

柳树起源与进化的探讨

赵良能 龚固堂

(四川省林业科学研究院 四川 成都 610081)

摘要: 柳树(杨柳科柳亚科)具有3个属、约450个天然种(以及大量的天然杂种),自然分布于大约从南纬52度至北纬82度从海平面附近至海拔5 000 m左右从南温带至北寒带的非洲、南美洲、亚洲、欧洲和北美洲(大洋洲和南极洲无自然分布的柳树),即原柳属(约50种,大致产于北极圈以南的地区)、钻天柳属(约3种,产于鄂霍次克海和日本海的四周地区)和柳属(约400种,大致产于北回归线以北的地区)。从原始被子植物到当代柳树,显然是经历了一个漫长而曲折的演化历程。古柳群可能大约在白垩纪中期起源于西冈瓦纳古陆,并在广为扩散至各地的过程中沿着不同方向进一步演化发展,而前面提及的3个属则为其现存的后裔。原柳属可能大约在白垩纪晚期发生于西冈瓦纳古陆的非洲;先放射分布于古陆本土(后来又因古陆的分裂而分别存在于非洲大陆、马达加斯加岛和南美洲),后逐步扩散至劳亚古陆;统一的劳亚原柳属植物区系又因欧亚陆块与北美陆块的完全分离而被分割为各自独立发展的两个部分。钻天柳属很可能是在第三纪晚期发生于欧亚陆块的东北部。柳属可能大约在第三纪中、晚期发生于古地中海东部地区,后逐步散播于欧亚陆块,并经过白令地区迁移至北美。文中提供了有关植物的属、种一览,包括它们的正确名称、文献引注、地理分布等。

关键词: 柳树;原柳属;钻天柳属;柳属;古柳群;起源;进化

中图分类号: S718.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1003-5508(2014)04-0001-08

On the Origin and Evolution of the Willows

ZHAO Liang-neng GONG Gu-tang

(Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China)

Abstract: The willows (Salicaceae subfam. Salicoideae) are composed of three genera with about four hundred and fifty natural species (as well as a great number of natural hybrids) and distribute naturally in Africa, South America, Asia, Europe et North America (not in Oceania and Antarctica) from about 52 degrees south latitude to 82 degrees north latitude et from near sea level to altitude more than 5 000 m et from the south temperate zone to the north frigid zone. i. e. *Pleiarina* of about fifty species and approximately on the south of the Arctic Circle, *Chosenia* of about three species and in the neighbouring areas of both the Sea of Ochotsk et the Sea of Japan, and *Salix* of about four hundred species and roughly on the north of Tropic of Cancer. It is quite evident that there is a long and tortuous evolutionary process from primitive angiosperm to the contemporary willows. Archaic willow group probably originated from the West Gondwanaland during the Middle Cretaceous and then evolved further along the various direction in the course of its spreading everywhere; and the three genera before-mentioned are its extant descendants. The genus *Pleiarina* possibly occurred in Africa of the West Gondwanaland during the Late Cretaceous; it first radially scattered over this locality (and it existed in Africa, Madagascar and South America respectively owing to the breakup of the archaic land afterward) and then spread to the Laurasia; subsequently, the u-

收稿日期: 2014-04-21

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和树木学研究。

nitary Laurasia's *Pleiarina* flora was divided into two parts developing alone because of wholly separating each other of the Eurasia land mass and the North America land mass. The genus *Chosenia* most likely arose in the northeastern Eurasia land during the Late Tertiary. The genus *Salix* might emerge from eastern Tethys regions during the Middle and Upper Tertiary and then widely spread in Eurasia land et progressively migrated to North America land via Bering regions. Besides a conspectus of all the genera and species of the plants concerned is provided in this paper including their correct names, bibliographic references, geographic distributions etc.

Key words: Willows, *Pleiarina*, *Chosenia*, *Salix*, Archaic willow group, Origin, Evolution

传统的杨柳科有时被划分为两个各自独立的科(杨科和柳科)(L. A. Kupriyanova, 1965),有时被与大风子科等合并为一个科(杨柳科,含57个属)(APG II, 2003)。杨柳科 Salicaceae Mibel (sens. trad.) 包含两个亚科,即杨亚科 subfam. Populoideae Kimura (总状柔荑花序; 雄蕊着生于退化成杯状或盘状、不产蜜液的花被上; 花粉无萌发孔, 外壁饰纹不清晰; 风媒传粉) 和柳亚科 subfam. Salicoideae (穗状柔荑花序; 花被退化并特化而成的、形态多样的蜜腺, 通常存在; 雄蕊着生于花轴上; 花粉通常有沟或沟孔, 外壁饰纹通常明显; 再次虫媒传粉, 或再次风媒传粉)。本文试对柳树的起源与进化作一初步探讨。

