

高原生物学集刊

虎耳草属具芽亚组 (*Saxifraga* L. Subsect. *Gemmiparae* Engl. et Irmsch.) 的分布及其进化与青藏高原隆起的关系

潘锦堂

(中国科学院西北高原生物研究所)

虎耳草属具芽亚组(*Saxifraga* L. Subsect. *Gemmiparae*)是 A. Engler 和 E. Irmscher 于 1912 年所建立。至 1916 年, 虽已发表了 13 种和 2 变种, 但在 A. Engler 和 E. Irmscher (1916—1919) 的专著——《*Saxifragaceae-Saxifraga*》中仅承认了 7 个种、3 变种和 3 变型。而将 *S. fimbriata* Wall. ex DC. 改作 *S. brachypoda* D. Don 的一个变种处理, H. Hara (1979) 仍然赞同此种意见。然而前者高可达 28 厘米, 叶片较宽大, 花瓣具 2 痂体, 后者高不及 19 厘米, 叶片较狭, 花瓣无痂体, 两者区别极为显著, 故笔者认为 *S. fimbriata* Wall. ex DC. 仍应恢复其种级地位, 并宜改用 *S. wallichiana* Sternb. 一名。W. W. Smith (1913) 依据采自云南德钦的标本, 发表了 *S. wardii*, 但在《*Saxifragaceae-Saxifraga*》中, 未见记录。C. V. B. Marquand (1929) 依据采自西藏墨脱县那木拉山口的标本, 发表了 *S. megalantha*。笔者详细地对比研究了以上两种的原产地模式标本及原始描述, 并未觅得两者有甚实质性差别, 只是那木拉山口的标本, 花瓣稍较圆, 萼片之脉于先端半汇合至汇合, 而德钦的标本, 则花瓣稍较狭, 萼片之脉不汇合。这, 可以认为是种间不同个体的差异。至于 C. V. B. Marquand (1929) 所提 *S. megalantha* 之花弯垂, 仅系个别现象, 而非一般规律。据此, 笔者确认 *S. megalantha* 实为 *S. wardii* 之异名。

C. E. C. Fischer (1939) 依据采自西藏亚东的标本, 发表了 *S. gouldii*; H. Smith (1960) 以采自西藏穷结一带的标本为模式, 发表了 *S. erinacea*, 以采自不丹的标本为模式, 发表了 *S. serrula*; 同时还依据采自不丹和我国西藏穷结、朗县的标本, 发表了 *S. gouldii* C. E. C. Fisch. var. *eglandulosa*。

笔者在编写《西藏植物志》的过程中, 又发现了 *S. substrigosa* 和 *S. wardii* W. W. Smith var. *glabrisepala*¹⁾。前者与 *S. strigosa* Wall. ex Ser. 极近似, 但其高可达 30 厘米, 叶片疏离, 而非莲座状, 叶腋和苞腋无芽, 萼片直立, 花瓣通常具 4—6 痂体, 可以区别。后者与 *S. wardii* W. W. Smith var. *wardii* 之区别在于其茎、花梗和萼片均无毛, 花瓣边缘具刚毛状睫毛或无毛。

1) 此新种和新变种将在《西藏植物志》中发表。

经笔者订正后,本亚组当包含 2 系 13 种和 2 变种。现将其生境、分布及进化等记述如下:

一、生境和分布

系 1. 全缘叶系

Ser. 1. *Integrifoliae* J. T. Pan, ser. nov.

Folia margine integra. Typus seriei: *S. gemmipara* Franch.

本系叶片全缘,有 10 种和 2 变种。

1. 马尔山虎耳草

Saxifraga balforii Engl. et Irmsch. in Not. Bot. Gard. Edinb. **24**: 141. pl. 97. 1912.

分布于云南鹤庆、丽江。生于海拔 3300—4600 米杂木林下和岩壁上。为云南特有种。

2. 芽生虎耳草

Saxifraga gemmipara Franch. in Journ. de Bot. **10**: 262. 1896.

分布于我国云南临沧、大理、洱源、兰坪、鹤庆、丽江、宾川、昆明、禄劝、嵩明、东川、巧家,四川会理、米易、冕宁。生于海拔 2100—4900 米之林下,林缘、灌丛中和山坡石隙。

3. 毛叶虎耳草

Saxifraga oreophila Franch. in Journ. de Bot. **10**: 260. 1896.

