

华东天目山脉、黄山山脉、大别山脉竹类植物区系分析,兼论区系的起源与扩散

赖广辉¹ 肖斌² 洪岩³

(1. 安徽省广德县林业科学研究所, 安徽 广德 242200; 2. 安徽省林业厅, 安徽 合肥 230001; 3. 安徽省宣城市林业局, 安徽 宣城 242000)

摘要: 华东天目山脉、黄山山脉、大别山脉竹类植物较为丰富, 分别有 10 属 /75 种(含种下等级)、8/49、7/30。通过对属、种的分布型分析, 前二者竹类植物区系属于典型的华东区系, 起源的时间不迟于早第三纪的始新世; 而大别山脉虽仍属华东区系的范畴, 因渗入了不少华中区系的成分, 已具有某些经向过渡性特征, 且起源的时间较晚。这 3 个山脉的竹类植物区系均具有显著的亚热带性质。天目山脉不仅是刚竹属 *Phyllostachys* 和短穗竹属 *Brachystachyum* 的分化变异中心, 也极有可能就是它们的起源中心, 但它们自此地起源后的散布方式有所不同, 刚竹属在我国亚热带为四周放射状顺序渐进, 扩散的范围颇广; 短穗竹属存在东西南北 4 条散布路线, 但向各方扩散的距离相差甚远。这些山脉与华东其他地区竹类植物区系联系密切, 与华中竹类植物区系也有一定的联系, 但与华南、西南等地竹类植物区系联系微弱。从地理位置和区系组成来看, 黄山山脉的竹类植物区系来源于天目山脉, 大别山脉的竹类植物区系又来源于黄山山脉, 前者都是在后者扩展的基础上融合了其他区系的一些成分后发展而成, 大别山脉又是北方秦岭以东广大丘陵平原地区竹类植物区系的发祥地。

关键词: 天目山脉; 黄山山脉; 大别山脉; 竹类植物区系; 刚竹属; 短穗竹属; 起源; 扩散

中图分类号: Q 949.714.201

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395 (2004) 02-0099-10

Analysis of Bamboo Floras in Tianmushan, Huangshan and Dabieshan Mountains in East China, with Special Reference to Their Origin and Dispersal

LAI Guang-Hui¹ XIAO Bin² HONG Yan³

(1. Guangde Forestry Institute of Anhui Province, Guangde 242200, China; 2. Forestry Department of Anhui Province, Hefei 230001, China; 3. Xuancheng Forestry Bureau of Anhui Province, Xuancheng 242000, China)

Abstract: Three bamboo floras of East China were investigated in Tianmushan Mountains (on the border between Zhejiang and Anhui Provinces), Huangshan Mountains (in the south of Anhui), and Dabieshan Mountains (in the border area of Henan, Hubei and Anhui Provinces), which include 10 genera with 75 species, 8 genera 49 species, and 7 genera 30 species, respectively. Areal type analysis of genus and species elements indicates that the bamboo floras in three mountains are markedly subtropical in nature and can be recognized as important part of bamboo flora of East China, however, the flora of Dabieshan Mountains reveals a transitional character having certain amount of elements of Central China. Based on a preliminary inference made from geologic history, modern distribution pattern of bamboos and principle of historical phytogeography, the bamboo floras of Tianmushan Mountains and Huangshan Mountains originated not later than the Eocene epoch of the Paleogene period, and earlier than that for Dabieshan Mountains. Most of the species of genera *Phyllostachys* and *Brachystachyum*, with primitive taxa, have been found in Tianmushan Mountains where geochronology is quite age-old and relatively

收稿日期: 2003-01-16 接受日期: 2003-07-15

基金项目: 安徽省“九五”林业科研项目 (96-04-05)

stable in geological structure, which shows the mountains can be considered as differentiation centre and possible origin centre of these two genera. *Phyllostachys* extended its distribution area radially from the origin center to subtropical China, while *Brachystachyum* had four distribution routes: the east route ran to E and SE Zhejiang, the south to the eastern part of Nanling Mountains, the west to Jiangxi, and the north to E Anhui. The relationships among the three bamboo floras are discussed.

Key words: Tianmushan Mountains; Huangshan Mountains; Dabieshan Mountains; Bamboo flora; *Phyllostachys*; *Brachystachyum*; Origin; Dispersal

天目山、黄山、大别山为华东地区 3 大重要山脉,均位于东亚季风区的亚热带地区,自然条件较为优越,目前各自仍保存着大片的天然森林植被。在组成这些植被的树种中,竹类植物处于十分重要的地位,甚至在一些地方占据绝对优势,它们往往组成大面积的纯林,成为当地重要的森林资源和林业生产的重要对象。同时,这些山脉也是研究华东特别是其中部与北部竹类植物区系起源、性质和特点的关键地区。本文试图依据现有的标本和野外调查资料以及地史资料来探讨这些山脉的竹类植物区系及其起源与扩散。

1 自然环境

根据地质资料^[1],华东天目山脉、黄山山脉、大别山脉的成陆历史都相当悠久。由于地史和地理位置的某些差别,这 3 大山脉的现代自然环境既有一定的相似性,又有所不同,总的看来,天目山脉与黄山山脉的自然条件较为相似。

天目山脉:位于浙皖二省的交界处,118°36'–120°06'E、29°52'–30°55'N。山体呈西南–东北走向,地势由南向北逐渐变低,一般海拔 100–1 000 m,最高点清凉峰海拔 1 787 m。地带性土壤为黄红壤,中、低山区还分布有山地黄壤和山地黄棕壤,pH 值为 5.0–5.8。北部为北亚热带气候,年均气温 15.4℃,极端最低气温 -16℃,年降水量 1 300 mm,空气相对湿度 80%。南部属中亚热带气候,年均气温 16.0℃,极端最低气温 -14℃,年降水量 1 500 mm,空气相对湿度 80%–82%。

黄山山脉:位于皖南中部,中南部与九华山脉汇合,南部延伸至江西景德镇一带,116°49'–118°59'E、29°13'–31°05'N。山体走向与天目山脉相似,地势为中部高、两端低,最高点莲花峰海拔达 1 873 m。山体的岩石组成及其发育的土壤与天目山脉大体类似,两地气候也有许多相似之处。

