

## 棕榈科植物的地理分布

卫兆芬

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

**摘要** 棕榈科是一个泛热带分布的科, 共有 198 属, 约 2670 种, 下分 6 亚科, 14 族。贝叶棕族是最原始的族, 低地桐族则最进化。本科植物在世界上的分布可划分为 13 个区, 其中以印度—马来西亚区和新热带区的属、种最多。中国只有 16 属和 85 种, 没有特有属。这些种大部分属热带亚洲分布, 与热带亚洲植物区系关系非常密切。关于棕榈科起源地问题, 有西冈瓦纳起源和劳亚起源之说。根据化石记录和形态特征的分析, 棕榈科很可能于早白垩纪起源于西冈瓦纳古陆。这些植物在起源地发生之后, 沿着 4 条路线向欧洲、北美洲、亚洲 (南部、东部和东南部) 和澳大利亚扩散。

**关键词** 棕榈科; 地理分布

## THE GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE PALMAE

Wei Chaofen

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

**Abstract** The Palmae is a pantropic family comprising 198 genera and 2670 species of six subfamilies and fourteen tribes. Among them the Trib. Corypheeae is considered as the most primitive one of the family, on the contrary the Trib. Geomeae is the advanced one.

According to Takhtajan's division of floristic regions of the world, the family occurs in thirteen regions including subkingdom or kingdom (see table 1.), viz. Eastern Asiatic Region, North American Atlantic Region, Mediterranean Region, Madrean Region, African subkingdom, Madagascan subkingdom, Indomalaysian subkingdom, Polynesian subkingdom, Neocaledonian Region, Neotropical kingdom, Northeast Australian Region, Fernandezian Region and Neozeylandic Region. The Indomalaysian subkingdom and Neotropical kingdom are the greatest concentration of genera and species.

There are sixteen genera and eighty-five species of the family in China. According to Wu Zheng-Yi's "The Areal-Types of Chinese Genera of Seed Plants", the distribution of this family may be sorted into five areal types, i. e. Tropical Asia, Africa (or East Africa, Madagascar) and Australasia disjunction; Tropical Asia and Tropical Australasia; Tropical Asia to Tropical Africa, Tropical Asia (Indo-Malesia); and East Asia. Although there is no endemic genus of Palmae in China, of the 16 genera occur in China, 9 belong to Tropical Asia and the East Asia, occupying 56.2% of the total genera. This shows that the Palmae of China is closely related to Tropical Asia and becomes a part of its total.

As for the origin of Palmae, there are two different views, i. e. from West Gondwanaland

(Moore, 1973a) or from Laurasia (Uhl and Dransfield, 1987). The fossil records and the analysis of morphological characters have shown that, firstly, the most primitive taxa of the family belong to genera *Trithrinax*, *Chelyocarpus* and *Cryosophila* of Coryphoideae, growing in South America at 10° N—30° S; Secondly, Calamoideae and Phytelephantoideae are considered parallel with Coryphoideae in evolution. Some genera of them such as *Laccosperma*, *Eremospatha* and the three genera of Phytelephantoideae are not only the least specialized genera but also existing in West Africa or the Congo Basin and in west or northwest of South America. It seems reasonable to presume that the West Gondwanaland or the regions of South America at 10° N to 30° S and Africa at 15° N to 15° S are the centers of origin of Palmae for the greatest concentration of primitive taxa.

The fossil records show that the time of origin of Palmae may dates from early Cretaceous period.

The fossils indicate that since the occurrence of palmeaceous plants in the West Gondwanaland, they had been firstly developed and followed by dispersal along four routes, i. e. Europe-Greenland-North America, South Asia-Southeast Asia or East Asia, India-Southeast Asia or Australia, and Antarctica—Australia routes, and later reached Central America through South America.

Key words Palmae; Geographic distribution

## 1 棕榈科植物的分类系统及其演化

### 1.1 科的简史与科下等级

棕榈科是棕榈目中一个单型科,由 Jussieu 于 1789 年建立,取名 Palmae. Areceaceae 是本科的选择保留名,为 C. H. Schultz-Schultzenstein 1832 年所定。

本科的系统排列问题长期以来一直存在着不少分歧。争论的主要焦点是掌状叶和羽状叶在进化过程中究竟谁先谁后。根据有花植物一般进化趋向,羽状脉序和羽状叶被认为是先出的。在此思想指导下, Martius<sup>[39]</sup>在他的系统中首先将具羽状叶的 *Arecinae* 置于该系统的最前面。但从花的特征看,该类群的花全部为单性,雌蕊心皮 3—1,完全合生,花 3 朵聚生,中间 1 朵为雌花,两侧 2 朵为雄花,后来被认为是相当进化的一大类群。其次,他把具有离生心皮,花多为两性而叶为掌状的 *Coryphinae* 置于第三位,而这一类群现在被认为是本科中最原始的类群。1883 年, Hooker<sup>[30]</sup>对本科 132 个属作了整理,他支持 Martius 的观点,也是将 *Areceae* 作为族置于他的系统的最前面。1887 年, Drude<sup>[26]</sup>持与 Martius 和 Hooker 相反的意见,他认为具离生心皮和掌状叶的 *Coryphinae* (当作亚科)是最原始的类群,应排在最前面。由于他的系统还不够完善,因此没有得到后来学者们的一致支持。直到 1973 年, Moore<sup>[38]</sup>综合研究了叶、花及其内部形态特征后,认为 *Coryphoid* 确是一个原始类群。它们中如三扇桐属 (*Trithrinax*) 等心皮和叶柄都具有最简单的维管束。维管束少而简单,也是初生现象。这和花两性, 3 基数,花被分离,心皮 3,离生等外部特征是一致的,从而也就进一步证明了它们的原始性。根据这些特征, Moore 将本科植物组成 15 个大群,即: 1. *Coryphoid palms*, 2. *Phoenicoid palms*, 3. *Borassoid palms*, 4. *Lepidocaryoid palms*, 5. *Nypoid palms*, 6. *Caryotoid palms*, 7. *Pseudophoenicoid palms*, 8. *Ceroxyloid palms*, 9. *Chamaedoreoid palms*, 10. *Iriarteoid palms*, 11. *Podococcoid palms*, 12. *Areceoid palms*, 13. *Cocosoid palms*, 14. *Geonomoid palms*, 15. *Phytelephantoid palms*。同时 Moore 认为在这 15 个类群中存在着 5 条进化线,即 1—3 群合为 1 条进化线; 4—6 群各为

1 条进化线; 其余 7—15 群合为 1 条大的进化线。

1987 年, Uhl and Dransfield<sup>[51]</sup>根据叶形、总花梗上苞片的数目、花的特性和排列形式以及雌蕊心皮数目、离生或合生等特征, 把本科正式分为 6 亚科和 14 个族, 其先后顺序为: Subfam. I. Coryphoideae (Tribe 1. Corypheae, Tribe 2. Phoeniceae, Tribe 3. Borasseae); Subfam. II. Calamoideae (Tribe 4. Calameae, Tribe 5. Lepidocaryeae); Subfam. III. Nypoideae; Subfam. IV. Ceroxyloideae (Tribe 6. Cyclospatheae, Tribe 7. Ceroxyleae, Tribe 8. Hyophorbeae); Subfam. V. Arecoideae (Tribe 9. Caryoteae, Tribe 10. Iriarteeae, Tribe 11. Podococceae, Tribe 12. Areceae, Tribe 13. Cocoeae, Tribe 14. Geonomeae); Subfam. VI. Phytelephantoideae. 该系统的概念和排列基本上与 Moore 的相同。不同之处是: 1. Uhl and Dransfield 把 Moore 的 15 群重新组合并提升为亚科或族; 2. 把 Moore 认为应属单独一条进化线的 Caryotoid palms 置于 Arecoideae 亚科中作为一个族, 因为它们除了叶形之外, 与 Arecoideae 有很多相似之处。

本文采纳 Uhl and Dransfield 的系统, 但在排列顺序上, 第六亚科 Phytelephantoideae 并非是最进化的亚科。

## 1.2 棕榈科植物演化的主要趋势

**叶** 棕榈科的叶虽然形态种种, 但可归纳为掌状和羽状两大类。掌状叶又分无中脉或具中脉 (costpalmate) 两类; 羽状叶中由不分裂至全裂、二回全裂或纵向分裂几种类型。在本科内不具中脉的掌状叶比羽状叶较为原始。此外, 叶裂片在芽时呈内向摺叠的比外向摺叠的原始; 叶鞘开裂的比圆筒状的原始; 叶柄中央维管束具单个韧皮束的比具两个或多个韧皮束的原始。

