

橐吾属的起源、演化与地理分布*

刘尚武 邓德山 刘建全

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

THE ORIGIN, EVOLUTION AND DISTRIBUTION OF *LIGULARIA* CASS. (COMPOSITAE)

Liu Shang-wu Deng De-shan Liu Jian-quan

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001)

Abstract The genus *Ligularia* Cass. is one of the large genera in Compositae-Senecioneae-Tussilaginatae. In subtrib. Tussilaginatae, *Ligularia* is closely related to, but more advanced than, the genus *Farfugium* Lindl. It includes six sections, 11 series and 129 species. All the taxa are distributed in Asia with only two species extending to Europe. There are 119 species in E. Asia, comprising 96% of the world total. The highest concentration of species in E. Asia occurs in the Hengduan Mountains. In this area there are four sections, six series and 67 species, of which 61 species are local endemics; thus 66% of sections, 54.5% of series and about 52% of species in the world occur in this small area, indicating that it is a major distribution centre for *Ligularia*. According to character analysis, sect. *Corymbosae* ser. *Calthifoliae* with 5 species was considered as the most primitive group in this genus, which has reniform leaves, palmate veins, a few large capitula (arranging in Corymb-like inflorescence), and semispherical involucre etc. The primitive species, *L. dentata* and *L. hodgsonii*, are distributed from E. Sichuan to Japan via Hubei, Hunnan, Anhui, Fujian. This distribution pattern is consistent with that of its allied genus, *Farfugium*. According to the principle of common origin, the ancestors of the two genera appeared most probably in the same area. It was inferred that the area from E. Sichuan of China to Japan was the original area of the genus *Ligularia*. However, on the basis of geological history and the modern distribution of this genus, the author considers that central China with E. Sichuan might be the primary original area of *Ligularia*. Its dispersal route was mainly along the mountains of southern margin of Asia, with relatively few members dispersed northwards to NE. Asia. The original time of the genus *Ligularia* was at least not later than the middle Cretaceous.

* 国家自然科学基金资助项目。

1993-10-20 收稿。

Key words *Ligularia*; Distribution pattern; Character analysis; Origin area; Dispersal route

摘要 橐吾属 *Ligularia* Cass. 是菊科千里光族款冬亚族的一个大属。在款冬亚族中本属与大吴风草属 *Farfugium* Lindl. 亲缘关系最近, 但进化程度较高。本属包括 6 组、11 系 129 种。所有种类均分布在亚洲, 仅 2 种扩散至欧洲。在东亚地区有 119 种, 占该属总种数的 96%。高度集中在横断山区的有 4 组、6 系 67 种, 其中 61 种为特有种, 占该属总组数的 66%, 总系数的 54.5%, 总种数的 52%。这个事实表明了横断山区是该属的多度中心和多样化中心。通过性状分析, 伞房组伞房系 Sect. *Corymbosae*, Ser. *Calthifoliae* 叶肾形, 具掌状叶脉, 头状花序大而少, 排列呈伞房状, 总苞半球形, 被认为是该属的原始类群。原始种齿叶橐吾 *L. dentata* 和鹿蹄橐吾 *L. hodgsonii* 的分布区从我国四川东部经过湖北、湖南、安徽、福建等省至日本。这个分布格局与近缘属大吴风草属 *Farfugium* 一致。

根据共同起源原理, 这两个属的祖先极有可能就发生在这一地区。因此我们推测东亚地区从中国四川东部至日本这一地区是本属的发源地, 然而根据地质历史和现代分布, 作者认为中国中部 (包括四川东部) 是本属的初始起源地。该属起源后, 基本上沿亚洲南缘的山地扩散, 少数种类向东北至亚洲东北部。本属起源时间至少不晚于中白垩纪。

关键词 橐吾属; 分布格局; 性状分析; 起源地; 散布途径

橐吾属 *Ligularia* Cass. 是菊科 *Compositae* 千里光族 *Sinecioneae* 中的一个属, 全世界 129 种, 全产亚洲, 仅有 2 种分布至欧洲。

