

耳草属(*Hedyotis* L.)的起源及地理分布

王瑞江 赵南先

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州510650)

摘要: 依据耳草属的系统学、古地理学和细胞染色体资料分析和推论, 耳草属植物的起源地点在冈瓦纳古陆, 很可能在古陆辽阔的东北部地区。耳草属植物的起源时间不应晚于侏罗纪, 有可能在三叠纪就已经出现, 并在侏罗纪得到广泛的传播, 其迁移的路线有四条, 即从起源中心向东经土耳其、伊朗进入东南亚地区, 向东南通过古南大陆向印度板块和澳大利亚扩散, 向北进入北美地区, 向西南进入南美洲地区。随着冈瓦纳古陆的分离、印度板块向北漂移以及澳大利亚与古南大陆的分离, 植物迁移与扩散的速度受到了制约。耳草属植物现代分布格局形成的原因在于传播途径的隔断和第四纪冰川的作用。

关键词: 耳草属; 地理分布; 茜草科

中图分类号: Q949.78.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2001)03-0219-10

THE ORIGIN AND DISTRIBUTION ON GENUS *HEDYOTIS* L.

WANG Rui-jiang ZHAO Nan-xian

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: As one of the largest and pantropical genera in the family Rubiaceae, the genus *Hedyotis* L. sensu lato, including subgenera *Hedyotis*, *Oldenlandia* and *Houstonia*, is applied in this paper. They characterized by having tetramerous flowers with valvate corollas and equal calyx lobes, expanded, fleshy, peltate placentae and moderately flattened capsular with sclerified endocarps. Basing on the extant literatures, 699 species are included in this genus. Tropical Africa and Asia are two modern distribution centers. Endemic species are distributed in all tropical continents. About 68 species (including varieties) growing in S. and SW China. The modern distribution pattern and cyto geography data reveal that: (1) *Hedyotis* was originated in the Gondwana land before late Jurassic, and might be originated on the ample area of NE Gondwana land during Jurassic, even in early Triassic; (2) They dispersed in four ways from the original center: eastward, to SE Asia via Turkey, Iran and S. China, where was the southern areas of the Laurasia land; southeastward, to India and Australia via paleo-antarctic land; northward, to North America via central paleo-pacific; southwestward, to S. America, which was united with Africa at that time and was also one main part of the Gondwana land. The continental drift, especially the breakup of Gondwana, slowed down the speed of such dispersal in Jurassic time. Subsequently, the species developed in these separated continents. The global glacier had also played an important role in the present distribution pattern.

Key words: *Hedyotis*; Biogeography; Rubiaceae

收稿日期: 2000-08-03

基金项目: 中国科学院华南植物研究所所长基金资助课题(10-98-101)

耳草属 *Hedyotis* L. 是茜草科草本植物中种类较多的属之一, 主要分布在全球的热带和亚热带地区。对于耳草属的取名、范围和亚属的分类等, 几个世纪以来一直是茜草科分类学家所争论的问题。因此, 在深入研究这个类群以前有必要搞清属名的来源和界定属的范围。

1 关于 *Hedyotis* L. 和 *Oldenlandia* L.

Oldenlandia 属名首次合法发表为 L. Sp. Pl. 119. 1753; *Hedyotis* 属的合法发表为 L. Sp. 101. 1753. Lamarck 于 1791 年在 Tabl. Encycl. 1: 269 中首次将 *Hedyotis* 和 *Oldenlandia* 两个名称合并, 并以 *Hedyotis* 作为属名^[1]。根据命名法规, 当两个同年发表的属需要合并时, 第一个合并者所采用的属名必须遵从。

但当人们认为这二个属仍应分列时, 如 Candolle^[2]、Bentham^[3] 和 Hooker^[4,5] 将蒴果室间开裂的种归入 *Hedyotis*, 将蒴果室背开裂的种归入 *Oldenlandia*, 则二个属名仍均为合法名称。后来, Hayata^[6], Bremekamp^[7] 和 Robbrecht^[8] 也基本上采用了此观点。

2 耳草属的分类学概况

2.1 范围及系统位置

本文采用广义的耳草属 *Hedyotis* L., 包括狭义的 *Hedyotis* L.、*Oldenlandia* L. 和主要分布在美洲地区的 *Houstonia* L.。本属的模式种为 *Hedyotis fruticosa* L.。根据现有的资料^[9-25] 及 Index Kewensis 进行统计, 本属植物总种数有 699 种(含变种)。

耳草属隶属于茜草亚科 Rubioideae 耳草族 Hedyotideae Cham. & Schlecht.^[26]。

2.2 属下分类群及进化趋势

耳草属分为 3 个亚属:

亚属 1. *Hedyotis*: 灌木、亚灌木至草本。叶卵状披针形至线形, 托叶 2 至多裂至全缘, 宿存。蒴果壳质或厚革质, 通常顶部室间开裂, 很少室背开裂或不开裂; 种子多数, 具棱至平凸状。本亚属约有 331 种(包括变种), 主要分布在亚洲, 美洲地区较少。