分布于云南洱源、丽江、巧家等地。生于海拔 2850 米之石隙。为云南特有种。

4. 流苏虎耳草

Saxifraga wallichiana Sternb., Rev. Sarifr. Suppl. **2**: 21. t. 22. 1831. — *S. fimbriata* Wall. ex Dc. Prodr. **4**: 45. 1830. non D. Don 1821. — *S. phaenophylla* Franch. in Journ. de Bot. **10**: 261. 1896. — *S. brachypoda* D. Don var. *fimbriata* (DC.) Engl. et Irmsch. in Bot. Jahrb. **48**: 591. 1912; in Engl. Pfl.-reich **IV—117** (Ht. 67): 137. (1916; H. Sm. in Act. Hort Gothob. **1**: 14. 1924; Hand.-Mazz. Symb. Sin. Pt. **7**: 422. 1931; 中国高等植物图鉴 **2**: 133. 图 1996. 1972; 潘锦堂,植物分类学报 **16**(2): 14. 1978; Hara et al. Enum. Fl. Pl. Nepal **2**: 151. 1979.

分布于我国西藏吉隆、聂拉木、亚东、南木林、拉萨、林周、加查、朗县、工布江达、贡觉,云南大理、丽江、中甸、德钦、会泽,四川木里、雅江、康定、小金、宝兴、茂汶、松潘;印度;尼泊尔;锡金均有。生于海拔 2900—5000 米之林下、灌丛中和高山草甸等处。

5. 短柄虎耳草

Saxifraga brachypoda D. Don in Trans. Linn. Soc. **13**: 378. 1821. — *Saxifraga*

glandulosa Wall. ex DC. Prodr. 4: 45. 1830.

分布于我国西藏亚东、南木林、错那，云南大理、碧江、贡山、德钦，四川宝兴、松潘；印度北部；尼泊尔；锡金；不丹均有。生于海拔 3000—5000 米之高山草地和岩坡石隙。

6. 细齿虎耳草

Saxifraga serrula H. Sm. in Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 2: 252. f. 13 f—h. pl. 21A. 1960.

分布于尼泊尔至不丹。生于海拔 2800—3500 米之草地。

7. 线茎虎耳草

Saxifraga filicaulis Wall. ex Ser. in DC. Prodr. 4: 46. 1830.

分布于我国西藏聂拉木、亚东、南木林、拉萨、工布江达、左贡、芒康，云南兰坪、丽江、中甸、德钦、会泽、巧家，四川木里、道孚；克什米尔地区；印度；尼泊尔；锡金；不丹均有。产于海拔 2200—4800 米之栎林、松林、云杉林下，高山草甸和石隙。

8. 狭叶虎耳草

Saxifraga gouldii C. E. C. Fisch. in Kew Bull. 1939: 664. 1940.

分布于西藏亚东；不丹也有。生于海拔 4300—5200 米处。

8a. 近狭叶虎耳草

var. *eglandulosa* H. Sm. in Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 2: 249. f. 12a—c. pl. 20A. 1960.

分布于西藏穷结、朗县；不丹也有。生于海拔 4050—4200 米之灌丛中。

9. 腺瓣虎耳草

Saxifraga Wardii W. W. Smith in Not. Bot. Gard. Edinb. 8: 134. 1913. —

Saxifraga megalantha Marq. in Journ. Linn. Soc. Bot. 48: 179. 1929. syn. nov.

分布于西藏林芝、墨脱，云南德钦。

生于海拔 4100—4800 米之高山草甸和石隙。为我国特有种。

9a. 光梗虎耳草

var. *glabripedicellata* J. T. Pan. in Journ. Bot. Soc. China 1: 11. 1933. —

产于西藏波密。生于海拔 4200 米左右之高山草甸。为西藏特有变种。

10. 獐虎耳草

Saxifraga erinacea H. Sm. in Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 2: 250. f. 13a—c. pl. 20B. 1960.

分布于我国西藏穷结、错那；不丹也有。生于海拔 4050—4600 米之高山草甸和高山碎石隙。

表 1. 虎耳草属具芽亚组

Table 1. The geographic distribution of the subgenus *Gemmiparae*.

