

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2016.40506

薛建华, 薛志青, 王日新, Rubtsova TA, Pshennikova LM, 郭玉民. 黑龙江和图们江流域菱属(*Trapa* L.)植物分布格局及形态多样性[J]. 植物科学学报, 2016, 34(4): 506-520

Xue JH, Xue ZQ, Wang RX, Rubtsova TA, Pshennikova LM, Guo YM. Distribution pattern and morphological diversity of *Trapa* L. in the Heilong and Tumen River Basin[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(4): 506-520

黑龙江和图们江流域菱属(*Trapa* L.)植物分布格局及形态多样性

薛建华^{1*}, 薛志青^{1,2}, 王日新³, Rubtsova TA⁴, Pshennikova LM⁵, 郭玉民⁶

(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 辽宁职业技术学院园艺学院, 辽宁铁岭 112001; 4. 俄罗斯科学院远东区域问题综合分析研究所, 比罗比詹 679016; 5. 俄罗斯科学院远东植物园, 海参崴 690024; 6. 北京林业大学自然保护区学院, 北京 100083)

摘要: 菱属(*Trapa* L.)的系统分类一直存在较大分歧, 至今还没有一个比较公认的分类系统。黑龙江和图们江流域是菱属物种多样性的重要分布区之一, 为了揭示该流域菱属植物的地理分布格局和形态多样性, 我们进行了大量实地调查和研究。结果显示, 从该地区 28 个湖中共采集到菱属 11 个种及 8 个种内变异类型, 表明它们具有丰富的形态多样性; 结合查阅菱属 354 份标本资料, 共获得 92 个分布地点数据; 采集到的 11 个物种的地理分布格局呈不均衡性, 其中细果野菱(*Trapa maximowiczii* Korsch.)分布最广, 野菱(*Trapa incisa* Siebold et Zucc.)、兴凯菱(*Trapa khankensis* Pshennikova)和科热夫尼科夫菱(*Trapa kozhevnikovirum* Pshennikova)为狭域分布种; 东部乌苏里江和图们江流域是菱属物种多样性的分布中心, 可能是第四纪冰期避难所; 菱属植物多数种间形态特性相对稳定, 东北菱(*Trapa manshurica* Fler.)、耳菱(*Trapa potaninii* V. Vassil.)、丘角菱(*Trapa japonica* Fler.)、西伯利亚菱(*Trapa sibirica* Fler.)和细果野菱共有 8 个种内形态变异类型; 种群内多数分类性状稳定, 种群间形态变异较明显; 菱属植物分布格局不均衡和种内形态变异的形成可能与基因流的扩散限制有关。本研究结果为进一步澄清菱属分类混乱问题奠定了基础, 进一步结合分子标记技术研究系统演化关系将对揭示菱属的进化历史具有重要意义。

关键词: 菱属; 冰期避难所; 分布格局; 形态多样性; 基因流

中图分类号: Q949.762.4

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)04-0506-15

Distribution Pattern and Morphological Diversity of *Trapa* L. in the Heilong and Tumen River Basin

XUE Jian-Hua^{1*}, XUE Zhi-Qing^{1,2}, WANG Ri-Xin³, Rubtsova TA⁴, Pshennikova LM⁵, GUO Yu-Min⁶

(1. State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Horticulture, Liaoning Vocational and Technical College, Tieling, Liaoning 112001, China; 4. Institute of Comprehensive Analysis of Far East Region Issues, Russian Academy of Sciences, Birobidzhan 679016, Russia; 5. Botanical Garden-Institute Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690024, Russia; 6. College of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Considerable disagreements about the classification system of *Trapa* L. still exist, with no current unified view. The Amur River and Tumen River basin is an important species

收稿日期: 2016-01-19, 退修日期: 2016-04-19。

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31270262); 科技基础性工作专项(2013FY112300); 中国科学院国际合作局俄乌白专项资助(2015, 2016)。

This work was supported by grants from the Natural Science Foundation of China (31270262), Special Foundation of National Science and Technology Basic Research (2013FY112300) and Special Foundation of Russia, Ukraine and Belarus of the International Cooperation Bureau in Chinese Academy of Sciences (2015, 2016).

作者简介: 薛建华(1965-), 女, 博士, 副研究员, 研究方向为水生植物资源评价和谱系地理学。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: xuejianhua@ibcas.ac.cn)。

distribution and diversity center of *Trapa*. To reveal the geographical distribution pattern and morphological diversity of *Trapa* plants in this basin, we conducted field surveys and research. We found 11 species and 8 types of intraspecific variability from 28 lakes in the area, indicating that *Trapa* exhibited rich morphological diversity. In addition, 354 *Trapa* specimens were also consulted and a total of 92 distribution data locations were obtained. The geographical distribution pattern of the 11 species was not balanced. The distribution of *Trapa maximowiczii* Korsch. was the widest, while *Trapa incisa* Siebold et Zucc., *Trapa khankensis* Pshennikova, and *Trapa kozhevnikovirum* Pshennikova showed narrow domain distribution. The Eastern Ussuri River and Tumen River basin was found to be the diversity distribution center of *Trapa*, and might be a Quaternary glacial refuge. Interspecific morphological features of *Trapa* were relatively stable. *Trapa manshurica* Fler., *Trapa potaninii* V. Vassil., *Trapa japonica* Fler., *Trapa sibirica* Fler., and *Trapa maximowiczii* Korsch. exhibited eight intraspecific variabilities. Most morphological characters were stable within the population, whereas variabilities were obvious between populations. The diffusion limit of gene flow was an important factor resulting in the imbalanced distribution patterns and intraspecific variability of *Trapa*. This research lays the foundation for clarifying *Trapa* classification. Based on the results, combined with molecular marker technology, studying the phylogenetic relationships could have significant impact in revealing the evolutionary history of the *Trapa* genus.

Key words: *Trapa* L.; Glacial refuge; Distribution pattern; Morphological diversity; Gene flow

菱科(Trapaceae)为一年生浮水植物。迄今共发现2大化石属 *Hemitrapa*、*Trapa* 和1个花粉属 *Sporotrapoidites*, 约30多种^[1-3]。化石证据推测,菱科可能起源于始新世中纬度欧亚大陆,中新世在欧洲中部和亚洲东部繁荣,上新世 *Hemitrapa* 和 *Sporotrapoidites* 灭绝,现仅存菱属(*Trapa* L.),分布于欧亚及非洲的温带、亚热带和热带地区^[3,4]。

由于菱属内部的谱系关系不清楚,人们依据其形态变异定义不同种,如成熟的菱角、叶片大小及边缘锯齿等,均可作为分类鉴定的重要依据。然而,关于菱属的系统分类标准一直存在较大分歧,至今还没有一个比较公认的分类系统。主要有两类截然相反的观点:以苏俄学者 Tzvelev^[5]、Vassiljev^[6] 和 Charkevicz^[7] 等为代表的“小种”学派将全球菱属分为50余种,其中在俄罗斯欧洲部分及邻近地区共描述15种^[5];而以欧洲学者 Tuitin^[8] 为代表的“大种”学派则将欧洲菱属13种合并为一个复合种(*Trapa natans* Linnaeus)。中国学者也分别倾向这两个观点,《中国植物志》记载中国有15种11变种^[4],而 *Flora of China* 则认为仅有细果野菱(*T. incisa* Siebold et Zucc.)和欧菱(*T. natans* L.)2个复合种^[9]。即将两个果实较小的野菱(*T. incisa* Siebold et Zucc.) (粉色花)和细果野

菱(*T. maximowiczii* Korsch.) (白色花)归并为细果野菱,其余所有果实较大的四角菱、二角菱和无角菱都被归并为欧菱之中。

据《中国植物志》记载,我国菱属15个种中,有8个狭域分布种,其中黑龙江及图们江流域有4个(弓角菱 *T. arcuata* S. H. Li et Y. L. Chang、耳菱 *T. potaninii* V. Vassil.、东北菱 *T. manshurica* Fler. 和四角大柄菱 *T. macropoda* Miki in Journ.),长江中下游有3个(四瘤菱 *T. mammillifera* Miki in Jap.、八瘤菱 *T. octotuberculata* Miki in Journ. 和无角菱 *T. acornis* Nakano),仅冠菱 *T. litwinowii* V. Vassil. 间断分布于这两个流域。由此可见,菱属植物的地理分布格局呈不均衡性,黑龙江及图们江流域和长江中下游是两个物种多样性分布中心^[4,10]。其中黑龙江和图们江流域分布的物种数至少占中国50%,并且是亚洲区系中多数种自然分布区的最北界,所有种均为野生状态,不受栽培菱遗传组分的影响。因此,研究黑龙江和图们江流域的菱属植物对揭示整个菱属的进化历史具有重要意义。

前苏联学者最早开展对黑龙江和图们江流域菱属植物的分类研究并取得奠基性成果,认为俄罗斯远东有3^[11]、8^[7]和10^[6]个种。本文作者 Pshennikova 于俄罗斯滨海边区发现的3个新种,即:兴凯