I

柳树(杨柳科柳亚科 Salicaceae subfam. Salicoideae) 具有3个属(中国均产)约450个天然种(中国约220种)以及大量的天然杂种和人工杂种; 广泛自然分布于大约从南纬52°(麦哲伦海峡)至北纬82°(如埃尔斯米尔岛北端)、从海平面附近(如美国大西洋沿岸平原)至海拔5 000 m左右(如中国横断山脉贡嘎岭)、从南温带至北寒带的非洲、南美洲、亚洲、欧洲和北美洲(大洋洲和南极洲无自然分布的柳树)。

(1)

柳树由原柳属、钻天柳属和柳属组成。

原柳属 *Pleiarina*。花序坚挺; 花(雌)苞片花后脱落; 花被特化为通常呈环状(如 *P. madagascariensis*) 或半环状的蜜腺, 稀花瓣状、不产蜜液(*P. bonplandiana*, *P. mucronata* var. *capensis*); 雄蕊3枚~15枚、稀多达25枚(*P. nilicola*)、数目不定, 稀3枚、数目固定, 轮状、极稀螺旋状(*P. subserrata*) 排列于伸长的花轴上; 花柱短, 柱头短、宿存; 再次虫媒传

粉。约50种, 大致分布于北极圈以南的亚、欧、非、北美、南美洲, 并独自占据赤道两侧地区, 是一个柳树中分布达最南的类群。*Pleiarina* 具有较多的原始性状, 与 *Chosenia* 有较近的亲缘关系, 而与 *Salix* 的关系则较为疏远。

钻天柳属 *Chosenia*。在柳树中, 叶表皮独具环列型气孔^[11]; 花序柔垂; 雄花苞片基部与雄蕊合生, 雌花苞片花后脱落; 花被特化而成的蜜腺, 存在至完全消失; 雄蕊5枚~10枚, 数目不定; 花柱长, 柱头长、花后与花柱上部一起脱落; 再次虫媒传粉至再次风媒传粉。本属具有一些与 *Populus* 相同或相近的性状, 如木射线细胞同型, 叶具环列型气孔器, 花粉无萌发孔、外壁无饰纹等。约3种(*C. arbutifolia*, *C. cardiophylla*, *C. urbaniana*), 自然分布于亚洲东北部鄂霍次克海和日本海的四周地区, 是一个柳树中种类最少、分布最为局限的类群。

柳属 *Salix*。花序坚挺; 花(雌)苞片花后极常宿存; 花被特化为通常呈隆突状的蜜腺; 雄蕊2枚, 数目固定, 花丝完全分离至完全合生; 再次虫媒传粉。约400种和大量的天然杂种, 大致分布于北回归线以北的亚、欧、非(北缘)、北美洲, 并独自存在于北极地区和高山地区(*Pleiarina* 垂直分布上限、海拔2 400 m~3 800 m以上), 是一个柳树中种类最多、分布达最北和最高的类群。

(2)

柳树的现代分布区, 具有3个从南到北、互相有别的部分。

南区。大约为北回归线以南的非、亚、南美地区(即 *Salix canariensis*, *S. pedicellata*, *S. excelsa*, *S. disperma*, *S. fulvopubescens*, *S. microphylla* 等分布区以南的地区), 这个区域内全部为多雄蕊(原始性状)种类(即 *Pleiarina* 部分种类), 即 *P. adamouensis*, *P. balansaei*, *P. chevalieri*, *P. coluteoides*, *P. craterade-*

nia, *P. hirsuta*, *P. huillensis*, *P. humboldtiana*, *P. hutchinsii*, *P. kamerunensis*, *P. ledermannii*, *P. madagascariensis*, *P. mucronata*, *P. murielii*, *P. nigritina*, *P. nilicola*, *P. ramiflora*, *P. schweinfurthii*, *P. subserrata*, *P. tetrasperma*, *P. thorelii*, *P. tonkinensis*, *P. woodii* 等, 而且其中某些种类还具有更多的原始性状, 如 *P. madagascariensis*, *P. mucronata*, *P. subserrata* 等。这个地区应是柳树的起源中心(发生中心)。

中区。大约为北回归线与北极圈之间的欧、亚、北美地区, 这个区域内集聚了柳树的绝大部分种类(其中既有多雄蕊种类, 也有二雄蕊种类), 而且是唯一包括所有 3 个属 *Pleiarina* (部分种类)、*Chosenia* (全部种类)、*Salix* (大部分种类) 的地区。种类繁多, 类型多样, 这里应是柳树的多度中心和分化中心。

