

doi:10.16779/j.cnki.1003-5508.2016.01.002

## 杨树起源与进化的探讨

赵良能<sup>1</sup>, 龚固堂<sup>1</sup>, 刘军<sup>2</sup>

(1. 四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081;

2. 四川农业大学, 四川 雅安 625014)

**摘要:** 杨树(杨柳科杨亚科)包含两个属(即胡杨属、杨属)、约50余个天然种(以及繁多的天然杂种和人工杂种),自然分布于热带非洲和大致从北纬19度至70度的北半球;胡杨属约8种,间断分布于赤道非洲、古地中海地区和北美洲东南部;杨属约40余种,大致产于北回归线与北极圈之间的亚洲、欧洲、非洲和北美洲。杨柳科植物的近期祖先可能在白垩纪初期起源于西冈瓦纳古陆,并通过两个中间环节(即古杨群和古柳群)逐步分别发展为现存的杨树(即胡杨属与杨属)和现存的柳树(即原柳属、钻天柳属与柳属)。古杨群(杨树的直接祖先)可能在白垩纪中期起源于西冈瓦纳古陆;后来它扩散至有关各地(特别是北方的劳亚古陆),并在迁移的过程中进一步分化发展。胡杨属可能在白垩纪中、晚期发生于非洲陆块,并逐步扩散至劳亚古陆;后来,统一的胡杨属区系因劳亚古陆的断开和撒哈拉大沙漠的形成而被分割为远离的、独立发展的几个部分。杨属可能在第三纪中、晚期先后发生和分化于古地中海东部地区;后来扩散至欧亚大陆并陆续通过白令地区迁移至北美大陆。文中还提供了有关植物的属、种一览和杨柳科植物亚科与属的检索表。

**关键词:** 杨柳科植物的近期祖先;古杨群;杨树;胡杨属;杨属;起源;进化

**中图分类号:** S718.49      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1003-5508(2016)01-0004-09

## On the Origin and Evolution of the Poplars

ZHAO Liang-neng<sup>1</sup> GONG Gu-tang<sup>1</sup> LIU Jun<sup>2</sup>

(1. Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China;

2. Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China)

**Abstract:** The poplars (*Salicaceae* Mirbel subfam. *Populoideae* Kimura) contain two genera (i. e. *Balsamiflua* et *Populus*) with more than 50 natural species (as well as a great number of natural hybrids et artificial hybrids), and distribute naturally in Tropical Africa et in the Northern Hemisphere roughly from 19° to 70° north latitude; *Balsamiflua* of about 8 species disperses disjunctively in Equatorial Africa, Tethys regions et southeastern North America; *Populus* of more than 40 species widely ranges in Africa, Asia, Europe et North America approximately between the Tropic of Cancer and the Arctic Circle. It is probable that the salicaceous late ancestor originated from the West Gondwana land during the Early Cretaceous, and gradually developed into extant poplars (i. e. *Balsamiflua* et *Populus*) et extant willows (i. e. *Pleiarina*, *Chosenia* et *Salix*) through two intermediate links (i. e. Archaic poplar group et Archaic willow group) respectively. The Archaic poplar group (i. e. the direct ancestor of the poplars) probably emerged from the West Gondwana land during the Middle Cretaceous; subsequently, it scattered over the areas concerned (especially the north Laurasia), and differentiated et evolved further in the course of its migrating.

收稿日期:2015-11-09

作者简介:赵良能(赵能 CHAO Neng)(1931-),男,研究员,主要从事植物分类学、树木学研究工作和教学工作。

The genus *Balsamiflua* possibly occurred in Africa land during the Middle et Late Cretaceous, and dispersed progressively into the Laurasia; then, the unitary *Balsamiflua* flora was divided into several distant parts developing alone owing to the breakup of the Laurasia et the formation of the Sahara. The genus *Populus* might rose and differentiated in eastern Tethys regions during the Middle et Late Tertiary; afterward, it widely spread in Eurasia land and gradually migrated to North America land via Bering regions. Besides, a conspectus of all the genera and species of the plants concerned and a key to the subfamilies et genera of Willow Family are provided in the present paper.

**Key words:** Salicaceous late ancestor, Archaic poplar group, Poplars, *Balsamiflua*, *Populus*, Origin, Evolution

杨柳科 **Salicaceae** Mirbel, *Elém. Phys. Vég. Bot.* 2:905. 1815 (sens. trad.). 包含 2 个亚科, 即杨亚科 *Salicaceae* subfam. *Populoideae*: 总状柔荑花序, 花被不产蜜液, 花被片各自分离, 或互相下部愈合, 或彼此全部合生(花被成杯状体或盘状体), 雄蕊着生于花被上, 花丝柔软, 花药约与花丝等长, 花粉粒无萌发孔、外壁纹饰不清晰, 染色体较大, 风媒传粉等, 和柳亚科 *Salicaceae* subfam. *Salicoideae*: 穗状柔荑花序, 花被特化为形态多样的蜜腺, 极稀完全消失, 雄蕊着生于花托上, 花丝坚挺, 花药多倍短于花丝, 花粉粒极常有萌发孔、外壁纹饰极常明显, 染色体较小, 再次虫媒传粉或再次风媒传粉等。

## I

杨树(杨柳科杨亚科 **Salicaceae** subfam. **Populoideae** Kimura in *Bot. Mag. Tokyo* 42:290. 1928.) 包含 2 个属(中国均产)、约 50 余个天然种(中国约 30 余种)以及繁多的天然杂种、人工杂种和一些特殊的无性系栽培品种; 自然分布于热带非洲和大致从北纬 19 度至 70 度的北半球。

### (1)

胡杨属 **Balsamiflua**, 雄蕊多达 110 枚<sup>[21]</sup>、顶端凸起, 花被片离生或下部合生, 胚珠多, 珠被两层。包含 2 个组、约 8 个种; 自然分布于赤道非洲、非洲北缘、欧洲南缘、亚洲西部和中部、北美洲东南部。