大别山脉:地处豫鄂皖三省接壤处,为秦岭褶

皱带向东的延伸部分,113°56'–117°10'E、30°02'–32°33'N。山体呈西北–东南走向,地势为南部高于北部,一般海拔为 400–800 m,最高峰白马尖海拔 1 774 m。南、北坡气候、土壤略有差别,南坡年均气温约 15.5℃,极端最低气温 -16℃,年降水量 1 400 mm,空气相对湿度 80%,地带性土壤为黄红壤,海拔 800 m 以上地区为山地黄棕壤,pH 值 5.0–5.5;北坡年均气温 15.0℃,极端最低气温 -19.5℃,年降水量 1 300 mm,空气相对湿度 80%,地带性土壤为黄棕壤,海拔 800 m 以上地区为山地棕壤,pH 值 6.0–7.0。

2 竹类植物区系分析

2.1 区系组成

采自天目山区、黄山山区、大别山区的 4 100 份竹类标本以及参考文献资料^[2–5],并依据《中国植物志》第 9 卷第 1 分册上的竹亚科分类系统^[6]统计,天目山脉有竹类植物 10 属 75 种(含种下等级,不含近年引入竹种,下同);黄山山脉 8 属 49 种;大别山脉 7 属 30 种。

从表 1 可见,按地下茎类型来划分,3 大山脉均以散生类(包括合轴散生、复轴混生和单轴散生)竹种为主,一般占各自总属数和总种数的 70%以上和 90%以上,这与我国亚热带许多地区的竹类植物区系组成大致相似。仅有 1–2 种较耐寒的合轴丛生型竹种在 3 大山脉分布,往往只见于背风向阳的地方。合轴散生型竹种也较为罕见,仅各有 1 种自然分布于海拔 1 000 m 以上的山地。在合轴类竹种受到环境的限制而难以广泛传播和扩散的同时,那些具真鞭的耐寒竹种在这 3 大山脉得到充分发展和广泛散布,以致成为现代竹类植物区系中占据主导地位类群。由于地史和自然条件的不同,3 大山脉竹类植物区系的发展并非均衡一致,在现代区系组成上有一定的差别。总的看来,从东部的天目山脉至西部的大别山脉竹类的属、种在逐渐减少(表 2)。

表1 天目山脉、黄山山脉、大别山脉竹类植物区系组成

Table 1 The number of bamboo genera and species in Tianmushan, Huangshan and Dabieshan Mountains

地区 Mountains	合轴丛生		合轴散生		复轴混生		单轴散生		合计	
	Sympodial clumping		Sympodial running		Amphipodial mixed		Monopodial running		Total	
	属数	种数	属数	种数	属数	种数	属数	种数	属数	种数
	No. of genus	No. of species	No. of genus	No. of species	No. of genus	No. of species	No. of genus	No. of Species	No. of genus	No. of species
天目山脉 Tianmushan	1	1	1	1	7	18	1	55	10	75
黄山山脉 Huangshan	1	1	1	1	5	13	1	34	8	49
大别山脉 Dabieshan	1	1	1	1	4	8	1	20	7	30

从表2可知,3大山脉竹类植物区系属的组成较为相似。寒竹属 *Chimonobambusa* 对温度要求较高,它只分布于天目山脉的南段,黄山山脉和大别山脉均未发现;少穗竹属 *Oligostachyum* 则间断分布于天目、大别两大山脉,黄山山脉未见。另外,倭竹属 *Shibataea* 和赤竹属 *Sasa* 的种系也只产于华东长江以南各地^[7],倭竹属在天目山区和黄山山区各有1种,赤竹属在两大山脉具1共有种。只有较耐寒的刚竹属 *Phyllostachys*、大明竹属 *Pleioblastus*、短穗竹属 *Brachystachyum*、箬竹属 *Indocalamus*、玉山竹属 *Yushania* 的一些种系可以遍布这三大山脉,也是当地植被中的建群种,可视为这些山脉较典型的共有种或替代种,使三者竹类植物区系发生密切的联系。

表2 天目山脉、黄山山脉、大别山脉竹类植物属种统计
Table 2 The number of bamboos species in Tianmushan, Huangshan and Dabieshan Mountains

	种数 No. of species		
	天目山脉	黄山山脉	大别山脉
	Tianmushan	Huangshan	Dabieshan
刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	55	34	20
短穗竹属 <i>Brachystachyum</i>	7	5	1
大明竹属 <i>Pleioblastus</i>	4	4	3
箬竹属 <i>Indocalamus</i>	3	2	3
籼竹属 <i>Bambusa</i>	1	1	1
赤竹属 <i>Sasa</i>	1	1	-
玉山竹属 <i>Yushania</i>	1	1	1
倭竹属 <i>Shibataea</i>	1	1	-
少穗竹属 <i>Oligostachyum</i>	1	-	1
寒竹属 <i>Chimonobambusa</i>	1	-	-
合计 Total	75	49	30

种数含种下等级,不含近年引入栽培种。The number of species contains infraspecific taxa, excluding species introduced in recent years.

2.2 属分布区类型

天目山脉、黄山山脉、大别山脉各有竹类植物10属、8属、7属,分别占全国39属的25.6%、20.5%、17.9%。根据吴征镒划分的中国种子植物属的分布区类型^[8],三大山脉的竹类植物属可归入泛热带分布、热带亚洲分布、东亚分布、中国-日本分布(亚型)、中国特有分布4种分布区类型和亚型(表3)。

泛热带分布型:3大山脉均只有籼竹属 *Bambusa* 1属。本属的分布中心在我国的华南至中南半岛一带^[6,9],是个典型的热带性质的属,只有少数种系可向北扩散到中亚热带北部甚至北亚热带南部。其中天目山脉除有早年引入归化的孝顺竹 *B. multiplex* 外,尚有引栽历史不长的观音竹 *B. multiplex* var. *riviereorum* 以及青皮竹 *B. textilis*。其余两大山脉仅有孝顺竹1种,且稀见栽培。

热带亚洲分布型:三大山脉也仅有玉山竹属1属,常在海拔1300m以上山地组成小片纯林,起到良好的水土保持作用。该属植物喜欢高湿阴凉的生境,是亚洲热带或亚热带典型的中山、亚高山竹属,通常分布于海拔2000m以上的山地,少数种系可下降到1500m左右,其分布中心在我国西南的横断山脉^[10]。

东亚(东喜马拉雅-日本)分布型:3大山脉虽只有刚竹属1属,但在各自竹类植物区系中占有极其重要的地位。该属约50余种^[4,6,11],其中天目山区有33种(不含种下等级和近年引入者,下同)占本区竹种总数的64.7%;黄山山区有21种,占61.8%;大别山区有15种,占62.5%,是构成三者竹类植物区系的主体。据考证,本属种系均原产我国^[6,11],它的起源中心和主要的迁移路线几乎未偏离亚热带的范畴,是个典型的亚热带起源和发展起来的类群(图1)。一些重要的种系常可组成大面积纯林,形成我国亚热带

