

文章编号: 1000-4025(2002)04-0913-11

鹅观草属的地理分布^{*}

蔡联炳

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要: 鹅观草属是禾本科小麦族中的最大的属, 现知全世界有 4 组、20 系、126 种, 分布于北半球的温带和寒带; 中国有 4 组、18 系、79 种, 主要分布于西北、西南、华北和东北, 是鹅观草属植物种类最为集中的区域, 尤其青藏高原东北部的唐古特地区又是我国鹅观草属分布相对密集之地, 有 3 组、12 系、30 种, 而且其间不同等级、不同演化水平的类群均有分布, 该地可能就是该属的现代分布中心。同时, 唐古特地区多汇聚有鹅观草属不同等级的原始类群和与原始类群很近缘的短柄草属植物, 其中最原始的大柄鹅观草特产于该区, 而该区缺乏的是高级的大颖组类群, 故推测唐古特地区可能又是该属的起源地, 起源时间大约在青藏高原明显增高、气候转凉的晚第三纪初的中新世。鹅观草属起源后, 在中国境内地质活动比较剧烈的地区得到了进一步的发展和分化, 但只有少数适应性较强的类群大概以 3 条路径扩展到国外, 并向东到达北美的巴芬岛, 向西延伸到大西洋滨岸, 向北进入寒冻的北极地区。

关键词: 鹅观草属; 地理分布; 起源; 散布

中图分类号: Q 948.5 文献标识码: A

Geographical distribution of *Roegneria* C. Koch (Poaceae)

CAILIAN-bing

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

Abstract: *Roegneria* is the largest genus in Triticeae of Poaceae, including 126 species, 20 series and 4 sections. The genus is only distributed in the temperate and frigid zones of the Northern Hemisphere. According to Takhtajan's (1978) regionalization of the world flora, *Roegneria* was found in 7 regions: Irano-Turanian region with 105 species, of which 70 are local endemics, 20 series and 4 sections, ranks the first among all the regions. The highest concentration of the taxa and endemics in the region occurs in China. The Chinese taxa of *Roegneria* include 79 species, 18 series and 4 sections, and are mainly

* 收稿日期: 2001-09-10; 修改稿收到日期: 2001-12-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39870090)

作者简介: 蔡联炳(1948-), 男(汉族), 研究员, 从事系统与进化植物学研究。

distributed in Northwest, Southwest, North China and Northeast regions of the country. The most abundant area for section, series and species is in the Tangut region regionalized by C. Y. Wu in 1979. In this small area there are 30 species, 13 series and 3 sections, and these taxa include the primitive to the most advanced ones in the genus. These facts indicate that NE Qinghai-Xizang Plateau is probably the distribution center of *Roegneria*. Furthermore, the Tangut region has a lot of primitive taxa of *Roegneria*, of which *R. magnipoda* is the most primitive species in the genus, also an endemic species in the region. In Tangut region, on the contrary, there is not the sect *Ciliaria* which is considered as the most advanced section in the genus. Besides, the closely related group of *Roegneria* is the genus *Brachypodium*. Some species of *Brachypodium* is not only centred in Tangut region, but also their habitats in the region agree with that of the primitive species of the genus. Hence, it was inferred that the Tangut region is likely to be the origin place of *Roegneria*, the original time was approximately in the Miocene of Neogene when the Qinghai-Xizang Plateau had been raised to a certain height, and the climate in the area had been changed into aridity and coolness. After *Roegneria* originated from the Tangut region, it further got development and differentiation in some areas of China where the geological activities were violent. However, a few taxa which possess the higher adaptability dispersed to foreign countries in three main routes. The first route is northeastward, and to the Baffin Island via the Bering Straits and Alaska; the second is northwestward, and to the Atlantic seashore via Kazakhstan and Central Europe; the third is northward, and to the frozen Arctic via Mongolia and Southern Siberia.

Key words: *Roegneria*; geographical distribution; origin; dispersal

鹅观草属(*Roegneria*)是禾本科(Poaceae)、小麦族(Triticeae)中的大属、难属,由于它花序疏松、细狭,小穗单生、多花、非篦齿状排列,颖背扁圆、无脊,外稃光滑或疏生短毛,内稃通常短于外稃,顶端钝或微凹等特征,现多数学者不仅把它作为一个独立的属,而且有的学者还分析了它与近缘属的相互关系^[1-6],尤其雀麦族(Bromaeae)中的短柄草属(*Brachypodium*)被认为是与该属有直接派生关系的近缘类群^[1,3,6]。

目前,鹅观草属的种类已基本搞清,组、系划分已经排定^[7],各个类群的地理分布也有了一般性的记录、记载。在系统发育上,既有根据单一证据作出的零散推断,又有依据分支系统学的原理和方法,综合宏、微观多方性状所作的全面分析。所欠缺的是植物地理学方面的研究尚未深入进行,故本研究在这一基础上借助过去的研究资料,利用组、系、种的自然时空分布,以阐明该属的分布中心、地理起源、起源时间及散布式样等问题。