胡杨组 **Balsamiflua** Griff. sect. **Balsamiflua**——*Populus* L. sect. *Turanga* Bunge in *Mem. Acad. Sci. St. Petersburg. Sav. Etr.* 7: 498. 1851. ——*Populus* L. sect. *Tsavo* (Jarm.) Browicz in *Act. Soc. Bot. Polon.* 35(2): 328. 1966. ——*Populus* L. sect. *Abaso* Eckenw. in *J. Arn. Arb.* 58(3): 194. 1977. 顶芽不同程

度败育(这是由于对干燥气候条件适应的结果, 而 *Salix* 顶芽的败育则是与寒冷气候条件的影响有关<sup>[26]</sup>; *Pleiarina* 顶芽的败育可能与本组的情况相同或相似), 花枝长、通常有叶, 雌花花被花后脱落。本组约有 3 种, 自然分布于肯尼亚、乌干达、坦桑尼亚(*B. ilicifolia*), 阿尔及尼亚、利比亚、突尼斯、摩洛哥、埃及、西班牙、土耳其、叙利亚、以色列、巴勒斯坦、约旦、伊拉克、沙特阿拉伯、伊朗、哈萨克、土库曼、乌兹别克、阿富汗、巴基斯坦、印度(西北)、中国(西北)、蒙古(*B. euphratica*)和墨西哥(*B. mexicana*)。

大叶杨组 **Balsamiflua** Griff. sect. **Leucoides** (Spach) N. Chao & G. T. Gong, comb. nov. ——*Populus* L. sect. *Leucoides* Spach in *Ann. Sci. Nat.* II (Bot.), 15:30. 1841. 顶芽正常发育, 花枝短、无叶, 雌花花被花后宿存。本组约有 5 种, 自然分布于喜马拉雅山地区(*B. glauca*)、青藏高原东南缘至四川盆地和秦岭地区(*B. gonggaensis*, *B. lasiocarpa*, *B. wilsonii*)和美国本土东部(*B. heterophylla*)。

*Balsamiflua euphratica* 这个种, 曾在 1965 年被建议从杨属中分离出来, 另立一属(“J. Chardenon and M. A. Semizoglu have contested the validity of attaching this species to the genus *Populus* and they proposed the creation of the genus *Euphratodendron* on the grounds of important differences in the anatomy of the wood and the existence of an actual perianth. The species would be named *E. Olivieri*.”<sup>[35]</sup>。

*Balsamiflua ilicifolia* 这个种(A. Jarmolenko 在 1949 年曾以该种为 *Typus*, 建立了 *Tsavo* 属), 在胡杨属中不仅形态特殊, 而且具有更为原始的性状, 如花枝具有 1 枚~3 枚大而宿存的叶子(其他种类无叶或仅有 1 枚~2 枚小而早落的叶子), 雌花序近伞

房状(其他种类的为总状),雌蕊具有剧烈伸长、扩展并2次2~3裂的柱头(这个性状不仅在本属中、也不仅在杨树中、而且在整个杨柳科中也是独特的),果序宿存等。在胡杨属中,该种是一个最为古老和原始的类群,而且它所在的地理位置,还表明非洲陆块可能是该属的始生地区和起源中心。K. Browicz 曾在对这个种的研究中,提出过不少有益的见解<sup>[26]</sup>(如:*P. ilicifolia* is the only tropical species of the poplar. Its isolated area far to the south of the area of other species of poplar, as well as some morphologic differences clearly show, that we have here to do with a taxon forming an important link in the evolution process of the whole *Populus* genus. *P. ilicifolia* has some specific features that show its dissimilarity to all other poplars. These features are: leafed inflorescences of a raceme type, infructescences persistent after ripening, and an elongate and divaricate stigma. The first feature is the most important one. ", " We can conclude, therefore, that the evolution of the structure of inflorescences in the subgenus *Balsamiflua*, and most likely in the whole *Populus* genus, has run from a leafed inflorescence of the raceme or corymb type to the leafless catking, ... Further changes in the structure of flowers and inflorescences have been seen: 1. in the shortening of pedicels which are 7 mm long in *P. ilicifolia*, a little shorter in the *Turanga* section, while in the *Tacamahaca* section the flowers are subsessile or sessile, 2. in the style and stigma becoming shorter, 3. inflorescences and infructescences getting longer. ", " As we can see *P. ilicifolia* should be treated as a species historically old, having a very original structure. There is no doubt whatever it is the most primitive species in the *Balsamiflua* subgenus, ", " We must, however, state that the direction of changes found in the structure of inflorescences in this subgenus is an important factor of the evolution of the whole *Populus* genus, an evolution in which *P. ilicifolia* is a very valuable evidence that could change the view as to the original country of the poplar; it may be that one of the centres of the formation of the *Populus* genus was just east Africa. " 等)。

*Balsamiflua* 保留了较多的原始性状,如木射线细胞异型<sup>[24]</sup>,花枝显著、有叶,花序近伞房状,花被

片离生或部分合生,雄蕊顶端凸起,柱头发达,胚珠较多,珠被两层等,而且在非、欧、亚、北美等洲际间的广大范围内,呈明显的异种型间断分布格局;这表明该属应是杨树中最为古老的原始类群。

(2)

**杨属 *Populus***,雄蕊较少、顶端凹入或平截,花被杯状或盘状、全缘或近全缘,胚珠较少,珠被单层或两层。包含5个组、约40余个种;自然分布于大致从北回归线(即 *P. alba*, *P. nigra*, *P. ciliata*, *P. gamblei*, *P. adenopoda*, *P. deltoides* 等分布以北)至北极圈(即 *P. tremula*, *P. tremuloides* 等分布以南)之间的非洲、欧洲、亚洲和北美洲。