菱 (*T. khankensis* Pshennikova)、科热夫尼科夫菱 (*T. kozhevnikoviorum* Pshennikova) (2006)^[12] 和涅多卢日科菱 (*T. nedoluzhkoii* Pshennikova) (2007)^[13]。中国学者的研究起步较晚并借鉴了前苏联学者的研究成果,认为黑龙江省和吉林省有菱属植物 6 ~ 8 个种^[14,15],并发表了一个新种弓角菱 (*Trapa arcuata* S. H. Li et Y. L. Chang)^[15]。但有学者认为弓角菱与丘角菱 (*T. japonica* Fler.) 应合并为双角菱 (*T. bispinosa* Roxb.)^[15]。可见我国学者对菱属物种划分也存在不同的观点。这种现象由多种原因导致:黑龙江和图们江流域菱属植物的形态多样性比较丰富,种间系统进化关系不明确,导致形态变异的界线难以界定;早期研究多数基于标本,缺少活体器官的图片证据,加之未成熟的菱角在标本制作过程中容易发生变形,给后人辨析造成困难,产生误差;由于黑龙江和图们江流域为中国、俄罗斯和朝鲜的跨国区域,前人的资源调查范围基本都限于本国或本地区,缺少以整个流域为单位的大尺度菱属资源及分布格局的调查研究,同时受不同语言的限制,可能导致同物异名或同名异物的现象存在。

针对上述问题,我们于 2013 – 2015 年联合北京林业大学、俄罗斯科学院远东植物园和俄罗斯科学院远东区域问题综合分析所等单位对中国和俄罗斯境内的黑龙江和图们江流域进行了大规模野外调查和群体材料采集,并对物种进行分类鉴定,结合分类整理前人有代表性的文献、标本等数据资料,揭示其地理分布格局和形态变异式样,旨在全面深入了解和认识该区域菱属植物,为后续开展分子谱系地理学研究、揭示其演化历史奠定基础。

1 研究区域自然概况

研究区域位于北纬 42°17' ~ 54°15', 东经 121°26' ~ 141°26', 包括黑龙江和图们江两大水系。黑龙江水系主要包括黑龙江、松花江和乌苏里江,行政区域包括中国黑龙江省、吉林省及俄罗斯远东阿穆尔州、尤太州、哈巴罗夫斯克边疆区和滨海边疆区;图们江水系包括中国吉林省和俄罗斯滨海边区的部分地区。本研究区域内河流湖泊众多,水资源十分丰富,尤其是东部距日本海较近,气候温和,水生植物群落结构比较独特,有一些古老和亚热带植物区系成分,可能是第三纪残遗类群,如

睡莲属 (*Nymphaea*)、萍蓬草属 (*Nuphar*)、莲属 (*Nelumbo*)、莼菜属 (*Brasenia*)、水车前属 (*Ottelia*) 和茶菱属 (*Trapella*) 等^[16]。

2 材料与方法

2.1 材料来源

2013 至 2015 年,我们对黑龙江和图们江流域的菱属植物进行了实地调查,共收集到 28 个地点 (图 1) 分布的植物材料 (见附表中标 * 的材料),并采集标本和拍摄照片。分别从俄罗斯科学院远东水与生态问题研究所标本馆和俄罗斯科学院远东生物与土壤研究所查阅并拍摄菱属标本 27 份和 192 份,从中国数字植物标本馆 (<http://www.cvh.org.cn/>) 查阅并下载黑龙江省和吉林省菱属标本 135 份,共计 354 份。

2.2 分析方法

通过查阅 *Flora of the USSR*^[6]、*Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*^[7]、《黑龙江省植物检索表》^[17]、《东北草本植物志》^[15]、《东北植物检索表》^[18] 及 Pshennikova^[12,13] 发表的新种等文献资料,从中分析统计出本研究区域被记载和描述的所有菱属物种。根据这些文献和查阅相关标本特征,对本次采集到的菱属植物进行形态分类鉴定,确定物种名称,归纳整理种内不同形态变异类型并制作图版。对查阅的相关标本图片进行分类整理,对所有带果实的标本 (去除无果实标本) 重新核查并确认其鉴定正确,从中提取与本次实地调查采集到的所有物种相关的标本信息,标注标本采集地点的经纬度。最终将本次实地采集的所有物种与查阅的相关标本数据合并,用 Arc View GIS 3.2 软件绘制黑龙江和图们江流域菱属物种的分布图。

3 结果与分析

3.1 物种多样性及分布格局

根据文献记载统计结果,本研究区域共有菱属植物 19 种,我们实地调查 28 个地点共发现菱属 11 个物种 (图 2, 表 1)。其中四角菱有野菱 (图版 I: A、B、C 右图)、细果野菱 (图版 I: C 左图、D ~ H)、东北菱 (图版 II: A ~ D)、西伯利亚菱 (*T. sibirica* Fler.) (图版 II: E ~ H)、科热夫尼科夫菱 (图版 III: A、B) 和耳菱 (图版 III: C ~ F); 二角菱有兴凯菱 (图版 III: G、H)、冠菱 (图

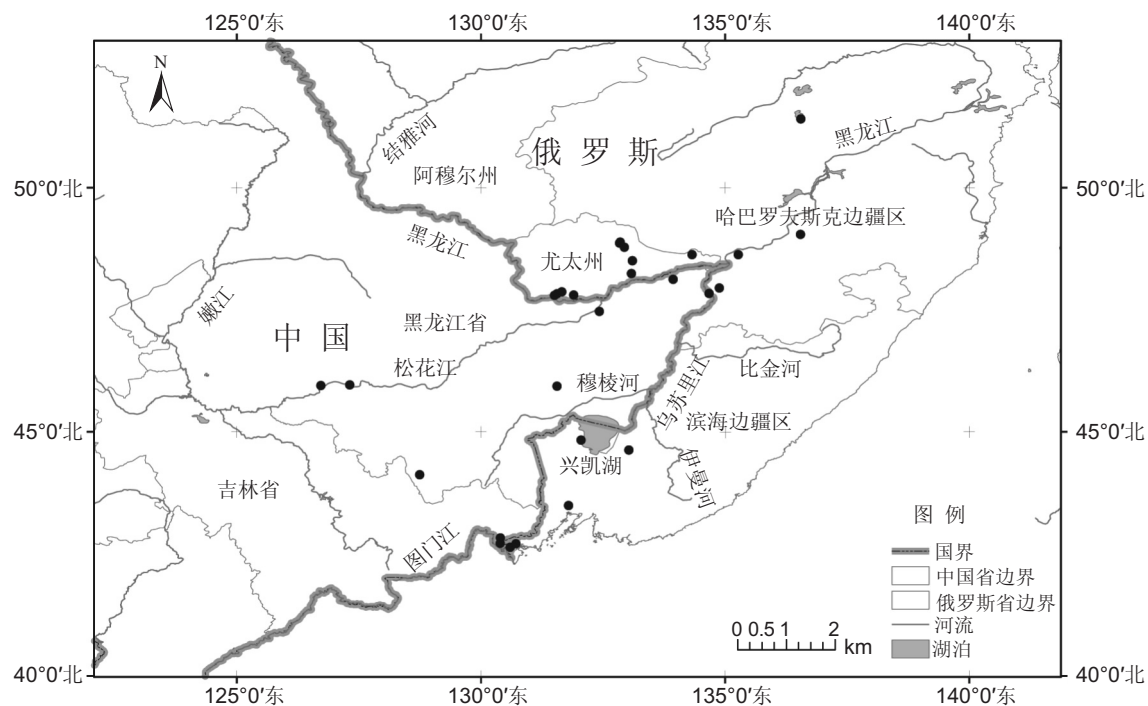


图1 野外调查的28个地点
Fig. 1 Twenty-eight sampling locations

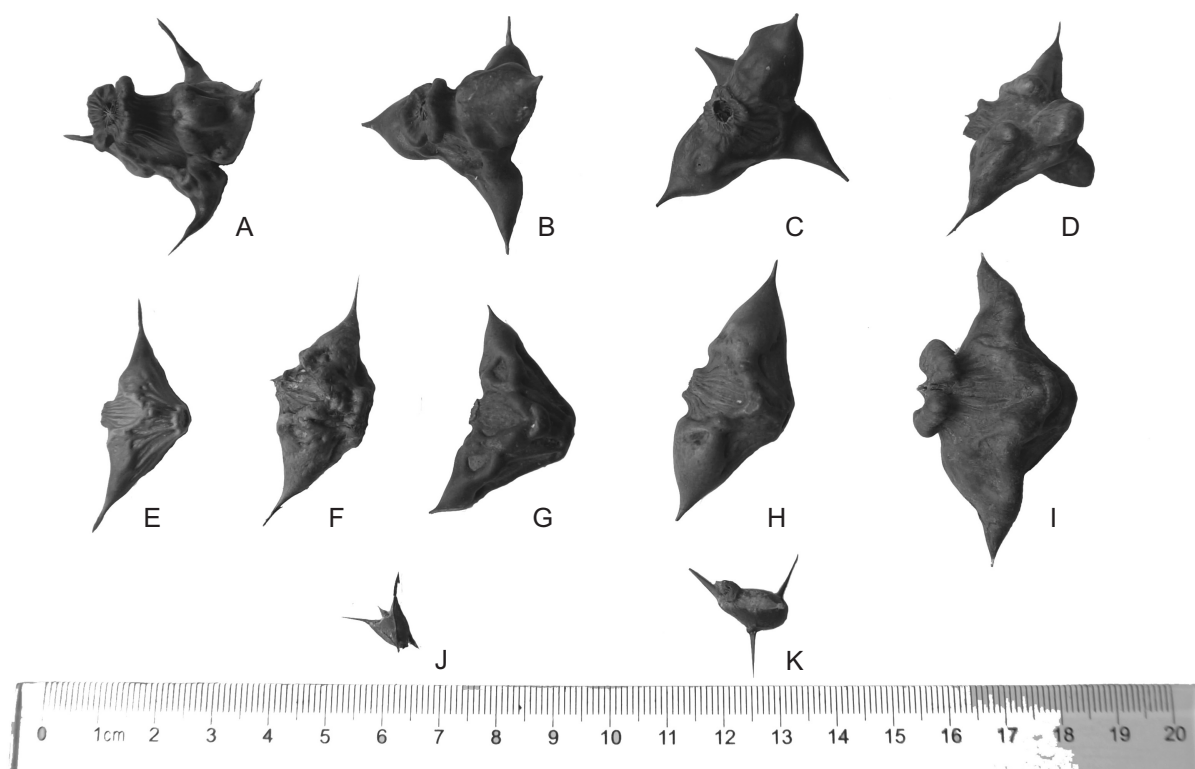


图 2 本研究采集的菱属 11 个物种果实形态

Fig. 2 Fruit morphology diagram of 11 species (*Trapa* L.) collected in this study

