

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2017.30305

刘玉萍, 刘涛, 吕婷, 周勇辉, 张晓宇, 苏旭. 赖草属的地理分布及其起源散布[J]. 植物科学学报, 2017, 35(3): 305-317

Liu YP, Liu T, Lü T, Zhou YH, Zhang XY, Su X. Geographical distribution, origin, and dispersal of *Leymus* Hochst. (Poaceae) [J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(3): 305-317

赖草属的地理分布及其起源散布

刘玉萍, 刘涛, 吕婷, 周勇辉, 张晓宇, 苏旭*

(青海师范大学生命与地理科学学院, 青藏高原药用动植物资源重点实验室, 青海省自然地理与环境过程重点实验室, 青藏高原环境与资源教育部重点实验室, 西宁 810008)

摘要: 为了探讨赖草属 (*Leymus* Hochst.) 植物的地理分布及起源散布, 通过野外调查、标本查阅和文献搜集, 同时结合地史、气候及类群演化关系的综合分析, 对其地理分布及起源散布进行了整理和研究。结果显示, 赖草属植物有 3 组 53 种(含变种), 主要分布于欧亚大陆和北美地区; 中国有 3 组 40 种(含变种), 主要分布于西北、华北、东北以及西南地区, 也是该属种类最为集中的区域; 尤其是新疆北部的阿尔泰地区及青藏高原东北部的唐古特地区又是中国该属分布相对密集之地, 有 3 组 22 种, 并且其间不同等级、不同系统演化水平的类群均有分布, 是该属的现代分布中心。同时, 阿尔泰地区多汇集赖草属不同等级的原始类群和外类群, 故该地区极有可能是该属的起源地, 起源时间大约在第三纪渐新世。赖草属起源后, 在渐新世末期青藏高原不断隆升、气候与环境发生巨变, 其在中国境内地质活动较为剧烈的区域得到进一步发展和分化, 主要通过两个阶段和三条路径扩散成现今的地理分布格局。

关键词: 赖草属; 地理分布; 起源; 散布

中图分类号: Q948.5

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)03-0305-13

Geographical distribution, origin, and dispersal of *Leymus* Hochst. (Poaceae)

Liu Yu-Ping, Liu Tao, Lü Ting, Zhou Yong-Hui, Zhang Xiao-Yu, Su Xu*

(Key Laboratory of Medicinal Plant and Animal Resources in the Qinghai-Tibetan Plateau, Key Laboratory of Physical Geography and Environmental Process in Qinghai Province, Key Laboratory of Education Ministry of Environments and Resources in the Qinghai-Tibetan Plateau, School of Geography and Life Science, Qinghai Normal University, Xining 810008, China)

Abstract: The geographical distribution, origin, and dispersal of *Leymus* Hochst (Triticeae, Poaceae) were studied through field investigation, specimen collection, literature review, and comprehensive analysis of geological, climatic, and evolutionary relationships between groups. Results showed there were 53 species (including varieties) of *Leymus* belonging to three sections, mainly distributed in Eurasia and North America. In China, there were 40 species (including varieties) of *Leymus* belonging to three sections, mainly distributed in the northwest, north, northeast, and southwest regions of China. *Leymus* species mostly concentrated in these areas. The most abundant region for sections (three) and species (22) was in the Altai area of northern Xinjiang and the Tangut region of the northeastern Qinghai-

收稿日期: 2016-09-26, 退修日期: 2016-10-19。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260052); 青海省自然科学基金项目(2016-ZJ-937Q, 2014-ZJ-947Q); 青藏高原药用动植物资源重点实验室项目(2015-Z-Y06); 青海师范大学中青年科研基金项目(2015-19)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31260052), Natural Science Foundation of Qinghai Province (2016-ZJ-937Q, 2014-ZJ-947Q), Key Laboratory of Medicinal Animal and Plant Resources of the Qinghai-Tibetan Plateau (2015-Z-Y06) and Young and Middle-Aged Research Foundation of Qinghai Normal University (2015-19).

作者简介: 刘玉萍(1980-), 女, 博士, 副教授, 研究方向为系统与进化植物学研究(E-mail: lyp8527970@126.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: xusu8527972@126.com)。

Tibet Plateau, which included the most primitive and the most advanced in the genus, suggesting that this area was probably the distribution center of *Leymus*. The Altai area also possessed many primitive taxa and outgroups of *Leymus*, and hence was likely the region of origin sometime during the Oligocene. The climate and environment changed dramatically with the uplifting of the Qinghai-Tibet Plateau at the end of Oligocene, and thus the genus further developed and differentiated into other areas of China undergoing significant geological activities. Therefore, the geographical distribution pattern today formed mainly through two stages and three path diffusions.

Key words: *Leymus*; Geographical distribution; Origin; Dispersal

赖草属 (*Leymus* Hochst.) 是禾本科 (Poaceae) 小麦族 (Triticeae) 中一个具有重要经济价值的多年生属^[1], 主要分布于北半球温寒地带, 在中国主要分布于西北、华北、东北及西南地区, 通常适于山坡、草地、林缘、路旁、河滩, 具有较强的耐旱、耐寒、耐碱及抗病、抗风沙能力。该属多数种类是畜牧业牧草, 有些种类营养价值较高, 被用于草原、草场大面积引种栽培; 赖草属各类群均具有发达的根系, 是保土固沙的选用植物; 有些种类花序粗长、穗多粒大, 加之抗逆性强等优点, 又是农、牧业上良种繁育的重要基因资源。

赖草属长期被作为一个独立属来处理, 诸多学者对其与近缘属的相互关系进行了系统分析^[2, 3], 认为雀麦族 (Bromeae) 是与该属具有直接派生渊源的近缘族外类群^[4-5]。目前, 赖草属种类和组、种划分已经确定^[1, 6-10], 各个类群地理分布也具有一般性的记录和记载。在系统与进化上, 既有根据单一证据所做的零散推断, 又有依据分支系统学的原理和方法, 综合宏、微观多方性状所做的全面分析, 还有从宏微观性状结合分子系统学手段做出的多学科、多层次的系统探讨^[11-14]。然而, 迄今有关赖草属植物地理学方面的系统研究尚属空白。据此, 本研究在全面整理赖草属分布基础上, 借助已有的研究资料, 利用组、种的时空分布, 分析该属的分布中心、地理起源、起源时间、散布式样以及现代分布格局形成的原因等问题, 旨在为揭示植物区系的起源和演化提供参考资料。