**组的检索表**

- 1. 花苞片无长毛;柱头裂片宽阔。
    - 2. 雄蕊较多;心皮通常3枚~4枚,稀2枚;胚珠较多;蒴果卵形或球形。
      - 3. 叶片圆形、卵形、椭圆形或披针形,边缘不透明,叶柄圆柱形 ..... **青杨组 Sect. *Tacamahaca***
      - 3. 叶片近三角形,边缘半透明,叶柄通常两侧压扁 ..... **黑杨组 Sect. *Aigeiros***
    - 2. 雄蕊约8枚;心皮2枚;胚珠4枚~11枚;蒴果窄卵状圆锥形 ..... **小叶杨组 Sect. *Simon***
  - 1. 花苞片具长毛;心皮2枚;柱头裂片狭窄。
    - 4. 枝、叶被毡毛;叶柄圆柱形;蒴果窄卵状圆锥形 ..... **白杨组 Sect. *Populus***
    - 4. 枝、叶无毛或不被毡毛;叶柄通常两侧压扁;蒴果线状圆锥形 ..... **山杨组 Sect. *Trepidae***
- 青杨组 *Populus* L. sect. *Tacamahaca* Spach** in Ann. Sci. Nat. II(Bot.), 15:32. 1841. 珠被两层。约27种;自然分布于亚洲(西部、中部、东北部)和北美州(中部、西北部),但主要产于横断山脉及其邻近地区。本组具有较多与 *Balsamiflua* sect. *Leucoides* 相同或相似的性状;它可能是杨属中的原始类群。
- 黑杨组 *Populus* L. sect. *Aigeiros* Duby, DC. Bot. Gall. ed. 2, 1:427. 1828.** 珠被两层或单层。约5种;自然分布于亚洲(西)、欧洲(南)、非洲(北缘)、北美洲(中)。本组是杨属中较为进化的类群。
- 小叶杨组 *Populus* L. sect. *Simon* N. Chao & G. T. Gong, sect. nov.** Stamina circiter octo; carpodia duo; ovula numero 4 ~ 11; integumenta unistrata; capulae angustioideo-conoideae et flavovirentes; laminae foli-

orum ambitu vulgo rhombicae. 雄蕊约 8 枚, 心皮 2 枚, 胚珠 4~11 枚, 珠被单层<sup>[21]</sup>, 蒴果窄卵状圆锥形、黄绿色, 叶片一般呈菱形。约 2 种: *Populus fangiana* N. Chao & J. Liu, *Populus simonii* Carr. (Typus); 自然分布于东亚(青藏高原东缘至东北部)。本组是杨属中较为进化的类群。

**白杨组 *Populus* L. sect *Populus*** 雄蕊 10 余枚, 胚珠数枚, 珠被单层, 叶片通常分裂。约 4 种; 自然分布于亚洲(西)、欧洲(南)、非洲(北缘)。本组为杨属中甚为进化的类群。

**山杨组 *Populus* L. sect *Trepidae* (Dode) Nakai**, Fl. Sylv. Kor. 18:188. 1930. ——*Populus* subgen. *Leuce* sect. *Trepidae* Dode in Bull. Soc. Hist. Nat. Autun 18:19. 1905. 雄蕊数枚, 胚珠数枚, 珠被单层, 叶片通常具波状圆齿或粗齿。约 7 种; 自然分布于亚洲(从海南岛至北极圈)、欧洲、非洲(北缘)、北美洲(美国本土北部至北极圈), 在杨属中分布范围最广。本组可能是杨属中最为进化的类群。

*Populus* 具有较多的衍生性状, 如木射线细胞同型<sup>[24]</sup>, 花枝短、无叶, 花被为杯状体或盘状体, 雄蕊顶端凹入或平截, 雄蕊数枚, 心皮 2 枚, 花柱短, 胚珠仅数枚, 珠被单层等。这表明该属是杨树中起源较晚的进化类群。

*Populus* 分布区十分辽阔(大致从北回归线至北极圈), 但主要产于东亚(西)、南亚(北)、西亚和中亚。这个地区涉及到全部的“组”(分布区内唯一涉及到所有 5 个“组”的地区)和大部分的“种”(分布区内唯一涉及到半数以上“种”的地区), 即 sect. *Tacamahaca* (*P. cathayana*, *P. ciliata*, *P. kangdingensis*, *P. lancifolia*, *P. laurifolia*, *P. pamirica*, *P. pilosa*, *P. przewalskii*, *P. pseudoglaucula*, *P. purdomii*, *P. qamdoensis*, *P. schneideri*, *P. szechuanica*, *P. talassica*, *P. wuana*, *P. yunnanensis*), sect. *Aigeiros* (*P. afghanica*, *P. flexibilis*, *P. nigra*) sect. *Simon* (*P. fangiana*, *P. simonii*), sect. *Populus* (*P. alba*, *P. caspica*, *P. hyrcana*, *P. schischkinii*), sect. *Trepidae* (*P. gamblei*, *P. rotundifolia*, *P. tremula*)。该地区可能是该属的起源中心和分化中心。

## II

“在美洲上白垩统中发现的杨属(*Populus*)则较

为可靠,……特别有意思的是巴塔哥尼亚南部、南纬 50°53'附近的塞罗给多晚白垩世植物群, 后者可能属于赛诺曼期, 它产有……*Populus*, *Salix*”<sup>[9]</sup>。“确实, 往来于劳亚古陆和冈瓦纳古陆之间……的、大规模的、畅通无阻的迁移在晚白垩世是可行的, 而且肯定会发生过。……在整个或大部分白垩纪期间, ……非洲和劳亚之间的距离狭窄, 得以使被子植物通过这些通道迅速迁移。……在此期间, 分裂中的劳亚古陆和冈瓦纳古陆之间的大致南—北走向的迁移是无可置疑的(……)。”<sup>[3]</sup>。杨树中, *Balsamiflua ilicifolia* 这个唯一的、最为古老而原始的种至今仍存在于赤道非洲。

可以认为, 杨树的直接祖先古杨群(雄蕊着生于花被上)<sup>[18]</sup> 大约在白垩纪中期起源于西冈瓦纳古陆, 后来再扩散至解体前的劳亚古陆, 并在不断的演化发展中、先后分化为以 *Balsamiflua* (花被片离生或多少合生, 雄蕊顶端凸起) 为代表和以 *Populus* (花被片完全合生, 花被成杯状或盘状体, 雄蕊顶端凹入或平截) 为代表的两个谱系分枝。

