

虎耳草科落新妇族的研究*

潘锦堂

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

A STUDY ON THE TRIBE ASTILBEAE MIQ. (SAXIFRAGACEAE)

Pan Jin-tang

(Northwest plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

Abstract This paper deals with the phylogeny and geographic distribution of the Tribe Astilbeae. Based on the theory of evolution, the general evolutionary trends of the angiospermous characters and outgroup comparison *Penthorum*, the polarity of the characters of Trib. Astilbeae is determined. The basic chromosome number ($x=8$) of *Penthorum* may be considered as the primitive one; $x=7$ ($8-1$) of *Astilbe* and $x=17$ ($8+9$) of *Astilboides* have evidently evolved from *Penthorum*, whereas $x=15$ ($7+8$) of *Rodgersia* is derived from $x=7$ and $x=8$ through hybridization. The striate-reticulate ornamentation of pollen is more advanced than the striate. The Axile placentation is more primitive than the parietal. Carpels, stamens, petals and sepals have evolved from more to fewer, then to absent in number. Veins of sepals have evolved from uninerviate and pinnate together (or uninerviate) to pinnate and arcuat together, then to arcuat. Leaves have evolved from simple to simple and compound together, then to compound.

A schema showing phylogenetic tree of Trib. Astilbeae and its outgroup *Penthorum* is given according to a cladistic analysis using the method of maximal same steps by Xu (1989). In the schema, *Rodgersia* and *Astilboides* is a monophyletic group having a sister group *Astilbe*, *Rodgersia* is more advanced than *Astilbe*; *Astilboides* is intermediate; while *Penthorum* is the most primitive and had a common ancestor with its sister group, Trib. Astilbeae.

The Trib. Astilbeae consist of three genera, *Astilbe*, *Astilboides* and *Rodgersia*. Based

* 国家自然科学基金资助重大项目;中国科学院生物分类区系学特别支持费资助项目。

承蒙 British Museum (Natural History), Royal Botanic Garden Edinburgh 和 Missouri Botanical Garden 惠借标本, 承蒙路安民教授精心修改本文, 谨此一并致谢。

1994-08-23 收稿。

on the present author's revision, this tribe comprises 24 species and 13 varieties (excl. typical ones) in the total. Takhtajan's (1986) Eastern Asiatic Region has 32 species and varieties (all of them are endemic) in three genera, ranking the first; the Malesian Region has three species (endemic) in one genus; the North American Atlantic Region has two species (endemic) in one genus; the Irano-Turanian Region has only one species, ranking the last.

In the Eastern Asiatic Region, Japan, Korea and eastern Jilin-Liaoning of China (The main part of this area is Takhtajan's Japanese Korean Province) has 17 species and varieties in three genera, which constitute 45.9% of the total in Trib. Astilbeae and include the groups at different evolutionary stages and 15 endemic species and varieties, of which *Astilbe platyphylla*, *A. simplicifolia* and *Rodgersia podophylla* may be considered as the primitive ones. However, the Hengduan Mountains region (west Sichuan and northwest Yunnan) has 11 species and varieties (10 occur in west Sichuan, 9 in northwest Yunnan) in two genera, which constitute 29.7% of the total number of species and varieties in Trib. Astilbeae and include 5 endemic species and varieties. From the above mentioned the author suggests that the centre of origin, present distribution and differentiation of Trib. Astilbeae should be in Japan, Korea and eastern Jilin-Liaoning, while the Hengduan Mountains region should be another centre of present distribution.

The more advanced species, i. e. *Astilbe biternata*, *A. crenatilobata*, *A. philippinensis*, *A. apoensis*, *A. indica*, *A. khasiana* and *Rodgersia nepalensis* are found in the area far from the centre of origin. Thus the Trib. Astilbeae plants may have migrated from Japan, Korea and eastern Jilin-Liaoning northwards and then southeastwards to southeastern North America through eastern Siberia and the Bering bridge, southwards to the Philippines and Java through South China, and southwestwards to the Himalayas through the Qinling-Daba Mountains and the Hengduan Mountains. At present, in eastern Siberia and most parts of North America there are no plants in the Tribe Astilbeae, which may be explained by their extinctness there during the Quaternary glaciation.

Both *Astilbe* and *Rodgersia* are distributed in the Asian continent and Japan. Japan has been isolated from the Asian continent since the late Tertiary, so that both *Astilbe* and *Rodgersia* had undoubtedly occurred before Japan was isolated (Early Tertiary). Therefore, the origin time of the Tribe Astilbeae may be considered as the Early Tertiary or may be traced back to the Late Cretaceous.

The pollen morphology of *Penthorum sedoides* L., *Astilbe grandis* Stapf ex Wils. and *Astilboides tabularis* (Hemsl.) Engl. was examined under SEM and is shown in Plate 1.

Key words Trib. Astilbeae; phylogeny; geographic distribution

摘要 本文探讨了落新妇族 Trib. Astilbeae 的系统发育和地理分布。依据进化论、被子植物性状演化总趋势和外类群比较, 确认了该族及其外类群 *Penthorum* 的重要性状(染色体基数, 花粉纹饰, 胎座式, 心皮、雄蕊、花瓣和萼片数目, 萼片脉型, 叶型)的极性。采用徐克学(1989)最大同步法做了分支分析, 推导出了该族的系统树图。系统树图表明: *Rodgersia* 和 *Astilboides* 是一单系类群, 而 *Astilbe* 为其姊妹群;

Rodgersia 较 *Astilbe* 进化, *Astilboides* 则居二者之间; *Penthorum* 是落新妇族的姊妹群, 且与之有共同祖先。迄今为止, 已知落新妇族共有 24 种和 13 变种(原变种除外)。分布于 Takhtajan (1986) 的东亚区、大西洋-北美区、伊朗-土兰区和马来西亚区。在东亚区, 日本、朝鲜和中国(吉林-辽宁东部)有 3 属、17 种和变种, 占该族种与变种总数的 45.9%, 其中, 含有不同演化水平的类群和该族原始种有 *Astilbe platyphylla*, *A. simplicifolia* 和 *Rodgersia podophylla*, 此地区是该族的起源中心、现代分布中心和分化中心。横断山地区有 2 属、11 种和变种, 占 29.7%, 是另一现代分布中心。本族较进化的种 *Astilbe biternata*、*A. indica*、*A. khasiana* 和 *Rodgersia nepalensis* 等, 均出现于远离起源中心地区。据此推断, 本族植物的散布路线可能是从日本、朝鲜和中国(吉林-辽宁东部)向北通过东西伯利亚和白令陆桥, 继而向东南进入北美东南部; 向南经中国南部至菲律宾和爪哇; 向西南越秦岭-大巴山山地、横断山, 入喜马拉雅。落新妇属 *Astilbe* 和鬼灯檠属 *Rodgersia* 均分布于亚洲大陆和日本岛屿, 而日本于晚第三纪以来, 即与亚洲大陆分离, 故落新妇属和鬼灯檠属的形成, 当在日本与亚洲大陆分离之前。据此推知, 落新妇族的起源时间可能在早第三纪, 或可追溯至晚白垩纪。

关键词 落新妇族; 系统发育; 地理分布

1 性状分析和系统发育

落新妇族 *Astilbeae* Miq. 含落新妇属 *Astilbe* Buch. Ham. ex D. Don, 大叶子属 *Astilboides* (Hemsl.) Engl. 和鬼灯檠属 *Rodgersia* Gray (潘锦堂, 1992), 是虎耳草科 *Saxifragaceae*

