

论世界芨芨草属(禾本科)的地理分布*

吴珍兰 卢生莲

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

ON GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF *ACHNATHERUM* BEAUV. (GRAMINEAE)

Wu Zhen-lan Lu Sheng-lien

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining 810001)

Abstract In this paper the worldwide geographical distribution of the genus *Achnatherum* is discussed in detail. The paper is divided into following five parts: 1. Conspectus of taxonomic system: The genus *Achnatherum* Beauv. comprises 23 species, which can be grouped into 5 sections. The characteristics of each section are described. An infrageneric system including species in each section is presented. 2. Geographical distribution of the genus: The northernmost occurrence of the genus is represented by *A. sibiricum* and *A. confusum* at latitude 62° N and the southernmost by *A. chingü* var. *laxum* at latitude 26°N. As far as vertical distribution is concerned, the lowermost record of latitude in the genus is at 120 m (represented by *A. bromoides*) and the highest record at 4600 m (by *A. jacquemontii* and *A. duthiei*). 3. Systematic position and geographical distribution of sections: The systematic position of five sections in the genus, i. e. , Sect. *Achnatherum*, Sect. *Timouria*, Sect. *Aristella*, Sect. *Neotrinia* and Sect. *Achnatheropsis*, species in each section, and the distribution pattern of each section are discussed. 4. Geographical distribution of species: According to Takhtajan's regionalization of the world flora, the number of species in each region is presented. The Irano-Turanian Region (18/24) comes to the first in number of species, followed by the Eastern Asian Region (14/24). Seventeen species have been found in China, where the Hengduan Mountain Region, Huabei Region and Tangut Region are the richest in species (10 species and 9 species, respectively). 5. Discussions and conclusions: (A) The analysis of distribution patterns of species shows that the centre of distribution of *Achnatherum*. is located in the bounding area of the Hengduan Mountain Region, Tangut Region and the Huabei Region. (B) Based on the analysis of evolutionary trends in morpho-

* 国家自然科学基金资助重大课题。本文承路安民教授审阅修改, 谨此致谢。

1995-02-15 收稿。

logical characters of *Achnatherum* and geological evidence, it is presumed that this genus probably originated in north part of the Hengduan Mountain Region. (C) Three migration routes lead to the present distribution pattern: a) From the Hengduan Mountain westward along the Himalayas across Kashmir Region to the Mediterranean and Central Europe. b) From Hengduan Mountain northward across the Qilian Mountain, west of the Huanghe corridor, Tianshan Mountain, mountains west of the Tarim basin to the Issyk lake. c) From Hengduan Mountains northeastwards across Gansu, Ningxia, Shaanxi, Hebei, and north-east part of China to Siberia, eastwards to Kamchatka Peninsula, westwards to upper stream of the Ob River, and across the Asia-Bering Land Bridge to Nevada and Rocky Mountains in west United States. (D) The majority of species of *Achnatherum* are distributed in subhumid, semi-arid and arid areas, and also on mountains of extremely arid desert region in the Northern Hemisphere. A series of morphological- ecological characteristics of mesophytes and moderate xerophytes and life-form resulted from long-term adaptation and evolution.

Key words *Achnatherum*; Geographical distribution

摘要 本文详细讨论了世界芨芨草属的地理分布等问题。1. 全世界芨芨草属共有 23 种 1 变种, 分为 5 个组。本文对它们进行了系统介绍。2. 属的地理分布, 最北为北纬 62°(羽茅、毛颖芨芨草), 最南为北纬 26°(林阴芨芨草)。就海拔而论, 分布最低的海拔记录为 120 m(雀麦芨芨草), 分布最高的海拔记录为 4600 m(干生芨芨草和藏芨芨草)。3. 本文讨论了芨芨草属 5 个组(芨芨草组, 钝基草组, 直芒草组, 新芨芨草组, 拟芨芨草组)的系统位置, 和每个组包括的种类及 5 个组的分布格局。4. 根据塔赫他间世界植物区系区划, 统计了每个区的种数, 明显看出伊朗-土兰区种类(18/24)是第一位, 东亚区(14/24)居第二位。中国有 17 种, 横断山脉地区、华北地区和唐古特地区种数最丰富(10 种和 9 种)。5. 研究结果表明: (A) 从种的分布格局分析可见, 横断山脉地区北部、唐古特地区东部和华北地区西部的交汇地是芨芨草属分布中心。(B) 根据芨芨草属形态特征演化趋势分析和地史学资料推测横断山脉地区北部是芨芨草属的起源地。(C) 有三条路线向外散布: a) 从横断山脉地区向西沿喜马拉雅山脉, 经克什米尔地区抵达地中海和中欧; b) 从横断山脉向西北经祁连山、天山、塔里木盆地西侧山地, 抵吉尔吉斯斯坦伊塞克湖; c) 由横断山脉向东北经甘肃、宁夏、陕西、山西、河北和东北, 抵达西伯利亚, 东达堪察加半岛, 西至鄂毕河上游, 并经白令海峡陆桥分布到美国内华达山脉和落基山脉。(D) 该属植物集中分布于北半球半湿润、半干旱和干旱地区, 以及极端干旱的荒漠区山地。植物的形成、发展和生态适应与气候相联系, 并经过长期的适应和进化, 塑造了一系列中生、早中生的形态-生态特征和生活型。