组 1. 二裂耳草组 *Diplophragma*: 灌木或草本。蒴果直立, 不伸长, 果弁 2, 通常纵向室间开裂。大多分布在亚洲南部的高海拔地区。

组 2. 双孢耳草组 *Dictyospora*: 亚灌木。蒴果半上位, 室间且最后再室背开裂; 种子具棱, 盾状, 中央胎座 2 裂。分布于亚洲。

组 3. 隆冠耳草组 *Dimetia*: 灌木或亚灌木。蒴果直立并伸长, 室间开裂且最后再室背开裂, 胎座常常延长; 种子微小, 具棱。分布在亚洲南部及东南部地区。

组 4. 长瓣耳草组 *Leptopetalum*: 灌木。托叶全缘。花冠裂片舌状, 雄蕊着生于花冠管基部。蒴果直立, 室背开裂。分布在东亚。

组 5. 单性耳草组 *Nesohedyotis*: 乔木。花单性, 总状。花冠辐射状, 花柱和雄蕊极短。蒴果直立, 顶部室背开裂。种子具棱。生长在北美洲。

组 6. 真耳草组 *Hedyotis*: 披散草本, 极少为亚灌木。果实壳质状或小坚果状, 不开裂或仅在顶部开裂。种子通常很小, 具棱。花常为线形, 花序小。分布于亚洲和美洲。

组7. 四房耳草组 *Tetragyneia*: 果实4室, 2个分果片各2室。花柱4裂, 纤细。分布于亚洲。

组8. 总苞耳草组 *Involucrella*: 草本。花序腋生, 密集。苞片撕裂状, 有总苞。蒴果不开裂; 种子较大。

组9. 头状耳草组 *Anotidopsis*: 柔弱草本。花序密集成头状, 腋生或顶生。蒴果对生, 膜质, 不开裂。种子扁, 颗粒形, 盾状。

亚属2. *Oldenlandia* (L.) Fosb.: 纤细或柔弱草本。叶狭窄, 较小, 托叶全缘。雄蕊4, 极少为5。蒴果膜质, 稍膨胀, 通常室背开裂, 极少不开裂; 种子微小, 具棱或近球形。本亚属约有341种(包括变种), 主要分布在非洲。

组10. 耳草组 *Oldenlandia*: 披散草本。管状花通常较短, 很少伸长。雄蕊常常伸出管外。子房圆柱形, 种子具棱。分布于亚洲、非洲和美洲。

组11. 短药耳草组 *Kohautia*: 直立草本, 很少披散, 基部灌木状, 小枝直立, 细长。叶狭窄。总状花序二歧式排列。花冠为漏斗形至高脚碟状, 管部通常伸长; 花药不伸出管外。子房略为圆柱形。种子具棱。分布于亚洲和非洲。

组12. 角果耳草组 *Gonothecha*: 近肉质草本, 无毛, 多分枝的披散状。叶长圆形。总状花序, 花较稀疏, 腋生或顶生。花冠辐射状。子房四棱形至倒圆锥形。蒴果倒卵形至陀螺状; 种子球形。分布于亚洲。

组13. 单花耳草组 *Karamyschewia*: 小型披散草本。叶线形, 托叶刚毛状。花腋生, 较小, 单生。花冠辐射状, 萼片裂齿4-5枚。蒴果小, 近革质, 不开裂; 种子多数, 具棱。分布于非洲。

亚属3. *Houstonia* (L.) A. Gray: 多年生草本。叶较宽大, 花冠较长, 子房稍上位, 花柱多为异长型。蒴果室背开裂, 种子少, 较大, 多为平凹状。本亚属约有27种, 主要分布在北美洲。

根据目前有关本属的形态特征资料^[27, 28], 其进化趋势推测如下: (1) 灌木、高大草本→中小草本、纤细草本; (2) 直立草本→匍匐草本; (3) 多年生→一年生; (4) 花序多花→少花→单花; (5) 花冠管长→短; (6) 花冠漏斗状→花冠高脚碟状; (7) 花两性→花单性; (8) 花柱同长→花柱异长→短花柱; (9) 雄蕊伸出→雄蕊内藏; (10) 花粉粒中等→大型或小型; (11) 花粉壁薄→厚; (12) 非闭花受精→闭花受精; (13) 果实开裂→果实不开裂; (14) 果实室间开裂→室背开裂; (15) 种子多数→少数; (16) 种子形态不特化(具棱)→形态特化(种子凹凸状, 杯状或种脐凹陷周围形成脊); (17) 种子长度小→大; (18) 染色体整倍体→多倍体→二倍体→非整倍体。

3 种的分布

3.1 世界分布

通过分析世界范围内耳草种类的地理分布, 可以认识世界不同区域种类的丰富程度。

Takhtajan将世界植物区系划分为6个域34个区系^[29], 耳草属植物在其中的5个域16个区中都有分布, 具体分布情况见表1和图1。由此, 可以得出如下结论:

(1) 亚属Subg. *Hedyotis*的分布中心是印度区、印度支那区和马来西亚区, 其数量由马来西亚区, 通过印度支那区, 向印度区递减, 越过阿拉伯半岛到非洲大陆时仅有约2%的本亚属植物。

