

海桑科的系统进化及地理分布

王瑞江, 陈忠毅

(中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650)

摘要: 对海桑科植物的系统学进行了分析, 并对海桑属的两个组进行了修订, 即以柱头头状为主要特征的海桑组和柱头蘑菇状为主要特征的无瓣海桑组。结合海桑科海桑属植物的古孢粉学、细胞学以及古气候等资料, 可以推论出海桑科植物的起源时间为早始新世, 起源地点为特提斯海岸, 3 条可能的主要扩散途径是从起源中心向南沿着岛屿扩散到澳大利亚, 向西扩散经过印度扩散至非洲, 向北沿着海岸向日本散布。第四纪的冰川作用对海桑科植物的现代分布产生了重要的影响。

关键词: 海桑科; 系统进化; 生物地理

中图分类号: Q941 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2002)03-0214-06

Systematics and biogeography study on the family Sonneratiaceae

WANG Rui-jiang, CHEN Zhong-yi

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: The two sections in the genus *Sonneratia* L. f. are amended basing on a detailed morphological study. Sect. *Sonneratia* is characterized by capitate stigmas, whereas sect. *Pseudosonneratia* has peltate stigmas. The timing and centre of the origin of the family, and its putative routes of dispersal are also discussed. After considering palaeo-geography, palaeo-climate and fossil distribution data, we can conclude that the Sonneratiaceae originated in the Tethyan region in the early Eocene. Three dispersal patterns are suggested: westwards to Africa via India; northwards to Japan along the coastline; and southwards to Australia via the Malayan archipelagos. The global glaciation, which occurred during the Quaternary period, also played an important role in creating the present distribution pattern of the family.

Key words: Sonneratiaceae; systematics; biogeography

海桑科最早是由 Niedenzu 在 1893 年 Blattiaceae 建立的。然而, 长期以来, 不同的分类学家根据各自的研究将海桑科分别放入安石榴科(Punicaceae), 千屈菜科(Lythraceae), 桃金娘科(Myrtaceae)或隐翼科(Crypteroniaceae)。Engler 于 1897 年建立了海桑科(Sonneratiaceae), 根据《国际植物命名法规》, 海桑科(Sonneratiaceae)作为保留名

代替了以往的名称。

本科的模式属为海桑属, 同样, 海桑属(*Sonneratia* L. f.) 也是作为保留名而代替了 Adanson 在 1763 年发表的 *Blatti* 这个属名, 本属的模式种为 *S. acida* L. f.。海桑科的另一个属是 Buchanan-Hamilton 在 1835 年发表的八宝树属(*Duabanga*), 其模式植物是八宝树(*Duabanga grandiflora* (Roxb.)

收稿日期: 2000-08-07

作者简介: 王瑞江(1968-), 男, 河北新乐人, 硕士, 助理研究员, 从事高等植物的系统演化研究。

基金项目: 广东省林业厅和广东省海洋资源研究发展中心资助项目(137)

Walp.)。

海桑科植物共有 2 属 12 种,主要分布在旧世界的热带地区,其中的海桑属植物为热带和亚热带海岸红树林群落乔木层基本组成种类,而八宝树属则生长在陆地上的热带雨林和常绿阔叶林中。水生的海桑属和陆生的八宝树属组成了海桑科植物的全部种类,对其分类、进化及地理分布的研究将对揭示其它含有红树林植物的科的系统演化具有重要意义。

的意义。

1 海桑科的分类系统和演化趋势

根据生境的不同,海桑科植物被分成 2 个界限明显的属,海桑属和八宝树属。根据近年来国内外植物分类学家对本科植物的不断深入研究,本科植物的分类及系统进化有了进一步的发展^[1~7]。根据目前的研究结果,海桑科植物的分类系统如下:

1. 海滨植物;花序顶生,花 1~3 朵,花瓣无或狭窄;浆果;染色体基数 $X=11$ (海桑属 *Sonneratia* L. f.)。

2. 花柱柱头较小,呈头状或钉帽状(海桑组 Sect. I. *Sonneratia*)。

3. 花瓣明显,狭带状,红色或白色。

4. 花瓣红色。

5. 雄蕊的花丝红色。

6. 叶的长宽比常小于 2。

7. 花蕾中部缢缩不明显;种子多数 1. 海桑(*S. caesularis*(L.) Eng.)

