

高粱属植物的地理分布

刘欢^{1,2}, 曾飞燕¹, 刘青^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探讨高粱属(*Sorghum* Moench)的系统发育关系,通过野外调查及查阅标本和文献资料,对高粱属植物的地理分布进行了整理和研究。高粱属植物约有 29 种,分布于全世界热带到温带地区,其中澳大利亚 22 种,亚洲 15 种,非洲 9 种,欧洲 3 种,地中海 2 种,美洲 6 种。中国有 5 种,分布在东北、西南到华南各省(区)。高粱属有 5 亚属,仅高粱亚属(subgen. *Sorghum*)延伸至新世界,其他亚属均分布在旧世界,高粱亚属覆盖非洲并扩散到全世界热带到温带地区;拟高粱亚属(subgen. *Parasorghum*)分布在非洲、亚洲、澳大利亚;有柄高粱亚属(subgen. *Stiposorghum*)主要分布在澳大利亚,个别种分布到亚洲;多毛高粱亚属(subgen. *Chaetosorghum*)分布在澳大利亚;异高粱亚属(subgen. *Heterosorghum*)分布在澳大利亚和亚洲。这表明澳大利亚东北部是高粱属的现代分布中心和多样化中心,非洲东北部和热带亚洲是否是高粱属的起源地尚需确证。

关键词: 高粱属; 地理分布; 须芒草族; 禾本科

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.01.001

Geographical Distribution of *Sorghum* Moench (Poaceae)

LIU Huan^{1,2}, ZENG Fei-yan¹, LIU Qing^{1*}

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to accumulate data for the phylogenetic reconstruction of *Sorghum*, the geographical distribution of *Sorghum* Moench (Andropogoneae, Panicoideae, Poaceae) was studied by field investigation and reviewing specimen and literature. *Sorghum*, including about 29 species, is a representative group in the tribe Andropogoneae due to the paired heterogamous spikelets (one sessile, fertile; the other one pedicelled, staminate or sterile) made up racemes along each node of inflorescences. *Sorghum* species distribute in the tropical and subtropical to temperate regions, with the species number being 22, 15, 9, 3, 2 in Australia, Asia, Africa, Europe, and Mediterranean, respectively. In addition, six species have extended to the Americas. In China, five species distribute in northeastern, southwestern, and southern provinces. Among five subgenera of *Sorghum*, only subgen. *Sorghum* has representatives in the New World, other subgenera are restricted to the Old World. The subgen. *Sorghum* presents in Africa then spread to tropical and temperate regions around the world, subgen. *Parasorghum* extends from Africa, Asia to Australia, subgen. *Stiposorghum* occurs in Australia and Asia, subgen. *Chaetosorghum* is found in Australia, and subgen. *Heterosorghum* is found in Australia and Asia. These results suggested that northeast Australia was the distribution center and diversification center of *Sorghum*, while the origin center of *Sorghum* needs to be further studied.

Key words: *Sorghum*; Geographical distribution; Andropogoneae; Poaceae

收稿日期: 2013-05-17

接受日期: 2013-08-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270275, 31310103023); 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室项目(201212ZS); 教育部留学回国人员科研启动基金项目(教外司留 2011-1139); 中国科学院生命科学领域基础前沿研究专项(KSCX2-EW-J-28)资助

作者简介: 刘欢(1988~), 女, 硕士研究生, 研究方向为禾本科重要类群系统与演化。E-mail: liuhuan212@mailsucas.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuqing@scib.ac.cn

高粱属(*Sorghum* Moench)隶属于禾本科须芒草族(Andropogoneae, Poaceae),一年生或多年生 C₄植物^[1-2],约有 29 种,分布在全世界热带到温带地区,包括非洲、欧洲、地中海、西亚、热带亚洲、温带亚洲、澳大利亚东北部和西南部、美洲等地^[3-5]。中国有 5 种,分布在东北、西南、华南各省(区)^[3]。高粱属是须芒草族内异性对小穗(一无柄可育,一有柄雄性或不育)类群的典型代表^[6],染色体倍性变异从二倍体到八倍体^[7-8]。高粱属是须芒草族系统学研究的关键类群之一,然而针对高粱属植物的地理学研究资料缺乏,本文通过整理高粱属地理分布资料,为阐明高粱属的系统发育关系奠定基础。

1 高粱属系统位置

传统分类学将须芒草族分为两个类群:同性对小穗(无柄小穗和有柄小穗均可育)类群,以甘蔗亚族(Saccharinae)为代表;异性对小穗类群,以高粱亚族(Sorghinae)为代表^[1,9]。根据 Clayton 和 Renvoize^[1]对高粱亚族各属的描述,我们认为高粱属是连接高粱亚族内部异形异性对小穗类群[*Sorghastrum* Nash、*Cleistachne* Benth.、细柄草属(*Capillipedium* Stapf)]和同形异性对小穗类群[孔颖草属(*Bothriochloa* Kuntze)、金须茅属(*Chrysopogon* Trin.)、双花草属(*Dichanthium* Willemet)]的“演化桥梁”。然而近年来,分子系统学研究结果表明,高粱属与甘蔗亚族分支关系更近,在高粱属群(*Sorghum* group)[高粱亚族 7 属、莠竹属(*Microstegium* Nees)、芒属(*Miscanthus* Andersson)、甘蔗属(*Saccharum* L.)、水蔗草属(*Apluda* L.)、金发草属(*Pogonatherum* P. Beauv.)共 12 属]内部,高粱属与 *Cleistachne*、莠竹属、芒属形成姐妹群^[6], Mathews 等^[10]和 Teerawatananon 等^[11]的研究结果表明,在须芒草族内高粱属与甘蔗亚族的金茅属(*Eulalia* Kunth)和单序草属(*Polytrias* Hackel)及鸭嘴草亚族的水蔗草属和薏苡属(*Coix* L.)关系较近,与高粱亚族其他成员并不近缘。高粱属系统位置的争议,暗示须芒草族仍处于剧烈的演化过程。

2 高粱属分类学概况

高粱属是由德国学者 Conrad Moench 建立^[12]。Garber^[7]根据形态学和细胞遗传学证据,将高粱

属分为 6 亚属:高粱亚属(*Sorghum*)、拟高粱亚属(*Parasorghum*)、有柄高粱亚属(*Stiposorghum*)、多毛高粱亚属(*Chaetosorghum*)、异高粱亚属(*Heterosorghum*)和 *Sorghastrum* 亚属。Celarier^[13]和 Clayton 和 Renvoize^[1]支持 *Sorghastrum* 亚属独立成为 *Sorghastrum* 属,认为高粱属有 5 亚属:①高粱亚属(*Sorghum*),秆节光滑,叶枕显著,浆片背面具柔毛,圆锥花序具有 3 级以上分枝,有柄小穗具有外稃,无柄小穗第一颖 10~22 脉,染色体基数 $x = 10$ 或 20;②拟高粱亚属(*Parasorghum*),秆节(上部)具髯毛,圆锥花序 2 级分枝(不再分小枝),颖基钝短,不长于 0.5 mm,芒显著,成熟颖果倒卵球形,染色体基数 $x = 5$ 或 10;③有柄高粱亚属(*Stiposorghum*),秆节(上部)具髯毛,圆锥花序 2 级分枝,颖基尖锐,长 1.0~7.5 mm,芒显著,染色体基数 $x = 5$ 或 10;④多毛高粱亚属(*Chaetosorghum*),秆节光滑,叶枕显著,浆片背面无毛,圆锥花序具有 3 级以上分枝,有柄小穗无外稃,无柄小穗第一颖 10~22 脉,染色体基数 $x = 10$;⑤异高粱亚属(*Heterosorghum*),秆节光滑,叶枕不明显,浆片背面具柔毛,圆锥花序具有 3 级以上分枝,无柄小穗第一颖 9~12 脉,染色体基数 $x = 10$ 。Lazarides 等^[8]研究澳大利亚分布的高粱属种类,支持 Clayton 和 Renvoize 的 5 亚属的处理。