本属的分类学问题比较清楚。亚洲和欧洲出版了区域性植物志, 已有较好的研究。但对本属的起源、演化及地理分布方面还没有系统研究与报道。

一、属的系统位置

本属自 1816 年建立之后, 对于它的成立与否有两种意见。Candolle (1837) 及以后的许多植物学家都认为本属植物具有叶、至少基生叶具膨大的叶鞘, 茎生叶叶鞘发达, 但叶片退化呈苞片状或较不发育, 头状花序下具苞片状叶, 但总苞基部无小外苞片, 花柱分枝先端钝, 非截形, 瘦果无毛等特征, 与广布的千里光属 *Senecio* L. 不同, 是一个独立的属。但也有一些学者, 如 Clarke (1876)、Hooker (1881) 等将本属作为千里光属的一部分或是属下的一个组。虽如此, 但从一个侧面可以看出, 不赞成独立为属的学者也仍然将本属作为一个自然分类群, 表明两者亲缘关系十分密切。应当特别提到的是 Handel-Mazzetti (1938) 对中国的橐吾属植物进行了研究, 记述 89 种, 并依据花序类型分为伞房组和总状花序组两大类。他的研究, 奠定了本属的分类基础, 也明确了本属的范围。笔者 (1989) 对本属的中国种类也作了全面的研究, 记述了 112 种。属下分为 6 个组, 其中 2 个组下各有 3 个系。

本属在千里光族 Trib. *Senecioneae* 中, 应隶属哪一亚族, 也有不同的处理。早期学者将本属划归千里光亚族 Subtrib. *Senecioninae*。最近 Jeffrey & Chen (1984) 总结前人研究, 将本属置于款冬亚族 Subtrib. *Tussilaginatae* 中, 展示了本属的系统位置及其与近缘属的关系, 值得称赞。因为 Hooker (1881) 曾将本属与垂头菊属 *Cremanthodium* Benth. 两个亲缘关系极为密切的属分别置于不同的亚族中, 人为的割裂了它们的联系。

本属与大吴风草属 *Farfugium* Lindl. 在系统位置上相近, 亲缘关系密切, 地理分布

基本一致,有不少共同特征,表明它们在系统发生上有密不可分的联系。

二、属的主要特征

鉴于本属知者较少的现状,也为了进一步分析本属系统发育,有必要就属的主要分类性状作如下介绍:(1)本属植物均为多年生,具极短的、近似块状的根茎,有一个不育的发达的叶丛,顶芽存活多年,从不伸长。茎或花葶由莲座叶丛的外围叶腋中抽出,单生或2—3个丛生,当年开花结实后死亡。这是很多高山植物的一种适应环境的方式。(2)幼叶出土时外卷,与它的近缘属大吴风草属的内卷式不同。十分可能是适应林区和灌丛中土壤疏松,排水良好的生存环境的结果,而后者幼叶内卷,将背面的毛被外露,作为缓冲层,显然是适应气候湿热、土壤多水、粘重的生境的一种方式。毛被可使幼叶不沾染泥土,防止病害发生。(3)基生叶和茎生叶有膨大的叶鞘,或至少基生叶有鞘,是本属显著的特征之一,与大部分近缘属明显不同。(4)叶形和叶脉也是重要的分类依据。肾形叶具掌状叶脉的性状是原始的,与它的外类群大吴风草属相同,而卵形至条形叶,具羽状或羽状平行脉的特征是后起的。(5)头状花序排列成伞房状和总状两大类,个别种类也有单生的,如长白山橐吾 *L. jamesii* (Hemsl.) Kom., 部分种类则具有复花序。伞房状花序的特征与近缘属大吴风草属和千里光属 *Senecio* L. 相同,显然是原始性状。总状花序和复花序是后起的,也是本属绝大多数种类的共同性状。(6)头状花序大、数目少向头状花序小、数目多的方向演化。(7)总苞大小和形状的一系列演化趋势是从大而半球形或宽钟形到小而狭筒形。(8)总苞片1或2层,近等长,分离或合生,仅总苞顶端具2—5齿。合生现象是特化性状,仅出现在个别种类中。总苞片多数到2—3个,数目减少的情形与头状花序多而小是相关的。(9)叶状苞片(或外苞片)从卵形至线形,常常与头状花序大小或数目多少相关联。进化种类中,多数具线形叶状苞片。小外苞片通常1个,个别种类具多数小外苞片,如梨叶橐吾 *L. Pyrifolia* S. W. Liu。(10)头状花序辐射状,边花雌性,舌状,一层,常多数或无舌状花,头状花序呈盘状。在少数种类中,随小花数目减少,仅有1朵舌状花;中央花两性,管状,常多数或减退至仅有2个小花;花冠整齐,少有边缘小花呈唇形。例外的情况是在裸柱橐吾 *L. petiolaris* Hand. -Mazz. 中,小花花冠不存在,花柱裸露。舌状花的缺失,是进步现象,是对高山环境的适应,也是在头状花序多而小的种类中,在结构上的简化。(11)花药基部钝,花丝顶部膨大,膨大部分因种类不同,略有差异,但不能作为种间的鉴别特征。(12)花柱分枝先端钝圆,具乳突状毛,比之千里光属花柱分枝先端截形的式样,是进化性状,出现在多数进化的亲缘属中。(13)瘦果无毛。(14)在已做过染色体的种类中,仅一种——阿尔泰橐吾 *L. altaica* DC. $2n=48$,其他为 $2n=58, 60$ 。而千里光属及其他近缘属 $n=5, 9, 10, 11, \dots, 60$ 。但推测本属可能是多倍体起源的。

