

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2017.60835

樊大勇, 高贤明, 杨永, 熊高明, 申国珍, 赵常明, 徐文婷, 周友兵, 谢宗强. 神农架世界自然遗产地种子植物科属的古老性[J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 835-843

Fan DY, Gao XM, Yang Y, Xiong GM, Shen GZ, Zhao CM, Xu WT, Zhou YB, Xie ZQ. Archaic nature of seed plants from the Shennongjia World Natural Heritage Site, China[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(6): 835-843

神农架世界自然遗产地种子植物科属的古老性

樊大勇, 高贤明, 杨永, 熊高明, 申国珍, 赵常明, 徐文婷, 周友兵, 谢宗强*

(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)

摘要: 为了研究神农架世界自然遗产地的种子植物区系特征, 基于 Phylomatic 建立时间树并综合多学科证据, 探讨了该区系种子植物科属起源的时间特征。结果发现, 神农架世界自然遗产地裸子植物占中国华中山地分布中心属和种的 67% 和 74%, 是中国裸子植物分布中心之一; 被子植物科的基部类群科占中国的 85%; 种子植物单型科(仅含 1 属 1 种)占中国的 42%; 拥有中国特有属 56 属, 占中国特有属总数的 23%, 很多为古老特有属; 神农架世界自然遗产地还分布有中国超过 50% 的东亚-北美间断分布属。这些事实表明神农架世界自然遗产地种子植物区系起源古老, 且有连续的传代线, 是神农架世界自然遗产地突出普遍价值的重要体现。

关键词: APG III 系统; 裸子植物属; 基部类群; 单种或寡种; 间断分布

中图分类号: Q948.5

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)06-0835-09

Archaic nature of seed plants from the Shennongjia World Natural Heritage Site, China

Fan Da-Yong, Gao Xian-Ming, Yang Yong, Xiong Gao-Ming, Shen Guo-Zhen, Zhao Chang-Ming, Xu Wen-Ting, Zhou You-Bing, Xie Zong-Qiang*

(Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: To study the floristic and origin characteristics of seed plants from the Shennongjia World Natural Heritage Site (SNJWNH), a time tree was established based on Phylomatic. Furthermore, the temporal characteristics of the origin of the genera in this area were discussed based on multidisciplinary evidence. Results showed rich gymnosperm diversity in SNJWNH, accounting for 67% and 74% of the total genera and species from the diverse mountainous regions in Central China. The proportion of basal families of angiosperms in SNJWNH was also high, reaching 85% of the total basal families in China. Monotypic families (containing only one genus and one species) in SNJWNH accounted for 42% of the total monotypic families in China. Furthermore, SNJWNH also possessed 56 genera endemic to China, accounting for 23% of the total endemic genera in China. The genera belonging to the East Asian and North American disjunctive distribution pattern in SNJWNH accounted for more than 50% of the total number of that floristic type in China. These results show that the seed plants of SNJWNH exhibit characteristics of ancient origin, and have continuous lineages lasting for a long evolutionary history. In conclusion, the seed plants of SNJWNH are critical to

收稿日期: 2017-05-17, 退修日期: 2017-06-20。

基金项目: 环保公益项目(201309039); 国家自然科学基金面上项目(31370424)。

This work was supported by grants from the Environmental Public Welfare Project (201309039) and National Natural Science Foundation of China (31370424)。

作者简介: 樊大勇(1973-), 男, 博士, 副研究员, 研究方向为生物多样性及其保育(E-mail: dayong73.fan@gmail.com)。

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

its value, and are of considerable importance to plant systematic and phylogenetic studies.

Key words: APG III system; Gymnosperm genera; Primitive families; Mono/oligo type; Disjunctive distribution

根据联合国教科文组织(UNESCO)《世界遗产公约操作指南》,只有当某个自然遗产地满足《指南》中标准 7、8、9、10 中的一条或几条标准的条件下,才有可能入选世界自然遗产清单。其中标准 10 的内容是:生物多样性就地保护最重要和突出的自然栖息地,包括从科学或保护角度具有突出普遍价值的濒危物种(UNESCO, 2015)。事实上,许多具有突出普遍价值的濒危物种往往是古老物种,它们在第三纪或第三纪前分布比较广泛,由于第四纪冰川作用现仅存于某些局部地区,比如濒危物种大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca* David)、银杏(*Ginkgo biloba* L.)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides* Hu & W. C. Cheng)、珙桐(*Davidia involucrate* Baill.)等。

对神农架世界自然遗产地生物区系尤其是植物区系古老性的研究很早就有报道。如应俊生等^[1]通过对其特有属的发育古老性、特有属属内或属间的间断分布情况、单种或寡种特有属的起源等进行研究,认为鄂西-川东地区集中分布了大量古老特有属及原始类群。还有研究认为鄂西-川东地区是世界温带植物区系的发生与分布中心^[2, 3],是中国裸子植物多样性中心之一^[4]。此外,前人还对神农架山地河岸带珍稀植物群落特征^[5]、神农架珍稀植物分布及古老性^[6-8]、神农架植物多样性与区系^[9-11]进行了研究,其结果也印证了应俊生等^[1]的观点。