Dillon 等^[14]和 Ng'uni 等^[15]基于核糖体 DNA 中的内转录间隔区 ITS (Internal transcribed spacer)、核基因和叶绿体基因序列,将高粱属划分为 2 个分支 (Lineage),与传统分类的 5 亚属相对应(表 1):①高粱-多毛高粱-异高粱分支 \approx 高粱亚属+多毛高粱亚属+异高粱亚属,秆节无髯毛,单倍体染色体数目 $n = 10$ 或 20,二倍体和四倍体;②拟高粱-有柄高粱分支 \approx 拟高粱亚属+有柄高粱亚属,秆节有髯毛, $n = 5$,四倍体和六倍体^[4]。刘青等(in prep.)基于低拷贝核基因序列的分子系统学研究,认为多毛高粱亚属和异高粱亚属处理为单独一个分支较合适,这与 Liao 等^[16]的研究结果相一致(表 1)。大量研究表明植物的地理起源与类群内谱系划分有关联,高粱属内高粱亚属内 2 个种群与地理分布的关系得到初步验证^[17-18],那么,高粱属的地理分布是否能对属内谱系划分提供证据,有待考证。

3 高粱属地理分布

我们通过查阅高粱属的文献资料^[3-4,7-8,13-14,19-26]

表 1 高粱属分类系统

Table 1 Summary of worldwide classifications of *Sorghum*

Garber ^[7]	Celalier ^[13] , Clayton and Renvoize ^[1]	Dillion et al. ^[14] Ng'uni et al. ^[15]	Liao et al. ^[16]
Six subgenera:	Five subgenera:	Lineage I:	Lineage 1:
<i>Sorghum</i>	<i>Sorghum</i>	<i>Eusorghum</i>	<i>Chaetosorghum</i>
<i>Parasorghum</i>	<i>Parasorghum</i>	<i>Chaetosorghum</i>	<i>Heterosorghum</i>
<i>Stiposorghum</i>	<i>Stiposorghum</i>	<i>Heterosorghum</i>	Lineage 2:
<i>Chaetosorghum</i>	<i>Chaetosorghum</i>		<i>Sorghum</i>
<i>Heterosorghum</i>	<i>Heterosorghum</i>	Lineage II:	Lineage 3:
<i>Sorghastrum</i>		<i>Parasorghum</i>	<i>Parasorghum</i>
		<i>Stiposorghum</i>	<i>Stiposorghum</i>

及国内外主要标本馆(CANB、G、HIB、IBK、IBSC、JSBI、K、KUN、LBG、MO、NY、PE、QTPMB、US、W、WUK)馆藏的 4380 份标本,并在近 3 年野外考察的基础上,系统整理了高粱属植物的地理分布(国家、地区或省级以上区域)资料,应用 Coreldraw X5 软件绘制高粱属 29 种植物的地理分布图(限于篇幅略去相关原始数据,如需要可向作者索要)。

高粱属分布在全世界热带到温带地区,包括非洲、欧洲、地中海、西亚、热带亚洲、澳大利亚东北部和西南部、美洲等地,其中澳大利亚 22 种,亚洲 15

种,非洲 9 种,美洲 6 种,欧洲 3 种,地中海 2 种(表 2)。高粱属的 5 亚属中,仅高粱亚属在新世界有分布,其他亚属均分布在旧世界。高粱亚属(subgen. *Sorghum*)有 10 种,覆盖非洲并扩散到全世界热带到温带地区;拟高粱亚属(subgen. *Parasorghum*)有 7 种,分布于非洲、亚洲、澳大利亚;有柄高粱亚属(subgen. *Stiposorghum*)有 10 种,主要分布在澳大利亚,个别种分布到亚洲;多毛高粱亚属(subgen. *Chaetosorghum*)仅有 1 种,分布在澳大利亚;异高粱亚属(subgen. *Heterosorghum*)也仅有 1 种,分布在澳大利亚和亚洲(图 1~8)。

表 2 高粱属的地理分布

Table 2 Geographic distribution of *Sorghum*

分类群 Taxon	1												
	A	B	C	D	E	2	3	4	5	6	7	8	9
高粱亚属	丰裕高粱 <i>Sorghum alnum</i> Parodi												
subgen. <i>Sorghum</i>	拟芦苇高粱 <i>S. arundinaceum</i> (Desv.) Stapf												
	双色高粱 <i>S. bicolor</i> (L.) Moench												
	争议高粱 <i>S. controversum</i> (Steud.) Snowden												
	<i>S. drummondii</i> (Steud.) Millsp.												
	石茅 <i>S. halepense</i> (L.) Pers.												
	粟高粱 <i>S. miliaceum</i> (Roxb.) Snowden												
	拟高粱 <i>S. propinquum</i> (Kunth) Hitchc.												
	苏丹草 <i>S. sudanense</i> (Piper) Stapf												
	帚枝高粱 <i>S. virgatum</i> (Hack.) Stapf												
拟高粱亚属	<i>S. grande</i> Lazarides												
subgen. <i>Parasorghum</i>	利奥克拉德高粱 <i>S. leiocladum</i> (Hack.) C. E. Hubb.												
	麦特粒高粱 <i>S. matarankense</i> Garber & Snyder												
	光高粱 <i>S. nitidum</i> (Vahl) Pers.												
	紫绢毛高粱 <i>S. purpureosericeum</i> (Hochst. ex A. Rich.) Asch. & Schweinf.												
	<i>S. timorense</i> (Kunth) Büse												
	变色高粱 <i>S. versicolor</i> Andersson												

续表(Continued)

分类群 Taxon	1													
	A	B	C	D	E	2	3	4	5	6	7	8	9	
有柄高粱亚属 subgen. <i>Stiposorghum</i>														
<i>S. amplum</i> Lazarides						+								
<i>S. angustum</i> S. T. Blake						+								
<i>S. brachypodum</i> Lazarides						+								
<i>S. bulbosum</i> Lazarides						+								
<i>S. ecarinatum</i> Lazarides						+								
<i>S. exstans</i> Lazarides						+								
<i>S. interjectum</i> Lazarides						+								
<i>S. intrans</i> F. Muell. ex Benth.						+								
羽状高粱 <i>S. plumosum</i> (R. Br.) P. Beauv.						+		+						
针茅高粱 <i>S. stipoideum</i> (Ewart & Jean White) C. A. Gardner & C. E. Hubb.						+								
多毛高粱亚属 subgen. <i>Chaetosorghum</i>														
巨籽高粱 <i>S. macrospermum</i> E. D. Garber						+								
异高粱亚属 subgen. <i>Heterosorghum</i>														
疏花高粱 <i>S. laxiflorum</i> F. M. Bailey						+		+						
总计 Total	29	3	6	6	8	8	22	2	6	14	5	6	6	3

+ : 分布; 1: 非洲热带到亚热带(个别种分布到非洲温带); A: 中非; B: 西非; C: 南非; D: 东非; E: 北非; 2: 澳大利亚(包括大洋洲三大岛屿群); 3: 地中海; 4: 西亚; 5: 热带亚洲(印度-马来西亚); 6: 温带亚洲; 7: 北美洲; 8: 南美洲; 9: 欧洲。

+ : Present; 1: Tropical to subtropical Africa (few species spread to Temperate Africa); A: Central Africa; B: Western Africa; C: Southern Africa; D: Eastern Africa; E: Northern Africa; 2: Australia (including three islands of Oceania); 3: Mediterranean; 4: Western Asia; 5: Tropical Asia (especially in Indo-Malaysia); 6: Temperate Asia; 7: North America; 8: South America; 9: Europe.

