

从部分科的系统学区系学特点 论被子植物的起源问题^{*}

黄玉源¹, 廖文波²

(1. 仲恺农业技术学院园艺系, 广东 广州 510225;

2. 中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275)

摘 要: 从若干重要科在被子植物系统发育过程中的地位及其地理分布特点等方面进行综合分析, 论述被子植物的起源问题, 结论认为: 被子植物的起源时间始于三叠纪, 起源的地点应在东亚与东南亚地区, 核心区是东亚。

关键词: 被子植物; 系统发育; 起源

中图分类号: Q941⁺. 1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2003) S2-0195-08

关于被子植物的起源问题, 一直存在着较大的争议。在起源的时间上, 有人认为是古生代^[1], 有人认为在中生代^[1-5], 而具体在哪个纪也有争论。至于起源的地点, 有人认为在古北极区, 即极地起源^[1,2], 有人认为在南美洲亚马逊河流域或平原地区的热带雨林中^[1,2], 有人认为起源于华夏地区^[1,3,5,9], 有人认为在非洲^[1], 也有人认为在印度的东北和太平洋西南岛屿斐济之间^[1,2], 本文从若干重要科的系统发育及区系地理学特点等进行综合分析, 评价、探讨被子植物的起源问题, 以便为这方面的研究提供参考。

1 一些关键及重要科在被子植物系统发育过程中的地位

1.1 木兰科

多心皮学派认为木兰科是现有被子植物中最原始的类群。哈钦松认为现有的被子植物所有木本类均由木兰科演化而来; 塔赫他间等认为由木兰科演化出了含柔荑花序类在内的所有木本和草本类被子植物, 因而将其放在了被子植物祖先的位置^[7,8]; 恩格勒学派认为木兰科等多心皮类植物与柔荑花序类分别来自原生被子植物, 是平行发展而来的, 但木兰科植物仍被认为是较原始的类群, 放在系统图较低的位置^[7], 其它学派的学者也都基本上认为木兰科属于原始或较原始的类群。

1.2 金缕梅科

多心皮学派认为金缕梅科是直接来自于或通过五桠果科或蔷薇目间接来自于木兰科的较原始的类

群。由这个科可以演化出柔荑花序的银毛目、杨梅目、壳斗目、胡桃目、木麻黄目、假栎树目、荨麻目、杜仲目等; 恩格勒学派认为金缕梅科由蔷薇科演化而来, 属于蔷薇目; 张宏达认为^[9] 金缕梅科不来自木兰目, 而是来自于原始的被子植物, 是原始的类群, 可演化出蔷薇科、虎耳草科, 进而演化出其它含芸香科、大花草科、伞形科在内的有花盘类的近二十多个目的类群, 归为金缕梅亚纲。

1.3 山茶科

多心皮学派认为, 五桠果目直接来自木兰目, 而五桠果目再演化山茶目, 路线清晰, 是进化路线上的关键环节之一, 其中哈钦松认为山茶目再演化出杜鹃花目; 柯朗奎斯特认为山茶目可再演化出锦葵目、玉蕊目、猪笼草目、堇菜目、杨柳目、白菜目、杜鹃花目、柿树目、岩梅目、报春花目等。恩格勒学派也认为山茶科与五桠果目有关系, 且将这两个科放在仅次于多心皮类的毛茛目之后, 认为属于较为原始的类群, 因为从花瓣、雄蕊等多数、离生的情况看, 近似于多心皮类群; 张宏达认为, 山茶目来自五桠果目, 并可由该目演化出堇菜目、杨柳目、锦葵目等。

1.4 胡桃科

多心皮学派认为胡桃目直接来自金缕梅目, 恩格勒学派认为胡桃目是柔荑花序类中较为原始的类群, 可由原始的被子植物直接演化而来。张宏达认为胡桃目从原属金缕梅科中分出来的蕁树目直接演化而来。可见其在系统演化过程中与金缕梅目等关系密切。

* 收稿日期: 2003-09-02

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39800012)

作者简介: 黄玉源 (1959 年生), 男, 教授, 博士; E-mail: hyv263@tom.com

1.5 槭树科

槭树科属于无患子目，塔赫他间认为其演化线路为：木兰目→五桠果目→虎耳草目→无患子目；柯朗奎斯特认为：木兰目→蔷薇目→无患子目；哈钦松认为是：木兰目→蔷薇目→红木目→槭树目→卫矛目→芸香目→无患子目；张宏达认为是：原始的被子植物→金缕梅目→虎耳草目→芸香目→无患子目。所以槭树科与蔷薇目或虎耳草目关系密切，并通过芸香目演化而来，是很高级的类群。

1.6 唇形科

唇形科为合瓣花类群，且分化很完全，被认为是双子叶植物中很高级的类群。

哈钦松认为唇形目的演化线路为：毛茛目→罂粟目→牻牛儿苗目→花荵目→紫草目→唇形目；塔赫他间认为是：木兰目→虎耳草目→花荵目→唇形目；柯朗奎斯特认为：木兰目→龙胆目→茄目→唇形目；恩格勒认为属于管花目中的一个亚目，与旋花亚目、紫草亚目和马鞭草亚目有关系，在系统排列上，放在很高级的位置。