(2) 亚属Subg. *Oldenlandia*的分布中心是非洲大陆的苏丹-赞比亚西地区。此外, 我们还注意到在印度支那区和马来西亚区占有相当的优势。

(3) 亚属Subg. *Houstonia*的分布中心是北美洲的大西洋-北美区。

(4) 由于南、北美洲大陆与亚欧非三大洲的分离, 因此本属植物在美洲地区的种类在数量上并

表1 耳草属三个亚属在各分布区的种数

Table 1 The number of *Hedyotis* species in floristic regions

分布区 Region	Subg. <i>Hedyotis</i>		Subg. <i>Oldenlandia</i>		Subg. <i>Houstonia</i>		各区总总数 Total species number in each region	占本属总种数的% Percentage	
	种数 Number	%	种数 Number	%	种数 Number	%			
泛北极域 Holarctis	A	7	2.1	3	0.9	0	0	10	1.4
	B	0	0	4	1.2	25	92.6	29	4.2
	C	0	0	5	1.5	0	0	5	0.7
	D	11	3.3	8	2.4	2	7.4	21	3.0
古热带域 Palaeotropis	E	0	0	8	2.4	0	0	8	1.1
	F	4	1.2	180	52.8	0	0	184	26.3
	G	3	0.9	6	1.8	0	0	9	1.3
	H	62	18.7	33	9.7	0	0	95	13.6
	I	89	26.9	56	16.4	0	0	145	20.7
	J	126	38.1	42	12.6	0	0	168	24.0
	K	1	38.1	2	0.6	0	0	3	0.4
	L	27	8.2	5	1.5	0	0	32	4.6
新热带域 Neotropis	M	25	7.6	21	6.2	0	0	46	6.6
	N	7	2.0	5	1.5	0	0	12	1.7
澳大利亚域 Australis	O	18	5.4	29	8.5	0	0	47	6.7
泛南极域 Holantarctis	P	5	1.5	2	0.6	0	0	7	1.0

A. 东亚区 Eastern Asiatic region; B. 大西洋-北美区 North American Atlantic region; C. 伊朗-土兰区 Irano-Turanian region; D. 马德雷区 Madrean region; E. 几内亚-刚果区 Guineo-Congolian region; F. 苏丹-赞比亚西区 Sudano-Zambezi region; G. 马达加斯加区 Madagascan region; H. 印度区 Indian region; I. 印度支那区 Indochinese region; J. 马来西亚区 Malesian region; K. 斐济区 Fijian region; L. 波利尼西亚区 Polynesian region; M. 加勒比区 Caribbean region; N. 亚马逊区 Amazonian region; O. 东北澳大利亚区 Northeast Australian region; P. 智利-马塔哥尼亚区 Chile-Patagonian region.

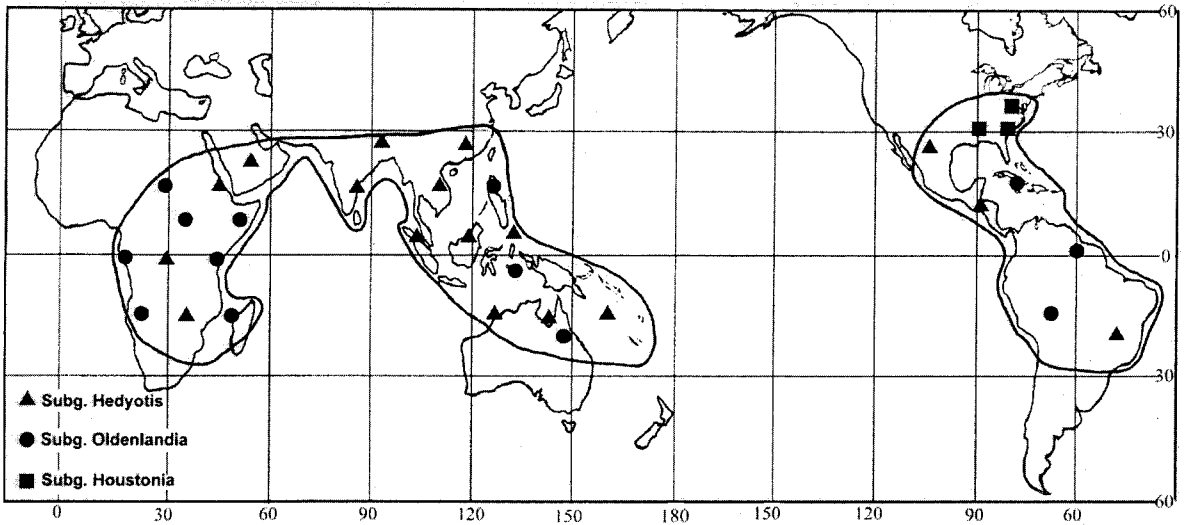


图1 耳草属植物的现代分布

Fig. 1 Present distribution map of *Hedyotis* plants

不占优势。

(5) 苏丹-赞比亚西区、印度支那和马来西亚区成为本属所有种类的现代分布中心。

(6) 东北澳大利亚区、斐济区和波利尼西亚区大部分位于分散且广阔的太平洋岛屿上, 因为岛

屿的面积和生境等原因,本属植物在种类数量上并不占优势。

(7)从马来西亚区向西北的印度支那区和西部的印度区为本属植物的亚洲分布中心。

耳草属植物现代分布的地理位置表明,新大陆的美洲地区与旧大陆的亚非地区都有本属植物的分布。因此,可以大致认为,本属植物是在冈瓦纳古陆解体前就已经出现,但仍须进一步证明。