7. 花蕾中部缢缩明显;种子无或数颗 2. 拟海桑(*S. × gulngai* N. C. Duke)

6. 叶的长宽比常大于 2 3. 澳洲海桑(*S. × urama* N. C. Duke)

5. 雄蕊的花丝白色 4. 披针叶海桑(*S. lanceolata* Bl.)

4. 花瓣白色 5. 杯萼海桑(*S. alba* Smith.)

3. 花瓣不明显,花丝状,白色。

8. 萼片平滑,没有瘤状突起。

9. 叶顶端近圆形或凹陷 6. 凹叶海桑(*S. griffithii* Kurz)

9. 叶顶端钝圆,突出 7. 海南海桑(*S. × hainanensis* Ko, E. Y. Chen et W. Y. Chen)

8. 萼片表面具小瘤状突起 8. 卵叶海桑(*S. ovata* Backer.)

2. 花柱柱头较大,呈蘑菇状或盾状(无瓣海桑组 Sect. II. *Pseudosonneratia*) 9. 无瓣海桑(*S. apetala* Buch. -Ham.)

1. 陆生植物;花序顶生,花 5 至多数,花瓣较宽;蒴果;染色体基数 $X=12$ (*Duabanga* B. -H.)。

10. 雄蕊二列,50 多枚,花常 6 基数 10. 八宝树(*D. grandiflora* (Roxb. ex DC.) Walp.)

10. 雄蕊单列,不到 50 枚,花常 4 或 5 基数。

11. 雄蕊 12 枚 11. 爪哇八宝树(*D. moluccana* Bl.)

11. 雄蕊 24~25 枚,花 4 基数 12. 细花八宝树(*D. taylorii* Jay.)

在海桑属植物中,高蕴璋曾根据花瓣的有无分为海桑组和拟海桑组,但在对某些种类的归属上存在明显的不妥^[8]。后来,她纠正了以前的观点,对海桑属的种类重新作了分组^[9]。陈泽谦通过对国产海桑属植物进行详细的解剖学研究,发现在其花瓣位置上,线形花瓣与退化雄蕊往往出现着生位置和形状近似的现象,两者极易发生混淆^[10]。Duke 等也曾认为依据花瓣的有无对海桑属植物进行分类容易引起误解^[7],因此,这里仅根据本属植物柱头的形状分为两组:海桑组和无瓣海桑组。

组 I 海桑组

Sect. I. *Sonneratia* Ko in Acta Phytotax. Sin.

23(4):311~314(1985), pro parte

Stigmata capitata, petala ensiformia vel sublata, manifesta vel fugacibus similibus staminodia. Species in Asia austro-orientali et Australia dispersae.

Typus sect.: *S. caesularis* (L.) Engl. (*S. acida* Linn. f.).

柱头头状,花瓣狭带状或线形,明显或退化如雄蕊。分布在东南亚和大洋洲地区。

本组包括:1. 海桑(*S. caesularis*), 2. 杯萼海桑(*S. alba*), 3. 凹叶海桑(*S. griffithii*), 4. 卵叶海桑(*S. ovata*), 5. 披针叶海桑(*S. lanceolata*), 6. 海南海桑(*S. × hainanensis*), 7. 拟海桑(*S. × gulngai*), 8. 澳

洲海桑(*S. ×urama*)。

组 II 无瓣海桑组

Sect. II. *Pseudosonneratia* Ko in Acta Phytotax.

Sin. 23(4): 311~314 (1985), pro parte

Stigmata peltata, petala nulla. Species in Asia austro-occidentali distributae.

