这个时 间来推测獐牙菜属的起源时间,还应考虑马达加斯加岛和非洲大陆的种类均非原始类 群,这样,獐牙菜属的起源时间最迟不应晚于晚白垩纪,也许更早,可追溯到中白垩纪被 子植物大爆发的时期。
- 4. 散布的途径和现代分布区的形成 獐牙菜属是一个起源于中国西南山地的属,当今已广泛分布在亚洲、非洲、北美洲和欧洲,这种分布格局不仅是对地球地质历史剧烈变化和气候变迁的反映,也是对环境的适应性和植物自身演化和散布的结果。通过对该属各分类群系统发育和地理分布的分析认为,该属在起源以后,首先在起源地得到了充分的分化和发展,形成从原始到进化的各主要演化阶段的类群。当时(白垩纪到第三纪中期)全球气候普遍温暖而稳定,这些类群迅速从起源地向周围和一定方向散布和演化,显示出三条散布途径:第一,向西沿着喜马拉雅山至克什米尔地区、巴基斯坦、阿富汗和伊朗,再向西南通过阿拉伯半岛进入非洲。这条路线是该属散布的主要途径,包括肉根组、大花组、藏獐牙菜组、多枝组和热带山地组。肉根组是中国-喜马拉雅分布式样的高山特化类群,看来这种高寒环境并非该组植物的适宜生境,故它并未得到充分发展,仅含3种。大花组和藏獐牙菜组是喜马拉雅地区的特有组,演化程度较高。大花组大多数

生长在温暖的喜马拉雅山南坡,故得到了充分的发展,分化出 11 种。藏獐牙菜组虽然仅 有 1 种, 但分布非常普遍。多枝组起源于中国西南山地, 多数种类明显沿着这条路线散 布,仅少数种类沿南向或北向途径散布。多枝组是散布过程中发展最充分的组,特别是 进入非洲后强烈分化,产生出许多特有种及1个非洲特有组——热带山地组,从而使非 洲成为獐牙菜属的第二分布中心。多枝组中地理替代现象非常突出和普遍,其替代的方 向为本组的扩散途径提供了线索。S. membranifolia Franch., S. chirayita (Rox. ex Heming) Karsten 及 S. lurida (G. Don) C. B. Clarke 是一个自然群,其分布由我国云南西 北、印度东部、锡金、尼泊尔、印度西北部至克什米尔地区依次替代; S. kouitchensis Franch. 是中国特有种,分布在陕、甘、川、滇和黔,而在尼泊尔、印度西北、巴基斯坦和克什米 尔地区则被它的亲缘种 S. tetragona Edgew. 所替代; 产苏门答腊岛北部的特有种 S. piloglandulosa Geesink 也是我国特有种 S. davidii Franch. 的地理替代种。亚洲和非洲虽然 没有共有种,然而,出现在阿拉伯半岛和东非之间的地理替代现象却为解释两个洲植物 区系的联系提供了证据: 阿拉伯半岛只有 2 种獐牙菜属植物, 即 S. polynectaria (Forssk.) Gilg 和 S. woodii Shah, 限制分布在沙特阿拉伯西南部和也门北部, 为多年生 草本,聚伞花序小而多,腺窝 2 个,沟状,花萼大,种子近平滑等,与 S. engleri Gilg 和 S. pumila Hochst 非常相近,后两种分布限制在东非(前者在埃塞俄比亚,后者在埃塞俄 比亚、乌干达、肯尼亚、坦桑尼亚和苏丹)。这样我们认为4个种是一个自然类群,它们 从沙特阿拉伯和也门经埃塞俄比亚依次替代分布。这种分布说明了亚洲和非洲还没有分 隔以前獐牙菜属已经由亚洲扩散至非洲。地质资料证明,至白垩纪末期,欧亚大陆与非 洲才开始分离,在中新世又重新恢复了连接,连接处在亚洲的阿拉伯和东非的埃塞俄比 亚高地。因此,借助于这条通道,亚、非之间的植物区系可以交流、传递。这条通道一直 持续到上新世随着红海地堑的形成才告中断。然而,阿拉伯半岛随着气候的强烈干旱和 荒漠的形成, 却使这里的獐牙菜属植物分布区相当缩小。第二, 向南散布, 这是第一条途 径的旁枝。它是向西沿喜马拉雅山至克什米尔地区后、转向印度半岛散布,同时还通过中 国中部和南部、中南半岛至东南亚岛屿。沿这条散布途径的有宽丝组、刺种组和多枝组。 宽丝组是一个高级演化程度的组,看来还未充分发育,它向南扩散至爪哇岛、苏门达腊 岛和菲律宾后仅形成了少数几个特有种。刺种组演化水平相对较低,发展较好,它散布 到喜马拉雅山后便向印度南部形成了比较多的特有种。宽丝组、刺种组和多枝组在亚洲 东南亚岛屿 (我国台湾、日本、菲律宾、苏门答腊岛、爪哇岛和巴布亚新几内亚) 总计分 布 17 种, 其中 5 种与亚洲大陆共有, 表明东南亚岛屿与亚洲大陆存在密切的植物区系联 系。至少在这些岛屿与大陆还没有分开时,这三个组的植物已经分布到了那里。地质资料 也证明东南亚岛屿同大陆的联系时间至少持续到更新世。这三组在印度半岛总计 15 种, 其中特有种 2 个。虽然印度板块在地史上原与非洲大陆直接相连过, 在第三纪初才与亚 洲大陆合拢。然而该地现存的獐牙菜种类中却与非洲没有共有种,相反它仅与中国和喜 马拉雅地区共有。这个事实表明印度半岛的种类是晚近时期由中国和喜马拉雅地区的种 类向它扩散的结果,与非洲的没有联系。斯里兰卡仅有1种,其形态与印度南部的种类 (有5种) 非常相似,表明该岛与印度半岛关系非常密切。第三,向北扩散,通过我国的 北方、中亚到欧亚大陆的高纬度地区,同时也通过东亚进入北美。这条路线包括折皱组、

