

安息香科的系统位置及地理分布

黄淑美

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要

安息香科为柿目一成员, 包括11个属, 为一自然的分类群。它与山茶科很接近, 并可能是从它的祖先类群演化而来的。本文分析其形态特征的演化趋势, 认为子房上位, 花冠裂片覆瓦状排列, 雄蕊为花冠裂片两倍, 花序圆锥花序为原始性状, 而子房下位, 花冠裂片镊合状排列, 雄蕊与花冠裂片的同数, 花序少花或单花为进化性状。安息香属为本科最大的属, 形态变异多样化, 既具有最原始性状, 为本科原始类群代表, 同时又有较多进化性状。其他各属可能是以它作为基干演化而来。从分析各属的分布区类型, 本科有7属分布于热带地区, 但仅有3属真正分布于热带, 其余4属分布于亚热带或其边缘地区。因此, 安息香科基本上是一个热带科, 但不典型, 它可能是从古热带山区的亚热带地区演化而来的。根据全科的属和种的统计, 有11属, 150余种, 间断分布于欧亚和美洲两大陆块上, 亚洲有10属, 57种, 主要分布于东亚, 在这一地区, 以我国秦岭和长江以南至南岭以北及华西南种类最丰富, 包括有最原始类群和系统演化各阶段类群; 热带南美洲有2属83种, 这一带种类虽丰富, 但仅2属及缺乏原始类群。因此, 我们称东亚为安息香科的分布和分化中心, 而热带南美洲为第二分布中心。根据化石记载结合本科现代分布格局, 我们推论, 安息香科在第三纪早期就已广泛分布, 其原始类群代表, 可能起源于白垩纪的华夏区系。

关键词: 安息香科; 系统位置; 地理分布

安息香科在柿目中, 与山矾科、山榄科和柿科关系较为密切, 同时它又与茶科有密切的亲缘关系, 故被认为它们共同起源于茶科的祖先类群。曾先后有17个属被组合在安息香科内, 但根据目前多数学者的意见, 由11个属组成是一个较为自然的分类群, 它含150余种, 间断分布于欧亚和美洲。在亚洲, 主要分布于东亚, 约在北纬 20° - 40° 之间, 以我国的秦岭、长江以南至南岭以北以及华西南为本科的主要分布中心。在美洲, 分布于北纬 40° 至南纬 30° 之间, 热带南美洲为本科的第二分布中心。在欧洲, 仅1属1种, 主要集中于地中海沿岸。研究和分析安息香科的系统演化, 揭示其分布格局的形成及其地理分布特点和扩散的规律, 对于阐明中国植物区系的发生和演化有一定意义。

安息香科的系统位置与组成

一. 安息香科的系统位置

国家自然科学基金资助课题

1994-04-27 收稿; 1994-08-23 修回

根据多数学者, 如 Bessey (1915), Rendle (1952), Melchior (1964), Thorne (1968), Takhtajan (1969) 和 Cronquist (1981) 等系统, 安息香科都置于柿目中, 柿目的成员中还有 3 个主要科, 即山矾科、山榄科、柿树科和一些小科, 如 Lissocarpaceae, Diclidantheraceae, Hoplestigmataceae 和 Sarcospermataceae 等。尽管各学者对柿目包括的成员和组成的方式(如再分亚目)有不同处理, 但总是将上述四个主科放置同一目中, 这表明它们之间的亲缘关系是很密切的。

A. Cronquist(1981)^[17] 认为柿目各科中都有一些原始的特征, 又有一些进化的特征, 他们之间似乎是平行的关系, 这些科中没有一个似是直接从现存的科演化来的。

Herbert F. Copeland (1983)^[16] 从本科的胚胎学和解剖学的研究结果证明, 安息香科与山茶科有许多共同的特征, 认为它们可能共同起源于山茶科的祖先。

二. 安息香科的组成

安息香科的成员, 各学者的处理意见不同, 曾先后有 17 个属被组合在该科内。它们是安息香属 *Styrax* Linn.(1753), 银钟花属 *Halesia Ellia* ex Linn.(1759), 花弄蝶属 *Pamphilia* Mart. (1837), 歧序安息香属 *Bruinsmia* Boerl. et Koord.(1893), 赤杨叶属 *Alniphyllum* Matsum. (1901), 茉莉果属 *Parastyrax* W. W. Smith (1911), 白辛树属 *Pterostyrax* Sieb. et Zucc. (1901), 秤锤树属 *Sinojackia* Hu (1928), 山茉莉属 *Huodendron* Rehd. (1935), 木瓜红属 *Rehderodendron* Hu(1935), 陀螺果属 *Meliiodendron* Hand. - Mazz.(1922), 山矾属 *Symplocos*(1760), 蜂巢安息香属 *Foveolaria* Ruiz et Pav. (1794), 非洲安息香属 *Afrostyrax* Perk. et Gilg (1788), 蒜味属 *Hua* Pierre et De Wild (1906), *Diclidanthera* Mart. (1827) 和尖药树属 *Lissocarpa* Benth. (1876)。

除了前面 11 个属外, 其余 6 个属都先后分别被独立成科或被组合到其他科中, 或降为属下的等级。近代的多数学者, 如 G. Wangenitz (1964)^[35], H. Melchior (1964), Baos (1972), A. Cronquist(1981), 均赞成安息香科由 11 个属组成, 仅少数学者, 如 J. Hutchinson (1967)^[23], 仍将 *Afrostyrax* 保留在安息香科内。广义的安息香科花粉形态的研究(梁元徽等) (1985)^[11], 亦证明安息香科由 11 个属组成为一较自然的分类群。本文支持这种见解。

安香息科形态的演化趋势

1. 子房上位经半下位, 演化为近下位至下位, 此乃区分属级的重要性状。
2. 雄蕊为花冠裂片的倍数至同数, 即雄蕊 10(-12-14) 枚或 8-16 枚; 花丝等长至不等长。
3. 花冠裂片花蕾时从覆瓦状排列至镊合状排列。此外还有稍内向覆瓦状排列和稍内向镊合状排列的过渡类型。
4. 花序从圆锥花序经总状花序或聚伞花序演化为 1 至 2 花聚生。
5. 子房室隔膜从不完全形成(常是上部 1 室, 下部 3 室)至完全形成; 子房 5-3 室至 1 室, 胚珠每室多颗至 1 颗; 珠被 2 层至 1 层。

6. 果实小型至大型; 果皮平滑至具棱或翅, 不开裂至开裂; 种子无翅至具翅。
7. 裸芽至具芽鳞包裹。
8. 花梗无关节至具关节。
9. 星状毛少辐线至多辐线; 星状柔毛至星状绒毛。