### (1)

第三纪初期, 北大西洋裂谷最终伸进了北冰洋, 断开了劳亚古陆。中新世时期, 形成了撒哈拉大沙漠。

*Balsamiflua* (特别是 *B. ilicifolia*) 在杨树中具有明显的古老性和原始性, 它可能是在白垩纪中、晚期发生于非洲陆块(西冈瓦纳古陆的核心部分), 并在逐步迁移至劳亚古陆的过程中不断分化发展; 后因欧亚陆块和北美陆块的分离和撒哈拉沙漠的阻隔, 结果导致统一的 *Balsamiflua* 区系被先后分割为远离的、各自独立发展的几个部分, 最后不同的后裔类群孤立残存于非洲、欧亚和北美。

### (2)

古地中海(特提斯海)位于北方劳亚古陆和南方冈瓦纳古陆之间, 由于板块的漂移, 两大古陆逐渐靠近; 东部的特提斯海因漂移的阿拉伯板块和印度杨块与亚洲板块之间的碰合而逐步消失; 西部的特提斯海因非洲板块与欧洲板块之间的逐步靠近而萎缩。古地中海大致主要分布于阿尔卑斯——喜马拉雅褶皱带(包括现今的比利牛斯、阿特拉斯、亚平宁、阿尔卑斯、喀尔巴阡、高加索、札格罗斯、兴都库什、喜马拉雅等巨大山脉)地区; 白垩纪末期开始, 古海东部, 逐步闭合并形成一系列的山脉和高原, 古

海西部,海水退出南欧,形成阿尔卑斯山系,而现今地中海则为其(西部古海)残存的部分。

*Populus* 在杨树中是一个起源较晚的进化类群;在辽阔的分布区(大致从北回归线至北极圈内),集中产于青藏高原(特别是横断山脉)、帕米尔高原、伊朗高原、亚美尼亚高原、安纳托利亚高原(小亚细亚高原)一带地区。可以认为,该属可能是在第三纪中、晚期先后发生和分化于古地中海东部地区,后来再扩散至欧亚大陆,并陆续通过白令地区迁移至北美大陆。

### III

“毫无疑问,从早白垩纪起就已出现了很多茱萸花类植物”<sup>[9]</sup>,“……自阿尔卑末期起,特别是在赛诺曼期,我们已经可以肯定诸如……杨柳科……胡桃科……山毛榉科等这样一些科存在。……杨柳科(*Salicaceae*)……该科化石在晚白垩世地层中开始发现,常见于第三纪地层,主要存在于落叶植物群落中。”<sup>[9]</sup>,“花部数目的减少和花序的特化,都对风媒的适应相联系的……这种花的简化也和花序高度特化的发生相联系的”<sup>[25]</sup>。

从现存茱萸花序类植物(如 *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae* 等)的研究、对比、分析中,可以推测:白垩纪早期就已出现了的茱萸花序类植物,存在一定的多样性;其中的某些类群,应是杨柳科植物的近期祖先,而且还或许具有与现存杨柳科植物(雌雄异株,子房上位、1室,侧膜胚座,蒴果,种子包有珠柄长毛等)相同或相近的某些特征。杨柳科植物的早期祖先,显然是经过了一个漫长而曲折的演化历程,并大约在白垩纪初期形成了一定的、与风媒传粉相适应的茱萸花序类群(即杨柳科植物的近期祖先);后者的出现是杨柳科植物在系统发育中的一个重大转折点。

杨树(杨亚科)中,原始的属 *Balsamiflua*,其地理分布偏于南方,而进化的属 *Populus* 则偏于北方;柳树(柳亚科)中,原始的属 *Pleiarina*,其地理分布也偏于南方,而较进化的属 *Chosenia*, *Salix* 则也偏于北方。杨树中具有最为原始性状的种类 *Balsamiflua ilicifolia* 产于非洲;柳树中具有最为原始性状的种类,如 *Pleiarina mucronata* var. *capensis*(花被花瓣状、不产蜜液)、*P. nilicola*(雄蕊多达 25 枚)、*P. subserrata*

(雄蕊螺旋状排列于花轴上)等也多产于(或主要产于)非洲。因之,包括非洲陆块在内的古陆,可能是杨树和柳树近期祖先的始生地区。

可以认为,杨柳科植物的近斯祖先(古柳群和古杨群的直接祖先)可能在白垩纪初期起源于西冈瓦纳古陆,后来迅速扩散至本土有关各地和劳亚古陆,并在迁移(特别是向北迁移)的过程中不断进化发展;它在进一步的演化中,通过两个中间环节——古柳群(柳树的直接祖先;以雄蕊着生于花托上为特征)和古杨群(杨树的直接祖先;以雄蕊着生于花被上为特征),分别发展为现存的柳树(即 *Pleiarina*, *Chosenia*, *Salix*)和现存的杨树(即 *Balsamiflua*, *Populus*),并形成杨柳科植物的现代分布格局。

### IV

#### 有关植物的属、种一览

***Balsamiflua*** Griff. Itin. Not. Pl. Khasyah (Posthum. Pap.) 211. 1848. ——*Turanga* (Bunge) Kimura in Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol.), 13 (3): 385. 1938. ——*Tsava* Jarmol. in Not. Syst. URSS 11: 70. 1949. 胡杨属。本属约 8 个天然种;自然间断分布于赤道非洲、非洲北缘、欧洲南缘、亚洲西部与中部和北美洲东南部。

***B. euphratica*** (Oliv.) Kimura in Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol), 14 (2): 191. 1939. 胡杨。产于古地中海地区。侧根非常发达,根蘖力极强,耐盐碱,耐干旱,抗热,抗寒;是一个干旱沙漠地区重要的乡土树种和优良的造林树种。胡杨这个树种,堪称树木中的“骆驼”。本种包含 2 个变型。