1 赖草属的系统位置

在传统分类学中, 郭本兆和王世金^[4]依据小麦族外部形态的综合分析, 认为赖草属与新麦草属

(*Psathyrostachys* Nevski)、披碱草属 (*Elymus* L.) 和鹅观草属 (*Roegneria* C. Koch) 等具有较近的亲缘关系, 并与这些类群共同组成披碱草亚族 (Elyminae)。郭延平和郭本兆^[15]以花序形态演化为基础, 结合叶表皮及成熟胚解剖结构将小麦族划分为披碱草亚族、大麦亚族 (Hordeinae) 和小麦亚族 (Triticinae), 认为赖草属隶属于披碱草亚族, 位于小麦族类群系统演化分支的最低端。蔡联炳和张同林^[2]通过对赖草属及其相关类群亲缘关系的分析, 发现披碱草属与赖草属亲缘关系最近。苏旭^[3]利用形态学、解剖学及 ITS 序列等手段研究认为, 赖草属位于披碱草亚族系统发育树的最低端, 在一定程度上印证了先前郭延平和郭本兆^[15]的研究结论。值得一提的是, 细胞遗传学和分子系统学的系列研究发现, 赖草属与新麦草属、脆轴草属 (*Thinopyrum* Á. Löve)、双穗草属 (*Pascopyrum* Á. Löve) 乃至偃麦草属 (*Elytrigia* Desv.) 含有 1 套相同的染色体组型, 是大麦亚族中亲缘关系较近的类群^[10, 14-17], 诸多研究认为赖草属与新麦草属亲缘关系最近。Stebbins & Walters^[18]及 Dewey^[19]根据属间杂交染色体行为, 认为赖草属植物 Ns 基因组来源于新麦草属; Wang 等^[20]认为赖草属含有 NsXm 染色体组, 其 Ns 来源于新麦草属, Xm 的来源还不清楚; Liu 等^[11]认为赖草属植物 Ns 染色体组不仅仅来自新麦草属植物。故赖草属的系统位置现今已得到国内外绝大多数系统分类学家的普遍认可。

2 赖草属分类系统简介

自赖草属创立以来, 该属的分类系统一般是以地区性质提出的, 其中最早的系统为 Nevski 所建立, 他在《F1. USSR》中首次将与赖草属模式具有

相近特征的披碱草属物种归并到赖草属中, 重新命名为 *Aneurolepidium* Nevski, 并将其划分为 2 组、20 种^[21]。Tzvelev^[22] 在《Zlaki SSSR (Poaceae URSS)》中将苏联小麦族中具有根茎状和长花药的物种统统归并于赖草属中, 并将其划分为 4 组、30 种, 这是赖草属分类学上的一个里程碑。染色体组 (Genome) 概念最先由 Winkler^[23] 提出, 指生物含有的一套染色体及其基因的总和。Dewey^[16] 和 Löve^[17] 的分类系统将染色体组资料与宏观形态学特征进行有机结合, 将赖草属划分为 4 组、32 种。自此, 赖草属分类系统得到欧洲和前苏联诸多植物分类学家的普遍认可和接受。

我国学者耿以礼等在 1959 年《中国主要植物图说——禾本科图说》中沿袭 Nevski 的系统, 只是在类群数量上新增了 5 个国产赖草属物种, 指明了各个种的地理分布与模式产地^[24]。郭本兆和崔乃然^[25] 在《中国植物志》第 9 卷第 3 分册上又为赖草属的中国类群增收了 4 种, 并对 9 种作了文献引证、性状描述、检索特征确认等补充报道。有一批学者^[6, 8, 26-36] 通过对各地方志的编写及对赖草属相继增添新的物种, 使该属的国产类群增至 33 种 7 变种, 如智丽和腾中华^[8] 在对国产赖草属类群进行统计、归纳和界定的基础上, 摒弃 Sect. *Aphanoneuron*, 新增设 Sect. *Racemosus*, 同时根据颖、稃的相对长度、花序形态、小穗轴被毛与否等性状编制了新的国产赖草属分种检索表。尤其值得关注的是, 新近 Yen 等^[10] 依据细胞学、细胞遗传学和分子遗传学分析, 认为披碱草属和猓草属 (*Hystrix* Moench) 的部分物种理应划归到赖草属, 并对世界赖草属植物进行了全面系统的分类修订, 包含了 3 组 63 种 19 变种或亚种, 编制了该属组、种及变种的分类检索表, 同时指出所有赖草属物种的新异名, 提出了一个全新的赖草属分类系统, 这一研究结果是包含种类最多且具有属内类群划分的一个分类系统, 也是中国学者对赖草属分类学研究的一次系统全面总结。

3 赖草属的地理分布

通过对赖草属相关文献资料^[1, 3, 6-10, 21-36] 及美国国家植物标本馆 (US)、英国皇家植物园 (K)、中国科学院西北高原生物研究所青藏高原生物标本馆 (QTPMB)、中国科学院植物研究所标本馆

(PE)、中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN) 等国内外主要标本馆馆藏腊叶标本的查阅, 确定了过去赖草属植物的地理分布和标本采集地, 国内所有标本采集地是我们近 5 年野外考察的重点地区, 同时也对国内其它地区是否有该属植物的分布进行了较为全面的调查; 国外标本采集地主要依靠室内标本记录和对大量植物志书的认真、细致查阅并进行确认。通过详细的调查和查阅, 我们发现史料记载的赖草属绝大多数地理分布点与我们野外考察和标本查阅的结果一致; 然而, 我们在某些先前记载有赖草属植物分布的地域经过全面调查后并未见到其踪迹, 同时也发现了少数以前没有记载的该属植物的典型分布地。据此, 在全面野外调查和资料查阅并结合其它重要历史文献资料的基础上, 本文按照 Yen 等^[10] 及蔡联炳和苏旭^[6] 的分类系统, 重新对其进行认真统计、归纳和界定, 摒弃 Sect. *Silvicola* 和一些物种 (变种), 最终系统整理了世界范围 3 组 53 种和国产 3 组 40 种赖草属植物的详细地理分布资料, 并利用 ACRGIS 9-3 软件绘制了该属植物的地理分布图。