表 1 落新妇族及其外类群(*Penthorum*)的性状
Table 1 Characters of *Astilbeae* and its outgroup (*Penthorum*)

属 Genera	染色体数 No. of chromosome	花粉纹饰 Pollen ornamentation	胎座式 Placentation	心皮数 No. of Carpel	雄蕊数 No. of stamen	花瓣数 No. of petal	萼片数 No. of sepal	萼片脉型 Vein type of sepal	叶型 Leaf type
<i>Penthorum</i>	2n=16, 18 x=8, 9	具条纹 Striate	中轴胎座 Axile placentation	(8—)5	(16—)10	(8—)5 —0	(8—)5	单脉或羽状 Uninerviate or pinnate	单叶 Simple leaf
<i>Astilbe</i>	2n=14, 28 x=7	具条纹状网纹 Striate-reticulate	中轴胎座 Axile placentation	(3—)2	10—8 (—5)	5—1 —0	11—5 —4	单脉 Uninerviate	单叶至复叶 Simple to compound leaf
<i>Astilboides</i> *	2n=34 x=7	具条纹状网纹 Striate-reticulate	侧膜胎座 Parietal placentation	(4—)2	(8—)6	5—4	5—4	弧状 Arcuate	单叶 Simple leaf
<i>Rodgersia</i>	2n=30, 60 x=15	具条纹状网纹 Striate-reticulate	中轴胎座 Axile placentation	(3—)2	(14—)10	(5—1 —)0	(7—6—) 5(—4)	羽状和弧状 pinnate to arcuate	复叶 Compound leaf

* *Astilboides* 的染色体数 2n=36, 是一不确定的约数, 故未列入表中。

gaceae Juss. 最原始的一族。其外类群扯根菜属 *Penthorum* Gronov. ex L. 与该族有极近的亲缘关系, 且更原始。欲搞清虎耳草科的起源, 必先研究落新妇族的系统发育及其与扯根菜属的关系。为此, 现对以上 4 属的染色体基数(Goldblatt *et al.*, 1990; Goldblatt, 1985; Fedorov, 1969), 花粉纹饰, 子房下部的胎座式, 心皮、雄蕊、花瓣和萼片的数目, 萼片脉型及叶型等主要性状进行对比(表 1)。依据进化论和被子植物性状演化总趋势, 适当结合外

类群进行比较;同时赋予各性状状态以数值,原始性状赋值为 0,进化性状则依其进化程度依次增高而分别赋予 1,2 和 3,以示级别*。现将表 1 中各性状的进化方向确认如下:

染色体基数

$$x=8 \rightarrow x=17 (8+9)。$$

$$\searrow x=7 (8-1) \rightarrow x=15 (7+8)。$$

即: 0 → 1。

↘ 1' → 2。

花粉具条纹 → 具条纹状网纹(图版 1)。

即: 0 → 1。

中轴胎座 → 侧膜胎座(图 1)。即: 0 → 1。

心皮(8—)5 枚 → (4—)2 枚 → (3—)2 枚。

即: 0 → 1 → 2。

雄蕊(16—)10 枚 → (14—)10 枚 → 10—8 (—5) 枚 → (8—)6 枚。即: 0 → 1 → 2 → 3。

花瓣(8—)5—0 枚 → 5—4 枚 → 5—1—0 枚 → (5—1—)0 枚。即: 0 → 1 → 2 → 3。

萼片 11—5—4 枚 → (8—)5 枚 → (7—6—)5 (—4) 枚 → 5—4 枚。即: 0 → 1 → 2 → 3。

萼片具单脉或单脉、羽状脉共存 → 具羽状脉和弧状脉 → 具弧状脉(图 1)。即: 0 → 1 → 2。

单叶 → 单叶、复叶并存 → 复叶。即: 0 → 1 → 2。

为了便于比较,将 *Penthorum* 和 *Astilbe* 等 4 属的性状状态,以数值形式示之如表 2。*Penthorum* 的 8 项性状中,有 7 项处于原始状态,仅有 1 项处于 1 级进化状态,其进化指数为 1,相比之下,最为原始。*Astilbe* 有 3 项原始性状,3 项 1 级进化性状和 3 项 2 级进化性状,其进化指数为 9,明显较前属进化。*Astilboidea* 的进化指数为 13,表示它比 *Astilbe* 更进化。*Rodgersia* 的进化指数为 14,是以上 4 属中最进化者。最有趣的是 *Astilbe* 和 *Astilboidea* 的染色体基数可能均源于 *Penthorum* ($x=8,9$)。*Astilbe* 的染色体基数 $x=7$,正好是 $8-1$,可能是 8 基数因染色体臂易位,染色体减 1 而形成;*Astilboidea* 的染色体基数 $x=17$,恰巧是 $8+9$,可能是一较古老的多配体起源基数,而 *Rodgersia* 的染色体基数 $x=15$,正巧是 *Astilbe* 的 $x=7$ 与 *Penthorum* 的 $x=8$ 之和,可能是双二倍化的结果。

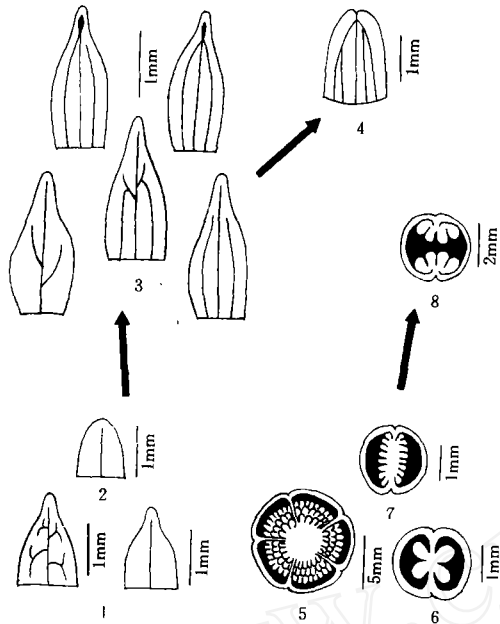


图 1 落新妇族及其外类群扯根菜属的萼片脉型和胎座式(子房下部)的演化

1—2. 单脉和羽状脉 1. 扯根菜属; 2. 落新妇属。
3. 羽状脉和弧状脉(鬼灯檠属); 4. 弧状脉(大叶子属);
5—7. 中轴胎座 5. 扯根菜属; 6. 落新妇属; 7. 鬼灯檠属。
8. 侧膜胎座(大叶子属)。

Fig. 1 The veins of sepals and placentations of *Astilbeae* and its outgroup *Penthorum*, showing the probable evolution

1—2. uninnervate and pinnate veins 1. *Penthorum*;
2. *Astilbe*; 3. pinnate and arcuate veins (*Rodgersia*);
4. arcuate vein (*Astilboidea*); 5—7. Axile placentations
5. *Penthorum*; 6. *Astilbe*; 7. *Rodgersia*; 8. parietal placentation (*Astilboidea*).