1 分类系统简介

自鹅观草属创立以来,该属的分类系统一般是以地区性质提出的,其中最早的系统为 Nevski 所建立。1934年 Nevski 在《Fl. U.S.S.R.》(苏联植物志)中首次根据外稃芒的直曲、

长短将鹅观草属分为 2 个组; 以小穗的多少、排列、颜色、颖的长短、脉数等在组下划分了 24 系、40 种^[8]。嗣后, 我国学者耿以礼等在 1959 年问世的《禾本科图说》中基本沿袭了 Nevski 的系统, 只是在类群数量上新增了 1 新组、15 新系、32 新种和 16 新变种^[9], 并在 1963 年的订正文章中将全部新类群作了拉丁描述^[1], 从而为杨锡麟 1987 年《中国植物志》29 系、70 种、24 变种的编写奠定了基础^[10]。

不过, 鹅观草属是个多变异、多形性的属, 尽管前人努力做了许多工作, 但在属的范围、属内次级划分和种概念等问题上仍然分歧较大, 即便是《中国植物志》第九卷第三分册上修改过的体系, 也不仅组、系特征难于掌握, 就是某些种间性状也十分模糊。所以到了 1997 年, 作者再次对鹅观草属进行了修订, 按照“颖分组、芒分系”的原则在中国共划分了 4 组、18 系、79 种、22 变种^[7], 并后来经查认为中国类群的组、系划分也基本上包罗了国外类群的隶属等级, 相差数额仅在 1、2 系之间, 即整个鹅观草属的次分类群展示如下:

组 I 半颖组 sect. I *Goulardia* (Husnot) L. B. Cai (包含 32 种)

- 系 1 阿拉善系 ser. 1 *A. lashanicae* L. B. Cai
- 系 2 长芒草系 ser. 2 *D. olichatherae* Keng
- 系 3 假花鳞草系 ser. 3 *A. nthosachnoides* Keng
- 系 4 犬草系 ser. 4 *Caninae* Nevski
- 系 5 秋草系 ser. 5 *Serotinae* L. B. Cai

组 II 小颖组 sect. II *Roegneria* (包含 20 种)

- 系 6 三齿草系 ser. 6 *T. tridentatae* L. B. Cai
- 系 7 红原草系 ser. 7 *H. ongyuanenses* L. B. Cai
- 系 8 高加索草系 ser. 8 *Roegneria*
- 系 9 扭轴草系 ser. 9 *S. schrenkianae* L. B. Cai
- 系 10 紊草系 ser. 10 *Confusae* Nevski

组 III 大颖组 sect. III *Ciliaria* (Nevski) H. L. Yang (包含 11 种)

- 系 11 齿草系 ser. 11 *D. entatae* Nevski
- 系 12 纤毛草系 ser. 12 *C. ciliares* Nevski
- 系 13 北方草系 ser. 13 *B. boreales* Nevski
- 系 14 宽叶草系 ser. 14 *P. latyphyllae* L. B. Cai

组 IV 长颖组 sect. IV *Curvata* (Nevski) H. L. Yang (包含 63 种)

- 系 15 大鹅观草系 ser. 15 *Grandes* Keng
- 系 16 缘毛草系 ser. 16 *P. pendulinae* Nevski
- 系 17 弯穗草系 ser. 17 *Curvatae* Nevski
- 系 18 狭颖草系 ser. 18 *A. angustiglumes* Nevski
- 系 19 狭穗草系 ser. 19 *A. angustae* L. B. Cai
- 系 20 喜雅草系 ser. 20 *H. imalayanae* L. B. Cai

2 类群系统位置

根据最新的系统编排, 全世界鹅观草属有 4 组、20 系、126 种。由于这些类群不是从一

个祖先一次所直接派生,因而其各个类群的系统位置也不尽相同。就拿次分类群组、系来说,作者曾依据外部形态、核型、叶表皮解剖、胚乳细胞等性状均证实鹅观草属中的半颖组最原始、小颖组次之、大颖组和长颖组较高级,半颖组可能既派生了颖体瘦小的小颖组,又派生了颖体宽大的大颖组和长颖组;鹅观草属中颖无芒的系原始,颖具芒的系进化,外稃具直伸芒的系原始于外稃无芒或外稃芒弯曲的系^[6, 11-14]。结果,类群的这一系统位置关系在新近作者进行的分支分析中,基本上又再次得到了证实^[15]。只是过去分析的系是18个,缺少大颖组的北方草系和长颖组的喜雅草系,而这2个系如以上所述的演化结论推证,则前者北方草系应比纤毛草系稍进化或接近于宽叶草系,后者喜雅草系应略高于狭穗草系,位居该组进化之首。

