

植物区系特征成分及地带性分化问题的探讨^{*}

崔大方¹, 廖文波², 王伯荪²

(1. 华南农业大学生物技术学院, 广东 广州 510642; 2. 中山大学生命科学学院)

摘 要: 简述关于植物区系成分以及中国植物区系的研究进展, 讨论细胞学、分子生物学等新技术在开展特征植物区系成分地带性分化以及分子生物地理学研究方面的意义。

关键词: 植物区系; 特征成分; 地带性分化; 分子生物地理学

中图分类号: Q948.5 **文献标识码:** A

植物区系的形成是种系长期分化、繁衍、发展的结果, 并与区域性自然地理条件、地质、古气候环境等方面的变化、变迁密切相关。20 世纪以来, 随着中国植物志、大部分地方植物志编写的全面完成, 我国植物学家对植物区系的组成、性质、起源、区系关系及分区等特征开展了全面的研究, 使区系学的理论和方法得到不断的丰富和完善, 特别是关于中国植物区系成分的研究取得了长足的进步, 形成了系统的理论和观点。同时, 区系学研究还存在一些有待解决或有待深入研究的问题, 例如在区系发展、演化过程中, 区系表征成分、特征成分的发展和演化特征就是一个关键问题, 它们将反过来对区系的性质、区系的发展、演化产生重要的影响。本文通过论述中国植物区系的研究进展、分析特征区系成分的性质, 试图说明植物区系成分在形态—地理学、细胞—地理学、分子—(生物)地理学等水平, 均存在地带性分化特点, 因而将成为植物区系学研究的新途径。

1 关于中国植物区系的研究进展

我国具有现代意义的植物学研究是从本世纪初开始的, 早在 1918 年钟观光就在广西西部、北部采集, 1920 年陈焕镛在广东、海南采集等。同一时期还有胡先骕在云南、辛树帜在广西、秦仁昌、蒋英在广西、贵州采集等。早期的研究主要是野外采集和开展分类学研究, 经过近 70 年以来我国植物学家的不懈努力, 至 90 年代止发表了大量分类学、系统学的研究论文, 全面完成了《中国植物志》80 多卷 120 多部 (分册) 及多部地方植物志的编写和出版, 极大地促进了对我国丰富植物资源的认识。

从 20 年代开始在分类学、系统学研究的基础上, 我国学者如胡先骕、刘慎谔、李惠林、侯学煜、钟补求等陆续开展了有关的植物地理学 (phytogeography) 研究。该学科是 19 世纪初由 Humboldt 和 Candolle 等人奠基的一门学科, 它以植被的外貌及生活型等作为标志, 在 20 世纪初 Engler, Drude, Diels 等人进一步发展了植物地理学的概念, 包括分布植物地理学、生态植物地理学、历史植物地理学、植物地理分区等。现代意义的植物地理学除

^{*} 基金项目: 国家自然科学基金面上资助项目 (39800012); 国家自然科学基金重点资助项目 (39830310)

收稿日期: 1999-10-26; 作者简介: 崔大方 (1964~), 男, 博士, 副教授

上述 4 个方面外,又细分出:植物区系学、区系植物地理学、科属植物地理学等分支.普遍认为,植物区系学(florology)是研究一个地带、一块大陆、一个国家或地区的植物区系组成、分布、起源和演化的学科,与植物界系统发育研究相联系,即可能揭示该区域植物区系的起源、分化和发展.在我国,早期较典型的代表论著有:1936 年胡先骕关于“中国植物区系的特征和亲缘”、1952 年李惠林关于“东亚和北美植物区系的关系”等.稍后 1957 年吴征镒、王文采发表“云南热带、亚热带植物区系研究报告(I、II)”,该文在分类学研究的基础上还对云南的大量科属的地理分布及发生和演化特点等进行研究;1962 年张宏达发表“广东植物区系的特点”,对植物区系的组成、特点、与邻近地区的关系、区系成分的发生等问题进行较全面深入的探讨.此后,吴征镒提出“中国植物区系的分区”(1963)及“中国植物区系的热带亲缘”(1965),还编写成《植物区系地理学教学大纲》(1984)及《中国种子植物属的分布区类型》(1991)等,均得到广泛的应用.张宏达还提出“华夏植物区系起源和发展(华夏理论,1974)”及“大陆漂移与有花植物区系的发展”(1986).在国际上,至 20 世纪初均以恩格勒为代表的“北极起源说”为经典.同一时期,各国学者也提出大量关于地植物学、区域植物地理区划的观点,特别是 A. Takhtajan 提出被子植物分化、起源的“热带起源说”(1953, 1969),而吴鲁夫(1943)、费多罗夫(黄观程译,1959)等学者认为中国西南部植物区系非常特殊,有大量本地起源成分.