3.2 中国分布

根据《中国植物志》^[10]和其它相关资料,我国耳草属植物共有62种7变种(表2),占本属总种数(699)的9.87%。根据吴征镒关于中国植物区系划分^[30],耳草属植物为泛热带分布区,并在全世界热带范围内有多个分布中心。

耳草属植物主要生长在我国的广东和海南两省,共有47种2变种,占我国本属总种数的71%;其次,在广西、云南也有较多的耳草属植物。根据目前的记录,广东和海南地区耳草属植物特有种为25种1变种,占我国耳草属植物总种数的37.7%,占广东和海南两省本属总种数的53.1%。如表2所示,我国特有36种1变种,占我国本属总种数的53.6%,广东、海南、云南等地区为本属特有种的分布中心。

3.3 特有种的定性分析

根据资料统计并整理得出全世界耳草属植物有699种,其中大部分分布在非洲和亚洲的热带和亚热带地区。许多种类,尤其是生长在非洲的种类,特有化程度较高,为大量模式标本的产地,这种情况也同样发生在亚洲、美洲和太平洋群岛上。在没有对各地区的种类进行详细分析和比较之前,这里仅作定性的分析。

通过对本属植物地理分布和组成种类以及本地区特有成分的定性分析,可以得出以下几个方面的结论:

- (1)特有种的分布与种的分布情况相一致。在种类分布比较多的地区,特有种的种类数量也较多。
- (2)非洲的苏丹-赞比亚西区为特有种分布中心。
- (3)亚洲的印度支那区和马来西亚区为另一个特有种分布中心。
- (4)大洋洲和美洲地区由于地理位置的原因,有少量的特有种。
- (5)古热带地区为本属植物现代分布中心,特有种组成成分较高反映了本地区种类的多变性。
- (6)在热带和亚热带的太平洋岛屿上也生长着少量的岛屿特有种,但并不是特有种分布中心。

4 讨论

4.1 起源时间

4.1.1 从现代植物地理分布进行推断

分析该属的分布类型表明,亚洲、美洲和非洲的植物区系均存在着不同程度的联系。根据这些大陆板块之间或大陆与海岛分离和连接的时间,反过来又可推测这些植物区系形成的年龄和历史。在本属植物中,*Hedyotis amatymbica*, *H. brachyloba*, *H. cephalotes*, *H. chlorophylla*, *H. cyanea*, *H. delagoensis*, *H. dinteri*, *H. divaricata*, *H. geminiflora*, *H. hirtula*, *H. junodii*, *H. natalensis*, *H. rupicola*, *H. schlechteri*, *H. sphaerocephala*, *H. tenella*, *H. thymifolia*, *H. trichotoma*和*H. caffra*等间断分布于大洋洲和非洲,*H. aspera*, *H. nitida*和*H. umbellata*等间断分布于非洲和印度。此外,本属植物在美洲和大洋洲以及美洲和亚洲之间也同样存在着间断分布的现象。这些事

表2 中国耳草属(广义)植物的分布

Table 2 The Distribution of Chinese *Hedyotis* species (s. l.) (including varieties)