至于种级阶元的系统位置,虽然作者没有作过具体的细致研究,但有一个原则可予以肯定。那就是演化水平较高的组、系,其内部种的总体演化水平较高;演化水平较低的组、系,其内部种的总体演化水平较低。显然,在鹅观草属4个组中最原始的半颖组所含的种系统位置较低,稍进化的小颖组所含的种系统位置渐高,而高级的大颖组和长颖组所含的种系统位置均高;原始半颖组的2个系阿拉善系和长芒草系所含的种可以说是处于全属类群演化的最低层次,相应大颖组和长颖组中一些高级系如宽叶草系、狭穗草系和喜雅草系所含的种则处于全属类群演化的顶级阶段。

3 地理分布

3.1 属的分布

鹅观草属是一类具温寒特性的植物,在地球上仅分布于北半球的温带和寒带,但以北温带分布类群为主,分布区范围集中在亚洲、欧洲和北美洲,尤以亚洲中部分布最普遍,其分布的东界可到达北美北部的巴芬岛,如 *R. hyperarctica*, 西界可伸至大西洋海滨,如犬草 (*R. canina*)、狭颖鹅观草 (*R. mutabilis*), 北界已濒临北冰洋沿岸,如 *R. borealis*, *R. villosa*, *R. kronokensis*, 南界扩展到了我国的滇、桂、台地区及美国西部的落基山脉,如长芒鹅观草 (*R. dolichathera*)、细瘦鹅观草 (*R. macerrima*)、台湾鹅观草 (*R. formosana*)、贫花鹅观草 (*R. pauciflora*) 等(图1)。

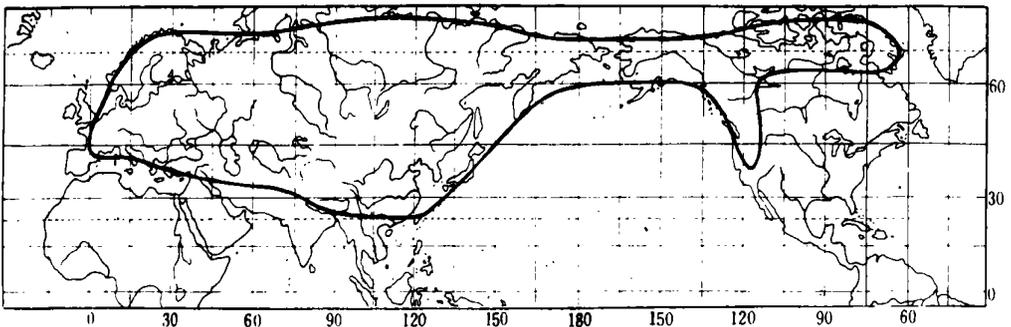


图1 鹅观草属的地理分布

Fig 1 The distribution of the genus *Roegneria*

在海拔梯度上, 鹅观草属分布的最低记录是光穗鹅观草(*R. glaberrima*), 可分布到海平面之下- 30 m 的吐鲁番盆地; 最高记录是芒颖鹅观草(*R. aristiglumis*), 可攀升到海拔 5 500 m 的喜马拉雅山脊; 而绝大多数类群的适生高度是在 1 000~ 3 000 m 之间。通常, 该属植物喜生于山坡、草地、河滩、沟谷、林缘、灌丛、田边、路旁, 可个别种类能在比较极端的环境下生存。如鹅观草(*R. tsukushiensis* var. *transiens*) 能在流水小河中生长, 变颖鹅观草(*R. tschimganica* var. *variiglumis*) 能在戈壁、沙漠中存活; 钙生鹅观草(*R. calcicola*) 适生于石灰岩土上, 吉林鹅观草(*R. nakaii*) 可在温泉旁寻觅; 多变鹅观草(*R. varia*) 多见于阳坡砾石, 短颖鹅观草(*R. breviglumis*) 常出现在湿地、沼泽等。

3.2 属下类群分布

在分类学上, 鹅观草属的属下共划分了 4 级阶元, 即组、系、种和变种。其中除变种一般没有固定的分布区外, 其它 3 级都有一定的分布范围, 只是鹅观草属类群繁多、变异式样致密, 形成了各类群分布区广狭悬殊、明显重叠的特点。

(1) 半颖组 sect. *Gouardia*。主要分布于亚洲的中部和北部、欧洲的东部, 分布区范围大致在北纬 24°~ 69°、东经 0°~ 西经 120° 之间。本组共分 5 系。

系 1 阿拉善系 ser. *A. lashanicae*。含 6 种, 其中 2 种分布于中国的西北、西南, 另 4 种分布于俄罗斯的西伯利亚及远东。

系 2 长芒草系 ser. *D. olichatherae*。含 11 种, 除 2 种分布于俄罗斯的阿尔泰地区外, 其余各种分布于中国的西北、西南及中南。

系 3 假花鳞草系 ser. *A. nthsachnoides*。含 6 种, 分布于中国西南、西北、华北, 中亚, 伊朗, 尼泊尔及印度。

系 4 犬草系 ser. *Caninae*。含 5 种, 是一个分布广泛的系, 几乎跨及整个组的分布区, 但以中国、日本、中亚分布最普遍。

系 5 秋草系 ser. *Serotinae*。含 4 种, 仅分布于中国的西南、西北和华北。

(2) 小颖组 sect. *Roegneria*。集中分布于亚洲, 并以亚洲中部最普遍, 分布区范围大致在北纬 23°~ 65°、东经 39°~ 150° 之间。本组共分 5 系。