***B. euphratica*** (Oliv.) Kimura f. ***euphratica*** 胡杨(原变型)。产于北非(埃及、利比亚、突尼斯、阿尔及利亚、摩洛哥)、西亚(土耳其、叙利亚、巴勒斯坦、以色列、约旦、沙特阿拉伯、伊拉克、伊朗、阿富汗)、中亚(土库曼)、南亚(巴基斯坦、印度西北部)、东亚(中国西北部、蒙古)和西班牙等地。

***B. euphratica*** (Oliv.) Kimura f. ***pruinosa*** (Schrenk) N. Chao & J. Liu in J. Sich. For. Sci. 18 (2): 3. 1997. 灰胡杨。产于西亚(伊朗、阿富汗)、中亚(土库曼、乌兹别克、哈萨克)、东亚(中国西北部)等地。

***B. glauca*** (Haines) N. Chao & G. T. Gong, comb.

nov. — *Populus glauca* Haines in J. Linn. Soc. Bot. 37:408, fig. 1906. 灰背杨。产于不丹、锡金、印度大吉岭、中国西藏(洛札)。

**B. gonggaensis** (N. Chao & J. R. He) N. Chao & G. T. Gong, comb. nov. — *Populus gonggaensis* N. Chao & J. R. He in Sich. For. Sci. 12(3):1, fig. 1. 1991. 贡嘎杨。产于横断山脉地区(四川康定)。

**B. heterophylla** (L.) N. Chao & G. T. Gong, comb. nov. — *Populus heterophylla* L. Sp. Pl. 1034. 1753. 湿地杨。产于美国密西西比河地区至大西洋沿岸平原。

**B. ilicifolia** (Engler) Kimura in Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol.), 14(2):192. 1939. — *Celtis ilicifolia* Engler, Pflanz. Ost.-Afr. 160. 1895. — *Populus euphratica* Oliv. subsp. *denhardtiorum* Engler, Not. Bot. Gart. Mus. Berlin II, 15:218. 1898. 赤道杨。产于肯尼亚、乌干达、坦桑尼亚等地。

**B. lasiocarpa** (Oliv.) N. Chao & J. Liu, comb. nov. — *Populus lasiocarpa* Oliv. in Hook. Icon. Pl. 20:p1. 1943. 1890. 大叶杨。产于青藏高原东南缘至四川盆地及其邻近地区。

**B. mexicana** (Wesm.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 18(2):3. 1997. 墨杨。产于墨西哥。本种包含 2 个亚种。

**B. mexicana** (Wesm.) N. Chao & G. T. Gong subsp. **dimorpha** (Brandeg.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 18(2):4. 1997. 墨西哥杨。产于墨西哥西北部海岸平原。

**B. mexicana** (Wesm.) N. Chao & G. T. Gong subsp. **mexicana** 墨杨(原亚种)。产于墨西哥东部海岸平原及南部山区。

**B. wilsonii** (Schneid.) N. Chao & J. Liu, comb. nov. — *Populus wilsonii* Schneid. in Sarg. Pl. Wils. 3:16. 1916. 椅杨。产于青藏高原东南缘至四川盆地和秦岭地区。

**Chosenia** Nakai in Bot. Mag. Tokyo 34:68. 1920. — *Toisusu* Kimura in Bot. Mag. Tokyo 42:288. 1928. 钻天柳属。本属约 3 个天然种;自然分布于鄂霍次克海和日本海的四周地区。

**Pleiarina** Rafin. Alsogr. Amer. 15. 1838. 原柳属。本属约 50 个天然种;大致自然分布于北极圈以南的非、南美、亚、欧、北美洲。

**P. mucronata** (Thunb.) N. Chao & G. T. Gong var. **capensis** (Thunb.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 31(5):17. 2010. 开普柳。产于非洲南端。

**P. nilicola** (Ehrenb. ex Toepff.) N. Chao & J. Liu in J. Sich. For. Sci. 31(5):15. 2010. 尼罗柳。产于埃及。

**P. subserrata** (Willd.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 19(4):14. 1998. 亚非柳。产于非洲(南非至埃及)、西亚(巴勒斯坦、叙利亚、伊拉克)。

**Populus** L. Sp. Pl. 1034. 1753. 杨属。本属约 40 余个天然种;大致自然分布于北回归线与北极圈之间的亚洲、欧洲、非洲和北美洲。

**P. adenopoda** Maxim. in Bull. Soc. Nat. Moscou 54:50. 1879. 响叶杨。产于中国大陆东南部。

**P. afghanica** (Aitch. & Hemsl.) Schneid. in Sarg. Pl. Wils. 3:36. 1916. 库拉姆杨。产于巴基斯坦、阿富汗、伊朗、塔吉克、中国(新疆西南部)、乌兹别克等地。

**P. alba** L. Sp. Pl. 1034. 1753. 白杨。产于小亚细亚、欧洲(南)、非洲(北缘)。

**P. caspica** Bornm. in Fedde, Rep. 47:70. 1939. 银杨。产于高加索地区、伊朗、土库曼、阿富汗、巴基斯坦、印度(北)。

**P. cathayana** Rehd. in J. Arn. Arb. 12(1):59. 1931; Chao & Liu in J. Sich. For. Sci. 23(2):4. 2002. 青杨。产于青藏高原东缘至华北。

**P. ciliata** Wall. ex Royle, II. Bot. Himal. 1:346 et 2:p1. 84a (v. 98). 1839. 缘毛杨。产于喜马拉雅山脉和兴都库什山脉地区,即克什米尔、巴基斯坦、印度(北)、尼泊尔、锡金、不丹、中国(西藏南缘)、缅甸(北)等地。