依据上述主要分类性状的演化趋势,结合外类群(Out group)大吴风草属 *Farfugium* 的性状进行分析,可以看出,本属叶肾形,叶脉掌状,伞房花序,头状花序大而少,总苞半球形或宽钟形,小花极多数,舌状花十分发育等特征是原始性状,加之染色体 $2n=60$,以及相同的分布式样,表明两者有共同起源,只是大吴风草属的进化级较低,幼叶出土时内卷,花药基部有尾状附属物,瘦果被毛与本属不同。经过性状分析后,本属系

统演化示意图表示如下 (Fig. 1):

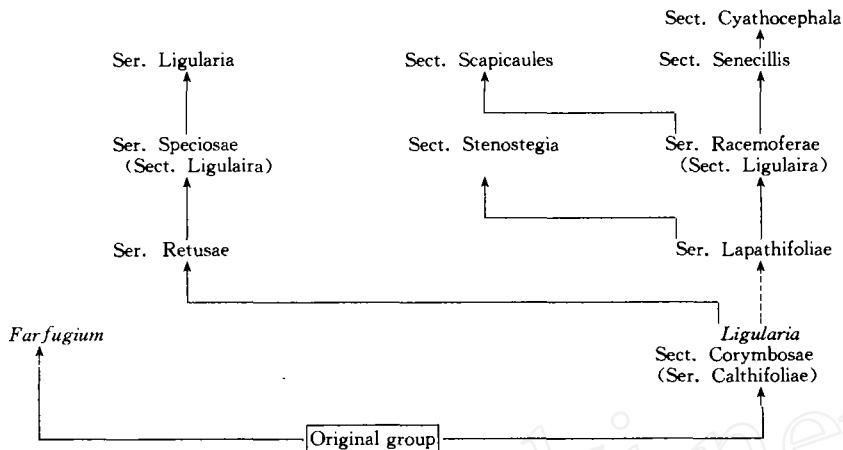


Fig. 1 Diagram showing relationships among the taxa in *Ligularia*

由图1可作如下推测：本属与大吴风草属同起源于一个绝灭了祖先。在本属，从伞房系 Ser. Calthifoliae 沿着掌状叶脉和羽状叶脉形成了2个演化系列。在掌脉系列中，相关的特征是叶肾形，由具伞房花序的小头系 Ser. Retusae 演化出具总状花序的短缨系 Ser. speciosae 和橐吾系 Ser. Ligularia。在羽脉系列中，相关特征是叶宽卵形至条形，由具伞房花序的羽脉系 Ser. Lapathifoliae 分别演化出具伞房花序的线苞组 Sect. stenostegia 和具总状花序的有翅系 Ser. Racemiferae。后者再形成其他组和系。由伞房系到羽脉系似乎缺少一个脉序转化的类型，因此以虚线表示。对此，将在下面进一步讨论。伞房系有5种，共同的特征是叶肾形，叶脉掌状，头状花序大，排列成伞房状，是本属最原始的类群，齿叶橐吾 *L. dentata* (A. Gray) Hara 就是典型代表。另外，鹿蹄橐吾 *L. hodgsonii* Hook. 在四川东部和湖北西部有强烈的分化，前人曾在种下分出4个等级，但它们之间并没有明确的界线。由于该种的头状花序的数目从多到少，从大到小，形成的花序有典型的伞房花序、聚伞状圆锥花序或近似总状的花序，总苞大小、长宽比例也多变化，加之开花的习性大多是由下部或边缘先开，具有总状花序的特征，所以，Koyama (1967) 就将本种移至总状花序类的橐吾系。但我们认为该种尽管有较多的变异，但诸如叶形、冠毛特征以及伞房花序的存在，因而不赞成将它归入总状花序类中。但也表明该种可能是两个演化系列的联系点。更可能羽脉系就源于该种。

本属花序的基本类型是伞房状和总状，照此也可作为2个演化系列，但叶形和叶脉却互相交叉，掌状脉和羽状脉同时出现在一个系列中。鉴于花序和叶形的可变性，而脉序相对的稳定性，因此我们选择脉序作为本属演化的主线，这样相关的叶形也就成了主要的分类标准。而头状花序的大小，多少以及由此形成的花序，就必然会出现变化。这就是为什么我们没有将花序的类型作为主要的分类性状的原因。