目前对植物区系古老性的研究,通常以经典的植物分类标准(如恩格勒系统)为基础。经典植物分类标准在植物科属的系统发育树时间上仍没有确定的结论,导致古老性分析通常要结合孢粉化石证据,对缺少这些证据或证据不足的科属的古老性分析则大都处于定性描述的阶段。APG 系统(或称 APG 分类法)^[12]是被子植物系统发育研究组(Angiosperm Phylogeny Group)基于 DNA 序列的分子系统学提出的被子植物新分类系统,目前常用的版本为 APG III^[13]。尽管仍存在许多争议,但该分类系统可以通过特定 DNA 序列分析给出各科属进化的大致历史进程,因此有助于对某地区植物区

系古老性进行定量分析。

本文通过构建神农架世界自然遗产地被子植物科属的 APG III 系统发育树并结合相关文献,从被子植物科的基部类群多样性、裸子植物属的多样性、种子植物单种/寡种科属的多样性、种子植物的间断分布以及本地植物孢粉化石证据等几个方面,采用定量和定性相结合的方法对神农架世界自然遗产地种子植物科属的古老性进行研究,以期对神农架世界自然遗产地的遗产价值提供更多证据,也为该地区的科学管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 神农架世界自然遗产地种子植物清单资料来源

以神农架国家级自然保护区资源本底调查数据库(2012)、巴东金丝猴省级自然保护区本底调查数据库(2014)及最新补充调查结果物种清单来源,物种分类以恩格勒系统为标准。神农架世界自然遗产地地域范围包括神农架国家级自然保护区和巴东金丝猴省级自然保护区^[14]。裸子植物的分类系统参考克氏系统^[15, 16]。经统计,神农架世界自然遗产地共有种子植物 181 科 1095 属 3184 种。

1.2 基于 APG III 分类系统的被子植物系统发育树的构建及科属古老性界定

采用 Phylomatic 程序并基于最大解析度的种子植物树(版本号: R20040402, Hilu 等^[17]),应用 Phylomatic 程序自带的 age 文件构建带有进化时间的系统发育树^[18]。对于 APG III 分类系统而言,恩格勒系统的某些科、属的分类地位未被承认,因此,先按 APG III 分类系统对恩格勒系统未被 APG III 承认的科属进行归并处理。在系统发育树构建完成后,先按刘冰等^[19]的研究方法进行校验,再按恩格勒系统进行分离,以便在分析过程中与其他采用恩格勒系统的文献进行对比分析。

通常认为第三纪前(距今 65 ~ 67 MYA, 百万年)出现的物种为古老物种^[2],也有文献认为第三纪期间(古新世、始新世和渐新世,距今 23 ~ 65 MYA)起源的物种也具古老特征(如应俊生等^[1])。本研究主要根据文献^[2]标准定义物种古老

性,并参考应俊生等^[1]的标准。

1.3 神农架世界自然遗产地种子植物科属古老性的综合分析

以应俊生等^[1,3]、吴征镒等^[20]、Qian^[21]等文献为基础,结合 APG III 分析结果,对神农架世界自然遗产地被子植物科的基部类群多样性、裸子植物属的多样性、种子植物单种/寡种科属的多样性、种子植物的间断分布以及本地植物孢粉化石证据进行研究,探讨神农架世界自然遗产地种子植物科属的古老性。裸子植物的古老性参考分子系统学文献并结合化石证据进行研究。

2 结果与分析

2.1 神农架世界自然遗产地 APG III 分子系统谱系分析

现代分子系统谱系分析结果显示(图 1),神农架世界自然遗产地现有被子植物中有 105 科 518 属起源于第三纪之前,分别占其被子植物总科(175 科)、总属(1079 属)数的 60%和 48%,充分表明了神农架世界自然遗产地被子植物区系的古老性。目前的区系成分基本是第三纪区系的后裔,并通过多条路径向不同方向扩散(应俊生等^[1])。

2.2 神农架世界自然遗产地裸子植物属的古老性及多样性特点

从神农架世界自然遗产地裸子植物属的起源来看(表 1),有 16 个裸子植物属起源古老,所发现的大部分化石均起源于第三纪前。考虑到 APG III 分子系统发育仅适用于被子植物,我们参考其它文献并结合化石证据,分析得出 16 个裸子植物属大致的起源时间范围。

2.3 神农架世界自然遗产地被子植物系统基部类群的多样性

被子植物系统基部类群是指起源古老、保存较多原始性状的被子植物的科和属。Smith^[26]提出 39 个原始的被子植物科中,中国约有 27 科,神农架世界自然遗产地拥有 22 科[占中国的 85%,缺番荔枝科(Annonaceae)、肉豆蔻科(Myristicaceae)、莲叶桐科(Hernandiaceae)、莼菜科(Cabombaceae)和昆栏树科(Trochodendraceae)](表 2)。神农架世界自然遗产地拥有的这 22 科中占绝大部分中国分布属和 10%以上的中国分布种。