安息香科各属的系统位置和分布格局

1. 安息香属 (*Styrax*) (图 1:1): 为现存该科种类最多, 分布最广, 性状分化最强烈的一群, 它既具有子房上位, 子房室隔膜不完全形成和花冠覆瓦状排列等原始性状, 又具花冠镊合状排列等的先进性状。同时, 有些性状的出现, 显示出本科各属演化的各个阶段, 如花冠裂片既有两种排列形式, 又有两种中间类型; 花序的演化过程为花数目逐渐减退, 如陀螺果属花 1-2 朵聚生, 如似少花亦见于 *Styrax macrocarpus* 和 *S. zhejiangensis*, 银种花属的花 4 数, 有时亦见于 *S. suberifolius* 和 *S. argentifolius*。花粉形态的研究 (梁元徽等 1985), 显示本属的花粉形态有其他各属演化的踪迹, 由此不难看出, 以安息香属为基干, 其他各属都可能是该属直接或间接的衍生类群。

按照 J. Perkins (1907) 系统, 本属分两个组和两个系。

(1) 安息组 Sect. *Styrax* 分两个系

覆瓦状花冠系 Ser. *Imbricatae*: 花冠裂片在花蕾时覆瓦状排列, 子房有胚珠 16-24 颗。有 27 种, 其中我国有 18 种。

分布于中国-日本森林亚区有 6 种: *S. zhejiangensis* 为浙江特有, *S. supaii* 和 *S. macrocarpus* 为湖南和广东共有, *S. bashanensis* 为安徽特有, *S. japonicus* 从南岭以北分布至黄河以南, 并分布至朝鲜和日本, *S. obassia* 分布我国东部, 约从北纬 23° 向北分布至辽宁省东南部, 在日本可达北海道南部, 为本科在东亚分布最北的一种, *S. shiraianus* 为日本特有。

分布于中国-喜马拉雅亚区的有 6 种: *S. huanus* 和 *S. wilsonii* 为四川特有, *S. limprichtii* 和 *S. perkinense* 为云南和四川共有, *S. rugosus* 从云南南部分布至缅甸, *S. hookeri* 从云南、西藏向南分布至印度东北部。

上述两区共有的有 4 种: *S. roseus* 分布华中和西南, *S. tonkinensis* 从我国西南部向南延伸至越南, *S. odoratissimus* 分布长江以南至南岭以北; *S. hemsleyanus* 分布于秦岭以南至云贵高原以北。

分布于马来西亚亚区有 3 种: *S. grandiflorus* 和分布于中国-日本森林亚区的 *S. japonicus* 在形态上很相似, 它们从南岭各自代表着向南和向北分布的地区替代种, 前者从我国西南分布至印度东北部和缅甸, 向东南分布至台湾和菲律宾北部, *S. macranthus* 分布云南和广西南部, *S. chrysocarpus* 为云南特有。

分布于北美和中美的有 8 种: *S. platanifolius* 和 *S. taxanus* 分布于美国南部德克萨斯, *S. officinalis* 两变种 var. *californius* 和 var. *fulvus* 亦分布于加利福尼亚, *S. youngae* 和 *S. jaliscana* 分布于墨西哥和德克萨斯, *S. grandifolius* 和 *S. americanus* 分布于美国东南部, *S.*

glabrescens 分布于墨西哥向南达巴拿马。

分布于欧洲仅1种: *S. officinalis* 分布于地中海沿岸。

镊合状花冠系 Ser. *Valvatae*: 花冠裂片在花蕾时镊合状排列, 子房约有胚珠16颗, 共有99种, 亚洲26种, 我国有15种。

分布于中国—日本森林亚区有4种: *S. faberi*, *S. confusus* 和 *S. calvescens* 从长江流域以南分布至南岭以北, *S. wuyuanensis* 分布于浙江, 安徽和江西西北部交界的小范围内。

分布于中国—喜马拉雅亚区有1种: *S. hookeri* 分布于西藏东南部和印度东北部。

上述两亚区共有2种: *S. dasyanthus* 分布于秦岭以南至南岭以北; *S. suberifolius* 广布于我国南部和越南。

分布于马来西亚亚区有8种: 除 *S. formosanus* 分布于我国南部及台湾外, 有4种 *S. chinensis*, *S. chryscarpus*, *S. hainanensis* 和 *S. argentifolius* 从我国南部延伸至中南半岛, 另有3种 *S. benzoides*, *S. serrulatus* 和 *S. agrestis*, 向南分布可达马来西亚。

此外, *S. caudatus* 和 *S. virgatus* 分布于印度东北部, *S. caseariifolius* 分布于缅甸和泰国。另外有 *S. benzoin*, *S. crotonoides*, *S. ridleyanus*, *S. litesordes*, *S. rufopilosus*, *S. oliganthus*, *S. annamensis*, *S. finlaysonianus* 8种分布于中印半岛和马来西亚。

分布于热带美洲的有74种, 主要集中于圭亚那高原区、亚马逊区、加勒比海区和安第斯山区, 最南可达圣卢西亚山, 约南纬33°。

(2) 蜂巢安息香组 Sect. *Fovelaria*: 花冠裂片在花蕾时镊合状排列, 子房有胚珠3—5颗, 有2种, *S. obtusifolius* 分布于古巴, *S. foveolaria* 分布于安第斯山。

从上述分布可以看出, 安息香属分布欧、亚和美洲, 形成洲际间断分布格局。原始类群覆瓦状花冠系大部分种类分布在北纬23°—40°之间, 主要分布于东亚, 尤以我国的南岭以北至黄河和秦岭以南的种类最集中; 其次是美国南部, 欧洲仅1种 *S. officinalis* 代表了该地安息香科唯一残存种, 但它的两个变种 var. *fulvescens* 和 var. *californius* 同时分布于北美的西南部, 而这些种和变种又与东亚的 *S. japonicus* 性状十分相似, 这表明它们之间的密切联系。镊合状花冠系分布于北纬23°至南纬33°, 以热带南美洲种类最多, 其次是东亚, 欧洲没有分布。蜂巢安息香组为本属的进化类群, 仅2种, 分布于南美, 是当地镊合状花冠系类群进一步演化而来的。

海拔分布在东亚一般为500—1500m, 而在西南山区可达2000—3000m。

美洲虽拥有本属原始和进化类群, 并且为现代安息香属种类最多的地区, 但原始类群种类少, 而且均集中于北美, 而热带南美洲全部的种类均为高级进化类群; 东亚缺乏本属进化类群, 但原始的种类最多, 因此我们认为东亚为本属的原始分布中心, 热带南美洲则为本属的次生分布中心。

2. 花弄蝶属 (*Pamphilia* Mart.) (图2:1): 与安息香属的关系最为密切, 可能是从安息香属的进化类群直接演化而来的, 除了雄蕊减退为5枚, 其余性状都十分相似。3种 *P. pedicellata*, *P. styracifolia* 和 *P. aurea*, 均分布于委内瑞拉的加拉加斯至巴西的圣佛朗西斯科河岸, 约在西经40°—66°, 北纬10°—南纬18°之间, 全为当地特有。

3. 歧序安息香属 (*Bruinsmia* Boerl. et Koord.) (图1:5, 图2:2): 与安息香属的原始类群关系密切, 花有时杂性异株, 与柿科有密切关系, 花梗具关节, 花序为二歧总状或圆锥花序, 花冠