1.7 兰科

哈钦松认为兰科的演化线路是毛茛目→花蔺目→给血草目→兰目；塔赫他间认为：木兰目→百合目→兰目；恩格勒认为属于微子目，在系统排列顺序上，放在了最进化的位置。

2 关键与重要科的地理分布特点及其起源

2.1 木兰科

木兰科目前在系统分类学问题上有几种观点^[10]，在此采用刘玉壶的划分为 15 属的观点进行阐述。该科共 246 种，东亚区，含萨哈林岛、日本、朝鲜半岛、东喜马拉雅山、印度北部、缅甸北部、北部湾北部、中国亚热带的大部分地区及黑龙江流域，共有 11 属 100 余种，占全世界属总数的 73%，种总数的 40%，其中，中国约有 99 种。东亚区拥有木兰科从最原始的属如 *Manglietia* 到较高级的属如 *Tsoongiodendron* 等各种类群。大西洋北美区，仅有木兰属 *Magnolia*、盖裂木属 *Talauma* 和鹅掌楸属 *Liriodendron* 3 属，全部与东亚共有。现存中国的鹅掌楸 *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. 与北美鹅掌楸 *L. tulipifera* L. 相比，前者保留着较原始的特征。

印度区，有 6 属 15 种，没有特有属。除后壁木属 *Pachylarnax* 和印度支那区共有外，其余的属均和东亚共有，且每个属含有的科非常少，很明显该区的

木兰科植物是东亚扩散而来。印度支那区，包括孟加拉东南和最东部及与其毗邻的印度热带地区、缅甸的全部热带地区、泰国（最南部除外）、印度支那、中国的西南、华南及海南岛，共有 11 属，占全世界属总数的 73%，除后壁木属和香木兰属 *Aromadendron* 外，其余 9 属均与东亚区共有，说明这个区的木兰科植物与东亚有密切的关系。

马来西亚区，包括马来半岛南部、马来群岛、新几内亚，有 8 个属，其中南洋含笑属 *Elmerillia* 为特有，其余的属均与印度支那区共有。盖裂木属 *Talauma* 含有较多的种，其余各属的种类较少，此区是木兰科分布的边缘地带。

新热带区，包括佛罗里达半岛最南的热带部分，墨西哥的平原和沿岸，整个中美洲和安的列斯群岛，南美洲的大部分，以及美洲大陆附近的热带岛屿，仅有木兰属、盖裂木属和南美盖裂木属 *Dugendiodendron* 3 个属。

关于木兰科的起源时间，该科最早、最可靠的大化石见于我国吉林，命名为始木兰 *Archimagnolia rostratostylosa*，其地质年代为早白垩纪的阿普第阶段—阿尔比阶。似现代的拟单性木兰 *Parakmeria*，在俄罗斯远东部分和北美的晚白垩纪地层中已发现木兰科植物化石有 *Magnolia*、*Liriodendron*、*Magnolixylon* 等。第三纪在亚洲、欧洲和美洲发现过 *Magnolia*、*Liriodendron*、*Michelia* 和 *Talauma* 的化石。在我国的云南、西藏、山东和东北均发现过木兰属的化石。在我国境内发现的木兰科大化石虽然不多，但孢粉化石却比较丰富，在云南、广东、四川、湖北、山西、青海、新疆、吉林等十多个省的白垩至第三纪的地层中均发现过木兰粉 *Magnolipollis*；有的木兰粉属于巴列姆至阿尔比阶，较之在东北发现的大化石始木兰为早。另外还有属于阿普第阶至阿尔必阶的鹅掌楸的孢粉。此外，其中许多木兰粉与现代的云南拟单性木兰 *Parakmeria yunnanensis*、石绿含笑 *Michelia shiluensis*、含笑 *Michelia figo*、海南木莲 *Manglietia hainanensis* 等花粉相似。

因此，刘玉壶等^[10]认为木兰科的早期分化时间当在早白垩纪初期，甚至更早，因为在中国境内发现的早白垩纪木兰粉中不但有 *Magnolia* 属，还有 *Michelia* 属，且还有分化程度已经很高的 *Manglietia*、*Parakmeria* 属等。

在起源地点方面，认为东亚区为主要的现代分布中心，也是起源分布中心^[10]，抑或就是起源中心^[11]。而且认为我国西南横断山脉、四川、丹巴以南、云南个旧以北，即康滇古陆范围拥有 11 个

属, 从原始到进化, 各种类型均有。这一地区自古生代隆起以来从未被海水全部浸没过, 以后亦未受到冰期的侵扰, 气候比较温暖湿润, 适合木兰科的生长发育, 喜马拉雅山脉的隆起所造成的气候环境变化又促进了木兰科的分化, 因而在此地区孕育了丰富的木兰科植物^[19]。

2.2 金缕梅科

金缕梅科植物有 26 属 130 余种, 大部分分布于亚洲, 共有 21 属 100 种, 它们是双花木属 *Disanthus*, 1 种, 华夏特有。马蹄荷属 *Exbucklandia*, 4 种, 华夏特有。红苞木属 *Rhodoleia*, 9 种, 华夏特有。壳菜果属 *Mytilaria*, 1 种, 华夏特有。山铜材属 *Chunia*, 1 种, 华夏特有。枫香树属 *Liquidambar*, 3 种在亚洲, 2 种在北美和中美。半枫荷属 *Semiliquidambar*, 3 种, 华夏特有; 蕈树属 *Altingia*, 13 种, 华夏特有; 四药门花属 *Tetrathyrium*, 1 种, 华夏特有; 马来金缕梅属 *Maingaya*, 1 种, 马来西亚特有; ? 木属 *Loropetalum*, 4 种, 华夏特有; 金缕梅属 *Hamamelis*, 8 种, 亚洲 5 种, 北美 3 种; 活瓣花属 *Embolanthera*, 2 种, 分布于菲律宾及越南的东北部; 蜡瓣花属 *Corylopsis*, 28 种, 华夏特有; 牛鼻栓属 *Fortunearia*, 1 种, 华夏特有。绣柱花属 *Eustigma*, 2 种, 华夏特有; 西亚金缕梅属 *Parrotia*, 1 种, 小亚细亚特有; 南亚金缕梅属 *Parrotiopsis*, 1 种, 印度北部特有; 蚊母树属 *Distylium*, 18 种, 亚洲 16 种, 中美 2 种。水丝梨属 *Sycopsis*, 10 种, 中国 8 种, 印度及菲律宾各 1 种。山白树属 *Sinowilsonia*, 1 种, 华夏特有。