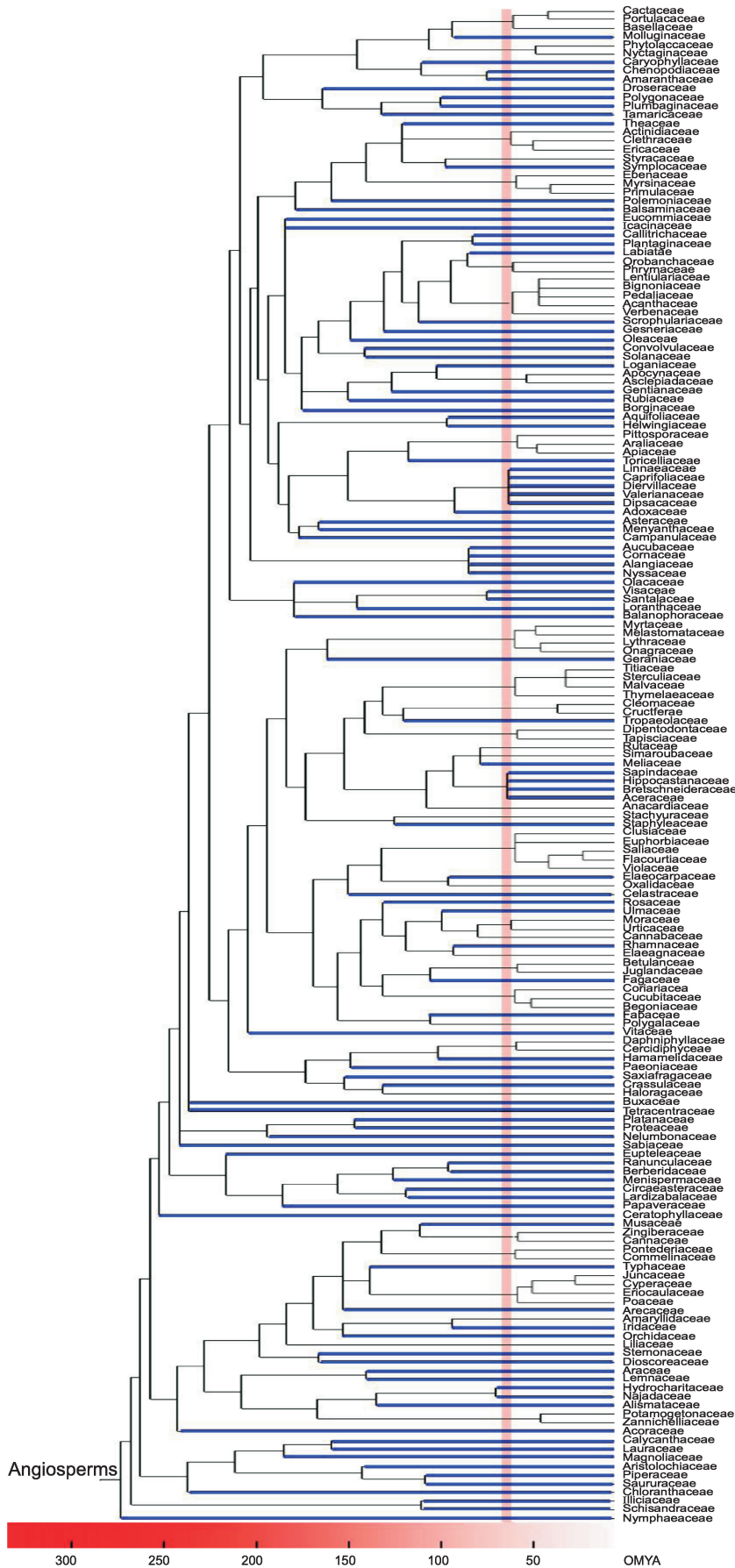
2.4 神农架世界自然遗产地种子植物的单型科和古特单/寡型属特征

中国植物区系中种子植物单型科(仅含 1 属 1 种)共有 26 科,神农架世界自然遗产地分布有 11 科(占 42%,表 3),这些单型科反映出科的古老性^[28,29]。现代中国大陆最具古老性和特有性的 4 个单型科中(银杏科 Ginkgoaceae、芒苞草科 Acanthochlamydeaceae、珙桐科 Davidiaceae 和杜仲科 Eucommiaceae。其中,珙桐科分类地位目前还有争议),神农架世界自然遗产地就拥有其中的 3 科。

神农架世界自然遗产地还拥有中国特有属 56 属,占中国特有属总数(245 属)的 23%,而绝大部分(> 95%)的中国特有属为单型属或者寡型属,其中的古老特有属被认为具有古老孑遗特征^[29]。神农架世界自然遗产地分布的古老特有属至少包括以下 6 属:(1)银杏属,其 APG III 起源时间为 173.3 MYA,该科最早化石是在一亿八千万年前的早侏罗世^[30];(2)杜仲属,APG III 起源时间为 108.0 MYA,但最早化石记录大约为 48.6 MYA^[31];(3)串果藤属(*Sinofranchetia*),处在木通科(Lardizabalaceae)系统发育相对孤立的位置,是华中残存的进化盲枝^[29];(4)腊梅属(*Chimonanthus*),为中国特有属,共 6 个种,APG III 起源时间为 60.4 MYA,没有化石记录;(5)金钱枫属(*Dipteronia*),为中国特有古老残遗属,APG III 起源时间为 41.4 MYA,最早化石记录为古新世^[32];(6)马蹄香属(*Saruma*),为马兜铃科(Aristolochiaceae)公认的原始属,APG III 起源时间为 40.2 MYA,没有化石记录。