带地区独特的自然景观。总之,这是东亚一个颇具特色和富有代表性的竹属,具有明显的亚热带性质。另外,分布于三大山脉的赤竹属、大明竹属、倭竹属、寒竹属可归于中国-日本分布亚型,除赤竹属分布海拔较高,分布范围偏北而多少带有某些温带性质外,其余 3 属的分布均以亚热带地区为主,亚热带性质也是显而易见的。

中国特有分布型:华东中北部地区有 3 属,即短穗竹属、箬竹属、少穗竹属,其中天目山脉、大别

山脉 3 属皆产,黄山山脉只有前 2 属。短穗竹属有 5 种 4 变种,以天目山北部余脉为其现代分布中心,这里几乎囊括了该属的所有种系^[12],尽管其模式种短穗竹 *Brachystachyum densiflorum* 可扩散到广东、福建等地,但其分布仍以北亚热带南部和中亚热带北部为主(图 1),所以该属也是较典型的亚热带竹属。箬竹属现有 27 种,分布均以亚热带地区为主,川东、鄂西、贵北、陕南为其现代分布中心^[13],亚热带性质也是十分显著的。

表 3 天目山脉、黄山山脉、大别山脉竹类植物属的分布型和亚型
Table 3 Areal-types and subtypes of bamboo genera in Tianmushan, Huangshan and Dabieshan Mountains

分布型或亚型 Areal-type and subtype	天目山脉 Tianmushan		黄山山脉 Huangshan		大别山脉 Dabieshan	
	属数	%	属数	%	属数	%
	No. of genus		No. of genus		No. of genus	
泛热带 Pantropic	1	10.0	1	12.5	1	14.2
热带亚洲 Trop. Asia (Indo-Malaysia)	1	10.0	1	12.5	1	14.3
东亚(东喜马拉雅-日本) E. Asia (E. Himalaya-Japan)	1	10.0	1	12.5	1	14.3
中国-日本 Sino-Japan	4	40.0	3	37.5	1	14.3
中国特有 Endemic to China	3	30.0	2	25.0	3	42.9
合计 Total	10	100.0	8	100.0	7	100.0

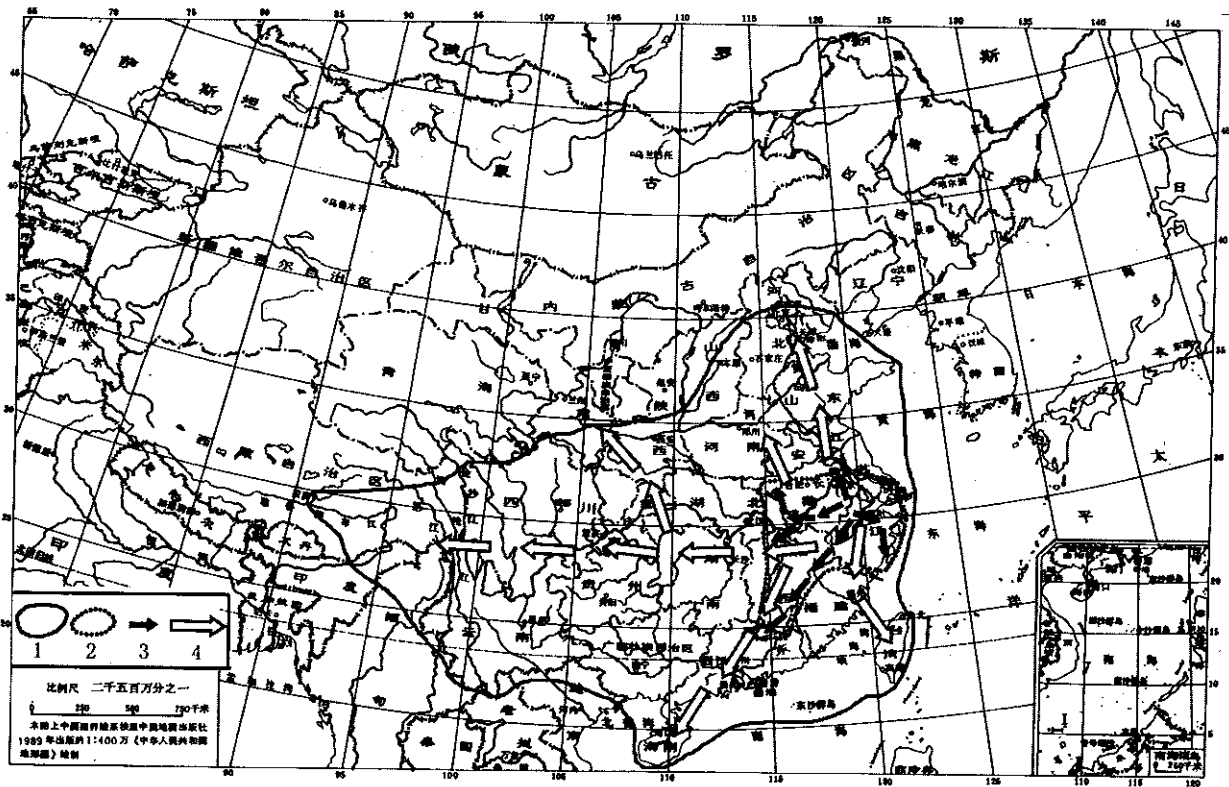


图 1 刚竹属和短穗竹属的分布及可能的散布路线

Fig. 1 Distribution and possible dispersal lines of genera *Phyllostachys* and *Brachystachyum*

1. 刚竹属的分布区; 2. 短穗竹属的分布区; 3. 短穗竹属植物可能的散布路线; 4. 刚竹属植物可能的散布路线。Distribution areas of *Phyllostachys* (1) and *Brachystachyum* (2). Possible dispersal lines of genera *Brachystachyum* (3) and *Phyllostachys* (4).