**花的结构** 花从两性到单性; 花被从分离到连合, 从 3 数到 4 数、10 数或减至 2—1 数; 雄蕊从 6 枚到多枚或减至 3 枚, 花丝从分离到连合; 雌蕊心皮从 3 个到 2—1 个或 4—10 个, 离生到合生。

**花的排列形式** 从单朵螺旋状排列至 2 朵、3 朵或多朵聚生于一花序轴上, 也就是从单轴型到合轴型; 从生于花序轴表面至生于花序轴的凹穴中。

**果** 从具 1 种子到具 2—3 个或多个种子; 中果皮从肉质到干纤维质; 内果皮从薄到厚而坚硬, 从无孔到有孔或胚囊有盖; 胚乳从均匀到嚼烂状。

根据上述特征的综合分析, 再对比 Uhl and Dransfield (1987) 系统, 第一亚科贝叶族 Corypheae 中的 *Trithrinax*、*Chelyocarpus* 和 *Cryosophila* 属, 具有上述全部的原始特征, 为现存棕榈科植物中最原始的类型, 因此贝叶棕族也是本科一个原始的族。而低地桐族 Geonomeae 则是本科中最进化的一个族。至于各亚科、族间的亲缘关系见图 1。

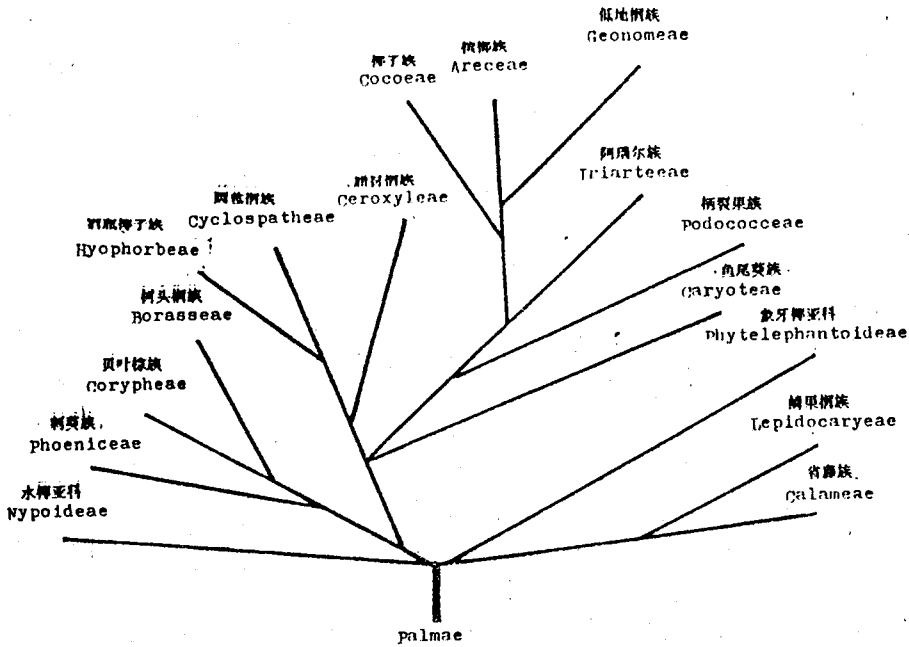


图1 棕榈科各亚科、族间亲缘关系图

Fig. 1 The relationship among subfamilies, tribes in Palmae

## 2 棕榈科植物的地理分布

### 2.1 世界分布

棕榈科是一个泛热带分布科，其分布范围自北美洲西南和东南端至中美洲和南美洲、非洲、欧亚大陆南端至印度、缅甸、中南半岛、马来西亚、印度尼西亚至大洋洲和太平洋群岛，约在南、北纬 40° 之间 (图 2)。全科共有 6 亚科，14 族，198 属 (另有 2 属由于位置未定没有列入)，约 2670 种<sup>[1,8,11,22-25,51]</sup>。贝叶棕亚科 (Coryphoideae) 有 3 族，39 属，401 种，属种分布中心在印度-马来来区和热带美洲。省藤亚科 (Calamoideae) 有 22 属，654 种，属种分布中心在印度-马来西亚区。水椰亚科 (Nypoideae) 只有 1 属 1 种，广泛分布在印度-马来西亚和澳大利亚。腊材榈亚科 (Ceroxyloideae) 有 3 族，11 属，153 种，属种分布中心在热带美洲。槟榔亚科 (Arecoideae) 有 6 族，1466 种，属种分布中心第一在热带美洲，其次在印度-马来西亚和大洋洲。象牙椰亚科 (Phytelphantoideae) 有 3 属，14 种，全部分布在热带美洲 (见表 1)。

按照塔赫他间<sup>[7]</sup>世界植物区系区划，本科植物的分布可划为 13 个区 (包括亚域或域)。现分述如下：

**东亚区** 本区包括东喜马拉雅、印度北部和缅甸北部以及中国秦岭和长江以南大部分亚热带地区和日本九州、琉球群岛。只有 *Trachycarpus* 和 *Satukentia* 2 个特有属共 7 种，是现代棕榈科在亚洲北界 (33°N) 分布的两个属。棕榈属是较原始的属。

表1 棕榈科植物在世界各区的分布统计  
Table 1 Number of genera and endemic genera of Palmae distributed in the regions of the world

分布区或亚域 Regions or subkingdoms	Coryphaeae 贝叶棕族	Phoeniceae 刺葵族	Forasseae 树头榈族	Calameae 省藤族	Lepidocarpaceae 鳞果榈族	Zypoidaeae 水椰亚科	Cyclospatheae 圆苞榈族	Ceroxyleae 腊材榈族	Hypophorbeae 酒瓶椰子族	Caryoteae 鱼尾葵族	Irriarteae 阿瑞尔族	Podococceae 柄裂果族	Arecaeae 槟榔族	Cocoeae 椰子族	Geonomeae 低地桐族	Phytelephantoidae 象牙椰子科	Total genera 总属数	总族数及亚族数	科数 Total tribes and subfamilies	Total species 总种数
东亚区 Eastern Asiatic region	1(1)												1(1)			2	2	2	7	
泛北极域 Holarctis																	2	1	2	
大西洋-北美区 N. Amer. Atlantic region	2(2)																2	1	2	
地中海区 Mediterranean region	1(1)																1	1	1	
马德拉区 Madrean region	2(2)																2	1	18	
非洲亚域 African subkingdom	2(1)	1	3(1)	5(4)								1(1)	1(1)	2(1)			15	7	91	
马达加斯加亚域 Madagascan subkingdom	1	1	4(3)					2(2)	1(1)			18(15)	1(1)				28	7	130	
印度-马来西亚亚域 Indomalasian subkingdom	12(7)	1	2(1)	15(14)	1					3(1)		34(22)					68	7	1238	
波利尼西亚亚域 Polynesian subkingdom	1												2	1			4	3	49	
新喀里多尼亚区 Neocaledonian region	1(1)												16(15)				17	2	32	
新热带域 Neotropis	12(12)				3(3)	1(1)	1(1)	1(1)	4(4)	6(6)			10(10)	19(18)	6(6)	3(3)	65	10	1085	
澳亚大利域 Australis	4		1			1		1(1)		2			13(0)				22	6	47	
泛南极域 Holantarcis								1(1)									1	1	1	
新西兰区 Neozeylandic region													1(1)				1	1	3	

\* 表1的世界植物区系分区据塔赫他间 Floristic regions after Takhtajan; 各属种的统计据 Uhl and Dransfield (1987) 及最新资料 Genus and species statistics after Uhl and Dransfield (1987) and some new data.  
括号内的数字表示特有属数 Figures in parentheses refer to numbers of endemic genera.