A: 西伯利亚菱; B: 东北菱; C: 科热夫尼科夫菱; D: 耳菱; E: 格菱; F: 弓角菱; G: 丘角菱; H: 兴凯菱; I: 冠菱; J: 野菱; K: 细果野菱。

A: *Trapa sibirica* Fler.; B: *Trapa manshurica* Fler.; C: *Trapa kozhevnikovirum* Pshennikova; D: *Trapa potaninii* V. Vassil;
E: *Trapa pseudoincisa* Nakai.; F: *Trapa arcuata* S. H. Li et Y. L. Chang; G: *Trapa japonica* Fler.; H: *Trapa khankensis*
Pshennikova; I: *Trapa litwinowii* V. Vassil.; J: *Trapa incisa* Siebold et Zucc.; K: *Trapa maximowiczii* Korsch.

表 1 本研究采集的菱属 11 个物种的形态特性及分布数量
Table 1 Morphological characteristics and distribution of 11 *Trapa* L. species

序号 No.	物种 Species	主要形态鉴定特征 Main morphological features	28 个调查地点 中存在的数量 Number in 28 investigation sites	64 个标本地点 中存在的数量 Number in 64 herbarium sites	文献来源 Reference
1	丘角菱 <i>Trapa japonica</i> Fler.	2 个角。果喙小，有 3 种变异类型：肩角斜上伸展、平展或略向下弯曲，叶背面有毛，叶边缘具浅锯齿(图版Ⅳ：F~H)	15	17	[4,7,15,17,18]
2	冠菱 <i>Trapa litwinowii</i> V. Vassil.	2 个角。果冠较大，边缘向外翻卷，腰角半月形凹陷，叶片较大与东北菱相近(图版Ⅳ：A~B)	9	5	[4,15,17,18]
3	格菱 <i>Trapa pseudoincisa</i> Nakai	2 个角。果冠小，两个肩角平展近似直角，叶片小而薄，边缘具深锯齿，叶背面近无毛(图版Ⅳ：C~D)	7	20	[4,7,15,17,18]
4	弓角菱 <i>Trapa arcuata</i> S. H. Li et Y. L. Chang	2 个角。果冠小，两个肩角下沉，果实呈弓形，叶片背面被毛(图版Ⅳ：E)	2	1	[4,15,17,18]
5	兴凯菱 <i>Trapa khankensis</i> Pshennikova	2 个角。果冠小，两个肩角粗大平展近似于平角(肩角东北菱相似，无腰角)(图版Ⅲ：G~H)	3	1	[12,13]
6	细果野菱 <i>Trapa maximowiczii</i> Korsch.	4 个角。果实较小，四角锐尖，叶近三角形，叶缘具浅淡锯齿(图版Ⅰ：C 左图，D)或规则深锯齿(图版Ⅰ：E~H)，花白色	13	24	[4,6,7,15,17,18]
7	野菱 <i>Trapa incisa</i> Sieb. & Zucc.	4 个角。在菱属中果实最小，四角锐尖，叶近菱形，叶缘具缺刻状锯齿，花粉色(图版Ⅰ：A~B，C 右图)	1	8	[4,7]
8	耳菱 <i>Trapa potaninii</i> V. Vassil.	4 个角。果喙较小，两个肩角近平展或略向上倾斜，腰角呈扁卵形、瘤状、长圆形和舌形(4 个变异类型)，花被退化痕明显瘤状突起(图版Ⅲ：C~F)	4	9	[6,15,17,18]
9	东北菱 <i>Trapa manshurica</i> Fler.	4 个角。果冠发达，边缘向外翻卷，果颈明显，肩角与腰角等长，两个肩角有 2 种变异类型：平直呈水平(图版Ⅱ：A~B)，向上弯曲(图版Ⅱ：E~F)，叶片较大(为本研究区域菱属植物中最大)	10	13	[4,6,7,15,17,18]
10	西伯利亚菱 <i>Trapa sibirica</i> Fler.	4 个角。有 2 个变异类型：①果冠、果颈发达，与东北菱相近，二者主要区别是西伯利亚菱的肩角短而厚(图版Ⅱ：E、F)，而东北菱的肩角长而薄(图版Ⅱ：A~D)；②果喙退化，无颈，果冠直径较小且四个角均较细(与科热夫尼科夫菱相比)，两个肩角近平展略向上倾斜伸，两个腰角略向斜下方伸展(图版Ⅱ：G、H)	4	7	[6,7]
11	科热夫尼科夫菱 <i>Trapa kozhevnikovi-</i> <i>rum</i> Pshennikova	4 个角。果喙退化，无果颈，果冠直径较大且四个角粗大(与西伯利亚菱相比)，两个肩角平展呈弓形，两个腰角平展(图版Ⅲ：A、B)	2	1	[12]

版Ⅳ：A、B)、格菱(*T. pseudoincisa* Nakai)(图版Ⅳ：C、D)、弓角菱(图版Ⅳ：E)和丘角菱(图版Ⅳ：F~H)。尚有 8 个物种在本次调查中没有发现，即黑水菱(*T. amurensis* Fler.)、俄罗斯菱(*T. rossica* V. Vassil.)、沟菱(*T. tranzschelii* V. Vassil.)、多瘤菱(*T. tubercukifera* V. Vassil.)、涅多卢日科菱、短颈东北菱(*T. manshurica* Fler. V. Komarovi)、菱状东北菱(*T. fastigiata* V. Vassil.)和科勒日恩斯基菱(*T. korshinskyi* V. Vassil.)。

从查阅的 354 份标本中整理出本研究获得的

菱属 11 个物种共计 64 个不同分布地点的相关信息(表 1)，其中中国黑龙江省和吉林省 10 个地点(26 份标本)，俄罗斯哈巴罗夫斯克和滨海边疆区 54 个地点(82 份标本)。将实地调查的 28 个地点与 64 个标本记载的分布地点相关数据合并，绘制出 92 个不同地点的物种分布图(图 3)。在 92 个分布地点中，种群数量由多到少依次为细果野菱(37 个)、丘角菱(32 个)、格菱(27 个)、东北菱(23 个)、冠菱(14 个)、耳菱(13 个)、西伯利亚菱(11 个)、野菱(9 个)、兴凯菱(4 个)、弓角菱(3

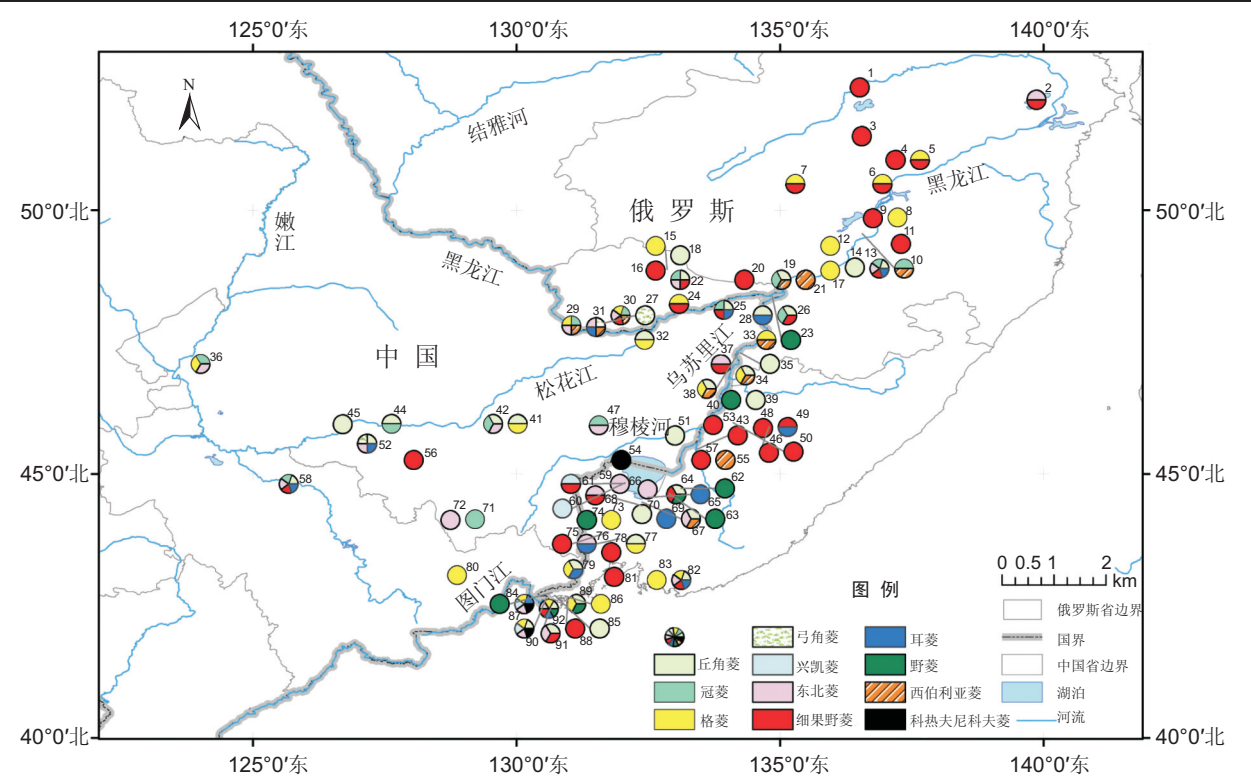


图 3 本研究菱属植物 92 个不同地点的分布格局
Fig. 3 Distribution pattern of *Trapa* from 92 sampling sites