2.2.2 种的分布区型

建群种 根据生境和竹种现状,可将3大山脉的竹林划分为中山竹林(海拔800 m以上)、低山丘陵竹林(海拔200-800 m)、山间盆地及山麓竹林(海拔200 m以下)3个群系组,不同的群系组所包含的建群种有所不同,同一群系组在不同山脉的建群种也略有差别。天目山脉约有25个建群种,海拔200 m以下主要有红壳竹 *Phyllostachys iridescens*、早竹 *P. praecox*、毛环竹 *P. meyeri*、桂竹 *P. bambusoides*、黄古竹 *P. angusta*、灰水竹 *P. platyglossa*、安吉金竹 *P. parvifolia*、水胖竹 *P. rubicunda*,海拔200-800 m主要有毛竹 *P. edulis*、天目早竹 *P. tianmuensis*、水竹 *P. heteroclada*、刚竹 *P. sulphurea* var. *viridis*、光箨篌竹 *P. nidularia* f. *glabrovagina*、毛金竹 *P. nigra* var. *henonis*、美竹 *P. manni*、石绿竹 *P. arcana*、早园竹 *P. propinqua*、淡竹 *P. glauca*、燥壳竹 *P. hirtivagina*、高节竹 *P. prominens*、短穗竹 *Brachystachyum densiflorum*、阔叶箨竹 *Indocalamus latifolius*,海拔800 m以上主要有石竹 *P. nuda*、华箨竹 *Sasa sinica*、天目玉山竹 *Yushania tianmushanica*。黄山山脉约有18个建群种,海拔200 m以下主要有毛环竹、石绿竹、早园竹、桂竹、灰水竹,海拔200-800 m主要有毛竹、天目早竹、水竹、毛金竹、台湾桂竹、美竹、燥壳竹、蝶翅箨竹 *P. nidularia* f. *vexillaris*、短穗竹、芦花竹 *Shibataea hispida*、阔叶箨竹,海拔800 m以上主要有华箨竹、天目玉山竹。大别山脉建群种较少,约有11个

竹种,海拔200 m以下只有早园竹、红边竹 *P. rubromarginata*、水竹3种,海拔200-800 m也仅有毛竹、早园竹、光壳竹 *P. varioauriculata* var. *glabrata*、曲竿竹 *P. flexuosa*、斑苦竹 *Pleioblastus maculatus*、短穗竹、箨叶竹 *Indocalamus longiauritus* 等数种,除箨叶竹可从低处延伸分布至海拔800 m以上外,另有一种玉山竹可在这一海拔地段建群。

分布区型 对各山脉竹类植物种的分布型及其亚型(表4)进行分析,以期认识它们的区系性质和特点。

从表4可见,中国特有分布型均占有绝对优势,并可再细分为9种分布亚型,其中属于3-1-3-7 7种分布亚型的种系,其起源中心和现代分布中心均位于华东,可纳入广义的华东区系;只有3-8、3-9两种亚型种系的起源中心和分布中心位于华中地区,可纳入广义的华中区系。天目山脉华东区系成分(含本区特有成分)占本区总种数的84.0%,华中区系成分只占12.0%;黄山山脉分别为75.5%和18.4%;大别山脉分别为60.0%和30.0%,可见前两个山脉属于典型的华东区系,是该区系的重要组成部分;大别山脉尽管仍属华东区系的范畴,但已多少打上了华中区系的烙印,两种区系成分在此交汇与渗透,使其竹类植物区系具有某些经向过渡性特征。

种的地理替代现象 天目山脉和黄山山脉的南北两端在气候上都有一定差异,两地竹类植物区系反映出某些差别,其中一个重要的表现就是出

表4 天目山脉、黄山山脉、大别山脉竹类植物种的分布型及亚型
Table 4 Areal types and subtypes of bamboo species in Tianmushan, Huangshan and Dabieshan

分布型和亚型 Areal type and subtype	天目山脉 Tianmushan		黄山山脉 Huangshan		大别山脉 Dabieshan	
	种数	%	种数	%	种数	%
	No. of species		No. of species		No. of species	
1 热带亚洲 Tropical Asia	1	1.3	1	2.0	1	3.3
2 中国-喜马拉雅 Sino-Himalaya	2	2.7	2	4.1	2	6.7
3 中国特有 Endemic to China	(72)	(96.0)	(46)	(93.9)	(27)	(90.0)
3-1 本区特有 Endemic to this area	15	20.0	3	6.2	2	6.7
3-2 华东 E. China	30	40.0	17	34.7	4	13.3
3-3 华东至华中 E. China to C. China	9	12.0	9	18.4	5	16.7
3-4 华东至华中至西南 E. China to C. China to SW. China	2	2.7	1	2.0	1	3.3
3-5 华东至华北 E. China to N. China	1	1.3	1	2.0	-	-
3-6 华东至华中至华北 E. China to C. China to N. China	5	6.7	5	10.2	5	16.7
3-7 华东至台湾 E. China to Taiwan	1	1.3	1	2.0	1	3.3
3-8 华中至华东 C. China to E. China	9	12.0	8	16.4	8	26.7
3-9 华北至华中至华东 N. China to C. China to E. China	-	-	1	2.0	1	3.3
合计 Total	75	100.0	49	100.0	30	100.0

现了明显的种的南北水平替代现象,如北段的建群种红壳竹由中南部的建群种天目早竹、北段星散分布的毛壳竹 *Phyllostachys varioauriculata* 由中南段的燥壳竹、中北段星散分布的鹅毛竹 *Shibataea chinensis* 由中南段星散分布的芦花竹所替代;甚至在同一种系的种下等级中也有所反映,如中北段普遍分布的光箨篌竹在中南段则由蝶翅篌竹替代,二者分布区未见重叠。但在大别山脉,水平替代现象并不十分显著。

以上分析清楚表明:亚热带竹属和竹种在 3 大山脉竹类植物区系中均占绝对优势,亚热带性质十分显著。

3 区系的起源与扩散

在华东的中北部,包括这些山脉在内,它们的竹类植物区系均缺乏竹亚科 *Bambusoideae* 中原始的类群,例如籐竹族 *Tribe Bambusaceae* 的一些属(引入的少数种系例外)。本区目前最古老的类群为具假花序和真鞭的倭竹族 *Tribe Shibataeae* 中的短穗竹属,其次为刚竹属、倭竹属等,而这些属恰恰又是假花序竹类中演化水平最高的类群^{[14]5},所以这一地区的竹类植物区系具明显的次生性质,是较为年轻的衍生区系。由于化石证据的缺乏,我们只能由地史资料、竹类现代分布式样以及历史植物地理学原理^[16]进行初步推测。