3.1 属的世界分布

赖草属是一类具有温寒特性的植物, 主要分布于北半球的温寒地带, 但以北温带分布类群为主, 多数种类产于亚洲中部和东部、个别类群延伸至亚洲南部与北部、欧洲及北美洲。在欧亚大陆, 赖草属植物西起欧洲大不列颠岛的格拉斯哥沿岸 (滨麦 *L. mollis* (Trin.) Pilger, 西经 5°), 向东经北欧山地、波德平原、东欧平原、乌拉尔山脉、西伯利亚, 延伸至白令海峡和日本地区 (杜氏赖草 *L. duthiei* (Stapf) Y. H. Zhou & H. Q. Zhang ex C. Yen, J. L. Yang & B. R. Baum, 东经 140°), 北起北极圈以内的西伯利亚北部 (滨麦, 北纬 71°), 南至印度南部山地 (*L. cappadocicus* (Boiss. & Balansa) Melderis, 东经 78°); 在美洲大陆, 赖草属植物西起阿拉斯加群岛, 东至北美东部沿海 (*L. innovatus* (Beal) Pilger, 西经 154°), 南起安第斯山脉南端 (*L. erianthus* (Phil.) Dubcovsky, 北纬 53°), 北达加拿大西北地区 (滨麦, 西经 60°) (图 1)。

3.2 属下次级类群的世界分布

在分类学上, 赖草属的属下类群共划分了组、种和变种 3 级阶元, 其中除变种一般没有固定的分

布区外,其它2级都呈现一定的分布规律,具有一定的分布范围。然而,因赖草属类群较多、变异式样繁杂,致使各类群在分布上形成交叉重叠且集中分布的格局。具体分布特点如下:

(1)多穗组(Sect. *Racemosus*):主要分布于中国西部和北部、俄罗斯中部及中亚各国;分布区范围大致在北纬 $35^{\circ} \sim 71^{\circ}$ 、东经 $38^{\circ} \sim 107^{\circ}$ 之间(图2)。多穗组是现存赖草属中最原始的一个组,共包含8个物种。

(2)少穗组(Sect. *Leymus*):主要分布于亚洲

北部和中部、西欧东部和北部、北美西海岸及北部地区,少数类群分布于印度北部山区;分布范围大致在北纬 $26^{\circ} \sim 79^{\circ}$ 、东经 $5^{\circ} \sim 165^{\circ}$ 至西经 105° 之间(图3)。赖草属中少穗组直接由多穗组演化而来,共包含36个物种。

(3)单穗组(Sect. *Anisopyrum*):主要分布于中国西部、俄罗斯西伯利亚以及中亚各国;分布范围大致在北纬 $34^{\circ} \sim 71^{\circ}$ 、东经 $45^{\circ} \sim 116^{\circ}$ 之间(图4)。单穗组是赖草属中类群演化水平最高级的一个组,共包括9个物种。

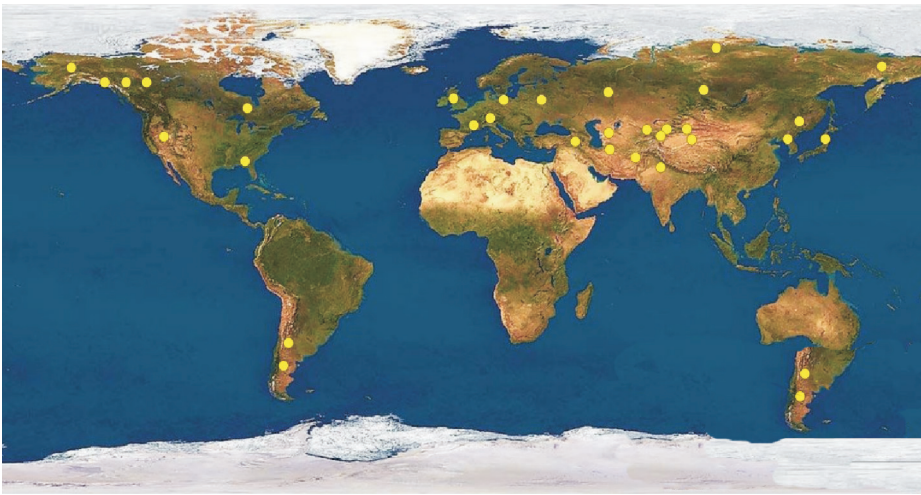


图 1 赖草属植物的地理分布
Fig. 1 Distribution of the genus *Leymus*



图 2 多穗组植物的地理分布
Fig. 2 Distribution of Sect. *Racemosus*

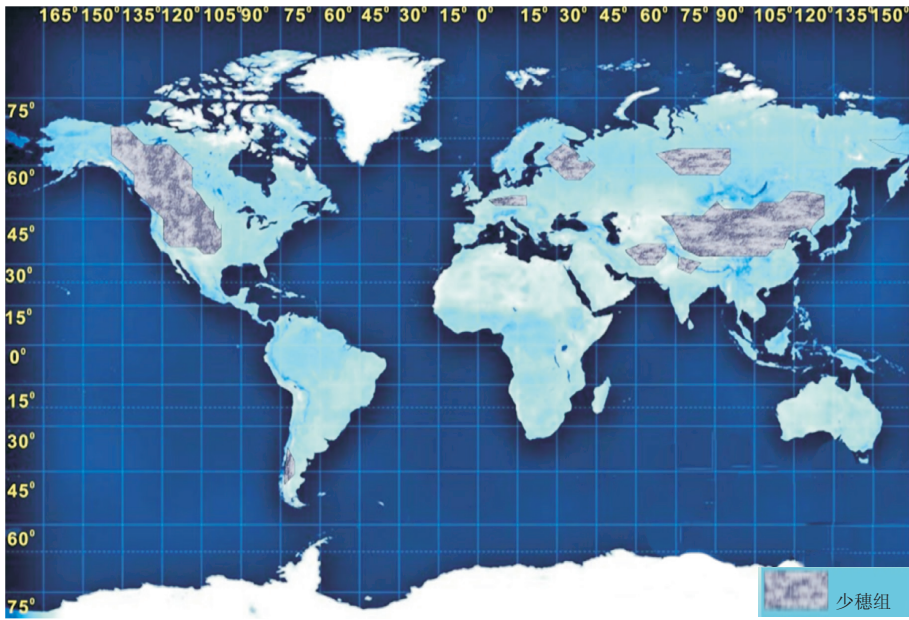


图3 少穗组植物的地理分布
Fig. 3 Distribution of Sect. *Leymus*



图4 单穗组植物的地理分布
Fig. 4 Distribution of Sect. *Anisopyrum*

3.3 属的中国分布

中国赖草属植物具有种类多、密度大、分布广泛的特点，共有3组40种(含变种)^[1,6,8-10]，主要分布于中国的西北、华北、东北及西南地区，即长白山、燕山、太行山、子午岭、西倾山和横断山脉一线以西以北的广大区域^[8-10]，尤其是在西北的干旱、半干旱地区，其种类最多、密度最大，并且个别区域具有较多的青藏高原特有种；就赖草属植