覆瓦状排列, 子房5室, 果具多数两端尖的种子。有2种, *B. polyspermia* 从我国云南向南及向西分布至中印半岛, 约在北纬 10° — 24° , 东经 90° — 105° 之间。另一种 *B. styracoides* 为上种的替代种, 广布于马来西亚及菲律宾北部, 约在北纬 5° 至南纬 10° , 东经 100° — 140° 之间, 海拔400—1600m的热带雨林中, 本属为古热带印度马来西亚植物区系成分, 从我国西南发生, 通过中印半岛到达加里曼丹, 然后散布至菲律宾北部。

4. 赤杨叶属 (*Alniphyllum* Matsum.) (图3:1): 与安息香属同为子房上位, 但子房5室, 有完全的隔膜, 每室胚珠多颗, 蒴果开裂, 种子两端有翅, 与山茉莉属关系更为密切。有3种, 广布于我国长江流域以南, 向西达印度东北部, 向南延伸至中南半岛北部, 向东达台湾, 约在北纬 10° — 23° , 东经 100° — 122° 之间, 生于海拔200—2200m的常绿林中, 常为上层乔木, 但在林中不占主要地位。 *A. fortunei* 分布广泛, *A. eberhardtii* 分布区较狭, 从云南东南和广西南部向南分布至越南北部; *A. pterospermum* 为台湾特有, 与 *A. fortunei* 是形态相似的近缘种, 这至少表明在台湾还是大陆的一部份时就传播过去, 并进一步演化和发展。

5. 山茉莉属 (*Huodendron* Rehd.) (图2:3): 与赤杨叶属近缘, 主要同为蒴果开裂, 种子两端有翅, 果实和花粉粒(13—22 X 15—22)均为本科最小的, 花瓣分离, 与雄蕊不贴生, 与歧序安息香属也有亲缘关系。3种, 广布于我国南部和西南部, 向西达印度东北部, 向北不跨过南岭, 向南不达海南, 向西南可分布至中印半岛北部, 约在北纬 12° — 27° , 东经 97° — 115° , 常生于海拔200—2800m山谷雨林中。 *H. biaristatum* 为广播种, 其变种 *var. parviflorum* 向东可分布至华南北部, 其余2种 *H. tibeticum* 和 *H. tomentosum* 分布区狭窄, 主要在我国西南部。

6. 银种花属 (*Halesia* Ellia ex Linn.) (图2:3; 图3:2): 主要性状为果具2—4宽翅而异于安息香科其他各属, 但子房下位, 冬芽有鳞片包裹, 与木瓜红属和陀螺果属关系密切。4种, 我国特有1种 *H. macgregorii*, 分布于我国东南部, 约北纬 23° — 30° , 东经 109° — 120° 之间, 海拔700—1200m的山谷阴湿林中, 另3种 *H. carolina*, *H. diptera*, *H. parviflora* 和2变种, 分布于美国东南部海岸平原及墨西哥湾沿岸平原, 约在北纬 35° — 40° , 东经 80° — 98° 之间。上述分布表明, 该属为东亚和北美间断分布的属, 说明东亚和北美区系有密切联系, 特别是上述的分布区中, 具有相似而优越的自然历史条件, 所以有较多的亲缘属种存在。尽管两地缺乏共有种, 但它们之间的联系, 可能和其他两地具有共有种一样, 是在北美大陆脱离欧亚大陆之前就已存在的。

7. 陀螺果属 (*Meliiodendron* Hand.—Mazz.) (图3:3): 该属的冬芽具鳞片包裹, 花序的花减退为单生或成对生于落叶痕上, 子房2/3下位, 与木瓜红属均属于较进化的类群。仅1种 *M. xylocarpum* 为我国特有, 分布于秦岭以南至南岭以北, 西部达四川, 约北纬 22° — 23° , 东经 105° — 120° 之间, 海拔1000—1500m的阔叶林中。从现代分布和形态表明, 本属由于花少, 果大而少, 缺乏有利于远距离传播的构造, 在自然条件下, 繁殖能力差, 目前已成为濒危植物。

8. 木瓜红属 (*Rehderodendron* Hu) (图3:4): 该属的子房下位, 果大, 木质, 具5—10棱, 冬芽有鳞片包裹, 与陀螺果属近缘, 花序为多花排成总状花序或圆锥花序, 但不及陀螺果属为单至双花的进化。4种, *R. macrocarpum*, *R. kwangtungensis*, *R. kweichowensis* 和 *R. indochinensis*, 分布于长江和秦岭以南至南岭以北, 西北可达四川盆地和横断山脉, 西南延伸至

越南北部, 约北纬 $17^{\circ}-31^{\circ}$, 东经 $98^{\circ}-118^{\circ}$ 之间, 海拔 100-1400m 的热带和亚热带阔叶林中。 *R. kwangtungensis* 和 *S. macrocarpum* 为一形状相似亲缘关系密切的替代种, 它们以中国-日本和中国-喜马拉雅两亚区为界, 分别向东和向西散播。

9. 白辛树属 (*Pterostyrax* Sieb. et Zucc.) (图 3:5): 该属以其花序为伞房状圆锥花序, 花梗极短, 果皮薄脆壳质等特征区别于安息香科其他属, 但子房下位, 果实有棱或翅, 与秤锤树属近缘。3种, 分布于我国和日本。在我国分布于秦岭和长江以南, 南岭和云贵高原以北, 而日本分布于本州近畿以西、四国和九州, 约北纬 $23^{\circ}-38^{\circ}$, 东经 $102^{\circ}-140^{\circ}$ 之间, 分布于海拔 400-2600 m 之间。 *P. corymbosus* 为我国和日本共有。 *P. hispidus* 和 *P. psilophyllus* 分别为日本和我国特有。分布于我国的 2 种为一对亲缘关系密切的替代种, 它们以雪峰山东西向为界, 向东和向西分布, 这一分界线的自然条件差异明显, 也是分布于我国长江以南其他植物东西向的分界线和过渡地带。而分布于日本的 *P. hispidus* 与分布于我国的 *P. psilophyllus* 形态性状亦很相似, 以致于过去分类学家误将二者鉴定为同一种。这种间断分布是由于两地的自然条件相似形成的。无疑, 它们起源于共同的祖先。

10. 秤锤树属 (*Sinojackia* Hu) (图 1:2): 该属子房下位, 果中等大, 木质, 具长喙, 平滑或具棱。5种, 全为我国特有, 分布长江以南, 南岭以北, 向西可达四川乐山和康定, 约北纬 $24^{\circ}-33^{\circ}$, 东经 $102^{\circ}-120^{\circ}$ 之间, 分布在我国东南部海拔 100-150m, 而在西北部可达 3500m 的高山林中。 *S. xylocarpa*, *S. dolichocarpa* 和 *S. sarcocarpa* 分别为江苏 (南京和江宁)、湖南 (石门) 和四川 (乐山) 小范围所特有, 其余 2 种 *S. rehderiana*, *S. henryi* 分布区稍广。由于果实和种子缺乏有利传播的构造, 自然繁殖力较弱, 亦为濒危植物。