其进化指数为 9,明显较前属进化。*Astilboidea* 的进化指数为 13,表示它比 *Astilbe* 更进化。*Rodgersia* 的进化指数为 14,是以上 4 属中最进化者。最有趣的是 *Astilbe* 和 *Astilboidea* 的染色体基数可能均源于 *Penthorum* ($x=8,9$)。*Astilbe* 的染色体基数 $x=7$,正好是 $8-1$,可能是 8 基数因染色体臂易位,染色体减 1 而形成;*Astilboidea* 的染色体基数 $x=17$,恰巧是 $8+9$,可能是一较古老的多配体起源基数,而 *Rodgersia* 的染色体基数 $x=15$,正巧是 *Astilbe* 的 $x=7$ 与 *Penthorum* 的 $x=8$ 之和,可能是双二倍化的结果。

* 单一性状,在进化过程中所处的位置,以数值 0,1,2,3……分级,每个数值表示一个进化级别,名之为性状进化级。0 级最低,数字越大级别越高。而某一类群的主要性状进化级之总和,即为进化指数。进化级表示某一类群单一性状的进化程度,而进化指数则表示某一类群的进化程度。

表 2 落新妇族及其外类群(*Penthorum*)的数值矩阵和进化指数
Table 2 Data matrix and advance index of Astilbeae and its outgroup (*Penthorum*)

属 Genera	染色体数 No. of chromosome	花粉纹饰 Pollen ornanenta- tion	胎座式 Placenta- tion	心皮数 No. of Carpel	雄蕊数 No. of stamen	花瓣数 No. of petal	萼片数 No. of sepal	萼片脉型 Vein type of sepal	叶型 Leaf type	进化指数 Advance index
<i>Penthorum</i> *	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Astilbe</i>	1'	1	0	2	2	2	0	0	1	9
<i>Astilboides</i>	1	1	1	1	3	1	3	2	0	13
<i>Rodgersia</i>	2	1	0	2	1	3	2	1	2	14

* 对外类群(*Penthorum*)未采取全部赋值为 0 的作法, 因为一个现存原始类群虽其原始性状相对较多, 但也具较进化性状, 如全部赋值为 0, 则与实际不符。

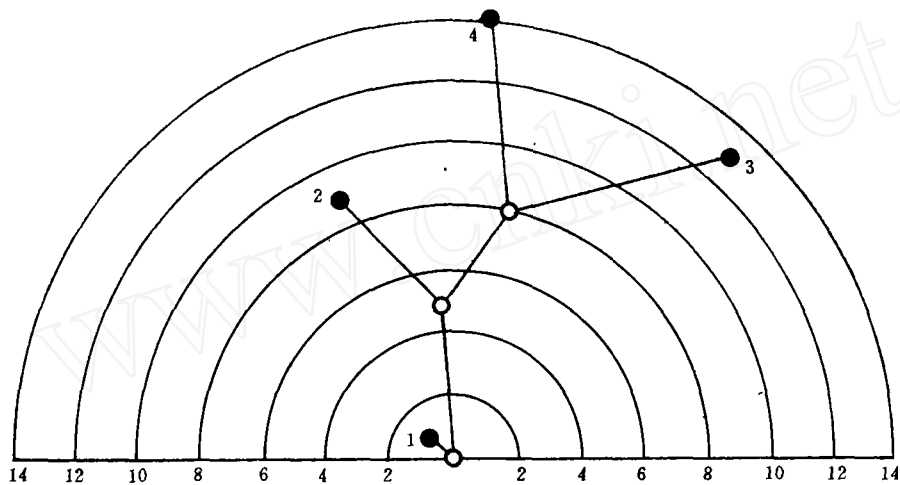


图 2 落新妇族及其外类群扯根菜属的系统树 1. 扯根菜属; 2. 落新妇属; 3. 大叶子属; 4. 鬼灯檠属。
Fig. 2 The phylogenetic tree of Astilbeae and its outgroup *Penthorum* 1. *Penthorum*; 2. *Astilbe*; 3. *Astilboides*; 4. *Rodgersia*.

至此, 应用徐克学(1989)的最大同步法进行分支分析, 从而推导出 Astilbeae 族及其外类群 *Penthorum* 的系统树* (图 2)。图中, 以圆心为零点, 半径上所标数码表示种的进化指数, 黑点代表现存属; 空圈(节点)代表推测而得的未知属(包括绝灭属)。图 2 显示 *Astilboides* 和 *Rodgersia* 是一单系类群, 但 *Rodgersia* 更进化。*Astilbe* 则是前两属的姊妹群, 较原始, 居于系统树的较下部, 更近于 *Penthorum*。外类群 *Penthorum* 是以上 3 属的姊妹群, 虽不属于 Astilbeae 族, 但与之有共同祖先, 且位居系统树下部, 更显原始。这表明 Astilbeae 族可能同 *Penthorum* 起源于更古老的共同祖先(其性状状态值和进化指数均为 0, 是一绝灭类群)。

* 将外类群 *Penthorum* 亦置于系统树中, 更能显示其与 Astilbeae 的亲缘关系。

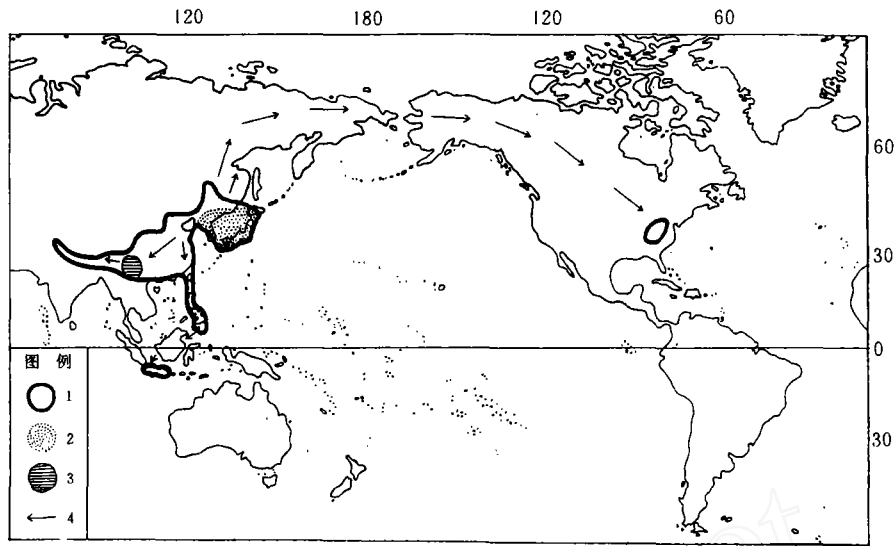


图3 落新妇族的分布和散布路线 1. 现代分布区; 2. 起源中心和现代分布、分化中心; 3. 另一现代分布中心(箭头示散布方向)。

Fig. 3 The distribution and dispersal route of Astilbeae 1. present distribution area; 2. centre, of origin, present distribution and differentiation; 3. another centre of present distribution (arrow-head shows the direction of dispersal).