**大西洋-北美区** 本区包括美国东南部佛罗里达半岛(南端除外)、密西西比中部和南卡罗林纳。只有2个特有属和2个特有种,是较原始的2个属。

**地中海区** 本区包括地中海西部岛屿及欧洲南部与非洲北部之间沿岸地区。仅有 *Chamaerops* 1 特有属和1特有种,是棕榈科分布在欧洲的唯一属,其北界达到北纬44°。

**马德雷区** 本区包括美国加利福尼亚州东南部、亚利桑那州西部、墨西哥下加利福尼亚和瓜达卢佩岛。有 *Brahea* 和 *Washingtonia* 2 个特有属和18个特有种。生于干旱或裸露的石灰岩地区或沙漠地区。

**非洲亚域** 本亚域有9个特有属和6个广布属,共91种。在9个特有属中, *Nannorrhops* (1种) 属于 *Corypheeae* 族,是个较原始的类型。 *Medemia* (2种) 属于 *Borasseae* 族。 *Laccosperma* (7种)、 *Eremospatha* (12种)、 *Oncocalamas* (5种) 和 *Raphia* (28种) 等4属都是省藤族的成员,前两属的花两性,是省藤族中最原始的类型,仅见于西非潮湿雨林和刚果盆地。 *Podococcus* (1种)、 *Sclerosperma* (3种) 和 *Jubaeopsis* (1种) 等属是棕榈亚科 (*Arecoideae*) 中的3个成员,其中 *Jubaeopsis* 仅见于南非赞比西河和林波波河沿岸地区,植株丛生并成片分布于近海平面河岸北面的岩石间。本属与 *Jubea* 和 *Butia* 关系密切,是 *Cocoeae* 族植物进化过程中在南非残存下来的一个代表。广布属中 *Livistona* (1种) 仅见于非洲索马里,并间断分布于亚洲和大洋洲。 *Borassus* (2种) 间断分布于马达加斯加、亚洲和大洋洲。 *Phoenix* (10种) 和 *Hyphaene* (2种) 2属均与马达加斯加和印度-马来西亚区共有。 *Elaeis* (1种) 是现存棕榈科中旧热带与新热带唯一有联系的一个属。 *Calamus* 广泛分布于旧世界,本区仅有8种。

**马达加斯加亚域** 本亚域有22个特有属和6个广布属,共计130种。在22个特有属中, *Latania* (3种)、 *Lodoicea* (1种)、 *Bismarckia* (1种) 是 *Borasseae* 族的3个成员, *Latania* 3种均分布在马斯克林群岛,而 *Lodoicea* 1种只限于塞舌尔群岛。 *Louvelia* (3种)、 *Ravenea* (1种) 和 *Hyophorbe* (5种) 分别属于 *Ceroxyleae* 族和 *Hyophorbeae* 族。 *Beccariophoenix* (1种), 属于 *Cocoeae* 族,是个较原始的类型。其余15属都是 *Areceae* 族的成员,除 *Chrysalidocarpus* (20种)、 *Neophloga* (29种)、 *Neodypsis* (14种) 和 *Dypsis* (21种) 等4属种类较多外,余下11个属均为单种属或寡种属。此外,在下列6个广布属中, *Phoenix* (1种)、 *Borassus* (1种)、 *Hyphaene* (1种)、 *Verschaffeltia* (1种)、 *Roscheria* (1种)、 *Orania* (1种), 前3属分别间断分布于非洲大陆、亚洲或大洋洲,而后3属与印度-马来西亚区共有。 *Orania* 属的叶鞘非筒状,雌花花瓣镊合状多于覆瓦状,是棕榈族的一个原始类型。

**印度-马来西亚亚域** 本亚域有45个特有属和23个广布属,共1238种。在45个特有属中,属于 *Corypheeae* 族的有7属,种类较多的有 *Rhapis* (12种) 和 *Pholioscarpus* (6种) 2属,其余均为单种属或寡种属;属于 *Calameae* 族的有14属,除了广布属 *Calamus* 外,种类最多的为 *Daemonorops* (115种),其次为 *Korthalsia* (26种)、 *Plectocomia* (16种) 和 *Salacca* (15种),其余的属种类均较少; *Calameae* 族有19属,除4属在非洲和1属与非洲共有外,余下14属均集中在本区;属于 *Caryoteae* 族的有 *Wallichia* 1属7种,分布在东喜马拉雅、缅甸和中南半岛;属于 *Areceae* 族的有22属,种类最多的有 *Pinanga* (120种) 和 *Areca* (60种),其次为 *Calyptrocalyx* (38种)、 *Veitchia* (18种)、 *Iguanura* (18种) 和 *Drymophloeus* (15种),其余的属种类均较少。本区的广布属最多,共有23属,分别与波利尼西亚区、新喀里多尼亚区、非洲区、马达加斯加区和东北澳大利亚区共有。其中与澳大利亚共有13属,与非洲共有11属,说明本区与澳大利亚

的关系比非洲更为密切。此外在广布属中种类最多的是 *Calamus* 和 *Licuala* 2 属。*Calamus* 属, 本区有 357 种, 另有 8 种在西非, 5 种在澳大利亚, 分布中心在大巽他群岛特别是加里曼丹, 其次为新几内亚。*Licuala* 属, 本区有 106 种, 另有 2 种在澳大利亚, 分布中心在马来西亚、加里曼丹和新几内亚。

**波利尼西亚亚域** 本亚域共有 4 属 49 种, 没有特有属。*Pritchardia* 属本区有 33 种, 全部产于夏威夷群岛, 另外 4 种在斐济群岛和汤加群岛。*Heterospathe* (10 种) 和 *Clinostigma* (5 种) 2 属均与印度马来西亚区共有。*Cocos* 属只有 1 种, 广泛栽培于热带和亚热带地区, 但其原产地可能在塔希提岛 (Tahiti) 和萨摩亚群岛<sup>[28]</sup>。

**新喀里多尼亚亚域** 本亚域有 17 属 32 种, 其中有 16 个特有属。在 16 个特有属中除 *Pritchardiopsis* (1 种) 属于 *Corypheae* 族外, 其余 15 属都是 *Areceae* 族的成员。在这 15 属中只有 *Basselina* 种类最多, 有 11 种, 其中 10 种对土质的要求甚为严格, 仅见于蛇纹岩质或页岩质土壤中, 只有 1 种见于这两种土壤之中。其余 14 属都是单种属或寡种属。此外尚有 1 个广布属 *Cyphosperma*, 在本区只有 1 种, 另外 2 种在斐济群岛。

**新热带域** 全域共有 65 属, 1085 种。除 *Elaeis* 属外, 其余 64 属全为特有属, 占棕榈科总属数的 32.3%; 特有种 1085 个, 占棕榈科总种数的 40.6%。在这 64 个特有属中, 属于 *Corypheae* 族的有 12 属, 都是本科中较原始的类群, 其中 *Trithrinax* (5 种), 被认为是现存棕榈科中最原始的一个属, 分布于南美洲中南部的玻利维亚、巴西西部和南部、巴拉圭、乌拉圭和阿根廷。另外 11 属逐渐往北分布至中美洲; 属于 *Lepidocaryeae* 族的有 *Mauritia* (3 种)、*Mauritiella* (14 种) 和 *Lepidocaryum* (9 种) 3 属, 分布于南美洲东北半部; 属于 *Cyclospatheae* 族的只有 *Pseudophoenix* 1 属 4 种, 分布在中美洲伯利兹、墨西哥、古巴、多米尼加、巴哈马群岛和美国佛罗里达半岛最南端, 具有两性和单性花, 是 *Ceroxyloideae* 亚科中最原始的类型; 属于 *Ceroxyloae* 族的也只有 *Ceroxylon* 1 属 20 种, 主要分布在安第斯山, 从委内瑞拉经哥伦比亚、厄瓜多尔、秘鲁至玻利维亚; 属于 *Hyophorbeae* 族的有 *Gaussia* (4 种)、*Synechanthus* (2 种)、*Wendlandiella* (3 种) 和 *Chamaedorea* (100 种) 4 属, 其分布从玻利维亚、秘鲁亚马逊河至中美洲; 属于 *Iriarteae* 族的有 *Dictyocaryum* (9 种)、*Iriartella* (2 种)、*Iriartea* (7 种)、*Socratea* (12 种)、*Caloblastus* (17 种) 和 *Wettinia* (9 种) 6 个属, 主要分布在南美洲北部和西北部并经巴拿马至中央中美洲; 属于 *Areceae* 族的有 10 属 110 种, 其中 *Manicaria* 属 4 种, 分布于中央中美洲、特立尼达经奥里诺科三角洲、圭亚那和苏里南东北部沿海进入亚马逊河下游。本属的果很像 *Phytelephantoideae* 的果, 成熟时外果皮逐渐消失, 中果皮凸出呈瘤状, 有 1—3 个种子。另外 *Euterpe* (2 种)、*Prestoea* (28 种)、*Neonicholsonia* (1 种)、*Jessenia* (2 种)、*Hyospathe* (17 种) 和 *Roystonea* (12 种) 等 6 属, 见于中美洲、南美洲北部和巴西东部至东南部, 生于低山雨林中, 它们的雌蕊均属假单基数雌蕊群 (Pseudomonomerous), 即 3 个合生心皮中只有 1 个能育, 这是较原始的特征; 属于 *Cocoeae* 族的有 18 属 537 种, 分布在中美洲和南美洲, 其中种类较多的有 *Bactris* (239 种)、*Desmoncus* (61 种) 和 *Astrocaryum* (47 种) 3 属; 属于 *Geonomeae* 族的有 *Pholidostachys* (3 种)、*Welfia* (2 种)、*Calyptrogonia* (3 种)、*Calyptrogynne* (5 种)、*Asterogynne* (3 种) 和 *Geonoma* (75 种) 6 属, 分布于中美洲和南美洲, 其花的结构是本科中最进化的一个类型, 与槟榔族中的 *Linospadicinae* 亚族很相似。此外, 还有 *Palandra* (1 种)、*Phytelephas* (12 种) 和 *Ammandra* (1 种) 3 属均是 *Phytelephantoideae* 亚科的成员, 其分布范围较窄, 仅见于厄瓜多尔、哥伦比亚西部、秘鲁和玻利维亚。