序号 No.	种类 Species	分布 Distribution	
		国内 Inside China	国外 Outside China
1	<i>Hedyotis acutangula</i> Champ. ex Benth.	GD, HN, HK	Vietnam
2	<i>H. ampliflora</i> Hance	HN	
3	<i>H. assimilis</i> Tutcher	GD	
4	<i>H. auricularia</i> L. var. <i>dispersa</i> F. R. Fosberg & M. H. Satchet	HK	Caroline Is., India, Kalimantan.
5	<i>H. auricularia</i> L. var. <i>longipila</i> F. R. Fosberg & M. H. Satchet	YN	S. & SE. Asia
6	<i>H. auricularia</i> L. var. <i>mina</i> W. C. Ko	GD, GX, HN	
7	<i>H. auricularia</i> L. var. <i>toментella</i> F. R. Fosberg & M. H. Satchet	HK	Vietnam, Indonesia
8	<i>H. auricularia</i> Linn.	S. et SW. China	Tropical Asia & Australia
9	<i>H. baotingensis</i> Ko	HN	
10	<i>H. biflora</i> (Linn.) Lam	GD, HN, GX, YN, JS, AH, TW	Tropical Asia, Pacific Islands
11	<i>H. bodinieri</i> Leveille	HK	
12	<i>H. bracteosa</i> Hance	GD, HK	
13	<i>H. butensis</i> Masamune	TW	
14	<i>H. cantoniensis</i> Ko	GD	
15	<i>H. capitellata</i> Wall. ex G. Don	YN, GX	S. & SE. Asia
16	<i>H. capitellata</i> Wall. ex G. Don var. <i>mollis</i> (Pierre ex Pitard) Ko	YN	S. & SE. Asia
17	<i>H. capitellata</i> Wall. ex G. Don var. <i>mollissima</i> (Pitard) Ko	YN	Vietnam
18	<i>H. capituligera</i> Hance	GD, YN, GZ	
19	<i>H. cathayana</i> W. C. Ko	HN	
20	<i>H. caudatifolia</i> Merrill & Metcalf	GD, GX, FJ, JX, ZJ, HUN	
21	<i>H. chereevensis</i> Pierre ex Pitard	HN	Vietnam, Laos
22	<i>H. chrysotricha</i> (Palib.) Merr.	S., E. et SW. China	
23	<i>H. communis</i> W. C. Ko	HN	
24	<i>H. consanguinea</i> Hance	GD, FJ, HK, Macao	
25	<i>H. coreana</i> Leveille	GD, ZJ, TW	Japan, Korea, Philippines, Indonesia
26	<i>H. coronaria</i> (Kurz) Craib	HN, YN	S. & SE. Asia
27	<i>H. corymbosa</i> L.	S., W., E. et SW. China	Tropics
28	<i>H. corymbosa</i> Lam. var. <i>tereticaulis</i> W. C. Ko	HN, S. & SW. China	
29	<i>H. costata</i> Br. G. Don	GD, GX, HN, YN	S. & SE. Asia
30	<i>H. cryptantha</i> Dunn	HN	
31	<i>H. dianxiensis</i> Ko	YN	
32	<i>H. diffusa</i> Willd.	GD, GX, HN, AH, HK, YN,	Tropical Asia, Japan, Nepal
33	<i>H. effusa</i> Oliver	GD, GX	Vietnam, Tropical Africa
34	<i>H. exserta</i> Merrill	HN	Vietnam
35	<i>H. hainanensis</i> (Chun) Ko	HN	
36	<i>H. hedyotidea</i> (DC) Merr.	GD, GX, YN, GZ, FJ, TW	India, Vietnam
37	<i>H. herbacea</i> Linn.	GD, GX, HN, JX	Tropics
38	<i>H. lianshaniensis</i> Ko	GD	
39	<i>H. lineata</i> Roxb.	YN	Nepal, Sikkim, Bengladesh, Myanmar
40	<i>H. loganioides</i> Benth.	HK, GD	
41	<i>H. longiexserta</i> Merrill & Metcalf	GX	
42	<i>H. longipetala</i> Merrill	GD, FJ	
43	<i>H. matthewii</i> Dunn	GD	
44	<i>H. mellii</i> Tutch.	GD, GX, JX, HUN, GZ, SC, FJ	

续表 (Continued)

序号 No.	种类 Species	分布 Distribution	
		国内 Inside China	国外 Outside China
45	<i>H. minutopuberula</i> Merrill & Metcalf	HN	
46	<i>H. multiglomerulata</i> Pitard	GZ	Vietnam, Laos
47	<i>H. nantoensis</i> Hayata	TW	
48	<i>H. obliquinervis</i> Merrill	HN	Vietnam
49	<i>H. ovata</i> Thunb. ex Maxim	HN	
50	<i>H. ovatifolia</i> Cav.	HN, YN, GZ, TW	S. & SE. Asia
51	<i>H. paridifolia</i> Dunn	HN	
52	<i>H. philippensis</i> (Willd. ex Spreng.) Merr. ex C. B. Rob.	HN	India, Indochina, Indonesia, Philippines.
53	<i>H. pinifolia</i> Wall	S. China et YN	India, Nepal, Vietnam, Malaysia
54	<i>H. platystipula</i> Merrill	GD, GX	
55	<i>H. pterita</i> Bl.	GD, GX	S. & SE. Asia
56	<i>H. pulcherrima</i> Dunn	GD	
57	<i>H. scandens</i> Roxb	YN	Himalayas, Myanmar
58	<i>H. taiwanensis</i> S. F. Huang & J. Murata	TW	
59	<i>H. tenelliflora</i> Blume	S&E China et YN	India, Vietnam, Malaysia, Philippines
60	<i>H. tenuipes</i> Hemsl. ex Forb. et Hemsl	GD, FJ	
61	<i>H. terminaliflora</i> Merrill & Chun	HN	
62	<i>H. tetragonalis</i> Walp.	GD, HN	Indonesia, Malaysia
63	<i>H. trinervia</i> Retz.	HN	Tropical Asia and Africa
64	<i>H. umbellata</i> Linn.	HN	S. & SE. Asia
65	<i>H. uncinella</i> Hook. & Arn.	S., E. et SW. China	Himalayas
66	<i>H. vachellii</i> Benth.	HK	
67	<i>H. verticillata</i> Korth.	S. et SW. China	S. & SE. Asia, Tropical & central Africa
68	<i>H. xanthochroa</i> Hance	GD	
69	<i>H. yangchunensis</i> Ko et Zhang	GD	

AH: Anhui; FJ: Fujian; GD: Guangdong; GZ: Guizhou; HK: Hongkong; HN: Hainan; HUN: Hunan; JS: Jiangsu; JX: Jiangxi; SC: Sichuan; TW: Taiwan; YN: Yunnan; ZJ: Zhejiang.