11. 茉莉果属 (*Parastyrax* W. W. Smith) (图 1:4): 该属花的各部份构造与安息香属近似, 但子房下位, 果肉质, 不开裂, 无棱, 代表进化类群。2种, *P. lacei* 和 *P. macrophyllus* 分布于云南东南部, 向西南分布至缅甸, 约在北纬 $22^{\circ}-24^{\circ}$, 东经 $95^{\circ}-105^{\circ}$ 之间, 生于海拔 120-240m 的沟谷雨林中。

通过上述的分析, 安息香科的演化, 可能从原始的安息香属为基干, 分两条路线演化: 一、包括安息香属、歧序安息香属、花弄蝶属、赤杨叶属、山茉莉属 5 个属, 共同的特征是子房上位至半下位, 果无翅无棱, 花冠裂片镊合状或覆瓦状排列。安息香属被认为是最原始的类群, 花弄蝶属与它关系最为密切, 可能是由它的进化类群蜂巢安息香组的雄蕊减退而来的。歧序安息香属与安息香属的关系也密切, 但种子小而有皱纹, 两端尖, 花瓣分离, 又与花萼不贴生有区别, 而与赤杨叶属和山茉莉属也有联系。但山茉莉属可能是从原始的安息香科植物的子房上位向下位演化的过渡类群。二、包括陀螺果属、木瓜红属、银钟花属、茉莉果属、白辛树属和秤锤树属 6 个属, 主要特征是子房 3/4 下位至下位, 果实具棱或翅, 花冠裂片覆瓦状排列。前 3 属的冬芽均有鳞片包裹, 保护幼体越冬, 其中前 2 属果大, 木质, 具棱, 自然条件下难于散播远处, 分布区狭窄。银钟花属果较小, 有宽翅, 利于传播, 分布区较广, 它们都是属于较进化的类群。白辛树属果皮脆壳质, 果实有翅或长毛, 有利传播, 亦能漂洋过海, 它与银钟花属可能有共同起源。秤锤树属和茉莉果属的外果皮肉质, 均为裸芽, 它们有亲缘联系, 从花和花序的构造看, 茉莉果属又与安息香属近似。上述许多属的一些特征都可从安息香属反映出来, 说明它们都直接或间接与安息香属有联系。

安息香科4个属有染色体资料, 安息香属和花弄蝶属 $2n=16$, 银钟花属和白辛树属 $2n=24$, 其他属资料尚缺, 有待进一步研究。

从各区的分布来看, 安息香科其他各属的分布范围都不超越安息香属的分布范围, 亦就是说, 凡是有安息香属以外的属存在的地区, 就必有安息香属的踪迹。如亚洲 10 属、北美 2 属、南美 2

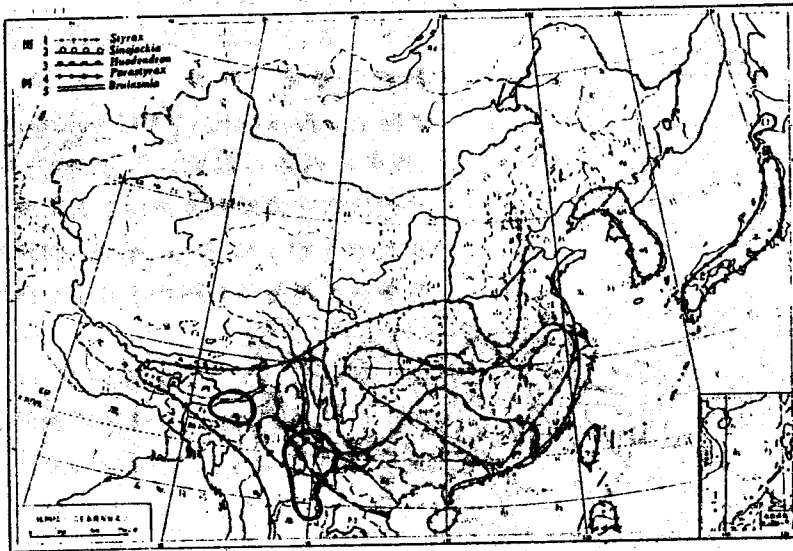


图1 安息香属、秤锤树属、山茉莉属、茉莉果属和歧序安息香属的分布图

Fig. 1 Distribution map of *Styrax*, *Sinojackia*, *Huodendron*, *Parastyrax*, *Bruiasmia*

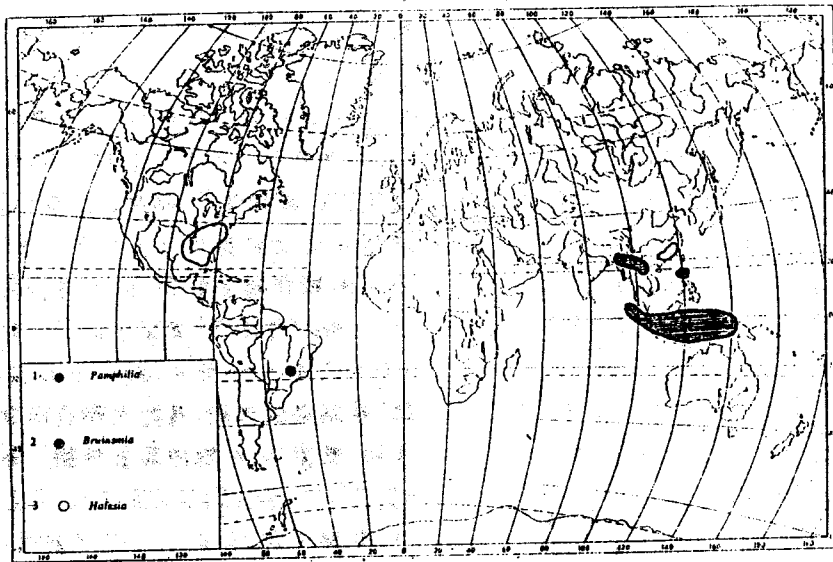


图2 花弄蝶属、歧序安息香属和银钟花属的分布图

Fig. 2 Distribution map of *Pamphilia*, *Bruinsmia* and *Halesia*

属、欧洲连化石记载有 3 属，这些地区分布的属中都有安息香属存在，如马来西亚 2 属、菲律宾 2 属、海南岛 2 属、日本 2 属、台湾 2 属，其中都有安息香属存在。这些例子说明安息香科的系统演化与其分布有密切的联系。