系 1 三齿草系 ser. *T. tridentatae*。含 1 种, 分布于中国的西北, 呈狭域分布。

系 2 红原草系 ser. *H. ongyuanenses*。含 4 种, 分布于中国的西南地区。

系 3 高加索草系 ser. *Roegneria*。含 10 种, 除 3 种分布于中亚、伊朗和高加索地区外, 其余 7 种分布于中国的西南、西北及台湾。

系 4 扭轴草系 ser. *S. schrenkianae*。含 2 种, 分布于中国的西北及西南地区。

系 5 紊草系 ser. *Confusae*。含 3 种, 分布于中国西北、西南, 蒙古, 俄罗斯的东西伯利亚及远东。

(3) 大颖组 sect. *Ciliaria*。主要分布于亚洲的中部和北部, 个别种分布在欧洲的东部至北部, 分布区范围大致在北纬 26°~ 70°、东经 7°~ 180° 之间。本组共分 4 系。

系 1 齿草系 ser. *D. dentatae*。含 3 种, 分布于中国东北、华北、西北, 中亚及俄罗斯西伯利亚。

系 2 纤毛草系 ser. *Ciliares*。含 4 种, 在中国广为分布, 但以东北、华北、华东及中南较普遍; 日本、朝鲜、蒙古、俄罗斯远东也有分布。

系3 北方草系 ser. *B oreales*, 含1种, 分布于中亚, 蒙古, 俄罗斯西伯利亚、远东和欧洲东部至北部。

系4 宽叶草系 ser. *Platyphyllae*, 含3种, 分布于中国西北, 中亚, 蒙古及俄罗斯西伯利亚。

(4)长颖组 sect. *Curvata*, 分布区最宽泛, 分布于亚洲的中部、北部和西部, 整个欧洲及北美的西部和北部, 分布区范围大致在北纬 $28^{\circ} \sim 68^{\circ}$ 东经 $7^{\circ} \sim$ 西经 63° 之间。本组共分6系。

系1 大鹅观草系 ser. *Grandes*, 含13种, 分布于中国的西北、华北, 俄罗斯西伯利亚、远东, 蒙古, 中亚, 伊朗, 高加索, 欧洲北部和北美西部。

系2 缘毛草系 ser. *Pendulinae*, 含16种, 分布于中国的西南、西北、华北和东北, 国外分布于日本, 蒙古, 中亚, 伊朗, 土耳其, 俄罗斯西伯利亚及远东, 欧洲东南部及地中海沿岸。

系3 弯穗草系 ser. *Curvatae*, 含11种, 分布于中国的西南、西北、华北和东北, 蒙古, 中亚, 巴基斯坦, 尼泊尔和俄罗斯西伯利亚, 远东也有分布。

系4 狭颖草系 ser. *Angustiglumes*, 含11种, 分布于中国的西北、华北, 俄罗斯的西伯利亚、远东, 蒙古, 中亚, 高加索, 北欧以及北美的落基山脉与巴芬岛。

系5 狭穗草系 ser. *Angustae*, 含11种, 分布于中国的西南、西北、华北、华中, 俄罗斯的西伯利亚、远东, 蒙古, 中亚以及北美西北部。

系6 喜雅草系 ser. *Himalayanae*, 含1种, 分布于中亚, 印度和尼泊尔。

4 植物区系分布

4.1 世界分布

现全世界126种鹅观草属植物, 按照Takhtajan(1978)的世界植物区系划分^[16], 则分布于塔氏的泛北极域(Holarctis)的环北方区、东亚区、大西洋—北美区、落基山区、地中海区、伊朗—土兰区和古热带域(Palaeotropis)的印度区。其中环北方区有4组、13系、34种, 占总种数的26.98%, 含11个特有种; 东亚区有4组、9系、21种, 占总种数的16.67%, 含3个特有种; 大西洋—北美区有1组、1系、1种, 占总种数的0.79%, 无特有种存在; 落基山区有2组、4系、5种, 占总种数的3.97%, 无特有种存在; 地中海区有2组、2系、2种, 占总种数的1.59%, 无特有种存在; 伊朗—土兰区有4组、20系、105种, 占总种数的83.33%, 含70个特有种; 印度区有2组、3系、3种, 占总种数的2.38%, 无特有种存在。整个组、系、种的分布情况见表1。

表1列出的数据中虽然伊朗—土兰区分布种类最多, 但鹅观草属在区内的分布仍不均衡。若对照检查塔氏在该区下分的12个植物省, 则西亚或前亚亚区所辖的8个省分布种类一般很少, 各省平均不超过5种, 存在的地方特有种也甚微; 而中央亚细亚区所辖的4个省分布种类一般较多, 最低的省也有15种以上, 且相当数量是地方特有种。显然, 鹅观草属在该区分布的主体不在国外, 是在中国。

