

金粟兰科的起源、分化和地理分布研究

陈海山 程用谦

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要

本文讨论了金粟兰科的系统位置和分类系统,并在较详尽地研究其现代地理分布的基础上,结合古植物学等方面的资料,探讨了金粟兰科的现代分布中心及其起源、分化和可能的散布途径,结果如下:1. 金粟兰科应独立成目,处于胡椒目与樟目之间;本科4属处于同一进化水平。2. 金粟兰科分布于南美、中美、马达加斯加、东亚、热带亚洲、太平洋岛屿及新西兰,属于热带美洲、亚洲、马达加斯加地区、大洋洲和太平洋岛屿间断分布科,现代分布中心在马来西亚植物区;中国的金粟兰科植物主要分布于长江以南地区,为金粟兰科种类的分化中心之一。3. 通过化石证据推测,在白垩纪中晚期,金粟兰科祖先有较广泛的地理分布,其起源地可能在早白垩纪的环大西洋地区,即冈瓦纳古陆西北部和劳亚古陆西南部。起源时间应不晚于白垩纪的巴勒姆期。

关键词: 金粟兰科; 植物地理; 化石

金粟兰科的分类系统及进化

一、系统位置

金粟兰科(Chloranthaceae)由 R. Brown ex Lindley 于 1821 年建立。本科的系统位置长期以来众说纷纭,莫衷一是。Jussieu 曾将金粟兰属置于桑寄生科,而 Sprengel 则置于忍冬科。Brongniart 将金粟兰科归入檀香科;Cordemoy 则认为本科应与金鱼藻科合并;而 van Tieghen 将其放在木麻黄科、金鱼藻科和悬铃木科的附近。Bentham & Hooker 在他的系统中将本科置于胡椒科、肉豆蔻科和香材树科(Monimiaceae)的后面。Endlicher 和 Lindley 认为金粟兰科应放在胡椒目中,此观点得到许多学者赞同,如 Engler、Hutchinson、Cronquist、席以珍等。但是 Johnson 认为本科与胡椒科关系并不十分密切。Hallier f. 更是将金粟兰科、番荔枝科、木兰科甚至樟目都归入他的番荔枝目中^[31,32]。Swamy^[24]详细讨论了金粟兰科的亲缘关系,指出“本科应与那些具单沟花粉、精油细胞(ethereal oil cells)和单叶隙节的科亲缘关系最近”。Endress^[13]在细致研究本科植物花部结构后,认为金粟兰科是木兰亚纲中联系樟目和胡椒目的纽带,同时也是木兰亚纲与金缕梅亚纲间的关键类群。在近代的被子植物分类系统中,Takhtajan^[26]置于樟目;Thorne 先将本科置于番荔枝目的樟亚目^[29],后置于木兰目的樟亚目中^[30];Dahlgren^[12]将本科放在木兰目。

国家自然科学基金资助项目。

本文承蒙吴德邻研究员审阅,黄观程研究员帮助翻译俄文文献,谨此致谢。

1994-05-03 收稿; 1994-9-19 修回

金粟兰科系统位置一直悬而未解,说明其在分类系统中的孤立性。A. C. Smith^[23]和 Leroy^[20]建议本科独立成目;Walker & Walker^[34]也将金粟兰科从广义的樟目中抽出,置于他的胡椒次亚纲金粟兰超目下的单科目(金粟兰目)中;Takhtajan^[28]修正了他的系统,将金粟兰科独立成金粟兰目。本文赞同成立金粟兰目的观点,并认为金粟兰目应属木兰亚纲较进化的类群,处于樟目与胡椒目之间,联系着木兰亚纲与金缕梅亚纲。

二、分类系统和进化

金粟兰科以其典型的特征区别于其它双子叶植物,包括具锯齿的对生叶,叶柄具鞘基,子房1室,具1位于中央、下垂、直生、厚珠心、双珠被的胚珠等。

金粟兰科最初只有3属:金粟兰属(*Chloranthus*)、*Ascarina*属和雪香兰属(*Hedyosmum*)。Swamy & Bailey^[25]研究本科解剖学特征后,发现金粟兰属中有两个种木质部无导管,结合其它特征,重新定义了草珊瑚属(*Sarcandra*)。虽然在以后的研究中,Carlquist^[7]、Takahashi和张遂申^[4]都报道草珊瑚(*S. glabra*)存在导管,但草珊瑚属仍因生活习性、叶结构、雄蕊群和花粉等特征与其它属有差异而被广泛接受;另外, Humbert & Capuron描述了特产于马达加斯加的一金粟兰科植物,命名为*Ascarinopsis*属,因其与*Ascarina*区别不大,现已归入*Ascarina*属。

欲探讨金粟兰科的系统演化关系,先对4个属作简要的特征比较(表1)。

按照传统的观点,草珊瑚属和金粟兰属以两性花、虫媒传粉而显得比*Ascarina*属和雪香兰属原始,草珊瑚属更是因缺乏导管而被认为最原始,*Ascarina*属则以其单沟花粉而比雪香兰属原始,因而得出演化次序为*Sarcandra* → *Chloranthus* → *Ascarina* → *Hedyosmum*。但此观点证据不足,因为:1. 草珊瑚属根、茎已被证实存在导管。2. 雪香兰属和*Ascarina*属木本性状比草珊瑚属和金粟兰属原始。3. *Ascarina*属单沟花粉是全科最原始的花粉类型。