在倭竹族的 9 个属中,有 5 个属分布于我国西南地区(含广西大部),这里既有本族的原始类群如大节竹属 *Indosasa*,也有进化的类群如刚竹属,而且还是大节竹属、寒竹属、箬竹属 *Qiongzhusa* 的现代分布中心^{[14]7-19},其中云南中南部被认为是世界竹类的起源中心^[20-23],所以倭竹族的原始类群可能就起源于该区,然后向东扩散分布到我国的东部沿海和日本列岛,并在迁移的过程中逐渐产生分化。在我国东南部孕育出唐竹属 *Sinobambusa* 和倭竹属,在东部形成短穗竹属,在日本本岛演化成业平竹属 *Semiarundinaria*。业平竹属特产于日本,它与产于华东等地的短穗竹属有着密切的亲缘关系,二者甚至可归并为一属^{[14]2425}。在东亚的东部,第三纪的喜马拉雅造山运动导致环太平洋的地槽外带褶皱隆起,至始新世的早中期日本列岛一带露出水面而成为陆地^{[26]7},那时它与东亚大陆连为一体,直到晚第三纪的上新世才与大陆分离^[27-29],从渐新世以后,这里一直属于暖温带至寒温带寒冷气候^[26],竹类难以适应这种自然环境,更不会出现由温暖地区向这里的

迁移。因此,业平竹属的原始类群或祖型从东亚大陆向日本的扩散只有在具温暖气候的始新世中后期才能得以实现。再从起源于华东的短穗竹属来看,它的鳞被可有 4 枚,显然较业平竹属古老^[30],应是稍早发展起来的姊妹群,但二者发生的时间不会相隔太远。这就意味着天目山脉和黄山山脉竹类植物区系的起源时间不迟于早第三纪的始新世,大别山脉竹类植物区系中较原始的类群更少,故其起源的时间可能较晚。由于缺乏可靠的化石材料,具体的起源时间尚难确定。

在华东天目山脉的中部一带,集中了短穗竹属的绝大部分种系(有 4 种 3 变种),包括原始种和进化种,这为其他任何一个地方所不及,特别是本属的模式种短穗竹,适应本区海拔 50-800 m 之间的多种生境,并有大面积的分布,常在樵后山地形成低矮纯林。由于该区有它现代最适宜的生态环境和利于它发生与演化的历史背景,所以该属的起源中心极有可能就在这一地区。我们认为,它向四周的扩散是不同步的,我国南方大部分地区受第四纪冰川的影响较小,气候温暖,山脉又多南北走向,对于本属的散布没有任何障碍,它的发生和南迁几乎是同时并持续进行的,但北方地区在第四纪更新世冰期气候寒冷(气温较目前低 15°C)^[26],向北扩散的速度明显缓慢以致停止,甚至前期到达的本属植物还遭到了毁灭性的打击,因此,目前大别山区、长江下游以北地区分布的本属植物很可能是第四纪晚更新世间冰期随着全球气温的普遍回升自邻近地区迁移而来。根据本属的现代分布式样,它的发展史上存在着几条明显的散布途径(图 1):第一条为东线,经浙西山地、龙门山地、会稽山地扩散到浙东及浙东南一带,这些山地虽都为南北走向,但海拔不高,对于本属植物的跨越并无障碍;第二条为南线,此线扩散的距离最长,它经白际山脉、千里岗山地、金衢盆地边缘直达闽赣交界的武夷山脉,并沿山麓和丘岗继续南下到达赣南和广东南岭的个别地方,广东南岭也是本属植物现代分布的最南界;第三条为西线,显然经黄山山脉、九华山脉向西伸展,在到达九华山脉西部时又分成两条支线,一条继续西行,直至江西的修水^[31],另一条北上扩展到大别山脉的中部;最后一条为北线,经苏南的宜溧、茅山、宁镇 3 个山地并越过长江直达江浦六合山区和皖东丘陵^[3,32]。

刚竹属作为华东现代竹类植物区系的主体,它的发生与短穗竹属大体相似。本属植物曾被

划分为刚竹组 Sect. *Phyllostachys* 和水竹组 Sect. *Heterocladae* 两大类群^[33],但未指出二者的系统关系,通常刚竹组排在水竹组的前面^[6,33],也有人根据某些解剖特征认为,刚竹组较水竹组原始^[34]。但我们认为水竹组具有更多的原始性状,是较刚竹组稍古老的类群。根据多年的调查采集,天目山脉不仅分布着本属的大部分种系,而且拥有从原始到进化的各种类型,尤其是原始类型的大量存在充分显示出本区刚竹属区系的古老性,这里还有不少特有种和准特有种,如安吉金竹、乌芽竹 *Phyllostachys atrovaginata*、芽竹 *P. robustiramea*、灰水竹、天目早竹、红壳竹、高节竹、早竹等。这提示我们,本属的起源中心和分化变异中心可能是一致的,即在华东的天目山脉。尽管刚竹属是较短穗竹属进化的类群^[415],但其适应能力更强,属内的演化也更趋激烈,扩散的范围更远更广。纵观本属的现代分布格局,它的扩散与短穗竹属似有不同(图1),在华东至华中的亚热带地区都有成片分布的本属植物,并在竹类植物中占优势地位^[3,22,32,35-39],且越远离天目山脉,竿箨具斑点、假花序呈穗状的进化类群所占比例越高,而竿箨无斑点、假花序呈头状的原始类群越少,由此可见,它的扩散方式可能为放射状向四周顺序渐进。除此之外,有3个地点颇引人注目:一是西部的横断山脉。由于这里地势高峻险要,且为南北走向,刚竹属的许多竹种无法跨越而终止于它的东面,成为本属西扩的天然障碍,只有个别竹种,如美竹突破此地,向西直抵西藏的南部和印度的北部^[6,11]。二是分布于台湾的台湾桂竹、罗汉竹 *P. aurea*、紫竹 *P. nigra*、刚竹^①等也广泛分布于华东一带^[4,6,31,33,39]。这是由于在第四纪的更新世冰期,台湾海峡曾经4次出现陆桥,使大陆与台湾相连^[40],尽管那时北方地区气温和雨水急剧下降和减少,但台湾仍然温暖湿润^[9],这些陆桥成为本属竹种迁移的通道。三是长江以北的大别山区。地史上曾是某些散生类竹种东西或反向迁移的通道以及华东、华中两大竹类植物区系某些耐寒类群,特别是刚竹属植物的集散地。且整个山体大致呈东西走向,它的南坡在第四纪冰期到来之际很可能成为某些刚竹属植物的“避难所”。而后随着山地冰川的消失和间冰期的来临,气温普遍回升,一些竹种开始迁往北坡,继而扩散到华北平原、江汉平原和江淮丘陵,成为