Typus sect.: *S. apetala* Buch. -Ham.

柱头蘑菇状,花瓣缺如。分布在亚洲西南部。

本组包括无瓣海桑(*S. apetala* B. -H.)

2 科的分布

海桑科植物的现代分布区主要为旧世界的热带和亚热带地区。从非洲东部及其附近岛屿经大洋洲到密克罗尼亚、美拉尼西亚和马来群岛,分布的南北界限一般在南、北回归线之间。海桑属植物全部生长在海滨地区,而八宝树属植物则生长在不低于 1 500 m 中低海拔地区的沟谷雨林中生长^[3,6]。目前在美洲地区尚无该科植物的分布记录。

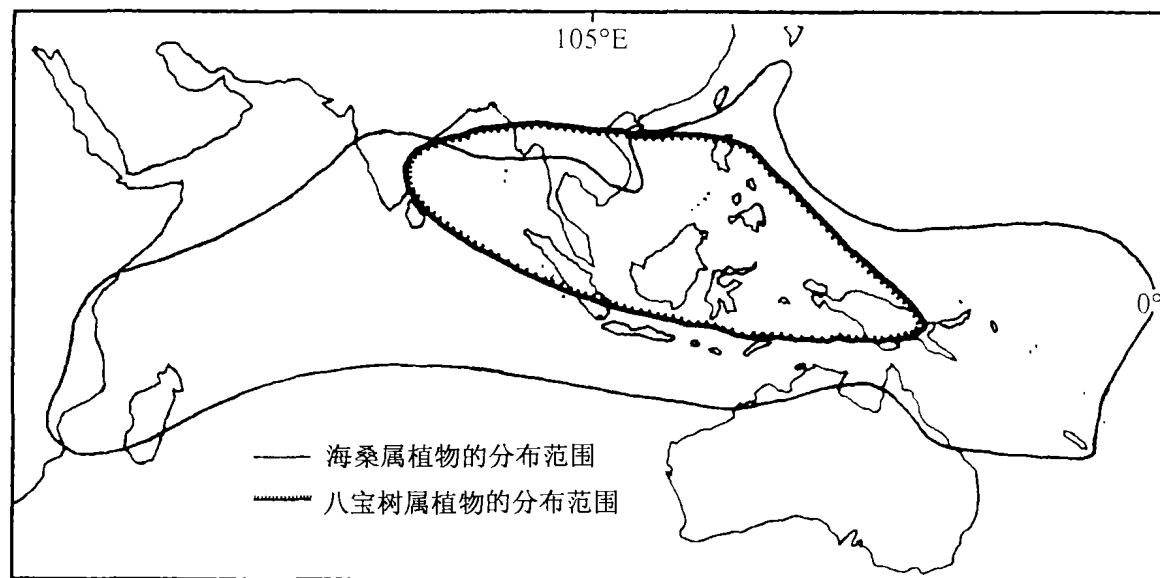


图 1 海桑科植物的现代地理分布

Fig. 1 The modern distribution of the species in family Sonneratiaceae

3 属的系统位置及其分布式样

3.1 海桑属

海桑属植物为海桑科中较原始的属,本属植物的染色体基数 $X=11$ 。从图 1 中可以看出,海桑属植物主要分布在亚洲、大洋洲和非洲东部地区,全属植物种类有 6 种 3 变种,根据柱头的形状,将本属分为 2 组:海桑组和无瓣海桑组。

3.1.1 海桑组 本组植物花较大,柱头头状,稍微膨大,花瓣红色或白色,或有时退化成不育雄蕊或仅为花丝状。本组中分布范围最广的是杯萼海桑,其次为海桑。杯萼海桑的分布地区几乎遍及旧世界的热带地区,海桑的生长则从中南半岛东部向东至大洋洲及北部的马来群岛地区,其它种类则多在这个地区内的部分地域内有分布。另外,值得注意的是,