关键词 芨芨草属; 地理分布

自 1812 年 Palisot de Beauvois 以 *Agrostis calamagrostis* L. 为属模式, 建立了芨芨草属 *Achnatherum* 以来, 已积累了丰富的研究资料。并且笔者对世界芨芨草属进行了修订。在此基础上, 本文根据植物类群的系统发育和地理分布统一的原理, 着重讨论新修订的芨芨草属植物的地理分布。

1 分类系统总览

本属共有 23 种 1 变种, 分为下列 5 组, 各组的特征和种如下。

组 1. 芨芨草组 Sect. 1. *Achnatherum* 丛生, 地上分枝是鞘外的, 基部具横走根茎

或密被多数鳞片状的叶；叶舌长圆状披针形或截形，长1~14 mm；颖近等长，具3~7脉；外稃具5脉，顶端具2微齿，背面两侧脉附近密被与稃体约等长的白毛；芒短，长2~10 mm，直伸，基部不具关节，宿存；圆锥花序伸展或直立紧缩。本组有2种：(1)短芒芨芨草 *A. breviaristatum* Keng et P. C. Kuo. (2)欧洲芨芨草 *A. calamagrostis* (L.) Beauv.

组2. 钝基草组 Sect. 2. *Timouria* (Roshev.) Tzvel. 密丛，地上分枝是鞘外的，基部具短根茎；叶舌长约0.5 mm；叶片直立，纵卷如针状；颖披针形，具3脉，第一颖稍长；外稃顶端有2微齿，芒直立，基部具关节，易脱落；花药顶端无毛；圆锥花序紧密呈穗状。本组有1种：钝基草 *A. saposchnikovii* (Roshev.) Nevski.

组3. 直芒草组 Sect. 3. *Aristella* (Trin.) Tzvel. 疏丛，基部具短根茎，密被多数鳞片状的叶，地上分枝是鞘外的；颖披针形，近相等，具3~7脉；外稃顶端常具2微齿，稀无齿，纸质成熟时变革质，芒通常直，稀膝曲，粗糙，基部具稍发育的关节，但不脱落，基盘短而钝；圆锥花序常紧缩。本组有4种：(1)土库曼芨芨草 *A. turcomanicum* (Roshev.) Tzvel. (2)雀麦芨芨草 *A. bromoides* (L.) Nevski. (3)阿莱山芨芨草 *A. botschantzevii* Tzvel. (4)长芒芨芨草 *A. longearistatum* (Boiss. et Hausskn.) Nevski.

组4. 新芨芨草组 Sect. 4. *Neotrinia* Tzvel. 丛生或密丛，基部具短根茎或无，通常没有鳞片状的叶，地上分枝有鞘内的、鞘外的或鞘内和鞘外混生的；叶片通常扁平，干时内卷；叶舌长0.5~15(17) mm；颖披针形，具1~5脉；外稃膜质或纸质，顶端具2微齿，芒直立或一回膝曲且芒柱扭转，基部有关节或无，易落或宿存，基盘通常短而钝圆，稀尖。本组有7种1变种：(1)芨芨草 *A. splendens* (Trin.) Nevski. (2)小芨芨草 *A. caragana* (Trin. et Rupr.) Nevski. (3)异颖芨芨草 *A. inaequiglume* Keng ex P. C. Kuo. (4)光药芨芨草 *A. psilantherrum* Keng ex Tzvel. (5)细叶芨芨草 *A. chingii* (Hitchc.) Keng ex P. C. Kuo. 5a. 细叶芨芨草 var. *chingii*. 5b. 林阴芨芨草 var. *laxum* S. L. Lu. (6)干生芨芨草 *A. jacquemontii* (Jaub. et Spach) P. C. Kuo et S. L. Lu. (7)藏芨芨草 *A. duthiei* (Hook. f.) P. C. Kuo et S. L. Lu.