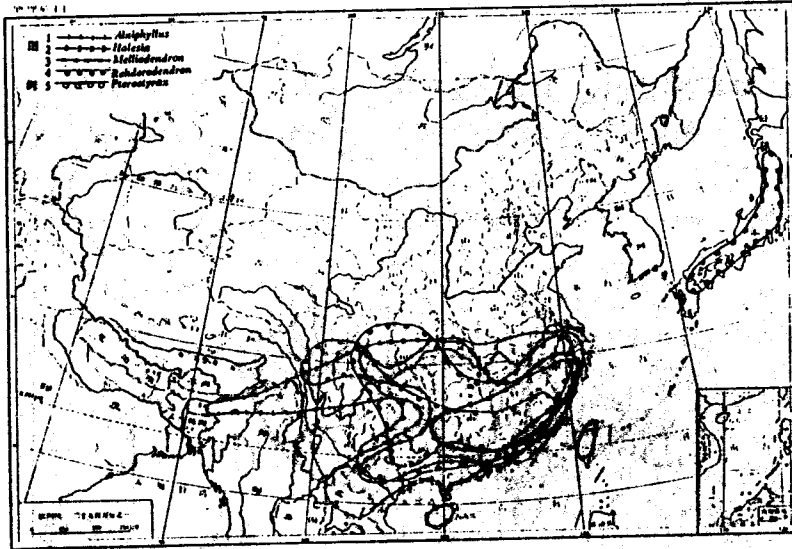


图 3 赤杨叶属、椴树花属、陀螺果属、木瓜红属、白辛树属的分布图

Fig. 3 Distribution map of *Alniphyllum*, *Halesia*, *Melliodendron*, *Rehderodendron* and *Pterostyrax*

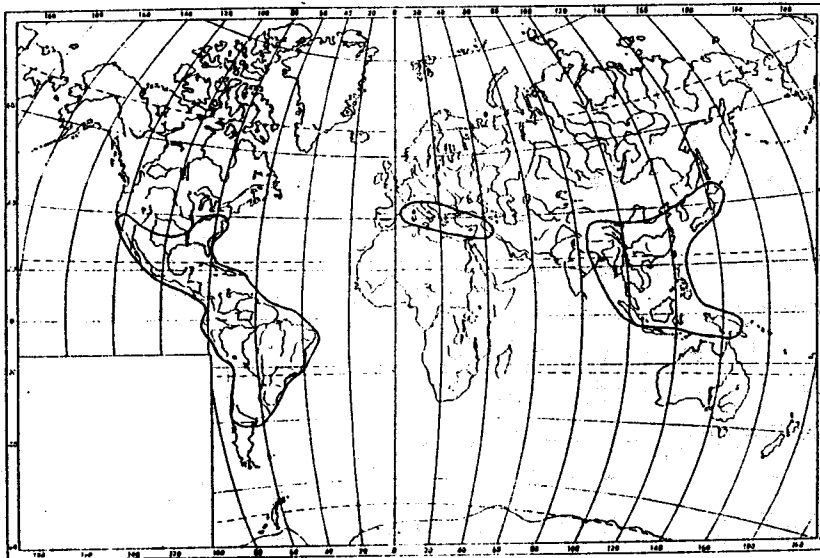


图 4 安息香科的间断分布

Fig. 4 Discontinuous distribution of the family Styracaceae

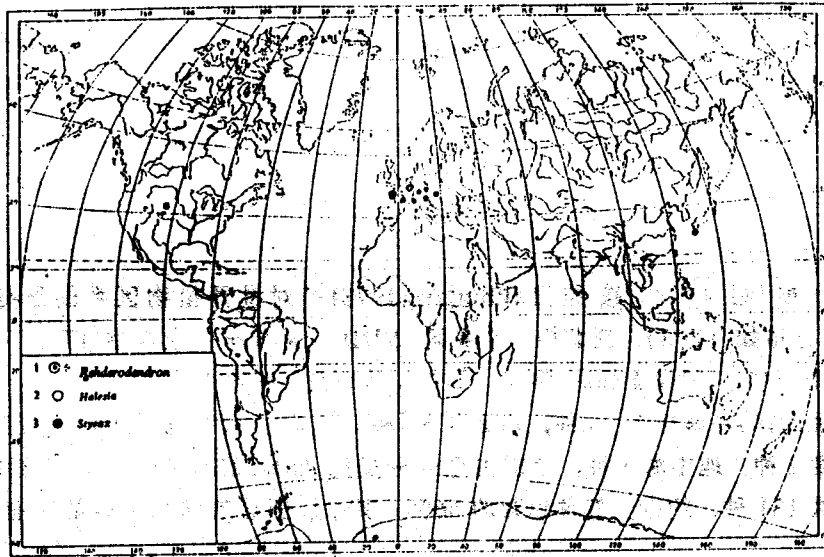


图5 安息香科化石发现地点

Fig. 5 Map showing the distribution of Styracaceae Fossils discovered

安息香科各属分布型

按照吴征镒(1991)^[5]关于“中国种子植物属的分布区类型”的归类,现将安息香科11个属归纳如下:

1. 泛热带分布: 安息香属—欧洲温暖地带、中国至马来西亚和美国至南美洲。
2. 热带亚洲分布: 木瓜红属、山茉莉属、赤杨叶属—华南至越南。茉莉果属—华南至缅甸和泰国; 歧序安息香属—苏门答腊、喜马拉雅星散布至华西南。(按吴征镒归为印度、华西南,但印度未见)
3. 东亚、北美间断分布: 银种花属—华东南、北美。
4. 东亚分布: 白辛树属—中国、日本分布。
5. 中国特有分布: 秤锤树属、陀螺果属—华南。(后者吴征镒归为华南至越南,但越南未见)
6. 热带南美洲分布: 花弄蝶属。

安息香科11个属,其中属温带分布的有4个属,属热带分布的7个属,分别占全科属总数的36%和64%。然而属于热带分布的7个属中,只有3属真正分布于热带地区,其余4属分布于热带边缘或亚热带地区。安息香属是本科种类最多的一属,有128种,间断分布于欧、亚和美洲的热带、亚热带和温带地区,而以热带种类占多数,达全属种类的70%,亚热带和温带占30%。其余各属种类最多不超过5种。此外,除银钟花属为东亚和北美间断分布,花弄蝶属为南美特有外,其余8属均分布于东亚,而以我国秦岭和长江以南至南岭以北,以及华西南一带为主要分布中心,5

个属向西南分布达中印半岛,2个属最南分布至马来西亚(加里曼丹和菲律宾),2个属向东分布至台湾,2个属向北分布至日本和朝鲜。如果说,属的多样化中心是在东亚,那么热带南美洲则是种的多样化中心。从整体上说,安息香科是一个热带科,但不是典型的热带科,它可能是从古热带山区的亚热带地区演化而来的。

种的分布

1. 世界分布(图4) 按照 Takhtajan (1978)^[4]对世界植物区系的划分,安息香科的种/属在各区的分布如(表1):泛北极:东亚区 57/10,大西洋-北美区 17/2,地中海区 1/1;古热带:印度区 5/4,印度支那区 24/5,马来西亚 11/2;新热带 83/2。

各区特有种的比较:新热带 76种,东亚区 34种,北美-大西洋 10种,印度支那和马来西亚各 4种,印度 2种,地中海 1种,分别占全部种类的 42%、21%、6%、2%、1.3%、0.6%。各区的特有种总数共 131种,约占全部种总数的 66%,其中以新热带和东亚区的特有种的百分比最高。