2.5 神农架世界自然遗产地种子植物的东亚-北美间断分布属

属的间断分布代表一段时间的环境变迁和植物演化,均属古老或比较古老的类群,其中东亚-北美间断分布是植物区系分析的重要内容。吴征镒等^[20]总结发现中国种子植物东亚-北美间断分布属共有 130 属,并指出其中具有代表性的 34 个古老属。这 34 属中神农架世界自然遗产地分布有 17 个,占 50%。其中包括:木兰科(Magnoliaceae)的鹅掌楸属(*Liriodendron*);松科(Pinaceae)的黄杉属(*Pseudotsuga*);杉科(Taxodiaceae)的水杉属(*Metasequoia*);三白



图中红色横线表示科进化时间，浅红色竖线表示距今 65~67 MYA 的大致位置，蓝色线条表示古老科在系统发育树上的位置。
Red horizontal line indicates evolution time course, light-red vertical line indicates approximate position 65 to 67 MYA, and blue lines indicate the position of ancient families on the phylogenetic tree.

图 1 神农架世界自然遗产地 175 科被子植物的 APG III 系统发育树
Fig. 1 Phylogenetic tree of 175 angiosperm families native to the Shennongjia World Natural Heritage Site (based on the APG III system)

表 1 神农架世界自然遗产地裸子植物古老属的起源时间、化石证据及所含种数
Table 1 Chinese ancient gymnosperm genera, origin time, fossil evidence, and species number within genera from the Shennongjia World Natural Heritage Site

属名 Genus	起源时间(MYA) Origin time	最早化石证据▲ Fossil evidence	世界/中国/ 神农架所含种数★ World/China/Shennongjia species number	备注 Note
银杏属 <i>Ginkgo</i>	173.3~280 ^[22]	三叠纪 Triassic	1/1/1	
冷杉属 <i>Abies</i>	130~270 ^[23]	始新世 Eocene	79/25/2	
油杉属 <i>Keteleeria</i>	130~270 ^[23]	晚白垩世 Late Cretaceous	4/4/1	
云杉属 <i>Picea</i>	130~270 ^[23]	晚白垩世 Late Cretaceous	52/23/3	
松属 <i>Pinus</i>	130~270 ^[23]	早白垩世 Early Cretaceous	155/28/5	
黄杉属 <i>Pseudotsuga</i>	130~270 ^[23]	渐新世至上新世 Oligocene-Pliocene	7/4/1	东亚-北美间断分布 Disjunct between East Asia and North America
铁杉属 <i>Tsuga</i>	130~270 ^[23]	始新世 Eocene	13/5/4	东亚北美间断分布 Disjunct between East Asia and North America
杉木属 <i>Cunninghamia</i> *	168~259 ^[24]	早白垩世 Early Cretaceous	2/2/1	
水杉属 <i>Metasequoia</i> *	168~259 ^[24]	早白垩世 Early Cretaceous	1/1/1	著名子遗植物 Famous relic plant
柏木属 <i>Cupressus</i> *	168~259 ^[24]	中侏罗世 Middle Jurassic	25/6/2	
刺柏属 <i>Juniperus</i> *	168~259 ^[24]	古新世 Paleocene	85/22/5	
侧柏属 <i>Platycladus</i> *	168~259 ^[24]	NA	1/1/1	东亚-北美间断分布，特有属 Disjunct between East Asia and North America, Endemic genus
三尖杉属 <i>Cephalotaxus</i> ☆	138~231 ^[25]	中新世 Middle Miocene	13/9/3	
穗花杉属 <i>Amentotaxus</i>	138~231 ^[25]	晚白垩世 Late Cretaceous	7/4/1	
红豆杉属 <i>Taxus</i>	138~231 ^[25]	中侏罗世 Middle Jurassic	12/5/2	
榧树属 <i>Torreya</i>	138~231 ^[25]	中侏罗世 Middle Jurassic	8/3/1	东亚-北美间断分布 Disjunct between East Asia and North America

注：*，克式系统将杉科并入柏科^[16]；▲，化石证据来源于应俊生和陈梦玲^[3]；☆，克式系统将三尖杉科并入红豆杉科^[16]；★，该属在世界/中国/神农架有分布的种数中，世界和中国的分布数据来源于应俊生和陈梦玲^[3]；MYA，距今百万年；NA，表示没有数据。
Notes：*，Taxodiaceae was merged into Cupressaceae by Christenhusz^[16]；▲，Fossil evidence sources are from Ying & Chen^[3]；☆，Cephalotaxaceae was merged into Taxaceae by Christenhusz^[16]；★，Genus distribution data of World / China are from Ying & Chen^[3]；MYA，Million years ago；NA，No data.

草科 (Saururaceae) 的蕺菜属 (*Houttuynia*, 40.2 MYA)；蜡梅科 (Calycanthaceae) 的蜡梅属 (*Chimonanthus*)；莲科 (Nelumbonaceae) 的莲属 (*Nelumbo*, 74.3 MYA)；木通科的串果藤属；小檗科 (Berberidaceae) 的鬼臼属 (*Dysosma*, 35.5 MYA)；罂粟科 (Papaveraceae) 的血水草属 (*Eomecon*, 71.1 MYA)；金缕梅科 (Hamamelidaceae) 的枫香树属 (*Liquidambar*, 38.7 MYA)；猕猴桃科 (Actinidiaceae) 的猕猴桃属 (*Actinidia*, 46.4 MYA) 和藤山柳属 (*Clematoclethra*, 23.2 MYA)；蔷薇科 (Rosaceae) 的小米空木属 (*Stephanandra*, 91.6 MYA)、棣棠花属 (*Kerria*, 27.5 MYA) 和鸡麻属 (*Rhodotypos*, 41.2 MYA)；五加科 (Araliaceae) 的通脱木属 (*Tetrapanax*, 26.0 MYA)；透骨草科 (Phrymaceae) 的透骨草属 (*Phryma*, 48.7 MYA) 等。