组5. 拟芨芨草组 Sect. 5. *Achnatheropsis* (Tzvel.) N. S. Probatova 密丛或疏丛，具鞘外分枝，基部被鳞片状的叶；叶片通常扁平；颖披针形或椭圆形，顶端渐尖或钝；外稃成熟时有的变硬呈深褐色，顶端具2微齿或无，芒粗壮较长，一回或二回膝曲，芒柱强烈扭转且常被短毛，基部无关节，宿存，基盘较长，钝或尖。本组有9种：(1)醉马草 *A. inebrians* (Hance) Keng ex Tzvel. ; (2)裂稃芨芨草 *A. lobatum* (Swallen.) Z. L. Wu, comb. nov. — *Stipa lobata* Swallen in Journ. Wash. Acad. Sci. 23: 199. f. 2. 1933. (3)大穗芨芨草 *A. stillmanii* (Boland.) Z. L. Wu, comb. nov. — *Stipa stillmanii* Boland. in Proc. Calif. Acad. 4: 169. 1872. (4)朝阳芨芨草 *A. nakaii* (Honda) Tateoka. (5)毛颖芨芨草 *A. confusum* (Litv.) Tzvel. in Probl. Ecol. Geobot. Bot. Geogr. Florist. 140. 1977. — *Achnatherum pubicalyx*. (Ohwi) Keng ex P. C. Kuo, 秦岭植物志 1(1): 153. 1976. syn. nov. (6)京芒草 *A. pekinense* (Hance) Ohwi. (7)远东芨芨草 *A. extremiorientale* (Hara) Keng ex P. C. Kuo. (8)展序芨芨草 *A. brandisii* (Mez) Z. L. Wu, comb. nov. — *Stipa. brandisii* Mez in Fedde, Repert. Spec. Nov. 17: 207. 1912. (9)羽茅 *A. sibiricum* (L.) Keng ex Tzvel.

2 属的分布

芨芨草属有 23 种 1 变种, 主要分布于北半球温带。在欧洲和亚洲, 分布区的最南界在我国云南省洱源(北纬 26°), 如: *A. chingü* var. *laxum*; 最北界在俄罗斯勒拿河中游的雅库茨克北纬 62°, 如 *A. sibiricum*, *A. confusum*; 最西端在欧洲的葡萄牙(西经 8°), 如 *A. bromoides*; 最东端在堪察加半岛(东经 162°), 如 *A. confusum*。在美洲大陆主要分布于内华达山脉以及落基山南部, 如 *A. lobatum*, *A. stillmanii*(图 1)。

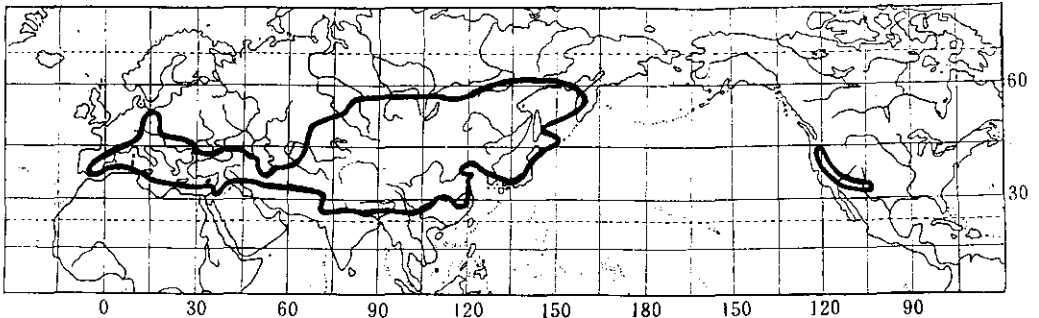


图 1 芨芨草属的分布

Fig. 1 The distribution of the genus *Achnatherum* Beauv.