三、地理分布

本属现有129种，亚洲全产，仅有2种扩散至欧洲，是一个典型的旧世界温带分布式样的属。虽然属的分布区大，但绝大多数种的分布区则是狭域性的。

在讨论本属种类的地理分布之前,需要就种的划分问题作如下说明。本属种类按欧亚各国植物志统计,有138种,但由于不同作者在种的划分上有不同处理,因而种的范围大小,存在着明显差异。以苏联植物志26卷为例,本属有38种,其中,长根茎亚属 Subgen. *Dolichorrhiza* Pojark. 连同所含的3个种已独立成属外,在所剩35种中,有一些种如 *L. splendens*、*L. schischkinii* 和 *L. carpatica* 等已被别的学者作为异名处理。有些种,如西伯利亚橐吾 *L. sibirica* 的7个近缘种中,有3种,即 *L. arctica*、*L. bucovinensis* 和 *L. lydiae* 在欧洲植物志 (Tutin, T. G. et al., 1976) 中,已被该属作者认为是 *L. sibirica* 的“似乎不超过生态型”的类群。产西伯利亚和远东的3个种: *L. abakanica*、*L. sichotensis* 和 *L. longipes* 也与产欧洲的一样,至多是生态型,与模式种无大的差异。只有 *L. subsagittata* 仅见于高加索南部,与原种略有不同,予以保留。类似情形在其它组系也有。因此,原苏联的35种,扣除与我国共有的16种和应当归并的10种之后,只有9个特有种。喜马拉雅及克什米尔地区有5个特有种,日本有3个特有种,因而本属的总种数是129种,而不是138种或150种。

在亚洲,中国有112种,日本8种,喜马拉雅及克什米尔地区11种,中亚-帕米尔-伊朗16种,西伯利亚7种,远东9种。在中国,云南有53种,四川43种,西藏27种,青海6种,其它省区种数锐减,在6种以下。

在欧洲,有2种,西伯利亚橐吾和灰绿橐吾 *L. glauca*, 主要分布于喀尔巴阡山和阿尔卑斯山。只有西伯利亚橐吾 (包括 *L. arctica*) 分布于俄罗斯的北极地区 (摩尔曼斯克)。北欧及英国没有本属种类的分布记录。

1. 属的分布区

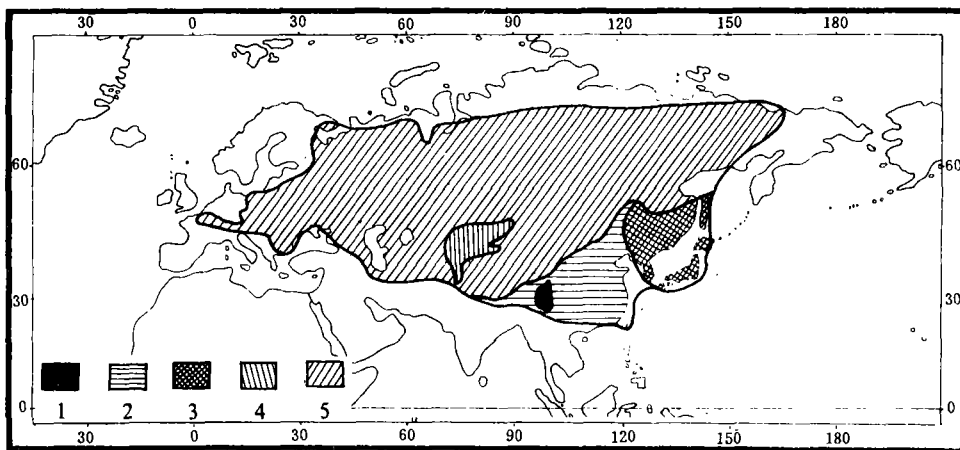


Fig. 2 Isoflora map of species of *Ligularia*: 1. 67 species; 2. 3-15 species; 3. 4-12 species; 4. 4-8 species; 5. 1-2 (3) species.