以上统计数字说明:东亚区有 10属 57种,特有种 34种,是现代安息香科主要分布区,也为现代物种分化较为剧烈的关键地区。新热带有 2属 83种,特有种 76种,它们是从北美洲经加勒比地区进一步演化和发展而来的,物种分化较剧烈,形成安息香科的第二主要分布区。印度区、印度支那区以及马来西亚区植物则都是从东亚区分化和传播过去的;地中海区在地质年代遭受冰川严重破坏,现存的植物为当地残余代表,与北美-大西洋区植物和东亚及欧洲的植物有密切的亲缘关系。

2. 中国分布 我国有安息香科 10属, 54种,分别占该科全部种的 34%、属的 91%。各属的分布情况如下:安息香属 32/128, 25%(代表中国种数/属总种数/以及占世界总种数的百分比,下同),歧序安息香 1/2, 50%,山茉莉属 3/3, 100%,赤杨叶属 3/3, 100%;木瓜红属 5/5, 100%,陀螺果属 1/1, 100%,银钟花属 1/4, 25%,秤锤树属 5/5, 100%,白辛树属 2/3, 67%,茉莉果属 2/2, 100%。

综上所述,分布于我国的 10个属,有 6个属全部种类均分布于我国,1个属占有 2/3种,1个属占有 1/2种,2个属占有 1/4种,可见我国种属之丰富在世界之前列。

按照吴征镒(1979)^[5]关于中国植物区系划分,安息香科植物在中国各亚区的分布如下:(表2)

中国-日本森林亚区 30/8(代表种/属,下同),中国-喜马拉雅森林亚区 24/7,马来西亚亚区 22/6。前一亚区中无论种数还是属数均居第一位,尤以其中的四个地区(华东 21/7,华南 18/9,华中 17/8,滇黔桂 17/7)种属都较丰富,而其他两亚区中的仅横断山脉 18/7,滇缅泰 19/6的种属数亦丰富外,其余地区就较稀少了。

中国特有属有 2属,特有种有 34种,分别占国产属种总数的 20%和 58%,分布于各亚区的特有种依次如下:中国-日本森林亚区 12种(包括各地区共有的,下同),占 22%,中国-喜马拉雅森林亚区 8种,占 15%,马来西亚亚区 5种,占 9%,前两区共同特有 9种。另有 6属, 11种虽不是我国特有(但可称半特有),但它们是发生于我国,然后向南及西南扩散至中印半岛、马

表 1 安息香科世界植物区的分布

Table 1 Number of species of Styracaceae in floristic regions of the world (Floristic system after A. Takhtajan)

属 Genera	泛北极 Holarctic Kingdom			古热带 Paleotropical Kingdom			新热带 Netro- pical Kingdom	世界总种数 Total number of species
	东亚区 Eastern Asia region	大西洋北美区 North Ameri- can Atlantic region	地中海区 Mediterranean region	印度区 Indian region	印度支那区 Indochinese region	马来西亚区 Malaysian region		
安息香属 <i>Styrax</i>	33	14	1	2	15	10	80	128
歧序安息香属 <i>Bruinsmia</i>	1			1	1	1		2
山茉莉属 <i>Huodendron</i>	3			1	3			3
赤杨叶属 <i>Alniphyllum</i>	3			1	2			3
木瓜红属 <i>Rehderodendron</i>	5				3			5
陀螺果属 <i>Melliodendron</i>	1							1
银钟花属 <i>Halesia</i>	1	3						4
秤锤树属 <i>Sinojackia</i>	5							5
白辛树属 <i>Pterostyrax</i>	3							3
花弄蝶属 <i>Pamphilia</i>							3	3
茉莉果属 <i>Parastyrax</i>	2							2
各区属总数 Number of genera	10	2	1	4	5	3	2	11
各区种总数 Number of species	57	17	1	5	24	11	83	159
特有种数 Number of endemic species	34	10	1	2	4	4	76	131

表 2 中国安息香科在主要植物区的分布

Table 2 Number of species of Styracaceae in the main floristic regions of China (Floristic system after C. Y. Wu)

属 Genera	泛北极区 Holarctic Kingdom							古热带区 Paleotropical Kingdom				全国总种数 Number of total species in China
	中国-日本亚区 Sino-Japan forest subkingdom				中国-喜马拉雅亚区 Sino-Himalayan forest subkingdom			马来西亚亚区 Malaysian subkingdom				
	华东 E. China	华中 C. China	华南 S. China	滇黔桂 Y.G.G	云南高原 Yunnan plateau	横断山脉 Heng- duanshan	东喜马拉雅 E.Himalay	台湾 Tai- wan	南海 S. China king sea	北部湾 Tong- Gulf	滇缅泰 Y.B.T	
安息香属 <i>Styrax</i>	12	9	10	8	5	10	5	4	4	4	9	32
歧序安息香属 <i>Bruinsmia</i>											1	1
山茉莉属 <i>Huodendron</i>		1	1	2	1	2	1			1	2	3
赤杨叶属 <i>Alniphyllum</i>	1	1	1	2	1	1		2	1	2	2	3
陀螺果属 <i>Melliodendron</i>	1	1	1	1		1						1
木瓜果属 <i>Rehderodendron</i>	1	1	2	2		1					3	4
银钟花属 <i>Halesia</i>	1	1	1	1								1
秤锤树属 <i>Sinojackia</i>	1	1	2			2						5
白辛树属 <i>Pterostyrax</i>	2	2	1	1	2	1						2
茉莉果属 <i>Parastyrax</i>											2	2
各区属总数 Number of genera	7	8	8	7	4	7	2	2	2	3	6	10
各区种总数 Number of species	21	17	19	17	9	18	6	6	5	7	19	54
特有种数 Number of endemic species	2	2	5	0	0	4	0	0	2	0	2	32

附注: Y.G.G=Yunnan, Guizhou, Guangxi; Y.B.T=Yunnan, Burma, Thailand

来半岛和马来西亚。此外还有3种是从我国东部传播至日本的。

根据上面分析,中国—日本森林亚区以及其他两亚区中的横断山脉和滇、缅、泰地区是我国安息香科种类丰富的地区,有10属49种,分别占国产数的100%和90%,而且许多特有种和特有属亦都集中这些地区。

讨论与结论

一. 分布中心

根据本科在世界各区的分布分析和统计,东亚有10属,57种,分别占属和种数的91%和36%。这一地区,尤以我国秦岭和长江以南至南岭以北以及华西南地区,为安息香科植物分布最集中的地区,不仅种类丰富,而且有本科的原始类群及系统演化的各主要阶段的类群;特有属8属,特有种34种,且多为古老性质。因此,这个地区不仅是分布中心和多样化中心,而且可能是早期发生和分化的关键地区。热带南美洲是安息香科种类最多的地区,有2属,83种,分别占属和种总数的18%和52%,特有种76种,从属的演化水平来看,这里虽有原始的安息香属,并有较多的种类,然而这里的全部种类缺乏原始的类群(安息香属覆瓦状花冠系),也缺乏反映本科系统演化的各主要阶段的类群,特有属1属,特有种多为新特有。因此我们认为热带南美洲是本科的第二主要分布中心。