北区。大约为北极圈以北的欧、亚、北美地区(即 *Pleiarina pentandra*, *P. pseudopentandra*, *P. lasian-dra*, *P. serissima* 等分布区以北的地区), 这个区域内全部为二雄蕊(衍生性状)种类(即 *Salix* 部分种类), 如 *S. alaxensis*, *S. arctica*, *S. glauca*, *S. hastata*, *S. herbacea*, *S. lanata*, *S. myrsinites*, *S. ovalifolia*, *S. phlebophylla*, *S. polaris*, *S. pulchra*, *S. reticulata*, *S. rotundifolia* 等约 40 种; 其中不少种类也属第四纪化石植物群。

“柳属 *Salix* 中那些雄蕊数目很完全的种被认为发生于低纬度地区, 在较晚期才产生了雄蕊数目退化的一些种; 最后才产生 *S. polaris*, *S. reticulata* 和 *S. herbacea*, 它们只发现于受过冰川作用地区的第四纪地层中。”^[8], “The family …the most primitive species occurring in the tropics but with present centers of distribution in the north temperate and subarctic regions.”^[44], “In the primitive tropical pleiandrous willows the perianth is still more or less petaloid, and is not nectariferous.”^[38]。柳树的现代分布格局, 是它在一定时间和一定空间内发生、发展的反映, 也是它的一定祖先起源于南方的冈瓦纳古陆并在向各个可能地区(特别是北方劳亚古陆)逐渐散布、迁移的过程中不断分化、兴亡的结果。

(3)

“被子植物起源于三叠纪是完全可能的。”^[28], 从原始被子植物到当代柳树, 显然是经过了一个漫长而曲折(发生、发展、衰退、灭绝等)的演化历程。

在地质记录不全、古植物学资料缺乏的情况下, 根据对现存有关类群的研究、分析、对比和植物进化的一般规律, 推测一定类群系统发育中的某些情况, 作为对直接证据不足的一种弥补, 是合理的、必要的。

“毫无疑问, 从早白垩世起就已出现了很多茛葇荑花类植物这一点来看, 这类植物(柳属、桦属、山毛榉属、栎属)在地质时期中应发生得也很早, 可能是通过退化途径形成的。”^[8], “那些具有退化了了的茛葇荑花序型花的科通过退化方式产生了各个不同的类群, 诸如胡桃科、杨柳科等这些科无疑是在白垩纪中期以前出现的。”^[8], “The ancient Salicaceae were entomophilous, but became anemophilous.”^[38], “it is obvious that the entomophily of *Salix* of to-day has evolved far from the entomophilous habit of the primitive salicacean ancestor, since this genus has thus passed successively from entomophily through anemophily and thence back in its highest forms to entomophily again.”^[38]。

可以认为, 杨柳科植物的早期祖先为虫媒传粉类群。白垩纪初期, 某些风媒传粉的茛葇荑花序类植物可能是现代杨柳科植物的近期共同祖先, 它的出现是该类植物在系统发育过程中的一个重大转折点, 自此以后, 所有的发生、发展都始终是沿着以“茛葇荑花序”为特征的这条传代线进行的。可以设想, 它经过进一步的演化, 最后形成了两个类群: 一是以“雄蕊与退化花被离生”为特征的古柳群, 它应是现代柳树(*Pleiarina*, *Chosenia*, *Salix*)的近期共同祖先; 一是以“雄蕊与退化花被合生”为特征的古杨群, 它应是现代杨树(*Balsamiflua*, *Populus*)的近期共同祖先。

(4)

“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(*Salicaceae*)…等这样一些科存在。…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。”^[8]。

三叠纪末期, 北方的劳亚古陆(欧亚大陆 + 北美大陆)与南方的冈瓦纳古陆分离, 仅在现今伊比利亚半岛处相连; 南方的冈瓦纳古陆分裂为西冈瓦纳古陆(非洲 + 南美洲)和东冈瓦纳古陆(南极洲 + 澳大利亚 + 印度)。侏罗纪, 印度脱离“南极洲 + 澳大利亚”陆块, 并向北漂移; 古地中海东端继续闭

合。白垩纪末期,西冈瓦纳古陆瓦解,非洲大陆、马达加斯加和南美洲三者完全被断开;欧亚板块的顺时针转动和非洲板块的逆时针转动,使古地中海东端更为靠近。

目前非洲大陆(约有10余种,如 *Pleiarina chevalieri*, *P. coluteoides*, *P. ledermannii*, *P. subserrata* 等)、马达加斯加(仅1种, *P. madagascariensis*)和南美洲(仅1种, *P. humboldtiana*)均有自然分布的柳树(而且除产于非洲大陆北缘的 *Salix pedicellata* 而外,其它的均属 *Pleiarina*) ,而大洋洲和南极洲则无,这一现象无法从现代地理生态环境条件中找到解释,它显然是与古地理变迁密切相关的。分裂前的西冈瓦纳古陆应该存在有柳树一定的祖先类群。