属的分布区大致是东经 2° — 168° , 北纬 $22^{\circ}50'$ — 70° 。东部,自俄罗斯西伯利亚地区的下科累姆斯克、萨哈林岛 (库页岛)、日本至我国台湾一线;西部以法国中部为界,北部,大约是北极圈稍北的地区,与欧洲及西伯利亚的森林北界相吻合;南部,自中国广东 (信宜)、云南 (思茅)、缅甸北部、经喜马拉雅、帕米尔、伊朗北部、外高加索南至阿尔卑

斯山一带, 最南部为我国广东信宜(图2)。据以往资料, 本属在北美洲无记录。但最近, Weber 于1982年组合发表了产北美的一种橐吾 *L. porter* (Greene) W. A. Weber (*Senecio porteri* Greene) 和产南美洲智利(麦哲伦地区)的 *L. websteri* (Greene) W. A. Weber (*Senecio websteri* Greene)。由于未见到标本和资料的证实, 值得怀疑。但如果可靠, 在推论本属起源与扩散上, 倒是一个新的证据。

2. 种的分布

作为植物区系区划的理想材料仍然是要有全部植物种类的分布图(塔赫他间, 1988)。也就是说植物区系分区的真正基础是每个植物种的分布区。因此, 对每个属的各个种按其现代的分布区、原产地, 并结合地史推测它们的发生时间, 完成种的分布分析, 进而得出属的分布区类型。因为属在分析一个具体区系中起着决定性的作用。种的现代分布有历史原因, 但生态原因要多于地史原因, 加之资料的不完整, 难以绘出每个种的真正分布图。因此, 多少带有推测的成分或偏差。

依据塔赫他间(1988)和吴征镒(1979)的区划将本属种类在各“省”或“地区”作了总种数和特有种类的统计。但因上述区系单元过于分散, 在很多单元中无本属种类的分布, 因而统计不能得到明显效果, 所以在本文中, 我们采用高一级的区系单元“区”或“亚区”为单位进行统计。

塔赫他间的区划: 按此区划共有34区, 其中仅3个区有本属种类分布。(1) **环北方区** 本区有6种, 有2个特有种, 即 *L. robusta* 和 *L. glauca*。在本区15个省中, 有11个省仅有1—2种, 即 *L. sibirica* 和 *L. glauca*。3个省无分布记录。阿尔泰-萨彦岭省种类较多, 有6种, 其中4种也见于伊朗-土兰区。(2) **东亚区** 本区种类最多, 有119种, 占属的总种数的96%。在本区12个省中, 种数的多少, 依次是西康-云南省67种, 东喜马拉雅省16种, 华中省15种, 华北省13种, 东北省11种, 其余各省1—9种。除去 *L. sibirica* 和 *L. thomsonii* 外, 其他全部是特有种。(3) **伊朗—土兰区** 有22种分布在本区内, 其中有6个特有种。在本区12个省中。准噶尔-天山省有12种, 其中4个是特有种, 其次是西藏省, 有11种, 但没有特有种。另外2个特有种见于克什米尔地区和伊朗高原。从本属种类在上述3个区的分布来看, 由于气候寒冷和干旱及森林消退限制了本属种类的生长和分布, 因此在第一和第三区中, 种数锐减, 造成了种的不连续分布和属的分布区的缩小和变形。例如 *L. sibirica* 的现代分布区就是这样, 未必与历史上的一样。鹿蹄橐吾 *L. hodgsonii* 现代分布于我国秦岭-巴山以南, 日本和俄罗斯远东, 但我国华北、华东和东北等地却没有分布记录。形成此种间断分布, 显然生态原因就大于历史原因。

按吴征镒(1979)的分区, 我们以亚区为单元, 进行统计。在全部7个亚区中, 以种数而论: 中国-喜马拉雅森林植物亚区(特有种68/总种数76, 下同)、中国-日本森林植物亚区(11/32), 青藏高原植物亚区(1/11), 欧、亚森林植物亚区(4/11), 亚洲荒漠植物亚区(0/7), 欧、亚草原植物亚区(1/5), 马来西亚植物亚区(0/1)。从上述统计表明, 本属种类的地理分布与森林植被有密切关系, 而且至今仍保留了生于森林环境的习性。

本属种类主要生长于林间空地、林缘或灌丛中, 少数较为进化的种类则上升至高山草甸, 个别种生于山地草原。其垂直分布因地区及纬度以及种类不同而各异。一般生长在海拔1200—4200 m 的地方, 最低海拔是120 m, 见于东北北部的狭苞橐吾 *L. intermedia*。

垂直分布的上限是海拔4800 m,有四川西北部的贡噶岭橐吾 *L. Kongkalingensis*, 分布在北纬26°—50°; 分布纬度最低的是长叶橐吾 *L. longifolia*, 产云南思茅(北纬22°50′)。产高纬度地区的种是西伯利亚橐吾(北纬70°)。一般说来,在北纬36°以南地区的种类大都生长在海拔较高的山地。而北纬36°以北地区随纬度增高,则植物生长地的海拔高度就趋于降低。

本属种类中绝大部分是狭域分布种,只有西伯利亚橐吾见于欧洲及亚洲的广大地区,但不是连续分布,近似岛状分布。这一点在亚洲北纬45°以南地区更为突出。该种现代分布格局显然是与第三纪以来中亚气候干旱、荒漠的形成、森林退缩以及第三纪末至第四纪初的冰川反复进退有直接关系(图3)。