从海拔高度来看, 分布最低的记录为 120 m, 如 *A. bromoides*, 而分布最高的海拔记录为 4600 m, 如 *A. jacquemontii*, *A. duthiei*。生境多种, 生于林下、杂木林、石质山坡、河谷、湖滨、滩地以及草原、草甸上。

3 组的系统位置及其分布 (图 2)

3.1 芨芨草组 Sect. *Achnatherum* 是一个欧洲和亚洲间断分布组, 分布区大约南起北纬 34°, 北至北纬 50°, 西自西经 8°, 东至东经 104°。它是现存芨芨草属中最原始的组, 具有横走根茎或短根茎, 叶舌长 1~14 mm, 小穗小, 外稃具 5 脉, 背部两侧脉附近密被与稃体约等长的白毛, 芒直立且短, 粗糙, 基盘钝圆等原始性状。本组有 2 种: 短芒芨芨草 *A. breviaristatum*, 欧洲芨芨草 *A. calamagrostis*。

3.2 钝基草组 Sect. *Timouria* (Roshev.) Tzvel. 是亚洲的特有组, 分布区南起北纬 36°, 北至北纬 46°, 西自东经 78°, 东至东经 108°。它由芨芨草组进化而来。植株具短根茎, 叶舌短, 截平, 花序紧密呈穗状, 外稃具 3 脉。本组有 1 种: 钝基草 *A. saposhnikovii*。

3.3 直芒草组 Sect. *Aristella* (Trin.) Tzvel. 分布于欧亚大陆, 分布区南起北纬 32°, 北至北纬 48°, 西自西经 8°, 东至东经 72°。它是一个中级演化水平偏低的组, 与钝基草组近缘, 具短根茎, 且被多数鳞片状的叶, 花序分枝少数, 但常单一或对生, 小穗较大, 长 5.5~12 mm, 芒直, 但较长, 长 12~25 mm, 宿存。也可能是由芨芨草组中的欧洲芨芨草进化而来, 外稃均具 5 脉, 芒均较长而且直, 宿存。本组有 4 种: 土库曼芨芨草 *A. turcomanicum*、雀麦芨芨草 *A. bromoides*、阿莱山芨芨草 *A. botschantzevii* 和长芒芨芨草 *A. longearistatum*。

3.4 新芨芨草组 Sect. *Neotrinia* Tzvel. 与直芒草组的关系比较密切, 是一个中级演化

水平偏高的组,丛生或密丛生,无根茎,也无鳞芽,地上分枝为鞘内分枝或鞘内与鞘外分枝混生,小穗较大,外稃纸质或硬纸质,芒稍弯曲或一回膝曲,芒柱扭转,基盘短钝稀稍尖。分布于欧亚大陆,分布区南起北纬 26° ,北至北纬 56° ,西自东经 43° ,东达东经 125° 。本组有7种1变种,其中5种1变种仅分布于亚洲大陆:异颖芨芨草 *A. inaeiglume*、光药芨芨草 *A. psilanthelum*、细叶芨芨草 *A. chingii* var. *Chingii*、林阴芨芨草 *A. chingii* var. *laxum*、干生芨芨草 *A. jacquemontii* 和藏芨芨草 *A. duthiei*; 另2种,芨芨草 *A. splendens* 和小芨芨草 *A. caragana*,不但在亚洲分布,还可分布到欧洲大陆东部。

3.5 拟芨芨草组 Sect. *Achnatheropsis* (Tzvel.) N. S. Probatova 是芨芨草属中演化水平最高的组,密丛生或具鳞芽而形成疏丛,小穗均较大,长 $5\sim 16$ mm,外稃厚纸质或变革质呈褐色,顶端2微裂或不裂,具3脉,于顶端汇合,但不形成关节,芒粗壮,长 $10\sim 25$ mm,一回或二回膝曲,芒柱明显扭转,且被细微毛,基盘短钝或长而尖。是一个亚洲和美洲间断分布组,分布区在亚洲南起北纬 27° ,北至北纬 62° ,西自东经 69° ,东达东经 162° ; 在美洲主要分布在内华达山脉以及落基山南部。本组有9种,其中7种分布在亚洲大陆即:醉马草 *A. inebrians*、朝阳芨芨草 *A. nakaii*、毛颖芨芨草 *A. confusum*、京芒草 *A. pekinense*、远东芨芨草 *A. extremiorientale*、展序芨芨草 *A. brandisii* 和羽茅 *A. sibiricum*; 另2种裂稃芨芨草 *A. lobatum*,大穗芨芨草 *A. stillmanii* 分布在美洲大陆。