广布属只有 *Elaeis* 1 属 1 种, 分布于南美洲中部和北部。油棕属的另 1 种产于非洲大陆。

**东北澳大利亚区** 本区有 9 个特有属和 13 个广布属, 共 47 种。在 9 个特有属中, *Oranopsis* (1 种) 属于 *Ceroxyleae* 族, 分布于昆士兰, 生于山地雨林中; 另外 8 属均属 *Areceae* 族, 除了 *Archontophoenix* 和 *Hovea* 为寡种属外, 其余 6 属都是单种属, 分布在昆士兰和豪爵士岛。此外, 13 个广布属全部与印度-马来西亚区共有, 而其中 *Calamus* (5 种)、*Livistona* (10 种) 和 *Borassus* (1 种) 又与非洲共有, 且 *Borassus* 在马达加斯加也有分布。可见, 澳大利亚植物区系与印度-马来西亚区系比与非洲植物区系的关系更为密切。

**胡安-费尔南德斯区** 本区只有 *Juania* 1 属 1 种。分布在智利西南面的胡安-费尔南德斯群岛, 生于海拔 200—800 m 的山地林中, 是本科在南美洲分布最南界 (36° S) 的一个属。本属属于 *Ceroxyleae* 族, 与 *Ceroxylon* 属关系密切, 是一个古老的类型。

**新西兰区** 本区有 *Rhopalostylis* 1 属 3 种。分布在新西兰查塔姆岛、诺福克岛和拉乌尔岛, 生于近海低山温暖潮湿的密林中, 是棕榈科在大洋洲分布最南界 (44° S) 的一个属。本属属于 *Areceae* 族, 与 *Hedyscepe* 属关系较为密切。

## 2.2 中国分布

中国棕榈科植物共有 16 属 85 种, 占全世界总属数的 8.8%, 总种数的 0.031%, 除 *Trachycarpus* 1 属 6 种分布在中国-日本区外, 其余都分布在马来西亚区 (见表 2)。分布区的划分按吴征镒系统<sup>[2,3]</sup>。由表 2 可见, 中国棕榈科植物与马来西亚区植物有着非常密切的关系。

本科中国没有特有属, 全部属均与印度-马来西亚所共有。按照吴征镒<sup>[4]</sup>“中国种子植物属的分布区类型”划分的原则, 中国棕榈科各属可归入下列几个类型。

**热带亚洲、非洲和大洋洲分布** 本类型有蒲葵属 *Livistona* (3 种) (图 3) 和省藤属 *Calamus* (34 种) (图 4) 2 属。蒲葵属在吴征镒“中国种子植物属的分布类型”中原被归入“热带亚洲至热带大洋洲”类型, 但由于产于非洲索马里的 *L. carinensis* 最近被改组至本属, 故此蒲葵属的分布区类型也应更改为本区。蒲葵属是一个较原始的类型, 其分布中心在澳大利亚和马来西亚。省藤属在非洲和澳大利亚只有少数种类, 中心分布在大巽他群岛和新几内亚。我国西藏墨脱和尼泊尔是本属分布的北缘地区, 其最北端可达北纬 29°。

**热带亚洲至热带大洋洲分布** 本类型有轴榈属 *Licuala* (3 种) (图 3)、水椰属 *Nypa* (1 种) (图 5)、桄榔属 *Arenga* (5 种) (图 6) 和鱼尾葵属 *Caryota* (4 种) (图 7) 等 4 属。轴榈属是一个较原始的类型, 其分布中心在马来西亚和新几内亚, 澳大利亚北部只有 2 种。桄榔属和鱼尾葵属的分布中心均在印度-马来西亚, 澳大利亚各有 1 种。

**热带亚洲至热带非洲分布** 本类型只有刺葵属 *Phoenix* (2 种) (图 7) 1 属。集中分布于非洲大陆、亚洲西部和印度以及中南半岛, 马达加斯加只有 1 种。这个属因具有离生心皮, 也是较原始的类型。

**热带亚洲分布** 本类型有石山棕属 *Guihaia* (2 种) (图 4)、琼棕属 *Chuniophoenix* (2 种) (图 4)、棕竹属 *Rhapis* (6 种) (图 7)、蛇皮果属 *Salacca* (1 种) (图 5)、黄藤属 *Daemonorops* (1 种) (图 5)、钩叶藤属 *Plectocomia* (4 种) (图 6)、瓦理棕属 *Wallichia* (6 种) (图 3) 和山槟榔属 *Pinanga* (8 种) (图 3) 等 8 属。石山棕属分布于广东中部至南部和广西东北部至西部和西南部;



表2 棕榈科植物在中国各亚区、地区的分布

Table 2 Number of species of Palmae in China (Floristic division after: Wu Cheng-yih)

分布区 Floristic regions	Trachycarpus 棕榈属	石山棕榈 Gubaia	棕竹属 Rhapis	蒲葵属 Livistona	袖桐属 Licuala	琼棕属 Chuniophoenix	刺葵属 Phoenix	蛇皮果属 Salacca	黄藤属 Daemonorops	省藤属 Calamus	钩叶藤属 Plectocomia	水椰属 Nypa	桃椰属 Arenga	鱼尾葵属 Caryota	瓦理棕属 Wallichia	山棕梅属 Pinanga	总属数 Total genera	总种数 Total species
华东地区 East China	1									1							2	2
华中地区 Central China	1																1	1
华南地区 South China	1	2	2	2	1	1	1	6	1	6			1	2	1	2	12	22
滇黔桂地区 Yunnan, Guizhou, Guangxi	1	2	4			1		3	1	3				1		2	7	14
云南高原地区 Yunnan plateau	2		2		1					3			1	2		2	7	13
台湾地区 Taiwan							1			2			1			1	4	5
南海地区 South China Sea			2	1	2	2	1	1	1	11	1	1	2	2		1	12	27
北部湾地区 Tongking Gulf		2	4		2	1	1	1	1	11	1		2	4	1	3	12	33
滇缅泰地区 Yunnan, Burma, Thailand				2			2	1		11	3		1	3	6	4	9	33
东喜马拉雅南翼地区 E. Himalayan (south part)										1			1			1	3	3
Sino-Japan forest subkingdom																		
Sino-Himalayan forest subkingdom																		
Malaysian subkingdom																		
Paleotropical Kingdom																		
Holarctic Kingdom																		
泛北极区																		
中国-日本森林亚区																		
雅森林亚区																		
中国喜马拉雅																		
马来西亚亚区																		
古热带区																		

\* 参考王荷生编著《植物区系地理》一书，See reference [2].

越南中部的荣市和安南山也有1种。琼棕属2种均分布在我国海南岛,其中1种也与越南共有。蛇皮果属和黄藤属我国都只有1种,前者仅见于云南西部盈江,后者分布在海南、广东高要、和平以及广西东南部。钩叶藤属我国有4种,其中3种在云南南部、东南部和西部,1种在海南岛。瓦理棕属集中分布在滇、缅、泰地区,我国有6种,均产于云南西部、南部和东南部,其中 *W. chinensis* 1种也见于广西西南部和湖南南部江永县。山槟榔属我国有8种,台湾兰屿和西藏墨脱各有1种,其余6种见于云南、华南三省区和福建,其分布中心在大巽他群岛。

**东亚分布** 本类型只有棕榈属 *Trachycarpus* (图6) 1属。我国有3种,其中2种在云南西北部,1种广布于长江以南各省区和日本,最北端达到陕西石泉县和日本九州岛(33°N)。本属是较原始的一个类型,与 *Chamaerops* 关系较密切。

中国棕榈科虽然没有特有属,但从上述分布区类型来看,属热带亚洲分布的有8属,加上东亚分布1属共9属,占全国总属数的56.2%,说明中国棕榈科植物与热带亚洲植物区系关系密切,是其总体中的一部分。另外,热带亚洲至热带大洋洲分布有4属,加上旧世界分布2属虽有6属,但由于大洋洲的棕榈科植物是从马来西亚或别地传入的,因此与中国棕榈科分布区类型没有直接的关系。热带亚洲至热带非洲分布有1属,加上旧世界分布2属也只有3属,说明中国棕榈科与热带非洲之间的关系更为疏远。