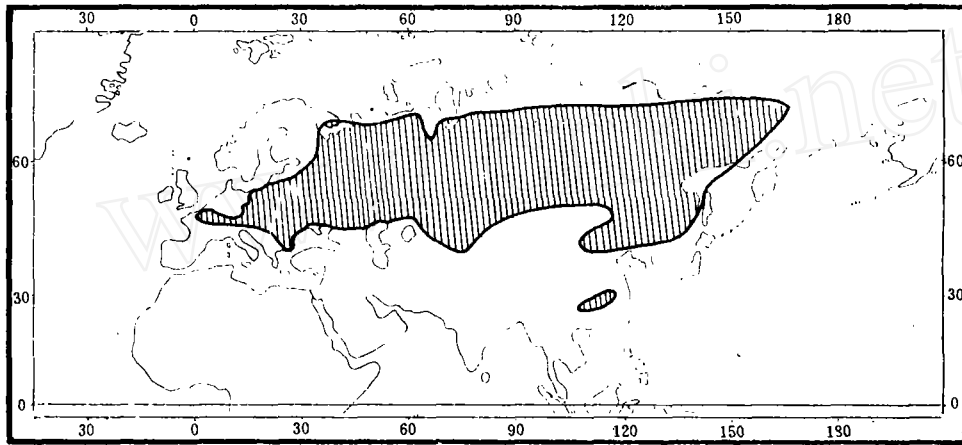


Fig. 3 Distribution area of *L. sibirica* (L.) Cass.

在亚洲的种类,主要分布在我国秦岭—大巴山—横断山—喜马拉雅山。在此区域内约有100种,占总种数的77.5%,我国横断山区有67种,占总种数的51.9%。在中亚及俄罗斯远东和我国东北两大地区种类虽少,只有11—16种,但有特有种5—6种。另外部分种类间断分布于日本和我国台湾。

3. 分布中心

确定分布区中心是分布区学说的核心问题和重要问题,也是研究区系起源和演化及其发展的出发点(吴征镒,1985.植物区系地理学教学大纲,油印本)。因为在一个地域范围内,属可能以不同数量的种来代表(托尔马乔夫,1965),也就是说,属内各个种在其分布区内的分布是不均衡的。因此,在确定分布区中心(或分布中心)时,应当依据两个原则:(1)种类分布最多的地区,即多度中心(包括地理中心和生态中心);(2)在属的分布区内,种类数量多、并且这些种类能够反映属的系统发育的各阶段的地区,就是多样性中心(路安民,1982)。依据前述种数的统计,我国横断山区有占全属51.9%的种和占中国特有种数(81个)75.3%的种集中于此。这些种分别隶属于4个组,即伞房组(小头系和羽脉系)、橐吾组(全部的系)、花葶组和蓝灰组。没有原始的齿叶橐吾。小头系的种类是较为进化的,头状花序小,但数目多,总苞形状大都为筒状,舌状花数目减退至1个,或舌片形状多变,以至出现3—5裂的舌状花,个别种的舌状花短缩至仅有小舌片,

是本属形态分化十分强烈的类群。羽脉系的种类虽具有伞房状花序, 但叶形多变, 叶脉羽状, 显然是进化线上的中间类群, 与橐吾组的叶形从肾形至三角形, 叶脉从掌状至羽状的演化趋势十分相似, 只是后者为总状花序而不同。显然它们都是后起的类群。蓝灰组的种类更为进化, 适应性有了明显变化, 向着草甸或草原的生境扩散。花葶组的种类茎基部有一圈白色长毛, 与线苞组种类茎基部有一圈褐色绒毛十分相似, 可能有发生的联系。但地理分布不同, 花序有异。藏囊吾 *L. rumicifolia* 虽不见于中亚, 但与产于克什米尔地区的西域橐吾 *L. thomosii* 和克什米尔橐吾 *L. jacquemontiana* 同属一组, 可能是联系上的一环。

由此不难看出, 在横断山地区不仅种类多, 而且它们代表了本属种系演化的重要类型, 出现了为数众多的特有种。因此, 横断山区是本属的现代分布中心。此外, 在中亚山地(包括天山、吉尔吉斯山、准噶尔山及塔尔巴哈台山)有14种和4个特有种, 属于线苞组和蓝灰组。线苞组的7个种, 从茎生叶无膨大的叶鞘, 叶有毛, 总苞杯状等与典型的橐吾有显著差异, 但部分种与千里光属的种却很近似。可能是为着适应荒漠性生态环境而后起的。因此, 中亚山地可以认为是本属的一个小的次生的分布中心。同样, 在我国东北北部、俄罗斯远东地区及朝鲜北部有12种, 其中有6个特有种, 也是一个小的次生分布中心。