二. 现代分布格局形成的原因

1. 地质原因 在本科11个属中,安息香属间断分布于欧亚和美洲两大陆块上;银钟花属间断分布于东亚和北美;安息香属和白辛树属间断分布于日本和中国大陆;安息香属和赤杨叶属间断分布于中国大陆和台湾。安息香科某些属间断分布的形成,可利用板块学说给予满意的解释。

2. 气候原因 古气候资料证明:在晚白垩纪至早第三纪始新世,全球的温度随纬度的变化不如现在明显,北半球气温比现在温暖,两半球植物交流并不明显地受气候条件限制,安息香科植物在当时的分布应比现在更偏北。到了晚第三纪渐新世,由于全球气温下降,特别是欧亚和北美在北纬 50° 以北广大地区普遍受冰川的影响,大多数植物受到了毁灭性的打击而消失,安息香科植物也不例外,只有少数一些种类在冰川以外地区找到避难所,并且被迫向南迁移至适宜的生长环境。因此安息香科植物的种类在当时只能保存在东亚和北美。而南美的丰富安息香科植物,则可能是在第三纪时,当南北美还有联系之前的热带北美复合体演化而来的(P. H. Raven et D. I. Axelrod (1974)^[28]。欧洲受冰川的影响尤其严重,因此安息香科植物几乎全被毁灭。

3. 植物的适应 植物类群对环境的适应是决定其分布的重要原因之一。本科植物大多具有喜温暖潮湿的特性,是热带亚热带温暖条件下的产物。第四纪冰川使安息香科植物在北半球寒冷的大部份地区消失,但冰川退却后,它们的形态发生了变异,使能适应较寒冷的气候,如某些属的冬芽具鳞片包裹,使幼体能得到保护过冬。安息香属虽绝大多数为裸芽,但玉铃花 *Styrax obassia* 的叶柄基部膨大,行使鳞片功能,包围着冬芽,使其能够分布至北纬 40° 。此外,果实和种子大小和形状,对植物的传播关系很大,如银钟花属的果虽中等大,但具宽翅,故能远播重洋,分居于欧、

亚和北美大陆,而陀螺果属和木瓜红属果大,无翅,种子又少,传播能力就差,只能生长在一狭小地区,目前,已成为濒危植物。

三. 起源时间与地点

安息香科化石资料,以安息香属(*Styrax* Linn.) (J. Parkin 1907)^[27](图5:3)较为丰富,在第三纪始新世至第四纪地层中,在欧洲地中海沿岸,东亚的日本,北美的大西洋沿岸,南美的智利等地,先后找到了十余种化石,其中大部份为叶子,只有在奥地利第三纪地层发现的是具花冠和花药的化石;瑞士第三纪发现的为具果的化石,并且有不少化石与现代生活植物在形态上是十分相似,如日本第三纪至第四纪地层发现的*S. japonicus* var. *fossile*和*S. obassia* var. *fossile*不仅与现存当地植物相似,而且分别与现代生存于北美的*S. americanus*和*S. grandiflorus*在形态上也十分相似。北美大西洋第三纪地层发现的*Styrax laramiensis*化石又与欧洲现存的*S. officinalis*十分接近。显然,这些化石的存在揭示了欧亚和北美早期安息香属植物的密切联系。银钟花属的果化石*Halesia* cf. *carolina* (V. H. Tralau 1965)^[34](图5:2)发现于德国西部上新世地层中,这说明银钟花属早就广播于欧亚和北美陆块上,欧洲现在的银钟花属植物灭绝,是由于冰川的严重破坏。木瓜红属的果化石*Rehderodendron stonei* (D. H. Mai 1983)^[25](图5,1)发现于法国西部的始新世和中新世地层中,当地现已无该属的生活植物,同样,木瓜红属植物早在第三纪也已分布于欧洲,现在消失也是由于冰川和气候的变化所致。根据上述资料,结合现代地理分布格局,以及大陆漂流学说和板块构造理论,我们推论,安息香科应在欧亚和美洲两大陆块尚未完全分离之时就已广泛分布,而且当时的分布要比现在更为丰富。其原始类群可能是在白垩纪就已起源于华夏植物区系。

四. 散布的途径

古地理资料证明:白垩纪至早第三纪,北美陆块尚未完全与欧亚陆块分离,印度板块尚未向欧亚板块碰撞,我国西部的高原高山尚未隆升,西部的藏南是古地中海的边缘,南疆有海湾从西边伸入,东部的渤海尚未形成,我国的地貌较现在平坦而宽阔。白垩纪时是全球性气候温暖时期,与现在最高温相似的热带和亚热带地带可以延伸至北纬45°和南纬70°,亚热带与温带的分界比现在更向北极推移,分别比现在的气温高15°C和20°C,太平洋暖流和印度洋暖流相伴影响我国,其气温也极为温暖(孙湘君 1979^[6],陶君容 1992^[15])。

由于古地形和古气候的变化,深刻地影响着植物的发生、分化和传播。安息香科植物在白垩纪华夏区系起源后,由于西北山系阻挡和气候干旱,未能向西北方向扩展,而主要向南及西南方向散布。白垩纪至古新世,欧亚大陆北部虽被古鄂毕海分隔,南部则是一些露出海面的星散岛屿,但当时欧、亚大陆之间的植物交流并未受到阻隔,有一部份植物沿着古地中海退缩的路线向欧洲传播,在那里分化和发展。欧洲的安息香科植物也有过繁茂的时期,现在的衰退,是受到第四纪冰川的严重破坏所致。北美是劳亚古陆的一部份,它与欧洲大陆的联系持续到第三纪,直到第三纪初才完全脱离欧洲大陆。古地史资料还证明,北美是新生代才漂流至现在的位置,西部在第三纪以前一直被海浸,至第三纪中期才完全露出水面,东部地史比西部古老得多,从密西西比河至佛罗里达在白垩

纪至第三纪存在着北美唯一的阔叶林带。可见,北美的安息香科植物是在早第三纪,当它与欧亚大陆还有联系时就传播过去的。南美是在白垩纪才与非洲完全分开,新生代初,南美北面出现了北美陆块,但二者尚没有联系起来,大约在中新世,墨西哥褶皱的山脉出现了巨大的火山喷发和地幔向上拱起,才使南美和北美在巴拿马地峡处联系起来。因此,中美植物区系以北美为主,直到第三纪后,北美的植物向南美渗透(张宏达 1986)^[9]。安息香科植物,大约是在中新世向南美散布的,而且是在南美西部的安第斯山脉和亚马逊河流域,以及巴拉那河流域大量分化,同时发生了花弄蝶属植物。因此,热带南美洲,成为现代安息香科的第二主要分布中心。