另一种相反的观点来自Leroy^[20],他研究雪香兰属的花部结构时指出,雪香兰属的球果状结构是一单朵雄花,由众多的雄蕊螺旋状排列在轴上组成,而不是由许多单雄蕊、裸露、无苞的花组成的穗状花序,极似裸子植物,因而是一类古老的双子叶植物,堪称“活化石”。他进而推测一些(许多?)被子植物演化支肯定起源于金粟兰科植物(chloranthoid origin)。Endress^[13]认为Leroy的观点令人难以信服:1. 雪香兰属雄花缺外苞片应是在功能上与密集、多花的风媒传粉的花序相关,而这些花序的雄蕊,顶端已经形成了早期的保护结构。2. 雪香兰属首先应与邻近的类群比较,而不是去跟“遥远”的裸子植物相比。3. 金粟兰科的雄蕊数目最多5枚,雪香兰属应不会相差太远。4. 所有金粟兰科的花序都是复合(稀简单)的穗状花序。等等。

Crane^[10]认为,*Ascarina*属和雪香兰属组成一个单系类群,而草珊瑚属和金粟兰属是否为一单系类群还不能确定。他对金粟兰科的属间演化关系提出了两种假设,见图1所示。

综合形态学、解剖学、花粉学和细胞学等方面研究资料,本文作者认为金粟兰科4属各自保存有不同的祖先原始性状,又分别具有本身的进化特征,在系统演化上找不出它们之间直接的进化关系,因此可以推测这4属处于同一进化水平,草珊瑚属、金粟兰属与*Ascarina*、雪香兰属分别是由已绝灭的祖先进化来的。同时,草珊瑚属植物木质部存在导管已毫无疑问^[4],Crane关于本科导

表 1 金粟兰科属的特征比较

Table 1 Comparison of the characters of all genera of the Chloranthaceae

	Characters			
	<i>Sarcandra</i>	<i>Chloranthus</i>	<i>Ascarina</i>	<i>Hedyosmum</i>
Habit	shrubs or subshrubs	herbs or shrubby herbs	shrubs or small trees	trees, shrubs or rarely herbs
Leaves	decussate or subverticillate coarsely serrate, serrations thickened at apex	decussate or subverticillate in whorls of 4; serrate	decussate; obtusely serrate, serrations often gland-tipped	decussate; mostly serrate, serrations often tipped with gland
Flowers	entomophilous bisexual	entomophilous bisexual	anemophilous unisexual	anemophilous unisexual
Stamens	1	3, rarely 1	1 or more	1
Anthers	relatively small	relatively small	relatively large	relatively large
Connectives	thickened	highly modified into a 3-parted structure	slightly elongated	slightly to greatly elongated
Stigma	small, smooth, wet	small, smooth, wet	large, uneven, dry	large, uneven, dry
Pollens	multiaperturate globose	(4-5)-6- colpoidate; globose	monosulcate; slightly boat- shaped to globose	5(-6)-chotomo- sulcate; globose
Chromosome numbers	n=15	n=14, 15	n=14	n=8
Seeds	inner integument not lignified and shorter than outer	inner integument not lignified and longer than outer	inner integument lignified and shorter than outer	inner integument not lignified and longer than outer

管起源发生的假设已不成立,因此,我们参照了图 1B 的演化关系,认为草珊瑚属和金粟兰属应为一单系类群。

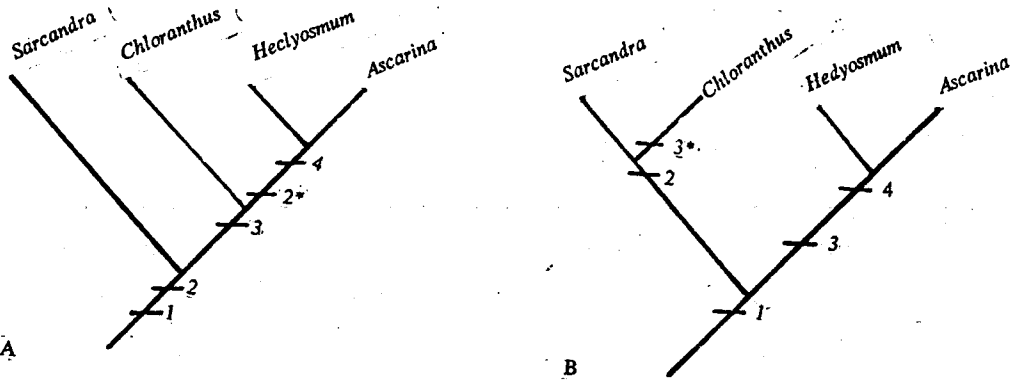


图1 属间关系示意图(图中数字表示性状)

Fig.1 Relationships of genera of Chloranthaceae (Numbers indicate the character states)

1. 金粟兰科的共有衍征, 如: 无花被, 带单个下垂直生胚珠的单心皮雌蕊群等; 2. 增大的雄蕊群和其它与虫媒花有关的性状; 3. 导管; 4. *Ascarina* 属和雪香兰属的共有衍征, 如单性花和缺乏粘液细胞(slime cells)等。A图假设导管这个特征(3)只进化一次, 则要求既失去虫媒传粉的特征(如2和2*), 也要在金粟兰属和草珊瑚属单独获得这些特征; B图假设虫媒传粉的性状(2)只进化一次, 并且金粟兰属和草珊瑚属若组成单系类群, 就要求导管进化两次(如3和3*)或者草珊瑚属失去导管。