个)和科热夫尼科夫菱(3个)(表 1), 细果野菱分布范围最广, 其次是丘角菱、格菱和东北菱。有 3 个狭域分布种, 即野菱(仅见于乌苏里流域)、兴凯菱(仅见于兴凯湖和图们江流域)和科热夫尼科夫菱(仅见于图们江流域)。我们实地踏查的 28 个湖泊中, 有 8 个湖泊分布 4 个物种以上(附表)。总体来看, 乌苏里江流域和图们江流域分布的菱属物种较多。在我们采集的 11 个物种中, 除西伯利亚菱和细果野菱以外, 其余 9 个物种分布的最北界是黑龙江流域。

3.2 形态多样性

我们对采集的菱属 11 个物种的形态特征进行了观测, 发现它们具有丰富的形态多样性, 大多数种间形态变异差别明显, 其中 5 个物种(东北菱、耳菱、丘角菱、西伯利亚菱和细果野菱)共有 8 个变异类型, 并且种群内多数分类性状较稳定, 种群间的形态差异较明显。从这 11 个物种的形态特征来看可分为四角菱和二角菱。

四角菱中, 按果实大、小可分为 2 种类型(图 2: A ~ I 和 J ~ K)。属于小型果实的仅有细果野菱(图版 I: E、G, 花白色)和野菱(图版 I: B,

花粉色)2 个种。大型果实中, 果实最大的为东北菱和西伯利亚菱, 它们果喙发达, 果冠大、向外翻卷(图 2: A、B, 图版 II: A ~ D、E、F), 二者主要区别是西伯利亚菱的肩角短而厚, 而东北菱的肩角长而薄。西伯利亚菱的一个变异类型与科热夫尼科夫菱相近, 果实略小, 二者均果喙退化、无果颈、果冠退缩于肩角中, 其中果冠直径小(约 5 mm)的为西伯利亚菱(图版 II: G、H)^[6], 果冠直径较大(约 10 mm)的为科热夫尼科夫菱^[12](图 2: C, 图版 III: A、B)。耳菱的果实更小一些, 其果冠较小, 腰角呈长圆形(图 2: D)、扁卵形(图版 III: C)、球形(图版 III: D、E)和舌形(图版 III: F)。

二角菱中, 兴凯菱果实较大, 果喙退化(图 2: H; 图版 III: G、H); 冠菱果实较大, 果冠发达(与东北菱相似), 腰角退化呈半月凹陷(图 2: D, 图版 IV: A、B)。格菱、丘角菱和弓角菱的果实中等大小, 果冠较小, 其中格菱二肩角平展近似直角, 叶片薄纸质且背面几乎无毛, 叶缘具规则深锯齿(图 2: E, 图版 IV: C、D); 丘角菱二肩角斜向上伸展、平展近似直角或略向下沉, 叶背面有毛,

叶缘具浅锯齿(图2: G, 图版IV: F ~ H); 弓角菱最突出的特点是两个腰角平展、末端下沉, 果实呈弓型(图2: F, 图版IV: E)。

菱属种内不同种群之间也存在一些形态变异。东北菱除两个肩角水平伸展(图版II: B)的类型以外, 还有1种两个肩角上弯的变异类型(图版II: D)。耳菱除了腰角呈长圆形(图2: D)的类型以外, 还有3种变异类型, 即: 腰角呈扁圆形(图版III: C)、球形(图版III: D、E)和舌形(图版III: F)的变异类型。丘角菱除了两个肩角斜上伸(图版IV: G)的类型以外, 还有2种变异类型, 即: 平展(与格菱相似, 但叶背面有毛, 叶边缘具浅锯齿)(图版IV: H)和略向下沉(图版IV: F)的变异类型。细果野菱除叶边缘具浅锯齿(图版I: D)的类型以外, 还有叶边缘具深锯齿(与格菱叶子近似, 但果实完全不同)(图版I: G、H)的1种变异类型。西伯利亚菱形态特性一直没有统一认识, 除了具果冠发达类型以外, 还有果冠退化的1种变异类型(图版II: E ~ H)。可见以上菱属5个物种共有8个变异类型。此外, 有些性状在种群内存在变异, 如腰角的形态不太稳定, 偶见三角菱存在。

4 讨论

4.1 菱属物种划分标准的分歧

我们实地调查采集的菱属11个物种中, 多数物种形态特征明显, 种间界线清楚, 但西伯利亚菱和弓角菱的分类仍存在较大争议。*Flora of the USSR*(苏联植物志)以形态差异较大的两个变种 *Trapa sibirica* var. *sajanensis* V. Vassil. (无果冠和果径, 环状果径痕内径约5 mm, 肩角呈三角形)和 *T. sibirica* var. *ussuriensis* V. Vassil. (果冠直径达1 cm, 果径高3 ~ 6 mm, 肩角较短, 从基部到尖部骤然变尖)为模式种描述西伯利亚菱, 还补充说明变种 var. *ussuriensis* V. Vassil. 未来可以考虑作为独立种^[6]。*Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*(俄罗斯远东维管植物)对西伯利亚菱的描述倾向于 var. *ussuriensis* V. Vassil. 的特征, 果冠、果颈发达, 与东北菱相近, 二者主要区别是西伯利亚菱的肩角短而厚, 而东北菱的肩角长而薄^[7]。然而, 这两个种描述中均没有关于西伯利亚菱的相关形态图片。到目前为止, 俄罗斯学者对西伯利亚菱的鉴定无统一观点。我们综合文献的

鉴定标准^[6,7], 从采集的物种中得到两个西伯利亚菱的变异类型, 即: 果冠较大、果颈发达的(对应 var. *ussuriensis* V. Vassil.)(图版II: E)和果冠较小、无果颈的(对应 var. *sajanensis* V. Vassil.)(图版II: G、H)的变异类型。但我们采集到前者1个种群, 后者仅采集到5个个体(分别在2个地点)。我们采集到的前者(对应 var. *ussuriensis* V. Vassil.)(图版II: E、F)的形态特征与 Pshennikova^[12]曾绘制的西伯利亚菱的形态特征图一致。于丹^[14]经过多年野外观察认为弓角菱与丘角菱应属于同一个种, 并将它们归并为二角菱(*T. bispnosa* Roxb.)。我们在俄罗斯尤太州野外调查中采集到两个弓角菱种群(附表: 27, 31; 图版IV: E), 并反复与弓角菱的模式标本(标本号: 0990199z9991)进行比对, 认为二者形态特征一致。

本研究实地调查未发现的8个种中, 黑水菱、俄罗斯菱、沟菱和多瘤菱4个种一直存在争议。例如, 《东北草本植物志》^[15]记载黑水菱一直未被发现, 尚待进一步调查; *Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*^[7](俄罗斯远东维管植物)认为俄罗斯菱可能是鉴定错误, 而沟菱可能是东北菱的未成熟果实而误鉴定; *Flora of Russia the European Part and Bordering Regions*^[5](俄罗斯植物志欧洲部分和邻近地区)认为俄罗斯菱与分布于欧洲的 *T. laevis* J. Presl. 和 *T. flerovii* Dobroc. 形态接近, 不排除以后有将俄罗斯菱归并于 *T. laevis* J. Presl. 的可能。多瘤菱仅在 *Flora of the USSR*^[6](苏联植物志)中有记载, 从描述和模式标本图特征来看, 其与耳菱相似, 二者区别为多瘤菱腰角退化呈盾圆形突起, 而耳菱呈长圆形先端略尖。但在《东北草本植物志》^[15]中描述耳菱为腰角扁卵形、长圆形先端钝圆, 花被退化痕明显瘤状突起。因此, 笔者认为多瘤菱可能被我国学者归并入耳菱。本研究调查未发现的其他4个种(涅多卢日科菱、短颈东北菱、菱状东北菱和科勒日恩斯基菱)中, 涅多卢日科菱与细果野菱相近, 但果冠发达且两个腰角生长在中间(细果野菱的腰角长在果实接近下方的部位), 仅在滨海边区的安乌契斯基(Anuchinsky)地区发现。据《东北草本植物志》记载, 短颈东北菱与东北菱的区别是前者颈短而稍狭^[15], 《中国植物志》将短颈东北菱称为东北菱, 而将东北菱称为四角大柄菱^[4]。菱状东北菱仅在

《东北植物检索表》^[18]中有记载,它与东北菱的区别是前者果实呈菱形。因此,涅多卢日科菱、短颈东北菱、菱状东北菱和科勒日恩斯基菱4个种还有待于进一步调查研究。

4.2 菱属植物分布格局的形成

黑龙江流域东南部的乌苏里江流域和图们江流域是菱属物种多样性分布中心。这种分布格局与其他水生植物群落的分布规律一致。该区域生境多样性程度较高,有平原沼泽和低矮山脉,水资源丰富,有利于水生植物的生存,并且比邻日本海,气候温和,水生植物种类十分丰富,也属于古老的第三纪植物区系系统^[16]。第四纪末次冰期时,这一区域属于永久冻土地带的边缘^[19],受东部海洋暖湿气候的影响,很可能存在季节性未完全封冻的水体,为水生植物的生存提供庇护场所,使一些古老子遗物种成功保存下来。因此,我们推测这个地区很可能是水生植物的冰期避难所。