北美有 3 属 8 种, 它们是枫香树属, 1 种; 金缕梅属, 3 种, 和塞纪木属 *Fotherailla*, 4 种。中美有 3 属 4 种, 即枫香树属 1 种, 中美金缕梅属 *Mahudaea*, 1 种, 蚊母树属 2 种, 马尔加什有马岛金缕梅属 *Dicoryphe*, 14 种; 南非有毛枝花属 *Trichocladus*, 5~6 种; 澳洲有两个单种属 *Ostrearia* 及 *Neostrearia*。

关于金缕梅科植物起源的时间: 由于在格陵兰、北欧、北美及阿拉斯加西伯利亚的白垩纪及第三纪地层发现了枫香属 *Liquidambar*、金缕梅属、西亚金缕梅属及和塞纪木属的化石; 在北欧还发现过与金缕梅属很接近的 *Hamamelites* 及 *Hamamelidoxylon* 两个化石属; 在日本则有和双花木属比较接近的 *Hamamelidanthium* 的化石属。因此前人^[12]认为, 考虑到大陆漂移的时间来分析中生代金缕梅科如此丰富的间断分布现象, 认为金缕梅科的起源时间可能在中生代中期, 或更早些在侏罗纪之前就

有了原始的种系。

关于金缕梅科植物的起源地, 认为位于中国南部的华夏古陆, 在三叠纪末期或侏罗纪的前期, 海浸现象就不再发现, 在这块古陆上覆盖着茂密的苏铁森林, 当被子植物接踵出现的时候, 在这些森林里很在可能孕育着金缕梅类的原始类型。而且从现代的 26 属当中, 中国有 8 个特有属, 其中有 6 个是单种的属。其次, 还有 8 个种系比较复杂的属, 其中心位于中国, 并且具有比较原始的代表。比如马蹄荷属的原始有花瓣类, 红苞木属的原始代表有宽阔的花瓣类, 枫香树属有具萼齿的原始代表, 蜡瓣花属的具有上位子房的原始代表等全在中国。欧亚—北美古陆的北极地区发现的化石, 是分别属于枫香亚科和金缕梅亚科, 根据形态学和解剖学特征, 它们都不是该科最原始的代表。以枫香树属为代表的枫香亚科是无瓣的单性花, 可能是金缕梅科里比较高级的类型。欧洲发现的枫香化石 *Liquidambar europaei* 是蒴果没有萼齿的, 不是原始的代表。从金缕梅亚科的几个化石属看, 它们是没有花瓣的种系, 且为单胚珠的, 它们只能从有花瓣且多胚珠的类群演化出来, 而不可能从它们演化出有花瓣和多胚珠的类群来。此外, 还有蕈树属、榧木属和水丝梨属也基本上算是中国的特有属; 只有个别代表分布于中国邻近地区。所以, 金缕梅科植物起源地在以中国为中心的华夏植物区系^[12]。

2.3 山茶科

山茶科约有 28 属 700 种, 主产于东亚, 也见于西南太平洋及南美洲。我国产 15 属 400 余种, 广泛分布于长江流域及南部各省的常绿林中。比较原始的山茶亚科有 11 属, 基本上分布于华夏, 其中 7 个属包括最原始的山茶属 *Camellia* 和石笔木属 *Tutcheria* 两个属, 还有木荷属 *Schima*、山赤属 *Parapyrenaria*、核果茶属 *Pyrenaria*、圆籽荷属 *Apterosperma* 及摺柄茶属 *Hartia*, 或是华夏特有或以华夏植物区系为中心分布区。在解剖学上, 山茶族和杨桐族的导管都是非常细长的, 顶壁的阶状穿孔达 100 多个, 反映出其古老的性状。其中山茶属在该科的系统发育中被认为是最原始的^[13-15], 花的各部分数目较多, 分化水平低。当然在该属约 190 余种当中, 由于进化的不同步影响, 存在着花的各部分由多数到少数、由近分离到合生等进化趋势。在此, 以山茶属作为代表, 详细分析其区系特征: 山茶属分布于亚洲东部和东南部, 大致在南纬 7°到北纬 35°、东经 80°~140°之间, 北起秦岭至淮河流域, 南止苏门答腊、爪哇、婆罗洲、苏拉威西和菲律宾的巴拉望岛、斑乃岛、民都乐岛、吕宋岛, 即

华来士线以西的西马来西亚地区，东自朝鲜半岛南部、日本本州以南、琉球群岛和我国华东沿海，西达东喜马拉雅地区的孟加拉国、印度东北部、不丹、锡金、尼泊尔东部和我国西藏东南部，属于热带亚洲分布类型中的又一变型，即自热带东南亚跨越到东亚分布类型的大部分范围之内。