世界金粟兰科的地理分布

金粟兰科为一泛热带分布的科, 有些种类分布到亚热带甚至暖温带。全世界金粟兰科共有4属, 约68种。种数占第一位的是中、南美洲, 其次是中国。本科植物分布最北界的种是银线草(*Chloranthus japonicus*), 在中国黑龙江, 北纬约48°; 分布最南界的种是*Ascarina lucida*, 在新西兰南岛, 南纬约45°。本科植物中, *Hedyosmum crenatum* 和 *H. luteynii* 生长的海拔最高可至3600m左右, 在此海拔线以下, 海平面以上, 都有本科植物生长。到目前为止, 北美洲、澳大利亚、欧洲及非洲大陆未发现金粟兰科植物。

一、属的地理分布分析

(分布区参照Takhtajan^[27]世界植物区系分区)

1. 草珊瑚属(*Sarcandra*) (见图2)

Species	Distribution	Floristic Region
<i>S. glabra</i>	Korea, Japan, China, Malaysia, Java, Philippines, Kalimantan, Vietnam, Cambodia, India, Burma, Sri Lanka	Eastern Asiatic; Indian; Malaysian; Indochinese
<i>S. hainanensis</i>	China: Guangdong, Guangxi, Hainan	Indochinese
<i>S. chloranthoides</i>	India, Sri Lanka	Indian

2. 金粟兰属 (*Chloranthus*) (见图 2)

Species	Distribution	Floristic Region
<i>C. spicatus</i>	Chian, Japan, Java, Sumatra; N Malaysia cultivated	Eastern Asiatic; Indochinese
<i>C. elatior</i>	India, Nepal to China, Malaysia to New Guinea	Eastern Asiatic; Indian; Indochinese; Malaysian
<i>C. oldhami</i>	China	E Asiatic
<i>C. angustifolius</i>	China	E Asiatic
<i>C. japonicus</i>	China, Japan, Korea	E Asiatic
<i>C. fortunei</i>	China	E Asiatic
<i>C. holostegius</i>	China	E Asiatic
<i>C. anhuiensis</i>	China	E Asiatic
<i>C. tianmushanensis</i>	China	E Asiatic
<i>C. serratus</i>	China	E Asiatic
<i>C. multistachy</i>	China	E Asiatic
<i>C. henryi</i>	China, Malaysia, Philippines	E Asiatic; Malaysian
<i>C. sessilifolius</i>	China	E Asiatic

3. *Ascarina* 属(见图 2)

Species	Distribution	Floristic Region
<i>C. philippinensis</i>	Philippines, Kalimantan, New Guinea	Malaysian
<i>C. marquesensis</i>	Marquesas	Polynesian
<i>C. maheshwarii</i>	New Britain, Solomon Is.	Malaysian
<i>C. solmsiana</i>	New Caledonia	Neocaledonian
<i>C. polystachys</i>	Society Is.	Polynesian
<i>C. diffusa</i>	from Solomon Is. to Cook Is.	Malaysian; Fijian; Polynesian
<i>C. swamyana</i>	New Hebrides, Fiji	Fijian
<i>C. lucida</i>	New Zealand	Neozeylandic
<i>C. lanceolata</i>	Kermadec Is.	Neozeylandic
<i>C. rubricaulis</i>	New Caledonia	Neocaledonian
<i>C. subfalcata</i>	Raiatea Is.	Polynesian
<i>C. coursii</i>	Madagascar	Madagascan

4. 雪香兰属 (*Hedyosmum*) (见图 2)

Species	Distribution	Floristic Region
<i>H. orientale</i>	S China, Vietnam, Sumatra, Sarawak, Suiawesi	Indochinese; Malaysian
<i>H. grisebachii</i>	Cuba	Caribbean
<i>H. domingense</i>	Haiti, Dominican Republic, Cuba	Caribbean
<i>H. subintegrum</i>	Cuba	Caribbean
<i>H. nutans</i>	Cuba, Jamaica, Haiti, Dominican Republic	Caribbean
<i>H. brenesii</i>	Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panama	Caribbean
<i>H. pseudoandromeda</i>	Venezuela	Amazonian; Andean
<i>H. gentryi</i>	Panama, Colombia, Venezuela	Caribbean; Andean; Amazonian
<i>H. neblinae</i>	Venezuela, Brazil	Amazonian
<i>H. arborescens</i>	Jamaica, Puerto Rico, the Lesser Antilles	Caribbean
<i>H. costaricense</i>	Costa Rica, Panama	Caribbean; Amazonian
<i>H. burgerianum</i>	Panama	Caribbean
<i>H. bonplandianum</i>	Nicaragua, Costa Rica, Panama, Colombia	Caribbean; Andean
<i>H. racemosum</i>	Colombia, Venezuela, Guiana, Ecuador, Peru, Brazil	Caribbean; Andean; Guayana Highlands'; Amazonian; Brazilian
<i>H. sprucei</i>	Ecuador, Peru	Andean
<i>H. brasiliense</i>	Brazil	Amazonian; Brazilian
<i>H. goudotianum</i>	Wildspread from Nicaragua, Costa Rica, Panama, to Peru, Venezuela, Colombia, Ecuador	Caribbean; Andean
<i>H. correanum</i>	Panama	Caribbean
<i>H. colombianum</i>	Colombia	Andean
<i>H. crenatum</i>	Venezuela, Colombia	Caribbean; Andean
<i>H. strigosum</i>	Colombia, Ecuador	Andean
<i>H. anisodorm</i>	Ecuador, Peru	Andean
<i>H. steinii</i>	Colombia	Caribbean
<i>H. pungens</i>	Colombia	Caribbean