这些地区近代竹类植物区系的摇篮。

4 与邻近地区竹类植物区系的关系

由于地理位置、地史和自然条件不同,与邻近地区产生一定的联系,从属、种的相似性系数可以初步了解各区系之间的亲缘关系(表5)。

4.1 三大山脉之间的区系关系

天目山脉、黄山山脉、大别山脉竹类植物区系之间的联系比较密切。从区系组成不难看出,黄山山脉的8个竹属在天目山脉均产,49个竹种中有41个与天目山脉共有,且大多集中在刚竹属。如前所述,可以认为黄山山脉竹类植物区系是在天目山脉竹类植物区系扩展的基础上加入了少数侵入成分后发育起来的,属于后者的近亲后裔。黄山山脉与大别山脉属与种的相似性系数更高,联系更为密切,显然大别山脉竹类植物区系的主体来源于黄山山脉。而天目山脉与大别山脉的竹类植物区系又是通过黄山山脉发生联系的。三地的共有竹种多达27个,其中重要的有毛竹、桂竹、水竹、毛金竹、美竹、石绿竹、毛环竹、早园竹、淡竹、短穗竹、苦竹 *Pleioblastus amarus*、阔叶箬竹等。众多的共有竹种和较高的相似性系数反映了三地竹类植物区系的亲缘关系。

4.2 与华东区系的关系

这些山脉作为华东竹类植物区系的组成部分,无疑与该区有着密切的联系。总的看来,与华东区系共有属较多,属的相似性系数较高,一般可达70%以上,但共有种呈现出由近及远减少、相似性系数逐渐变小之趋势。在华东的中、北部,3大山脉除彼此的共有种较多外,与邻近的苏南、浙北杭嘉湖平原以及浙东三地的共有种亦多,但与不同地区之间则有着不同的共有种,各自的共有种所属的地理成分也有所不同;黄山、大别山脉主要通过我国亚热带的一些广布种与之发生联系,天目山脉除了一些广布种外,还通过不少华东特有竹种与它们联系。然而,它们与华东中亚热带的南部以及北亚热带北部的丘陵平原的竹类植物区系仍有差异,即华东中亚热带的南部区系中已渗入了不少华南区系的成分,使其纬向过渡性特征更趋明显,它们的联系仅是通过一些广布种来承担;北亚热带北部的丘

①经南京林业大学赵奇僧教授实地考证和丁雨龙教授研究,产于台湾的台湾石竹 *Phyllostachys lithophila* 应为刚竹 *P. sulphurea* var. *viridis* 的异名,因此,台湾也有较大面积的刚竹分布。

表 5 天目山脉、黄山山脉、大别山脉与邻近地区竹类植物区系的相似性系数
Table 5 Similarity coefficient of bamboo floras in Tianmushan, Huangshan and Dabieshan

地区 Sites	相似性系数(属/种) Similarity coefficient (Genus / Species) (%)		
	天目山脉 Tianmushan	黄山山脉 Huangshan	大别山脉 Dabieshan
1 天目山脉 Tianmushan Mountains	100.0/100.0	88.9/67.7	82.4/41.9
2 黄山山脉 Huangshan Mountains	88.9/67.7	100.0/100.0	80.0/60.8
3 大别山脉 Dabieshan Mountains	82.4/41.9	80.0/60.8	100.0/100.0
4 江苏宜溧山地 Yili Hilly Area, Jiangsu ^[41,42]	75.0/65.5	85.7/66.7	76.9/47.9
5 浙江德清中东部 C. E. Deqing, Zhejiang ^[43]	75.0/58.7	71.4/57.8	92.3/43.8
6 浙江余姚 Yuyao, Zhejiang ^[44]	82.6/56.9	80.0/55.6	85.7/45.1
7 浙江泰顺 Taishun, Zhejiang ^[45]	76.2/45.2	63.2/47.2	66.7/34.3
8 福建武夷山 Mt. Wuyi, Fujian ^[46]	76.2/23.7	63.2/26.1	66.7/27.4
9 江西靖安 Jing'an, Jiangxi ^[47]	76.2/39.6	73.4/45.0	66.7/49.2
10 广东北部地区 N. Guangdong ^[48]	60.9/18.2	66.7/17.2	60.0/16.5
11 贵州东部地区 E. Guizhou ^[49]	54.5/23.9	50.0/28.9	52.6/34.4
12 云南怒江 Nujiang, Yunnan ^[50]	38.1/6.3	31.6/7.9	33.3/9.8
13 甘肃南部地区 S. Gansu ^[51]	35.3/10.9	26.7/12.1	28.6/17.0
14 秦岭 Qinling Mountains ^[52]	35.3/30.9	26.7/39.4	28.6/50.0
15 安徽江淮丘陵 Jianghuai Hill, Anhui ^[5]	57.1/36.6	66.7/53.7	72.7/54.2
16 华北平原 N. China Plain ^[53,54]	33.3/21.1	40.0/34.8	44.4/40.0

相似性系数计算采用 Sørensen 公式: $K=2C/(A+B) \times 100\%$ [其中 A: 甲地属(种)数, B: 乙地属(种)数, C: 甲乙两地共有属(种)数]。Using Sørensen's formula $K=2C/(A+B) \times 100\%$ to calculate similarity coefficient between A site and B site. C in the formula represents the number of common genera or species in A and B sites.

陵平原区系中属与种数大为减少,它们之间的共有属种也随之锐减。

4.3 与华南区系的关系

华南竹类植物区系的组成以热带性质的属、种为主,并有不少特有成分。3 大山脉除与具南亚热带气候的南岭山地、武夷山脉等地的竹类植物区系在属的组成上有某些相似之处,种的组成上则相差悬殊。后者区系中不仅广泛侵入了较多的热带亚洲、古热带、泛热带成分,还增加了不少中亚热带南部至南亚热带分布但不达华东中、北部地区的类群,如唐竹属、酸竹属 *Acidosasa*、矢竹属 *Pseudosasa* 等,少穗竹属等的种类在这里已大大增加,但刚竹属和短穗竹属的种系明显减少,显然已接近分布的尾声,两地之间仅靠少数广布种如毛竹、桂竹、罗汉竹、毛金竹、早园竹、甜笋竹、短穗竹、阔叶箬竹等来发生较弱的联系。