四、起源与扩散

本属种类的现代分布中心在中国横断山区, 但该区由于缺乏原始类群, 因而不是本属的发源地。

对于属的发源中心, 在理论上可以把原始种的分布区看作是发源中心, 原始种的分布便导致了该属近代种的发育(托尔马乔夫, 1965)。伞房系的几个种如 *L. dentata*、*L. japonica* 和 *L. hodgsonii*, 叶肾形, 全缘或掌状分裂, 叶脉掌状, 头状花序大或较大, 但数目较少, 是本属最原始的种。它们自四川东部经我国华中、华东分布至日本(图4)。这一地区, 即亚洲东部, 就是本属的发源中心, 但起源的初始地区, 可能在我国中部(包括四川东部)。因为这一地区不仅原始种最集中, 分布密度大, 而且由于地史古老, 自前寒武纪以来就存在着四川古陆。因此, 在一个属的分布区范围内其原始种类最集中的地方, 自该属发生以后没有经受过灾害性的环境变化, 而使该属古老种系或其后裔得以保存下来, 这个地方就可能是该属的发源地(王荷生, 1992)。本属原始种自发生之后向东到达日本, 其中 *L. japonica* 分布到印度东北部是因为并入了 *L. macrantha* (C. B. Clarke) H. Koyama, 后经研究, 这一归并显然欠妥, 两者是独立的种, 也没有发生上的联系。在本属的初始发源地除原始种之外, 尚有14个进化的种。一如前述, *L. hodgsonii* 显然是原始种和进化种的联系纽带。本属初始起源地区在我国中部(包括四川东部), 而现代分布中心在横断山, 两个中心不是同一地点。但如张宏达教授(1980)所言, 本属的两个中心均在华夏植物区系的发祥地——华夏古陆的范围内。

本属伞房系的原始种与近缘属大吴风草属 *Farfugium* Lindl. 不仅有共同的外部形态特征与相同的染色体数目 $2n=60$, 而且都生长在同一地点, 同是中国-日本森林植物区系的成分, 都向东分布达日本。这就表明两者在发生和分布上有着密切的关系, 十分可能起源于同一祖先。本属伞房组与千里光属在花序、总苞、小花类型及结构也都十分相似。但

国产千里光属61种中仅有10种见于这地区,且体态相去甚远。就是款冬亚族 Subtribe Tus-silaginatae 所含其它各属也都不具备作为祖先型的条件。总之,由于菊科植物在系统发育上处于最高层次,分化活跃,类型复杂,常常使属间界线不能明晰。因此,就目前而言,尚不能追溯到本属的原始祖先。

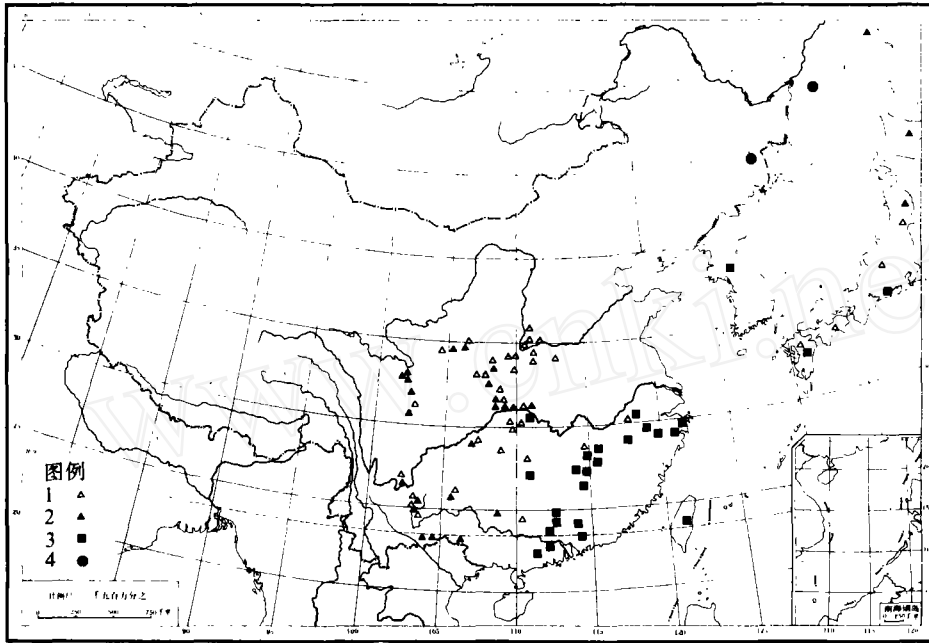


Fig. 4 Distribution of the primitive species of *Ligularia*: 1. *L. dentata* (A. Grey) Hara; 2. *L. hodgsonii* Hook; 3. *L. japonica* (Thunb.) Less.; 4. *L. calthifolia* Maxim.