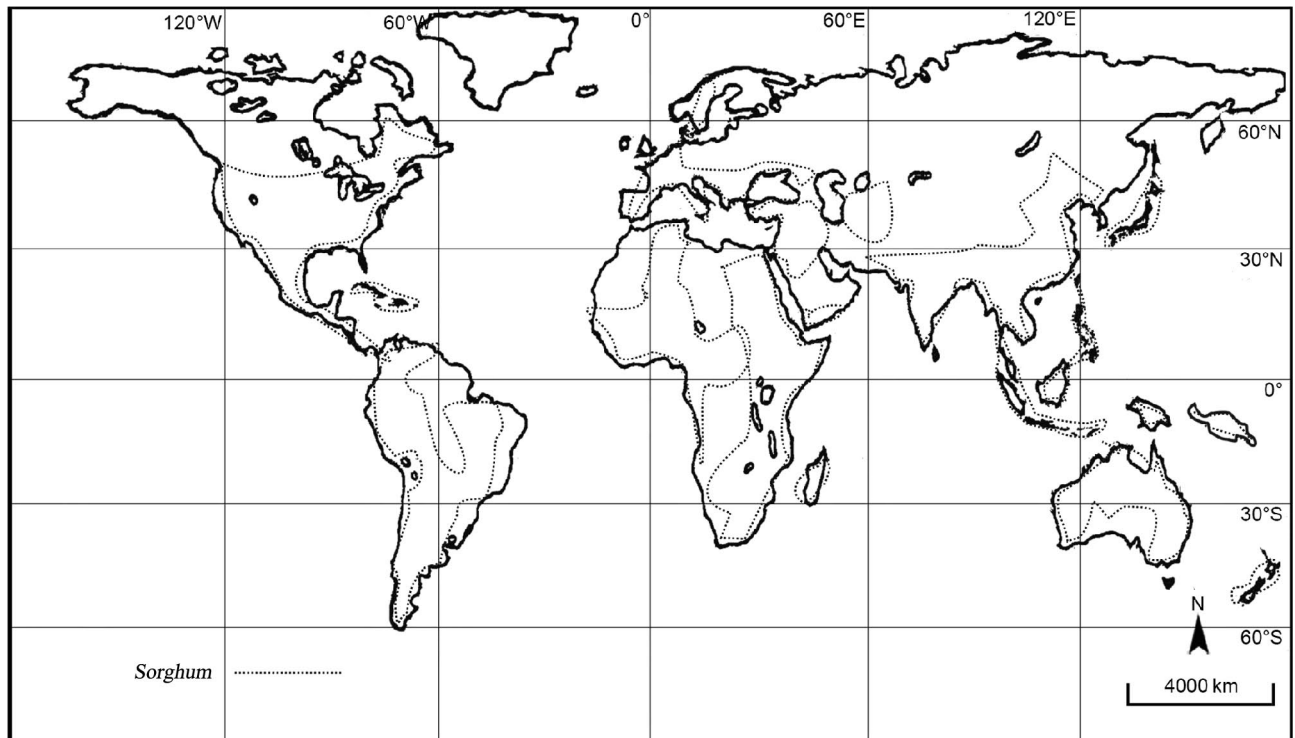


图 1 高粱属植物的地理分布

Fig. 1 Geographic distribution of *Sorghum*

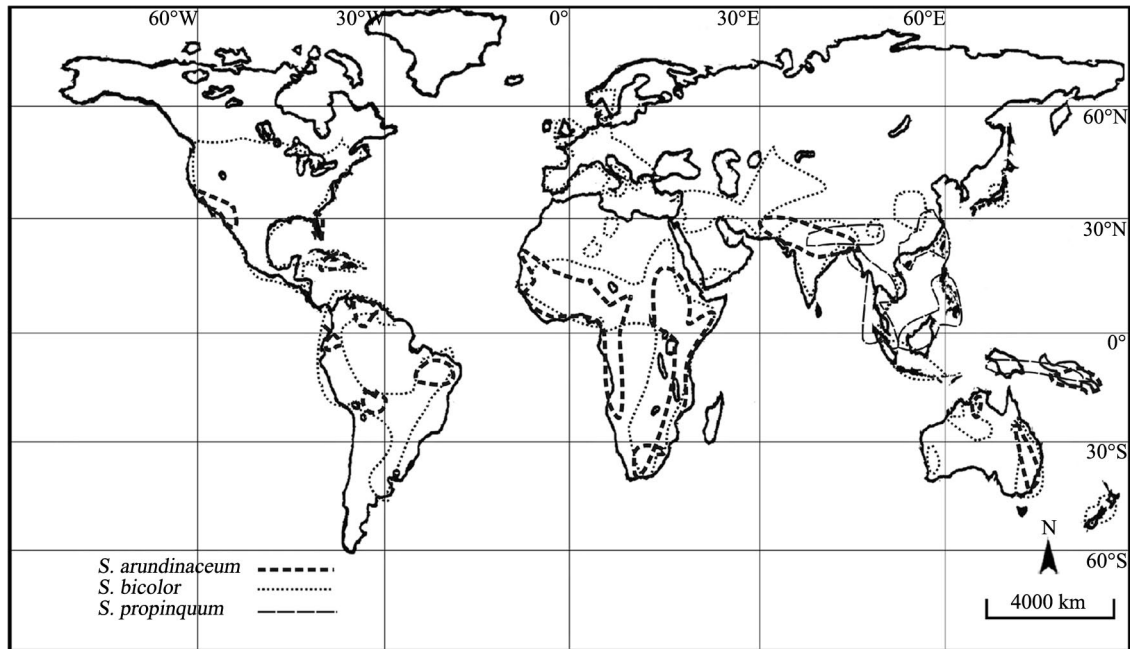


图 2 高粱属高粱亚属拟芦苇高粱、双色高粱和拟高粱的地理分布

Fig. 2 Geographic distribution of *Sorghum arundinaceum*, *S. bicolor* and *S. propinquum* in subgen. *Sorghum*