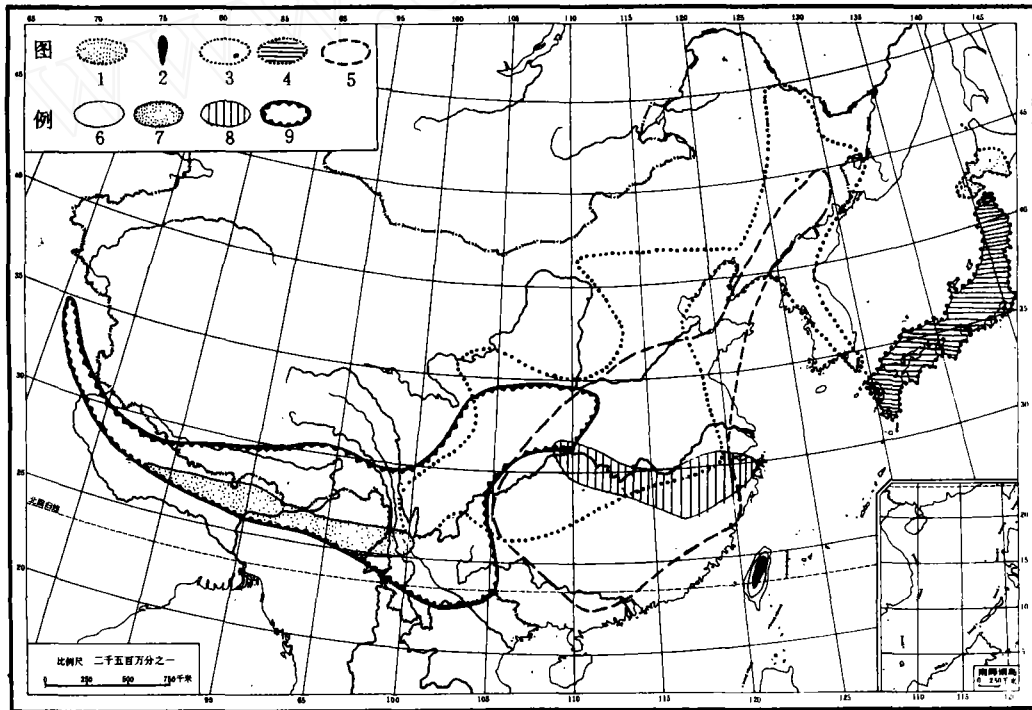


图4 落新妇属植物(1)的分布 1. 阔叶落新妇; 2. 阿里山落新妇; 3. 落新妇; 4. 小叶落新妇; 5. 大落新妇; 6. 长果落新妇; 7. 腺萼落新妇; 8. 大果落新妇; 9. 溪畔落新妇。

Fig. 4 The distribution of Astilbe (1) 1. *A. platyphylla*; 2. *A. macroflora*; 3. *A. chinensis*; 4. *A. microphylla*; 5. *A. grandis*; 6. *A. longicarpa*; 7. *A. rubra*; 8. *A. macrocarpa*; 9. *A. rivularis*.

2 地理分布

落新妇族间断分布于亚洲和北美(Takhtajan (1986)的东亚区、大西洋-北美区、伊朗-土兰区和马来西来区),海拔 450—3800 m,而绝大多数种集中分布于东亚,仅少数种散布至北美和东南亚(图 3)。该族分布区北界:在亚洲,位于我国黑龙江省孙吴县境内,约北纬 $49^{\circ}56'$,亦即 *Astilbe chinensis* (Maxim.) Franch. et Savat. 的分布区北缘;在美洲,则为美国弗吉尼亚州,约北纬 $39^{\circ}9'$,即 *A. biternata* (Vent.) Britt. 的分布区北缘。其南界:在亚洲,可达印度尼西亚的爪哇岛(雅迪萨里),约南纬 $8^{\circ}16'$,亦即 *A. indica* Bl. 的分布区南缘;在美洲,则仅抵美国佐治亚州,约北纬 $34^{\circ}16'$,即 *A. biternata* (Vent.) Britt. 的分布区南缘。

2.1 属的分布式样

2.1.1 落新妇属 *Astilbe* (Grierson *et al.*, 1987; 潘锦堂, 1985; 佐竹义辅等, 1982; Hara *et al.*, 1979; Komarov, 1971; Backer *et al.*, 1963; Small, 1913; Knoll, 1909)是现存落新妇族的原始属。其分布区从日本、朝鲜、黑龙江下游地区和我国东北、华北、西北、华东、华中、华南、西南,向西延伸至缅甸、印度北部、不丹、锡金、尼泊尔以及克什米尔地区,向南扩展至菲律宾、越南和爪哇岛;从东亚还伸向美国的田纳西、弗吉尼亚、北卡罗来纳和佐治

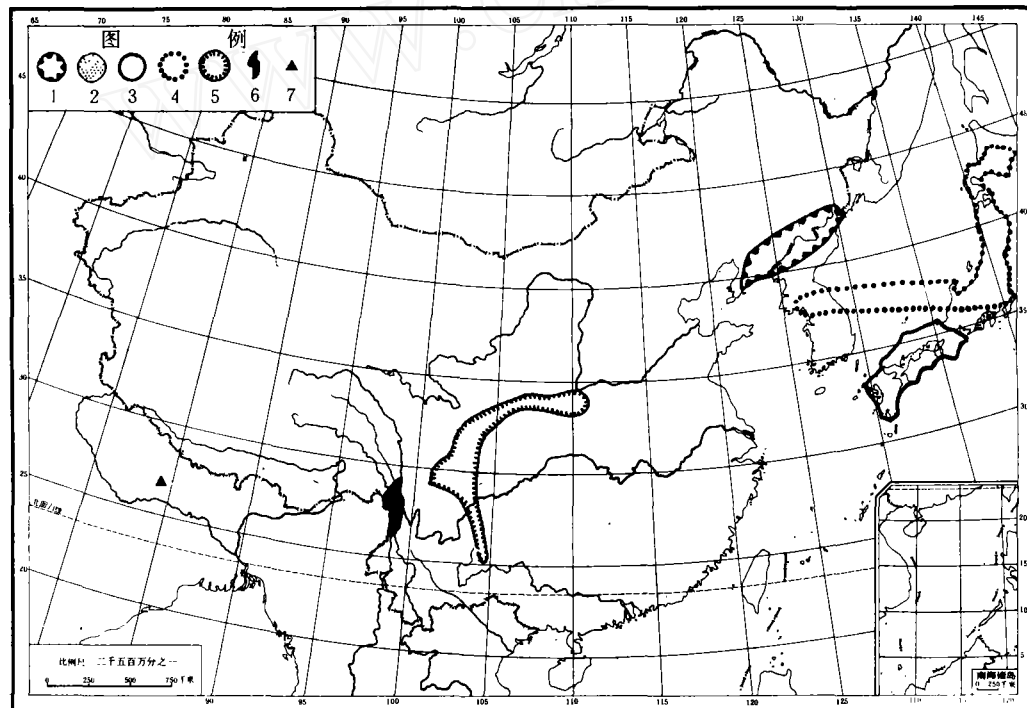


图 5 落新妇属(2)和大叶子属植物的分布 1. 大叶子; 2. 单叶落新妇; 3. 日本落新妇; 4. 心基落新妇; 5. 多花落新妇; 6. 狭叶落新妇; 7. 卡西亚落新妇。

Fig. 5 The distribution of *Astilbe* (2) and *Astilboides* 1. *Astilboides tabularis*; 2. *Astilbe simplicifolia*; 3. *A. japonica*; 4. *A. thunbergii*; 5. *A. rivularis* var. *myriantha*; 6. *A. rivularis* var. *angustifoliolata*; 7. *A. khasiana*.