实表明了上述大陆块之间还没有分开以前耳草属植物就已存在。因为就某个属而言,它理应发生在它大面积扩散以前。地质学研究证明欧亚大陆与北美中断联系较早,其后南美洲与非洲分离,同时印度板块和大洋洲也同非洲大陆分开并向北漂移。亚洲与非洲联系中断较迟,亚洲东南部岛屿与亚洲大陆之间的中断联系最迟。在当今有耳草属植物分布的岛屿中最早与大陆中断联系的是马达加斯加岛,它同印度板块开始脱离冈瓦纳古陆并向北漂移的时间可能在白垩纪中期。在此之前,耳草属植物穿过马达加斯加岛和印度板块向大洋洲发展。如果我们以这个时间来推测耳草属的起源时间,再考虑马达加斯加岛、印度、大洋洲和非洲大陆的种类并非全为原始种类,那么,耳草属的起源时间最迟不应晚于晚侏罗纪,也许早在马达加斯加岛、印度、大洋洲和非洲大陆尚未分离的三叠纪时期就已出现了。

4.1.2 从细胞染色体的研究结果进行推断

尽管目前尚未找到本属植物的化石材料,我们可以从大量现存种类所反映出的信息入手来对本属植物的进化历史作一推断。Raven和Axelrod曾指出茜草科的分化肯定是在非洲和美洲比较靠近时^[31,32]。因此,本属植物的起源时期不应晚于侏罗纪。

Lewis^[27]在通过对北美的*Hedyotis purpurea*进行细胞学研究之后,肯定了Axelrod的观点^[32],认为

对现代广泛分布于热带亚热带的茜草科植物而言,毫无疑问,它们的发生、发展及演化过程主要是在热带地区进行的,并且很可能在距今约2亿年前的三叠纪或侏罗纪时代就出现了,随后的白垩纪和第三纪成为被子植物的繁盛时期,耳草属植物在这段时间里也得到了广泛的传播和发展。因此,耳草属植物可能在冈瓦纳古陆尚未分离时就已产生了。在距今约9400万年前,白垩纪冈瓦纳古陆开始分离,也随之开始扩散并发展起来。

通过对本科植物的细胞染色体进行研究,大多数种类的染色体数目为 $x=11$,这被理所当然地认为是原始的性状。虽然这个基数可能会从 $x=5$ 和 $x=6$ 的植物衍生出来,但是,它几乎存在于所有热带木本植物属中, $x=11$ 不但是茜草科中大多数族的,而且也是整个科的染色体基数。Lewis研究了北美的耳草属植物细胞染色体,发现染色体基数 $x=11$ 的种类常常在北美洲的西南部一个区域内生长,并且这些种类很容易与那些在赤道和低地的种类分开^[21]。因而我们推测在白垩纪湿润的森林地带所广泛生长的本属植物可能是目前存在的 $x=11$ 的类群的祖先,且它们的形态特征至今仍出现在较原始的类群中。随着演化的继续,细胞染色体的数目逐渐发生了非整倍性的变化,染色体基数开始从 $x=11$ 向 $x=10, 9, 8, 7$ 递减,同时这些植物也大都草本化或为一年生植物。以美洲耳草属植物为例,这些染色体基数较小的植物类群也逐渐表现出了较高的进化特征,同时这些类群的分布范围也越来越狭窄。

4.2 可能的起源地

由于迄今尚未发现耳草属植物的化石报道,对本属植物的现代分布情况进行分析,第一,可以肯定地说,本属植物起源于热带地区;第二,其起源中心为非洲的东部地区或亚洲的东南部地区之一。因此,寻找各自的证据成为了问题的关键。

倘若亚洲的东南部地区为起源的中心,那么,根据耳草属植物可能的起源年代和散布途径进行推论,其向美洲、印度板块、大洋洲的传播会因大陆的分离而出现障碍。因为侏罗纪时全球普遍湿热,这为植物的生长和传播提供了良好的条件,到了该纪后期至末期,欧亚大陆出现了干燥带,这使得耳草属植物的传播途径受到限制。也就是说,如果起源中心定在亚洲的东南部,那么,在北美、印度板块和大洋洲会出现本属植物的空白,而实际却并非如此。

Stebbins研究了植物的地理分布和染色体之间的关系,认为一般多倍体地理分布区的范围比其二倍体祖先要广,并且多倍体多数占据全类群分布区的中心部分,二倍体则多数分布于全类群分布区的边缘^[33]。Lewis通过对世界上*H. corymbosa*的染色体研究,发现这个种的四倍体植物类群主要生长在东部非洲,并且还有六倍体的植物分布,在亚洲和美洲地区主要为其二倍体植物类群^[26]。Lewis对非洲23种耳草属植物的染色体进行了分析,发现其中48%的种为二倍体,26%为四倍体,17.5%为二倍体和四倍体,8.5%为二倍体和多倍体。此外,其中26%的种有整倍体的现象^[34]。可见,在这个地区,多倍体植物占了很大的比例。因此,可以推论东部非洲为这个类群的起源中心,然后分成东、西两路分别向亚洲和美洲散布。可以设想,如果东部非洲为耳草属植物的起源中心,那么,在大陆板块分离以前有充分的时间和有效的途径使之得到广泛的散布。这一点与泛热带植物分布类型的植物属主要起源于古南大陆的观点相吻合^[35, 36]。然而,目前本属植物在非洲的原始植物类群已经灭绝,这是由于晚第三纪非洲逐渐上升和晚第三纪本格拉寒流和杭博特海流的出现与加强,以及由于冰期的干旱遍及内陆非洲和美洲所造成的。