3 讨论

3.1 神农架世界自然遗产地种子植物科属的古老性

事实上，基于形态分类的恩格勒系统，在某些特征上无法承认趋同进化现象，而 APG III 分类系统采用 DNA 序列反映亲缘关系，可以有效地去除趋同进化在确定较大类群系统发育关系上的影响，这对于从科属角度定量研究植物区系古老性是非常有益的。本文结合 APG III 系统及相关文献，从被子植物科的基部类群多样性、裸子植物属的多样性、种子植物单种/寡种科属的多样性、种子植物的间断分布属等几个方面对神农架世界自然遗产地种子植物科属的古老性进行了分析。

有研究表明，中国有裸子植物 10 科 45 属 260 种 (全世界 12 科 84 属约 800 种)^[3, 15, 16]，李果等^[4]研究表明，中国有 6 个裸子植物多样性中心，

表 2 神农架世界自然遗产地被子植物科的基部类群多样性
Table 2 Diversity of basal families of angiosperms from the Shennongjia World Natural Heritage Site, China

科名 Family	起源时间 (MYA) Origin time	属数# Number of genera	种数# Number of species	备注 Note
木兰科 Magnoliaceae	84.5	15/11/5	246/100/14	鹅掌楸属, 东亚–北美间断分布 <i>Liriodendron</i> is disjunct between East Asia and North America
八角科 Illiciaceae [△]	61.5	1/1/1	42/28/3	
五味子科 Schisandraceae	122.5	2/2/2	50/30/7	北五味子属, 东亚–北美间断分布 <i>Schisandra</i> is disjunct between East Asia and North America
水青树科 Tetracentraceae	61.5	1/1/1	1/1/1	
领春木科 Eupteleaceae	165.9	1/1/1	2/1/1	
连香树科 Cercidiphyllaceae	55.8	1/1/1	2/1/1	
樟科 Lauraceae	60.4	45/22/9	3000/420/39	檫木属, 山胡椒属, 东亚–北美间断分布 <i>Sassafras</i> and <i>Lindera</i> are disjunct between East Asia and North America
毛茛科 Ranunculaceae	71.1	59/41/21	2500/720/101	
星叶草科 Circaeasteraceae	88.9	1/1/1	1/1/1	
金鱼藻科 Ceratophyllaceae	145.1	1/1/1	6/5/1	
莲科 Nelumbonaceae	148.6	1/1/1	2/1/1	
睡莲科 Nymphaeaceae	125.4	5/3/1	60/11/1	
小檗科 Berberidaceae	71.1	17/11/7	650/320/36	
木通科 Lardizabalaceae	88.9	9/6/6	50/40/12	串果藤属, 中国特有属, 东亚–北美间断分布 <i>Sinofranchetia</i> , an endemic genus of China, is disjunct between East Asia and North America
防己科 Menispermaceae	94.8	71/19/6	450/83/9	
马兜铃科 Aristolochiaceae	80.5	7/5/3	475/15/9	马蹄香属是该科的原始属, 华中起源 <i>Saruma</i> is the primitive genus of the family, originated in central China
胡椒科 Piperaceae	80.5	8/4/1	3000/70/1	
三白草科 Saururaceae	80.5	4/3/2	6/4/2	东亚–北美间断分布 Disjunct between East Asia and North America
金粟兰科 Chloranthaceae	135.8	4/3/1	70/15/4	
罂粟科 Papaveraceae ^{**}	142.2	23/11/10	200/62/37	
杜仲科 Eucommiaceae	108.0	1/1/1	2/1/1	
蜡梅科 Calycanthaceae	120.7	3/2/1	7/4/1	东亚–北美间断分布 Disjunct between East Asia and North America

注: **: APGⅢ将荷包牡丹科并入罂粟科; #: 属数、种数指世界/中国/神农架分布的属数、种数; △: APGⅢ将八角科并入五味子科。Smith^[26] 未将清风藤科 (APGⅢ进化时间为 110~185.7 MYA, Anderson *et al.*^[27]) 列入被子植物系统基部类群, 而吴征镒等^[20] 认为应该将其列入。该科全世界有 3 属 100 余种, 中国有 2 属 50 余种, 神农架地区有 2 属 11 种, 神农架地区占中国种数的 20% 以上。

Notes: **: Fumariaceae was merged into Papaveraceae by APGⅢ; #: Number of genera and species refers to the world / China / Shennongjia numbers; △: Illiciaceae was merged into Schisandraceae by APGⅢ. Smith^[26] did not include Sabiaceae (APGⅢ evolution time of 110 ~ 185.7 MYA, Anderson *et al.*^[27]) in the basal taxa of angiosperms, Wu *et al.*^[20] argued that it should be included. There are three genera and 100 species in the world, two genera and 50 species in China, and two genera and 11 species in Shennongjia, accounting for more than 20% of the total species in China.