4.5 与西南区系的关系

由于地史和自然条件的巨大差别,两地竹类植物区系的发生和形成极不相同,以致现代区系中出现的共有成分极少,它们之间的联系是十分微弱

的,从这些山脉与云南怒江州的属、种相似性系数大小便可见一斑。两地之间仅有刚竹属 1 个共有属及美竹、水竹、毛金竹和紫竹 4 个共有种。

4.6 与华中区系的关系

华中与这些山脉同处于我国东半部的亚热带,尽管地史时期自然条件千差万别,但晚第三纪以后受到东亚季风的影响,现代自然环境仍有一定的相似性,两地的竹类植物区系也有不少联系。这主要是靠竹种的相互迁移与渗透产生的,可分成两种情况:一种是隶属于刚竹属、短穗竹属和箬竹属的广布种,如早园竹、毛环竹、石绿竹、刚竹、短穗竹、阔叶箬竹等由华东西扩进入华中,一些竹种继而到达西南等地;另一种是华中区系的成分,如毛竹、水竹、桂竹、毛金竹、光箬竹、美竹、斑苦竹、箬叶竹等东迁渗入到这些山脉。其结果表现为两地共有属、种不断增多,并出现了某些经向过渡性特征,这种现象在大别山脉表现得较为明显,华中各地普遍分布的一些竹种如斑苦竹、箬叶竹等在这里的一些地方也有成片的分布,但在黄山山脉和天目山脉较为罕见,显然这种过渡性质已较大别山脉明显淡化。

4.7 与华北区系的关系

尽管3大山脉与华北地区竹类植物区系的属、种相似性系数不高(表6),但华北平原、江淮丘陵等地分布的绝大多数竹种,如早园竹、红边竹、淡竹、桂竹、水竹等均可在3大山脉发现,并往往有成片的野生竹林。一些过去认为较典型的北方乡土竹种也广泛分布于大别山区或华东其他地区,如曲竿竹近年已在黄山山脉的北段发现,乌哺鸡竹 *Phyllostachys vivax* 也产于华东的许多地方。除少数变型以外,所谓纯粹的华北竹类植物区系成分几乎是不存在的。再从地史、竹类散布的途径以及现代自然条件判断,秦岭以东、长江以北的北方丘陵和平原地区目前分布的竹种大都是由大别山脉扩散出去的。大别山脉不仅是华东、华中两大区系中一些耐寒竹种的熔炉,同时也是近代华北竹类植物区系的摇篮。

致谢 我们的野外调查工作得到了省内外近百位林业工作者的大力支持和帮助。文稿承蒙安徽省林业科学研究所吴诚和研究员审阅修改。

参考文献

- [1] Cooperating Group for Vegetation of Anhui (安徽植被协作组). Vegetation of Anhui [M]. Hefei: Anhui Science & Technology Press, 1983. 1-6. (in Chinese)
- [2] Ding B Z (丁宝章), Wang S Y (王遂义). Flora of Henan Vol. 4 [M]. Zhengzhou: Henan Science & Technology Press, 1998. 1-59. (in Chinese)
- [3] Cooperating Group for Flora of Anhui (安徽植物志协作组). Flora of Anhui Vol. 5 [M]. Hefei: Anhui Science & Technology Press, 1992. 164-196. (in Chinese)
- [4] Editorial Board of Flora of Zhejiang (浙江植物志编委会). Flora of Zhejiang Vol. 7 [M]. Hangzhou: Zhejiang Science & Technology Press, 1993. 28-109. (in Chinese)
- [5] Lai G H (赖广辉), Hong Y (洪岩). Literatures for Bambusoideae in Anhui Province [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1995, 14 (2): 6-15. (in Chinese)
- [6] Geng B J (耿伯介), Wang Z P (王正平). Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 9 (1) [M]. Beijing: Science Press, 1996. 1-704. (in Chinese)
- [7] Hu C H (胡成华), Gao Z B (高兆彬), Dai T (戴挺), et al. Studies on the geographic distribution of the genus *Shibataea* Makino [J]. J Wuhan Bot Res (武汉植物学研究), 1989, 7 (2): 155-161. (in Chinese)
- [8] Wu Z Y (吴征镒). The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. Acta Bot Yunnan (云南植物研究), 1993, (Supp IV): 1-178. (in Chinese)
- [9] Wu Z Y (吴征镒). Vegetation of China [M]. Beijing: Science Press, 1980. 61-81, 411-429. (in Chinese)
- [10] Yi T P (易同培). Studies on the genus *Yushania* [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1986, 5 (1): 8-66. (in Chinese)
- [11] Chao C S, Renvoize S A. Notes on some species of *Phyllostachys* (Gramineae-Bambusoideae) [J]. Kew. Bull., 1988, 43 (3): 415-422.
- [12] Lai G H (赖广辉), Hong Y (洪岩). Analysis of bamboo flora in the north part of Tianmushan Mountains [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1995, 14 (3): 7-17. (in Chinese)
- [13] Yang Y L (杨雅玲). The endemic genus of China — geographical distribution of *Indocalamus* Nakai [J]. J Plant Resour Envir (植物资源与环境), 1993, 2 (1): 41-44. (in Chinese)
- [14] Geng B J (耿伯介), Hu C H (胡成华). An emendation in the tribe Shibataceae, Bambusoideae [J]. J Nanjing Univ (Nat Sci) (南京大学学报自然科学版), 1986, 22 (3): 408-430. (in Chinese)
- [15] Wang Z P (王正平), Zhu C D (朱政德), Chen SY (陈绍云), et al. A taxonomical study of *Phyllostachys*, China [J]. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 1980, 18 (1): 16. (in Chinese)
- [16] Wulff E B. Translated by Zhong C X, et al. (仲崇信等译). An Introduction to Historical Plant Geography [M]. Beijing: Science Press, 1960. (in Chinese)
- [17] Zhang W P (章伟平), Xue J R (薛纪如). Flora analysis and revision of the genus *Chimonobambusa* [J]. Bamb Res (竹类研究), 1992, 11 (1): 33-35. (in Chinese)
- [18] Li D Z (李德铎), Xue J R (薛纪如). Materiae ad floram Qiongzhuearum Graminearum Sinensium [J]. Acta Bot Yunnan (云南植物研究), 1988, 10 (1): 49-54. (in Chinese)
- [19] Zhao Q S (赵奇僧), Zhu Z D (朱政德). A study on the bamboo genus *Indosasa* of China [J]. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 1983, 21 (1): 60-75. (in Chinese)
- [20] Xue J R (薛纪如), Yang Y M (杨宇明), Hui C M (辉朝茂), et al. Bamboo Resources in Yunnan and Their Exploitation and Utilization [M]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 1995. 5-35. (in Chinese)
- [21] Wang K L (王慷林), Xue J R (薛纪如). The distribution and characters of bamboos in Xishuangbanna, Yunnan, China [J]. Bull Bot Res (植物研究), 1993, 13 (1): 80-92. (in Chinese)
- [22] Zuo J F (左家哺). The tentative study of the flora of Bambusoideae in Guizhou Province [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1989, 8 (4): 22-29. (in Chinese)
- [23] Wen T H (温太辉). Some ideas about the origin of bamboos [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1983, 2 (1): 1-10. (in Chinese)
- [24] Geng B J (耿伯介). A revision of the genera of bamboos from the world (II) [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1982, 1 (2): 39. (in Chinese)
- [25] Wang Z P (王正平), Ye G H (叶光汉). On the problems of the classification of Chinese bamboos with creeping rhizomes [J]. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 1980, 18 (3): 287. (in Chinese)
- [26] Wang H S (王荷生). Floristic Geography [M]. Beijing: Science Press, 1992. 75-93. (in Chinese)
- [27] Song C Q (宋春青), Zhang Z C (张振春). Geological Basis [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 1982. 617-620. (in Chinese)