进入 90 年代,吴征镒等主持国家自然科学基金重大项目《中国植物区系的研究》,在全国范围开展 4 个课题即“中国特有科属的区系地理学”(王荷生等)、“关键地区、研究薄弱地区的植物区系”(吴征镒等)、“白垩纪、第三纪中国植物区系的起源和发展”(陶君容等)、“中国重要科属、原始科属的起源、分化和地理分布”(路安民等)等的深入研究,获得了大量成果,完成了对中国植物区系起源和演化的全面评价(1996).主要结论均说明中国植物区系起源于东亚地区,起源的地质年代不迟于侏罗纪,李锡文认为发生上至少存在 4 类成分,即劳亚成分、冈瓦纳成分、古地中海成分及中国本土成分.张宏达还提出“全球植物区系的分区”、“再论华夏植物区系的发展”,认为应成立“华夏植物界(Cathaysian Kingdom)(1994)”,吴征镒等^[3]亦提出“东亚植物区(Eastern Asiatic Kingdom)(1996)”等.相关论著相继发表揭示了中国植物区系的实质,使我国的区系学理论研究处于世界领先地位.

2 关于植物区系成分的研究进展

植物区系成分(floristic elements)是指植物区系组成的要素,最早在 1867 年 Christ 应用于对“阿尔卑斯山植物的分布及起源”的研究,同年 Areschong 也用于对“斯堪底那维亚的植物历史”的研究.此后 Willdenow(1802)、Engler(1852)、Braun—Blanquet(1919)、Wangerin(1932)、Sleffen(1935)、Degelius(1935)等均加以运用和发展,除研究其空间分布、时间分布外,还研究其时空迁移、演化和发展关系.吴鲁夫认为植物区系成分应区分为 5 种成分,即地理成分、发生成分、迁移成分、历史成分和生态成分等.地理成分(geographical elements),基于地理分布原则而划分,结果构成各种现代分布类型,在我国尤以吴征镒划分的 15 个类型 33 个变型为最著名;发生成分(developmental elements),按发源地而划分,Engler 称为原始成分(origin elements);迁移成分(immigrant elements),按向某一特定植物区系所在地区迁移时所循的路线而划分,如沿山脉、河流、海岸、土壤、气候区

等; 历史成分 (historical elements), 按在某一时期成为某一指定植物区系的成员而划分, 例如北方第三纪成分等; 生态成分 (ecological elements), 按生长的特定生境而划分, 如适应海洋性潮湿气候的海洋成分, 适应大陆性气候的大陆成分, 形成和适应森林环境的森林成分, 形成和适应荒漠干旱环境的荒漠成分, 分布于高海拔地区的高山成分等。事实上关于区系成分的称谓是极为复杂的, 例如热带成分、温带成分既是地理成分又是生态成分, 其它还有所谓特有成分、残遗成分、第三纪成分、第四纪成分、侵入成分等名称。1992 年王文采对东亚植物区系属、种进行研究, 在很大程度上体现了地理分布与迁移路线、发生途径均相关的特点, 并称为“分布式样”。就整体而言, 综合地考察植物区系的地理成分及迁移、历史、生态等成分, 并指明整个区系的发生和发展的有所谓“北极第三纪植物区系成分” (Engler, 1936), 并形成被子植物北极起源说的基础, 此外较新的观点有“(东亚) 华夏植物区系成分” (张宏达, 1980, 1986, 1988), 它构成“亚热带起源说”的基础。

但除地理成分、生态成分较容易判断外, 其它成分均较难判断。汤彦承等^[1]认为全面地研究并确定 5 类成分是极为困难的, 不能仅利用形态—地理学方法, 它需要综合利用各种系统资料和先进技术。目前国内外已有将细胞学、分子生物学技术应用于与区系学相关的系统分类学研究。在国内, 1986 年李懋学等提出核型分析的标准化, 1995 年李林初详细研究松科的核型和系统发育关系, 1996 年徐炳声对染色体细胞学进行较全面总结, 1995 年裴颜龙等利用 RAPD (随机多态性) 技术对牡丹属植物遗传多态性进行检测, 1999 年李春香对活化石水杉 (*Metasequoia glyptostroboides*) 的野生和栽培居群进行 RAPD 分析, 认为个体间的遗传距离与地理分布相关^[2]。在国外, 1992 年 Kooistra 等对绿藻门拟刚毛藻属 (*Cladophoropsis*) 的分子遗传结构研究证实在分布区上存在替代差异, 同年 Scholin 等研究大西洋两岸甲藻门 *Alexandrium* 的替代分布现象, 认为分子进化数据支持单元起源的观点。此外, 屈良鹄、施苏华采用分子生物学技术, 在国际上首次发现裸子植物 rDNA ITS 区的长度特异性, 后施苏华等又以大分子 rDNA ITS 区和叶绿体 DNA matK 基因等为分子指标, 对金缕梅科^[3]、山茶科金花茶组等进行 RAPD、AFLP 等分析, 为建立新的系统关系提供大量数据。