障牙菜组、密花组、异花组和多枝组的歧散系。折皱组是本属的原始类群,看来分化比较充分,尽管分布区并不大,但却分化出 2 个系,23 种。异花组是一个高度特化的组,虽仅含 2 个种但分布区较大,2 个种由西向东以地理替代方式散布。獐牙菜组虽然起源于四川西南一湖北西部,但通过共有种 S. perennis L. 使欧、亚和北美洲联系起来,形成该属最大的分布区。该种散布到北美洲后衍生出北美洲特有组──密花组。密花组演化水平较高,发展也比较充分,分化出 2 系 14 种。獐牙菜组的欧、亚、北美洲间断分布类型在该属中仅此 1 个,这种分布格局的形成是由于大陆变迁的结果,它已被众多的植物区系学资料所解释。正如地质历史资料证实,欧亚大陆与北美洲之间曾因存在白令古陆而有过连接,通过这个连接,两陆块的植物区系可以得以交流。至晚第三纪(中新世),由于白令海峡出现才使两陆块终断联系。可以这样设想,獐牙菜属在起源之后,由于欧亚大陆和北美洲还有一定的连接和植物散布的渠道,故其种类由亚洲散布到北美洲,后来白令海峡出现,形成当今的洲际间断分布。

参考文献

E文采. 1992. 东亚植物区系的一些分布式样和迁移路线. 植物分类学报. 30 (1): 1-24

下文采。1992. 东亚植物区系的一些分布式样和迁移路线(续). 植物分类学报。30 (2): 97-117

王荷生. 1992. 植物区系地理. 北京: 科学出版社

托尔马乔夫著, 李锡文和宣淑洁译, 1965. 分布区学说原理, 北京: 科学出版社

刘尚武,何廷农,1992; 肋柱花属的系统研究,植物分类学报, 30 (4): 289-319

吴征镒, 1965, 中国植物区系的热带亲缘, 科学通报, 1965 (1): 25-33

吴征镒, 1979. 论中国植物区系分区问题, 云南植物研究, 1: 1-19

吴征镒、1991、中国种子植物属的分布区类型、云南植物研究(增刊). 4:1-139

吴鲁夫著, 仲崇信, 陆定安, 沈祖安等译, 1964, 历史植物地理学, 北京: 科学出版社

何廷农. 1988. 中国植物志 第 62 卷. 北京: 科学出版社

何廷农. 刘尚武. 1980. 国产獐牙菜属的新分类群. 植物分类学报. 18 (1): 75--85

应俊生等, 1984, 中国植物区系中的特有现象——特有属的研究, 植物分类学报, 22 (4): 259—268

郑勉. 1984. 我国东部植物与日本植物的关系. 植物分类学报. 22 (1): 1-5

陶君容, 1986, 黑龙江晚白垩世植物区系及东亚、北美区系的关系, 植物分类学报, 24 (1): 1-15

陶君容. 1992: 中国第三纪植被和植物区系历史及分区. 植物分类学报. 30 (1): 25-43

塔赫他间著, 黄观程译, 1988, 世界植物区系区划, 北京: 科学出版社

Clarke C B. 1883. Gentianaceae. In: Hooker J D ed. Flora of British India. London: L. Reeve & Co. 4: 121—130
 Engler A. 1904. Plants of the northern temperate zone in their transition to the high mountains of tropical Africa. Ann Bot. 18: 523—540

Fries C.E. 1923. Die Swertia-Arten der Afrikanischen Hoch-gebirge. Notizb Bot Gar Mus Berlin-Dahl. **8** (77): 505—534 Geesink R. 1973. A synopsis of the genus *Swertia* Malesia. Blumea. **21**: 179—183

Grossheim A A. 1952. Swertia L. In: Komarov V L. ed. Flora URSS. Mocqua: Acad Sci URSS. 18: 625-638

Hara H. Chater A O et Williams L H J. 1982. An enumeration of the flowering plants of Nepal. London: Trusteea & British Museum (Natural history). 3: 96—97

Harold S J. 1941. Revision of genus Swertia (Gentianaceae) of the Americas and the reduction of Frasera. Amer Midl Nat. 26: 1-29