4.2 中国分布

鹅观草属在中国共有 4 组、18 系、79 种^[7], 主要分布于中国的西藏、云南、四川、贵州、青海、新疆、甘肃、陕西、宁夏、内蒙古、山西、河北、辽宁、吉林、黑龙江、山东、江苏、浙江、安徽、江西、河南、湖北、湖南、广西及台湾等省区, 属于吴征镒(1979)的中国植物区系分区中的泛北极植物区(Holarctic Kingdom)和古热带植物区(Paleotropic Kingdom)^[17]。其中泛北极植物区的各个亚区均有分布, 只是种、系数量多少有异; 古热带植物区仅分布在马来亚植物亚区中的台湾地区, 即惟产 1 种台湾鹅观草。现国产种的各亚区分布情况见表 2。

表 1 鹅观草属植物在世界植物区的分布

Table 1 The distribution of *Roegneria* in floristic regions of the world

组 Section	系 Series	环北方区 Circum- borcal Region	东亚区 Eastern Asiatic Region	大西洋- 北美区 North American Atlantic Region	落基山区 Rocky Mountain Region	地中海区 Mediterranean Region	伊朗- 土兰区 Irano- Turanian Region	印度区 Indian Region
<i>Gouardia</i>	<i>A lashanicae</i>	4					2	
	<i>Dolichatherae</i>	2	2				9	
	<i>Anthosachnoides</i>						6	1
	<i>Caninae</i>	2	2		1	1	2	
	<i>Serotinae</i>		1				3	
<i>Roegneria</i>	<i>T ridentatae</i>						1	
	<i>H ongyuanenses</i>						4	
	<i>Roegneria</i>		1				9	
	<i>S chrenkianae</i>						2	
	<i>Conf usae</i>	1					3	
<i>Ciliaria</i>	<i>D entatae</i>	1	1				3	
	<i>C iliares</i>	1	2				4	
	<i>B oreales</i>	1					1	
	<i>P latyphyllae</i>	1					2	
	<i>Curvata</i>	<i>G randes</i>	4		1	1		11
<i>P endulinae</i>		4	7			1	15	
<i>C urvatae</i>		1	4				11	1
<i>A ngustiglumes</i>		6			2		8	
<i>A ngustae</i>		6	1		1		8	
<i>H imalayanae</i>							1	1
	总组数	4	4	1	2	2	4	2
	总系数	13	9	1	4	2	20	3
	总种数	34	21	1	5	2	105	3
	特有种数	11	3	无	无	无	70	无

另外, 从整个国产鹅观草属的分布来看, 类群相对密集的地域是吴氏的青藏高原植物亚区, 有 4 组、13 系、38 种, 还有 14 个特有种。可这些类群在该区的分布也并非匀称, 如进一步再查考下去, 则吴氏细分的 3 个地区中以唐古特地区分布最多, 有 3 组、12 系、30 种, 喜马拉雅地区分布最少, 为 1 组、2 系、2 种, 帕米尔、昆仑、西藏地区分布居中, 为 3 组、8 系、13 种, 可见青藏高原的东北部又是中国鹅观草属类群分布最为集中的地区。

表 2 鹅观草属植物在中国植物区的分布

Table 2 The distribution of *Roegneria* in floristic regions of China

组 Section	系 Series	欧亚森林 植物亚区 Eurasia forest subking- dom	亚洲荒漠 植物亚区 Asiatic desert subking- dom	欧亚草原 植物亚区 Eurasia steppe subking- dom	青藏高原 植物亚区 Qinghai- Xizang plateau subking- dom	中国-日本 森林植物 亚区 Sino-Japan forest subking- dom	中国-喜马拉雅 森林植物 亚区 Sino-Hi- malayan forest subking- dom	马来亚 植物亚区 Malaysian subking- dom
<i>Gouardia</i>	<i>A. lashanicae</i>		1		1		1	
	<i>D. dolichatherae</i>		1		3	2	7	
	<i>A. anthosachnoides</i>		2		4	1	1	
	<i>C. caninae</i>	1	1	1		2	1	
	<i>S. serotinae</i>		1		2	2		
<i>Roegneria</i>	<i>T. ridentatae</i>				1			
	<i>H. ongyuanenses</i>				3		1	
	<i>R. roegneria</i>	1	3		6		4	1
	<i>S. schrenkianae</i>		1		2			
	<i>C. confusae</i>	1	1		2		1	
<i>Ciliaria</i>	<i>D. dentatae</i>	2	1	1		1		
	<i>C. ciliares</i>	2		3		1	1	
	<i>P. latyphyllae</i>	2		1				
<i>Curvata</i>	<i>G. grandes</i>	3		1		1		
	<i>P. pendulinae</i>	2	1	6	5	5	4	
	<i>C. curvatae</i>	5	2	4	5	4	1	
	<i>A. angustiglumes</i>	4		1	2			
	<i>A. angustae</i>	1	1	1	2	1		
	总组数	4	4	3	3	3	4	1
	总系数	11	12	9	13	10	10	1
	总种数	24	16	19	38	20	22	1
	特有种数	6	1	4	14	3	5	1