3 关于特征植物区系成分形成和分化的观点

特征植物区系成分 (typical floristic elements) 是指能表征某一独立或某区域植物区系全部的或某一方面的特点、性质、起源和演化特征的区系成分。早期大多集中于对特有 (endemic) 属种问题的研究。例如对传统的“古特有现象”和“新特有现象”的研究, Morain^[4]、Rapoport (1982) 等人着重于地形地貌、气候、土壤等对特有现象的影响, 而 Stebbins 等以染色体差异为依据, 将特有现象区分为古特有种 (paleoendemisms)、分裂特有种 (schizoendemisms)、偏性特有种 (patroendemisms)、离生特有种 (apoendemisms) 等 4 种类型; 汤彦承等认为“中新世”可作为东亚地区被子植物古特有和新特有的分界期^[4]; 1995 年张宏达等对岭南约 102 个特有属研究后认为在形成机制上存在 5 种途径, 即地质的 (子遗的, 如四药门花属 *Tetrathyrium*)、土著区系的 (如圆籽荷属 *Apterosperma*)、特殊生境的 (如瑶山苣苔属 *Davaoshania*)、边缘效应的 (如川藻属 *Terniopsis*) 和自然杂交的 (如杜鹃花属 *Rhododendron*、山茶属 *Camellia* 的很多种系) 等。此外各种因素的作用是综合性的^[5], 例如其它有避难所性质的 (如 *Cathaya*)、气候因素的 (如 *Sargentodoxa*、*Bretschneidera*、

Eruthrophleum fordii)、生境片段化影响形成的(如普通野生稻 *Oryza rufipogon*、白木香 *Aquilaria sinensis*、野大豆 *Glycine soja*)等. 应俊生甚至将中国特有分布划分为 5 个类型^[6]. 1990 年, 吴征镒在“中国植物区系研究”“南方片专题会议”上, 提出将法瑞地植物学派的特征种概念(郑慧莹, 1964)应用于区系学研究, 既有群落学意义也有区系学意义, 一定程度地表明特定植物区系的区域性质、演化特点, 类似于关键种(key stone species), 亦表明该植物群落的类型、结构、演化历史, 例如井樱草科(Petrosaviaceae)井樱草(*Petrosavia sinii*)产热带东南亚至台湾、南岭地区, 被认为是第三纪古热带的孑遗种, 可能与古热带时期的典型森林植被有协同演化关系, 张宏达把它看作是东亚南部边缘典型常绿阔叶森林的“植被带特征种”, 也是“热带—亚热带植被整体性(1993)”的最好例证. 当然, 从科属区系地理学的角度研究属种分布区的结构和形成, 仍然有许多有趣的理论, 如残遗种(孑遗种 relic species)就有分类学上的残遗种、气候上的残遗种、地理上的残遗种等(缪汝槐, 1998), 其它典型的还有属内种间分化的各种替代学派等.

4 特征区系成分地带性分化研究的若干问题

关于物种种间、种内的分化在形态学、细胞学水平已有较多证据, 例如 Lesins & Gillies 对苜蓿复合群(*Medicago varia*)的研究(吴仁润译, 1986)等. 随着分子系统学的兴起, 在分子水平对属间、种间关系的研究也有了很多可靠的证据. 该方面研究可以用 1999 年屈良鹄等提出的“生物分子分类检索表”理论作为例证^[7]. 该检索表是由反映生物各等级阶元分类特征的 DNA 序列所构成的, 认为大分子 rRNA 基因保守区、变化区(二级结构)等可以作为通用的分子检索指标. 因此, 在理论上技术上开展生物各类群的分子鉴定均是可行的, 而且各种数据可以通过国际分子生物学数据库共享, 从而也为植物区系成分的区域分化和比较研究提供了理论依据. 1998 年, Xiang 等人^[8]曾以 rDNA ITS 序列、叶绿体 matK 为分子指标, 对七叶树属(*Aesculus*)(共 13 种)进行研究, 结果表明: 两者所得系统树与形态分类结果基本相似, 而且分布于旧世界(东亚、日本、欧洲, 叶绿体基因具 A-haplotype)的 6 种形成 1 群, 分布于新世界(北美东部、墨西哥、北美东南部, 叶绿体基因具 B-haplotype)的 6 种形成另 1 群, 地理区域差异很明显, 仅 *A. californica* 较特殊(分布于北美西部, 具 A-haplotype), 该研究是一个关于属内种间地理分化的典型例子.