亚等州。全区呈间断分布, 大约位居北纬 $49^{\circ}56'$ 与南纬 $8^{\circ}16'$ 之间和东经 $75^{\circ}51'$ 与西经 $78^{\circ}9'$ 之间(亚洲至北美洲区间, 见图 4—6)。生于海拔 450—3800 m 的山谷、溪边、灌丛、林下、林缘和草甸。

该属共 18 种和 10 变种(原变种除外, 下同)。东亚区产 13 种和 10 变种, 均为本区特有。其中, *A. simplicifolia* Makino, *A. microphylla* Knoll, *A. japonica* (Morr. et Decne.) A. Gray, *A. japonica* var. *terrestris* (Nakai) Murata, *A. thunbergii* var. *sikokumontana* (Koidz.) Murata, *A. thunbergii* var. *Shikokiana* (Nakai) Ohwi, *A. thunbergii* var. *fujisaniensis* (Nakai) Ohwi, *A. thunbergii* var. *congesta* H. Boiss., *A. thunbergii* var. *formosa* (Nakai) Ohwi, *A. thunbergii* var. *okuyamae* (Hara) Ohwi, *A. thunbergii* var. *hachijoensis* (Nakai) Ohwi, *A. platyphylla* H. Boiss. 等 4 种和 8 变种为日本特有; *A. macroflora* Hayata, *A. longicarpa* (Hayata) Hayata 为中国台湾省特有; *A. macrocarpa* Knoll 为华东、华中地区(安徽、浙江、江西、福建、湖南、四川)特有; *A. chinensis* (Maxim.) Franch. et Savat. 为日本、朝鲜、俄罗斯和中国共有; *A. grandis* Stapf et Wils. 为朝鲜和中国共有; *A. rubra* Hook. f. et Thoms. 为中国、印度和不丹共有; *A. rivularis* Buch.-Ham. ex D. Don 为中国、越南、缅甸、印度、不丹和锡金共有, 其变种 *A. rivularis* var. *myriantha* (Diels) J. T. Pan, *A. rivularis* var. *angustifoliolata* Hara 则为中国黄土高原亚地区南部、华中地区西缘和横断山脉地区(吴征镒, 1979)特有; *A. khasiana* Hallier 为印度卡西亚特有。大西洋

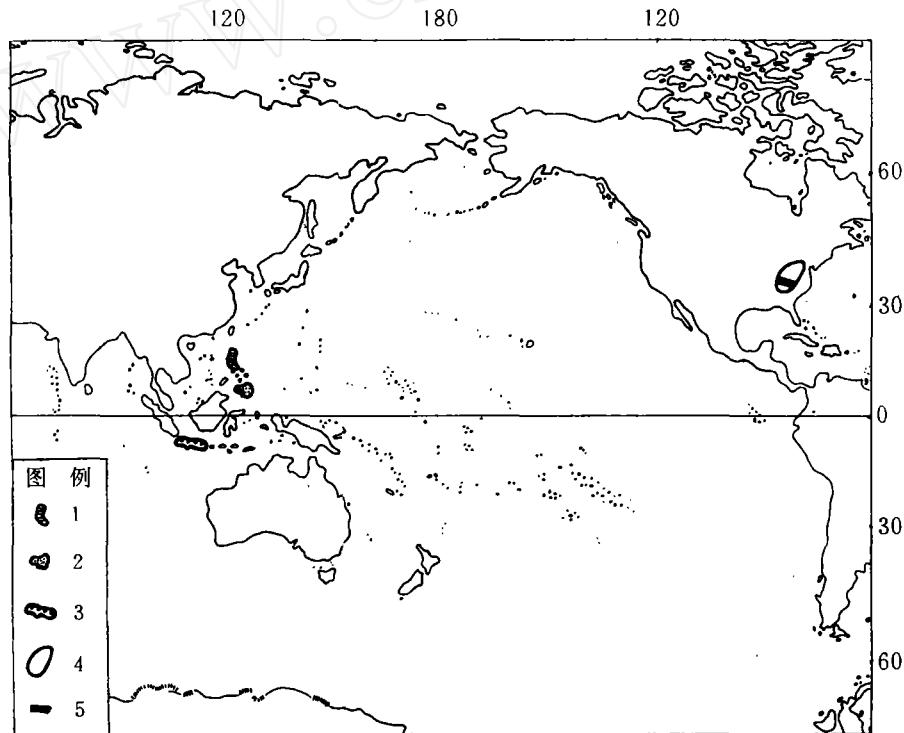


图 6 落新妇属植物(3)的分布 1. 菲律宾落新妇; 2. 棉兰老落新妇; 3. 爪哇落新妇; 4. 二回落新妇; 5. 圆齿裂落新妇。

Fig. 6 The distribution of *Astilbe* (3): 1. *A. philippinensis*; 2. *A. apoensis*; 3. *A. indica*; 4. *A. biternata*; 5. *A. crenatilobata*.

-北美区阿巴拉契省产 2 种: *A. biternata* (Vent.) Britt. 和 *A. crenatilobata* (Britt.) Small, 均为该省特有。伊朗-土兰区西喜马拉雅省(克什米尔地区)仅有 *A. rivularis* Buch.-Ham. ex D. Don 1 种。马来西亚区马来西亚亚区产 3 种, 均为该亚区特有。其中 *A. philippinensis* Henry 和 *A. apoensis* Hallier 为菲律宾省特有; *A. indica* Bl. 为南马来西亚省特有。

东亚区、大西洋-北美区、马亚西亚区之间, 无共有种, 因此其界线极为分明(图 6)。

A. platyphylla H. Boiss. 萼片 7—11 枚, 全缘, 仅产于日本北海道(十胜、日高、渡岛和大岛)(图 4)。*A. simplicifolia* Makino 雄蕊 10 枚, 花瓣 5(—3)枚, 萼片无毛, 单叶, 产日本神奈川县和静冈县(图 5)。此两种均是本属最原始的种。据此推断, *Astilbe* 属的起源地可能在东亚区东北部。本属, 种与变种数量最多的地区有两个: 一个是日本, 有 6 种和 8 变种, 是本属分布和分化中心之一; 另一个是中国, 有 7 种和 2 变种。而中国安徽南部、浙江西北部、江西西北部、湖南北部、湖北南部和西部、秦岭-大巴山地区(包括豫西山地区)及川西山地区(岷山、龙门山、邛崃山、大凉山)有 4 种和 1 变种, 是本属的种分布区重叠地带(包括华东、华中、黄土高原、横断山脉等地区一部分; 见图 4 和图 5)。