续上表

Species	Distribution	Floristic region
<i>H. spectabile</i>	Ecuador, Peru	Andean
<i>H. scaberrimum</i>	Costa Rica, Panama, Colombia	Caribbean
<i>H. translucidum</i>	Colombia, Venezuela, Ecuador, Peru	Caribbean; Andean
<i>H. dombeyanum</i>	Peru, Bolivia	Andean
<i>H. huascari</i>	Peru	Andean
<i>H. lechleri</i>	Peru	Andean
<i>H. mexicanum</i>	Mexico, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua Costa Rica, Panama	Caribbean
<i>H. scabrum</i>	Colombia, Ecuador, Peru, Bolivia	Andean
<i>H. angustifolium</i>	Ecuador, Peru, Bolivia	Andean
<i>H. maximum</i>	Bolivia	Andean
<i>H. cumbalense</i>	Colombia, Ecuador, Peru	Caribbean; Andean
<i>H. parvifolium</i>	Colombia, Venezuela	Andean
<i>H. cuatrecazanum</i>	Colombia, Ecuador, Peru, Bolivia	Caribbean; Andean
<i>H. luteynii</i>	Colombia, Ecuador	Caribbean; Andean
<i>H. peruvianum</i>	Peru	Andean
<i>H. purpurascens</i>	Ecuador	Andean

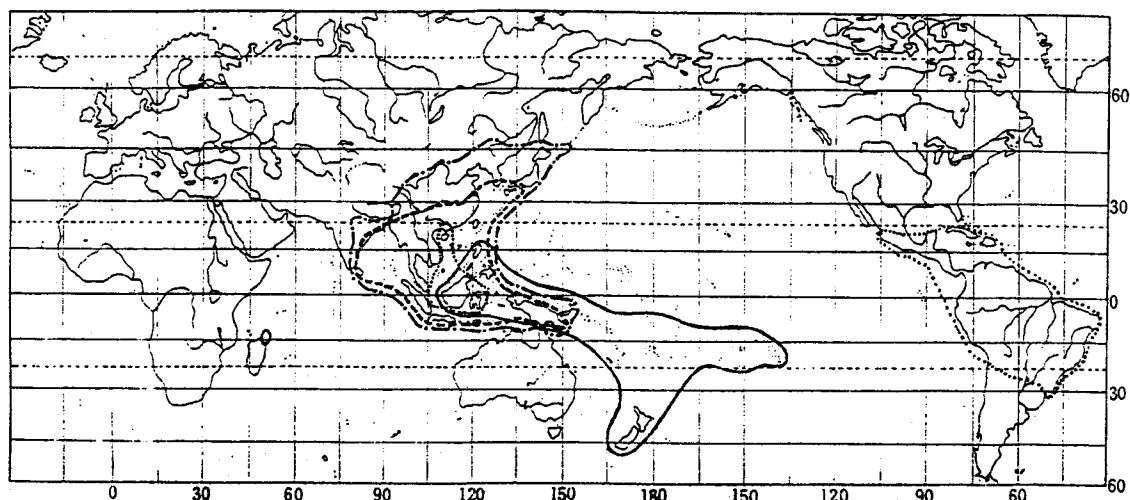


图 2 金粟兰科属的世界分布图

Fig.2 Distribution of genera of Chloranthaceae

--- Ascarina Sarcandra - · - · Hedyosmum — — — Chloranthus

本科属的分布型:草珊瑚属和金粟兰属为亚洲分布属; *Ascarina* 属为马达加斯加地区和亚洲及太平洋岛屿及新西兰间断分布; 雪香兰属为热带美洲和热带亚洲间断分布。

由此可知,金粟兰科应为热带美洲、亚洲、马达加斯加地区、大洋洲和太平洋岛屿间断分布科。

二、中国金粟兰科的地理分布

中国金粟兰科有3属16种,分别为草珊瑚属2种,其中1种为中国特有; 金粟兰属13种,其中中国特有种有10种; 雪香兰属1种。

中国各分布区种数的比较见表2。(参照吴征镒的中国植物区系的分区)

表2 金粟兰科在中国各分布区种数的比较

Table 2 Number of species of Chloranthaceae in distribution areas in China

Distribution area	<i>Sarcandra</i>	<i>Chloranthus</i>	<i>Hedyosmum</i>	
NE China		1		
N China		4		
E China	1	8		
Holarctic kingdom	C China	1	6	
Sino-Japanese forest subkingdom	S China	2	7	
	Yunnan,	2	9	
	Guizhou,			
	Guangxi			
	Taiwan	1	2	
	S China Sea	2	1	1
Palaeotropic kingdom	Tongking Gulf	2		
Malaysian forest subkingdom	Yunnan, Burma,	2	2	
	Thailand			

中国金粟兰科主要分布于中国—日本森林植物亚区,共有2属11种,占全国属数的67%,种的70%,其余分布于马来西亚植物亚区,有3属5种,占全国属数的100%,种的31%。

中国跨热带的边缘、亚热带和温带气候,拥有金粟兰科27%的种,且许多种类生长在亚热带和温带的交界处,少数种类甚至分布到黄河以北,而金粟兰科大多数种分布于热带,说明中国仅是本科种类的分化中心之一。