### 3 分析和讨论

#### 3.1 化石记录

棕榈科植物的化石已被发现广泛分布于北美洲(包括格陵兰)、南美洲、欧洲、非洲、亚洲和大洋洲晚白垩纪和第三纪地层中(图2)。棕榈科最早的可信的化石记录是从美国新泽西州的白垩纪(桑托期)Magothy地层中采到的一个具中脉的掌状叶化石,后经Berry<sup>[12]</sup>研究,认为与现代属 *Sabal* 的叶相似,遂定名为 *S. magothiensis*。晚白垩纪从北美洲落基山、温哥华岛、不列颠哥伦比亚<sup>[34]</sup>、南卡罗林纳<sup>[47]</sup>也发现了似 *Sabalites* 的叶化石。古新世在西格陵兰发现的似 *Coryphoid* 的果化石<sup>[31]</sup>,是目前棕榈科纬度最北的一个化石采集点。始新世至渐新世中、晚期在密西西比河湾和俄勒冈州又发现了 *Sabal dorchii* 化石种<sup>[20]</sup>和似 *Sabalites* 叶化石<sup>[47]</sup>。始新世从欧洲伦敦粘土采到了大量果实、种子和花粉化石,后被Chandler<sup>[17,18]</sup>分别归入 *Trachycarpus*、*Serenoa*、*Livistona*、*Corypha*、*Sabal* 和 *Phoenix* 属中。始新世从印度德干玄武岩夹层中发现了 *Livistona*<sup>[32,45]</sup>和似 *Coryphalike* 的茎化石<sup>[32,33]</sup>。始新世至中新世于我国西藏拉孜<sup>[6]</sup>、辽宁抚顺<sup>[27]</sup>、广东茂名和海南海口<sup>[5]</sup>以及日本九州<sup>[48]</sup>也发现了 *Livistona* 和似 *Sabalites* 的叶化石。

Calamoideae 亚科的花粉化石大量和比较集中地保存在亚洲和欧洲古新世至中新世地层中。古新世从印度尼西亚加里曼丹采到了 *Calamus longisetus*<sup>[42,43]</sup>的花粉化石,晚古新世至晚始新世从法国,中新世从捷克的波希米亚,始新世从美国密西西比也发现了此类型花粉化石<sup>[43,50]</sup>;而中新世中期在马来西亚沙捞越又采到了 *C. gracilis* 的花粉化石<sup>[41,43]</sup>。*Eugeissona minor*、*E. insignis*、*E. tristis* 和 *E. utilis* 以及 *Korthalsia rigida* 和 *K. laciniosa* 的花粉化石也是从沙捞越中新世地层中发现的<sup>[41-43]</sup>。古新世从南美洲圭亚那也采到了 *Mauritia* 属的花粉化石<sup>[40,43,52]</sup>。

*Nypa* 属的花粉化石也出现在晚白垩纪马斯特里赫特期,从加里曼丹和热带西非采

得<sup>[44,51]</sup>。古新世至始新世在南美洲、北美洲、欧洲、亚洲印度、大洋洲昆士兰又发现了它的花粉、果实和种子化石<sup>[29,43,49]</sup>。

Arecoideae 亚科的化石出现较晚,也属泛热带分布。始新世至中新世 *Arenga*、*Caryota*、*Iriartea*、*Cyrtostachys*、*Nenga*、*Oncosperma*、*Elaeis* 等属的花粉化石从加里曼丹<sup>[40-43]</sup>、印度<sup>[32]</sup>、英国怀特岛<sup>[35]</sup>、南美洲哥伦比亚、委内瑞拉、圭亚那<sup>[13,43]</sup>、非洲西部<sup>[37,40]</sup>等地找到。*Caryota* 的种子化石始新世从欧洲伦敦粘土中采到<sup>[46]</sup>。Cocoeae 族的内果皮和花粉化石于新西兰渐新世地层中找到<sup>[14,19]</sup>。

Phytelephantoideae 亚科中 *Phytelephas* 属的果化石是从南美洲厄瓜多尔<sup>[15]</sup>第三纪地层中找到的。

从化石记录来看,北美洲和欧洲最多,这说明棕榈科植物在北美洲和欧洲曾广泛分布,并在晚白垩纪马斯特里赫特期和第三纪前期在这些地区曾有过一段昌盛的时期。

### 3.2 起源中心和起源时间

关于棕榈科起源地问题,有两种不同的看法。Moore<sup>[38]</sup>提出棕榈科植物可能在白垩纪起源于西冈瓦纳古陆(即现在的南美洲)。他是根据现代南美洲存在着 *Corypheae* 族中 *Trithrinax*、*Chelyocarpus* 和 *Cryosophila* 3 个原始属而提出此假设的。就目前所获得的化石证据,虽仍未能充分证实棕榈科的起源地和其类群间亲缘关系的问题,但只要我们着重于现存类群的分析,对于揭示它的起源中心还是很有帮助的。在现存棕榈科植物中,有两大分布中心,即印度-马来西亚区和新热带区(见表1)。前者有7个族(包括亚科在内,下同),68属和1238种,占总族数的7/16,总属数的34.3%和总种数的46.3%;后者有10个族,65属和1085种,虽然总属数和总种数比印度-马来西亚区少些,但它的族数较多,占总族数的10/16,如果再加上非洲大陆现存的类群(因为非洲大陆也是西冈瓦纳古陆的主体部分),那么南美和非洲这两块大陆现存棕榈科植物就有14个族,80个属和1176种,占总族数的14/16,总属数的40.4%和总种数的44.04%,而且在这两块大陆上拥有从最原始到最进化的几乎各个阶段的类型,显然,这是棕榈科早期的分化中心。同时这些地方也是本科原始类群最集中的地方。例如,①在现存16个族或亚科中,贝叶棕族(*Corypheae*)是最原始的族,其分布范围虽然较广,从北美洲南部至南美洲,非洲、欧洲南部至亚洲(西部、南部、东部、东南部)和澳大利亚,但该族最原始的3个属(*Trithrinax*、*Chelyocarpus*、*Cryosophila*)则主要在南美洲中南部至北部或10°N—30°S间,多生于低海拔至中海拔山地雨林和河岸两旁;②被认为与贝叶棕亚科(*Coryphoideae*)同时并列发生的省藤亚科(*Calamoideae*)中两个最原始的属(*Laccosperma*和*Eremospatha*)现在均分布在西非和刚果盆地,即15°N—15°S间,生于低山雨林中;③象牙椰亚科(*Phytelephantoideae*)也是与贝叶棕亚科同出于一个祖先的较原始的一个亚科,仅有3属,现局限在南美洲西部和西北部,生于低山雨林中。这些原始类群实际上就是古老的残遗类群,与残遗种一样具有保守性的特征,其变异和适应能力甚弱,它们只能局限在原有的一个狭小分布区内以至逐渐消失<sup>[2]</sup>。这样看来,Moore的假设是正确的,棕榈科的祖先很可能就出现在西冈瓦纳的中西部,即南美洲与非洲之间。而现在这些原始类群仍分别保存在这两块大陆上,甚至它们现在生存的地点恰好就在当时两块大陆衔接时的中部和西部,即非洲15°N—15°S间和南美洲10°N—30°S间。

科与属一样,在其分布范围内,古老、原始类型最为集中的地方,如果这个地方自该科

发生以来没有遭遇过任何灾变性的影响;那么,这个地方就必然是该科的起源中心<sup>[2]</sup>。上面提及的非洲 15° N—15° S 和南美洲 10° N—30° S 间或西冈瓦纳古陆的中西半部应该是棕榈科的发源地。

假设棕榈科发生于早白垩纪(即 135 百万年前),而南美洲与非洲中部分离的时间是在中白垩纪(即 110 百万年前),也就是说它们在地球上生活了 2500 万年后这两块大陆才分开的。因此,在这段时间中它们生活的环境可以说是相对稳定的,同时这个发源地又处于热带、亚热带气候范围,气温变化不大,基本上是温暖潮湿的气候,这对于棕榈科和其他被子植物的发展和演化都是很有利的。一些地质或地史资料也充分说明了这一点,在晚白垩纪和早第三纪前,北非现在的撒哈拉沙漠曾一度布满了雨林植被,如番荔枝科、卫矛科、龙脑香科、豆科、金缕梅科等等热带种类,还有现已在非洲绝灭了的水椰属(*Nypa*)植物<sup>[9,10,16,49]</sup>。所以说棕榈科植物起源于西冈瓦纳中西部是完全有可能的。