5 讨论

5.1 现代分布中心

从前面统计的地理分布知道, 鹅观草属主要分布在世界的欧亚大陆, 并着重生长于塔氏的伊朗—土兰区, 即此区拥有该属的全部组、系, 所含的 105 种、70 个特有种已占全属总种数(126)的 83.3%, 各区总特有种数(84)的 83.3%。而伊朗—土兰区地域广阔, 类群分布不均一, 其分布的主体又在中国境内。中国现有鹅观草属植物 79 种, 占全属种数的 62.7%, 所隶的 4 组、18 系, 与世界总次分类群相比仅差 2 个单种系。不过, 中国鹅观草属的分布也不平衡, 其分布密集之地是青藏高原植物亚区, 特别是青藏高原东北侧的唐古特地区, 其很小范围就有类群 3 组、12 系、30 种, 这在中国、乃至世界植物区系中任何一个同级地区都是不可比拟的, 应是鹅观草属分布的多度中心。

在唐古特地区分布的鹅观草属植物中, 处于各种系统位置的类群都存在, 如组级阶元上, 既有最原始的半颖组, 又有较进化的小颖组, 还有最进化的长颖组, 只是缺乏长颖组的姊妹群大颖组。在各个组内, 原始和进化的系也同时并存。如半颖组中分布的长芒草系、

阿拉善系比较原始, 秋草系比较高级; 小颖组中分布的三齿草系相对低级, 扭轴草系相对进化; 长颖组中缘毛草系位置偏低, 狭穗草系位置显高, 并且即使在一个系里, 原始和高级的种也往往有体现, 如长芒草系中分布的大柄鹅观草(*R. magnipoda*)就格外原始, 可能是全系、全组、全属最原始的类群^[6], 而其它分布的种原始程度均有所减轻。由此看来, 唐古特地区又是该属植物的多样化中心。现鉴于该区兼具 2 个中心, 则根据确定分布区中心的两条原则^[18, 19], 可以认为青藏高原的东北部是鹅观草属植物的现代分布中心。

5.2 可能的起源地

在化石资料缺乏的情况下, 要探知植物类群的起源地, 通常要借助于现存类群的地理分布。但地理分布中一个极为重要的因素就是起源中心必须集中有更古老、更原始的种型^[18, 19]。所以依据这一观点, 不难看出鹅观草属中最原始的种型大柄鹅观草仅分布于我国青藏高原的唐古特地区, 与大柄鹅观草相近、同处长芒草系的植物毛穗鹅观草(*R. trichospicula*)、长芒鹅观草和高株鹅观草(*R. altissima*)也发生在这一区域, 而与长芒草系近缘、同处半颖组的原始系阿拉善系、假花鳞草系也分别有类群汇聚于此; 相应, 该区缺乏的是高级的大颖组类群, 即便有进化或较进化的小颖组和长颖组植物存在, 也多为组中原始系种型, 即小颖组在该区分布 9 种, 其中就有 6 种属于原始的三齿草系和高加索草系, 长颖组分布 13 种, 其中有 10 种属于原始的缘毛草系或弯穗草系。此外, 鹅观草属的外类群是短柄草属^[15], 短柄草属一般被认为是鹅观草属最直接的始祖^[1, 6], 现短柄草属的分布区早已跨及整个青藏高原, 一些类群如短柄草(*B. sylvaticum* var. *sylvaticum*)、草地短柄草(*B. pratense*)不仅普遍分布于高原境内的唐古特地区, 而且在外部形态、适生境上与鹅观草属的原始种型大柄鹅观草、毛穗鹅观草、高株鹅观草等非常接近。可见, 鹅观草属由短柄草属植物样的祖先在青藏高原东北部被派生出来是有可能的。况且, 一般新植物的繁生是出现在地质环境发生重大变革的地区和时期。纵观鹅观草属的分布范围, 唯有青藏高原是个位置特殊、地质气候变迁最大的区域, 是极易促成该属植物呵成创生的天然境地。

5.3 大概的起源时间

如果说鹅观草属的地理起源与青藏高原有关, 那么它的起源时间必须与青藏高原的地史、气候变迁密切相联。根据地史资料报道, 青藏高原在新生代的早第三纪初即古新世还属欧亚大陆南部古地中海的一部分^[20-22], 当时由于海水浸没, 作为旱生性极强的鹅观草属植物是不可能在水域环境中滋生存活的。到了第三纪的始新世, 由于印巴次大陆与欧亚大陆相撞, 致使海浸所淹的青藏高原由北向南逐渐抬升成陆, 但新成的陆地海拔低下, 受海洋季风影响, 气候十分炎热湿润, 作为具温寒特性的鹅观草属植物来说, 也不可能在此气候下生长发育的。可到了第三纪的渐新世, 特别是晚第三纪初的中新世, 青藏高原隆升海拔已见增高, 其气候已由湿热转向干凉, 高原北部初步具备了新类群适生、繁衍的自然条件, 因而鹅观草属在这一时期得以创生是比较切合实际的。