综合前述,可以认为,柳树的近期共同祖先(古柳群)大约在白垩纪中期起源于南方的西冈瓦纳古陆。

II

古柳群起源后,由于白垩纪时期海洋性气候占优势(虽然干燥气候继续发展)、形成了全球性较为均一的温暖潮湿气候,因之它有可能在较短时间内广为扩散至有关各地(包括北方的劳亚古陆),并在一定生物内部因素和一定环境外部因素的影响下,不断演化发展(如花被特化为蜜腺,再次虫媒传粉,雄蕊数目退化,类群分化等);最后逐步形成了两个分别以“雄蕊多枚”为标志的多雄蕊进化支和以“雄蕊二枚”为标志的少雄蕊进化支。“雄蕊多数(三至更多枚)”和“雄蕊少数(二枚)这对性状,在柳树庞大家族成员(某些杂种除外)中始终保持着彼此之间的绝然间断(不可逾越的“鸿沟”) ,这在柳树系统发育中具有十分重要的意义。

(1)

古柳群的某些后裔(雄蕊多枚、数目不定) ,在进一步的演化中分化为分别以 *Pleiarina*(花序坚挺,花被蜜腺通常环状或半环状,再次虫媒传粉) 为代表和以 *Chosenia*(花序柔垂,花被蜜腺存在至完全消失,再次虫媒过渡为再次风媒传粉) 为代表的两个谱系分支。

Pleiarina 大约 1/3 的种类独自聚集于非洲(仅北缘除外) ,而且其中不乏具有更多原始性状的类群。*Pleiarina* 可能因内陆干旱环境的压力,在白垩纪晚期发生于西冈瓦纳古陆的非洲板块;发生后,最

初放射分布于古陆本土(后又因本土分裂而分别存在于非洲大陆、马达加斯加和南美洲) ,后来再扩散至劳亚古陆。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,北美陆块与欧亚陆块完全分离,统一的劳亚 *Pleiarina* 区系,被分割为各自独立发展的两个部分,“在白垩纪末,北美西北部和西伯利亚东北部相连接,直到晚中新世出现白令海峡。…白令地区就成为环北太平洋植物区系交流的通道。”^[3] *Pleiarina* 某些种类可能先后在一定时期从不同方向通过白令陆桥进入北美或东亚。

Chosenia 在杨柳科植物的系统发育中,存在虫媒和风媒不同传粉方式互相交替的情况;*Chosenia* 从再次虫媒传粉逐步过渡为再次风媒传粉,是杨柳科演化过程中最近的、正进行着的一次传粉方式的更替。第三纪晚期,地理环境发生了巨大变化,特别是气候条件显著恶化(冷、旱)(草本植物大量出现,达到了最大程度地发展),昆虫区系的变化和传粉者的缺失可能是推动这次传粉机制演化和传粉方式更替的直接原因。它的祖先种 *C. primorica* 存在于俄罗斯远东 Primorye 地区的晚第三纪地层中。因之, *Chosenia* 很可能是在第三纪晚期发生于欧亚陆块的东北地区;第四纪更新世时期,西伯利亚大陆冰川远不如欧洲、北美洲发达,其南界仅达北纬 60 度左右,以致 *Chosenia* 区系有可能在本土(始生地区)得以保存。本属具有较多的衍生性状,如木射线细胞同型,叶表皮具环列型气孔器,花苞片基部与雄蕊合生,花被蜜腺完全消失,再次风媒传粉等;这表明 *Chosenia* 在多雄蕊类群中处于较高的进化水平。

(2)

古柳群的某些后裔(雄蕊二枚、数目固定) ,在同一进化线上继续演化发展,最后形成以 *Salix*(花序坚挺,花被蜜腺通常隆突状,雄蕊 2 枚、数目固定,再次虫媒传粉) 为代表的谱系分支。

Salix magnifica 乔木;小枝粗壮,无毛,被白色蜡粉;芽大, 1.2 cm × 0.5 cm,无毛,被白色蜡粉;叶片全缘,近革质,达 20 cm × 11(~ 15) cm,叶柄粗壮,长达 5 cm;花枝粗壮,长达 7 cm,无毛,被白色蜡粉,有正常叶;葇荑花序(雌或雄)粗壮、坚挺,达 20 cm × 1 ~ 1.5 cm;花被蜜腺腹生,肉质,大型,宽大于高,半抱雌蕊或雄蕊;果序粗壮,达 25(~ 30) cm × 2 cm,宿存至翌年春季;自然分布于横断山脉东缘地区(海拔 1 700 m ~ 3 000 m)。本种在柳属中具有最大的