根据张宏达（1981）的划分，山茶属分为 14 个组，各组的种数及分布中心为：原始山茶亚属，古茶组，3 种，广东 2，越北 1；实果茶组，5 种，云南 3，越北 2；匹克茶组，1 种，越北 1；山茶亚属，油茶组，4 种，广西 3，广东 2，日本 1；糙果茶组，8 种，广东 6，广西 3；短柱茶组，14 种，广西 8，云南 5，四川 4；半宿萼茶组，5 种，贵州 2，四川 3，云南 2；瘤果茶组，6 种，贵州 3，四川 2，湖南 2；红山茶组，33 种，云南 11，广西 13，广东 8，四川 6；茶亚属，离蕊茶组，12 种，越北 3，云南 3，广西 3，海南 3；长柄茶组，4 种，越北 3，广西 2；金花茶组，10 种，广西 5，越北 4；管蕊茶组，2 种，泰国 1，马来—菲律宾 1；茶组，17 种，云南 14，广西 10；超长柄茶组，2 种，广西 1，越北 1，秃茶组，2 种，云南 1，广东 1；后生茶亚属，连蕊茶组，43 种，云南 15，广西 14，广东 10，湖南 10；毛蕊茶组，14 种，广东 9，广西 5。就种类分布而言，该属约 125 种，我国有 104 种，占种数的 83. 2%，其中特有种 85（此外，特有 2 亚种和 36 变种），国外共有 40 种，2 亚种和 3 变种。在亚洲其它国家和地区种类的分布是越南 29 种，特有 18 种；柬埔寨 2 种，与越南共有；老挝 4 种；泰国 4 种，2 变种，特有 1 种；缅甸 4 种，与云南共有；东喜马拉雅 2 种，与中国和中南半岛共有；西喜马拉雅地区 1 种和 1 亚种，特有；日本和朝鲜半岛 3 种，与中国共有。

山茶科起源的时间：由于该科最早的大化石发现于中欧上白垩纪地层中的古木荷属 *Palaeoschima* 及在北美东南部始新世地层中定名为 *Andrewsocarpon* 属的果化石相似于大头茶属植物，所以前人^[14]认为山茶科中较为原始的山茶属的起源时间应在白垩纪，于特提斯海（古地中海）东岸的劳亚古陆和冈瓦纳古陆的接触地带（大陆东南亚），从原始五桠果类植物演变而来。

山茶科的起源地：前人^[14-15]认为该科中最原始的山茶属其分布中心在我国的南部及西南部，或加上华中地区。起源地为中南半岛和我国云南及广西南部热带地区。由于山茶科各属间在系统发育中是具有亲缘关系的一个整体，结合上述在华夏地区所分布的最原始的属及中心分布情况分析，山茶科

植物最早是起源于东亚，即张宏达植物区系分区的东亚植物区。

2.4 胡桃科

胡桃科植物有 9 属 71 种，分布于亚洲、欧洲和美洲，大多数种类分布于北半球，极少数种散布到南美洲大陆，在非洲和大洋洲尚无该科植物记载。

具体分布情况为：欧洲—西伯利亚区，枫杨属 1 种，胡桃属 1 种，特有种 1 种；地中海区，胡桃属 1 种；西亚—中亚区，胡桃属 1 种；东亚区，黄杞属 4 种，枫杨属 6 种，青钱柳属 1 种，胡桃属 6 种，山核桃属 3 种，喙核桃属 1 种，化香属 2 种，特有种 13；东南亚区，黄杞属 8 种，枫杨属 2 种，青钱柳属 1 种，胡桃属 1 种，山核桃属 2 种，喙核桃属 1 种，化香属 1 种，特有种 5；马来西亚区黄杞属 7 种。特有种 1；巴布亚区，黄杞属 2 种；大西洋—北美区，胡桃属 3 种，山核桃属 12 种，特有 13 种；索诺拉区，果黄杞属 2 种，胡桃属 6 种，山核桃属 2 种，特有种 5；加勒比区，美黄杞属 2 种，果黄杞属 6 种，胡桃属 8 种，特有种 13；委内瑞拉区，胡桃属 2 种，特有种 1；亚马逊区，胡桃属 2 种，特有种 1；安第斯区，胡桃属 3 种；巴西利亚区，胡桃属 1 种。

可见，按种数与属多少的排列是：东亚区（23 种/7 属）、东南亚区（16/7）、加勒比区（16/3）、大西洋—北美区（15/2）、索诺拉区（10/3）、马来西亚区（7/1）等。东亚区无论从属数还是种数都占第一位，东南亚区居第二位。但是在两个区并非均衡散布，大多数种主要分布在中国秦岭、长江以南地区到越南北部。

胡桃科植物起源的时间：前文^[14]根据在晚白垩纪和第三纪地层中发现的化石属推论，该科的起源时间在白垩纪后期。

胡桃科的起源地：由于东亚含有属及种数最多，且特有种多，其中多数特有种带有古特有种的性质，而北美等地的多数特有种则带有新特有种的性质。另外与东亚区毗邻的东南亚区的属、种数等居第二位，所以两个区合为一个分布区中心，而索诺拉区到加勒比区是次生分布中心。再根据原始的属分布于亚洲东南部，所以认为，胡桃科植物的发源地为中国西南部到中南半岛北部带有季节性干旱的热带山区森林中^[16]。

2.5 槭树科

槭树科共 2 属，202 种。金钱槭属 *Dipteronia* 有 2 个种（金钱槭和云南金钱槭），全产于中国西南部。槭属，全世界 200 种，主要分布在北半球，间

断分布于欧亚大陆和北美洲。槭属主要分布于东亚,特别是在中国长江流域及其以南地区发育良好,种类集中,约 100 种,占世界槭属的 $1/2$ 。在中国西南至东北的整个森林区,槭属是中国温带针阔叶混交林、落叶阔叶林以及亚热带山地常绿林的建群种和重要成分。