在这个组中有 3 个杂交种,这些杂交种在本组植物生长重叠的区域都有可能存在,目前,在澳大利亚北部发现有 3 个杂交种的生长,它们的亲本种是杯萼海桑、海桑、披针叶海桑或卵叶海桑^[1,2]。在中国海南岛及马来西亚地区也有 2 个杂交种,它们的亲本种为杯萼海桑、海桑或卵叶海桑^[4]。

3.1.2 无瓣海桑组 本组植物的花较小,柱头蘑菇状,较大,花瓣缺如。本组植物仅一个种,即无瓣海桑。这个种主要分布孟加拉湾西岸地区的印度、斯里兰卡和孟加拉国。近年来,我国在海南岛及广东沿海地区大量引种栽培了无瓣海桑,以期能为海岸防护带来积极作用^[11]。海桑属植物的化石发现较多,范围也较广。本属植物的花粉化石标本已经在许多地区被相继发现,并被命名为 *Florschuetzia*。Germeraad 通过对热带地区第三纪沉积地层进行研

究,发现 *Florschuetzia* 在东南亚,特别是马来西亚一带的渐新世和中新世地层中相当丰富^[12]。Muller 通过对以往的发表的本属植物花粉的化石标本进行检查和分析^[13],确认并肯定了 Leopold (1969) 在太平洋马绍尔群岛、帕果和斐济的中新世地层中所发现的杯萼海桑 (*F. meridionalis* (= *S. alba*)) 的花粉化石、Sohma 在印度尼西亚第三纪晚上新世至第四纪早更新世地层中发现的杯萼海桑的花粉化石^[14]、Khan 在新几内亚晚中新世发现的海桑 (*F. levipoli* (= *S. caseolaris*)) 和杯萼海桑 (*F. meridionalis*) 的花粉化石^[15],同时,又否定了 Cookson 和 Pike (1954) 在大洋洲上新世地层中发现的认为是海桑的 *Santalumidites cainozoicus* 花粉化石、Venkatachala 和 Kar

在印度始新世地层中发现的认为是海桑属的 *Sonneratiopollis bellus* 和 *Jugopollis tetraporites* 花粉化石^[16]以及 Rawat 等 (1977) 在印度始新世地层中发现的 *Florschuetzia minutus* 花粉化石。

孙绍先以及郑卓和周昆叔也报道了在我国香港第四纪晚更新世地层中、韩江三角洲全新世地层中、雷州半岛南部和湛江地区早更新世地层中均含有或多或少的海桑属 (*Sonneratia* cf. *alba*) 植物的花粉化石,而在珠江三角洲上游地区等地的第四纪地层中基本上见不到海桑属植物的花粉^[17,18],这表明海桑植物只局部分布在靠海一方的狭窄地带中。此外,在日本的西南部和中部也发现了海桑属植物的花粉化石。

表 1 海桑科植物在世界各区的分布

Table 1 The distribution of the family Sonneratiaceae species in the world

属名 Genera	泛北极域 Holarctis	古热带域 Palaeotropis						澳大利亚域 Australis
	东亚区 Eastern Asiatic Region	苏丹-赞比亚区 Sudano- Zambezian Region	马达加斯加区 Madagascan Region	印度区 Indian Region	印度支那区 Indochinese Region	马来西亚区 Malesian Region	波利尼西亚区 Polynesian Region	东北澳大利亚区 Northeast Australian Region
海桑属 <i>Sonneratia</i>	—	1	1	3	6	8	2	6
八宝树属 <i>Duabanga</i>	1	0	0	1	1	3	0	0
总计 Total	1	1	1	4	7	9	2	6