关于棕榈科起源地的另一种看法是 Uhl and Dransfield<sup>[51]</sup>根据现代棕榈科植物分布状况,将它们分成北半球分布和南半球分布两大类群。并认为所有具有 3 个离生心皮的类群都在北半球,因此提出棕榈科可能起源于劳亚古陆的假设。看来这个假设的理由是不够充分的,原因有两个:①最原始的类群是在南半球;②具有离生心皮的水椰属(*Nypa*),虽然现在仍生存在亚洲南部、东南部至澳大利亚,但它的早期花粉化石不仅在晚白垩纪马斯特里赫特期从加里曼丹采得,而且于同一个地质时期也在热带西非发现了它,古新世又从巴西发现了它的果化石<sup>[21,43,49]</sup>。因此,水椰属不大可能起源于劳亚,倒是很有可能来自西冈瓦纳。因为水椰亚科(*Nypoideae*)与贝叶棕亚科(*Coryphoideae*)是平行发展的亚科,它们来自一个共同的祖先,而这个共同祖先也应该来自西冈瓦纳。

根据化石记录,棕榈科的化石最早出现在晚白垩纪桑托期,因此它的起源时间至少应追溯至早白垩纪。

### 3.3 散布途径和现代分布格局的形成

Moore<sup>[39]</sup>认为棕榈科植物自西冈瓦纳古陆起源后,分 3 条路线向周围扩散,即沿着 Tethys sea or ocean(指现在的红海和地中海或印度洋)沿岸向北或向东进入劳亚大陆以及向东沿印度洋再转乘位于南半球已被分离出来的其他板块到达现在的东南亚。Moore 的这个假设路线与现代棕榈科分布格局大致是相符的。根据表 1 统计,棕榈科有 46.4% 的种和 34.3% 的属在印度-马来西亚区,40.6% 的种和 32.8% 的属在新热带区。因此亚洲和美洲的热带与亚热带地区应是本科的分布中心和分化中心。白垩纪中期欧洲、北美部分地区以及亚洲大部地区都处于热带、亚热带中,气候温暖潮湿。早第三纪是地质史上比较稳定的阶段,各处气候都比现代温暖潮湿,特别始新世是第三纪中最温暖的时期,亚热带和温带的界线比现代界线北移了 10—15°<sup>[2]</sup>。因此给棕榈科的北移创造了条件。

贝叶棕族(*Corypheeae*),是一个原始的族,含 31 属。中南美洲有 12 属,北美洲有 4 属。据化石记录 *Sabal* 等属在北美洲曾有过一段旺盛时期,始新世时几乎遍布北美洲,后来气候变迁,幸存者被迫向南迁移,形成了现代中美洲加勒比区分布。亚洲热带、亚热带有 12 属,其中棕榈属和蒲葵属显然在起源地已经分化,并向北或向东扩散。化石表明始新世时它们已经到达欧洲,后来又死在那里。向东的沿着 Tethys sea 沿岸进入亚洲南部、东部或东南部。蒲葵

属最后由马来西亚传入澳大利亚并在那里得到很大发展,而现在在非洲索马里只剩下1种。大洋洲有4属,其中3属与亚洲和非洲共有。此外非洲和地中海各有1属,地中海的 *Chamaerops* 是由非洲传入的。

刺葵族 (Phoeniceae) 只有刺葵属1属,也是一个比较原始的类型,分布在非洲、亚洲西部至东南部。由于刺葵属的化石在欧洲广泛被发现,因此可以判断它们也是向北和向东传入劳亚古陆的。这个属对季风和干旱气候有很强的适应性,所以它们能在非洲和西亚广泛分布并得到很大发展。

树头榈族 (Borasseae) 分布在非洲、亚洲和大洋洲热带地区,共有7属。非洲大陆有3属,其中2属与马达加斯加、亚洲或大洋洲共有。马达加斯加特有3属,亚洲特有1属。从树头榈族这个自然分布中可看出这个族的早期分化是在西冈瓦纳古陆,然后再在印度、马达加斯加和非洲大陆继续分化。

省藤族 (Calameae) 有19属,分布于非洲西部、亚洲南部和东南部以及澳大利亚东北部。亚洲有15属,其中1属 (*Calamus*) 与非洲、大洋洲共有。非洲有4属,仅见于西部和刚果盆地。*Laccosperma* 和 *Eremospatha* 是本族中两个最原始的类型,其花成对着生,全为两性。省藤族最大的分化地是在大巽他群岛。

鳞果榈族 (Lepidocaryeae) 有3属,分布在南美洲北部。这是省藤亚科中唯一具掌状叶的族,叶裂片外向摺叠。

水椰亚科 (Nypoideae) 只有水椰属1属。分布在亚洲和大洋洲,从恒河三角洲、斯里兰卡、琉球群岛和所罗门群岛至澳大利亚。水椰属具有离生心皮,也是较为原始的类型,其果实可耐海水浸泡,有利于从海上远距离扩散。化石记录表明,水椰属植物过去也曾广泛分布在非洲、南美洲和欧洲。

圆苞榈族 (Cyclospatheae) 只有 *Pseudophoenix* 1属,分布在中美洲和西印度群岛。花两性,单生,螺旋状排列,是个较原始的类型。

腊材榈族 (Ceroxyleae) 有5属,分布在马达加斯加、南美洲和大洋洲。马达加斯加特有2属。南美洲有2属,1属在智利的胡安-费尔南德斯群岛。大洋洲有1属,分布在澳大利亚东北部。

酒瓶椰子族 (Hyophorbeae) 有5属,分布于中美洲、南美洲和非洲马达加斯加。马达加斯加只有1属,是在分离前从非洲传入的。其余4属均在热带美洲。

鱼尾葵族 (Caryoteae) 分布于亚洲南部、东南部和澳大利亚。共有3属,均产于亚洲,其中2属与大洋洲共有。

阿瑞尔族 (Iriarteae) 有6属,分布在南美洲和中美洲。本族的小叶明显啮蚀状,花序单性或两性,花的排列形式以及花粉形态等与鱼尾葵族极为相似,因此被认为与鱼尾葵族是平等发展而来的<sup>[51]</sup>。

柄裂果族 (Podococceae) 仅有1属,分布于非洲西部,从尼日尔、尼日利亚、加蓬至刚果河。

槟榔族 (Areceae) 有84属,分布于非洲、亚洲、美洲和大洋洲。非洲西部有1属。马达加斯加有18属,其中3属与亚洲共有。*Orania* 和 *Halmooorea* 2属,叶鞘非圆筒状,是本族中较原始的类型。中、南美洲有10属。亚洲有28属,3属与马达加斯加共有,8属与大洋洲共有,

其余 17 属中除 1 属 1 种分布在石垣岛、西表岛和琉球群岛外, 余下 16 属均分布在印度-马来西亚区。大洋洲和太平洋群岛有 30 属 (不包括上述与亚洲共有的 8 属), 其中新喀里多尼亚有 15 属, 澳大利亚有 8 属, 新西兰有 1 属, 余下 6 属分布在斐济、萨摩亚、新赫布里底和所罗门等群岛。

椰子族 (Cocoeae) 有 22 属, 分布于中、南美洲、亚洲、非洲大陆和马达加斯加。中、南美洲有 19 属, 1 属与非洲大陆共有。油棕属 *Elaeis* 的花粉化石中新世从西非找到, 而它现在仍分布在西非和南美, 说明早期分化是在西冈瓦纳古陆。非洲有 2 属, 除油棕属外, 另 1 属分布在南非, 局限在赞比西河与林波波河之间。马达加斯加有 *Beccariophoenix* 1 属, 其内果皮的 3 孔不明显, 可能是早期分化出来的类型。亚洲只有椰子属 1 属 1 种, 它的原产地可能在西太平洋萨摩亚群岛和塔希提岛<sup>[28]</sup>, 从上新世在新西兰发现的 *Cocos* 属内果皮化石标本看<sup>[14]</sup>, 说明它的祖先早已到达了太平洋, 后来再向南扩散的结果。

低地桐族 (Geonomeae) 有 6 属, 分布在中美洲和南美洲。这是棕榈科中最进化的一个族。表现在花萼和花瓣高度连合, 花托、花柱和柱头极度伸长, 花 3 朵共生于一深凹穴中, 与分布在亚洲的槟榔族中的 *Linospadicinae* 亚族很相似, 可能两者同出于一个祖先, 在其起源地分化出来的。

象牙椰亚科 (Phytelephantoideae) 有 3 属, 局限分布于南美洲西部和西北部低地, 是一个在系统发育上十分隔离的小群, 形态上很特殊, 且表现出许多原始性状, 如雄花有少数退化花瓣和极多数 (多达 900—1000 枚) 雄蕊; 雌花有分离、大而伸长的萼片和花瓣, 雌蕊有 5—10 枚合生心皮, 花柱和柱头极伸长; 果簇生呈头状, 有 5—10 颗种子。这种现象与其他种类截然不同, 不可能从现存亚科中任何类型发展而来, 可能是同其他类群有着一个早已绝灭的共同祖先。