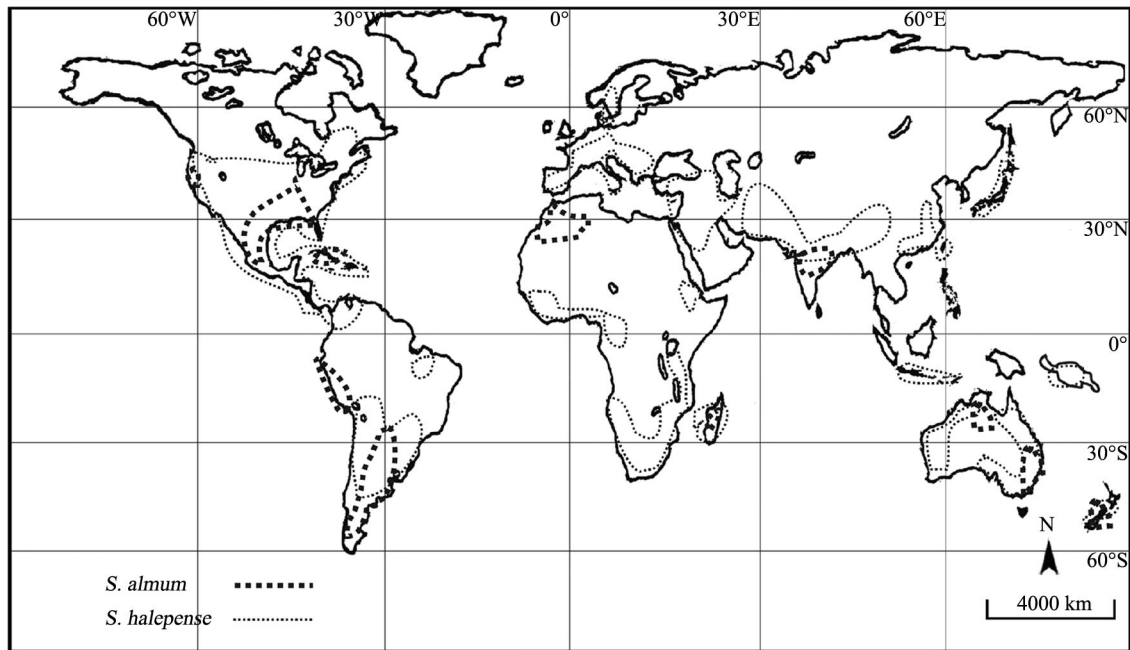


图 3 高粱属高粱亚属丰裕高粱和石茅的地理分布

Fig. 3 Geographic distribution of *Sorghum alnum* and *S. halepense* in subgen. *Sorghum*

4 高粱属植物区系分析

按照塔赫他间和王荷生对世界植物区系的划分^[27-28],高粱属植物主要分布在旧世界,泛北极域有 8 种,分布到环北方区等 6 个区,占高粱属总种数的 27.6%;古热带域有 16 种,分布到苏丹-赞

比亚西区等 7 个区,占高粱属总种数的 55.2%;开普域有 5 种,占高粱属总种数的 17.2%;澳大利亚域有 22 种,其中东北澳大利亚区 21 种,西南澳大利亚区 8 种,分别占高粱属总种数的 72.4% 和 27.6%;新热带域有 6 种,分布到加勒比区等 5 个区,占高粱属总种数的 20.7%;泛南极域有 3 种,

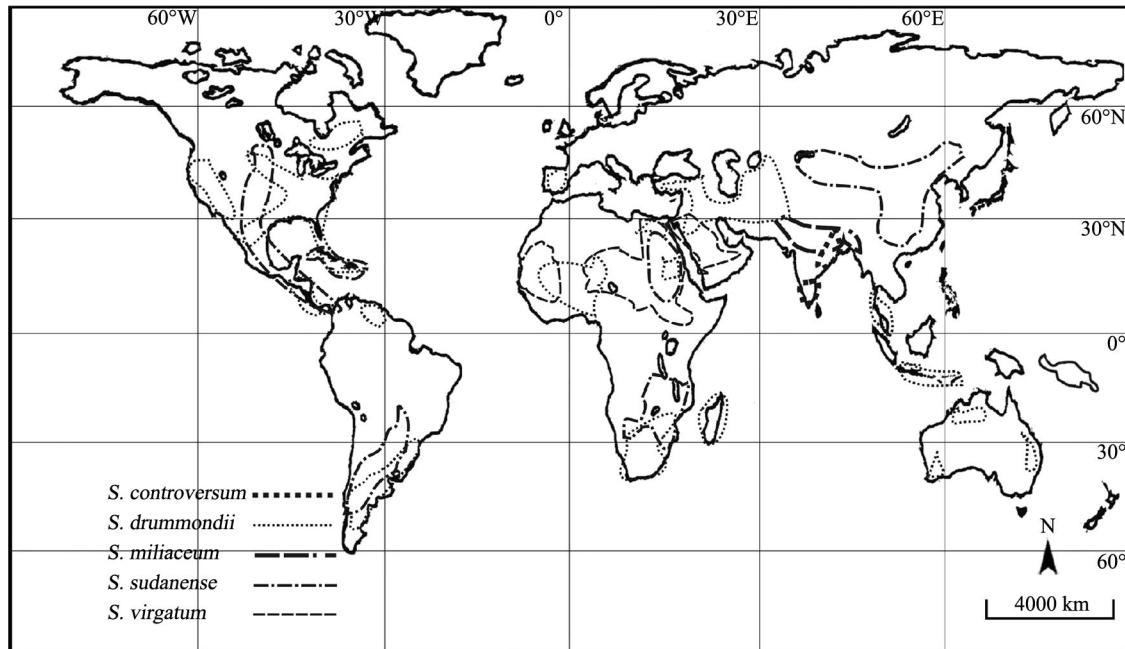


图4 高粱属高粱亚属争议高粱, *Sorghum drummondii*, 粟高粱, 苏丹草和帚枝高粱的地理分布

Fig. 4 Geographic distribution of *Sorghum controversum*, *S. drummondii*, *S. miliaceum*, *S. sudanense* and *S. virgatum* in subgen. *Sorghum*

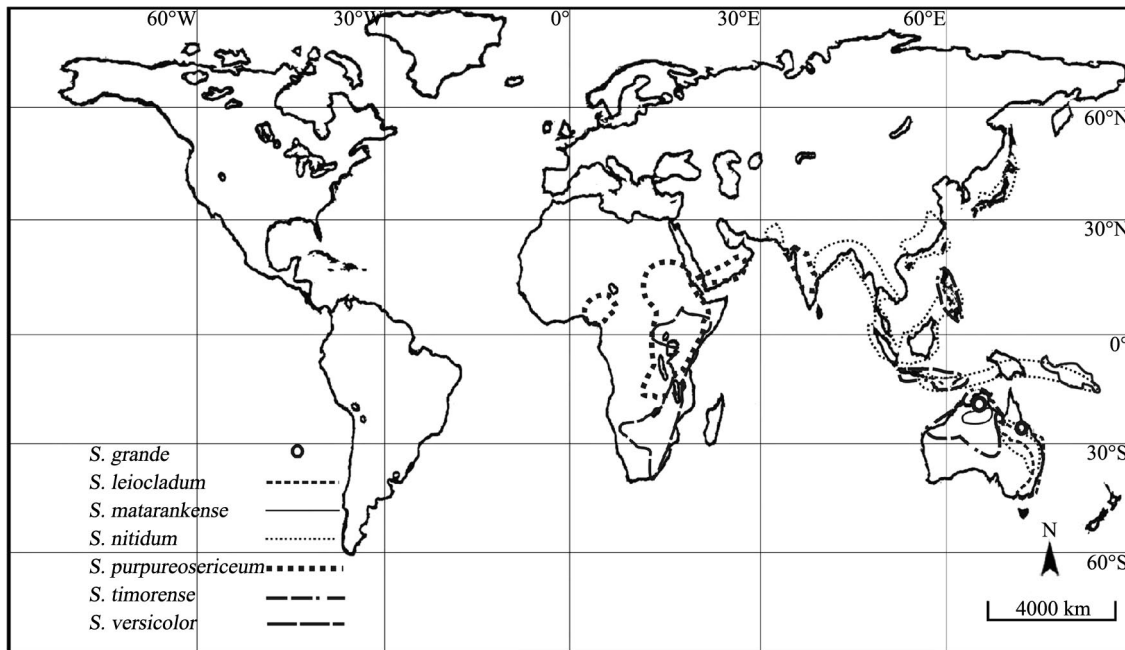


图5 高粱属拟高粱亚属 *Sorghum grande*, 利奥克拉德高粱, 麦特粒高粱, 光高粱, 紫绢毛高粱, *S. timorense* 和变色高粱的地理分布