物分布的经度范围而言，其主要集中于东经79°~132°之间，东起东北草原草甸，然后依次经内蒙古草原、黄土高原、华北平原，最终向西南方向延伸至青藏高原高寒草原区。多穗组和单穗组植物主要分布于西北的广大地区；少穗组植物分布范围广，几乎遍及国内整个属分布的地区。

3.3.1 在中国各植物亚区的分布

赖草属植物在中国的分布区类型属于吴征

镒^[37]关于中国植物区系分区中的泛北极植物区 (Holarctic region), 其可进一步被划分为 6 个植物亚区(表 1)。如按各个亚区种数的多少进行排序, 则为: (1) 欧·亚森林植物亚区 (Eurasia forest subregion), 22/3, (种数/组数, 下同); (2) 青藏高原植物亚区 (Qinghai-Tibet plateau subregion), 14/3; (3) 中国-日本森林植物亚区 (Sino-Japan forest subregion), 10/2; (4) 亚洲荒漠植物亚区 (Asiatic desert subregion), 9/2; (5) 欧·亚草原植物亚区 (Eurasia steppe subregion), 6/2; (6) 中国-喜马拉雅森林植物亚区 (Sino-Himalayan forest subregion), 7/1。从以上 6 个植物亚区可看出, 欧·亚森林植物亚区不但占有赖草属的全部组数, 而且种类的数量也居 6 个亚区之首; 青藏高原植物亚区虽然同样也占有赖草属的全部组数, 但其种的数量却仅占欧·亚森林植物亚区的 63.6%; 其余 4 个亚区不管在组数还是种的数量上都是相对较少的类群。

本研究还发现, 中国赖草属植物类群分布最为集中的地域是欧·亚森林植物亚区和青藏高原植物亚区, 前者有 3 组 22 种, 其中含伊吾赖草 (*L. yiunensis* L. B. Cai et N. R. Cui)、皮山赖草 (*L. pishanicus* S. L. Lu et Y. H. Wu)、多枝赖草 (*L. multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel.)、阿尔金山赖草 (*L. arjinshanicus* D. F. Cui) 4 个特有种; 后者有 3 组 14 种, 其中含特有种 5 个, 即柴达木赖草 (*L. pseudoracemosus* Yen et J. L. Yang)、芒颖赖草 (*L. aristiglumis* L. B. Cai)、垂穗赖草 (*L. pendulus* L. B. Cai)、青海赖草 (*L. qinghaicus* L. B. Cai) 和毛穗赖草 (*L. paboanus* (Claus) Pilger)。

尤为值得一提的是, 欧·亚森林植物亚区中的阿尔泰山地区和天山地区以及青藏高原植物亚区中的唐古特地区是中国赖草属植物分布最多的两个地区, 其分别包含该两个亚区分布的所有类群, 即 3 组 22 种和 3 组 14 种; 然而, 这两个亚区中的其它地区分布相对较少, 譬如喜马拉雅地区有 2 组 7 种、帕米尔和昆仑地区有 3 组 12 种, 这些结果足以说明它们在欧·亚森林植物亚区和青藏高原植物亚区的局部分布也不均衡。

3.3.2 在中国各省区的分布

从赖草属在中国各省、区的分布可看出(表 2), 该属种数较多的省、区依次为: 新疆 24/3 (种数/组数, 下同)、青海 21/3、山西 8/2、西藏和甘肃均为 7/1, 而四川、陕西、内蒙古、河北、黑龙江、吉林、宁夏、山东、四川和辽宁等 10 省区分布种数较少, 最多不超过 4 种, 尤其是山东省仅有 1/1。可见, 新疆、青海、山西、西藏和甘肃等省区赖草属植物类群分布相对较多, 特别是新疆地区分布的种数在各省区中位居榜首。

4 讨论

4.1 现代分布中心

依据本研究统计的赖草属植物地理分布结果可知, 其主要分布于世界欧亚大陆及美洲地区, 其中以欧亚大陆的赖草属物种最为丰富, 该地区不仅包含该属的原始物种和较进化物种, 而且也包含处于不同演化阶段的代表性物种; 然而, 上述地区由于区域广阔, 进而导致赖草属类群分布不均一, 但其分布的主体仍然在中国境内。据不完全统计, 目前世界赖草属植物约有 53 种, 中国有 40 种, 约占全

表 1 赖草属在中国各亚区的分布
Table 1 Distribution of *Leymus* in each subregion of China

组和种数 Section and species number	欧·亚草原 植物亚区 Eurasia steppe subregion	亚洲荒漠植物亚区 Asiatic desert subregion	欧·亚森林 植物亚区 Eurasia forest subregion	青藏高原植物亚区 Qinghai-Tibet plateau subregion	中国-日本森林 植物亚区 Sino-Japan forest subregion	中国-喜马拉雅森林 植物亚区 Sino-Himalayan forest subregion
多穗组 Sect. Racemosus	-	1	1	3	1	-
少穗组 Sect. Leymus	5	8	17	9	9	7
单穗组 Sect. Anisopyrum	1	-	4	2	1	-
组数 Section number	2	2	3	3	3	1
种数 Species number	6	9	22	14	11	7