叶子和最大的花、果序,形态十分特殊,个体数量稀少,种间遗传隔离程度高,分类系统地位孤立,地理分布局限,它很可能是第三纪 *Salix* 区系的子遗类群或直接后裔。*S. allochroa* *S. apatela* *S. bistyla* *S. erio-stachya* *S. moupinensis* *S. pella* *S. phanera* *S. plocotricha* *S. salwinensis* 等与本种相似或相近,而且也自然分布于横断山脉和东喜马拉雅山脉地区。

第三纪始新世时期,向北漂移的印度板块与亚洲腹地下部相碰,造成了喜马拉雅山脉,青藏高原逐渐隆起,古地中海东部完全消失。造山运动,可使环境条件发生最为急剧的变化(如寒暖的变换,湿度的增减,高山低地的形成等),从而导致物种的发生与灭绝、兴盛与衰败、迁移与定居等。

可以认为,*Salix* 大约在第三纪中、晚期发生于古地中海东部地区,然后广泛播散于欧亚大陆,并先后陆续经过白令地区迁移至北美。

Salix 因杂交容易、杂种能育的生物学特性,而具有不断增强生物多样性的机制和能力。属内含有大量的多倍体分类单位,并呈现出了一个完整的从 $3x$ 至 $12x$ 的多倍体系列;染色体数目的加倍(同源或异源),无疑是形成巨大多型性、广泛适应性的基本因素,并在该属的进化过程中起着十分重要的作用。“在柳属的进化中,多倍化起着巨大作用。在柳属内表现出染色体数目从 $38(2n)$ 到 $190(10n)$ 之间这样一个完整多倍体系列。这个属的染色体在结构上的异质性也表现得比杨树明显。”^[27]。可以设想 *Salix* 目前正处于种类推陈出新、家族兴旺繁荣的演化阶段,同时这也体现了柳树当前的进化主流。

III

有关植物的属、种一览

Balsamiflua Griff. Itin. Not. Pl. Khasyah (Posthum. Pap.) 211. 1848. 胡杨属。本属约 3 个天然种;星散分布于热带非洲、古地中海地区和北美洲西南部。

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;产于鄂霍次克海和日本海的四周地区。

C. arbutifolia (Pall.) A. Skv. in Bot. Mat. Gerb. Bot. Inst. Acad. Nauk. SSSR 18: 43. 1957. 钻天柳。产于俄罗斯(普里莫里耶、阿穆尔、鄂霍次克、堪察加、

千岛群岛、萨哈林)、中国(大小兴安岭、长白山)朝鲜(北部)、日本(北海道、本州)。

C. cardiophylla (Trautv. & Mey.) N. Chao in J. Sich. For. Sci. 17(1): 14. 1996. 心叶柳。产于俄罗斯(普里莫里耶、阿穆尔、鄂霍次克、千岛群岛、萨哈林)、中国(小兴安岭、张广才岭)、朝鲜(北部)。