Fig. 5 Distribution of *Sorghum grande*, *S. leiocladum*, *S. matarakense*, *S. nitidum*, *S. purpureosericeum*, *S. timorense* and *S. versicolor* in subgen. *Parasorghum*

仅分布到新西兰区, 占高粱属总种数的 10.3%。可见, 澳大利亚域的东北澳大利亚区的种类最多(21 种); 古热带域的苏丹-赞比亚西区 8 种, 印度区 9 种, 种类相对较多, 分别占高粱属总种数的 27.6% 和 31.0%; 其它地区的种类占 3.4% ~ 24.1% (表 3)。

5 中国高粱属分布

我国高粱属植物有 5 种, 其中拟高粱(*Sorghum propinquum*)和光高粱(*S. nitidum*)是本地种, 其余 3 种为外来种, 这 5 种均是高粱属的广布物种, 主要分布在东北、西南到华南各省(区): 黑龙江、河北、北

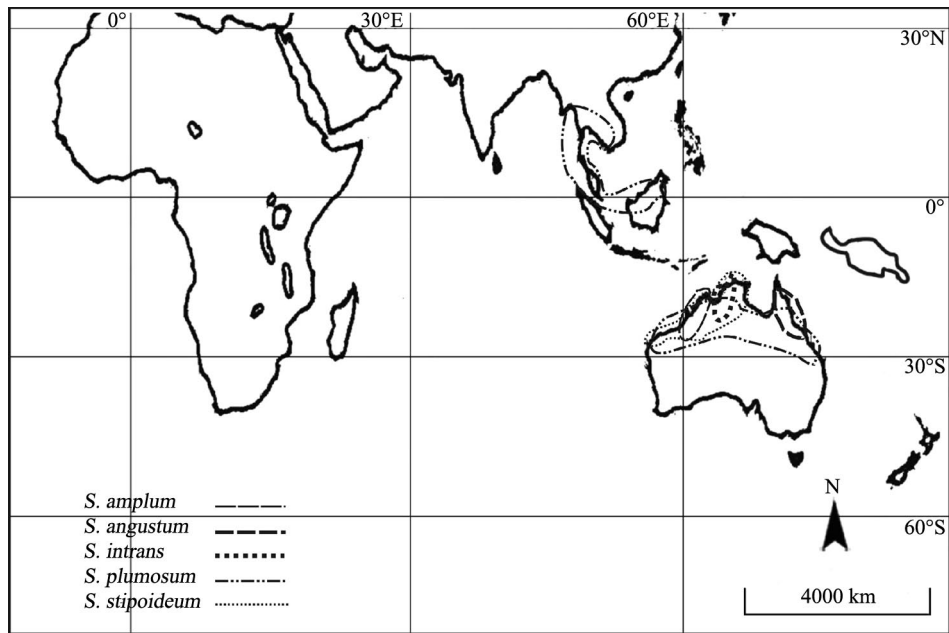


图 6 高粱属有柄高粱亚属 *Sorghum amplum*, *S. angustum*, *S. intrans*, 羽状高粱和针茅高粱的地理分布

Fig. 6 Distribution map of *Sorghum amplum*, *S. angustum*, *S. intrans*, *S. plumosum* and *S. stipoideum* in subgen. *Stiposorghum*

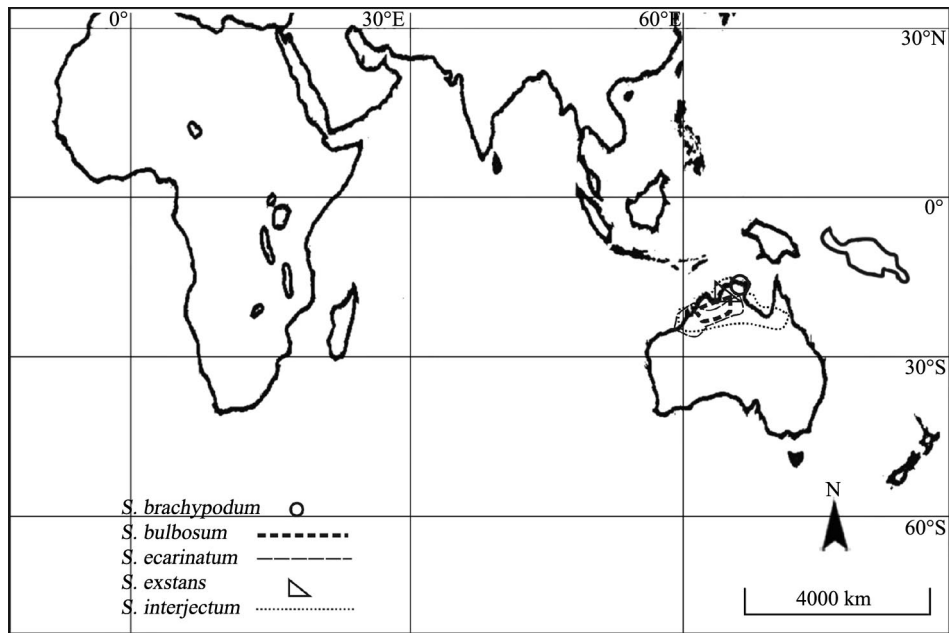


图 7 高粱属有柄高粱亚属 *Sorghum brachypodum*, *S. bulbosum*, *S. ecarinatum*, *S. exstans* 和 *S. interjectum* 的地理分布

Fig. 7 Distribution of *Sorghum brachypodum*, *S. bulbosum*, *S. ecarinatum*, *S. exstans* and *S. interjectum* in subgen. *Stiposorghum*

京、陕西、云南、四川、贵州、安徽、福建、广东、江西、台湾、浙江等,其中广东(5种)、云南(4种)、福建(4种)、四川(4种)的种类相对较多(表 4)。

6 讨论

高粱属植物全世界约有 29 种,其中澳大利亚

22 种,亚洲 15 种,非洲 9 种,美洲 6 种,欧洲 3 种,地中海 2 种。中国有 5 种。虽然该属现今全球热带到温带都有分布,按照王荷生^[28]和吴征镒^[29]对属的地理分类,该属应为世界(和亚世界)分布属,但是属内种的分布情况很不相同,高粱属内除少数几种为全世界引种栽培外,绝大多数的种自然分布在热带到亚热带地区,故按照自然分布该属基本上是热