其中华中山地(包括神农架世界自然遗产地)共分布有裸子植物 6 科 24 属 47 种, 为各中心最高。神农架世界自然遗产地裸子植物 6 科 16 属 35 种, 占该中心(华中山地)属、种的 67%和 74%, 是裸子植物在该中心的集中分布区。并且, 对于铁杉属(*Tsuga*)、红豆杉属(*Taxus*)等而言, 神农架世界自然遗产地占中国甚至世界总物种数的比例都非常高。显然, 神农架世界自然遗产地是中国裸子植物集中分布中心之一。

东亚尤其是华中植物区系的中国特有属在裸子植物和被子植物系统基部类群中有更高的多样性^[21], 反映了华中植物区系的古老性和完整性, 而神农架世界自然遗产地种子植物中国特有种占华中植物区系该类的比例高达 41%^[28], 是华中植物区系特有属的集中分布地。从古特单/寡型属来看(表 3), APGⅢ对应分析表明, 这些属应发生于第三纪期间或第三纪前, 神农架世界自然遗产地高等植物的古特单/寡型属非常丰富。某些古特单/寡型

表 3 神农架世界自然遗产地中国特有种子植物单型科及部分古特属
Table 3 Chinese endemic seed plant monotypic families and some ancient endemic genera from the Shennongjia World Natural Heritage Site

特有单型科 *	起源时间 (MYA)	部分古特属	起源时间 (MYA)
Endemic angiosperm monotypic family	Origin time	Ancient endemic genera	Origin time
伯乐树科 <i>Bretschneideraceae</i>	41.3	银杏属 <i>Ginkgo</i>	173.3~280
星叶草科 <i>Circaeasteraceae</i>	87.9	水杉属 <i>Metasequoia</i>	168~259
珙桐科 <i>Davidiaceae</i>	82~89	串果藤属 <i>Sinofranchetia</i>	44.4
十齿花科 <i>Dipentodontaceae</i>	69.2	杜仲属 <i>Eucommia</i>	108
幌菊科 <i>Ellisiophyllaceae</i>	43.3	金钱枫属 <i>Dipteronia</i>	41.4
杜仲科 <i>Eucommiaceae</i>	108	蜡梅属 <i>Chimonanthus</i>	60.4
银杏科 <i>Ginkgoaceae</i>	173.3	马蹄香属 <i>Saruma</i>	40.2
南天竹科 <i>Nandinaaceae</i>	35.5	牛鼻栓属 <i>Fortunearia</i>	38.7
透骨草科 <i>Phrymaceae</i>	48.7	青钱柳属 <i>Cyclocarya</i>	34.4
大血藤科 <i>Sargentodoxaceae</i>	44.4	青檀属 <i>Pteroceltis</i>	54.1
水青树科 <i>Tetracentraceae</i>	61.5	山白树属 <i>Sinowilsonia</i>	38.7
		双盾木属 <i>Dipelta</i>	35.1
		虾须草属 <i>Sheareria</i>	90
		斜萼草属 <i>Loxocalyx</i>	43.3
		崖白菜属 <i>Trienophora</i>	43.3
		珙桐属 <i>Davidia</i>	82~89

注：*，本文中国种子植物单型科分类标准来源于吴征镒等^[20]。如果按 APG III 系统，则中国只有 11 个单型科，神农架世界自然遗产地占其中 5 个科 (45%)。APG III 将伯乐树科并入叠珠树科；将珙桐科并入蓝果树科；将幌菊科并入车前草科；将南天竹科并入小檗科；将大血藤科并入木通科；将水青树科并入昆栏树科。

Notes: *，Chinese seed plant monotypic taxonomic criteria are from Wu *et al.*^[20]. Based on the APG III standard, there are 11 Chinese endemic seed plant monotypic families, with five (45%) distributed in the Shennongjia World Natural Heritage Site. APG III incorporated Bretschneideraceae into Akaniaceae, Davidiaceae into Nyssaceae, Ellisiophyllaceae into Plantaginaceae, Nandinaaceae into Berberidaceae, Sargentodoxaceae into Lardizabalaceae, and Tetracentraceae into Trochodendraceae.

属可能起源鄂西-川东地区(神农架世界自然遗产地为其核心)，如马蹄香属、珙桐属 (*Davidia*)、山白树属 (*Sinowilsonia*) 等^[1]。从种子植物的东亚-北美间断分布来看，除本研究 2.5 中提到的这些属外，已有研究得出中国东亚-北美间断分布的木本植物共有 34 科 49 属^[33]，而神农架世界自然遗产地就有 26 科 (占 77%) 34 属 (占 69%)。这些研究结果充分说明神农架世界自然遗产地为该分布类型的集中分布地。

此外，神农架世界自然遗产地拥有丰富的古植物化石和孢粉证据^[34-36]表明，第三纪前 (距今 65 MYA 前) 神农架世界自然遗产地古植物区系已基本形成。总之，APG III 研究并结合其他证据的分析表明，神农架世界自然遗产地植物区系中的种子植物具有古老性和子遗性特点。

3.2 神农架世界自然遗产地种子植物区系古老性的生物地理成因

环境变化对区系格局的形成有重要影响。喜马拉雅隆起对东亚季风形成、中国区的环境分异以及植物区系格局的形成有着关键、深远的影响。在渐新世末至中新世早期至 20 MYA 时，喜马拉雅抬升