在本研究区域内,菱属不同物种的分布格局呈不均衡性,物种的分布格局受多种因素的影响,其中基因流扩散是重要因素之一。菱角、花粉和活体植株都可作为基因流传播,其中菱角具刺有利于附着在移动的载体上,如鸟类的羽毛、哺乳动物皮毛、人类衣服、网、车和木船等,并随之移动到新的地点^[20]。细果野菱分布最广泛,它之所以能成为优势种,与其长期进化过程中形成的生物学特性密切相关,如菱角体积非常小,重量轻,且两个肩角末端有倒钩,很容易附着在传播载体如鸟类羽毛上,随着鸟类飞翔将种子散布到远方。然而,比细果野菱果实更小的野菱却为狭域分布种(与细果野菱分布相反),一直以来仅在该地区的乌苏里江流域被发现(尽管在日本和中国湖北等地均有分布),现存种群很少(我们多年野外调查仅发现一个种群)。我们野外观察发现,野菱的生长势很弱,种群内个体数也很少,产生种子能力有限。因此,我们认为可能受某种环境因子的限制,使其生长势弱、繁殖能力低下,这是导致野菱现存种群较少的原因之一。除细果野菱和野菱以外,其他均为大型果实物种,体积大、重量重,成熟后容易沉到水底,相比之下,大型菱角的传播能力比细果野菱弱。尽管菱属植物有二型根(着泥根和同化根),断了“着泥根”的活体植株仍能存活,可借助水流进行传播扩散,但很难逆水流方向扩散。通过花粉

传播的距离也很有限。因此,基因流的扩散限制也可能是菱属植物分布不均衡的重要原因之一。

4.3 菱属植物形态多样性的形成

本研究结果表明,在黑龙江和图们江流域至少分布有11个种8个种内变异类型。在同一区域内,基因流存在的条件下物种形成是自然界普遍发生的一种模式,可能与选择分化、生殖隔离和杂交等因素有关^[21],菱属的物种形成模式在本研究中还无法解释。我们观察到种群内多数形态性状稳定,遗传变异存在于种群之间,这与他人研究结果一致^[22]。这些遗传变异的形成与种群间的基因流发生交流障碍有关,Barrett等^[23]研究认为,影响水生植物基因流扩散的因素有栖息地不连续、分布不均衡和繁殖体沿水流定向运输等。熊治廷等^[24]认为生态隔离导致菱科植物不同种群之间出现形态分化;于丹^[14]研究认为,有些种内形态变异现象也可能存在受环境饰变的影响。我们通过分析8个物种内不同种群间形态变异的分布格局,发现这些变异多数存在于历史悠久、地理位置比较孤立、距其他水体较远(几公里以上)、水体相对封闭的地方。因此,我们推测种内的形态变异可能是由小尺度地理隔离形成基因交流障碍,长期适应不同的小气候环境形成的。

菱属植物的系统分类存在很多分歧,有些物种划分过细不尽合理,但归并为2个复合种,显然不具说服力。由于目前尚不明确种间及种内各变异类型之间的遗传进化关系,单纯依据形态特性还很难从根本上解决这些分歧^[25,26]。我们对黑龙江和图们江流域菱属植物的形态变异式样进行了研究,今后以这些形态变异为依据,进一步开展人工控制条件下的栽培实验、比较形态学和分子谱系地理学等研究,将对揭示菱属植物的演化历史有重要意义。

致谢:在俄罗斯野外调查过程中得到玛丽娅、瓦洛佳和尼古拉耶维奇等的大力帮助;丁炳扬教授在论文写作中给予了悉心指导;中国科学院植物研究所中国数字植物标本馆、俄罗斯科学院远东土壤与生物研究所和水与生态问题研究所在查阅菱属标本时提供了帮助,在此一并致谢!

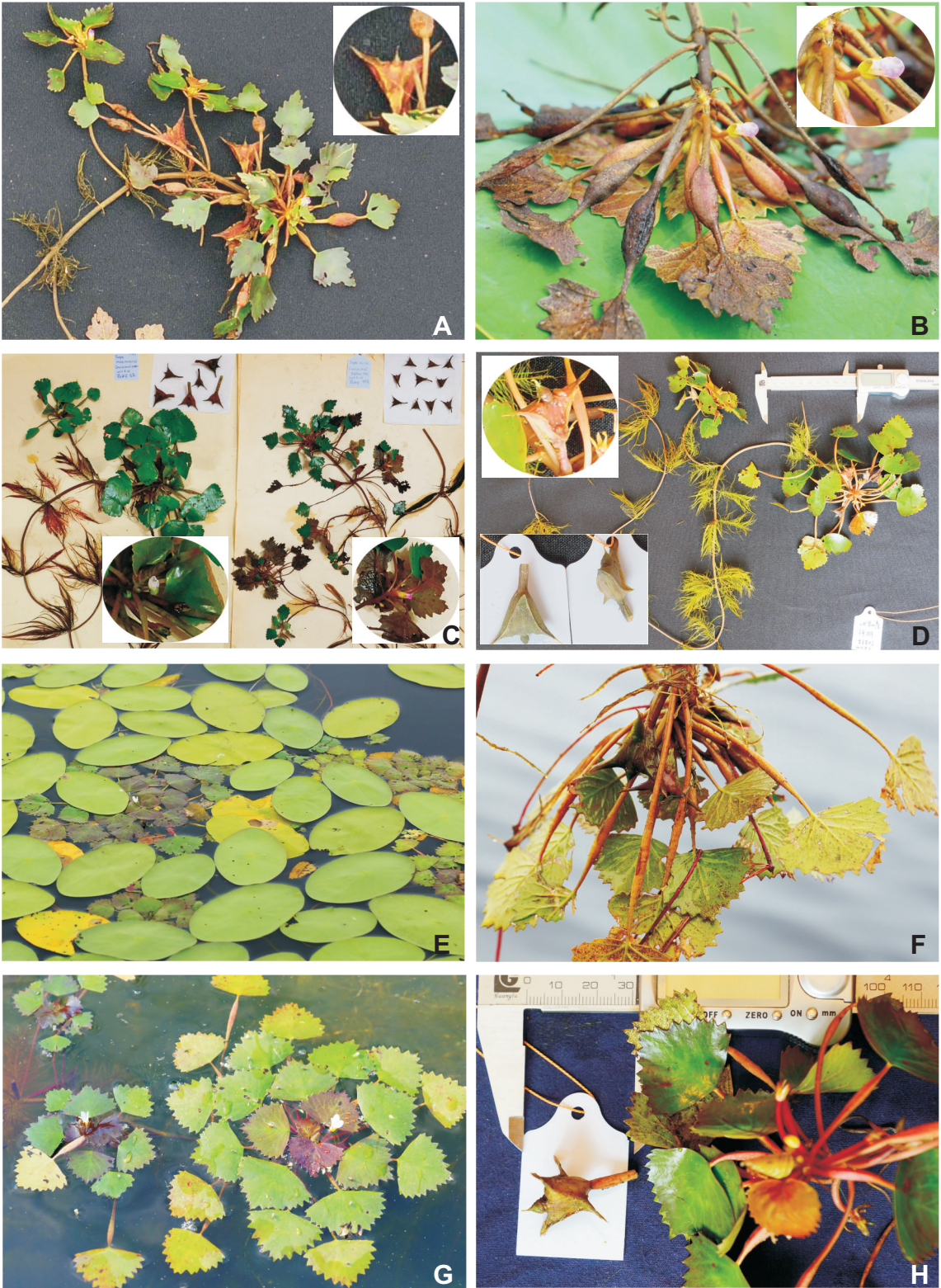
参考文献:

- [1] Miki S. Evolution of *Trapa* from ancestral *Lythrum* through *Hemitrapa* [J]. Proceedings of the Japan Academy, 1959, 35(6): 289-294.
- [2] Mohr BA, Gee CT. *Sporotrapoidites erdtmanii* (Nagy)