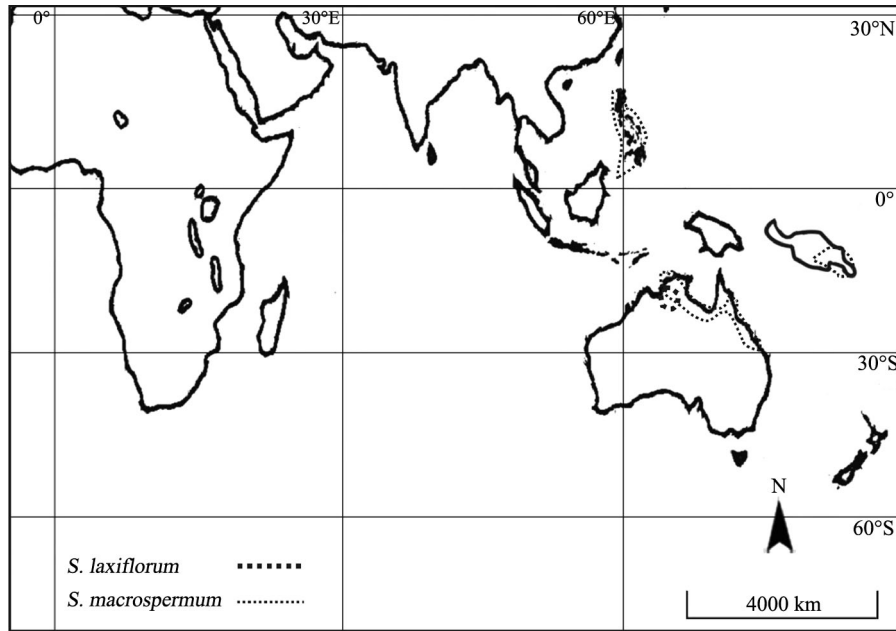


图 8 高粱属异高粱亚属疏花高粱和多毛高粱亚属巨籽高粱的地理分布

Fig. 8 Distribution of *Sorghum laxiflorum* in subgen. *Heterosorghum* and *S. macrospermum* in subgen. *Chaetosorghum*

表 3 高粱属在世界植物区系的分布

Table 3 Distribution of *Sorghum* in floristic regions of the World

分布区域 Floristic region	种数 Number of species					总数 Total	%	
	So	Pa	St	Ch	He			
泛北极域 Holarctis	环北方区 Circumboreal	3	0	0	0	0	3	10.3
	东亚区 Eastern Asiatic	4	1	0	0	0	5	17.2
	太平洋-北美区 Pacific-North American	5	0	0	0	0	5	17.2
	落基山区 Rocky Mountain	3	0	0	0	0	3	10.3
	地中海区 Mediterranean	2	0	0	0	0	2	6.9
	马德雷区 Madrean	5	0	0	0	0	5	17.2
古热带域 Paleotropis	苏丹-赞比亚西区 Sudano-Zambezian	6	2	0	0	0	8	27.6
	几内亚-刚果区 Guineo-Congolian	5	1	0	0	0	6	20.7
	马达加斯加区 Madagascar	3	0	0	0	0	3	10.3
	印度区 Indian	7	2	0	0	0	9	31.0
	印度支那区 Indochinese	6	1	0	0	0	7	24.1
	马来西亚区 Malesian	5	2	1	0	1	9	31.0
夏威夷区 Hawaii	2	0	0	0	0	2	6.9	
开普域 Capensis	开普区 Cape	4	1	0	0	0	5	17.2
澳大利亚域 Australis	东北澳大利亚区 Northeast Australian	5	5	9	1	1	21	72.4
	西南澳大利亚区 Southwest Australian	2	1	5	0	0	8	27.6
	中部澳大利亚区 Central Australian	0	1	0	0	0	1	3.4
新热带域 Neotropis	加勒比区 Caribbean	6	0	0	0	0	6	20.7
	圭亚那高原区 Guiana highlands	3	0	0	0	0	3	10.3
	亚马逊区 Amazonian	5	0	0	0	0	5	17.2
	巴西区 Brazilian	4	0	0	0	0	4	13.8
	安第斯区 Andean	4	0	0	0	0	4	13.8
泛南极域 Holantarctis	新西兰区 Zelandian	3	0	0	0	0	3	10.3

So: 高粱亚属; Pa: 拟高粱亚属; St: 有柄高粱亚属; Ch: 多毛高粱亚属; He: 异高粱亚属。

So: subgen. *Sorghum*; Pa: subgen. *Parasorghum*; St: subgen. *Stiposorghum*; Ch: subgen. *Chaetosorghum*; He: subgen. *Heterosorghum*.

表 4 高粱属植物在中国的分布

Table 4 Distribution of *Sorghum* in China

物种 Species	分布地区 Distribution region
双色高粱 <i>Sorghum bicolor</i>	北京 Beijing、广东 Guangdong、贵州 Guizhou、河北 Hebei、河南 Henan、黑龙江 Heilongjiang、湖北 Hubei、湖南 Hunan、江苏 Jiangsu、江西 Jiangxi、内蒙古 Nei Mongol、陕西 Shaanxi、山东 Shandong、山西 Shanxi、四川 Sichuan、香港 Hong Kong、新疆 Xinjiang、云南 Yunnan、浙江 Zhejiang
石茅 <i>S. halepense</i>	安徽 Anhui、福建 Fujian、广东 Guangdong、海南 Hainan、四川 Sichuan、台湾 Taiwan、云南 Yunnan
光高粱 <i>S. nitidum</i>	安徽 Anhui、福建 Fujian、广东 Guangdong、广西 Guangxi、贵州 Guizhou、海南 Hainan、湖北 Hubei、湖南 Hunan、江苏 Jiangsu、江西 Jiangxi、山东 Shandong、四川 Sichuan、台湾 Taiwan、云南 Yunnan、浙江 Zhejiang、香港 Hong Kong ¹
拟高粱 <i>S. propinquum</i>	福建 Fujian、广东 Guangdong、海南 Hainan、四川 Sichuan、台湾 Taiwan、云南 Yunnan、广西 Guangxi ² 、湖北 Hubei ³ 、江西 Jiangxi ⁴
苏丹草 <i>S. sudanense</i>	安徽 Anhui、北京 Beijing、福建 Fujian、贵州 Guizhou、黑龙江 Heilongjiang、河南 Henan、内蒙古 Nei Mongol、宁夏 Ningxia、陕西 Shaanxi、新疆 Xinjiang、浙江 Zhejiang、广东 Guangdong ⁵ 、河北 Hebei ⁶ 、江西 Jiangxi ⁷ 、山西 Shanxi ⁸

1~8: 省级分布新记录。1: 香港, 胡秀英 5679 (PE); 2: 广西, 秦仁昌 6326 (IBK); 3: 湖北, 刘开明 9050 (WUK); 4: 江西, 赖书绅 03003 (PE); 5: 广东, 陈少卿 18689 (IBSC); 6: 河北, 植物园调查队 582 (PE); 7: 江西, 邹垣 01330 (LBG); 8: 山西, 张成梁 s.n. (PE)。

1-8: New records of provincial distribution. 1: Hong Kong, Shiu Ying Hu 5679 (PE); 2: Guangxi, Ren Chang Qin 6326 (IBK); 3: Hubei, Kai Ming Liou 9050 (WUK); 4: Jiangxi, Shu Kun Lai 03003 (PE); 5: Guangdong, Shao Ching Chen 18689 (IBSC); 6: Hebei, Expedition Team of Institute of Botany 582 (PE); 7: Jiangxi, Yuan Zou 01330 (LBG); 8: Shanxi, Cheng Liang Zhang s.n. (PE)。