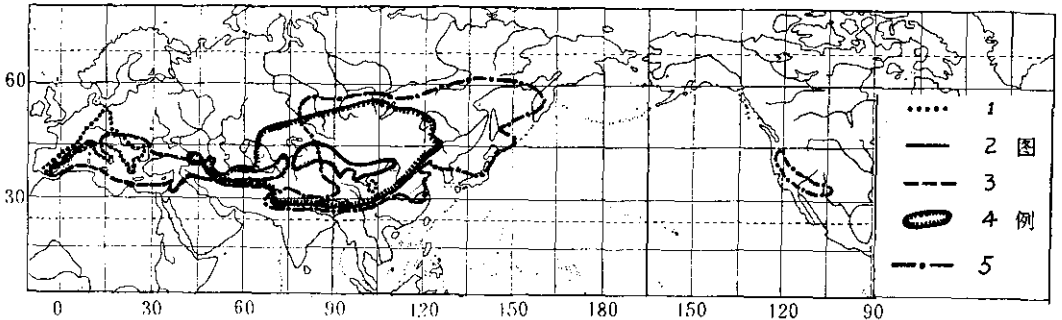


图2 芨芨草属5个组的分布

Fig. 2 Distribution of five sections in the genus *Achnatherum*. 1. Sect. *Achnatherum*; 2. Sect. *Timouria*; 3. Sect. *Aristella*; 4. Sect. *Neotrinia*; 5. Sect. *Achnatheropsis*.

4 种的分布

全世界芨芨草属有23种1变种,现代分布式样如下。

4.1 各区种数的比较 依据塔赫他间(1969)世界植物区系分区,芨芨草属植物属于泛北极域,在各区的分布统计种数(包括变种)是:环北方区 $7/24^*$,东亚区 $14/24$,落基山区 $2/24$,地中海海区 $2/24$,伊朗-土兰区 $18/24$ 。可见,伊朗-土兰区种数占第一位,东亚区居第二位(表1)。但这两个区所辖植物省种的分布极不均匀,主要分布于伊朗-土兰区的西藏省(10种)、蒙古省(8种)、准噶尔-天山省(6种)、西喜马拉雅省(6种),东亚区的华北省(8种)、东喜马拉雅省(6种)、西康-云南省(6种)、东北省(5种),其它省均在5种以下。

* 分子为各区的种数,分母为属的总种数。

表 1 芨芨草属植物在世界植物区的分布
Table 1 Distribution of *Achnatherum* Beauv. in floristic regions of the world

种和种数 species and species number	环北方区 Circumboreal Region	东亚区 Easten Asiatic Region	落基山区 Rocky Mountain Region	地中海区 Mediterranean Region	伊朗-土兰区 Iran-Turanian Region
<i>A. breviaristatum</i>		+			
<i>A. calamagrostis</i>	+			+	
<i>A. sa poshnikovii</i>					+
<i>A. turcomanicum</i>					+
<i>A. bromoides</i>	+			+	+
<i>A. botschantzevii</i>					+
<i>A. longearistatum</i>					+
<i>A. splendens</i>	+	+			+
<i>A. caragana</i>	+				+
<i>A. inaequeiglume</i>		+			+
<i>A. psilanthrum</i>		+			+
<i>A. chingü</i> var. <i>chingü</i>		+			+
<i>A. chingü</i> var. <i>laxum</i>		+			
<i>A. jacquemontii</i>					+
<i>A. duthiei</i>		+			+
<i>A. mebrians</i>		+			+
<i>A. lobatum</i>			+		
<i>A. stillimanii</i>			+		
<i>A. nakaii</i>		+			+
<i>A. confusum</i>	+	+			+
<i>A. pekinense</i>		+			
<i>A. extremiorientale</i>	+	+			+
<i>A. brandisii</i>		+			+
<i>A. sibiricum</i>	+	+			+
种数 Species number	7	14	2	2	18

4.2 芨芨草属植物在中国的分布 中国有 17 种(包括变种),属于吴征镒(1979)关于中国植物区系分区中的泛北极植物区。种在各亚区分布情况是:欧、亚森林植物亚区 9/17*, 亚洲荒漠植物亚区 6/17, 欧、亚草原植物亚区 4/17, 青藏高原植物亚区 10/17, 中国-日本森林植物亚区 10/17, 中国-喜马拉雅森林植物亚区 10/17(表 2)。另根据种在各地区分布的数量统计,横断山脉地区和华北地区种数最多(10 种),其次是唐古特地区(9 种),以下依次为大兴安岭地区(6 种)、天山地区(5 种)和中亚东部地区(5 种),其它地区少于 5 种。