种 名	中																		
	云 南																		
	临沧	大理	洱源	碧江	兰坪	鹤庆	丽江	维西	中甸	贡山	德钦	景东	宾川	昆明	禄劝	嵩明	东川	会泽	巧家
马尔山虎耳草 (<i>S. balforii</i>)						+	+												
芽生虎耳草 (<i>S. gemmipara</i>)	+	+	+			+	+	+					+	+	+	+	+		+
毛叶虎耳草 (<i>S. oreophina</i>)				+				+											+
流苏虎耳草 (<i>S. wallichiana</i>)		+						+	+										+
短柄虎耳草 (<i>S. brachypoda</i>)		+		+						+	+								
细齿虎耳草 (<i>S. serrula</i>)																			
线茎虎耳草 (<i>S. filicaulis</i>)						+		+	+		+								++
狭叶虎耳草 (<i>S. gouldii</i>)																			
近狭叶虎耳草 (<i>S. gouldii</i> var. <i>eglandulosa</i>)																			
腺瓣虎耳草 (<i>S. wardii</i>)												+							
光梗虎耳草 (<i>S. wardii</i> var. <i>glabripedicellata</i>)																			
猬虎耳草 (<i>S. erinacea</i>)																			
疏叶虎耳草 (<i>S. substrigosa</i>)																			
伏毛虎耳草 (<i>S. strigosa</i>)	+	+	+					+	+	+		+	+				+	+	
齿叶虎耳草 (<i>S. hispidula</i>)	+	+	+					+	+	+	+								
各地之种数及其占总种数之百分数	1	5	4	3	2	2	7	2	4	1	5	1	2	1	1	1	2	3	3
	(53.8%)																		
	9种(69.2%)																		

系 2. 齿叶系

Ser. 2. *Dentosifoliae* J. T. Pan, ser. nov.

Folia margine 3—6—dentata. Typus seriei: *S. strigosa* Wall. ex Ser. 本系叶片边缘具 3—6 齿, 有 3 种。

11. 疏叶虎耳草

Saxifraga substrigosa J. T. Pan.

产于西藏工布江达、米林、林芝。生于海拔 3150—3600 米之栎、桦、云杉混交林及松林、云杉林下或林缘石上。为西藏特有种。

13. 齿叶虎耳草

Saxifraga hispidula D. Don in Trans. Linn. Soc. **13**: 380. 1821.—*Saxifraga evolvuloides* Wall. ex DC. Prodr. **4**: 46. 1830;—*S. hispidula* Don var. *dentata* Franch. in Nouv. Arch. Mus. Par. sér. **2** (8): 232. 1886; Engl. et Irmsch. in Engl. Pfl.-reich **IV—117** (Ht. 67): 136. 1916; Marq. in Journ. Linn. Soc. Bot. **48**: 178. 1929. syn. nov.—*S. hispidula* Don var. *α. doniana* Engl. et Irmsch. l. c.; Marq. l. c. syn. nov.

分布于我国西藏聂拉木、亚东、错那、米林、林芝、墨脱、察隅，云南大理、洱源、碧江、丽江、维西、中甸、德钦，四川木里、泸定、天全、宝兴；印度北部；尼泊尔；锡金；不丹；缅甸也有。生于海拔 2300—5600 米之林缘、灌丛下及碎石隙。

综上所述，可以看出：以水平分布而论，本亚组的分布区包括了我国云南西部和北部、西藏南部和东部、四川西部；克什米尔地区；印度北部；尼泊尔；锡金；不丹；缅甸北部，其轮廓大抵呈东西向长条形，且为连续分布；以垂直分布而论，则局限于海拔 2100—5600 米的高海拔地段。

前已提及本亚组全世界仅 13 种。其中，克什米尔地区 1 种，占本亚组全世界总种数的 7.7% (见表 1)；尼泊尔和锡金各 6 种，各占 46.2%；不丹 7 种，占 53.8%；我国有 12 种之多，占 92.3%。在这 12 种内，四川 6 种，西藏 9 种，云南 9 种，而云南西北部丽江竟有 7 种，占本亚组世界总种数的 53.8%，占我国总种数的 58.3%。由此可见本亚组的分布中心，当在我国云南省丽江一带。中国有 5 个特有种，其中四川 1 种，西藏 2 种，云南 4 种，而云南丽江就有 3 种。此外，本亚组最原始的种 *S. balfourii* 也恰巧产丽江与鹤庆，故本亚组之发源中心，也应在我国云南丽江一带。