续表

种名 Species	青海 Qinghai	新疆 Xinjiang	四川 Sichuan	河北 Hebei	西藏 Xizang	甘肃 Gansu	内蒙古 Inner Mongolia	山西 Shanxi	陕西 Shaanxi	黑龙江 Heilongjiang	吉林 Jilin	宁夏 Ningxia	山东 Shandong	辽宁 Liaoning
光洁赖草 (<i>L. mundus</i> L. B. Cai et X. Su)					◆									
垂穗赖草 (<i>L. pendulus</i> L. B. Cai)		◆												
大药赖草 (<i>L. macroantherus</i> (D. F. Cui) L. B. Cai et X. Su)							◆							
卡瑞赖草 (<i>L. karelinii</i> (Turcz.) Tzvel.)		◆												
莩麦 (<i>L. mollis</i> (Trin.) Hara)				◆									◆	◆
贫穗赖草 (<i>L. paucispiculus</i> L. B. Cai)		◆			◆								◆	
高株赖草 (<i>L. altus</i> D. F. Cui)		◆												
显柄赖草 (<i>L. obvipodus</i> L. B. Cai)		◆												
阿尔金山赖草 (<i>L. arjinshanicus</i> D. F. Cui)		◆												
单小穗赖草 (<i>L. aemulis</i> (Nevski) Tzvel.)		◆												
杜氏赖草 (<i>L. duthiei</i> (Stapf) Y. H. Zhou et H. Q. Zhang et C. Yen, J. L. Yang et B. R. Baum)			◆											
胎生赖草 (<i>L. viviparus</i> L. B. Cai)		◆												
短毛叶赖草 (<i>L. pubescens</i> (O. Fedtisch) Tzvel.)		◆												
疏节赖草 (<i>L. alaicus</i> (Korsh.) Tzvel.)		◆												
卡拉塔威赖草 (<i>L. karataviensis</i> (Roshev.) C. Yen, J. L. Yang et B. R. Baum)		◆												
丛生赖草 (<i>L. petraeus</i> (Nevski) C. Yen, J. L. Yang et B. R. Baum)		◆												
毛籽阿尔金赖草 (<i>L. hirsutus</i> J. Presl)		◆												
厚穗赖草 (<i>L. ligulatus</i> (Keng) C. Yen & J. L. Yang)						◆								
种数 Species number	21	24	2	4	7	7	2	8	3	2	2	2	1	3
组数 Section number	3	3	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1

注:“◆”表示有分布。

Note:“◆” represents species distribution.

属总数的 75.5%，涵盖了该属的 3 个组。不过，中国该属植物的分布并不均衡，就行政区划而言，中国的新疆和青海两省区是赖草属物种分布较为密集之地，物种数约占全国物种总数的 97.0%；从植物区系角度来看，欧·亚森林植物亚区和青藏高原植物亚区，尤其是欧·亚森林植物亚区的阿尔泰地区是该属植物分布最为集中之地，其很小范围就有类群 3 组 22 种，这在中国乃至世界植物区系中任何一个同级地区都是无法比及的。同时，青藏高原东北部的唐古特地区分布有 3 组 14 种，仅次于新疆的阿尔泰地区。此外，本研究还发现新疆的阿尔泰地区分布有处于赖草属不同演化阶段的所有类群。譬如，在组级阶元上，既有原始的多穗组，又有较进化的少穗组，还有最进化的单穗组；在种级水平上，既有赖草属中最原始的物种—大赖草 (*L. racemosus* (Lam.) Tzvel.)，又有演化水平最高的物种—皮山赖草，还有演化水平居于两者之间的物种，如毛穗赖草、宽穗赖草 (*L. ovatus* (Trin.) Tzvel.)、赖草 (*L. secalinus* (Georgi) Tzvel.) 等。据此，本研究认为欧·亚森林植物亚区的阿尔泰地区应是赖草属的多度中心和多样化中心，青藏高原东北部的唐古特地区则应是赖草属的次生分布区中心^[38]。

4.2 可能的起源地

在化石资料缺乏的情况下，要探明植物类群的起源地，通常借助于现存类群的地理分布、亲缘关系及地史资料，而地理分布中一个极为重要的因素就是植物起源中心必须集中有更古老的、更原始的种型^[38-39]。所以，依据这一观点，不难看出新疆的阿尔泰地区应是赖草属的起源中心，这是由于欧·亚森林植物亚区的阿尔泰地区不仅分布有该属的较古老和更原始种型，而且还分布有从原始到进化的各种过渡类型；在该地区分布的 22 个赖草属物种中，有 4 个种隶属于最低级的多穗组，17 个种属于进化水平居中的少穗组，如赖草、天山赖草 (*L. tianschanicus* (Drob.) Tzvel.)、窄颖赖草 (*L. angustus* (Trin.) Pilger) 和多枝赖草，1 个种即若羌赖草 (*L. ruoqiangensis* S. L. Lu et Y. H. Wu) 属于最进化的单穗组，并且在多穗组 4 个物种中有 2 个物种是赖草属典型的原始种，如仅产新疆地区的大赖草。按照路安民^[39]有关分布区中心确定的原则，即分布的植物种类能反映该类群系统演化各阶

段的地区为多样化中心，阿尔泰地区应是赖草属植物的分布中心。地史资料也表明，自中生代以来，该地区相对稳定，并未发生过大规模的灾变性运动，具备有该属创生和繁衍的自然条件^[40]，据此推测该地区极有可能还是整个属发展的一个关键区域。此外，雀麦属 (*Bromus* L.) 和赖草属被认为是亲缘较近并具有渊源关系的两大类群，只是前者的演化层次较低^[41]，现雀麦属的分布区早已跨及整个阿尔泰地区，一些类群如无芒雀麦 (*Bromus inermis* Leyss.)、帕米尔雀麦 (*B. pamiricus* Drob.) 等不仅普遍分布于整个阿尔泰地区^[42]，而且在外部形态、适生生境上与赖草属的原始类群如大赖草、多枝赖草、粗穗赖草 (*L. crassiusculus* L. B. Cai) 等非常接近，因此赖草属由雀麦族植物中较为相似的祖先在阿尔泰地区被派生出来是有可能的。据此，本研究认为阿尔泰地区可能是赖草属植物的起源中心。

4.3 起源时间

根据地史资料记载，新生植物的繁盛主要出现于地质环境相对稳定的时期，就赖草属植物的地理分布范围看，自中生代以来，它们所在的地区并没有发生过大规模的灾难性运动，因而这个时期具备该属创生和繁衍的各种优越自然条件^[40]。植物的地理分布格局是其所存在的整个时期中地球上出现的地质剧变和气候变迁的反映，新疆北部以及青藏高原及其毗邻地区由于特殊的地理位置，导致其是另一个极易促成它创生的天然境地。新生代第三纪的始新世，由于印巴次大陆与欧亚大陆相撞，其向北推移的巨大力量，致使欧亚大陆南部被海水淹没的青藏高原由北向南逐渐抬升、隆起成陆，但因此时的新疆北部以及青藏高原及其毗邻地区海拔较低，气候炎热潮湿^[43-45]，对于具有温寒特性的该属植物来说，不可能在此种气候条件下生长和发育。然而，到了第三纪渐新世末，尤其是晚第三纪初的中新世，青藏高原的隆升海拔已见增高，其气候也由湿热开始转向干凉，新疆北部以及青藏高原及其毗邻地区初步具备了新生类群适生、繁衍的自然条件，因而赖草属在这一时期得以创生是较为可能的。