Hedberg O. 1957. Afrialpine vascular plants. A taxonomic revision. Symb Bot Ups. 15 (1): 150-157

He T N. 1981. The floristic analysis of Gentianaceae in Xizang and its geographical relationships. In: Proceedings of Symposium on Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. New York: Science Press. Beijing. Gordonan Breach. Science Publishers. Inc. 2: 1305—1309

Lavranos J J. 1975. Note on the northern temparate-elevent in the flora of the Ethio-Arabian region. Baissiera. 24: 67—69

Maiti G et Banerji M L. 1976. Exomorphic seed structure of the Himalayan species of Swertia L. (Gentianaceae). Proc Ind Acad Sci. 84B (b): 231—237

Polunin O. Stainton A. 1985. Swertia L. In Flowers of the Himalaya. London: Oxford University Press, 267-268

Smith H. 1970. New or little known Himalayan species of Swertia and Verutrilla (Gentianaceae). Bull Brit Mus Nat Hist Bot. 4 (6): 239—258

Tutin T.G. 1972. Swertia L. In: Tutin T.G. Heywood V.H. Burges N.A et al. eds. Flora Europaea. London: Cambridge University Press. 3: 67

Wu Z Y. 1988. Hengduan mountain flora and her significance. Journ Jap Bot. 63 (9): 297-311

征稿简则

- 一、《植物分类学报》是植物分类学、植物系统学、植物地理学和物种生物学的学术刊物,是全国自然科学期刊的核心刊物之一。主要读者对象是本学科及有关学科的研究、技术、教学人员。
 - 二、本刊贯彻"百家争鸣"方针,促进学术交流及本学科发展,为我国现代化建设服务。
- 三、本刊主要发表: 1. 具有创造性或相当学术水平的研究论文、简报; 2. 新分类群; 3. 不同学派、不同观点的讨论; 4. 国内外有关本学科的研究进展及综合评述,以及对科研成果的应用有引导作用的综合评述性文章。

四、来稿要求和注意事项

- 1. 来稿要求论点明确、论据可靠、文字精练。一般每篇论文不超过一万字,每个新种拉丁文部分不超过1千个印刷符号。来稿的题目、单位名称及图表里的中文要附外文;单位名称后要附所在地和邮政编码。作者姓名要附汉语拼音,但过去沿用已久的人名的外文拼法可不变。文中凡涉及我国地名时,须采用《汉语拼音中国地名手册》最新版本的汉语拼音。论文要附中、外文的关键词(不超过8个)及中文摘要(不超过300字)和英文摘要(须高度浓缩论文的目的、方法、结果和结论)。英文摘要须附相应中文,以便审查。英文摘要置中文标题、作者、单位之后。
- 2. 来稿须做到清稿、定稿。来稿一式两份,其中一份须用钢笔在有韧性的绿格稿纸上一笔一划地横写清楚、要求工整,勿写非正式简化字。稿中外文字母要用打字机隔双行打字。外文字母的文种、大小写、正斜体需分清;上下角的字母、数码和符号,位置高低需区别明显。中外文计量单位采用国家法定计量单位,如厘米、毫米、微米应写成 cm,mm, μ m;当量浓度 N 克分子浓度 M 已废止不用,用 mol/L 浓度单位。
- 3. 发表新分类群要符合《国际植物命名法规》的有关规定。为了统一,文字顺序为: 学名,拉丁文的特征集要、简要描述,模式标本引证,中文的简要描述(即将写入《中国植物志》的新种此项可省略)和特征集要。标本引证中,汉语拼音的地名及人名后括注相应中文,省与省接排。标本引证,一般只写省名县名或山名、生境、采集人姓名及标本号,并注明存放处;模式的引证要加采集年、月、日;请采用《中国植物标本馆索引》(傅立国主编)的标本室代号。新种的模式标本,请存放在有条件长期保存标本的大标本馆,如中国科学院植物研究所标本馆等。

涉及植物化学、细胞学、形态解剖学、孢粉学等学科的论文均请注明凭证标本(引证内容同上)及 其存放处。撰稿请参考我刊近年刊登的《作者撰稿参考事项》。

- 4. 参考文献只列最主要的,并严格列出所要求各项。未公开发表的资料请勿引用。有关参考文献引证的要求,请详见本刊1994年第5期封四。
 - 5. 文中(包括参考文献)的属、种名下划一横线以示排斜体。
- 6. 图和照片要有比例尺。插图最好请用透明纸清绘,墨线要黑而匀。插图一般不超过15×20 cm²,以 免邮寄时损坏。插图的图注须与图分开,单独写一纸下方,上方空白。照片要黑白分明,层次清晰。图版 的版心不超过14×19 cm²。为胶印,图版照片贴的厚薄须一致,切勿贴纸板上。图版的说明须中英对照统 一放文章最后。
- 五、来稿刊登与否由编委会最后审定,优秀论文一年内刊出。来稿一经发表,酌致稿酬,赠送单行本30份。不能刊登的文稿,妥为退还。有关涉及著作权法的问题见本刊近期刊登的"征稿启事"。
 - 六、来稿请寄:北京西外大街141号《植物分类学报》编辑部,邮政编码100044。