### 3.4 讨论

棕榈科植物由于起源于热带和亚热带地区, 因此也就决定了它们最后的归宿必然是热带地区或亚热带地区。当然也不排除有些属、种已进入温带地区边缘。例如, *Chamaerops* 在欧洲分布到 44° N, *Rhapidophyllum* 和 *Washingtonia* 在北美洲分布到 33° N, *Trachycarpus fortunei* (Hook.) H. Wendl. 在我国和日本也能分布到 33° N, 而 *Rhopalostylis* 在新西兰也能分布到 44°18'S, 但这些毕竟是少数。

至于现代分布格局的形成, 一是由于潮汐力量的作用和地球自转离心力的影响, 致使原来连合的大陆分裂成数块, 南美洲在中白垩纪时脱离非洲向西北方向漂移, 并带走了大量棕榈科植物。最后漂至北美洲的南面, 于 570—600 万年前上新世时与北美洲连接。自此大量南美洲的棕榈科植物沿着巴拿马地峡得以向中美洲或北美洲扩散, 从现代南美洲棕榈科植物的分布, 也可看出这种倾向; 二是由于棕榈科植物自身的不断发展和向外扩散或迁移的结果。

根据化石记录及上述各族的综合分析, 棕榈科植物早期散布的途径可概括为下列 4 个方面: ①自起源地向北沿地中海和红海 (当时两海是相通的) 进入欧洲或经格陵兰到达北美洲; ②向东也是沿红海或地中海进入亚洲南部、东南部或东部; ③向东沿印度洋经印度板块或其他板块进入东南亚或澳大利亚, 这是一条主要通道, 大多数东南亚或大洋洲部分种群是经这条路线传入的; ④少数种类也可能是先从南美洲传入南极大陆, 然后再扩散到澳大利亚。这

4 条散布途径，看来后 3 条还是可能的，只是第一条向北经欧洲或格陵兰到达北美洲是否可能？有些学者提出了疑问。因为像 *Sabal magdhiensis* 等种类的化石于晚白垩纪桑托期就在北美洲发现，所以他们认为经这条通道传入似乎不大可能，甚至提出棕榈科是劳亚古陆起源的假设。然而，根据化石记录，这条通道确是它们曾经走过的路线。如果化石记录的年代准确无误的话，那么只好从这些植物本身的因素来解释，也许是行得通的。因为这些植物具有：①普遍较小的果实，可借用风力或水力传播，散布速度快，幅度广；②果实和种子较多，给它们的生存和繁衍后代创造了机会；③果皮较薄，种子萌发力强，发芽周期相对缩短，给它们快速繁殖和传播赢得了足够时间。这样看来，它们在晚白垩纪到达北美，也是很有可能的。此外，在长期的迁移途中，它们经受了各种环境条件的考验，增强了对各种恶劣环境的抗御能力，从而形成了现代的这种分布格局。

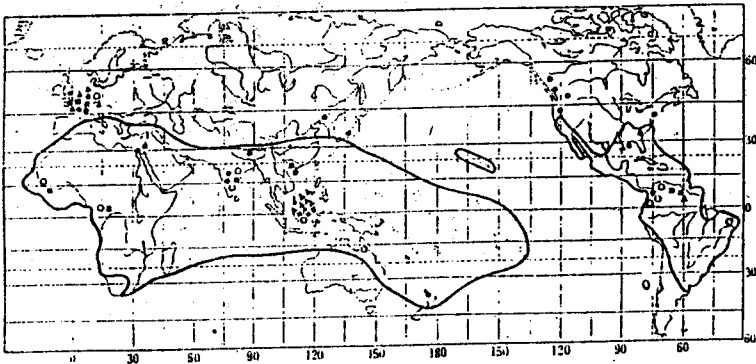


图 2 现代及化石棕榈科植物分布图

Fig. 2 Distribution of living and fossil Palmae

现代植物：Living plants

化石：Fossils

- Coryphoideae;
- ▲ Calamoideae;
- Nypoideae;
- Arecoideae;
- △ Phytelephantoideae