C. primorica Pavl. in Bot. Zhurn. 87(4): 129 ~ 138. 2002. 普里柳(化石种)。产于俄罗斯(普里莫里耶,晚第三纪地层)。

C. urbaniana (Seemen) N. Chao in J. Sich. For. Sci. 17(1): 14. 1996. 本州柳。产于俄罗斯(千岛群岛、萨哈林)、日本(北海道、本州)。

Pleiarina Rafin. Alsogr. Amer. 15. 1838. 原柳属。本属约 50 个天然种;大致产于北极圈以南的亚、欧、非、北美、南美洲。

P. adamauensis (Seemen) N. Chao & J. Liu in J. Sich. For. Sci. 31(5): 13. 2010. 阿达柳。产于喀麦隆。

P. balansaei (Seemen) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2): 4. 1996. 中越柳。产于越南、中国(大陆南缘)。

P. bonplandiana (Kunth) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2): 4. 1996. 邦柳。产于美国(本土西南)、墨西哥、危地马拉。

P. chevalieri (Seemen) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 19(4): 14. 1998. 马里柳。产于马里、几内亚。

P. coluteoides (Mirb.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 19(4): 14. 1998. 西非柳。产于塞内加尔、马里。

P. crateradenia (Seemen) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 19(4): 14. 1998. 杯腺柳。产于博茨瓦纳。

P. hirsuta (Thunb.) Rafin. Alsogr. Amer. 15. 1838. 银毛柳。产于南非国。

P. huillensis (Seemen) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2): 5. 1996. 威柳。产于非洲(西南、东南)。

P. humboldtiana (Willd.) Rafin. Alsogr. Amer. 15. 1838. 亨柳。产于拉丁美洲(南美洲、中美洲、墨西哥、西印度群岛)。

P. hutchinsii (Skan) N. Chao & G. T. Gong in J.

Sich. For. Sci. 17(2):5. 1996. 肯柳。产于热带非洲。

P. kamerunensis (Seemen) N. Chao & J. Liu in J. Sich. For. Sci. 31(5):14. 2010. 喀柳。产于喀麦隆。

P. lasiandra (Benth.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):5. 1996. 太平柳。产于北美洲西部(阿拉斯加至加利福尼亚)。

P. ledermannii (Seemen) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 19(4):14. 1998. 尼日柳。产于尼日尔河流域(马里、尼日利亚、喀麦隆)。

P. madagascariensis (Bojer ex Anders.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):5. 1996. 马达柳。产于马达加斯加岛。

P. mucronata (Thunb.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):5. 1996. 尖头柳。产于非洲南端(开普、奥兰治河)。

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. murielii (Skan) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 19(4):14. 1998. 苏丹柳。产于苏丹。

P. nigritina (Seemen) N. Chao & J. Liu in J. Sich. For. Sci. 31(5):15. 2010. 暗枝柳。产于安哥拉。

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. paraplesia (Schneid.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):5. 1996. 康定柳。产于青藏高原东部及其邻近地区;海拔1500 m~3800 m。本种在该属中分布达最高。