从上面两种统计分析,可看出多数种类分布于中国,这点我们下面将详细讨论。

5 讨论

5.1 分布区中心

分布区中心的确定,是依据路安民(1982)所提的两条原则:(1) 种类分布最多的地

* 分子为各亚区的种数,分母为该属在中国分布的总种数,下同

表 2 芨芨草属植物在中国的分布区
Table 2 The areal-types of *Achnatherum* Beauv. in China

种和种数 Species and species number	泛北极植物区 Holarctis					
	欧亚森 林亚区 Eurasian forest	亚洲荒 漠亚区 Asiatic desert	欧亚草 原亚区 Eurasian steppe	青藏高 原亚区 Qinghai- Xiang Plateau	中国-日 本森林亚区 Sino- Japanese forest	中国-喜马 拉雅森 林亚区 Sino- Himalayan forest
<i>A. breviaristatum</i>						+
<i>A. saposhnikovii</i>	+	+		+	+	
<i>A. splendens</i>	+	+	+	+	+	+
<i>A. caragana</i>	+	+				
<i>A. inaequeiglume</i>						+
<i>A. psilanthelum</i>				+		+
<i>A. chingü</i> var. <i>chingü</i>				+	+	+
<i>A. chingü</i> var. <i>laxum</i>				+	+	+
<i>A. jacquemontii</i>				+		
<i>A. duthiei</i>						+
<i>A. inebrians</i>	+	+		+	+	+
<i>A. nakaii</i>	+			+	+	
<i>A. confusum</i>	+		+		+	
<i>A. pekinense</i>	+				+	
<i>A. extremorientale</i>	+	+	+		+	+
<i>A. brandisii</i>				+		+
<i>A. sibiricum</i>	+	+	+	+	+	
种数 Species number	9	6	4	10	10	10

区,即多度中心;(2)分布的植物种类能反映该类群系统演化各主要阶段的地区,即多样化中心。根据对 24 种(包括变种)的统计和分析,欧亚大陆有 22 种,其中欧亚大陆共有的仅 2 种,占 8.3%,亚洲大陆共有 21 种,占 87.5%。然而,我国分布有 17 种,占世界总种数的 70.8%,这些种主要分布在秦岭以北的广大地区及青藏高原东部,特别是横断山脉地区、唐古特地区和华北地区的种类最丰富,共有 15 种,占中国总种数的 88.2%,而在横断山脉地区的北部、唐古特地区的东部及东南部和华北地区的西部三者交汇地区有 13 种,所以我们认为这三个地区的交汇地区是该属的多度中心。在 13 种中,有最原始的种(如短芒芨芨草),有演化中等水平的种(如钝基草、芨芨草、异颖芨芨草、光药芨芨草、细叶芨芨草、林阴芨芨草和藏芨芨草),又有演化程度最高的种(如醉马草、毛颖芨芨草、远东芨芨草、展序芨芨草和羽茅),所以,这里也是多样化中心。因此,我们认为横断山脉地区的北部、唐古特地区东部及东南部和华北地区的西部交汇地区为芨芨草属的分布区中心。

5.2 起源

由于缺乏芨芨草属植物的化石资料,很难确切判断它的起源时间。但是“任何一类植物现代的分布,就是在那一类植物存在的整个时期中在地球上出现的地质剧变及气候变迁的反映”(吴鲁夫,1943);“在一个属的分布区范围内,其原始类型最集中的地方如果自该属发生以来没有发生过巨大的或灾害性的环境变化,该属最原始种类及其后裔得以保