4.3 散布的途径和现代分布区的形成

耳草属当今已广泛分布在亚洲、非洲、大洋洲和热带美洲,这种分布格局不仅是对地球地质历史剧烈变化和气候变迁的反映,也是对环境的适应性和植物自身演化和散布的结果。通过对该属系统发育和地理分布的分析,可以推论:在当时(三叠纪至白垩纪)全球气候普遍温暖并且稳定,这些类群在起源地得到了充分的分化和发育,并迅速从起源地向周围散布。其主要散布途径有:第一,向东沿着伊朗和土耳其,向亚洲扩散,并最终在亚洲南部和东南亚地区得到广泛散布;第二,向西部非洲和南部非洲扩散,然后向东南部的马达加斯加、印度半岛,并通过古南大陆向澳大利亚发展;第三,向北超越古中太平洋向北美扩散;第四,向西南面与非洲大陆相连的南美洲扩散(图2)。

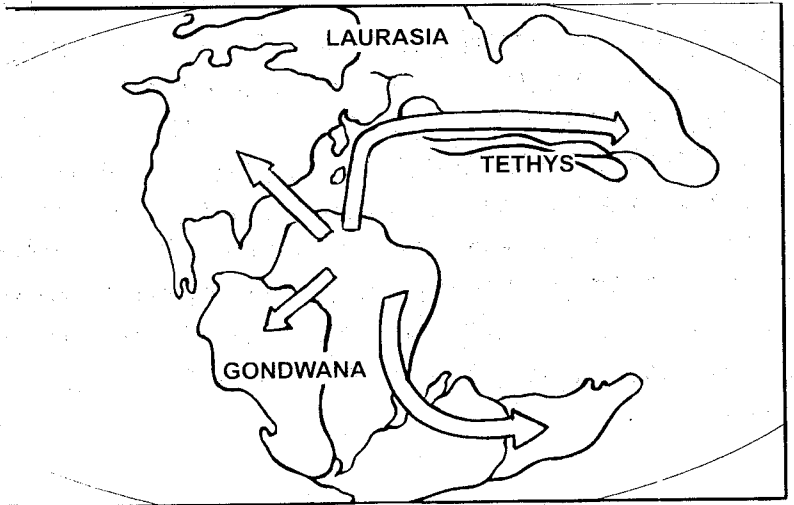


图2 耳草属植物在侏罗纪时代的可能扩散途径

Fig. 2 Possible dispersal routes of *Hedyotis* species in Jurassic period

当耳草属植物快速遍布全球以后,其相互扩散的速度随着各板块间的相互分离以及气候的变化而逐渐降低。如由于印度板块向北漂移与亚洲大陆相碰撞抬高了地势以及阿拉伯地区的干旱条件基本上阻断了第一条扩散途径。马达加斯加岛、印度半岛、澳大利亚与非洲大陆的分离以及南美洲与非洲大陆的分离也使得这种扩散逐渐向区域化发展,这样就导致了这个类群中存在大量的特有种,并在各地区长期的自然发展过程中,也出现大量的杂交现象^[7]。

Lewis和Terrell通过染色体研究对弄清耳草属植物的现代分布格局起了很大作用^[21]。他们从美洲的不同地点采集了45个*H. caerulea*的样品,发现其二倍体类群主要分布在南部地区,靠近冰川时期的南缘,而四倍体类群主要生长在东北部的阿巴拉契来山脉地区,因此可以认为在地质时期耳草属植物登陆北美的地点是与非洲大陆有陆桥联系的地区。同时,Lewis的研究也揭示了耳草属植物的起源与散布途径^[20]。

另一个值得注意的问题是,在耳草属植物遍布全球后,由于气候的因素,当某些地区的气候等条件不再适应其生长时,这些植物就逐渐退出其原来的生长地,所以在目前的温带地区或寒带地区就不再有它们的踪迹,然而,我们不能忽略这些地区在地质年代对植物的扩散曾起过的重大作用。

参考文献:

- [1] Merrill E D, Metcalf F P. *Hedyotis* Linnaeus versus *Oldenlandia* Linnaeus and the status of *Hedyotis lancea* Thunberg in relation to *H. consanguinea* Hance [J]. J Am Arb, 1942, 23: 226-230.
- [2] De Candolle A P. Prodrromus [M], Part 4, 1830, 419, 424.
- [3] Bentham G, Hooker J D. Rubiaceae [J]. Gen Pl, 1873, 2: 56-59.