**P. deltoides** Bartr. ex Marsh. Arb. Amer. 106. 1785. 三角杨。产于美国(本土东、中)、墨西哥(北)、加拿大(南)。

**P. fangiana** N. Chao & J. Liu in Sich. For. Sci. 14(1):10, fig. 1(1-2). 1993. 方杨。产于横断山脉地区(四川康定)。

**P. flexibilis** Roz. Cours Compl. Agr. 7:618. 1786. 毛黑杨。产于高加索、伊朗、地中海地区。

**P. gamblei** Dode in Bull. Autun 18:221. 1905. 南亚杨。间断分布于东喜马拉雅山脉南侧和海南岛。

本种包含2个变种。

**P. gamblei** Dode var. **gamblei** 南亚杨(原变种)。产于印度(噶伦堡、大吉岭)至孟加拉。

**P. gamblei** Dode var. **qionгдаensis**(T. Hong & P. Luo) N. Chao & J. Liu in *Guihaia* 13(4):355. 1993. 琼岛杨。产于中国海南岛。

**P. hyrcana** Grossh. in *Isv. Aserb. Fil. AN SSSR* 5:73. 1939. 塔雷什杨。产于高加索地区。

**P. kangdingensis** C. Wang & Tung in *Bull. Bot. Lab. N. -E. For. Inst.* 4:19. 1979; N. Chao & J. Liu in *J. Wuhan Bot. Res.* 9(3):229. 1991 et in *J. Sich. For. Sci.* 22(4):1. 2001. 高原杨(康定杨)。产于青藏高原(世界屋脊、地球第三极)南部及其邻近地区。杨树中分布最高,达海拔4 500 m;胸径100 cm~300 cm的大树,常见于寺庙和居民区(横断山脉地区);耐寒冷,在海拔4 000 m左右的地区,树龄17年的植株,胸径可达27 cm;是一个高原高寒地区重要的乡土树种和优良的造林树种。高原杨这个树种,堪称树木中的“牦牛”。本种包含2个变种。

**P. kangdingensis** C. Wang & Tung var. **kangdingensis** 高原杨(原变种)。产于四川(石渠、色达、甘孜、康定、乡城、木里等)、云南(德钦、贡山、维西)、西藏(拉萨、仁布、江孜、日喀则、昌都及西部地区)。

**P. kangdingensis** C. Wang & Tung var. **tibetica** (Schneid.) N. Chao & J. Liu in *J. Wuhan Bot. Res.* 9(3):231. 1991. 西藏杨(光果西南杨)。产于四川(丹巴、康定、理塘、稻城等)、云南(中甸、丽江)、西藏(八宿、林芝、朗县、察隅、堆龙德庆、拉萨、仁布、拉孜及西部地区)、克什米尔。

**P. lancifolia** N. Chao in *F1. Sich.* 3:51 et 285, p1. 19. 1985. 瘦叶杨。产于横断山脉地区。

**P. x lasiocarpa** Oliv. var. **psiloclada** N. Chao & J. Liu in *J. Wuhan Bot. Res.* 9(3):233, fig. 1(3). 1991. = *Balsamiflua lasiocarpa* x *B. wilsonii* 裸枝杨。

**P. laurifolia** Ledeb. *F1. Alt.* 4:297. 1833. 苦杨。产于俄罗斯(鄂毕河上游、叶尼塞河上游)、中国(新疆北部)、蒙古(西北)、哈萨克(东)、阿富汗(东)。

**P. nigra** L. *Sp. Pl.* 1034. 1753. 黑杨。产于西亚、中亚、东亚(西北)、北亚(西)、欧洲(南)。

**P. pamirica** Komar. in *J. Bot. URSS* 19(5):510, fig. 3. 1934. 帕米尔杨。产于中国(新疆西部)、塔吉克斯坦、巴基斯坦、阿富汗。

**P. pilosa** Rehd. in *Amer. Mus. Novit.* 292:1, fig. 1. 1927. 长毛杨。产于蒙古(西)、中国(新疆北部)、中亚。

**P. przewalskii** Maxim. in *Bull. Acad. Sci. St. Petersburg.* 27:540. 1882. 青海杨。产于中国黄河中、上游地区(青海、四川、甘肃、内蒙)。

**P. pseudoglauca** C. Wang & P. Y. Fu in *Act. Phytotax. Sin.* 12(2):191, p1. 49(1). 1974. ——— *P. haoana* Cheng & C. Wang in *Bull. Bot. Lab. N. -E, For. Inst.* 4:17. 1979. ——— *P. mainlingensis* C. Wang & Tung in *Act. Phytotax. Sin.* 17(4):102. 1979. 长序杨。产于青藏高原东南部及其邻近地区。

**P. purdomii** Rehd. in *J. Arn. Arb.* 3(4):225. 1922. 冬瓜杨。产于西藏(东)、云南(北)、四川(盆地西部边缘山区)、甘肃(南)、陕西(秦岭)。

**P. qamdoensis** C. Wang & Tung in *Act. Phytotax. Sin.* 17(4):101. 1979. 昌都杨。产于横断山脉地区(西藏昌都)。

**P. rotundifolia** Griff. *Not. Pl. As.* 4:382. 1854. et *Icon. Pl. As.* 4:p1. 546. 1854. 圆叶杨。产于中国(西藏南部、云南中部与北部、四川西南部)和不丹。

**P. schischkinii** Grossh. in *J. Bot. URSS* 29(4):124. 1944. 高加索杨。产于高加索地区。

**P. schneideri** (Rehd.) N. Chao in *Inform. Sich. For. Sci.* 1979(3):19. 1979. et in *Sich. For. Sci.* 15(2):1. 1994. 泸沽杨(西南杨)。产于横断山脉南部地区(云南永宁)。

**P. simonii** Carr. in *Rev. Hort. Paris* 1867:360. 1867. 小叶杨。产于青藏高原东缘至中国中部和东北部。

**P. szechuanica** Schneid. in *Sarg. Pl. Wils.* 3:20. 1916. 川杨。产于青藏高原东南缘至秦岭南侧。

**P. talassica** Komar. in *J. Bot. URSS* 19(5):509. 1934. 密叶杨。产于中亚、中国(新疆中、西部)、阿富汗(东北部)。

**P. tremula** L. *Sp. Pl.* 1034. 1753. 颤杨。产于大约北纬30°~70°的亚、欧、非地区。杨属中自然分布最广、种内变易最大。本种包含若干变种(或亚种)。

**P. tremuloides** Michx. *F1. Bor. -Amer.* 2:243. 1803. 慄杨。产于美国(阿拉斯加及本土西、北)和加拿大(西、南、东)。

*P. x trinervis* C. Wang & Tung in Bull. Bot. Lab. N. -E. For. Inst. 4:23. 1979. = *P. fangiana* x *P. simonii* 三脉杨。