再者, 从鹅观草属的近缘类群来看, 已知有地理起源的属是以礼草属(*Kengyilia*)和大麦属(*Hordeum*)。其中以礼草属曾把鹅观草属作为外类群, 并被认为是直接派生于鹅观草属^[23], 而以礼草属的地理起源已被证实是在我国的天山地区, 起源时间是在晚第三纪末或第四纪初^[24], 如是这样, 则系统位置较低的鹅观草属在晚第三纪初的中新世起源于比天山隆升较早的青藏高原是不相悖的。过去的研究还证实大麦属可能起源于第三

纪^[25],也许在第三纪前的白垩纪就演化产生了^[26],但大麦属的系统位置要比鹅观草属低得多,因为依据小麦族小穗的演化趋势^[2,4],大麦属穗轴节上着生的是三联小穗,比之穗轴节上着生单生小穗的鹅观草属来自然要原始些,故原始的大麦属起生较早,进化的鹅观草属起生较晚自然也在情理之中。

5.4 现代分布格局的形成

鹅观草属植物于第三纪的中新世在青藏高原的东北部诞生后,便开始向周围区域扩散。而当时的周围区域受青藏高原继续抬升的影响,地质活动增强,各大山脉、高原陆续形成,气候渐趋凉温化,为鹅观草属原始类群的拓展提供了空间和场地。鹅观草属植物一方面朝向适合自身生存的境域侵展,另一方面也不得不面临新的生态挑战,尤其在环境变革比较激烈的地区,也会产生新的适应类型,新类型也会同样向四周扩散,结果在青藏高原东北部的唐古特地区形成了现代分布中心。

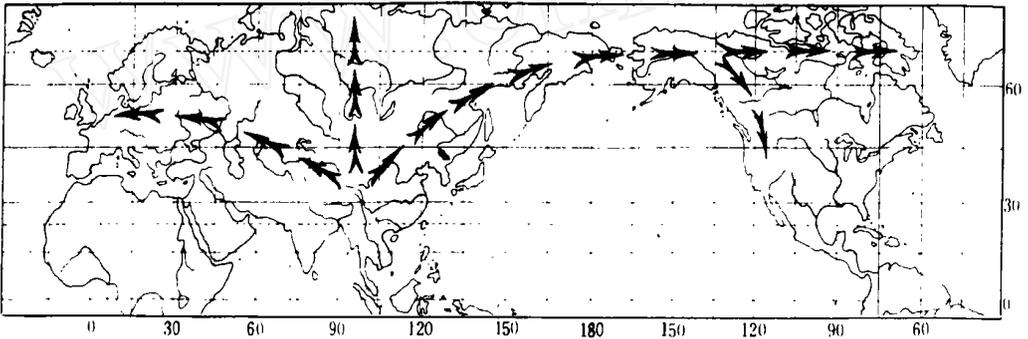


图2 鹅观草属的主要散布途径

Fig 2 The main dispersal routes of the genus *Roegneria*

在青藏高原隆升的作用下,地质变革较大的区域(大山、高原)多集中在中国,国外仅在个别区域有过大的地质运动,这是造成中国鹅观草属植物种类丰富、特有现象普遍、多数类群集中西部、难于向外传播的重要原因。鹅观草属中只有少数适应性较强的类群分布到了国外。分布到国外的种大体从3个 roadway 自寻出境,即一个为东北道,其代表种有日本鹅观草(*R. tsukushiensis*)、纤毛鹅观草(*R. ciliaris*)、毛叶鹅观草(*R. amurensis*)等;另一个为西北道,其代表种有高山鹅观草(*R. tschimganica*)、天山鹅观草(*R. tianschanica*)、异芒鹅观草(*R. abolinii*)等;还有一个基本上算是正北道,其代表种有紊草(*R. confusa*)、直穗鹅观草(*R. turczaninowii*)等。南道未出境,主要是由于热带可暑气候的侵扰,以及巍巍喜马拉雅的阻隔。不过,出境后的种也并非终止于国界附近,多数种仍继续伸延,占据更为广阔的领地,如狭颖鹅观草东边分布到了北美的落基山脉,西边分布到了大西洋近岸,北边扩展到了乌拉尔北部的北极地区。并且,有的种甚至继续分化,产生更适远方分布的新种型,如 *R. kamczadalorum*、*R. hyperarctica* 可从俄罗斯的远东地区、东西伯利亚一直侵生到北美的阿拉斯加或北部的巴芬岛;*R. borealis*、*R. fibrosa* 已伸扩至欧洲北部的斯堪的纳