槭属在世界各国的分布情况,按区域及数量排列大致为:中国(148 种)、日本(27 种)、朝鲜(9 种)、原苏联(25 种)、土耳其(11 种)、伊朗(2 种)、埃及(1 种)、印度(13 种)、锡金(9 种)、尼泊尔(8 种)、不丹(4 种)、巴基斯坦(6 种)、越南(3 种)、泰国(3 种)、印度尼西亚(1 种)、法国(6 种)、英国(3 种)、意大利(2 种)、美国和加拿大(11 种)。

可见槭树科植物中拥有种数最多的槭属在中国的分布种类明显比其他国家多得多。其中,在横断山区是槭属植物现代分布种类最多的地区,有 58 种。中国产槭属共 14 组,每个组在该地区均有代表,原始的、过渡的和进化的类群兼而有之。横断山区的槭属种类丰富,分布集中,分化明显,特有种多,是槭属分布新老区的结合。另外该科两属中的另一属金钱槭属为中国特有属,仅有 2 种,都分布于西部及西南部。可见槭树科植物在中国其属及种是最丰富的。

槭树科植物起源的时间:根据在美国东部拉里坦层发现的属于白垩纪赛诺曼期的 *Aceramboyesense* 的化石分析,认为该科起源的时间为白垩纪^[17]。

槭树科植物起源的地点:结合上述槭树科在各地分布情况及系统发育的关系分析,认为在中国的横断山区是该科的起源地^[17]。

2.6 唇形科

唇形科有 10 个亚科,约 221 属,6000 余种,但大多数属产于旧世界,特产新世界的仅 40 属。广布属仅有香科科属 *Teucrium*、黄芩属 *Satellaria*、夏枯草属 *Prunella*、水苏属 *Stachys*、鼠尾草属 *Salvia*、姜味草属及罗勒属 *Oicum* 等 7 属,这些属多半是大属,其中 4 个大属又以地中海、近东中亚为分布中心。种数超过 100 种以上的约有 13 属,其次为鼠尾草属(700 ~ 1050 种,大多数在地中海和中亚)、山香属 *Hyptis* (350 ~ 400 种,热带亚热带美洲)、百里香属 *Thymus* (300 ~ 400 种,地中海)、黄芩属(300 种,世界广布,地中海、近东中亚较多,中国种占 $1/3$)、水苏属(300 种,近东、地中海、好望角及智利为多)、荆芥属 *Nepeta* (250 种,地中海、近东中亚)、香科科属(100 ~ 300 种,地中海、近东中亚多,热带少,澳大利亚极少)、刺蕊草属 *Pogostemon* (140 ~ 160 种,热带

亚热带亚洲多,热带非洲仅 2 种)、*Plactranthus* (200 种,热带非洲多)、香茶菜属 *Robdosia* (150 种,热带非洲、热带亚热带非洲及澳大利亚)、姜味草属 *Micromeria* (130 种,地中海、近东、安第斯山多)、罗勒属(100 ~ 150 种,全球温暖地带,以非洲及南美洲多,南非尤为广布)和糙苏属 *Phlomis* (约 100 种,地中海、近东、中亚至东亚)等。此 13 属的种数约有 3400 余种,占该科全部种数的近 $3/5$,其中 8 个属种数约为 2830,即近本科种数的 $1/2$,且以地中海及近东中亚为其近代分布中心。

富于特有属及单型属的分布中心在世界范围内依次排列为:地中海、近东中亚、中国—日本、印度—马来西亚、热带非洲、非洲南部、澳大利亚、温带北美、美国加利福尼亚至墨西哥及南美等 10 个地区。

中国有近 100 个属 800 余种,属的数量占了该科属数的近 $1/2$ 。尤其是最原始的亚科、筋骨草亚科现代有 15 个属,其中单型的 7 个属;该亚科中国南部及西南部就占了 10 个属,其中单型的 5 个属。

唇形科的起源时间:前文^[18]根据科内各个群的进化和分布情况,结合各地质时期的海陆变化考虑,认为该科的起源时间约在第三纪初期。唇形科的起源地:前人^[18]认为,由于唇形科的祖先十分可能起源于第三纪热带森林中的马鞭草状植物,这些植物和现代的筋骨草亚科中许多种类极其相近,并以古北大陆南端即北纬 40° 以南现代东亚的喜马拉雅至长江以南地区及印度马来西亚为其分化和特化的丰度区。筋骨草亚科由于其形态特征原始而其中有较多的马鞭草状植物,同时与其余各亚科均有或多或少的直接或间接的联系,因而极其可能是唇形科的原始主干,由于该亚科在中国的南部具有上述丰富的属的分布及丰富的种类,结合近代唇形科 10 个主要分布中心形成的原因及过程进行分析,认为中国南部及西部可能是唇形科的起源地。

2.7 兰科

兰科植物约 700 个属 20000 余种,是被子植物最大的科之一,该科的分布以亚洲、大洋洲和南美洲热带地区为最丰富,非洲则比较贫乏。4 个亚科 5 个族在亚洲均产,南美洲有 3 个亚科 4 个族,而非洲只有 2 个亚科 3 个族。再以鸟巢兰族为例,在总共 100 个属中,非洲只产 8 个属,而亚洲、大洋洲和南美洲则各产 20 多个属,且大部分都是特有属。至于一些原始的分布就更是这样了。18 个原始的属在世界各地分布情况是:三蕊属