存下来,这个地方就可能是该属的起源地或发生中心”(王荷生,1992)。根据上述观点,首先我们从本属植物形态演化趋势和 24 个种的现代分布格局分析,芨芨草组是现存芨芨草属中最原始的组,它的分布区在欧亚大陆,而该组最原始的种短芒芨芨草则分布于中国横断山脉地区的北缘,生于林间草地、干旱山坡和干燥河谷。从茅草族 *Stipeae* 属间的亲缘关系(郭本兆等,1983)可以看出,三角草属 *Trikeria* Bor 和芨芨草属有共同祖先,并且三角草属较芨芨草属原始。外稃背部被长柔毛,顶端 2 深裂,两裂齿呈刺芒状或膜质,芒直不扭曲,自裂片中间伸出,脉纹分别延伸于两裂片内,基盘有疏毛,秆基部具粗壮的被有芽鳞的根状茎;而且三角草属中的假冠毛草 *T. pappiformis* (Keng) P. C. Kuo et S. L. Lu 分布区在我国甘肃(夏河)、青海(河南蒙古族自治县、同仁、玛沁等县)、四川(阿坝、甘孜、道孚)、西藏(贡觉、江达、昌都),生于河岸、干山坡、山坡草地及林缘灌丛下,与短芒芨芨草的分布区在甘肃东南部重叠,这一地区即是横断山脉地区的北部,并且横断山脉地区北部又汇集着芨芨草属的大多数种类(10 种)。其次,从地史学的资料得知,自晚古生代二叠纪开始,由于印度板块向北漂移,使曾经是欧亚大陆南部古地中海一部分的青藏地区,由北向南逐渐成陆地(常承法等,1973);到上新世末至第四纪初青藏高原开始大幅度抬升,一跃而成为世界上最大最高的高原,平均海拔 4000 m,喜马拉雅山脉的屏障作用十分明显,此时,在世界冰期中青藏高原曾经历了三次大冰期和数次间冰期,冰期中并未发生过大面积冰盖(南京大学地理系地貌学教研室,1974);高原在抬升过程中古环境的变迁幅度由西北向东南逐渐变小(Zhang *et al.*, 1981)。也就是说,西北及高原内部环境变化剧烈,东南部(即现今的横断山脉地区)环境相对稳定。由以上两点可以推测,芨芨草属至少在第三纪晚期以前起源于我国横断山脉地区的北部。

5.3 散布途径

随着喜马拉雅山的崛起和青藏高原的隆升,古地中海自东向西逐渐缩小,同时由于青藏高原的屏障作用,加强了欧亚大陆,特别是亚洲中部气候的干旱化程度,使原来新疆、甘肃河西和青海柴达木盆地发生的草原向荒漠化发展,而且向东经宁夏、陕西北部,抵达我国东北的大兴安岭西部。藏东南、四川、云南等地区的地壳受印度板块的挤压和扭曲,形成一组南北走向弧形折皱的横断山脉,气候垂直变化明显,芨芨草属的原始类群以适应环境的多样性,发生演化,并可能分三条途径向外散布。第一条是沿喜马拉雅山南北两侧的干旱河谷,林缘等向西分布,在印度北部、巴基斯坦东北部和阿富汗兴都库什以东,特别是克什米尔高原得到了充分的发育,形成该属的另一现代分布中心;然后向西经伊朗北部、里海南岸抵达地中海沿岸和中欧的北部。第二条是由横断山脉的北部,向西沿青海东部的祁连山及我国荒漠区的河西走廊、新疆天山的山地草原带、戈壁,抵达塔里木盆地西侧山地和吉尔吉斯斯坦的伊塞克湖地区。第三条是由横断山脉地区向东北方向延伸,经我国甘肃东部、宁夏、陕西北部、山西、河北北部、内蒙古及东北的大、小兴安岭,到萨哈林岛(库页岛)、堪察加半岛、日本的本州岛,然后向西经西伯利亚南部,抵达鄂毕河的上游。

至于美国西部所分布的裂稃芨芨草和大穗芨芨草,由于缺少本属植物的孢粉化石,现在还难以说明其由何处迁移而来。但该属的毛颖芨芨草可分布到堪察加半岛,地质历史资料证明,欧亚大陆与北美大陆在第三纪期间,由白令古陆相连接,当时气候适中,生长着森林,并从东亚(包括日本)围绕太平洋北岸向南、向东延伸到北美东南部。在中新世

末,因板块运动出现了白令海峡,在中上新世和晚上新世时又存在白令陆桥,到了第四纪以后,白令地区的环境恶化加快,曾多次出现海道(海峡)和陆桥。这些陆桥为物种的散布提供了方便,我们推测裂稃芨芨草和大穗芨芨草可能是经白令陆桥向东、向南分布到内华达山脉和落基山山脉,并长期适应该地区的环境而演化的种类。