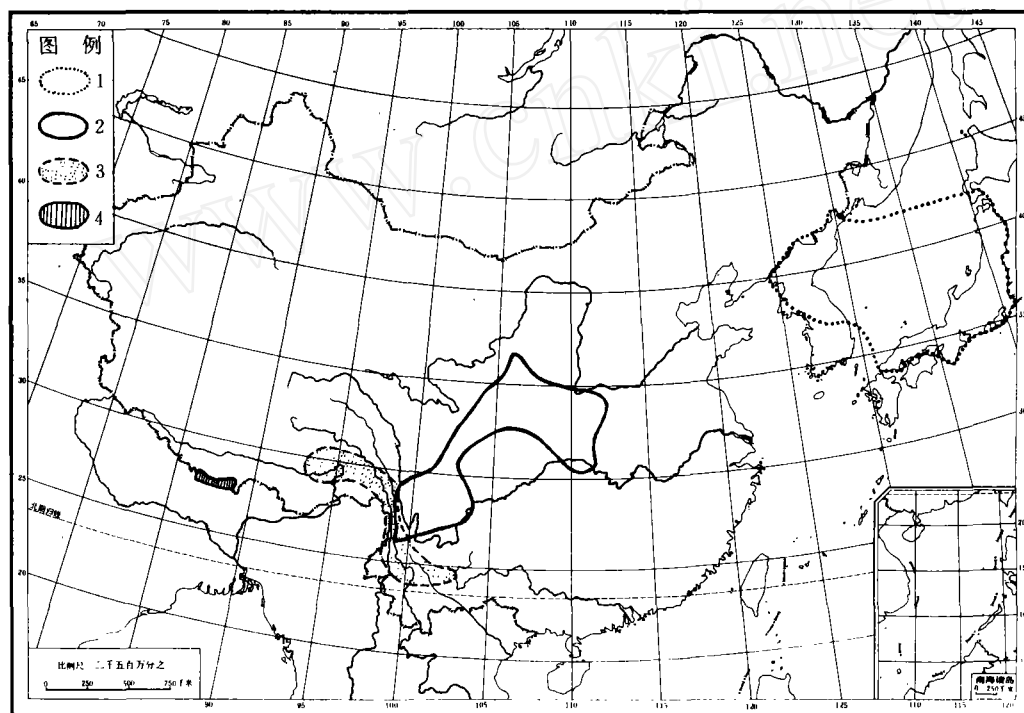


图 7 鬼灯檠属植物(1)的分布 1. 鬼灯檠; 2. 七叶鬼灯檠; 3. 滇西鬼灯檠; 4. 尼泊尔鬼灯檠。
Fig. 7 The distribution of *Rodgersia* (1) 1. *R. podophylla*; 2. *R. aesculifolia*; 3. *R. aesculifolia* var. *henricii*; 4. *R. nepalensis*.

2.1.2 大叶子属 *Astilboides* 仅有 *A. tabularis* (Hemsl.) Engl. 1 种, 亦为东亚特有, 分布于我国吉林、辽宁和朝鲜北部, 约北纬 $39^{\circ}30'$ — $43^{\circ}7'$, 东经 $122^{\circ}37'$ — $130^{\circ}43'$, 位居东亚区东北部(图 5), 生于山坡杂木林下或山谷。

2.1.3 鬼灯檠属 *Rodgersia* (潘锦堂, 1994; Akiyama *et al.*, 1990; Cullen, 1975; Hera *et*

al., 1958) 分布于东亚区, 生于海拔 700—3800 m 的林下、林缘、灌丛、高山草甸和石隙, 其分布区包括日本、朝鲜、中国秦岭-大巴山地区、部分横断山脉地区、部分云南高原地区、东喜马拉雅地区和锡金、尼泊尔东北部, 约北纬 24°—43°7' 和东经 86°19'—142°(图 7, 图 8)。

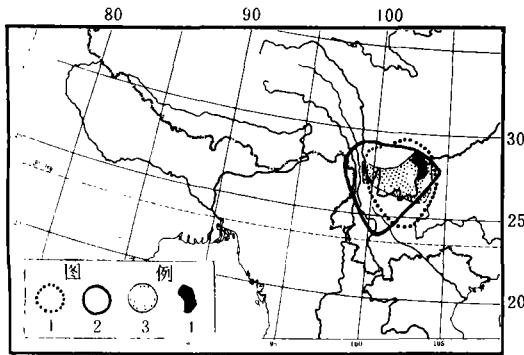


图 8 鬼灯檠属植物(2)的分布 1. 西南鬼灯檠;
2. 羽叶鬼灯檠; 3. 光腹鬼灯檠; 4. 伏毛鬼灯檠。

Fig. 8 The distribution of *Rodgersia* (2)

1. *R. sambucifolia*; 2. *R. pinnata*; 3. *R. sambucifolia* var. *estrigosa*; 4. *R. pinnata* var. *strigosa*.

该属有 5 种和 3 变种。日本-朝鲜省 (Takhtajan, 1986; 但向我国吉林-辽宁的东部有所延伸) 仅有 *R. podophylla* Gray 1 种, 为本省特有。该种保留有较多原始性状 (如: 花粉较小, 表面具模糊条纹状网纹; 萼片 7—5 枚, 具开放型羽状和弧状脉等), 系二倍体种 ($2n=30, x=15$), 是 *Rodgersia* 属现存最原始的种。秦岭-大巴山地区 (包括豫西山地和鄂西山地) 和岷山-邛崃山-大雪山地区仅有 *R. aesculifolia* Batalin 1 种。该种是四倍体种 ($2n=60$), 具有较进化的性状 (如萼片减为 (6—)5 枚, 具开放和闭锁两种类型的脉等), 但也保留有一些较原始的性状 (如: 花粉具模糊条纹状网纹; 萼片具羽状脉和弧状脉等), 处于中间过渡地位。四川西南部和云南北部 (即吴征镒 (1979) 的横断山脉地区南部和云南高原地区西部) 有 *R. aesculifolia* (与上区共有), *R. aesculifolia* var. *henricii* (Franch.) C. Y. Wu, *R. sambucifolia* Hemsl. (四倍体种, $2n=60$), *R. sambucifolia* var. *estrigosa* J. T. Pan, *R. pinnata* Franch. (四倍体种, $2n=60$), *R. pinnata* var. *strigosa* J. T. Pan 等 3 种和 3 变种 (后 2 种及其变种为本区特有)。这些种和变种均具较多的进化性状 (如: 萼片减至 5 枚, 具弧状脉等), 适于在高海拔地区生存繁衍。东喜马拉雅地区 (向西延伸至锡金、尼泊尔境内) 有 *R. nepalensis* T. A. Cope ex Cullen 和 *R. aesculifolia* var. *henricii* (前者系本区特有)。 *R. nepalensis* 具有较其它种更进化的性状 (如: 花粉体积增大, 表面较粗糙; 萼片 5 枚, 具闭锁型弧状脉; 花梗和花序轴密被长柔毛等), 是本属最进化的种, 它出现较晚, 现今的分布区极狭小。

2.2 种的分布

落新妇族含 3 属, 迄今已知者有 24 种和 13 变种。兹将其在各区的分布 (表 3) 比较如下*。

以属数及种和变种数而论, 伊朗-土兰区最少, 仅 1 属 1 种; 大西洋-北美区有 1 属 2 种; 马来西亚区有 1 属 3 种; 而东亚区则最多, 有 3 属 19 种和 13 变种。在东亚区, 俄罗斯阿穆尔河下游地区仅有 1 属 1 种, 朝鲜有 3 属 5 种, 日本有 2 属 7 种和 8 变种, 中国有 3 属 12 种和 5 变种, 而朝鲜、日本和我国吉林-辽宁东部有 3 属 9 种和 8 变种, 其种与变种总数为东亚之最。在中国 (表 4), 河北、宁夏、青海、广东、广西各产 1 属 1 种, 黑龙江、山西、山东、安徽、福建、台湾各产 2 属 2 种, 西藏产 2 属 2 种和 1 变种, 甘肃、湖北各产 2 属 3

* 本文在进行植物地理分析时, 视种和变种为等价类群。世界范围内植物区系分区采用 Takhtajan (1986) 的区划。

种, 湖南、浙江、江西各产 1 属 3 种, 河南产 2 属 3 种和 1 变种, 吉林、辽宁各产 3 属 4 种, 陕西、贵州各产 2 属 4 种和 1 变种, 云南产 2 属 6 种和 3 变种, 四川产 2 属 7 种和 3 变种, 而横断山地区(四川西部和云南西北部)产 6 种和 5 变种, 其种与变种总数居全国之首。