Newwiedia, 印度支那、马来西亚; 假兰属 *Apostasia*, 东亚、印度支那、马来西亚; *Selenipedium* 及 *Phragmopalim*, 加勒比、委内瑞拉与苏里南、亚马逊; 杓兰属 *Cypripedium*, 东亚、印度支那、加勒比; 兜兰属 *Paphiopedilum*, 东亚、印度支那、马来西亚; 进兰属 *Tangtsinia*, 东亚; 头蕊兰属 *Cephalanthera*, 东亚、印度支那; 梅兰属 *Sinorchis*, 东亚; 双蕊兰属 *Diplandrorchis*, 东亚; 无喙兰属 *Archineottia*, 东亚; 香果兰属 *Vanilla*, 印度支那、马来西亚、加勒比、委内瑞拉与苏里南、亚马逊; 山珊瑚属 *Galeola*), 东亚、印度支那、加勒比、委内瑞拉与苏里南、亚马逊; *Epistephium*, 委内瑞拉与苏里南、亚马逊; 朱兰属 *Pogonia*), 东亚、印度支那、加勒比、委内瑞拉与苏里南、亚马逊; *Cleistes*, 加勒比、委内瑞拉与苏里南、亚马逊; 孟兰属 *Lecanorchis*, 东亚、印度支那、马来西亚; 无距兰属 *Aceratorchis*, 东亚。可见, 原始属最丰富的是东亚区, 共 12 属 (5 族), 其次是其南面的印度支那区, 计 9 属 (4 族)。剩下的 4 个区都只有 6 个属。此外, 只有北美区有 4 属, 其余的就更少了。

在这 18 个属中, 最重要的是三蕊兰属、假兰属、*Selenipedium*、进兰属、梅兰属、双蕊属和无喙兰属等 7 个属, 其次是香果兰属、朱兰属和无距兰属, 它们分别是 4 个亚科 5 个族中最原始的代表。这些属中, 除香果兰属、朱兰属分布较广、*Selenipedium* 为中、南美洲特有属以外, 其余全部产于亚洲, 大多数见于东亚区。其中许多为该区的特有属。

兰科的起源时间: 兰科植物的化石很少, 比较可靠的记载只有意大利北部 Monte Balca 始新世地层中发现的 *Protorchis* 1 个属, 结合近代的间断分布现象及大陆漂移的时间推论, 认为兰科起源的时间在白垩纪^[9]。

兰科的起源地: 由于上述东亚区具有最多原始的属及种, 而且是歧异中心, 4 个亚科 5 个族均有代表性, 且该科中最不专化的群假兰亚科与杓兰亚科主要见于东亚, 表明这两个亚科是东亚起源的, 因此认为, 兰科植物起源于东亚^[19]。

3 被子植物的起源问题

3.1 被子植物起源的时间

从以上部分科所发现的化石所属的地质年代看, 有侏罗纪的如金缕梅科; 白垩纪的如: 木兰科、槭树科、胡桃科、山茶科和兰科; 第三纪的如唇形科。其实在欧洲、北美、亚洲和非洲等地, 在

白垩纪的赛诺曼期地层中还发现有槭树科、五加科、小檗科、桦木科、忍冬科、连香树科、水青树科、使君子科、豆科、防己科、桑科、桃金娘科、睡莲科、悬铃木科、山龙眼科、山茱萸科、锡叶藤科、第伦桃科、柿树科、大戟科、壳斗科、胡桃科、樟科、鼠李科、蔷薇科、杨柳科、无患子科、梧桐科、椴树科、昆栏树科、葡萄科、天南星科、莎草科、棕榈科、泽泻科、香蒲科、禾本科等数十个科的植物化石^[1, 2, 6], 其中有很原始的类型, 也有很进化的类群, 但较缺少草本的种类, 这被认为是因草本种类植株较柔软, 不易保存化石^[1]。

如只根据出土的化石情况推测, 认为被子植物起源于白垩纪可能是欠妥的, 因为那时并不是起源的时期, 而是被子植物已经发展、演化出许多大的类群, 已具有现今存在的丰富的科, 其中含很进化的, 也可能已有最进化的草本类。因为从动态的角度看, 蕨类植物从形成至发展到繁盛时期, 经历了志留纪、泥盆纪和晚石炭纪, 历时 0.8~1 亿年时间; 裸子植物从泥盆纪后期到全盛的中生代, 历时 1.5 亿年; 而种子蕨从晚泥盆纪到极盛的二叠至三叠纪, 也经历了 1 亿年时间。所以被子植物要从种子蕨中演化出来^[2, 5, 6], 也应是在种子蕨处于繁盛的时期, 而不是在其衰落的时期; 此外, 木兰科、金缕梅科并不是最原始的被子植物, 或只能认为是现存的被子植物中最原始或较原始类群, 它们与种子蕨之间还有原始的被子植物^[3, 9]。这些原始的被子植物的化石至今发现得很少, 在北美的德克萨斯三叠纪地层采到的具有根、茎、叶及花、果实和种子的 *Sannigulia lewisii* 的化石, 证明为原始的被子植物^[2, 4, 9], 此外, 潘广还发现了中侏罗纪的柔荑花序类的果序、木兰的种子, 鼠李科滨枣属和枣属的果实, 菊科的果序化石^[9], 所以, 若能形成象白垩纪这样全盛的现代被子植物系统, 现代被子植物的形成年代从理论上分析应在三叠纪。虽然可能还需要更多一些化石为证据, 但至少应在侏罗纪以前。而且, 现在已被普遍接受的大陆漂移学说, 因为不断发展的地质学、地球物理学和地磁学等方面取得的成就, 而以海底扩张板块构造理论对大陆漂移学说给予了最有力的支持^[1, 4, 8, 20], 根据这两个理论, 联合古陆在三叠至侏罗纪开始分开, 至晚侏罗纪已完全分离, 形成劳亚古陆和冈瓦那古陆, 与此同时, 冈瓦那古陆中的澳洲+南极陆块与南美+非洲陆块分离, 到晚侏罗至白垩纪, 大洋洲完全脱离非洲古陆; 在白垩纪末, 南美陆块离开非洲。在侏罗纪, 劳亚古陆中的北美与欧洲+格陵兰陆块也在进行分离, 但至第三纪两陆块才完全脱开。其它各陆块也