中国金粟兰科属的分布区类型:

1. 热带亚洲分布

草珊瑚属和金粟兰属。分布区包括印度、斯里兰卡、缅甸、泰国、中南半岛、印度尼西亚、加里曼丹、菲律宾、新几内亚岛及我国西南、华南、台湾,甚至更北地区。草珊瑚属一般分布于长江以南; 金粟兰属分布到长江以北的仅4、5个种。说明这两属在保留祖先喜热习性的同时,有向北分化以适应寒冷气候的趋势,仅就本科而言,可认为是进化的表现。

2. 热带亚洲和热带美洲间断分布

雪香兰属, 共 40 种, 仅 1 种分布于热带亚洲, 其余 39 种特产于热带美洲。

金粟兰科的古植物学证据

在英格兰 Wealden 的白垩纪下统的孢粉化石中, 发现一类中型的、近船形至球形、单沟的被子植物花粉, 命名为 *Clavatipollenites hughesii* Couper, 是已知的被子植物花粉化石中年代最早的。因其极类似于现代金粟兰科 *Ascarina* 属的花粉, 使金粟兰科的古植物学研究引起了众多学者的兴趣。

随后不断发现与金粟兰科有亲缘关系的化石, 包括花粉 (*Clavatipollenites*, *Asteropollis*, *Stephanocolpites*, *Longaevipollis* 等), 叶 (*Myrtophyllum* 等), 果实 (*Couperites* 等) 和种子等。基于光学显微镜、扫描电镜和透射电镜的研究, *Clavatipollenites*, *Asteropollis* 和 *Stephanocolpites* 较为可靠地被确定了其亲缘关系, 分别类似于现代金粟兰科的 *Ascarina* 属、雪香兰属和金粟兰属。

Clavatipollenites 型花粉在白垩纪下统中、晚阶有着广泛的地理分布, 如西非 (马勒姆阶至阿尔比阶), 中美洲 (亚普第阶和阿尔比阶), 阿根廷南部 (前阿尔比阶), 澳大利亚 (阿尔比阶), 葡萄牙 (亚普第阶和阿尔比阶), 英格兰 (巴勒姆阶至阿尔比阶), 大西洋中部的北美地区 (晚巴勒姆阶至阿尔比阶), 加拿大平原 (中、晚阿尔比阶) 和以色列 (晚巴勒姆阶至早亚普第阶)。

非洲东南海岸白垩纪下统有 *Ascarina* 型花粉化石分布。据报道南非开普镇西南 180 英里的地点存在此型花粉, 属白垩纪上统。

Ascarina 型的花粉化石产南非第三纪中新世地层, 也发现于澳大利亚和 Ninetyeast Ridge 的第三纪古新世地层。 *Asteropollis* 花粉则发现于美国俄克拉何马 (Oklahoma) 州的

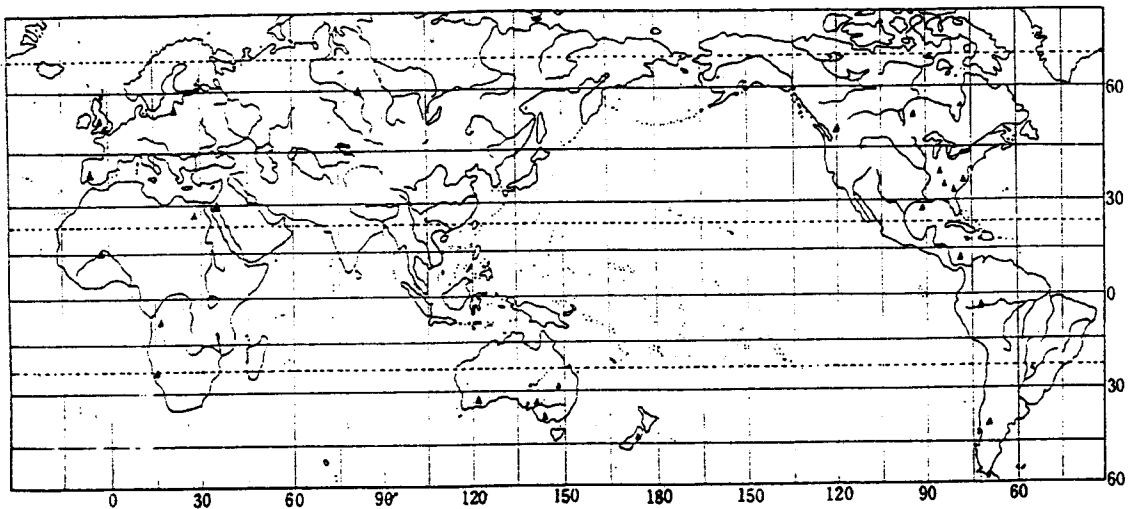


图 3 类金粟兰科化石分布

Fig.3 Distribution of chloranthoid fossils

表3 金粟兰科各属的分布区及种数
Table 3 The distribution and numbers of species in genera

Kingdom	Region	<i>Sarcandra</i>	<i>Chloranthus</i>	<i>Ascarina</i>	<i>Hedyosmum</i>
Holarctic	Eastern Asiatic	1	13		
	Madagascan			1	
Paleotropical	Indian	2	1		
	Indochinese	2	2		1
	Malaysian	1	3	3	1
	Fijian			2	
	Polynesian			4	
	Neocaledonian			2	
Neotropical	Caribbean				22
	the Guayana				1
	Highlands'				
	Amazonian				6
	Brazilian				2
	Andean				24
Holantarctic	Neozeylandic			2	
Number of species in genera		3	13	12	40