*P. x wilsonii* Schneid. var. *lasioclada* N. Chao in Sich. For. Sci. 12(3):2. 1991. = *Balsamiflua lasiocarpa* x *B. wilsonii* 毛枝杨。

**P. wuana** C. Wang & Tung in Bull. Bot. Lab. N. -E. For. Inst. 4:23. 1979. 长叶杨。产于西藏东部。本种需进一步研究。

**P. yunnanensis** Dode in Bull. Autun 18:221.

1905. 滇杨。产于青藏高原东南部至云贵高原。

*P. x yunnanensis* Dode var. *microphylla* C. Wang & Tung in Bull. Bot. Res. 2(2):115. 1982. — *P. x fangiana* N. Chao & J. Liu var. *microphylla* (C. Wang & Tung) N. Chao & J. Liu in Sich. For. Sci. 14(1):11. 1993. = *P. fangiana* x *P. simonii* 金沙杨。

**Salix** L. Sp. Pl. 1015. 1753. 柳属。本属约 400 个天然种;大致自然分布于从北回归线至北极地区的亚、欧、非、北美洲。

## 附录 Addenda

杨柳科植物亚科和属的检索表 Clavis subfamiliarum generumque Salicacearum

1. 花有柄,排成总状柔荑花序;花被不产蜜液,花被片各自分离、或互相部分愈合、或彼此全部合生(花被杯状或盘状);雄蕊着生于花被上;花药较大、约与柔弱的花丝等长;花粉粒无萌发孔,外壁纹饰不清晰;染色体大;芽具多枚(偶 1 枚)芽鳞;花风媒传粉。Flores pedicellati, in amenta racemosa dispositi; perianthia non nectarifera, tepalis liberis vel partim connatis vel omnino consociatis (perianthia cupuliformia disciformiave); stamina in perianthiis inserta; antherae majores, filamentis flaccidis circiter aequilongae; granula pollinum sine aperturis, exiniis obscure reticulatis; chromosomata magna; gemmae pluriperulatae (fortuito uniperulatae); flores anemophili. (杨亚科 subfam. **Populoideae** Kimura)
  2. 雄蕊顶端凸起;花被片离生或部分合生;胚珠多;珠被双层。Stamina apice eminentia; tepala distincta vel partim connata; ovula multa; integumenta bistrata ..... 胡杨属 **Balsamiflua** Griff.
  2. 雄蕊顶端凹入或平截;花被杯状或盘状,全缘或近全缘;胚珠少;珠被单层或双层。Stamina apice emarginata vel truncata; perianthia cupuliformia vel disciformia, integra vel subintegra; ovula pauca; integumenta unistrata vel bistrata. .... 杨属 **Populus** L.
1. 花无柄,排成穗状柔荑花序;花被发育为形态多样的蜜腺,极稀完全消失;雄蕊着生于花托上;花药较小,多倍短于劲直的花丝;花粉粒极常有萌发孔,外壁纹饰极常明显;染色体小;芽具 1 枚(偶 2 枚~4 枚)芽鳞。Flores sessiles, in amenta spicata dispositi; perianthia in nectaria multiformia evoluta (rarissime perfecte evanida); stamina in receptaculis inserta; antherae minores, filamentis strictis multoties breviores; granula pollinum per saepe cum aperturis, exiniis saepissime manifeste reticulatis; chromosomata parva; gemmae uniperulatae (fortuito bi- vel tri- vel quadriperulatae). (柳亚科 subfam. **Salicoideae**)
  3. 雄蕊 3~15(~25)枚,数目通常不定;雌花苞片花后极常脱落;芽鳞两侧边缘通常互相分离、重叠。Stamina 3~15(~25), numero plerumque indefinito; bracteae florum femineorum post anthesin saepissime deciduae; perulae gemmarum marginibus lateralibus vulgo inter se liberis imbricatisque ornatae.
  4. 花序坚挺;花柱短;柱头宿存;花再次虫媒传粉。Amenta rigida directaque; styli breves; stigmata persistentia; flores denuo entomophili. .... 原柳属 **Pleiarina** Rafin.
  4. 花序柔垂;花柱长;柱头花后与花柱上部一起脱落;花再次虫媒传粉至再次风媒传粉。Amenta flaccida pendulaque; styli longi; stigmata post anthesin cum partibus superioribus stylorum simul decidua; flores denuo entomophili usque denuo anemophili. .... 钻天柳属 **Chosenia** Nakai.
3. 雄蕊 2 枚,数目固定;雌花苞片花后极常宿存;芽鳞两侧边缘总是互相愈合、呈帽状;花再次虫媒传粉。Stamina 2, numero definito; bracteae florum femineorum post anthesin saepissime persistentes; perulae gem-



marum marginibus lateralibus semper mutue connatis ornatae, calyptiformes; flores denuo entomophili. ...

..... 柳属 *Salix* L.