带分布属(泛热带属)。王荷生认为分布中心有多重含义, 某一分类单位的分布区界线内种的数量最多和最集中的地区是多度中心; 某一分类单位的种类数量多且这些种类包括其系统演化的各个主要阶段的地区是多样化中心(即演化中心)^[28]。吴鲁夫认为确定分布中心有两个标准^[30], 一个是分布种数最多的地区, 另一个是分布区植物种类能够较好地反映该类群系统发育主要阶段的地区, 即王荷生所认为的多样化中心。按照区系地理学理论, 对于某个植物类群, 不仅种数多, 而且反映该类群系统演化主要阶段的区域, 方能判断为分布中心(多样化中心)。高粱属植物分布到东北澳大利亚区有 21 种, 占总种数的 72.4%, 是种数最多的地区, 且高粱属 5 亚属均有分布, 即包含了高粱属系统发育的各个主要阶段, 因此澳大利亚东北部是高粱属的现代分布中心(多样化中心)。

单纯根据地理分布特征, 难以推测类群的起源地, 而任何植物类群的现代分布, 是这一植物类群系统发育过程中对地质运动和气候变迁的综合反映^[29,31]。在热带和亚热带禾本科分布区内, 属内原始类型集中的区域, 如果自古以来发生过巨大的、灾害性的环境变化(如中新世时期冰期-间冰期周期变化), 导致分布区的古气候变迁, 且森林减少和草原扩大对属种演替产生巨大影响, 原始种类已经适应分布区的气候, 在进化过程中保留了这一特性, 因此其后裔对相似的气候区域具有更好的适应性,

从而具有更广泛的分布范围, 则这些物种的分布格局可能对该属的起源地研究提供重要线索^[28,32]。须芒草族原始属种在非洲和亚洲得到发展, 在热带亚洲尤其是印度-马来西亚的系统发育和扩散达到鼎盛, 占据热带和亚热带夏季多雨的季风气候区就是一个例证^[33]。

根据高粱属亚属间的系统发育关系图(图 9)^[7-8,13], 形态学和细胞学的证据支持异高粱亚属和有柄高粱亚属相对进化, 其他 3 亚属相对原始。我们的研究认为, 非洲分布的 9 种中, 相对原始的高粱亚属 7 种在非洲东北部均有分布, 另外 2 种是拟高粱亚属成员。并且除拟高粱亚属的变色高粱(*S. versicolor*)之外, 其他 8 种广布到全世界热带和亚热带区域; 澳大利亚分布有高粱属 5 亚属的成员, 相对进化的有柄高粱亚属中, 除羽状高粱(*S. plumosum*)外, 其他种类均是澳大利亚特有种; 而分布在热带亚洲的高粱属种类, 尤其是印度-马来西亚的大多数种类, 除了高粱亚属的 3 特有种: 争议高粱(*S. controversum*)、粟高粱(*S. miliaceum*)、拟高粱(*S. propinquum*)之外, 其他种类还分布到非洲, 或者澳大利亚, 或者扩散到两大洲兼而有之。禾本科植物的亚科、族乃至亚族分化始于白垩纪末期和第三纪早期, 大多数属是在陆地分裂并形成主要构造后才产生的, 宽阔的海洋限制了禾本科植物的扩散和迁移, 73% 的年轻属种只局限分布在某一块大陆^[1,34-35], 暗示澳大利亚特有种相对年轻, 由

于时间限制还无法扩散到其他大洲。虽然澳大利亚东北部分布的高粱种类最多,但其并非原始种类最集中的地区,故而推断其不是高粱属的起源中心(发生中心)^[28,36]。美洲分布的高粱属物种远少于旧世界,暗示高粱属在新世界的系统发育处于初期阶段,极有可能是旧世界的原始物种扩散而来的,美

洲分布的6种,均是高粱亚属广布物种,生态适应能力较强^[15],也印证了这一推测。据此,我们推测非洲东北部和热带亚洲可能是高粱属起源地,之后扩散到澳大利亚和美洲。从另一方面来说,高粱属各亚属的地理分布证据支持高粱属亚属系统发育关系(图9)。

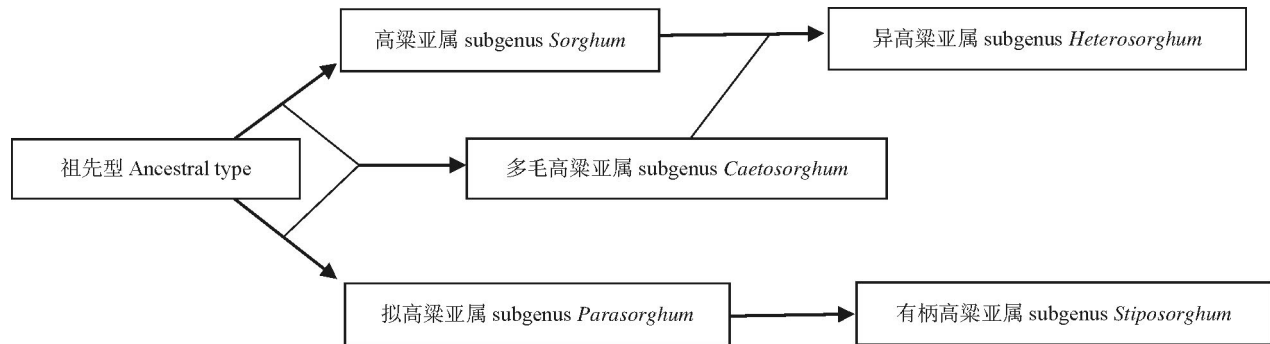


图9 高粱属亚属间系统发育关系目前的观点(修改自 Celarier^[13])

Fig. 9 Current opinion of inter-subgenus phylogenetic relationship in *Sorghum* (Redrawn from Celarier^[13])

研究某一分类单元的起源必须结合古植物学和形态学,以及地史学的资料^[28,37]。2009年 Mercader^[38]在“Science”发表了最早的高粱属化石记录,是非洲莫桑比克一个溶洞内的高粱谷粒化石,年龄为更新世晚期10.5万年前。Christin^[39]等采用分子钟方法,估测禾本科须芒草族冠群分化时间约在中新世中期17.1百万年前。植物起源时间一般比本身的化石记录早,而比所归属类群的分化时间晚,因此高粱属的起源时间估计早于更新世晚期10.5万年前,晚于中新世中期17.1百万年前。关于高粱属起源地的假说,尚需在系统发育学、分支生物地理学、古植物学等学科证据的基础上,结合该属起源时的全球气候条件进行全面深入的分析研究。

致谢 感谢国内外标本馆 CANB、G、HIB、IBK、IBSC、JSBI、K、KUN、LBG、MO、NY、PE、QTPMB、US、W、WUK 提供查阅、借阅标本的帮助,感谢种质储存中心 United States Department of Agriculture (USDA)和 International Livestock Centre for Africa (ILCA)提供种子材料。感谢中国科学院国家科学数字图书馆和 Robin EVERLY 女士、段磊先生提供文献帮助。

参考文献

[1] Clayton W D, Renvoise S A. Genera graminum: Grasses of the World: VI. Subfamily Panicoideae [J]. Kew Bull Add Ser, 1986,

13(1): 256–375.