Fredericksburgian(阿尔比阶)(Hedlund & Norris), 北美东部的 Potomac 组(阿尔比阶), 澳大利亚东部(阿尔比阶)(Dettmann)和俄罗斯外贝尔加(晚巴勒姆阶)。 *Stephanocolpites* 花粉亦见于美国俄克拉何马州的 Fredericksburgian。此外,在白垩纪被子植物生殖结构的研究中,从北美东部晚阿尔比阶和瑞士南部晚桑托阶或早坎佩尼阶,获得了保存完好的雄蕊群化石,这种结构在被子植物中仅金粟兰属和草珊瑚属的雄蕊与其类似。

在北美洛基山脉中部发现类金粟兰科的叶化石(白垩纪上统晚期至第三纪古新世早期)以及在北美东 Potomac 组(中白垩纪),发现的果实化石,其柱头表而含 *Clavatipollenites* 型花粉,果实内有单个倒生下垂的种子。此果实和种子的特征非常类似金粟兰科^[9,10,14,18,19,34]。

以上的化石记录为我们提供如下证据: 1. 无论这些化石是否属于金粟兰科, 我们都可以推测草珊瑚属和金粟兰属的雄蕊群结构在长期进化中变化甚微,应为原始的性状。2. 本科的花粉类型也较原始,尤其是 *Ascarina* 的花粉。3. 本科的叶、果实、种子和胚也可认为是原始的性状。

这些可支持本文对金粟兰科分类系统的处理。

讨论

1. 金粟兰科的分布中心

金粟兰科的分布中心应从现代地理分布来分析(见表3)。从表中分析可知:科的分布中心应是那些拥有属最多的地区,即马来西亚植物区,这个区占有金粟兰科全部4个属。

2. 金粟兰科可能的起源时间

科的起源时间不能从化石资料直接得来,通过分析现代金粟兰科的性状,发现许多性状与早白垩纪的化石相类似,我们认为现代的性状至少一部分来源于祖先。Walker & Walker^[24]也指出:金粟兰科祖先的花粉即使不是 *Clavatipollenites* 型、*Stephanocolpites* 型、*Asteropollis* 型,也应部分具有它们的特征。据此可以推测金粟兰科的祖先与这些化石出现于同一时期,因而科的起源时间应不晚于早白垩纪巴勒姆阶,距今大约1亿2千5百万年前。

3. 金粟兰科可能的起源地

同样,化石资料也不能直接导出科的起源地,只能作为旁证帮助推测。类金粟兰科植物的化石在白垩纪下统中、晚阶有着广泛的地理分布,且较为集中分布于大西洋沿岸(西非、中美洲、北美、英格兰、葡萄牙和瑞士南部)。假设这些化石不属于金粟兰科植物的祖先,也应是和金粟兰科植物相近的类群,可作为金粟兰科祖先的“外类群”。“外类群”广泛分布的地域,金粟兰科植物的祖先应该在其附近也有广泛的分布。同时,植物应是首先占据其起源地附近的环境,再向外发展的。研究表明,白垩纪下统是被子植物开始产生、发展,并与裸子植物争夺地盘的时期。在当时裸子植物占“统治”地位的年代,金粟兰科植物的祖先从“遥远”的起源地散布到大西洋沿岸并能广泛分布,似乎不大可能。

从现代分布格局分析,金粟兰科的现代分布中心是马来西亚植物区,但不能因此认为马来西亚植物区就是起源地。根据地史资料表明,马来西亚群岛等地是在晚白垩纪才露出水面的,因此将马来西亚植物区作为起源地的可能性似乎不大。

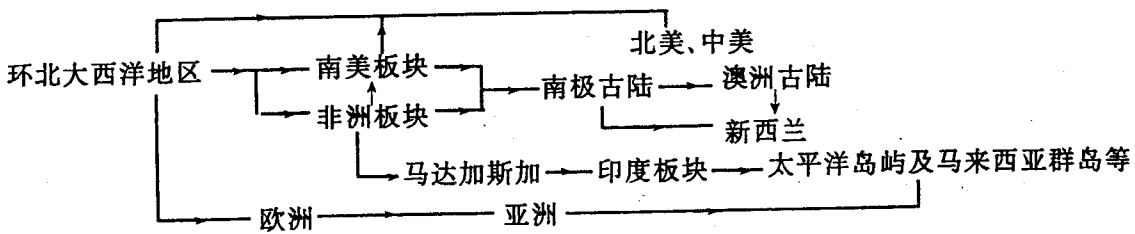
P. H. Raven^[22]分析了金粟兰科4个属现代分布,推测这个科起源于劳亚古陆。他认为 *Ascarinopsis* 的祖先是来自东方经远距离传播到马达加斯加。雪香兰属可能在劳亚古陆分化向北美散布,后来到达南美可能是第三纪晚期。