P. pentandra (L.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):5. 1996. 五蕊柳。产于欧洲、北亚(西)、中亚。

P. pseudopentandra (Flod.) N. Chao & J. Liu in J. Sich. For. Sci. 31(5):15. 2010. 远东柳。产于北亚(东)、东亚(北缘)。

P. ramiflora (Seemen.) N. Chao & J. Liu in J. Sich. For. Sci. 31(5):15. 2010. 安哥柳。产于安哥拉。

P. schweinfurthii (Toepff.) N. Chao & J. Liu in

J. Sich. For. Sci. 31(5):16. 2010. 努柳。产于苏丹。

P. serissima (Bailey ex Arthur) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):6. 1996. 秋柳。产于北美洲西北部至东部。

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)。

P. tetrasperma (Boxb.) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):6. 1996. 四籽柳。产于南亚(中、南)、东亚(中国大陆南缘)、东南亚。

P. thorelii (Dode) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):6. 1996. 老挝柳。产于老挝。

P. tonkinensis (Seemen) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):6. 1996. 越南柳。产于越南。

P. woodii (Seemen) N. Chao & G. T. Gong in J. Sich. For. Sci. 17(2):6. 1996. 南非柳。产于南非国、津巴布韦、莱索托。

Populus L. Sp. Pl. 1034. 1753. 杨属。本属约50个天然种;大致产于从北回归线至北极圈之间的非(北缘)、欧、亚、北美洲。

Salix L. Sp. Pl. 1015. 1753. 柳属。本属约400个天然种;大致产于北回归线以北的亚、欧、非(北缘)、北美洲。

S. alaxensis Cov. in Proc. Wash. Acad. 2:280. 1900. 阿拉柳。产于亚洲和北美洲的北极、亚北极地区。

S. allochroa Schneid. in Sarg. Pl. Wils. 3:72. 1916. 奇柳。产于横断山区东缘。

S. apatela Schneid. in Sarg. Pl. Wils. 3:46. 1916. 宏柳。产于横断山区东北缘。

S. arctica Pall. Fl. Ross. 1(2):86. 1788. 北极柳。产于欧、亚、北美洲的北极、亚北极地区或更南地区。

S. bistyla Hand. -Mazz. Symb. Sin. 7:76. 1929. 双柱柳。产于横断山区(西南)和东喜马拉雅山区。

S. canariensis Chr. Smith ex Buch, Physik. Be-schr. Canar. 159. 1825. 加那利柳。产于加那利岛和马德拉岛。

S. disperma Roxb. ex Don, Prodr. Fl. Nepal. 58. 1825. 皂柳。产于阿富汗、巴基斯坦、克什米尔、印度(北)、尼泊尔、不丹、缅甸(北)、中国(大陆南)。

S. eriostachya Wall. ex Anderss. in Svensk. Vet. Akad. Handl. 1850: 493. 1851. 绵穗柳。产于青藏高原东南部和东喜马拉雅山区。

S. excelsa Gmelin, Reis. Russl. 3: 308. 1774. 伊朗柳。产于伊朗、阿富汗和中亚。

S. fulvopubescens Hayata, Icon. Pl. Form. 5: 202. 1915. 褐毛柳。产于中国(台湾岛)。

S. glauca L. Sp. Pl. 1019. 1753. 灰蓝柳。产于欧、亚、北美洲的北极、亚北极地区, 或更南地区。

S. hastata L. Sp. Pl. 1017. 1753. 戟柳。产于欧、亚、北美洲的北极、亚北极地区, 或更南地区。

S. herbacea L. Sp. Pl. 1018. 1753. 草柳。产于欧、亚、北美洲的北极、亚北极地区, 或更南地区。

S. lanata L. Sp. Pl. 1019. 1753. 绵枝柳。产于欧、亚、北美洲的北极、亚北极地区, 或更南地区。

S. magnifica Hemsl. in Kew Bull. Misc. Inform. 1906: 163. 1906. 壮丽柳。产于横断山区东缘。

S. microphylla Schl. & Cham. in Linnaea 6: 354. 1831. 复序柳。产于墨西哥、危地马拉。

S. moupinensis Franch. in Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris II, 10: 82(Pl. David. 2: 120) . 1887. 宝兴柳。产于横断山区东缘。

S. myrsinites L. Sp. Pl. 1018. 1753. 铁仔柳。产于欧、亚洲的北极、亚北极地区。

S. ovalifolia Trautv. in Nouv. Mem. Soc. Nat. Mosc. 2: 306 (Salic. Frigid.) . 1832. 白令柳。产于白令海峡两侧的北极、亚北极地区。

S. pedicellata Desf. Fl. Atlant. 2: 362. 1800. 地中海柳。产于地中海地区。

S. pella Schneid. in Sarg. Pl. Wils. 3: 45. 1916. 黑枝柳。产于横断山区东缘。

S. phanera Schneid. in Sarg. Pl. Wils. 3: 50. 1916. 怪柳。产于横断山区东南部。

S. phlebophylla Anderss. in Ofv. Förh. Svensk. Vet. -Akad. 15(3) : 131. 1858. 显脉柳。产于白令地区。

S. plocotricha Schneid. in Sarg. Pl. Wils. 3: 49. 1916. 曲毛柳。产于横断山区东南部。

S. polaris Wahl. Fl. Lappon. 261. 1812. 极地柳。产于欧、亚、北美洲的北极、亚北极地区。

S. pulchra Cham. in Linnaea 6: 543. 1831. 丽柳。产于欧、亚、北美洲的北极、亚北极地区。

S. reticulata L. Sp. Pl. 1018. 1753. 网脉柳。产于欧、亚、北美洲的北极、亚北极和更南的地区。

S. rotundifolia Trautv. in Nouv. Mem. Soc. Nat. Mosc. 2: 304 (Salic. Frigid.) . 1832. 圆叶柳。产于白令地区。

S. salwinensis Hand. -Mazz. ex Enand. in Anz. Akad. Wiss. Wien Math. -Nat. 63: 95. 1926. 对叶柳。产于横断山区(西南部) 至东喜马拉雅山区。

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] 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.
- [3] 王荷生. 植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [4] 方振富. 论世界柳属植物的分布和起源[J]. 植物分类学报, 1987, 25(4): 307~313.
- [5] 方振富, 赵士洞. 青藏高原柳属植物的发生和分布[J]. 植物分类学报, 1981, 19(3): 313~315.
- [6] 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.
- [7] 伦德勒 AB 1952(钟补求、杨永执译). 有花植物分类学(第二册)[M]. 北京: 科学出版社, 1965.
- [8] 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.
- [9] 吴征镒, 王荷生. 中国自然地理·植物地理(上册)[M]. 北京: 科学出版社, 1983.
- [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] 陈家辉. 柳属的系统学及生物地理学初探[M]. 在线出版日期: 2011.5.25.
- [12] 陈家辉, 孙航, 杨永平. 柳属的分支系统学分析[J]. 云南植物研究, 2008, 30(1): 1~7.
- [13] 浅间一男. 1975(谷祖纲、珊林译). 被子植物的起源[M]. 北京: 海洋出版社, 1988.
- [14] 张明理. 中国柳属多雄蕊类群的分支系统学研究[J]. 植物研究, 1994, 14(3): 299~305.
- [15] 威尔逊 JT 等. 1974《大陆漂移》翻译组译. 大陆漂移[M]. 北京: 科学出版社, 1975.
- [16] 赵士洞. 中国柳属植物地理分布的研究[J]. 植物分类学报, 1987, 25(2): 114~124.
- [17] 赵良能(赵能). 亚洲东北地区心叶柳属的分类问题[J]. 四川林业科技, 1996, 17(1): 12~15.
- [18] 赵良能, 刘军. 西藏的杨柳科树木[J]. 四川林业科技, 2001, 22(4): 1~18.
- [19] 赵良能, 刘军. 巴蜀地区的杨柳科植物(一、二)[J]. 四川林业科技, 2002, 23(2): 1~7(一) 23(3): 1~13(二).
- [20] 赵良能, 龚固堂. 柳属中多雄蕊类群系统位置的探讨[J]. 四