在上述时期漂移。所以, 若现代被子植物能在中生代的白垩纪的各大陆上形成如此丰富的间断分布现象, 则被子植物从起源到繁衍出各大类群, 再到于大陆漂移之前分布到各地区的情况分析, 现代被子植物起源的时间也应大约在三叠纪。

3.2 被子植物的起源地点

从上述部分科的区系特点看, 都是起源于东亚地区, 即张宏达的华夏植物区系所属范围^[3, 9]及其所指的东亚植物区^[21]或塔赫塔间的东亚植物地区所包括的地理范围^[1, 21]。所以, 从起源的地点看, 可以从几个方面进行分析:

(1) 如果认为多心皮学派的观点正确, 即木兰科和金缕梅科是现代被子植物中最原始及较原始类群, 可演化出前述大量的被子植物系统树的各大支系的话, 则被子植物起源于亚洲东部及东南部, 即华夏植物区系的主要分布区, 是肯定的。

(2) 现在大多数学者赞同被子植物单元起源的理论^[1, 2, 11], 因为被子植物共同具有许多独特的高度特化的特性, 如雄蕊结构上的一致性, 花药壁具有药室内层, 心皮和柱头的存在, 筛管和伴胞的存在, 双受精现象和三倍体的胚乳等。因此各科之间是有亲缘关系的, 既然如此, 胡桃科是由金缕梅目或从该目分出的蕁树目演化而来, 而这个科也起源于中国, 说明金缕梅科在中国起源后在本地演化出胡桃科。山茶科由木兰目通过五桠果目演化而来, 而山茶科也起源于华夏植物区系, 说明五桠果目植物也应起源于东亚。槭树科是很进化的科, 唇形科和兰科在分类学各学派的系统树中处于很高的位置, 可认为是较进化的科, 但也起源于华夏植物区系, 所以, 被子植物应起源于亚洲东部与东南部地区。

(3) 即使认为二元论正确, 被认为原始的柔荑花序类胡桃科起源于东亚, 同时与柔荑花序类平行发展的多皮心类木兰科也起源于东亚, 加上其他几个较原始、较进化的科都被认为起源于东亚地区, 可见被子植物的起源地也应在华夏植物区系的东亚与东南亚地区。

(4) 如果认为多元论正确的话, 则多元论的观点认为, 由种子蕨类演化出多元的半被子植物, 再进化出多支系的被子植物, 而各大支系中的各个目和科是具有直接的亲缘关系的。而本文所讨论的若干个科基本上分属于各个支系的代表, 加上华夏又具有大量的种子蕨的种类^[6], 所以, 被子植物也应起源于东亚与东南亚一带范围。

(5) ①在华夏含有许多像昆栏树科、八角茴香科、五味子科、蜡梅科、水青树科、云叶科、珙桐

科、杜仲科、领春木科、连香树科等为东亚特有, 且基本上为单属和少属的古老科, 有的是系统发育上较孤立的特有科, 而在中国都有分布^[1, 3, 21]; 而且中国拥有 210 多个真特有属, 其中有许多为古特有的^[21], 而且东亚地区拥有其它的在系统发育过程各个阶段具有关键作用的大量的科和目, 以及它们的原始的代表。如五桠果目、虎耳草目、堇菜目、芸香目、卫矛目、泽泻目、百合目等组成的任何其它大陆都无法比拟的被子植物系统发育的完整体系。

②而且有关研究表明, 在 60 个被子植物原始的科中, 有 40 多个科分布在东亚与东南亚的华夏植物界^[123]。同时, 不同时期、不同的学者各自对许多被子植物科属的地理分布和起源进行研究的结果也不约而同地表明, 在华夏植物区系所属的地理范围, 尤其是亚洲东部与东南部, 是众多被子植物原始类群的起源地, 同时许多系统地化过程中各个分支的中间过渡类群和进化类群也起源于该地区。例如八角科、三白草科、樟科的关键属、金粟兰科、毛茛科金莲花亚科、芍药科、山毛榉科、蜡梅科、桦木科、黎科、杜鹃花科杜鹃属、安息香科、报春花科、杨柳科、麻叶绣线菊亚科、虎耳草科的关键属、五福花科等等均起源于或最大可能性地是起源于东亚与东南亚一带^[25-28], 尤其是东亚地区最多, 而且原始的类群体系相当丰富。而在非洲中部及南部、热带美洲和澳洲等地, 主要是相当进化的科如梧桐科、无患子科、棕榈科、龙脑香科、海桑科、水椰子科等则起源于该地区^[24, 29-32]; 像热带美洲的亚马逊流域虽然种类很多, 但确实缺乏原始的类群体系。这些正与本文所分析的各科的起源情况相吻合, 说明被子植物在东亚与东南亚一带起源后在当地得到了良好的发展。