- [2] Liu Q, Peterson P M, Ge X J. Phylogenetic signals in the realized climate niches of Chinese grasses (Poaceae) [J]. Plant Ecol, 2012, 212(10): 1733–1746.
- [3] Chen S L, Phillips S M. *Sorghum* Moench [M] // Wu Z Y, Raven P H. Flora of China, Vol. 22. Beijing: Science Press & St. Louis: Beijing and Missouri Botanical Garden Press, 2006: 602–605.
- [4] Watson L, Dallwitz M J. The grass genera of the World [EB/OL]. 1992, [2012–12–18]. <http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/delta/grass/www/sorghum.htm>
- [5] The Plant List. Version 1 [EB/OL]. 2010, [2010–01–01]. <http://www.theplantlist.org/>.
- [6] Spangler R E, Zaitchik B, Russo E, et al. Andropogoneae evolution and genetic limits in *Sorghum* (Poaceae) using *ndhF* sequences [J]. Syst Bot, 1999, 24(2): 267–281.
- [7] Garber E D. Cytotaxonomic studies in the genus *Sorghum* [J]. Univ Calif Publ Bot, 1950, 23(3): 283–362.
- [8] Lazarides M, Hacker J B, Andrew M H. Taxonomy, cytology and ecology of indigenous Australian sorghums (*Sorghum* Moench: Andropogoneae, Poaceae) [J]. Aust Syst Bot, 1991, 4(4): 591–636.
- [9] Hackel E. Andropogoneae [M]// De Candolle A, de Candolle C. Monographiae Phanerogamarum. Vol. VI. Paris: G. Masson, 1889: 1–716.
- [10] Mathews S, Spangler R E, Mason-Gamer R J, et al. Phylogeny of Andropogoneae inferred from phytochrome B, *GBSSI*, and *ndhF* [J]. Int J Plant Sci, 2002, 163(3): 441–450.

- [11] Teerawatananon A, Jacobs S W L, Hodkinson T R. Phylogenetics of *Panicoidae* (Poaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences [J]. *Telopea*, 2011, 13(1/2): 115–142.
- [12] Moench C. *Methodus Plantas Horti Botanici et Agri Marburgensis: A Staminum situ Describendi* [M]. Marburgi Cattorum: In Officina Nova Libraria Academiae, 1794: 1–207.
- [13] Celarier R P. Cytotaxonomy of the Andropogoneae: III. Subtribe Sorghae, genus *Sorghum* [J]. *Cytologia*, 1958, 23(4): 395–418.
- [14] Dillon S L, Lawrence P K, Henry R J, et al. *Sorghum* resolved as a distinct genus based on combined ITS1, *ndhF* and *Adh1* analyses [J]. *Plant Syst Evol*, 2007, 268(1/2/3/4): 29–43.
- [15] Ng'uni D, Geleta M, Fatih M, et al. Phylogenetic analysis of the genus *Sorghum* based on combined sequence data from cpDNA regions and ITS generate well-supported trees with two major lineages [J]. *Ann Bot*, 2010, 105(3): 471–480.
- [16] Liao F, Liu Y, Yang X L, et al. Molecular phylogenetic relationships among species in the genus *Sorghum* based on partial *Adh1* gene [J]. *Hereditas*, 2009, 31(5): 523–530.
廖芳, 刘勇, 杨秀丽, 等. 基于*Adh1*基因分析高粱属的系统进化关系 [J]. *遗传*, 2009, 31(5): 523–530.
- [17] De Wet J M J. Systematics and evolution of *Sorghum* sect. *Sorghum* (Gramineae) [J]. *Amer J Bot*, 1978, 65(4): 477–484.
- [18] Deu M, Rattunde F, Chantreau J. A global view of genetic diversity in cultivated sorghums using a core collection [J]. *Genome*, 2006, 49(2): 168–180.
- [19] Tropicos. org. Missouri Botanical Garden [OL]. [2013–3–15]. <http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx>.
- [20] Snowden J D. The wild fodder sorghums of the section *Eusorghum* [J]. *Linn Soc Lond Bot*, 1955, 55(358): 191–260.
- [21] Spangler R E. Taxonomy of *Sarga*, *Sorghum* and *Vacoparis* (Poaceae: Andropogoneae) [J]. *Aust Syst Bot*, 2003, 16(3): 279–299.
- [22] Gap Analysis. Identified gaps for *Sorghum genepool* [OL]. [2013–05–07]. <http://gisweb.ciat.cgiar.org/GapAnalysis/?p=277>.
- [23] Clayton W D, Vorontsova M, Harman K T, et al. GrassBase-The Online World Grass Flora [OL]. [2006–11–08] <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>.
- [24] Integrated Botanical Information System (IBIS). Australian Plant Name Index [OL]. [2013–05–06]. <http://www.anbg.gov.au/cgi-bin/apni>.
- [25] Simon B K, Clayton W D, Harman K T, et al. GrassWorld [OL]. [2013–01–11] <http://grassworld.myspecies.info/>.
- [26] Clayton W D, Govaerts R, Harman K T, et al. World Checklist of Poaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet [OL]. [2013–4–25] <http://apps.kew.org/wcsp/>.
- [27] Takhtajan A. Translated by Huang G C. Floristic Regions of the World [M]. Beijing: Science Press, 1988: 1–522.
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: 1–522.
- [28] Wang H S. Floristic Plant Geography [M]. Beijing: Science Press, 1991: 1–149.
王荷生. 植物区系地理 [M]. 北京: 科学出版社, 1991: 1–149.
- [29] Wu Z Y. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1991(S4): 1–139.
吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型 [J]. *云南植物研究*, 1991(S4): 1–139.
- [30] Wulff E V. Translated by Zhong C X. Historical Geography of Plants: History of Floras of the Earth [M]. Beijing: Science Press, 1964: 1–632.
吴鲁夫. 仲崇信, 译. 历史植物地理学——世界植物区系历史 [M]. 北京: 科学出版社, 1964: 1–632.
- [31] Wu Z Y, Zhou Z K, Li D Z, et al. The areal-types of the World families of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2003, 25(3): 245–257.
吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 等. 世界种子植物科的分布区类型系统 [J]. *云南植物研究*, 2003, 25(3): 245–257.
- [32] Tang Z R, Wang Z H, Fang J Y. Historical hypothesis in explaining spatial patterns of species richness [J]. *Biodiv Sci*, 2009, 17(6): 635–643.
唐志尧, 王志恒, 方精云. 生物多样性分布格局的地史成因假说 [J]. *生物多样性*, 2009, 17(6): 635–643.
- [33] Hartley W. Studies on the origin, evolution and distribution of the Gramineae: I. The tribe Andropogoneae [J]. *Aust J Bot*, 1958, 6(2): 116–128.
- [34] Clayton W D. Chorology of the genera of Gramineae [J]. *Kew Bull*, 1975, 30(1): 111–132.
- [35] Han J G, Fan F C, Li F. Origin, evolution and distribution of the Gramineae [J]. *Chin Bull Bot*, 1996, 13(1): 9–13.
韩建国, 樊奋成, 李枫. 禾本科植物的起源、进化及分布 [J]. *植物学通报*, 1996, 13(1): 9–13.
- [36] Stebbins G L. Ecological distribution of centres of major adaptive radiations in Angiosperms [M]// Valentine D H. *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. London: Academic Press, 1972: 7–34.
- [37] Zhang Y, Liu Q. Geographical distribution of *Themeda* Forssk. (Poaceae) [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2012, 20(3): 221–228.
张煜, 刘青. 菅属植物的地理分布 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2012, 20(3): 221–228.
- [38] Mercader J. Mozambican grass seed consumption during the middle stone age [J]. *Science*, 2009, 326(5960): 1680–1683.
- [39] Christin P A, Besnard G, Samaritani E, et al. Oligocene CO₂ decline promoted C₄ photosynthesis in grasses [J]. *Curr Biol*, 2008, 18(1): 37–43.