- Nagy, a trapaceous pollen species pertaining to the Oligocene to Pliocene genus *Hemitrapa* Miki[J]. *Grana*, 1990, 29(4): 285–293.
- [3] Wang Q. Fruits of *Hemitrapa* (Trapaceae) from the Miocene of eastern China, their correlation with *Sporotrapoidites erdtmanii* pollen and *paleobiogeographic implications* [J]. *J Paleontol*, 2012, 86(1): 156–166.
- [4] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 53 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1999: 3–26.
Editorial Board of Flora Reipublicae Popularis Sinicae. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*: Vol. 53 [M]. Beijing: Science Press, 1999: 3–26.
- [5] Tzvelev NN. *Flora of Russia the European Part and Bordering Regions*; Vol. 4 [M]. London; Leiden New York Philadelphia Singapore, 2006: 317.
- [6] Vassiljev VN. *Water Caltrops-Hydrocaryaceae Raimann. Flora of the USSR*: Vol. 15 [M]. Moscow: Publishing House of As of USSR, 1949: 637–622.
- [7] Charkevich SS. *Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*: Vol. 7 [M]. Moscow: Science, 1995: 241–244.
- [8] Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA. *Flora Europaea*: Vol. 2 [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1968: 303–452.
- [9] Wu ZY, Raven PH, Hong DY. *Flora of China*: Vol. 13 [M]. Beijing: Science Press; Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2007: 290–291.
- [10] 薛建华, 邴艳红, 张航燕. 菱属的地理分布格局及其在黑龙江流域的资源现状[J]. 现代园林, 2014, 11(9): 15–18.
Xue JH, Bing YH, Zhang HY. Geographical distribution pattern and the resource situation of *Trapa* in Heilong River valley [J]. *Modern Landscape Architecture*, 2014, 11(9): 15–18.
- [11] Voroshilov VN. *Guide to the Plants of the Soviet Far East* [M]. Moscow: Science Press, 1982: 674. (in Russian)
- [12] Pshennikova LM. *Trapa hankensis* and *Trapa kozhevnikovorum* in Flora of the Russian Far East. Addenda and corrigenda to Vascular plants of the Soviet Far East: Vol. 1–8 (1985–1996) [M]. Vladivostok: Dalnauka, 2006: 451. (In Russian)
- [13] Pshennikova LM. A new species of genus *Trapa* (Trapaceae) from the Far East of Russia [J]. *Botanical Journal*, 2007, 92(1): 159–160. (in Russian)
- [14] 于丹. 中国东北菱属植物的研究[J]. 植物研究, 1994, 14(1): 40–47.
Yu D. Study on *Trapa* L. (Trapaceae) from northeast China [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1994, 14(1): 40–47.
- [15] 辽宁省林业土壤研究所. 东北草本植物志: 第 6 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1977: 134–143.
Institute of Forestry Soil in Liaoning Province. *Flora Plantarum Herbacearum Chinae Boreali Orientalis*: Vol. 6 [M]. Beijing: Science Press, 1977: 134–143.
- [16] 于丹. 东北水生植物区划[J]. 水生生物学报, 1996, 20(4): 322–331.
Yu D. Division of aquatic plants in Northeast China [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1996, 20(4): 322–331.
- [17] 郭贵林, 邢启妍. 黑龙江省植物检索表 [M]. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 1990: 334–337.
Guo GL, Xing QY. *Heilongjiang Sheng Zhiwu Jiansuobiao* [M]. Haerbin: Heilongjiang People's Publishing House, 1990: 334–337.
- [18] 傅沛云. 东北植物检索表 [M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 1995: 438–442.
Fu PY. *Clavis Plantarum Chinae Boreali-Orientalis* [M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 1995: 438–442.
- [19] Hewitt GM. The genetic legacy of the Quaternary ice ages [J]. *Nature*, 2000, 405(6789): 907–913.
- [20] Hummel M, Kiviat E. Review of world literature on water chestnut with implications for management in North America [J]. *J Aquat Plant Manage*, 2004, 42(1): 17–28.
- [21] 李忠虎, 刘占林, 王玛丽, 钱增强, 赵鹏, 祝娟, 杨一欣, 阎晓昊, 李银军, 赵桂仿. 基因流存在条件下的物种形成研究述评: 生殖隔离机制进化 [J]. 生物多样性, 2014, 22(1): 88–96.
Li ZH, Liu ZL, Wang ML, Qian ZQ, Zhao P, Zhu J, Yang YX, Yan XH, Li YJ, Zhao GF. A review on studies of speciation in the presence of gene flow: evolution of reproductive isolation [J]. *Biodiversity Science*, 2014, 22(1): 88–96.
- [22] 王月丰, 丁炳扬, 胡仁勇, 金明龙. 菱属植物形态性状的可塑性及其分类学意义 [J]. 浙江大学学报: 理学版, 2006, 33(5): 567–577.
Wang YF, Ding BY, Hu RY, Jin ML. Analysis of morphological plasticity of *Trapa* from China and its taxonomic signification [J]. *Journal of Zhejiang University: Science edition*, 2006, 33(5): 567–577.
- [23] Barrett SCH, Eckert CG, Husband BC. Evolutionary processes in aquatic plant populations [J]. *Aquat Bot*, 1993, 44: 105–145.
- [24] 熊治廷, 王徽勤, 孙祥钟. 湖北菱科植物的数量分类研究 [J]. 武汉植物学研究, 1985, 3(1): 45–53.
Xiong ZT, Wang HQ, Sun XZ. Numerical taxonomic studies in Trapaceae in Hubei [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1985, 3(1): 45–53.
- [25] 万文豪. 中国菱科植物分类研究 [J]. 南昌大学学报, 1984(2): 71–78.
Wan WH. Taxonomic studies of Trapaceae in China [J]. *Journal of Nanchang University*, 1984(2): 71–78.
- [26] Nikolauvna. Species *Trapa* (Trapaceae) in Primorsky Krai (biological properties and species diversity) [D]. Vladivostok: Russian Academy of Sciences Far East Botanical Garden, 2012: 126–127. (In Russian)