③从已开展的所有研究证据和理论分析情况看, 被子植物最大可能性或最为可靠的起源地应在华夏植物区系所属的东亚与东南亚一带, 而核心地区在东亚。被子植物在华夏植物区系的东亚与东南亚起源并且较快地繁衍、分化形成各大类群, 与此同时向各地区散布, 随着大陆漂移的进行, 逐渐形成现在的各个科的间断分布现象。而其他各大陆现在存在的一些特有现象, 是由于地理环境的隔离等, 为适应当地区域环境的变化而由该类群较原始的种类分化而形成的。

被子植物起源于华夏植物区系是有其特定条件的, 因为自二叠纪以来, 欧洲、北美洲、南美、非洲和大洋洲等地均有过多次如海浸、冰川覆盖和持续干旱等剧烈而严酷的环境变化; 而东亚与东南亚

地区，由于印支运动及燕山运动等造山运动的作用，使得东亚及东南亚带、尤其是东亚的许多古陆进一步抬升并逐渐联合，自三叠纪以来，就再未受到过海浸，冰川的影响也是微小的，环境一直保持着较稳定的状态，气候较温暖、潮湿，所以构成了被子植物发育、成长的摇篮。

参考文献:

[1] 王荷生. 植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 1992.

[2] 李星学, 周志炎, 郭双星. 植物界的发展和演化[M]. 北京: 科学出版社, 1981.

[3] 张宏达. 华夏植物区系的起源与发展[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1980, 25(3): 1—11.

[4] AXELROD D I. Mesozic paleogeography and early angiosperm history[J]. Bot Rew, 1970, 36: 277—319.

[5] 浅间一男. 被子植物的起源[M]. 谷祖纲, 等译. 北京: 海洋出版社, 1988.

[6] 张宏达. 再论华夏植物区系的起源[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1994, 33(2): 1—9.

[7] 汪劲武. 种子植物分类学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1985.

[8] JONES S B. Jr. LUCHSINGER A E. Plant systematics[M]. New York: Mcgraw-Hill Book Company, 1986.

[9] 张宏达. 种子植物系统分类提纲[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1986(1): 1—13.

[10] 刘玉壶, 夏念和, 杨惠秋. 木兰科的起源、进化和地理分布[J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(4): 1—12.

[11] 路安民, 张芝玉. 对于被子植物进化问题的述评[J]. 植物分类学报, 1978, 16(4): 1—15.

[12] 张宏达. 金缕梅科的植物区系分析 // 张宏达文集[C]. 广州: 中山大学出版社, 1995: 188—196.

[13] 叶创兴. 山茶属分群和它们的亲缘关系的探讨[J]. 云南植物研究, 1988, 10(1): 61—67.

[14] 闵天禄, 张文驹. 山茶属植物的进化与分布[J]. 云南植物研究, 1996, 18(1): 1—13.

[15] 张宏达. 山茶属植物的系统研究[J]. 中山大学学报论丛, 1981(1).

[16] 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.

[17] 徐廷志. 槭树科的地理分布[J]. 云南植物研究, 1996, 18(1): 43—50.

[18] 吴征镒, 李锡文. 论唇形科的进化与分布[J]. 云南植物研究, 1982, 4(2): 97—118.

[19] 陈心启. 关于兰科的起源与早期分化的探讨[J]. 植物分类学报, 1982, 20(1): 1—22.

[20] 张宏达. 大陆漂移与有花植物区系的发展[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1986(3): 1—11.

[21] 张宏达. 地球植物区系分区提纲[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1994, 33(3): 73—80.

[22] 应俊生, 张志松. 中国植物区系中的特有现象——特有属的研究[J]. 植物分类学报, 1984, 22(2): 259—268.

[23] 汤彦承, 路安民, 陈之端等. 现存被子植物原始类群及其植物地理学研究[J]. 植物分类学报, 2002, 40(3): 242—259.

[24] 路安民. 种子植物属地理[M]. 北京: 科学出版社, 1999.

[25] 李建强. 山毛榉科植物的起源和地理分布[J]. 植物分类学报, 1996, 34(4): 376—396.

[26] 李 焯, 李秉滔. 蜡梅科植物的起源演化及其分布[J]. 广西植物, 2000, 20(4): 295—300.

[27] 陆玲娣. 中国蔷薇科绣线菊亚科的演化、分布——兼述世界绣线菊亚科植物的分布[J]. 植物分类学报, 1996, 34(4): 361—375.

[28] 陆之端, 路安民. 桦木科植物的起源和早期演化[J]. 中国科学院研究生学报, 1995, 12(2): 199—204.

[29] 卫兆芬. 棕榈科植物的地理分布[J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(2): 1—8.

[30] 徐颂军, 徐祥浩. 梧桐科植物的地理分布[J]. 热带亚热带植物学报, 2001, 9(1): 19—30.

[31] 王瑞江, 陈忠毅. 海桑科的系统进化及地理分布[J]. 广西植物, 2002, 22(3): 214—219.

[32] 汤彦承. 中国植物区系与其它地区区系的联系及其在世界区系中的地位和作用[J]. 云南植物研究, 2000, 22(1): 1—26.

Discussing on the Origin of Angiospermae from the Evidences of Phylogeny and Floristic Characteristics of Some Important Families

HUANG Yu yuan¹, LIAO Wen bo²

(1. Department of Horticulture, ZhongKai Agrotechnical College, Guangzhou 510225, China;
2. School of Life Sciences, Sun Yat sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: In this paper, the phylogeny and floristic characteristics of some important families are summarized, from Angiospermae and their origin and evolutions are discussed. The results indicate that Angiospermae may be originated from Trias in East Asia and Southeast Asia, the core region is East Asia.

Key words: Angiospermae; phylogeny; origin