5.4 芨芨草属植物的生态适应

如前所述,芨芨草属植物广布于北半球温带,其分布范围以温带草原区为主,向南可延伸到北纬 26°的亚热带常绿阔叶林区的山地,向北可分布到北纬 62°的寒温带针叶林区。在欧亚大陆西起地中海沿岸(西经 8°),东到堪察加半岛(东经 162°),而在北美大陆主要分布于美国西部草原区,西起西海岸内华达山脉东(西经 123°)到落基山南端(西经 100°)。在如此广袤的区域,由于受全球大气环流形势的控制,地形、气候、土壤各异,植被类型多样。在地中海沿岸,由于春、秋多雨,夏季气温高,干旱,分布着硬叶林;而在欧亚大陆腹地以及美国西部,由于深居内陆腹地,降水较少,气候干旱,则发育着以针茅为建群种的典型草原为主,在草原区的南部由于降水增多,经过森林草原地带而过渡到落叶阔叶林,向北由于气候寒冷,广泛分布着寒温带针叶林。欧亚大陆中部则分布着世界上极其干旱的荒漠,山地垂直带谱极为复杂,一般可由海拔较低的森林带,经灌丛带到草甸带。尽管芨芨草属植物分布区辽阔,但多数种类集中分布于半湿润、半干旱地区,以及极端干旱的荒漠区山地,水热条件大体保持温带半干旱到温带半湿润的指标,年平均气温 $-3\sim 9^{\circ}\text{C}$,年降水量约在 150~700 mm。

在上述范围内,由于气候、土壤等条件的差异,引起芨芨草属植物的形态分化,但从该属植物的形态-生态特征来看,植物的形成、发展和生态适应与气候条件相联系,并经过长期的适应和进化,塑造了一系列中生、旱中生的形态-生态特征和生活型。

在该属植物中,中生、旱中生结构普遍存在,如叶面积较草原的建群种针茅属植物普遍较宽大,扁平或少数种类内卷,表面比较光滑,仅远轴面具角质层,气孔在上表皮多于下表皮,有时下表皮无气孔,机械组织不甚发达,表现出分布区的水分条件比较充足。植株一般较高大,为疏丛或密丛,最大丛径可达 100 cm 以上(*A. splendens*),秆高 30~250 cm,一般较粗壮,平滑无毛。多数种类植株基部有长短不一的根茎,可行根茎繁殖,地上分枝是鞘外的,形成许多营养枝;植株基部具鳞芽,以适应寒冷气候。小穗结构也表现了对各种生境的适应,如外稃是膜质或硬纸质,基盘短钝,内稃仅边缘被外稃所包,是因长期在半湿润、半干旱和干旱的条件下形成的,不像针茅属植物外稃是革质,基盘长而尖,内稃完全被外稃紧密所包,以保护种子在极干旱条件下繁殖、生长发育。植物的发育节律对分布区的气候适应也是极为明显的,芨芨草属植物生长盛季在 6~8 月,此时正值雨季,水、热组合对植物最为有利,特别是在多雨年份,该属植物生长发育良好,不仅叶丛高大,而且大量开花结实。由此可见,芨芨草属植物能够适应林下、灌丛、草地、干旱山坡等各种生境,是植物进化适应的结果。

参 考 文 献

- 王荷生, 1991. 植物区系地理. 北京: 科学出版社
吴征镒, 1979. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, 1(1): 1~20

- 吴征镒, 郭本兆等, 1987. 中国植物志第 9 卷第 3 分册. 北京: 科学出版社, 266~329
- 吴鲁夫著, 仲崇信等译, 1964. 历史植物地理学. 北京: 科学出版社
- 南京大学地理系地貌教研室, 1974. 中国第四纪冰川与冰期问题. 北京: 科学出版社, 1~172
- 郭本兆等, 1983. 我国针茅族小穗的形态演化及其属间亲缘关系的探讨. 西北植物研究, 3(1): 18~27
- 常承法, 郑锡澜, 1973. 中国西藏南部珠穆朗玛峰地区地质构造特征以及青藏高原东西向诸山系形成的探讨. 中国科学, 2: 190~201
- 塔赫他间著, 黄观程译, 1988. 世界植物区系区划. 北京: 科学出版社
- 路安民, 1982. 论胡桃科植物的地理分布. 植物分类学报, 20(3): 257~271
- Freitag H, 1985. The genus *Stipa* (Gramineae) in Southwest and South Asia. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh, 42 (3): 355~489
- Hitchcock A S. 1950. Manual of the grasses of the United States 2nd ed., Vol. 1. Washington: Misc. Publ. USDA, no. 2000
- Tutin T G. 1980. Tutin T G *et al.*, Flora Europaea Vol. 5. Cambridge, 247~252.
- Tzvelev N. 1968. Plantae Asiae Centralis. 4: Leningrad: Nauka Publishers, 4: 38~63.
- Tzvelev N. 1976. Fedorov, A., Poaceae URSS. Nauka Publishers, 561~603
- Zhang Y Z *et al.*, 1981. Environment and Ecology of Qinghai-Xizang Plateau. Proceedings of Symposium on Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. Beijing, China, 1999~2004