### 参考文献:

- [1] 丁托亚. 世界杨柳科植物的起源、分化和地理分布[J]. 云南植物研究, 1995, 17(3): 277 ~ 290.
- [2] 于兆英, 张明理, 桑涛. 杨属的分支分析[J]. 植物研究, 1990, 10(1): 69 ~ 76.
- [3] 贝克 CB. 1976 (张芝玉等译). 被子植物的起源和早期演化[M]. 北京: 科学出版社, 1981.
- [4] 中国科学院《中国自然地理》编辑委员会. 中国自然地理·总论[M]. 北京: 科学出版社, 1985.
- [5] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 横断山区维管植物[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [6] 王荷生. 植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [7] 刘军. 川西高原青杨派杨树的地理类型[J]. 四川林业科技, 1997, 18(2): 36 ~ 39.
- [8] 吉林师范大学等地理系. 世界自然地理(上、下)[M]. 上海: 人民教育出版社, 1980.
- [9] 克里什托弗维奇 AH 1957 (姚兆奇等译). 古植物学[M]. 北京: 中国工业出版社, 1965.
- [10] 吴鲁夫 EB 1943 (仲崇信, 张梦庄译). 历史植物地理学引论[M]. 北京: 科学出版社, 1960.
- [11] 威尔逊 JT 等 1972 (《大陆漂移》翻译组译). 大陆漂移[M]. 北京: 科学出版社, 1975.
- [12] 赵良能(赵能). 杨属大叶杨组新植物[J]. 四川林业科技, 1991, 12(3): 1 ~ 3.
- [13] 赵良能, 刘军. 中国西南地区杨属的分类学研究( I ~ II ) [J]. 武汉植物学研究, 9(3): 229 ~ 238, 1991( I ), 12(3): 225 ~ 232, 1994( II ).
- [14] 赵良能, 刘军. 亚洲热带林中中亚杨的研究[J]. 广西植物, 1993, 13(4): 355 ~ 358.
- [15] 赵良能, 刘军, 刘建生. 四川杨树的生态学研究、四川森林生态研究(413 ~ 424) [M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1990.
- [16] 赵良能, 刘军, 龚固堂. 杨亚科植物的分类与分布[J]. 武汉植物学研究, 2009, 27(1): 23 ~ 40.
- [17] 赵良能, 龚固堂. 中国青藏高原杨树的研究[J]. 四川林业科技, 1991, 12(2): 6 ~ 14.
- [18] 赵良能, 龚固堂. 柳树起源与进化的探讨[J]. 四川林业科技, 2014, 35(4): 1 ~ 8.
- [19] 赵良能, 龚固堂, 刘军. 北美洲墨杨分类位置的探讨[J]. 四川林业科技, 1997, 18(2): 1 ~ 5.
- [20] 赵良能, 龚固堂, 刘军. 杨柳科植物的分类与分布[J]. 四川林业科技, 1998, 19(4): 9 ~ 20.
- [21] 洪涛, 麻左力, 陈敬诗. 大叶杨花部形态及其在杨属的分类位置[J]. 植物学报, 1987, 29(3): 236 ~ 241.
- [22] 陶君容, 熊宪政. 黑龙江晚白垩世植物区系及东亚、北美区系的关系[J]. 植物分类学报, 1986, 24(1): 1 ~ 15.
- [23] 龚固堂. 杨属地理分布与起源初探[J]. 四川林业科技, 2004, 25(2): 25 ~ 30.
- [24] 斯塔罗娃 HB 1980 (马常耕译). 杨柳科植物的育种[M]. 北京: 科学技术文献出版社, 1984.
- [25] 塔赫他间 AL 1954 (朱徵, 汪劲武译). 被子植物的起源[M]. 北京: 科学出版社, 1955.
- [26] Browicz K. *Populus ilicifolia* (Engler) Rouleau and its taxonomic position[J]. Act. Soc. Bot. Polon. 1966, 35(2): 325 ~ 335.
- [27] Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants[M]. New York: Columbia university press, 1981.
- [28] Czerepanov SK. *Populus* L. Vascular plants of Russia and adjacent states (The former URSS) (464 ~ 465) [M]. Cambridge: Cambridge university press, 1995.
- [29] Dale IR & Greenway PJ. Salicaceae. Dale & Greenway, Kenya trees & shrubs (493 ~ 494) [M]. Glasgow: The university press, 1961.
- [30] Eckenwalder JE. North American cottonwoods (*Populus*, Salicaceae) of sections *Abaso* and *Aigeiros* [J]. J. Arn. Arb. 1977, 58(3): 193 ~ 208.
- [31] Eckenwalder JE. *Populus* L. Flora of North America (7: 5 ~ 23) [M]. 2010.
- [32] Fang CF, Zhao SD & Skvortsov AK. Salicaceae. Flora of China (4: 139 ~ 274) [M]. Beijing: Science press, 1999.
- [33] Fisher MJ. The morphology and anatomy of the flowers of the Salicaceae( I ~ II ) [J]. Amer. J. Bot. 1928, 15: 307 ~ 326( I ) et 372 ~ 394( II ).
- [34] Franco JA. *Populus* L. Flora europaea (ed. 2, 1: 64 ~ 66) [M]. Cambridge: Cambridge university press, 1993.
- [35] International Poplar Commission. Poplars and willows [M]. Rome: FAO of the united Nations, 1979.
- [36] Jalas J & Suominen J. *Populus*. Atlas florae europaea (3: 48 ~ 51) [M]. Helsinki: Suomal. Kirjall. Kirjap. oy 1976.
- [37] Kimura A. Salicaceae. The flora of eastern Himalaya (1966, 1: 44 ~ 47; 1971, 2: 15 ~ 17) [M]. Tokyo: University of Tokyo press 1966 & 1971.
- [38] Meikle RD. *Populus* L. Flora of Iraq (4: 26 ~ 31) [M]. Baghdad: Ministry Agric. Agrar. Ref. Iraq 1980.
- [39] Neumann A. *Populus*. Rechinger, Flora Iranica (65: 1 ~ 12 et 43 ~ 44) [M]. Wien: Akad. Verlag 1969.
- [40] Ohashi H. *Populus* L. [J]. Sci. Rep. Tohoku Univ. IV ( Biol. ), 2001, 40(4): 276 ~ 283.
- [41] Polunin O. & Stainton A. *Populus*. Flowers of the Himalaya (383 ~ 384) [M]. Oxford: Oxford university press 1984.
- [42] Schneider C. *Populus* L. Sargent, Plantae Wilsonianae (3: 16 ~ 39) [M]. Cambridge: The university press 1917.
- [43] Stapf O. *Populus denhardtiorum* Dode [J]. Hook. Icon. Plant. 1922, V, 1: tab. 3050.