二、进化与青藏高原隆起的关系

青藏高原的形成，只不过 1000—2000 万年历史。在新生代，印度次大陆漂移至亚欧大陆南缘 (E. B. 吴鲁夫, 1960) 隔断古地中海，与欧亚大陆碰撞且插入其下，使喜马拉雅山露出海面，升高至今日的 8848.13 米，同时也使以前运动形成的唐古拉山、昆仑山等，再度隆升，逐渐形成了平均海拔在 4500 米以上的青藏高原。随着海拔的升高，便逐步出现了辐射强烈、寒冷异常、蒸发甚剧、劲风常袭、生长期短的高原生态条件 (潘锦堂等, 1977)。这一生态条件，对植物来说，无疑是严酷的。众所周知：波长在 300 毫微米以下的短紫外线是对植物有害的灭生性辐射 (A. Φ. 克列什宁, 1963; A. Π. 杜布罗夫, 1964)；寒冷会使植物细胞间隙结冰而从原生质中吸水，导致不可逆的原生质沉淀，使原生质内部结冰，引起其结构的破坏；此外，低温也会降低原生质的渗透力，增加水的粘滞度，降低土壤向根供水的能力，从而导致植物的生理干旱；劲风不仅会吹散积聚在植物体表近旁的湿润气层，加快蒸腾，加深生理干旱，而且还会引起植物的机械损伤 (R. F. 道本迈尔, 1965)。极短的生长期，也很不利于植物的生长发育。

在这种逐渐变化的严酷生态条件下，植物便相应地发生了演化更替，不适者被淘汰，一些原来的种渐次消失；适者生存繁衍，一些新种又不断产生。现今的希夏邦马峰北坡，海拔 5700—5900 米地段，在中至晚上新世，曾存在有高山栎。然而，随着海拔的渐次升高

(喜马拉雅山在二百多万年间,约升高 3000 米;珠穆朗玛峰地区从中更新世至今,约升高 2000 米),原来的栎树已不复存在,而于第四纪则出现了高山草甸和高山垫状植被(《中国新生代植物》编写组,1978;张经纬等,1973)。虎耳草属植物与其他草本植物一样,也自然而然地逐渐改变其适应特征,沿有利于在严酷条件下生存的方向进化发展:体态由高大变为低矮;小茎轴变得极多分枝,且叠结呈座垫状(如漆姑虎耳草 *Saxifraga saginoides* Hk. f. et Thoms.、矮虎耳草 *S. perpusilla* Hk. f. et Thoms. 及窝孔叶组 Sect. *Kabschia* Engl. 的绝大多数种);茎之节间变得极度短缩,甚至花茎隐藏于叶丛内而不外露(如岩梅虎耳草 *S. diapensia* H. Sm.、半球虎耳草 *S. hemisphaerica* Hk. f. et Thoms.、垫状虎耳草 *S. pulvinaria* H. Sm.、单窝虎耳草 *S. sessili-flora* Engl. et Irmsch.、截叶虎耳草 *S. clivorum* H. Sm. 等);叶变得密集呈莲座状或半莲座状(如几乎全部景天形亚组 Subject. *Sediformes* Engl. et Irmsch. 的种);无性繁殖变居优势地位,甚至繁殖体(珠芽)发生于花序内部或茎上部叶腋而代替了花(如零余虎耳草 *S. granulifera* H. Sm.、小芽虎耳草 *S. gemmuligera* Engl. 等)。因为矮态既能抵抗劲风吹袭,减少蒸腾,又可得到地面温热(地面温度一般总高于气温);垫状体内有无数间隙,其中空气与外界大气难能交流,从而可保持较稳定的温度和湿度,叠结的枝条和密集的叶片相互遮阴,也能减少有害辐射对植物的损伤;无性繁殖居优势地位,可以克服因极短的生长期或其他不利条件使植物难能开花结实而造成的困难(潘锦堂,1978;秦志业等,1980)。据此,笔者确认:在青藏高原的虎耳草属植物,一般来讲,大凡具低矮、座垫状、莲座状、生鞭匍枝、有珠芽、无性繁殖占优势等适应特征的种,均系较进步的种;而高大、节间长、叶疏、有性繁殖占优势的种,则属较原始的种。