另外,据 Muller 记载,Louvet (1975) 记录了从非洲利比亚中始新世地层中发现的与海桑属植物的木材极为相似的化石标本^[13]。

3.2 八宝树属

八宝树属共 3 个种,全部为陆生植物,本属植物的染色体基数 $X=12$,为海桑科植物中较进化的类群,在这个属的植物中常常有多倍体的发生。分布在印度、东南亚、马来西亚一直到新几内亚地区。目前尚未发现本属植物花粉或其它部分化石的相关报道,但 Muller 通过比较本属植物与海桑属植物的花粉特征,发现本属植物的花粉与未成熟的海桑的花粉相似,且同卵叶海桑的花粉粒大小相近^[19]。

虽然与成熟的海桑属植物如海桑、杯萼海桑的花粉相比,八宝树属植物的花粉较小,并且化石花粉的个体也相对较小,但是,这并不能说明八宝树属植物的原始性。因为,在长期演化过程中,海桑属植物对盐生的环境的适应使其某些器官的特征发生了相应的变化,并且与动物传粉模式的协同演化也促进了这些特征的进一步发展。

4 种的分布

4.1 在世界的分布

按照 Takhtajan 对于世界植物区系的划分^[20],海桑科植物在各区的分布表 1 所示。

从上表可以看出,各分布区种类由多到少的顺序是:马来西亚区(9 种)、印度支那区(7 种)、东北澳大利亚区(6 种/1 个特有杂交种)、印度区(4 种)、波利尼西亚区(2 种)、苏丹—赞比亚区(1 种)、马达加斯加区(1 种)、东亚区(1 种)。本科植物的现代分布中心为亚洲的印度支那区和马来西亚区,并且,这两个区也是海桑属和八宝树属植物的现代分布中心。目前仅在东北澳大利亚区发现一个特有杂交种,说明在这个地区植物的起源稍晚于其它地区。

4.2 在中国的分布

我国自然生长的海桑科海桑属植物有 6 种,其中包括 2 个杂交种,近年来又引种了无瓣海桑,使我国本属植物增加到 7 种,这些种类全部自然生长在海南岛。八宝树属自然生长的种类有 1 种,即大花八

宝树(*D. grandiflora*),生长在云南南部地区的常绿阔叶林中,后来在海南也引种了细花八宝树(*D. taylorii*)。根据吴征镒对于中国植物区系的划分^[21],海桑科植物在中国各亚区的分布地区主要是古热带植物区的马来亚植物亚区的南海地区和滇、缅、泰地区,因此,这一亚区是中国海桑科植物演化分布最重要的地区。

5 讨 论

5.1 分布区中心

确定分布区中心的原则是以:(1)种类分布最

多的地区;(2)类型(属组)分布最多的地区。按照对本科两个属及种类在世界上的分布的分析和统计,印度支那区和马来西亚区无疑是本科植物的第一分布区中心。

5.2 起源的时间和地点

根据目前发现的海桑科海桑属植物的花粉化石的分布地点,并结合古地理资料,可以得出海桑科是从早第三纪的始新世才开始迅速演化和发展起来的亚洲属,极可能起源于古老的特提斯海岸。