- 川林业科技,1996,17(2):1~8.
- [21] 赵良能 龚固堂. 中国柳属次级区分的探讨(一、二) [J]. 四川林业科技,2005,26(5):1~11(一),2006,27(1):1~13(二).
- [22] 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.
- [23] 赵良能 龚固堂 刘军. 原柳属次级区分的探讨[J]. 四川林业科技,2010,31(5):8~20.
- [24] 赵良能 龚固堂 刘军. 卧龙自然保护区的杨柳科植物[J]. 四川林业科技,2012,33(6):1~8.
- [25] 陶君容,张川波. 吉林省延吉盆地早白垩世被子植物化石[J]. 植物学报,1990,32(3):220~229.
- [26] 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.
- [27] 斯塔罗娃 HB 1980 (马常耕译). 杨柳科的育种[M]. 北京:科学技术文献出版社,1984.
- [28] 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.
- [29] Akeroyd JR. *Salix* L. *Flora Europaea* 2nd ed. 1: 53~64 [M]. Cambridge: Cambridge University Press,1993.
- [30] Andersson NJ. *Salix*. DC. *Prodr.* 16(2): 191~323 [M]. Paris: Treuttel et Wurtz,1868.
- [31] Argus GW. Infrageneric Classification of *Salix* (Salicaceae) in the New World [J]. *Syst. Bot. Monogr.* 1997,52: 1~121.
- [32] Argus GW. *Salix* L. *Flora of North America*,7: 23~162. [M]. 2010
- [33] Chen JH, Sun H, Wen J & Yang YP. Molecular Phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) Inferred from Three Chloroplast Datasets and Its Systematic Implications [J]. *Taxon*,2010,59(1): 29~37.
- [34] Cronquist A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants [M]. New York: Columbia University Press,1981.
- [35] Davy JB. The Distribution and Origin of *Salix* in South Africa [J]. *J. Ecol.* 1922,10: 62~86.
- [36] Dorn RD. A Synopsis of American *Salix* [J]. *Can. J. Bot.* 1976,54: 2769~2789.
- [37] Fang CF, Zhao SD & Skvortsov AK. Salicaceae. *Flora Of China*. 4: 139~274 [M]. Beijing: Science Press and St. Louis: Missouri Botanical Garden Press,1999.
- [38] Fisher MJ. The Morphology and Anatomy of the Flowers of The Salicaceae (I-II) [J]. *Amer. J. Bot.* 1928,15: 307~326(1) et 372~394(II).
- [39] Handel-Mazzetti H. *Salix* L. *Handl.-Mazz. Symbolae Sinicae* 7: 60~89 [M]. Vienna: Julius Springer,1929.
- [40] Jalas J & Suominen J. *Atlas Florae Europaeae* 3 [M]. Helsinki: The Committee for Mapping the Flora Of Europe,1976.
- [41] Kimura A. *Über Toisusu, eine neue Salicaceen-Gattung und die Systematische Stellung derselben* [J]. *Bot. Mag. Tokyo*,1928,42: 287~290.
- [42] Kimura A. *Symbolae Iteologicae* VI [J]. *Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol.)*,1938,13(3): 381~394, pl. 12~14.
- [43] Kimura A. *De Salicis Subgenere Protitea Commentatio* [J]. *Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol.)*,1986,39(2): 67~70.
- [44] Lawrence GHM. *Taxonomy Of Vascular Plants* [M]. New York: The Macmillan Company,1951.
- [45] Ohashi H. *Salix* L. [J]. *Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol.)*,2001,40(4): 284~384. (*Salicaceae Of Japan*).
- [46] Pavlyutkin BI. Neogene *Salix* and *Chosenia* (Salicaceae) of Primorye, Russian Far East. [J]. *Bot. Zhurn.* 2002,87(4): 129~138.
- [47] Polunin N. *Circumpolar Arctic Flora* [M]. Oxford: At The Clarendon Press,1959.
- [48] Raven PH & Axelrod DI. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements [J]. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 1974,61(3): 539~673.
- [49] Schneider C. *Salix* L. *Sarg. Pl. Wils.* 3: 40~179 [M]. Cambridge: The University Press,1916.
- [50] Skvortsov AK. *Willows of Russia and Adjacent Countries* [M]. Beijing: Science Press,1999.