W. Krutzsch^[17]在解释类金粟兰科古地理分布情况时指出,金粟兰科的起源地应在白垩纪下统的非洲西部和冈瓦纳古陆的西北部至大西洋的中部地区,类似于最早的三沟被子植物花粉的起源。

本文基本同意 W. Krutzsch 的观点,认为金粟兰科的起源地可能在白垩纪下统的环北大西洋地区,即冈瓦纳古陆的西北部和劳亚古陆的西南部。

4. 金粟兰科在地球上散布的可能途径

白垩纪下统,金粟兰科祖先在环北大西洋地区产生。在南美板块由北部向南扩散(阿根廷南部的化石可以提供证据),后经南极古陆传播到澳大利亚,同时,由南美向中美及北美散布也是有可能的;在非洲板块则从西北部向南、向西扩散(西非、南非的化石证据),也经南极古陆传播到澳大利亚(澳洲南部的化石证据)。而印度板块的金粟兰科祖先则由非洲大陆经马达加斯加迁移而来(非洲东南沿海的化石证据)。在劳亚古陆的金粟兰科祖先,一部分向北美、中美洲扩散,另一部分则向东扩散,到达西伯利亚等地。现代新西兰及太平洋诸岛,马来西亚群岛的金粟兰科植物由南极、澳洲古陆迁移而来。中国—日本及马来半岛的金粟兰科植物则可能经欧洲迁移形成。



5. 金粟兰科的现代分布格局的形成及其原因

对于这个问题的解释, 应该从古地质学及古气候学中寻找答案。根据大陆漂移的理论, 冈瓦纳古陆和劳亚古陆的分离大约在晚侏罗纪或早白垩纪, 这种分离并没有构成原始被子植物扩散的障碍。早白垩纪, 南美洲和非洲南部分离, 白垩纪中期, 南美洲和非洲中部分离, 马达加斯加和非洲分离, 非洲、印度和澳大利亚向北漂移。晚白垩纪时, 新西兰 + 新喀里多尼亚和南极 + 澳大利亚分离, 至白垩纪末期, 南美洲与非洲全分离。整个白垩纪, 金粟兰科的祖先在这些大陆之间的传播都是可能的。

Raven, P. H.^[22]总结的有关大陆漂移的以下几个结论, 对讨论金粟兰科现代分布格局的成因具有很大帮助: (1) 在西冈瓦纳古陆(非洲和南美洲)和大洋洲之间植物的直接迁移可能持续到距今 100 ± 10 百万年。(2) 在非洲和马达加斯加之间的直接迁移, 或许包括印度, 可能持续到距今 1 亿年。(3) 南美和非洲之间的陆路直接迁移可能持续到距今近 1 亿年。(4) 澳大利亚和新喀里多尼亚到新西兰的直接迁移, 距今 8 千万年。(5) 非洲和欧亚之间最后的直接连结距今 6 千 3 百万年。(6) 横越北大西洋的植物的直接迁移可能通过整个第三纪。(7) 距今 4 千 5 百万年, 印度紧靠亚洲。(8) 亚洲和大洋洲经由新几内亚之间不同程度的直接迁移很可能发生在距今 1 千 5 百万年。

古气候学研究表明, 白垩纪全球普遍为温暖气候, 因此金粟兰科的祖先得以发生和发展, 以至于到白垩纪的中期, 金粟兰科的祖先在全球有较广泛的分布。第三纪和第四纪大冰期的发生, 使得北美洲、欧洲、亚洲部分地区、南美洲南部及南极的金粟兰科的植物遭到灭绝。而澳洲的北部到晚白垩纪才逐渐露出水面, 中部变成湖泊。直到第三纪后半期, 澳洲才全部上升为陆地。由此看来, 澳大利亚发现有第三纪的类本科化石而现代金粟兰科植物没有分布就不难解释。

至于非洲现代为什么没有金粟兰科植物的分布, 应归因于非洲的地理和气候曾发生过剧烈的变化。非洲南部到北部在中生代出现过比现代更为严酷的干旱气候。从第三纪开始到上新世初曾出现过潮湿气候, 在上新世中期又重新变干旱。当赤道位于北部时, 南部明显干旱, 到了新生代中期, 北部又显得特别干旱。这种气候的变化, 使金粟兰科植物在非洲难以生存。

东亚与欧洲、北美长期保持联系, 东亚的金粟兰科植物由其起源地经陆路直接迁移应不成问题。东亚历史上受冰期的冲击相对较其它地区少, 因而使本科植物得以保存, 从东亚现存的金粟兰科植物拥有较多的原始性状亦能说明这一点。

亚洲热带岛屿是不同地史时期出现的岛屿, 苏门答腊、加里曼丹、伊里安、菲律宾, 可能是晚白垩纪露出水面, 马来半岛则在中生代中期印支造山运动晚期升起来。这一地区气候没有太大的变化, 因此经东亚和澳洲、太平洋岛屿传播来的金粟兰科植物能得以保存和发展。

印度是在第三纪以后从冈瓦纳古陆漂移过来, 与热带亚洲植物区系和东亚植物区系互相渗透, 形成今天金粟兰科植物分布的格局。

通过对金粟兰科植物化石的详细研究^[34]以及对现存本科植物的形态、解剖研究^[22]和现代地理分布分析可知,金粟兰科的祖先类型不可能在现存的植物中找到,它肯定已灭绝。金粟兰科植物的祖先在长期的散布过程中,不断受到各种因子的影响,在一些地区因不能适应环境而灭绝,在另一些地区则通过改变自身性状以适应环境求得生存,这种改变又因地区的不同而相异,使金粟兰科植物形成今天的4属及现代分布格局。