前人研究显示小麦族中已知地理起源的属有以礼草属 (*Kengyilia* Yen et J. L. Yang)^[46]、大麦属 (*Hordeum* L.)^[47, 48]、鹅观草属^[49] 和披碱草

属^[50], 其中赖草属曾将披碱草属作为外类群, 因同为多年生、穗轴同节具多枚混生小穗、每小穗含多花等特征, 被认为亲缘关系较为接近^[3], 而披碱草属的起源地已被证实是在青藏高原的唐古特地区, 起源时间大体在第三纪的渐新世, 但依据小麦族花序、小穗、小花等生殖器官及营养器官的演化趋势看^[3-5,9,15,51], 赖草属具横走或下伸根茎、花序疏松、穗轴同节着生 2~11 枚小穗, 比之无根茎或仅具短根茎、花序疏松或紧密、穗轴同节着生 2~3 枚小穗的披碱草属自然要原始些, 因此系统位置稍低的赖草属起源于第三纪渐新世也是较为合理的, 故我们推测赖草属的起源时间最早可能是在第三纪渐新世。

4.4 现代分布格局的形成

赖草属植物于第三纪渐新世在新疆北部及青藏高原及其毗邻地区诞生后, 便开始向周围区域扩散。到了第三纪渐新世末, 新疆北部及青藏高原及其毗邻地区不断抬升, 地质活动增强, 各大山脉、高原陆续形成, 气候渐趋温凉化, 这就为赖草属原始类群的拓展提供了空间和场地。在青藏高原隆升作用下, 中国境内发生的地质变革大于世界上其它地区, 这是造成中国该属植物种类丰富、特有现象普遍、多数种类集中于中西部、难于向外传播的最主要原因。本文对赖草属类群系统位置和地理分布的综合研究表明, 赖草属从起源中心开始的散布主要通过 2 个阶段和 3 条路径来实施(图 5): 第一阶段是青藏高原隆起前由阿尔泰地区向北扩散到亚洲北方和欧洲; 第二阶段是青藏高原隆起后由唐古特地区向周边扩散。3 条路径主要包括: (1) 以青藏

高原为起点, 逐渐向东扩散到中国华北地区, 然后在华北局部地区进行扩散, 一支扩散到中国东北地区, 另一支扩散到中国华东地区; (2) 经喜马拉雅山脉后向西扩散到中亚高地, 从而形成赖草属的现代分布格局; (3) 南部扩散路线由于受喜马拉雅高山的阻隔, 该属植物只能在高原台面进行扩散, 但并没有类群沿南道出境。研究还表明出境后赖草属植物并非全部止于国界附近, 其中多数物种继续向外延伸, 占据更为广阔的领地, 如赖草向东分布到了加拿大的最东部, 向西分布到了大西洋近岸, 向北分布到了北极圈以内的极地地区; 有的物种继续分化, 产生了更适于远方分布的新种型, 如美国赖草(*L. karelinii* Bunge et Kirillov)从阿拉斯加扩展到美国的东海岸, 盐生赖草(*L. salinus* (M. E. Jones) Á. Löve)在寒冷的极地地区也能适生。因此, 综合赖草植物的类群散布, 不难看出该属植物从阿尔泰地区繁衍、扩散后, 其往东北途经白令海峡、阿拉斯加到达加拿大东部和美国的东海岸; 往西北途经哈萨克斯坦、中欧到达大西洋海岸; 往北途经蒙古、西伯利亚进入北极圈以内濒临北冰洋沿岸(图 6), 从而形成赖草属植物的现代分布格局。

综上所述, 赖草属系具有温寒特性的北温带分布型属, 分布区范围集中在亚洲和北美, 个别类群分布到欧洲, 是小麦族中水平分布跨度较大的一个属; 该属现代分布中心在新疆北部阿尔泰地区及青藏高原东北部唐古特地区, 起源中心在新疆阿尔泰地区, 起源时间大约在第三纪渐新世。此外, 赖草属现代分布格局的形成及扩散可能与青藏高原隆升有密切关系。



图 5 中国境内赖草属植物的主要散布途径

Fig. 5 Main dispersal routes of *Leymus* in China

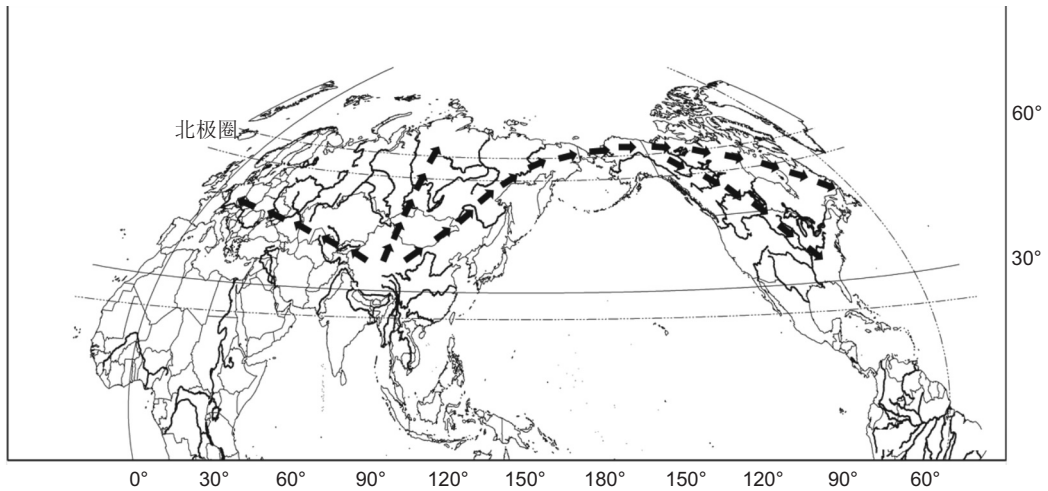


图6 世界赖草属植物的主要散布途径

Fig. 6 Main dispersal routes of *Leymus* in world wide

参考文献:

- [1] 苏旭, 刘玉萍, 陈文俐. 赖草属植物的分类现状及主要存在的问题[J]. 热带亚热带植物学报, 2013, 21(5): 471-478.
Su X, Liu YP, Chen WL. Taxonomic review of *Leymus* (Poaceae)[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2013, 21(5): 471-478.
- [2] 蔡联炳, 张同林. 根据叶解剖特征试论赖草属及其相关类群间的亲缘关系[J]. 西北植物学报, 2006, 26(3): 537-543.
Cai LB, Zhang TL. Genetic relationship between *Leymus* and its related taxa in terms of the anatomical characteristics of their leaves [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(3): 537-543.
- [3] 苏旭. 小麦族系统与进化的研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2009: 25-27.
Su X. Studies on the systematics and evolution of Triticeae (Poaceae) [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Science, 2009: 25-27.
- [4] 郭本兆, 王世金. 我国小麦族的花序形态演化及其属间亲缘关系的探讨[J]. 西北植物学报, 1981, 1(1): 12-19.
Kuo PC, Wang SJ. Researches on the evolution of the inflorescence and the generic relationships of the Triticeae in China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1981, 1(1): 12-19.
- [5] 王世金, 郭本兆. 小麦族花序的起源和族间亲缘的探讨[J]. 西北植物学报, 1982, 2(1): 8-17.
Wang SJ, Kuo PC. Researches on the origin of the inflorescence and the tribe relationships of Triticeae [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1982, 2(1): 8-17.
- [6] 蔡联炳, 苏旭. 国产赖草属的分类修订[J]. 植物研究, 2007, 27(26): 652-660.
Cai LB, Su X. Taxonomic notes on the genus *Leymus* Hochst (Poaceae) from China [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2007, 27(26): 652-660.
- [7] Chen SL, Zhu GH. *Leymus* Hochstetter [M]// Wu ZY, Raven PH, eds. *Flora of China*; Vol. 22. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2006: 387-394.
- [8] 智丽, 滕中华. 中国赖草属植物的分类、分布的初步研究[J]. 植物研究, 2005, 25(1): 23-25.
Zhi L, Teng ZH. Classification and geographical distribution of *Leymus* in China [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2005, 25(1): 23-25.
- [9] 颜济, 杨俊良. 小麦族生物系统学: 第4卷[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
Yen J, Yang JL. *Biosystematics of Triticeae*; Vol. 4 [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2011.
- [10] Yen J, Yang JL, Bernard RB. Synopsis of *Leymus* Hochst. (Triticeae: Poaceae) [J]. *J Syst Evol*, 2009, 47(1): 67-86.
- [11] Liu ZP, Chen ZY, Pan J, Li XF, Su M, Wang LJ, Li HJ, Liu GS. Phylogenetic relationships in *Leymus* (Poaceae: Triticeae) revealed by the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* sequences [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2008, 46(1): 278-289.
- [12] 蔡联炳, 张同林. 国产赖草属(禾本科)两个类群的修订[J]. 植物分类学报, 2007, 45(3): 376-382.
Cai LB, Zhang TL. Taxonomic notes on two taxa of *Leymus* (Poaceae) from China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2007, 45(3): 376-382.
- [13] 蔡联炳, 张梅姐. 国产赖草属的叶表皮特征与组群划分[J]. 植物研究, 2005, 25(4): 400-405.
Cai LB, Zhang MN. Leaf epidermal characteristics and classification of sections of *Leymus* from China [J]. *Bulletin*

- of *Botanical Research*, 2005, 25(4): 400–405.
- [14] 杨瑞武. 赖草属植物的系统与进化研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2003.
- Yang RW. Studies on systematics and evolution of *Leymus* (Poaceae: Triticeae) [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2003.
- [15] 郭延平, 郭本兆. 小麦族植物的属间亲缘和系统发育的探讨[J]. 西北植物学报, 1991, 11(2): 159–169.
- Guo YP, Kuo PC. Studies on relationships among the genera and phylogenesis of the tribe Triticeae [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1991, 11(2): 159–169.
- [16] Dewey DR. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization within the perennial Triticeae[J]. *Stadler Gen Symp*, 1984, 16: 209–280.
- [17] Löve A. Conspectus of the Triticeae[J]. *Feddes Repert*, 1984, 95: 425–521.
- [18] Stebbins GL, Walters MS. Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. III. Hybrids involving *Elymus condensatus* and *E. triticoides* [J]. *Am J Bot*, 1949, 36(3): 291–301.
- [19] Dewey DR. Genome analysis of hybrids between diploid *Elymus juncea* and five tetraploid *Elymus* species[J]. *Int J Plant Sci*, 1972, 133(4): 415–420.
- [20] Wang RR, Jensen KB. Absence of the J genome in *Leymus* species (Poaceae: Triticeae): evidence from DNA hybridization and meiotic pairing [J]. *Genome*, 1994, 37(2): 231–235.
- [21] Nevski CA. Genus *Aneurolepidium* Nevski [M]// Komarov VL ed. Flora of the USSR: Vol. 2. Leningrad: Nauka, 1934: 697–711.
- [22] Tzvelev NN. Zlaki SSSR (Poaceae URSS) [M]. Leningrad: Nauka, 1976: 176–189.
- [23] Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen und Tierreiche [M]. Jena: Verlag Fischer, 1920: 23–45.
- [24] 耿以礼. 中国主要植物图说——禾本科[M]. 北京: 科学出版社, 1959: 429–434.
- Keng YL. Flora Illustralis Plantarum Primarum Sinicarum; Gramineae [M]. Beijing: Science Press, 1959: 429–434.
- [25] 郭本兆, 崔乃然. 中国植物志: 第9卷, 第3分册: 赖草属 [M]. 北京: 科学出版社, 1987: 15–22.
- Kuo PC, Cui NR. Flora of China: Vol. 9(3): *Leymus* Hochst. [M]. Beijing: Science Press, 1987: 15–22.
- [26] 刘亮. 赖草属 [M]// 吴征镒. 西藏植物志: 第5卷. 北京: 科学出版社, 1987: 15–22.
- Liou L. *Leymus* Hochst. [M]// Wu ZY ed. Flora Xizangica; Vol. 5. Beijing: Science Press, 1987: 15–22.
- [27] 杨锡麟. 赖草属 [M]// 马毓泉. 内蒙古植物志: 第2卷, 第5分册. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1994: 150–155.
- Yang XL. *Leymus* Hochst. [M]// Ma YQ ed. Flora of Innermongolica; Vol. 2(5). Huhehaote: Inner Mongolia People's Publishing House, 1994: 150–155.
- [28] 崔大方. 赖草属 [M]// 崔乃然. 新疆植物志: 第6卷. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1996: 213–229.
- Cui DF. *Leymus* Hochst. [M]// Cui NR ed. Flora of Xinjiangensis; Vol. 6. Wulumuqi: Xinjiang Science and Technology Publishing Press, 1996: 213–229.
- [29] 蔡联炳. 赖草属 [M]// 刘尚武. 青海植物志: 第4卷. 西宁: 青海人民出版社, 1999: 103–108.
- Cai LB. *Leymus* Hochst. [M]// Liu SW ed. Flora of Qinghaica; Vol. 4. Xining: Qinghai People's Publishing House, 1994: 103–108.
- [30] 颜济, 杨俊良. 中国赖草属新植物 [J]. 云南植物研究, 1983, 5(3): 275–276.
- Yen C, Yang JL. New species of *Leymus* from China [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1983, 5(3): 275–276.
- [31] 吴玉虎. 新疆赖草属二新种 [J]. 植物研究, 1992, 12(4): 343–347.
- Wu YH. Two new species of *Leymus* Hochst. from Xinjiang [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1992, 12(4): 343–347.
- [32] 蔡联炳. 国产赖草属新分类群 [J]. 植物分类学报, 1995, 33(5): 491–496.
- Cai LB. New taxa of *Leymus* from China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1995, 33(5): 491–496.
- [33] 蔡联炳. 赖草属资料 [J]. 植物研究, 1997, 17(1): 28–32.
- Cai LB. Material for the genus *Leymus* (Poaceae) [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1997, 17(1): 28–32.
- [34] 蔡联炳. 青海赖草属一新种和一新变种 [J]. 植物分类学报, 2001, 39(1): 75–77.
- Cai LB. A new species and a new variety of *Leymus* Hochst. (Poaceae) from Qinghai, China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2001, 39(1): 75–77.
- [35] 蔡联炳. 中国赖草属(禾本科)一新种——贫穗赖草 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(7): 1464–1467.
- Cai LB. *Leymus paucispiculus*: A new species of Poaceae from China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(7): 1464–1467.
- [36] 崔大方. 新疆赖草属的新分类群 [J]. 植物研究, 1998, 18(2): 144–148.
- Cui DF. New taxa of *Leymus* Hochst. from Xinjiang [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1998, 18(2): 144–148.
- [37] 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.
- Wu CY. The regionalization of Chinese flora [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1979, 1(1): 1–20.
- [38] 吴鲁夫. 历史植物地理学引论 [M]. 仲崇信, 张梦庄译. 北京: 科学出版社, 1960: 1–240.
- Wu LF. An Introduction to the History of Plant Geography