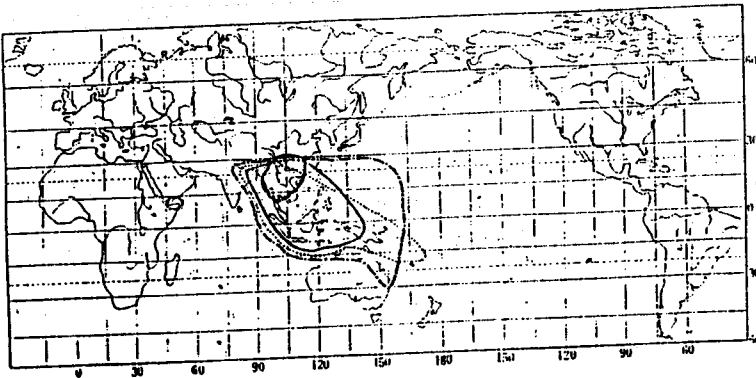


图 3 蒲葵属、轴榈属、瓦理棕属及山核椰属分布图

Fig. 3 The distribution of *Licistona*, *Licuola*, *Wallichia* and *Pinanga*

- *Licistona*
- *Licuola*
- *Wallichia*
- *Pinanga*

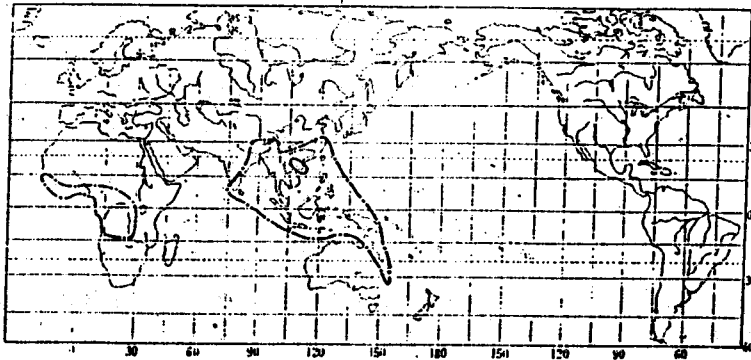


图4 省藤属、石山棕属及琼棕属分布图

Fig. 4 The distribution of *Calamus*, *Oitkalis* and *Chuniophoenix*

-  *Calamus*
-  *Oitkalis*
-  *Chuniophoenix*

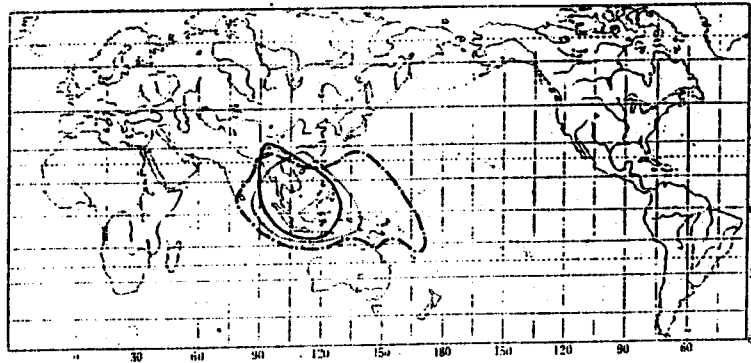


图5 水椰属、黄藤属及蛇皮果属分布图

Fig. 5 The distribution of *Nypa*, *Dacemonrops* and *Salacca*

-  *Nypa*
-  *Dacemonrops*
-  *Salacca*

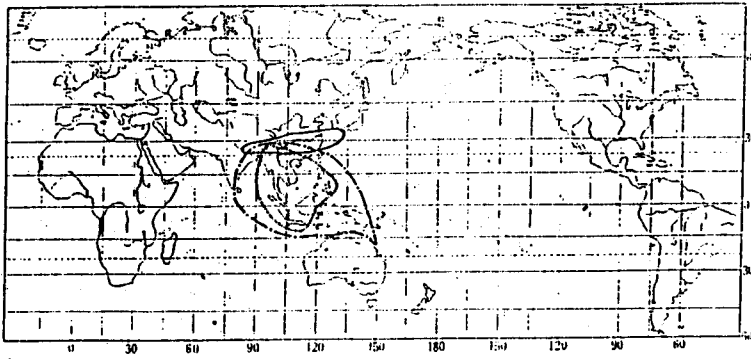


图6 光梅属、钩叶藤属及棕榈属分布图

Fig. 6 The distribution of *Arenga*, *Plectocomia* and *Trachycarpus*

-  *Arenga*
-  *Plectocomia*
-  *Trachycarpus*

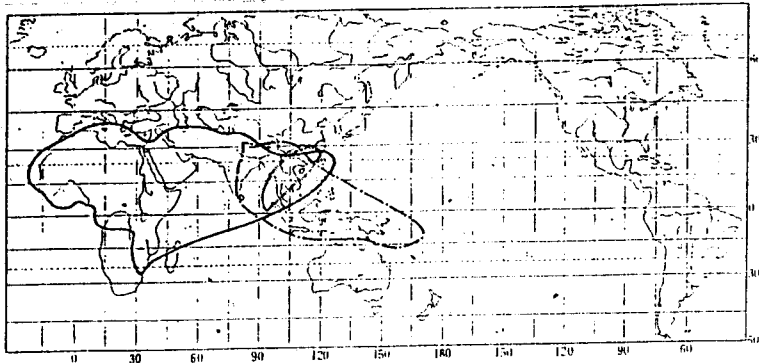





图7 刺葵属、棕竹属及鱼尾葵属分布图

Fig. 7 The distribution of *Phoenix*, *Rhaps* and *Caryota*

-  *Phoenix*
-  *Rhaps*
-  *Caryota*



## 参考文献

- 1 卫兆芬. 桫欏属一新种. 中国科学院华南植物研究所集刊, 1988, 4, 7-9
- 2 王荷生. 植物区系地理. 北京: 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 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N, 1-39
- 5 郭双兴. 两广第三纪几种棕榈化石的发现及其意义. 古生物学报, 1965, 13 (4), 598-605
- 6 陶君容. 西藏拉孜县柳区组植物化石组合及古气候意义. 中国科学院地质研究所集刊, 1988, No. 3, 236-237
- 7 A. n. 塔赫他间 (黄观程译). 世界植物区系区划. 北京: 科学出版社, 1988
- 8 裴盛基、陈三阳. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1991, 13 (1)
- 9 Aubreville A. La Flore tropicale Tertiaire du Sahara. Adansonia, n. s. 1970, 10, 9-14
- 10 Aubreville A. La Flore Saharo-lybienne tropicale d'après Paul Louvet. Adansonia, n. s. 1971, 11, 583-592
- 11 Beccari O. Asiatic palms—Lepidocaryaceae. Part I. The species of *Calamus*. Ann Roy Bot Gard (Calcutta), 1908, 11, 1-518.
- 12 Berry E W. Contributions to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal Plain VI. Bull Torrey Bot Club, 1911, 38, 399-424
- 13 Berry E W. Tertiary fossil plants from Venezuela. Proc US Natl Mus, 1921, 59, 553-579
- 14 Berry E W. *Cocos* and *Phymatocoryon* in the Pliocene of New Zealand. Amer J Sci, 1926, 212, 181-184
- 15 Brown R W. Ivory-nut palm from late Tertiary of Ecuador. Science, 1956, 123, 1131-1132
- 16 Chandler M E J. Some Upper Cretaceous and Eocene fruits from Egypt. Bull Brit Mus (Nat Hist), Geol, 1954, 2, 147-187
- 17 Chandler M E J. The Lower Tertiary Floras of Southern England. 4 vols. Brit Mus (Nat Hist), London, 1961-64
- 18 Chandler M E J. Supplement to the Lower Tertiary Floras of Southern England. Part 5. Tertiary Research Special Paper No. 4. The Tertiary Research Group, London, 1978
- 19 Couper R A. The spore and pollen flora of the *Cocos*-bearing beds, Mangonui, North Auckland. Trans Roy Soc New Zealand, Bot, 1952, 79, 340-348
- 20 Daghlian C P. Coryphoid palms from the Lower and Middle Eocene of southeastern North America. Palaeontographica Abt, 1978, B166, 44-82
- 21 Daghlian C P. A review of the fossil record of monocotyledons. Bot Rev, 1981, 47, 517-555
- 22 Dransfield J. A Manual of the Rattans of the Malay Peninsula. Malaysia Forest Records No. 29. Forest Dept, Kuala Lumpur, Malaysia, 1979
- 23 Dransfield J. The Rattans of Sabah. Sabah Forest Records No. 13. Forest Department, Sabah, 1984
- 24 Dransfield J, Lee S K, Wei F N. *Gnhaia*, a new coryphoid genus from China and Vietnam. Principes, 1985, 29 (1), 3-12
- 25 Dransfield J, Uhl N W. *Wissmannia* (Palmae) reduced to *Livistona*. Kew Bull, 1983, 38, 199-200
- 26 Drude O. Palmae. in Engler and Prantl, Nat. Pflanzenfam, 1887, 2 (3), 1-93
- 27 Endó S. The geological age of the Fu-Shun Group, South Manchuria. Proc Imp Acad Tokyo, 1934, 10 (8), 486-489
- 28 Harries H C. The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. Bot Rev, 1978, 44, 265-319
- 29 Hekel H. Pollen and spore assemblages from Queensland Tertiary Sediments. Publ -Geol Surv Qld 355 (Palaeont Pap), 1972, 30, 1-33
- 30 Hooker J D. Palmae. in G. Bentham and J. D. Hooker. Genera Plantarum 3, 870-948 L. Reeve and Co., London, 1883
- 31 Koch B. E. Coryphoid palm fruits and seeds from the Danian of Nugussuaq, West Greenland. Medd Gronland, 1972, 193, 1-38

- 32 Lakhnopal R N. Tertiary floras of India and their bearing on the historical geology of the region. *Taxon*, 1970, 19: 675—694
- 33 Lakhnopal R N, Prakash U, Ambwani K. Two petrified palm woods from the Deccan Intertrappean beds of Mandla District, Madhya Pradesh. *Paleobotanist*, 1979, 26: 119—129
- 34 LaMotte R S. Catalogue of the Cenozoic plants of North America through 1950. *Mem Geol Soc Amer*, 1952, 51: 1—381
- 35 Machin J. Plant microfossils from Tertiary deposits of the Isle of Wight. *New Phytol*, 1971, 70: 851—872
- 36 Martius C F P. von. *Hist Nat Palm* 3 vos. Munich, 1823—1853
- 37 Medus J. Palynologie des Sidiments Tertiaires du Senegal Meridional. *Pollen et Spore*, 1975, 17: 545—608
- 38 Moore H E, Jr. The major groups of palms and their distribution. *Gentes Herb*, 1973a, 11 (?): 27—141
- 39 Moore H E, Jr. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. Pages 63-88 in Meggers B J, Ayensu E S, Duckworth W D eds. *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America; A Comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 1973b
- 40 Muller J. Palynological evidence on early differentiation of angiosperms. *Biol Rev*, 1970, 45: 417—450
- 41 Muller J. Palynological evidence for change in geomorphology, climate and vegetation in the Mio-Pliocene of Malesia. Pages 6-16 in *Trans. I Aberdeen-Hull Symp. Malesian Ecol Univ Hull, Dept Geograph Miscell, Series no. 13*. 1972
- 42 Muller J. Reflections on fossil palm pollen *N Int Palynol Conf Lucknow (1976-1977)*, 1979, 1: 568—578
- 43 Muller J. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Bot Rev*, 1981, 47: 1—142
- 44 Muller J. Significance of fossil pollen for angiosperms history. *Ann Missouri Bot Gard*, 1984, 71: 419—443
- 45 Prakash U, Ambwani K. A petrified livistonolike palm stem, *Palmaeylen livistonoides* sp. nov. from the Deccan Intertrappean beds of India. *Palaeobotanist*, 1980, 26 (3): 297—306
- 46 Read R W, Chandler M E J. *The London Clay Flora*. Brit Mus (Nat Hist), London, 1933
- 47 Read R W, Hickey L J. A revised classification of fossil palm and palmlike leaves. *Taxon*, 1972, 21: 129—137
- 48 Takahashi K. Sabalites aus den Wakata Schichten von Tsushima, Nordkyushu. *Trans Proc Palaeont Soc Japan*, NS, 1958, 30: 185—188
- 49 Tralau H. The genus *Nypa* van Wurbm. *Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. ser. 4*, 1964, 10 (1): 1—29
- 50 Tschudy R H. Stratigraphic distribution of significant Eocene palynomorphs of the Mississippi embayment. *US Geol Surv Prof Paper*. 1973, 743-B: 1—24
- 51 Uhl N. W. and J. Dransfield. *Genera Palmarum*. Lawrence, Allen Press, Inc. 1987
- 52 Wymstra A. The palynology of the Guiana Coastal Basin. Thesis. Amsterdam. De Kempenaex, Oegstgeest. 1971