表 3 落新妇族在各区的分布
Table 3 The distribution of Astilbeae in various regions

域 Kingdom	区 Region (R.)	总属数 No. of genera	总种和变种数 No. of species and varieties	总特有种和变种数 No. of endemic species and varieties
泛北极域 Holarctis	东亚区 Eastern Asiatic R.	3	32	31
	大西洋北美区 North American Atlantic R.	1	2	2
	伊朗-土兰区 Irano- Turanian R.	1	1	
古热带域 Paleotropis	马来西亚区 Malesian R.	1	3	3

表 4 落新妇族在中国分布的(含变种)种数
Table 4 The distribution of Astilbeae in China

属 Genera	四川 西 部 S i c h u a n	云南 西 北 部 Y u n n a n	贵州 G u i z h o u	秦巴 山 地 Q i n l i n g D a b a M t.	吉林 J i l i n	辽宁 L i a o n g	河南 H e n a n	甘肃 东 南 部 S E G a n s u	湖北 H u b e i	湖南 H u n a n	浙江 Z h e j i a n	江西 J i a n g x i	西藏 X i z a n g	黑 龙 江 H e i l o n g j i a n g	山 西 S h a n x i	山 东 S h a n d o n g	安 徽 A n h u i	福 建 F u j i a n	台 湾 T a i w a n	河 北 H e b e i	宁 夏 N i n g x i a	青 海 Q i n g h a i	广 东 G u a n g d o n g	广 西 G u a n g x i
<i>Astilbe</i>	4 (1)*	3 (1)	3 (1)	3 (1)	2	2	2 (1)	2	2	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	1		1	1	1
<i>Astilbodes</i>					1	1																		
<i>Rodgersia</i>	3 (2)	3 (2)	1	1	1	1	1	1	1				(1)								1			
总种数 (含变种数) No. of species and varieties	10	9	5	5	4	4	4	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1

* () 中为变种数

以特有种而论, 东亚、大西洋-北美和马来西亚三区不存在共有种, 所产本族植物, 均以地区特有种出现; 而伊朗-土兰区却无特有种。日本有 4 特有种和 8 特有变种, 中国有 6 特有种和 5 特有变种; 两地尚有 2 共有种。可见日本岛屿与亚洲大陆植物迁移的终止时间要晚于亚洲与北美, 也晚于亚洲大陆与菲律宾和爪哇岛。

2.3 讨论

2.3.1 分布中心 前已述及, 日本、朝鲜和我国吉林-辽宁东部(主体是 Takhtajan (1986) 的日本-朝鲜省) 所产落新妇族植物, 无论属数、种与变种总数、特有种与特有变种总数, 均居其它地区之首。该地区分布有落新妇族的 3 属、9 种和 8 变种, 占该族种与变种总数的 45.9%; 其中, 含 7 特有种和 8 特有变种, 占该地区种与变种总数的 88.2%。该地区不仅有落新妇族全部 3 属, 而且有落新妇和鬼灯檠两属中最原始的种——*Astilbe platy-*

phylla, *A. simplicifolia* 和 *Rodgersia podophylla*, 还有不同演化水平的种。据此推知: 日本、朝鲜和我国吉林-辽宁的东部可能是落新妇族的起源中心、现代分布中心和分化中心(图 3)。因落新妇族是虎耳草科最原始的一族, 故该地区也可能是虎耳草科的起源中心。此外, 横断山地区(四川西部和云南西北部)有落新妇族植物 2 属、11 种和变种(含 2 特有种和 3 特有变种), 占该族种与变种总数的 29.7%, 为中国之最。因此, 该地区是落新妇族的另一现代分布中心。

2.3.2 起源时间 落新妇族的落新妇属 *Astilbe* 和鬼灯檠属 *Rodgersia* 均分布于亚洲大陆和日本岛屿, 其间为日本海所隔。在白垩纪至早第三纪, 日本岛屿之大部分虽是亚洲大陆向东的连续完整体, 但于晚第三纪, 它已与亚洲大陆分离(宋春青等, 1982; 吴鲁夫著, 仲崇信等译, 1964)。可见落新妇属和鬼灯檠属在日本岛屿同亚洲大陆分离之前即已存在。据此推知, 落新妇族的起源时间可能在早第三纪, 或可追溯至晚白垩纪。

2.3.3 散布途径及现代分布格局的形成 落新妇族的原始类群集中分布于日本、朝鲜和我国吉林-辽宁的东部, 而远离这一地区的类群均是进化程度较高的种, 如: *Astilbe biter-nata*, *A. crenatilobata*, *A. philippinensis*, *A. apoënsis*, *A. indica*, *A. khasiana* 和 *Rodgersia nepalensis* 等。据此推断: 落新妇族可能从日本、朝鲜和我国吉林-辽宁的东部一带起源之后, 因第三纪中期以前全球气候温暖(路安民等, 1993), 故通过白令地区, 围绕太平洋北岸向南向东散布至北美东南部; 向南经中国南部散布至菲律宾和爪哇岛; 向西南经秦岭-大巴山山地和横断山, 散布至喜马拉雅地区(图 3)。

日本、朝鲜和我国吉林-辽宁的东部地区, 在白垩世至早第三纪, 气候温暖湿润, 植被以阔叶林为主(孙湘君, 1979), 这种外界环境可能给落新妇族的起源提供了适宜的条件。该地区在第三纪以来, 虽有强烈地壳活动, 亦受第四纪冰期寒冷影响, 但有太平洋水体调节, 生态条件相对稳定, 又多山地, 生境多样, 存在生物“避难所”。这就使落新妇族得以在本区既能高度分化, 又保留了其原始类群。而横断山地区, 因具高山深谷, 地形复杂, 生态条件高度分异, 且冰川多次进退, 气候带上下位移频繁, 致使落新妇族植物得以进一步分化。

白垩纪末, 西伯利亚东北部与北美西北部相接后, 白令地区即为东亚和北美间植物迁移之通道。可以推测: 以前落新妇族植物在西伯利亚东部和北美的分布范围比现今广阔而完整。第四纪冰期, 西伯利亚北部为大陆冰川覆盖, 其南界达北纬 60° — 61° , 北美冰川向南曾扩展至北纬 $37^{\circ}30'$, 落新妇族植物可能遭此寒冻破坏, 因而在西伯利亚东部和北美 $39^{\circ}9'$ 以北地区不复存在, 而仅残留于美国东南一隅, 便形成当今东亚、北美间断分布的格局。白垩纪至早第三纪, 亚洲大陆发展扩大, 日本海、南海、东海、黄海、渤海等地区当时都是陆地, 因此落新妇族植物, 以前在东亚和东南亚地区的分布范围也比现今广阔而完整。晚第三纪, 日本岛屿和我国台湾岛因海侵而与东亚大陆分离; 而第三纪初, 台湾与菲律宾的联系即已终止。因此, 植物迁移受阻, 形成了落新妇族现今在东亚和东南亚的各种间断分布。