- [4] Hooker J D. Rubiaceae [A]. Flora of British India Vol. 3, [M], 1882, 49-76.
- [5] Hooker J D. Rubiaceae [A]. The Flora of British Indian Vol. 3 [M], 1882, 7-210.
- [6] Hayata B. *Hedyotis* L. [J]. Icones Pl Formo, 1919, 9: 53-55.
- [7] Bremekamp C E B. The African species of *Oldenlandia* L. sensu Hiern et K. Schumann [J]. Verh. Akad. Wet. Afd. Natuurk, 2, 1952, 48: 1-297.
- [8] Robbrecht E. Tropical woody Rubiaceae [J]. Opera Botanica Belgica, 1988, 1: 1-271.
- [9] Verdcourt B. Rubiaceae [A]. Flora of Tropical East Africa [M], Vol. 101, 1976, 268-315.
- [10] 高蕴璋. 耳草属 [A]. 罗献瑞. 中国植物志第71卷第1分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1999, 26-86.
- [11] Merrill E D. New Chinese ligneous plants [J]. J Arn Arb, 1927, 8: 3-19.
- [12] Alston A H G. Rubiaceae [A]. A Hand-book to the Flora of Ceylon Vol. 6 [M]. 1931, 142-148.
- [13] Guillaumin A. Contributions to the Flora of the New Hebrides [J]. J Arn Arb, 1932, 13: 4.
- [14] Chun W-Y. Contributions to the Flora of Kwangtung and South-Eastern China [J]. Sunyatsenia, 1930, 1 (4) : 310-314.
- [15] Merrill E D, Chun W Y. Additions to our knowledge of the Hainan flora III [J]. Sunyatsenia, 1940, 5: 189-190.
- [16] Merrill E D, Metcalf F P. New Kwangtung Plants [J]. Lingn Sci J, 1937, 16 (2) : 177.
- [17] Merrill E D. A sixth supplementary list of Hainan plants [J]. Lingn Sci J, 1935, 14 (1) : 56-57.
- [18] Merrill E D, Perry L M. Plantae Papuanae Archboldianae XV [J]. J Arn Arb, 1945, 26 (1) : 1-6.
- [19] Smith A C. Studies of pacific island plants XVI. Notes of Fijian Rubiaceae [J]. J Arn Arb, 1953, 34 (2) : 97-98.
- [20] Mohlenbrock R H, Halbig L E. The annual species of *Houstonia* in Illinois [J]. Rhodora, 1962, 64: 28-31.
- [21] Lewis W H, Terrell E E. Chromosomal races in Eastern North American species of *Hedyotis* (*Houstonia*) [J]. Rhodora, 1962, 64: 313-323.
- [22] Pitard J. Rubiacees [A]. Flore Generale de L'indo-Chine Vol. 3 [M]. 1923, 92-155.
- [23] Yang S Y, Liu H Y. *Hedyotis* L. [A]. In: Editorial Committee of the Flora of Taiwan. Flora of Taiwan Vol. 4 [M]. 2nd ed. Taipei: Editorial Committee of the Flora of Taiwan, 1998, 265-273.
- [24] 高蕴璋. 中国茜草科资料 [J]. 华南农业大学学报, 1995, 16 (4) : 41-46.
- [25] Hayata B. *Hedyotis* L. [J]. Icones Pl Formo, 1912, 2: 83-84.
- [26] Lewis W H. *Oldenlandia corymbosa* (Rubiaceae) [J]. Grana Palynologica, 1964, 5 (3) : 330-341
- [27] Lewis W H. Phylogenetic study of *Hedyotis* (Rubiaceae) in North America [J]. Amer J Bot, 1962, 49: 855-865.
- [28] Lewis W H. Pollen morphology and evolution in *Hedyotis* Subgenus *Edrisia* (Rubiaceae) [J]. Amer J Bot, 1965, 52 (3) : 257-264.
- [29] 塔赫他间. 黄观程译. 世界植物区系区划 [M]. 北京: 科学出版社, 1988, 1-239.
- [30] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型 [J]. 云南植物研究, 1991, 增刊IV: 1-139.
- [31] Raven P H, Axelrod D I. Angiosperm biogeography and past continental movements [J]. Ann Miss Bot Gard, 1974, 61 (3) : 539-673.
- [32] Axelrod D I. The evolution of flowering plants [A]. Evolution after Darwin Vol. 1 [M]. 1960, 227-308.
- [33] Stebbins G L. Chromosomal Evolution in High Plants [M]. London: Edward Arnold Ltd., 1971.
- [34] Lewis W H. Cytopalynological study of African Hedyotideae (Rubiaceae) [J]. Ann Miss Bot Gard, 1965, 52: 191-194.
- [35] 王荷生. 植物区系地理 [M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [36] 中国科学院《中国自然地理》编辑委员会. 中国自然地理植物地理 (上册) [M]. 北京: 科学出版社, 1983.
- [37] Rogers G K. The genera of Cinchonoideae (Rubiaceae) in the Southeastern United States [J]. J Arn Arb, 1987, 68 (2) : 137-183.