5.3 散布的途径

本科植物起源以后,海桑科植物在第三纪的大

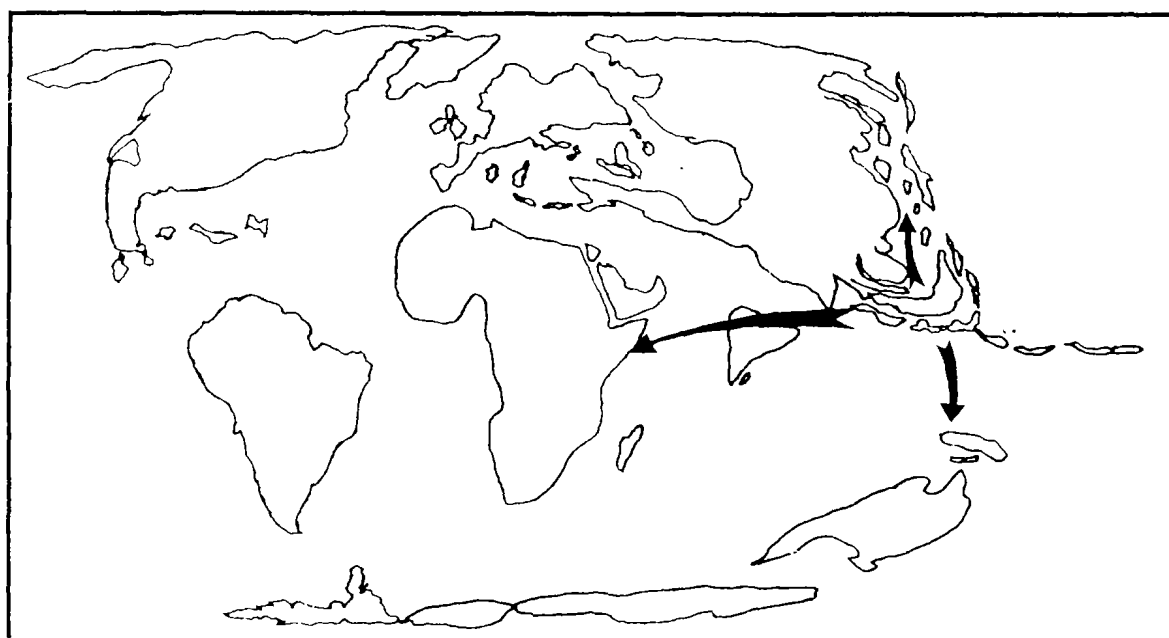


图 2 海桑科植物在第三纪时期的散布途径

Fig. 2 The dispersal routes of the family Sonneratiaceae during the Tertiary time

间冰期的温暖环境中得到了充分发展,并开始随着特提斯海岸岛屿向南漂移和印度板块向北漂移,从起源地向四周地区扩散,这个过程一直持续到中新世才达到其最广的分布范围。根据古地质学资料,可推测出海桑属植物可能的扩散途径主要有 3 条:第一是从特提斯海岸向北沿中国沿海至日本西南部和中部地区,第二是向东南经新几内亚到达澳大利亚东北部地区,第三是向西经印度到马达加斯加和非洲东部沿海地区(图 2)。

在长达数千万年的演化过程中,海桑科植物中的一支——八宝树属从海岸走向了陆地,并逐渐适

应了雨林的环境,出现了板根现象,同时在传粉机制上,花粉粒的大小也与昆虫传粉者相协调发展。海桑属植物则继续留在海岸地区,以蝙蝠为主要传粉者的本属植物的花粉体积也逐渐增大,这一方面有利于传粉,另一方面也是对盐质环境的一种生态适应。

同时,形态学及细胞学资料对揭示散布途径也起了很大的作用。Muller 和 Hou-Liu(1966)研究了马来西亚的海桑属植物后发现了杂交现象^[22],王瑞江等通过对国产海桑属植物进行了研究了发现了 2 个杂交种的存在^[4,23],这在某种程度上反映了其起源

时间较近。

5.4 现代分布区形成的原因

第四纪冰期是导致目前海桑科植物分布格局形成的主要原因, 第四纪冰期和间冰期的更迭冰川的进退对于现代植物区系的分布和演化产生巨大影响。日本中部和西南部以及广东韩江三角洲、湛江和雷州地区以及香港的海桑属植物在这个时期因气候变冷而逐渐灭绝, 而在海南岛、印度半岛、太平洋群岛及印尼群岛受第四纪冰川的影响较小, 所以目前这些地区生长着与古地质时期分布范围相近的海桑科植物。

由于海桑科植物的起源时间较晚, 因此, 第四纪冰期的发生和印度板块向北漂移并与亚洲板块撞击使喜马拉雅地区不断抬升, 阻断了海桑科植物向非洲地区的进一步扩散, 这成为目前海桑科植物仅在旧世界热带地区生长的主要原因。

参考文献:

- [1] Duke N C. A mangrove hybrid, *Sonneratia* $\times$ *gulngai* (Sonneratiaceae) from North-eastern Australia [J]. *Austrobaileya*, 1984, **2**(1): 103—105.
- [2] Duke N C. A mangrove hybrid, *Sonneratia* $\times$ *urama* (Sonneratiaceae) from Northern Australia and Southern New Guinea [J]. *Australian Systematic Botany*, 1994, **7**(5): 521—526.
- [3] 高蕴璋. 海桑科. 中国植物志(第 52 卷第 2 分册) [M]. 北京: 科学出版社, 1983. 111—118.
- [4] 王瑞江, 陈忠毅, 陈二英, 等. 国产海桑属植物的两个杂交种[J]. 广西植物, 1999, **19**(3): 199—204.
- [5] Backer C A, Van Steenis C G G J. Sonneratiaceae [M]. *F. Mal.*, 1951. I. **4**: 280—288.
- [6] Jayaweera D M A. The genus *Duabanga* [J]. *Journ. Arn. Arb.*, 1967, **48**: 89—100.
- [7] Duke N C, Jackes B R. Revision of *Sonneratia* in Australia [J]. *Blumea*, 1987, **32**: 277—302.
- [8] 高蕴璋. 海桑属的新分类群[J]. 植物分类学报, 1985, **23**(4): 311—314.
- [9] 高蕴璋. 中国海桑属小志[J]. 热带亚热带植物学报, 1993, **1**(1): 11—13.
- [10] 陈泽谦. 国产海桑属(*Sonneratia* Linn. f.)植物的形态解剖[J]. 热带亚热带植物学报, 1996, **4**(2): 18—24.
- [11] 王瑞江, 陈忠毅, 高蕴璋, 等. 无瓣海桑的北移. 中国植物学会六十五周年年会学术报告及论文摘要汇编[C]. 北京: 中国林业出版社, 1998. 601—602.
- [12] Germeraad J H, Hopping C A, Muller J. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas [J]. *Rev. Palaeobot. palynol.*, 1968, **6**: 189—348.
- [13] Muller J. New observations on pollen morphology and fossil distribution of the genus *Sonneratia* (Sonneratiaceae) [J]. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1978, **26**: 277—300.
- [14] Sohnia K. *Florschuetzia*, a fossil Sonneratioid pollen genus from Sulawesi, Indonesia [J]. *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4th Ser. Biol.*, 1973, **36**: 261—266.
- [15] Khan A M. Palynology of Neogene sediments from Papua (New Guinea), stratigraphic boundaries [J]. *Pollen Spores*, 1974, **16**: 265—284.
- [16] Venkatachala B S, Kar R K. Palynology of the Tertiary sediments of Kutch spores and pollen from borehole no. 14 [J]. *Palaeobotanist*, 1969, **17**: 157—178.
- [17] 孙绍先. 海桑属花粉在南海晚第四纪地层中的分布及其意义[J]. 热带海洋, 1991, **10**(1): 21—24.
- [18] 郑卓, 周昆叔. 海桑属花粉在广东沿岸晚更新世地层的发现[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1995, **34**(4): 88—92.
- [19] Muller J. A palynological study of the genus *Sonneratia* (Sonneratiaceae) [J]. *Pollen Spores*, 1969, **11**: 223—298.
- [20] 塔赫他间. 世界植物区系区划(黄观程译 1988) [M]. 北京: 科学出版社, 1978.
- [21] 吴征镒. 论中国植物区系的分区问题[J]. 云南植物研究, 1979, **1**(1): 1—20.
- [22] Muller J, Hou-Liu S Y. Hybrids and chromosomes in the genus *Sonneratia* (Sonneratiaceae) [J]. *Blumea*, 1966, **14**(2): 337—343.
- [23] 王瑞江, 陈忠毅, 黄向旭. 国产红树林植物的染色体计数[J]. 热带亚热带植物学报, 1998, **6**(1): 40—46.