至 2000 m，这时东亚季风开始出现，中国的气候格局发生变化，由此中国植物区系逐步向现代类型演变。在此之前，中国中部东西方向有一条宽阔的干旱带，这条干旱带的东部在渐新世末向北偏移。第四纪冰期振荡，曾经在北方分布的植物或绝灭或南迁，如水杉、银杏等。而神农架世界自然遗产地地处秦巴山地，地形复杂，没有像欧洲、北美大陆那样遭受第四纪冰川入侵；同时，青藏高原的隆起使这里形成了全球同纬度温暖湿润的北亚热带季风气候，这是神农架世界自然遗产地植物区系具古老特点的主要生物地理成因^[1]。

4 结论

综上所述，神农架世界自然遗产地植物区系具有古老性和子遗性的特点，并且植物区系在进化上古老而连续^[3,20]，忠实地记录了华中植物区系在过去各个地质年代的生态和进化过程，是神农架世界自然遗产地突出普遍价值的具体体现，这对中国植物区系和系统发育研究具有重要意义。今后还需采用植物系统发育区系地理学等方法对比分析神农架与周边地区植物区系古老性的差异，进一步揭示神

农架植物区系的特点, 为神农架世界自然遗产地的遗产价值提供更多证据。

参考文献:

- [1] 应俊生, 马成功, 张志松. 鄂西神农架地区的植被和植物区系[J]. 植物分类学报, 1979, 17(3): 41–60.
Ying JS, Ma CG, Zhang ZS. Observations of the flora and vegetation of Mt. Shennongjia in Western Hupeh, China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1979, 17(3): 41–60.
- [2] 吴鲁夫. 历史植物地理学[M]. 北京: 科学出版社, 1964.
- [3] 应俊生, 陈梦玲. 中国植物地理[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2011.
- [4] 李果, 沈泽昊, 应俊生, 方精云. 中国裸子植物物种丰富度空间格局与多样性中心[J]. 生物多样性, 2009, 17(3): 272–279.
Li G, Shen ZH, Ying JS, Fang JY. The spatial pattern of species richness and diversity centers of gymnospermin China[J]. *Biodiversity Science*, 2009, 17(3): 272–279.
- [5] 魏新增, 何东, 江明喜, 黄汉东, 杨敬元, 喻杰. 神农架山地河岸带中珍稀植物群落特征[J]. 武汉植物学研究, 2009, 27(6): 607–616.
Wei XZ, He D, Jiang MX, Huang HD, Yang JY, Yu J. Characteristics of Riparian Rare Plant Communities on the Shennongjia Mountains, central China[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, 27(6): 607–616.
- [6] 贺昌锐, 陈芳清. 神农架种子植物中国特有属的分析[J]. 广西植物, 1997, 17(4): 317–320.
He CR, Chen FQ. The analysis of Chinese endemic genera of the spermatophytes in Shennongjia [J]. *Guihaia*, 1997, 17(4): 317–320.
- [7] 江明喜, 邓红兵, 蔡庆华. 神农架地区珍稀植物沿河岸带的分布格局及其保护意义[J]. 应用生态学报, 2002, 13(11): 1373–1376.
Jiang MX, Deng HB, Cai QH. Distribution pattern of rare plants along riparian zone and its implication for conservation in Shennongjia area [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(11): 1373–1376.
- [8] 熊丹, 陈发菊, 李雪萍, 梁宏伟, 何正权. 神农架地区濒危植物香果树的遗传多样性研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(6): 1272–1276.
Xiong D, Chen FJ, Li XP, Liang HW, He ZQ. Genetic diversity of endangered *Emmenopterys* in Shennongjia region of Hubei Province [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(6): 1272–1276.
- [9] 郑重. 神农架维管植物区系初步研究[J]. 武汉植物学研究, 1993, 11(2): 137–148.
Zheng Z. A preliminary study on the flora of vascular plants in Shennongjia, China [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1993, 11(2): 137–148.
- [10] 蒲云海, 张应坤, 江明喜, 石道良, 曹国斌, 郑德国. 神农架北坡堵河源自然保护区植物多样性研究[J]. 武汉植物学研究, 2006, 24(4): 327–332.
Pu YH, Zhang YS, Jiang MX, Shi DL, Cao GB, Zhen DG. Study on plant diversity of Duheyuan Nature Reserve on the northern slope of Mt. Shennongjia, Hubei, China [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2006, 24(4): 327–332.
- [11] 李亭亭, 汪正祥, 龚苗, 雷耘, 林丽群, 戴璨, 任雁. 神农架国家级自然保护区川金丝猴栖息地的植物群落分类及特征[J]. 植物科学学报, 2016, 34(4): 563–574.
Li TT, Wang ZX, Gong M, Lei Y, Lin LQ, Dai C, Ren Y. Classification and characteristics of plant communities in *Rhinopithecus roxellana* habitat at Shennongjia National Nature Reserve [J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(4): 563–574.
- [12] TAP Group. An ordinal classification for the families of flowering plants [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 1998, 85(4): 531–553.
- [13] TAP Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants; APG III [J]. *Bot J Linn Soc*, 2016, 181(2): 105–121.
- [14] 谢宗强, 申国珍, 周友兵, 樊大勇, 徐文婷, 高贤明, 等. 神农架世界自然遗产地的全球突出普遍价值及其保护[J]. 生物多样性, 2017, 25(5): 498–503.
Xie ZQ, Shen GZ, Zhou YB, Fan DY, Xu WT, Gao XM, et al. Outstanding universal value and conservation of Shennongjia World Natural Heritage Site [J]. *Biodiversity Science*, 2017, 25(5): 498–503.
- [15] 杨永. 中国裸子植物的多样性和地理分布[J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 243–246.
Yang Y. Diversity and distribution of gymnosperms in China [J]. *Biodiversity Science*, 2015, 23(2): 243–246.
- [16] Christenhusz MJM, Reveal JL, Farjon A, Gardner MF, Mill RR, Chase MW. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms [J]. *Phytotaxa*, 2011, 19(1): 55–70.
- [17] Hilu K, Borsch T, Muller K, Soltis DE, Soltis PS, Savolainen V, et al. Angiosperm phylogeny based on matK sequence information [J]. *Am J Bot*, 2003, 90(12): 1758–1766.
- [18] Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution [J]. *Bioinformatics*, 2008, 24(18): 2098–2100.
- [19] 刘冰, 叶建飞, 刘凤, 汪远, 杨永, 赖阳均, 曾刚, 林秦文. 中国被子植物科属概览: 依据 APG III 系统 [J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 225–231.
Liu B, Ye JF, Liu S, Wang Y, Yang Y, Lai YJ, Zeng G, Lin QW. Families and genera of Chinese angiosperms: a