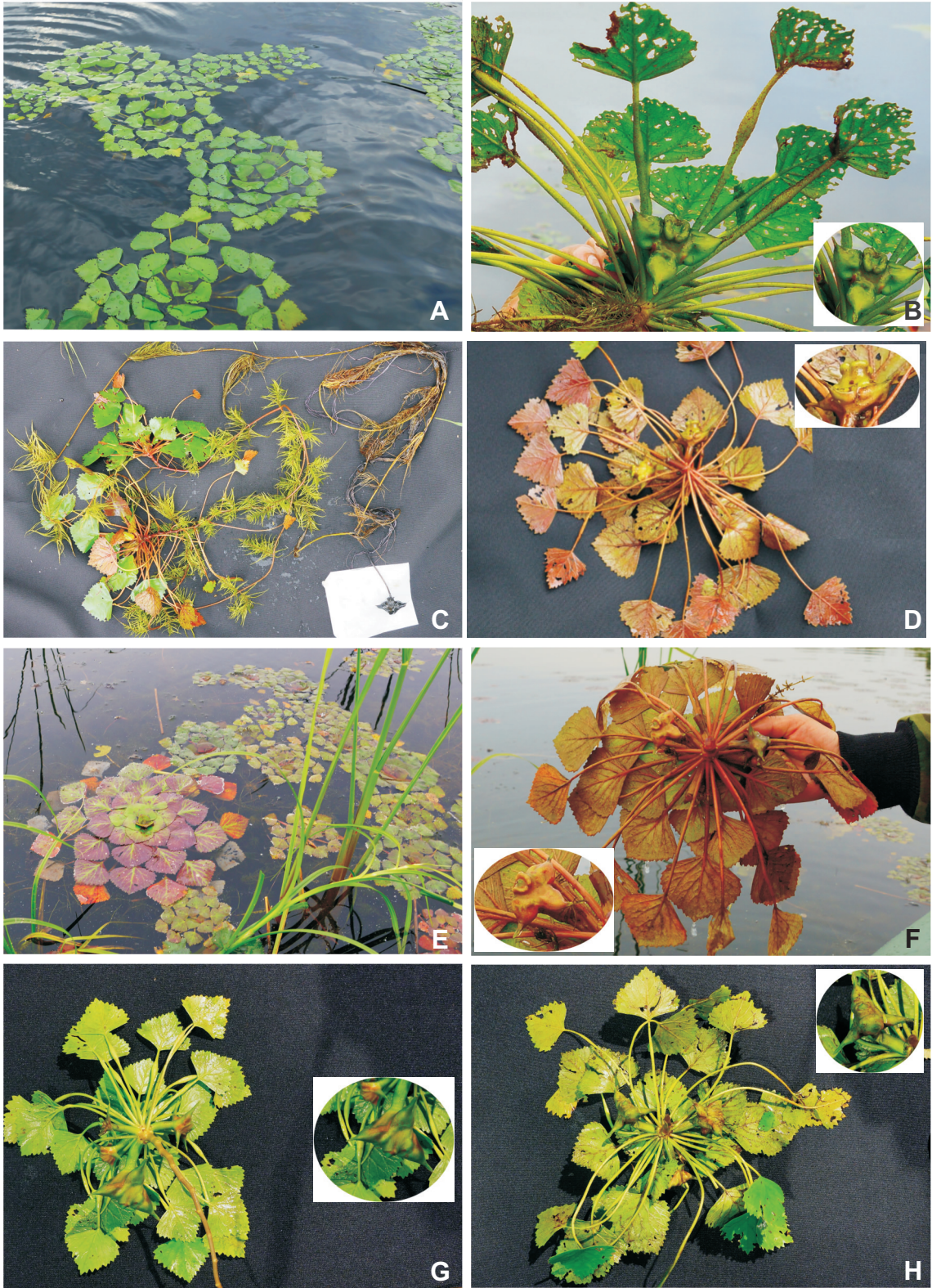
薛建华等：图版 I

XUE Jian-Hua *et al.*: Plate I

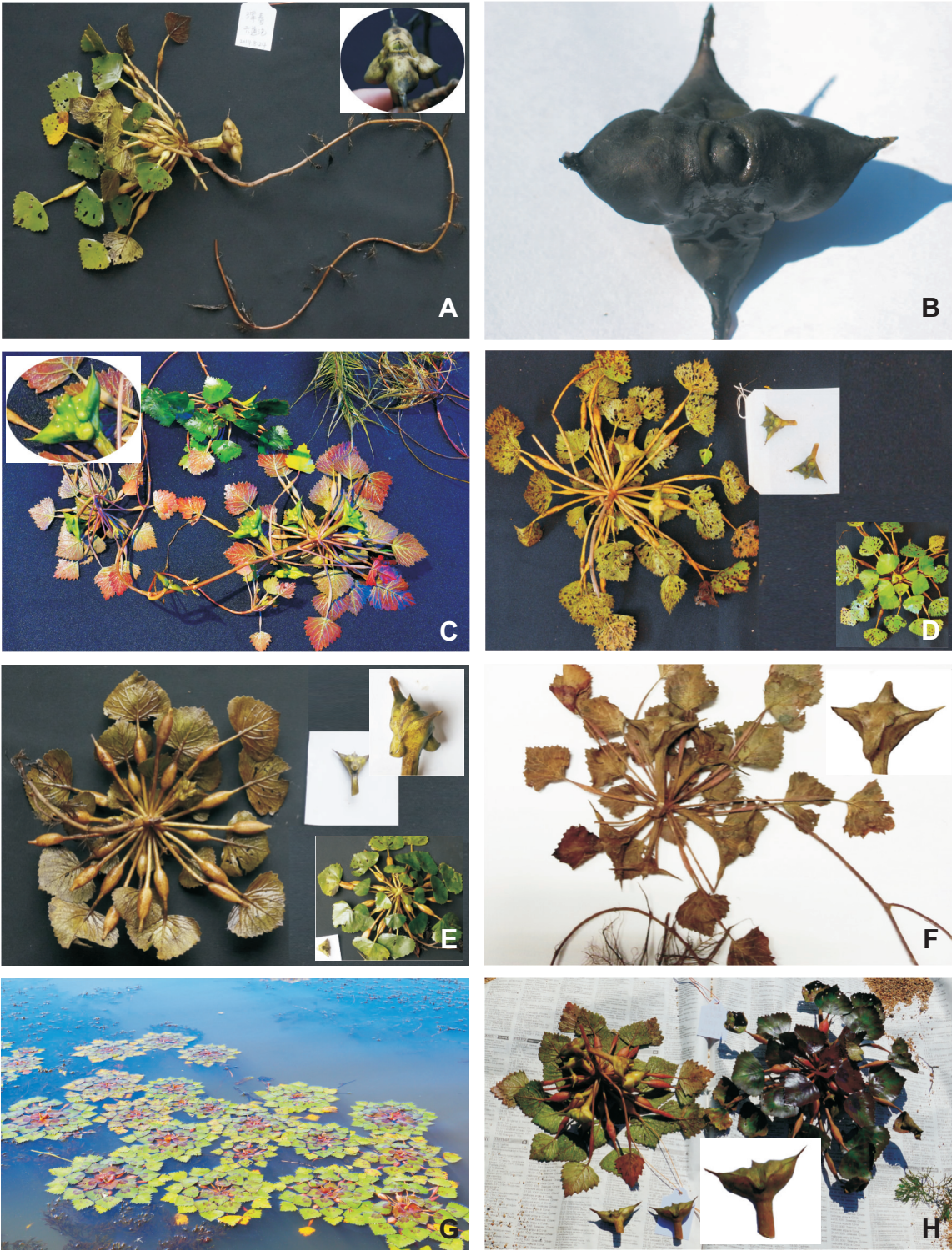


采集的菱属植物形态特征。A, B: 野菱 (附表: 64); C: 左图: 细果野菱 (附表: 64), 右图: 野菱 (附表: 64); D: 细果野菱 (附表: 16); E, F: 细果野菱 (附表: 20); G, H: 细果野菱 (附表: 22)。

Morphological characteristics of *Trapa* collected. A, B: *Trapa incisa* Siebold et Zucc. (Appendix Table: 64); C: 左图: *Trapa maximowiczii* Korsch (Appendix Table: 64), 右图: *Trapa incisa* Siebold et Zucc. (Appendix Table: 64); D: *Trapa maximowiczii* Korsch (Appendix Table: 16); E, F: *Trapa maximowiczii* Korsch (Appendix Table: 20); G, H: *Trapa maximowiczii* Korsch (Appendix Table: 22).

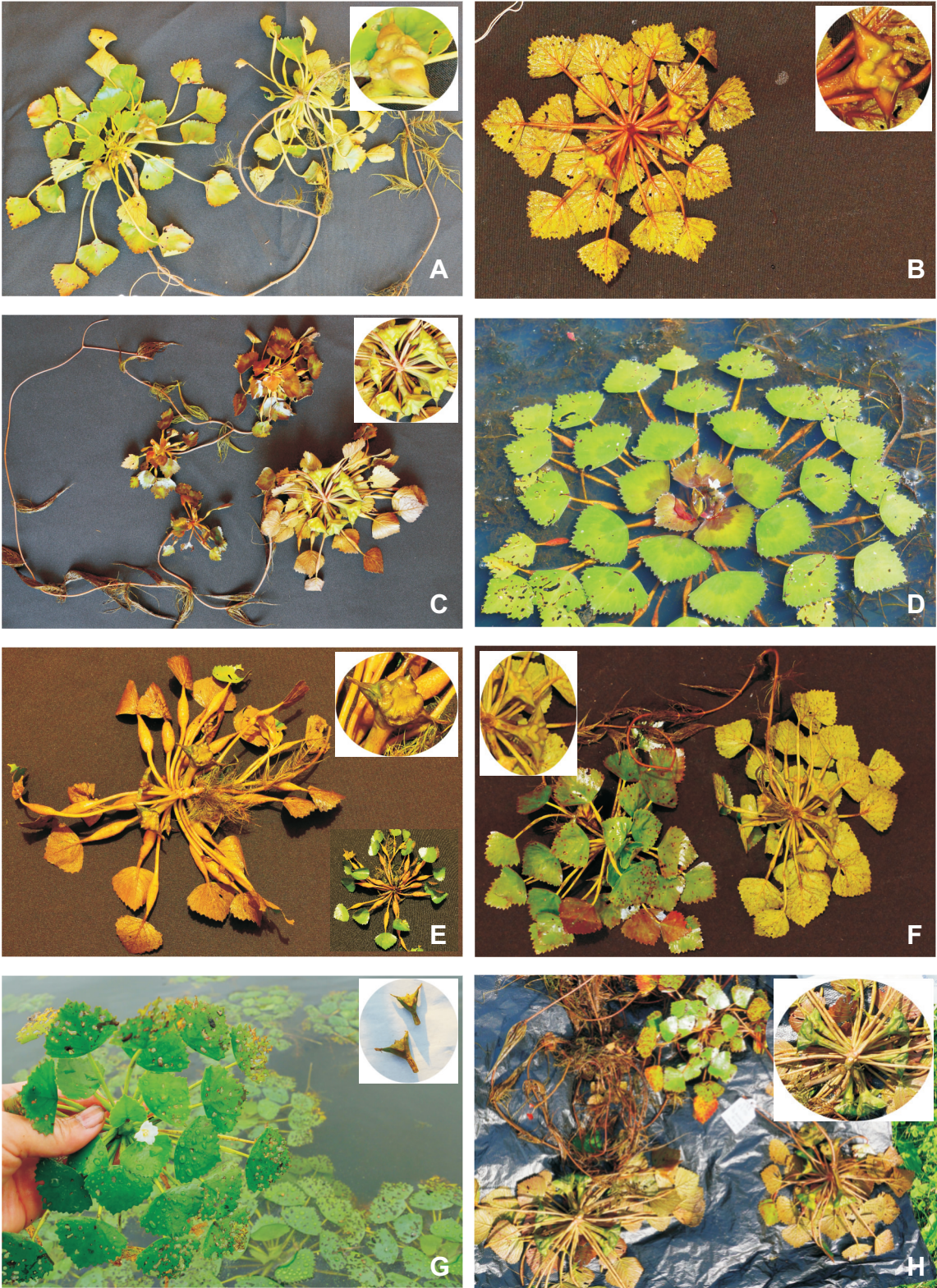


采集的菱属植物形态特征。A, B: 东北菱 (附表: 91); C, D: 东北菱 (附表: 29); E, F: 西伯利亚菱 (附表: 19); G: 西伯利亚菱 (附表: 29); H: 西伯利亚菱 (附表: 31)。
Morphological characteristics of *Trapa* collected. A, B: *Trapa manshurica* Fler. (Appendix Table: 91); C, D: *Trapa manshurica* Fler. (Appendix Table: 29); E, F: *Trapa sibirica* Fler. (Appendix Table: 19); G: *Trapa sibirica* Fler. (Appendix Table: 29); H: *Trapa sibirica* Fler. (Appendix Table: 31).



采集的菱属植物形态特征。A: 科热夫尼科夫菱 (附表: 90); B: 科热夫尼科夫菱 (模式标本); C: 耳菱 (附表: 31); D: 耳菱 (附表: 13); E: 耳菱 (附表: 87); F: 耳菱 (附表: 25); G, H: 兴凯菱 (附表: 61)。

Morphological characteristics of *Trapa* collected. A: *Trapa kozhevnikovirum* Pshennikova (Appendix Table: 90); B: *Trapa kozhevnikovirum* Pshennikova (Species type specimen); C: *Trapa potaninii* V. Vassil. (Appendix Table: 31); D: *Trapa potaninii* V. Vassil. (Appendix Table: 13); E: *Trapa potaninii* V. Vassil. (Appendix Table: 87); F: *Trapa potaninii* V. Vassil. (Appendix Table: 25); G, H: *Trapa khankensis* Pshennikova (Appendix Table: 61).



采集的菱属植物形态特征。A：冠菱(附表：29)；B：冠菱(附表：13)；C：格菱(附表：15)；D：格菱(附表：24)；E：弓角菱(附表：27)；F：丘角菱(附表：13)；G：丘角菱(附表：85)；H：丘角菱(附表：26)。

Morphological characteristics of *Trapa* collected. A: *Trapa litwinowii* V. Vassil. (Appendix Table: 29); B: *Trapa litwinowii* V. Vassil. (Appendix Table: 13); C: *Trapa pseudoincisa* Nakai (Appendix Table: 15); D: *Trapa pseudoincisa* Nakai (Appendix Table: 24); E: *Trapa arcuata* S. H. Li et Y. L. Chang (Appendix Table: 27); F: *Trapa japonica* Fler. (Appendix Table: 13); G: *Trapa japonica* Fler. (Appendix Table: 85); H: *Trapa japonica* Fler. (Appendix Table: 26).