维亚半岛; *R. panom itana* 喜生于地中海沿岸; *R. turuchanensis* 适宜于寒冻的北极地区。因此, 综合类群的系统位置与地理分布, 不难分析鹅观草属从起源中心开始的散布主要通过 3 条路径来实施的: 第一条东北向途径, 经白令海峡、阿拉斯加到达加拿大东北部的巴芬岛和美国西部的落基山脉; 第二条是西北向途径, 经哈萨克斯坦、中欧到达大西洋沿岸; 第三条是北向途径, 经蒙古、南西伯利亚到达寒带北极地区(图 2), 从而形成鹅观草属的现代分布格局。

参考文献

- [1] 耿以礼, 陈守良 国产鹅观草属 *Roegneria* C. Koch 之订正[J]. 南京大学学报(生物学), 1963, 3: 1- 92
- [2] 郭本兆, 王世金 我国小麦族的花序形态演化及其属间亲缘关系的探讨[J]. 西北植物研究, 1981, 1(1): 12- 19
- [3] 杨锡麟 鹅观草属 C. Koch 新分组的探讨[J]. 内蒙古师范大学学报(自然科学版), 1990, 3: 38- 44
- [4] 郭延平, 郭本兆 小麦族植物的属间亲缘和系统发育的探讨[J]. 西北植物学报, 1991, 11(2): 159- 169
- [5] BAUM B R, YANG J L, YEN C. Taxonomic separation of *Kengyilia* (Poaceae: Triticeae) in relation to nearest related *Roegneria*, *Elymus* and *Agropyron*, based on some morphological characters[J]. Syst. Evol., 1995, 194: 123- 132
- [6] 蔡联炳 根据外部形态特征试论鹅观草属的亲缘演化关系[J]. 西北植物学报, 1998, 18(4): 606- 612
- [7] 蔡联炳 中国鹅观草属的分类研究[J]. 植物分类学报, 1997, 35(2): 148- 177
- [8] NEVSKIS A. Tribe Hordeae Benth. [A]. Flora of the URSS Vol 2. [C]. Leningrad: Nauka Publishers, 1934: 590- 728
- [9] 耿以礼主编 中国主要植物图说——禾本科[M]. 北京: 科学出版社, 1959: 342- 409
- [10] 杨锡麟 鹅观草属——*Roegneria* C. Koch[A]. 中国植物志, 第九卷, 第三分册[C]. 北京: 科学出版社, 1987: 51 - 104
- [11] 蔡联炳, 冯海生 鹅观草属五个类群的核型与进化[J]. 广西植物, 1998, 18(1): 35- 40
- [12] 蔡联炳, 冯海生 鹅观草属 4 个种核型与进化的研究[J]. 植物研究, 1999, 19(3): 268- 272
- [13] 蔡联炳 鹅观草属部分种的叶表皮微形态特征及其分类学意义[J]. 植物研究, 2000, 20(4): 372- 378
- [14] 蔡联炳 鹅观草属一些种种子胚乳细胞的特征及其分类学意义的探讨[J]. 西北植物学报, 2000, 20(6): 1 070- 1 075
- [15] 蔡联炳, 王玉金 鹅观草属的系统发育分析[J]. 植物研究, 2001, 21(4): 554- 560
- [16] 塔赫他间 世界植物区系区划[M]. 黄观程译 北京: 科学出版社, 1988: 1- 282
- [17] 吴征镒 论中国植物区系的分区问题[J]. 云南植物研究, 1979, 1(1): 1- 22
- [18] 吴鲁夫 历史植物地理学引论[M]. 仲崇信、张梦庄译 北京: 科学出版社, 1960: 1- 240
- [19] 路安民 论胡桃科植物的地理分布[J]. 植物分类学报, 1982, 20(3): 257- 274
- [20] RAVEN P H, AXELROD D I Angiosperm biogeography and past continental movements[J]. Ann. Missouri Bot Gard., 1974, 61: 539- 673
- [21] 李吉钧, 文世宣, 张青松, 等 青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨[J]. 中国科学, 1979, 6: 608- 616
- [22] 徐 仁 青藏古植被的演变与青藏高原的隆起[J]. 植物分类学报, 1982, 20(4): 385- 391
- [23] 蔡联炳 以礼草属系统发育的分析[J]. 西北植物学报, 1999, 19(4): 707- 714
- [24] 蔡联炳 以礼草属的地理分布[J]. 植物分类学报, 2001, 39(3): 248- 259
- [25] BOWDEN W M. The taxonomy and nomenclature of the wheats, barleys, and ryes and their wild relatives[J]. Can. J. Bot., 1959, 37: 657- 684
- [26] BOTHMER R V, JACOBSEN N, JORGENSEN R B. Phylogeny and taxonomy in the genus *Hordeum* [A]. Barley Genetics IV. [C]. Edinburgh, 1981: 13- 21