- synoptic classification based on APG III [J]. *Biodiversity Science*, 2015, 23(2): 225–231.
- [20] 吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [21] Qian H. A comparison of generic endemism of vascular plants between East Asia and North America [J]. *Int J Plant Sci*, 2001, 162(1): 191–199.
- [22] Tank DC, Eastman JM, Pennell MW, Soltis PS, Soltis DE, Hinchliff CE, Brown JW, Sessa EB, Harmon LJ. Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: Increased diversification rates often follow whole genome duplications [J]. *New Phytol*, 2015, 207(2): 454–467.
- [23] Gernandt DS, Magallón S, López GG, Flores OZ, Willard A, Liston A. Use of simultaneous analyses to guide fossil-based calibrations of Pinaceae phylogeny [J]. *Int J Plant Sci*, 2008, 169(8): 1986–1999.
- [24] Mao K, Milne RI, Zhang L, Peng Y, Liu J, Thomas P, Mill RR, Renner SR. Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea [J]. *PNAS*, 2012, 109(20): 7793–7798.
- [25] Won H, Renner SS. Dating dispersal and radiation in the gymnosperm *Gnetum* (Gnetales) —clock calibration when outgroups relationships are uncertain [J]. *Systematic Biol*, 2006, 55(4): 610–622.
- [26] Smith AC. The presence of primitive angiosperms in the Amazon basin and its significance in indication migrational routes [J]. *Atlas Simpos Biota Amaz*, 1967, 4: 37–59.
- [27] Anderson CL, Bremer K, Friis EM. Dating phylogenetically basal eudicots using rbcL sequences and multiple fossil reference points [J]. *Am J Bot*, 2005, 92(10): 1737–1748.
- [28] 祁承经, 喻勋林, 郑重, 尹国萍. 华中植物区的特有种子植物 [J]. 中南林学院学报, 1998, 18(1): 1–4.
- Qi CJ, Yu XL, Zheng Z, Yin GP. Notes on endemic seed plants in the floristic region of central China [J]. *Journal of Central South Forestry University*, 1998, 18(1): 1–4.
- [29] 吴征镒, 孙航, 周浙昆, 彭华, 李德铎. 中国植物区系中的特性及其起源和分化 [J]. 云南植物研究, 2005, 27(6): 577–604.
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Peng H, Li DZ. Origin and differentiation of endemism in the flora of China [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2005, 27(6): 577–604.
- [30] Zhou Z, Zhang S. The missing link in ginkgo evolution [J]. *Nature*, 2003, 423: 821–822.
- [31] Martínezmillán M. Fossil record and age of the Asteridae [J]. *Bot Rev*, 2010, 76(1): 83–135.
- [32] Manchester SR. Biogeographical relationships of North American tertiary floras [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 1999, 86(2): 472–522.
- [33] 方彦. 东亚–北美木本植物间断分布的研究 [J]. 南京林业大学学报, 1996, 20(3): 91–94.
- Fang Y. A study of disjunct distribution of woody plants in East Asia–North America [J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 1996, 20(3): 91–94.
- [34] 冯少南, 许寿永, 林甲兴. 长江三峡地区生物地层学(3) [M]. 北京: 地质出版社, 1984.
- [35] 黎文本, 尚玉珂. 鄂西中生代含煤地层中的孢粉组合 [J]. 古生物学报, 1980, 19(3): 201–219.
- Li WB, Shang YK. Spore-pollen assemblages from the mesozoic coal series of western Hubei [J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 1980, 19(3): 201–219.
- [36] 李旭兵, 孟繁松. 鄂西香溪组植物化石的新发现及时代问题 [J]. 华南地质与矿产, 2002(4): 35–40.
- Li XB, Meng FS. New palaeo-plants and their age from the Xiangxi formation of western Hubei [J]. *Geology and Mineral Resources of South China*, 2002(4): 35–40.

(责任编辑: 张平)