参 考 文 献

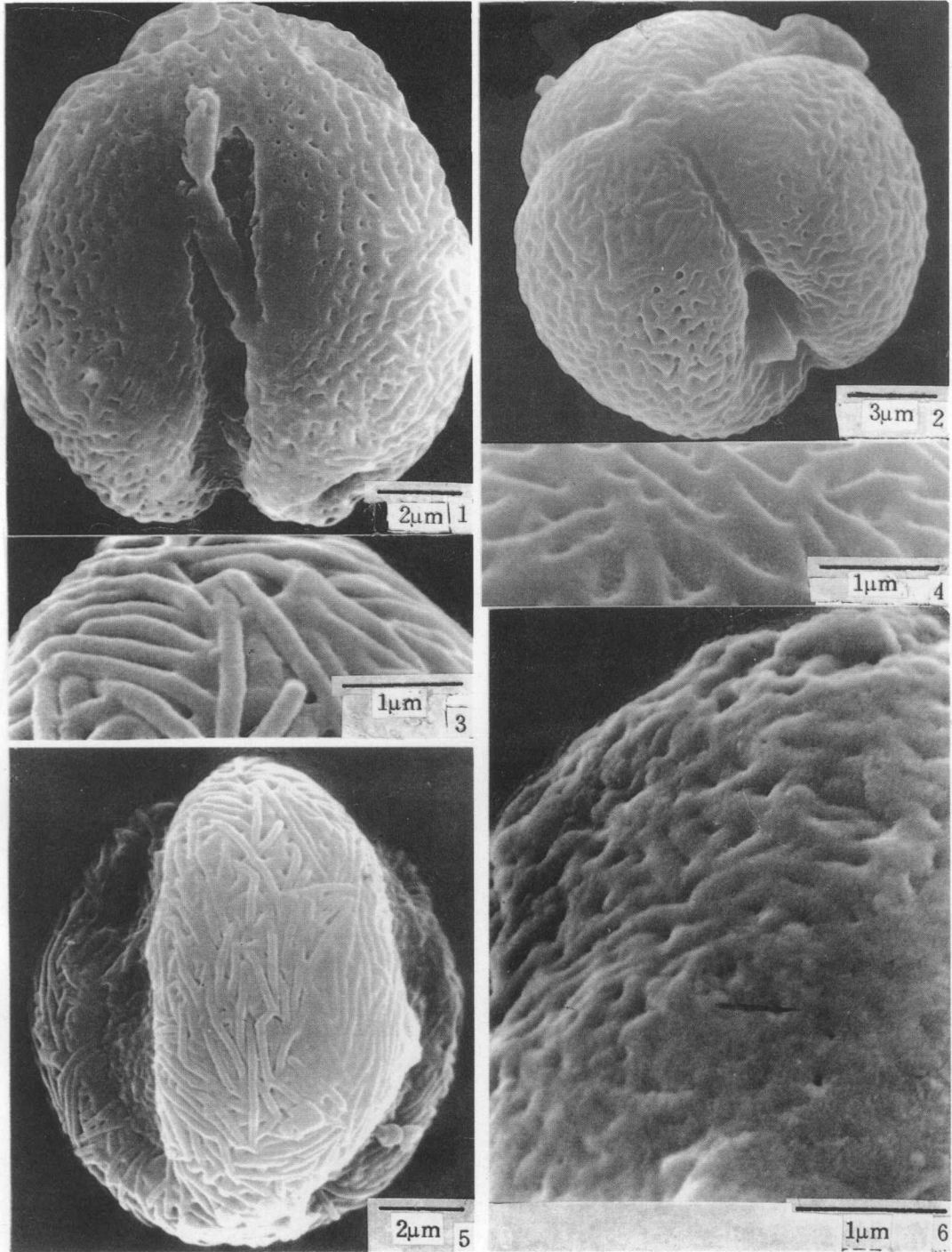
- 孙湘君. 1979. 中国晚白垩世-古新世孢粉区系的研究. 植物分类学报, 17(3): 8—23
吴征镒. 1979. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, 1(1): 1—22

- 吴鲁夫著, 仲崇信等译. 1964. 历史植物地理学. 北京: 科学出版社, 37—358
- 宋春青, 张振春. 1982. 地质学基础(第二版). 北京: 人民教育出版社, 591—638
- 佐竹义辅, 大井次三郎, 北村四郎等. 1982. 日本の野生植物, I 草本离弁花类. 东京: 平凡社
- 徐克学. 1989. 分支分类的一种计算方法——最大同步法. 植物分类学报, 27(3): 232—233
- 路安民, 李建强, 陈之端. 1993. 低等金缕梅类植物的起源和散布. 植物分类学报, 31(6): 489—504
- 潘锦堂. 1985. 中国落新妇属的研究. 植物分类学报, 23(6): 432—443
- 潘锦堂. 1992. 中国植物志. 第34卷2分册. 北京: 科学出版社, 6—22
- 潘锦堂. 1994. 鬼灯檠属的系统发育、分类和地理分布. 植物分类学报, 32(4): 316—327
- Akiyama S, Ohba H, Wakabayashi M. 1990. Notes on the interspecific relationship in the genus *Rodgersia* (Saxifragaceae). Jour Jap Bot, 65(11): 328—338
- Backer C A, Bakhuizen R C. 1963. Flora of Java. Vol 1. Leyden: Rijksherbarium, 202—203
- Cullen J. 1975. Taxonomic notes on the genus *Rodgersia*. Notes Bot gard Edinb, 34(1): 113—123
- Fedorov A. 1969. Chromosome Numbers of Flowering Plants. Koenigstein: Otto Koeltz Science Publishers (Reprint 1974), 662—666
- Goldblatt P. 1985. Index to Plant Chromosome Numbers 1982—1983. Missouri: Missouri Bot Gard, 182—183
- Goldblatt P, Johnson D E. 1990. Index to Plant Chromosome Numbers 1986—1987. Missouri: Missouri Bot Gard, 177
- Grierson A J C, Long D G. 1987. Flora of Bhutan. Vol 1, Part 3. Edinburgh: Royal Bot Gard, 485—488
- Hara H, Kanai H. 1958. Distribution Maps of Flowering Plants in Japan. Tokyo: Inoue Book Company, Map 18
- Hara H, Williams L H J. 1979. An enumeration of the Flowering Plants of Nepal. Vol 2. London: Trustees of British Museum (Natural History), 149—151
- Komarov V L. 1971. Flora of the USSR, Vol 9. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations, 107
- Knoll F. 1909. Studien zur artabgrenzung in der gattung *Astilbe*. Sitzungsb Akad Wiss Math Naturw, 118: 45—88
- Small J K. 1913. Flora of the Southeastern United States 2nd ed. New York: published by the Author, 504
- Takhtajan A. 1986. Floristic Regions of the World. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press, 39—155, 234—242

图版 1 说明 Explanation of plate 1

SEM photographs of the pollen grains of Trib. Astilbeae Miq. (鬼灯檠属花粉粒 SEM).

Plate 1 1. 4. *Astilbe grandis* (The voucher: Hube (Badong), Z. S. Zhang (张志松) 795 (PE)); 2. *Rodgersia aesculifolia* (The voucher: Hube (Shennongjia), Shennongjia Exp. 21174 (PE)); 3. 5. *Penthorum sedoides* (The voucher: U S A Tallahassee, Geo. V. Nash 2352 (Mo)); 6. *Astilboides tabularis* (The voucher: Changbai Mountains, J. J. Qian *et al.* 1068 (PE)).



see explanation at the end of text