参考文献

- 1 王荷生. 植物区系地理. 科学出版社, 1992
- 2 吴征镒. 中国植物区系的热带亲缘. 科学通报, 1965: 1月号, 25-33
- 3 吴征镒. 论中国植物区系分区的问题. 云南植物研究, 1979: 1(1): 1-20
- 4 吴征镒. 中国自然地理. 植物地理上册. 科学出版社, 1983
- 5 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 1991 增刊 IV 1-139
- 6 孙湘君. 中国晚白垩世-古新世孢粉区系的研究. 植物分类学报 1979: 17(3): 8
- 7 张宏达. 华夏植物区系的起源与发展. 中山大学学报, 1980 1: 89-98
- 8 张宏达. 从印度板块的漂移论喜马拉雅植物区系的特点. 中山大学学报(自然科学版) 1984: 4: 93-101.
- 9 张宏达. 大陆漂移与有花植物区系的发展. 中山大学学报, 1986: 3:1-10
- 10 郭双兴. 我国晚白垩世和第三纪植物地理区系与生态环境的探讨. 中国古生物地理区系, 科学出版社, 1983:164-177
- 11 梁元徽, 喻诚鸿. 安息香科花粉形态研究及其在分类上的意义. 植物分类学报, 1985: 23(2):81-90
- 12 黄淑美. 中国安息香科的初步研究. 植物分类学报, 1980: 18(2):154-167
- 13 黄淑美. 中国植物志(安息香科). 科学出版社, 1987: 60(2):82-156
- 14 塔赫他间. 黄观程译. 世界植物区系区划(Floristic regions of the world, 1978). 科学出版社, 1988
- 15 陶君容. 中国第三纪植被和植物区系历史及分区. 植物分类学报, 1992: 30(1):25-34
- 16 Copeland H F. The *Styrax* of northern California and the relationships of the *Styracaceae*. Amer Journ Bot, 1938; 25: 771-780
- 17 Cronquist A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia Univ. Press. 1981: 492-506
- 18 Engler A, Gilg E. Syllabus der Pflanzenfamilien 2nd. ed.. Berlin, 1924
- 19 Gonsulin G J. A revision of *Styrax* (*Styracaceae*) in north America, central America and Caribbean. 1974; Sida 3(4):191-258
- 20 Good R. The Geography of the Flowering Plants. 4th ed. London, 1974
- 21 Gürk M. A. Engler u. Prantl, Pflanzenfamilien (*Styracaceae*) . 1891; IV:172-190
- 22 Li Huilin. Floristic Relationships Between Eastern Asia and Eastern North America. A Morris Arboretum Monograph: 1971: 106-111

- 23 Hutchinson J. The Genera of Flowering Plant. Oxford, 1967; 2: 34-39
- 24 Hutchinson J. The Families of Flowering Plant, Oxford, 1973
- 25 Mai D H. Palaeogeographic Extension in Europe of the Present Asiatic Genus *Rehderodendron* Hu (Styracaceae). Comp Rend Acad Sci. Paris ser. 1983; II. 125-130
- 26 Moraweta W. The karyology of some neotropical Styracaceae. Plant Systematics and Evolution. Austria, 1991; 177:111-115
- 27 Perkins J. In A. Engler, Das Pflanzenfamilien (Styracaceae.) 1907; IV, 241. 1-103
- 28 Raven P H, Axelrod D I. Angiosperm biography and past continental movements. Ann Miss Bot Gard, 1974; 61(3):539-673
- 29 Reveal J L, Margaret J S. On The Identity of *Halesia caroline* L. (Styracaceae). Taxon, 1967; 25(1): 123-140
- 30 Steenis van. Fl. Malesiana ser. I, 1932; 4(2): 49-56
- 31 Steenis van. The Styracaceae of Netherlands India: Bull. Jard. Bot Buiten. III, 1932; 12: 212-272
- 32 Takhtajan A L. Outline of the Classification of Flowering Plants (Magnoliophyta). Bot Rev, 1986; 46: 225-359
- 33 Takhtajan A. Flowering Plants, Origin and Dispersal. Transl. by Jeffarey C, Smithsonian, Inst. Press, Washington D C. 1969
- 34 Tralau V H. *Halesia* cf. *carolina* L. (Styracaceae) im oberen Pliozan von Weilerswist in Westdeutschland. Bot Not. 1965; vol. 118. Fasc. 2. Lund. 170-176
- 35 Wangenitz G. Styracaceae, Symplocaceae, Huaceae and Lissocarpaceae. In Englear A, Syllabus Pflanzenfam. Gebruder Borntraeger, Berlin, 1964; 12th ed. Band, 2. 400-402

SYSTEMATIC POSITION AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF STYRACACEAE

Hwang Shumei

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract

The systematic position, evolutionary trends, modern distribution pattern, center of distribution and differentiation of Styracaceae are discussed. Styracaceae, comprising 11 genera, is a natural group in the Ebenales. Embryological and morphological evidences indicate that it was most likely evolved from Theaceae. Morphologically, the superior ovary, imbricate corolla-lobes, stamens twice as many as corolla-lobes and inflorescences paniculate are considered as primitive features; while the inferior ovary, valvate corolla-lobes, stamens as

many as corolla-lobes and inflorescences with fascicled or solitary flowers, advanced features. In Styracaceae, *Styrax* is the largest and most diverse genus with both primitive and advanced features. The other genera are closely allied and seem to have a common origin from the *Styrax* stock.

Floristically, six distribution patterns of the eleven genera are recognized. 1. Pantropic: *Styrax*, 2. Tropical Asia: *Rehderodendron*, *Huodendron*, *Alniphyllum*, *Parastyrax*, *Bruinsmia*, 3. E. Asia and N. America disjunct: *Halesia*, 4. E. Asia: *Pterostyrax*, 5. Endemic to China: *Sinojackia*, *Melliiodendron*, 6. Tropical America: *Pamphilia*. Among the seven genera distributed to tropical areas only three actually occur in tropical regions, the others are in subtropical regions or on the fringe of it. Therefore, Styracaceae may be considered as mainly but not typically a tropical family, and originated from tropical mountains in the past.

The floristic analysis shows that there are 10 genera and 57 species (8 endemic genera, 34 endemic species) in East Asia, occupying 91% and 36% of the total genera and species in this family respectively. There are 10 genera and 54 species in China, mostly in areas from Qinling Mountains and Changjiang river to Nanling Mountains, and S. W. China, including most primitive group (*Styrax* series *Imbricatae*) and the group of various evolutionary stages. In tropical America there are two genera, 83 species (1 endemic genera, 76 endemic species), occupying 18% and 52% of the total genera and species of this family respectively. Although, tropical America is most rich in species, but there are only two genera and lack of primitive group. For this reason, East Asia is considered as a primary center of the distribution of Styracaceae species, and tropical America, secondary center.

According to the fossil record and modern distribution pattern of Styracaceae, the ancestor of this family maybe originated in Cathaysia flora during the Cretaceous time.

Key words: Styracaceae; Systematic position; Geographical distribution