- [M]. Zhong CX, Zhang MZ, translate. Beijing: Science Press, 1960: 1-240.
- [39] 路安民. 论胡桃科植物的地理分布[J]. 植物分类学报, 1982, 20(3): 257-274.
Lu AM. On the geographical distribution of the Juglandaceae[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1982, 20(3): 257-274.
- [40] 中国科学院新疆地理研究所. 天山山体的演化[M]. 北京: 科学出版社, 1986: 178-187.
Xinjiang Institute of Geography, Chinese Academy of Science. Tianshan Mountain Evolution [M]. Beijing: Science Press, 1986: 178-187.
- [41] 戴杰帆. 利用 ITS 序列和 *trnL-F* 序列探讨赖草属 6 个物种的系统发育关系[J]. 草业与畜牧, 2011(2): 10-17.
Dai JF. Phylogeny of six *Leymus* species inferred from analysis of nrDNA ITS and chloroplast *trnL-F* sequences [J]. *Prataculture & Animal Husbandry*, 2011(2): 10-17.
- [42] 程雪妮, 王颖, 庞玉辉, 陈新宏, 武军, 赵继新. 小麦 SSR 和 EST-SSR 引物对无芒雀麦的通用性分析[J]. 植物科学学报, 2014, 32(1): 27-33.
Chen XN, Wang Y, Pang YH, Chen XH, Wu J, Zhao JX. Primer transferability analysis on SSR and EST-SSR markers from *Triticum aestivum* to *Bromus inermis* [J]. *Plant Science Journal*, 2014, 32(1): 27-33.
- [43] Raven PH, Axeirod D. Angiosperm biogeography and past continental movements[J]. *Ann Missouri Bot Grad*, 1974, 61(3): 529-673.
- [44] 李吉钧, 文世宣, 张青松, 王富葆, 郑本兴, 李炳元. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨[J]. 中国科学, 1979 (6): 608-616.
Li JJ, Wen SX, Zhang QS, Wang FB, Zheng BX, Li BY. Discussion on the time, amplitude and form of the uplift of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Science in China*, 1979 (6): 608-616.
- [45] 徐仁. 青藏古植被的演变与青藏高原的隆起[J]. 植物分类学报, 1982, 20(4): 384-391.
Xu R. The evolution of ancient vegetation and the uplift of Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1982, 20(4): 384-391.
- [46] 蔡联炳. 以礼草属的地理分布[J]. 植物分类学报, 2001, 39(3): 248-259.
Cai LB. Geographical distribution of *Kengyillia* Yen et J. L. Yang (Poaceae) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2001, 39(3): 248-259.
- [47] Bowden WM. The taxonomy and nomenclature of the wheats, barleys, and ryes and their wild relatives[J]. *Can J Bot*, 1959, 37(4): 657-684.
- [48] Bothmer RV, Jacobsen N, Jorgensen RB. Phylogeny and taxonomy in the genus *Hordeum*[C]// Fourth International Barley Genetics Symposium. Barley Genetics IV: Proceedings of the fourth international barley genetics symposium. Edinburgh: Edinburgh University Press, 1981: 13-21.
- [49] 蔡联炳. 鹅观草属的地理分布[J]. 西北植物学报, 2002, 22(4): 913-923.
Cai LB. Geographical distribution of *Roegneria* C. Koch (Poaceae)[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, 22(4): 913-923.
- [50] 张同林. 披碱草属的系统学研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2009: 98-108.
Zhong TL. Studies on the systematics of *Elymus* [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Science, 2009: 98-108.
- [51] 王世金, 蔡联炳, 李健华. 禾本科植物营养体结构的基本类型与系统分类[J]. 西北植物研究, 1993, 13(6): 1-12.
Wang SJ, Cai LB, Li JH. The basic types and systematic classification of vegetative structure (Gramineae) [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1993, 13(6): 1-12.

(责任编辑: 张平)