参考文献

- 1 吴国芳. 金粟兰科. 中国植物志, 科学出版社, 1982; 20(1): 77-95
- 2 王荷生. 植物区系地理. 科学出版社, 1992
- 3 吴征镒. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, 1979; 1(1): 1-20
- 4 张遂中等. 中国胡椒目植物比较形态及分类问题研究论文专辑. 西北植物学报, 1991; 11(6): 1-66, 图版 I:5
- 5 周浙昆. 金粟兰科的起源、演化及其分布. 云南植物研究, 1993; 15(4): 321-331
- 6 Bentham G, Hooker J. D. Genera Plantarum 3 (133-135, 1220-1221). London, 1880 & 1883
- 7 Carlquist S. Presence of vessels in *Sarcandra* (Chloranthaceae); Comments on vessel origins in angiosperms. Amer J Bot, 1987; 74: 1765-1771
- 8 Chapman J L. Comparison of Chloranthaceae pollen with the Cretaceous "Clavatipollenites complex." Taxonomic implications for palaeopalynology. Pollen et Spores, 1987; 29: 249-272
- 9 Coetzee J A, Muller J. The phytogeographic significance of some extinct Gondwana pollen types from the tertiary of the southwestern Cape (South Africa). Ann Missouri Bot Gard 1984; 71: 1088-1099
- 10 Crane P R. Paleobotanical evidence on the early radiation of nonmagnoliid dicotyledons. Pl Syst Evol 1989; 162: 165-191
- 11 Cronquist A. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Second edition. New York: The New York Botanical Garden, Bronx. Press, 1988; 555
- 12 Dahlgren R M T. A revised system of classification of the angiosperms. J Linn Soc, Bot 1980; 80: 91-124
- 13 Endress P K. The Chloranthaceae: Reproductive structures and phylogenetic position. Bot Jahrb Syst, 1987; 109: 153-226
- 14 Friis E M, et al. Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms. Nature, 1986; 320: 163-164
- 15 Hooker J D. The flora of British India. Vol. 5 Reeve, London. 1886
- 16 Hutchinson J. Families of flowering plants. ed. London. 1973; 3:513-519
- 17 Krutzsch W. Paleography and historical phytogeography in the Neophyticum. Pl Syst Evol, 1989; 162(1-4):47-61
- 18 Kuprianova L A. Palynological data for the history of the Chloranthaceae. Pollen & Spores 1967; 9: 95-100
- 19 Kuprianova L A. Palynological data on the family Chloranthaceae, its relationship and the history of distribution. Bot Zhurn, 1981; 66: 3-15 (in Russian)
- 20 Leroy J F. The origin of Angiosperms: an unrecognized ancestral dicotyledon, *Hedyosmum* (Chloranthales), with a strobiloid flower is living today. Taxon, 1983; 32:169-175
- 21 P'ei C. *Chloranthus* of China. Sinensia, 1935; 6:665-668
- 22 Raven P H, Axelrod D I. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann Missouri Bot Gard,

- 1974; 61:539-673
- 23 Smith A C. Studies of Pacific island plants, XXXIII. The genus *Ascarina* (Chloranthaceae) in the Southern Pacific. *J Arn Arb*, 1976; 57: 405-425
- 24 Swamy B G L. The morphology and relationships of the Chloranthaceae. *J Arn Arb*, 1953; 34: 375-408
- 25 Swamy B G L, Bailey I W. *Sarcandra*, a vesselless genus of the Chloranthaceae. *J Arn Arb*, 1950; 31: 117-129
- 26 Takhtajan A L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot Rev*, 1980; 46: 225-359
- 27 Takhtajan A L. *Floristic Regions of the World*. University of California press. 1986
- 28 Takhtajan A L. *Systema Magnoliophytorum*. Leningrad: Soviet Sciences Press, Leningrad Branch. 1987
- 29 Thorne R F. A phylogenetic classification of the angiospermae. *Evol Biol*, 1976; 9: 35-106
- 30 Thorne R F. Classification and geography of the flowering plants. *Bot Rev*, 1992; 58(3): 225-348
- 31 Todzia C A. Chloranthaceae: *Hedyosmum*. Fl. Neotrop. Monograph 48. The New York Botanical Garden. New York. 1988
- 32 Verdcourt B. Notes on Malayan Chloranthaceae. *Kew Bull*, 1985; 40: 213-224
- 33 Verdcourt B. Chloranthaceae. — In: Steenis C G G J-van (ed.): *Flora Malesiana*, Ser. I. Dordrecht: Nijhoff. 1986; 10(2): 123-144
- 34 Walker J W, Walker A G. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. *Ann Missouri Bot Gard*, 1984; 71: 464-521

THE ORIGIN, DIFFERENTIATION AND GEOGRAPHY OF CHLORANTHACEAE

Chen Haishan Cheng Yongqian

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

Abstract

The Chloranthaceae comprises about 68 species in four genera, viz. *Sarcandra*, *Chloranthus*, *Ascarina* and *Hedyosmum*. Its systematic position, classification, present distribution, fossil records and their morphological characters are discussed. The following conclusions have been reached: a. the establishment of the monotypic order Chloranthales is reasonable; b. the four genera of Chloranthaceae are at the same evolutionary level; c. the Malaysian region is the present distribution centre of Chloranthaceae; d. the origin of the family is suggested to be NW. Gondwanaland and SW. Laurasia; e. the time of origin of the Chloranthaceae may not be later than Barremian of the Cretaceous.

Key words: Chloranthaceae; Plant geography; Fossil