附表 本研究材料来源
Appendix Table Material sources of this research

序号 Number	纬度 Latitude	经度 Longitude	材料来源 Material source	物种数 Species number
1 [#]	52.329	136.509	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 古老湖	1
2 [#]	52.070	139.865	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 乌利奇斯基区乌德利湖	2
3 [*]	51.407	136.552	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 太阳区艾沃仑湖	1
4 [#]	50.766	137.433	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 共青城地区韩库卡河	1
5 [#]	50.750	137.657	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 共青城地区比契村	2
6 [#]	50.613	136.942	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 共青城和阿穆尔河之间黑河	2
7 [#]	50.556	135.288	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 共青城自然保护区山河	2
8 [#]	49.865	136.951	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 赫哲区小圆湖	1
9 [#]	49.853	136.764	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 赫哲区玛勒梅村	1
10 [#]	49.561	136.557	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 赫哲区埃莫仑支流	2
11 [#]	49.462	137.295	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 赫哲区基亚河	1
12 [#]	49.098	136.127	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 赫哲区达哈温湾	1
13 [*]	49.040	136.545	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 那乃区加西湖	5
14 [#]	48.918	136.245	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 沙拉布里夫斯克村	1
15 [*]	48.879	132.848	俄罗斯尤太州比罗比詹郊区无名小湖	1
16 [*]	48.861	132.840	俄罗斯尤太州比罗比詹郊区无名小湖	1
17 [#]	48.860	135.943	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 赫哲区玛亚克村附近	1
18 [*]	48.778	132.938	俄罗斯尤太州比罗比詹郊区无名小湖	1
19 [*]	48.627	135.270	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 哈巴罗夫斯克城郊大湖	3
20 [*]	48.626	134.321	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 列佳诺湖	1
21 [#]	48.616	135.488	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 佩特拉帕夫罗夫斯基湖	1
22 [*]	48.504	133.098	俄罗斯尤太州, 比罗比詹区比拉河左岸无名小湖	4
23 [#]	48.381	134.848	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 弯曲湖	1
24 [*]	48.239	133.078	俄罗斯尤太州比罗比詹区比拉河支流	2
25 [*]	48.119	133.936	中国黑龙江省同江市八岔赫哲族乡十里泡	4
26 [*]	47.944	134.881	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 莫吉廖夫卡村附近	3
27 [*]	47.866	131.652	俄罗斯尤太州, 比罗比詹郊区无名小湖	1
28 [*]	47.830	134.672	中国黑龙江省抚远县海青乡海旺村附近	2
29 [*]	47.824	131.559	俄罗斯尤太州, 列宁区天鹅湖	4
30 [*]	47.796	131.900	俄罗斯尤太州, 巴西诺湖	5
31 [*]	47.791	131.505	俄罗斯尤太州, 列宁区乌吉娜湖	4
32 [*]	47.460	132.423	中国黑龙江省同江市乐业镇光明村	2
33 [#]	47.410	134.741	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 乌佳热莫斯克城附近	2
34 [#]	47.307	134.210	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 乌佳热莫斯克区花湖	3
35 [#]	47.300	134.241	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 乌佳热莫斯克区谢列梅捷沃村	1
36 [#]	47.268	124.004	中国黑龙江省齐齐哈尔市	3
37 [#]	47.085	134.165	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 库图佐夫岛罗恩恰科瓦村	2
38 [#]	46.751	134.345	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 乌佳热莫斯克区兹韦涅瓦村	3
39 [#]	46.443	134.263	俄罗斯哈巴罗夫斯克边区, 乌佳热莫斯克区奥尔加河	1
40 [#]	46.232	134.073	俄罗斯滨海边区, 波扎尔斯克区波扎尔斯克区村	1
41 [#]	46.061	129.552	中国黑龙江省依兰县土城子附近	2
42 [#]	46.061	129.552	中国黑龙江省哈尔滨市郊	3
43 [#]	45.980	134.109	俄罗斯滨海边区, 红军区戈戈列夫卡村附近	1
44 [*]	45.959	127.309	中国黑龙江省宾县满井乡车家店村莲花泡	2
45 [*]	45.946	126.722	中国黑龙江省呼兰县河口湿地公园	1
46 [#]	45.938	133.732	俄罗斯滨海边区, 达利涅列琴斯克城区附近	1
47 [*]	45.931	131.556	黑龙江省虎林市虎头镇月牙湖	2
48 [#]	45.900	134.789	俄罗斯滨海边区, 红军区小林林村附近	1
49 [#]	45.896	134.856	俄罗斯滨海边区, 红军区波古斯拉韦茨村附近	2
50 [#]	45.877	134.677	俄罗斯滨海边区, 红军区塔博罗娃村	1

续附表

序号 Number	纬度 Latitude	经度 Longitude	材料来源 Material source	物种数 Species number
51 [#]	45.734	133.003	中国黑龙江省虎林县	1
52 [#]	45.580	127.162	中国黑龙江省阿城县	4
53 [#]	45.478	133.419	俄罗斯滨海边区, 列索扎沃茨克城	1
54 [#]	45.237	131.982	俄罗斯滨海边区, 兴凯湖区 杜里罗格村	1
55 [#]	45.233	133.504	俄罗斯滨海边区, 基洛夫区山钥匙镇	1
56 [#]	45.227	128.048	中国黑龙江省尚志县	1
57 [#]	45.092	133.499	俄罗斯滨海边区, 基洛夫区基洛夫镇	1
58 [#]	44.960	125.673	中国吉林省扶余县	5
59 [#]	44.902	131.958	俄罗斯滨海边区, 兴凯湖区伊里恩卡村	1
60 [#]	44.842	132.056	俄罗斯滨海边区, 兴凯湖区特拉伊茨克村	1
61 [*]	44.828	132.050	俄罗斯滨海边区, 兴凯湖区兴凯湖边	2
62 [#]	44.731	133.111	俄罗斯滨海边区, 斯帕斯基区索拉乔夫卡河	1
63 [#]	44.637	132.890	俄罗斯滨海边区, 斯帕斯基区雅梅米卡镇	1
64 [*]	44.623	133.025	俄罗斯滨海边区, 兴凯湖区无名湖	3
65 [#]	44.560	132.486	俄罗斯滨海边区, 兴凯湖国家自然保护区	1
66 [#]	44.519	132.485	俄罗斯滨海边区, 伊利斯塔雅河	1
67 [#]	44.479	132.370	俄罗斯滨海边区, 霍罗利斯克地区西瓦科夫卡村	3
68 [#]	44.405	132.384	俄罗斯滨海边区, 切尔尼戈夫地区瓦基莫夫卡村	2
69 [#]	44.336	132.585	俄罗斯滨海边区, 切尔尼诺夫卡村	1
70 [#]	44.248	132.374	俄罗斯滨海边区, 切尔尼戈夫地区桑迪湖	1
71 [#]	44.149	129.207	中国黑龙江省牡丹江市宁安县	1
72 [*]	44.117	128.742	中国黑龙江省牡丹江市宁安县小北湖	1
73 [#]	44.029	131.403	俄罗斯滨海边区, 十月地区诺娃格奥勒吉耶夫卡村	1
74 [#]	44.026	131.329	俄罗斯滨海边区, 十月地区兰色湖	1
75 [#]	43.899	131.719	俄罗斯滨海边区, 拉日多里河	1
76 [#]	43.778	131.936	俄罗斯滨海边区, 乌苏里斯克士兵湖	2
77 [#]	43.748	131.975	俄罗斯滨海边区, 乌苏里斯克苏伊伏恩湖	2
78 [*]	43.490	131.793	俄罗斯滨海边区, 火地区第二河	1
79 [#]	43.201	131.072	中国吉林省珲春县春化	3
80 [#]	43.089	128.868	中国吉林省安图县	1
81 [#]	43.058	131.849	俄罗斯滨海边区, 海山崴郊区俄罗斯村	1
82 [#]	42.923	132.768	俄罗斯滨海边区, 游击地区瓦勒茨湖	5
83 [#]	42.864	132.655	俄罗斯滨海边区, 游击地区里瓦儿亚吉斯克湖	1
84 [#]	42.763	130.676	俄罗斯滨海边区, 哈桑地区克拉斯基诺镇	1
85 [*]	42.709	130.717	俄罗斯滨海边区, 哈桑地区盐湖	1
86 [#]	42.693	130.913	俄罗斯滨海边区, 哈桑地区格瓦斯阶瓦村附近	1
87 [*]	42.658	130.554	中国吉林省延边朝鲜自治州珲春市四道泡	5
88 [#]	42.657	130.974	俄罗斯滨海边区, 哈桑地区卡拉斯湖	1
89 [#]	42.645	131.130	俄罗斯滨海边区, 哈桑地区乌吉恩卡湖	3
90 [*]	42.635	130.596	中国吉林省延边朝鲜自治州珲春市六道泡	5
91 [*]	42.467	130.641	俄罗斯滨海边区, 哈桑地区莲花湖	3
92 [#]	42.451	130.608	俄罗斯滨海边区, 哈桑区哈桑湖	6

* 代表本研究实地调查的样点;#代表整理他人标本信息的样点。
* represents sample points surveyed in the field in this research; # represents sample points from other herbariums.