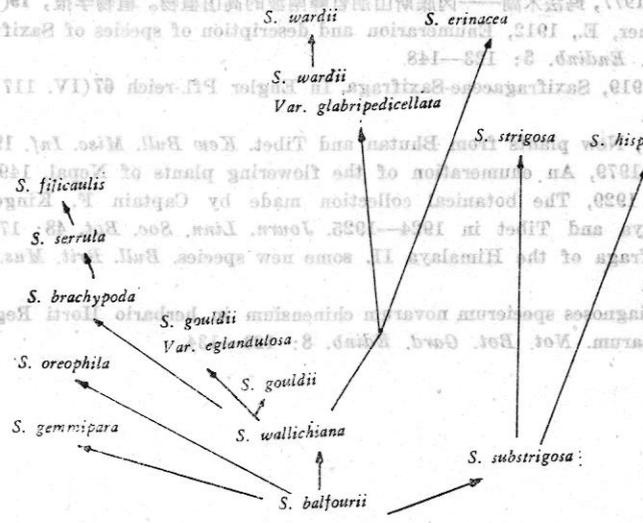


图1 虎耳草属具芽亚组进化系统图
 Fig. 1 The evolutionary systematic chart of *Saxifraga* L.
 Subsect. *Gemmiparae* Engl. et Irmsch.

在具芽亚组中,马尔山虎耳草 (*S. balfourii*) 较高大,节间长,叶疏而全缘,花瓣之瘤体多(4—8),为原始之种,由于已不太适应于现今之高原环境,其分布区已见缩小。由此

**DISTRIBUTION AND EVOLUTION OF SAXIFRAGA L.
SUBSECT. GEMMIPARAE ENGL. ET IRMSCH.
AND THEIR RELATIONSHIP WITH THE UPHEAVAL
OF QINGHAI-XIZANG PLATEAU**

Pan Jintang

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The *Saxifraga* L. Subsect. *Gemmiparae* was founded by A. Engler and E. Irmscher in 1912. The present author, through his own research and revision, concludes that this subsection comprises 13 species and 2 varieties.

Altogether 12 species of the subsection occur in China—6 species in Sichuan Province, 9 species in Xizang (Tibet) Autonomous Region, 9 species in Yunnan Province of which 7 species are found at Lijiang county. Thus the distribution centre of this subsection should be in Lijiang region, Yunnan.

Among the species of the subsection, 5 endemic species are found in China—4 species in Yunnan, and 3 at Lijiang. *Saxifraga balforii* Engl. et Irmsch. is the most primitive species of this subsection, occurring at Lijiang and Heqiang counties in Yunnan. According to the distribution of endemic and the most primitive species, the author suggests that the centre of origin of this subsection would be in northwest Yunnan.

As to the problem of evolution, the Genus *Saxifraga* should be taken into consideration as a whole. In order to understand the evolution of this genus, the severe habitats, with low temperature, intense radiation, excessive evaporation and short growth season resulting from the upheaval of the Plateau, can not be neglected, "Survival of the fittest" is true in all cases. Some species of genus *Saxifraga* naturally have developed in the direction which is favorable to their survival in the harsh conditions. Their body type turns short; caudex has many branches which pile up, being pulvinoid in shape; merithals of stem extremely shorten, scapes even hide in the foliages; rosular leaves crowd together; vegetative reproduction occupies a dominant position; propagula occur in inflorescences or in leaf axil of upper stem. Developing in this direction, the plant body can reduce evaporation and obtain the heat from ground surface, in the meanwhile the temperature and humidity in rosular foliage and pulvinate body may keep more stable, protecting the plant from the damage of cell structure and physiological drought caused by the harsh ecological conditions such as cold and intense evaporation. Hence, the plants may complete their reproductive cycle in the very short season. Naturally the dwarfing of the plant body and shortening of merithals of stem are related to intense radiation, particularly with ultraviolet rays as well as orange and red lights in 300—400 μ wave-length.

From the above-mentioned considerations, the author thinks that the new evolutionary members are those species with stolon, bulbil and dominant vegetative reproduction, being dwarfing, rosular and pulvinate; whereas the species with tall body, long stem, sparse leaves and dominant sexual reproduction are older ones. In the meantime, an evolutionary systematic chart of this subsection is given.