至于对种内的分化问题, 利用 RAPD、AFLP 方法对其遗传多态性进行研究也是可行的. 如最近李春香^[3]、陈月琴^[9]等人的研究. 另对大血藤(*Sargentodoxa cuneata*)的 RAPD 分析^[10]也表明, 不同省区居群间 Jaccard 相似性系数值变动范围在 12.9%~43.9%之间, 而其遗传距离位于 39%~77.1%之间, 变化范围均较宽. 因此某些古老种系其分子进化水平和形态演化特征在变异幅度上是不相一致的.

进行全面的地带性分化研究, 目前仍有待于深入开展. 其中以分布于华南北回归线两侧地区的某些类群为对象有特殊意义, 例如半枫荷属(*Semiliquidambar*)、阿丁枫属(*Altingia*)、红苞木属(*Rhodoleia*)、猪血木属(*Euryodendron*)等. 一方面, 华南地区地理位置较特殊, 处于北热带、南亚热带、中亚热带的过渡地区, 北回归线横贯中部, 环境优越、热量丰富、雨量充沛, 植物区系具有相对的独立性, 特征成分替代明显, 该区域既是分布区的“敏感带”, 又是“极限带”, 在地质史上海陆相升降频繁, 因而对历史成分、发生成分、生态成分的阶段演化分析有一定意义. 对说明“特征种”的起源和演化有代表性. 另

一方面, *Semiliquidambar* (浙、闽、赣、粤、桂、琼)、*Euryodendron* (粤阳春、恩平、信宜、龙门; 桂平南、大瑶山) 均是中国特有属, 为高大乔木被认为是原始的类型, 在北回归线两侧呈狭长(岛) 带状分布, 处于古热带和泛北极植物区系界的分界带, 也是该地区植被的特征成分或特征种, *Semiliquidambar*、*Altingia*、*Rhodoleia* 等各有 4 ~ 5 种, 均具有种间替代分布特点, 甚或认为在 *Liquidambar*、*Semiliquidambar*、*Altingia* 3 属间、在 *Cleyera*、*Euryodendron*、*Eurya* 3 属间均存在明显的过渡性特征, 或认为 *Semiliquidambar*、*Euryodendron* 是通过杂交产生的。这些形态上的变化应当或者可能从遗传上、分子生物地理学特征上加以证实。

参考文献:

- [1] 汤彦承, 李良千. 试论东亚被子植物区系的历史成分和第三纪源头——基于省沽油科、刺参科和忍冬科植物地理的研究[J]. 植物分类学报, 1996, 34(5): 453 ~ 478.
- [2] 李春香, 杨群, 周建平, 等. 水杉自然居群遗传多样性 RAPD 研究[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1999, 38(1): 59 ~ 63.
- [3] SHI S H, ZHANG H D, CHEN Y Q, et al. Phylogeny of the Hamamelidaceae based on the ITS sequences of nuclear ribosomal DNA[J]. Biochem Systemat and Evol, 1997, 26: 55 ~ 69.
- [4] MORAIN S A. Systematic and regional biogeography[M]. New York: Nostrand Reinhold Company, 1984. 162 ~ 169.
- [5] ZOBEL M. Plant species coexistence: the role of historical, evolutionary and ecological factors[J]. OIKOS, 1992, 65: 314 ~ 320.
- [6] 应俊生. 中国种子植物特有属的分布区学研究[J]. 植物分类学报, 1996, 34(5): 479 ~ 485.
- [7] 屈良鹄, 陈月琴. 生物分子分类检索表——原理和方法[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1999, 38(1): 1 ~ 6.
- [8] XIANG Q Y, CARWORTHY D J, WOLFE A D, et al. Origin and biogeography of *Aesculus* L. (Hippocastanaceae): A molecular phylogenetic perspective[J]. Evolution, 1998, 52(4): 988 ~ 997.
- [9] 陈月琴, 庄丽, 屈良鹄, 等. 活化石植物银杏的形态与分子进化[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1999, 38(1): 16 ~ 19.
- [10] 廖文波, 邓嫣容, 陈月琴等. 中国特有植物大血藤属的 RAPD 分析. 中山大学学报(自然科学版), 1999, 38(1): 64 ~ 69.

The Discussion on the Typical Floristic Elements and Their Zonation Differentiation Problems

CUI Da-fang^{*}, LIAO Wen-bo, WANG Bo-sun

Abstract: This paper describes the progress on the study of floristic elements and Chinese Flora. Meanwhile, the significance and feasibility of adopting cytological and molecular biotechnical methods on the research of zonation differentiation and molecular biogeography of some typical floristic elements from south China were discussed.

Keywords: Flora; typical elements; zonation differentiation; molecular biogeography

^{*} Biotechnical College, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China