- [28] Wulff E B. Translated by Zhong C X, et al. (仲崇信等译). Historical Plant Geography [M]. Beijing: Science Press, 1964. 304–385. (in Chinese)
- [29] Zheng M (郑勉). The floristic relationship between eastern China and Japan [J]. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 1984, 22 (1): 1–5. (in Chinese)
- [30] Chen S L (陈守良), Chen S Y (陈绍云), Sheng G Y (盛国英). A revision of subtribe Pleioblastinae Keng & Keng f. [J]. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 1983, 21 (4): 404. (in Chinese)
- [31] Project Group for Bamboo Resources in Jiangxi Province and Their Utilization (江西省竹类资源及其利用规划课题组). List of bamboo plants in Jiangxi [J]. Acta Agri Univ Jiangxi (江西农业大学学报), 1993, (Monograph): 39. (in Chinese)
- [32] Tang G G (汤庚国), Zhao Q S (赵奇僧). Floristic characteristics and geographical distribution of Bambusoideae in Jiangsu Province [J]. Bamb Res (竹类研究), 1986, 5 (4): 71–78. (in Chinese)
- [33] Wang Z P (王正平), Zhu Z D (朱政德), Chen S Y (陈绍云), et al. A taxonomical study of *Phyllostachys*, China (count.) [J]. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 1980, 18 (2): 168–193. (in Chinese)
- [34] Zhao H R (赵惠如), Liu A T (刘霁堂), Gong Z N (龚祝南). Growth and development of monopodial rhizomes and their buds [J]. Bamb Res (竹类研究), 1985, 4 (2): 24–33. (in Chinese)
- [35] Lin W T (林万涛). Natural division of bamboo forests in Guangdong [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1995, 14 (1): 52–62. (in Chinese)
- [36] Zuo J F (左家喙). Bambusoideae flora and distribution characters in Hunan Province [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1994, 13 (1): 47–52. (in Chinese)
- [37] Project Group for Bamboo Resources in Jiangxi Province and Their Utilization (江西省竹类资源及其利用规划课题组). A study on the production status and development plan of bamboo industry in Jinagxi [J]. Acta Agri Univ Jiangxi (江西农业大学学报), 1993, (Monograph): 2–7. (in Chinese)
- [38] Fang W (方伟). Natural division of bamboo forests in Zhejiang Province [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1991, 10 (1): 1–10. (in Chinese)
- [39] Liang T G (梁天干), Huang K F (黄克福), Zheng Q F (郑清芳), et al. Bamboos of Fujian [M]. Fuzhou: Fujian Science & Technology Press, 1988. 1–164. (in Chinese)
- [40] Zeng W B (曾文彬). The passageway of the flora migration on both sides of the Taiwan Strait in Pleistocene epoch [J]. Acta Bot Yunnan (云南植物研究), 1994, 16 (2): 107–110. (in Chinese)
- [41] Botanical Institute of Jiangsu Province (江苏省植物研究所). Flora of Jiangsu Book 1 [M]. Nanjing: Jiangsu Peoples' Press, 1977. 146–161. (in Chinese)
- [42] Zhao Q S (赵奇僧), Tang G G (汤庚国), Xu Y L (徐宜良), et al. New taxa and new records of Bambusoideae in Jiangsu Province [J]. J Nanjing Inst For (南京林学院学报), 1985, 11 (4): 13–21. (in Chinese)
- [43] Ye Z Y (叶致云). Present state and utilization of bamboo resources in Deqin [J]. Bamb Res (竹类研究), 1992, 11 (2): 61–62. (in Chinese)
- [44] Chu Y T (褚余庭), Fang W (方伟), Chen X B (陈轩波). Exploration and utilization of bamboo resources in Yuyao of Zhejiang [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1995, 14 (3): 62–64. (in Chinese)
- [45] Lü Z S (吕正水), Dong Z X (董直晓), Xu Y L (徐杨柳), et al. A list of vascular plants of Taishun County [J]. J Zhejiang For Coll (浙江林学院学报), 1994, 11 (4): 382–383. (in Chinese)
- [46] You S S (游水生), Yu H L (余火亮). A preliminary analysis of Bambusoideae flora in Wuyi Mountain Scenic Region [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1993, 12 (1): 29–38. (in Chinese)
- [47] Xiong G H (熊国辉), Xiong Z J (熊自觉), Hu Y M (胡一鸣). An investigation on bamboo resources and utilization in Jing'an [J]. Acta Agri Univ Jiangxi (江西农业大学学报), 1993, (Monograph): 68–75. (in Chinese)
- [48] Lin W T (林万涛). Natural division of bamboo forests in Guangdong [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1995, 14 (1): 58–61. (in Chinese)
- [49] Zhang X (张喜). Division of bamboo forest in Guizhou Province [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1994, 13 (2): 4–7. (in Chinese)
- [50] Hui C M (辉朝茂), He J P (和嘉平), Bai Y Y (白云勇), et al. Research on Bamboos from Nujiang [M]. Beijing: China Agriculture Science & Technology Press, 1994. 14–113. (in Chinese)
- [51] Shao J X (邵际兴), Sun J Z (孙纪周). Species and distribution of bamboos in Gansu [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1989, 8 (2): 58–65. (in Chinese)
- [52] Tian X Q (田星群). Bamboo resources in Qinling Area [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1987, 6 (4): 21–26. (in Chinese)
- [53] Li G Q (李国庆). Bamboo distribution and cultivation techniques in north China [J]. J Bamb Res (竹子研究汇刊), 1986, 5 (1): 80–88. (in Chinese)
- [54] Qiao S Y (乔士义). Bamboo species in Yellow River valley [J]. Bamb Res (竹类研究), 1987, 6 (2): 61–66. (in Chinese)