本属起源时间从中国大陆与日本分离的历史可以判断,在白垩纪和第三纪古新世时,日本岛屿大部分是亚洲大陆向东的直接延续。在中新世,日本与大陆发生分离(吴鲁夫,1964)。本属种类分布至日本,并在当地分化,形成了3个特有种的现实,说明至少在古新世本属种类已达到日本。那么,本属的起源时间应当在古新世之前,也可能在白垩纪中期被子植物爆发式发展时就形成了本属。本属起源之后,向南经武陵山、雪峰山至南岭,沿武夷山北上至我国台湾以及日本;向东由雪峰山、武功山、慕阜山、黄山至天目山,也可到达日本。属于这种分布式样的,主要是原始种或具肾形叶、掌状叶脉和总状花序的种,如 *L. fischeri* 和 *L. stenocephala* 等。向东北方向,沿大巴山、秦岭、太行山、大兴安岭至俄国的科雷马山。仅有西伯利亚橐吾到达了东北亚北部的这一地区。另一些种则在小兴安岭、长白山、锡霍特山至萨哈林岛(库页岛)、远东等地形成了特有组(合苞组)和一些特有种。所有这些种都不是原始种,是较为进化,适应寒冷的亚北极或北极气候的类型。也可能这些种在第三纪时分布到东亚的北部,而在毁灭亚洲东北部森林植被的冰期之后,重新向北分布的(吴鲁夫,1964)。这可从下述事实得到证明, *L. calthifolia* 由 *L. dentata* 演化而来,但体态变小,总苞背部被褐色有节毛, *L. fischeri* 和 *L. sibirica* 体态细瘦,总苞变小,与我国南部的居群相比,判若两类。本属种类向西分布的情形,如同亚洲植物区

系成分向西分布一样, 它们的代表在第三纪上半纪向西分布时, 沿着山脉到达南欧境内, 而在下半纪到了中欧和北欧(吴鲁夫, 1964)。西伯利亚囊吾就是这种分布式样。灰绿囊吾由阿尔泰分布至南欧, 而未到中欧或北欧。大部分种类由秦巴山区、横断山至东喜马拉雅地区形成了本属的现代分布中心和分化中心。西喜马拉雅至兴都库什山区仅有少数种类。一部分种, 当它们从东亚出发时随着气候开始向更大的干旱性方向变化, 逐渐失去了它的湿生特性, 并且演化成现代较适应于温带森林植物区系干旱化气候的成分(吴鲁夫, 1964)。在中亚山地形成了一个次生分布中心。由于中亚地区从第三纪以来就形成了荒漠, 阻挡了本属种类向北的迁移, 因此在广大的西伯利亚地区仅有少数几种囊吾。

植物的分布不仅决定于它们对现代生境的反应, 并且也决定于它们对以前的地质时期中的山岳条件、气候条件和土壤条件的反应, 此外与古代大陆的形成及分布也有关系(吴鲁夫, 1964)。从前面关于属和种的分布可以看出, 大部分种由于保留了东亚植物区系的湿生性质, 主要分布在林区, 或延伸至灌丛, 少数种达到高山草甸。另有少数种则生于荒漠气候区的“森林岛”。部分种类分布至日本和我国台湾, 形成了由海洋隔离的间断分布。广布的西伯利亚囊吾可以越过北极圈线, 但没有进入北美。可能由于第三纪末和第四纪中期冰川分布很广, 北美的整个北部完全被冻结了, 冰川的多次来临, 在北美的很大一部分土地上破坏了第三纪植物区系(吴鲁夫, 1964)。本属的近缘属蜂斗菜属 *Petasites* Mill 的部分种类由我国华中地区向东北到达北美。由此推测, 本属的一些种类可能分布到北美, 但被冰川消灭了。因为北美的阿拉斯加地区和西伯利亚最后的分离发生于晚中新世, 不存在分布上的地理障碍(王荷生, 1992)。

五、结 论

1. 本属是旧世界温带分布型的属。全部种类亚洲均产, 仅有2种分布至欧洲, 是亚洲, 特别是东亚植物区系向西迁移的, 最具代表性的属。

2. 本属现代分布中心在横断山, 而初始起源中心则在中国中部(包括四川东部)。是一个起源中心与分布中心不在同一地区的属。

3. 本属的形成及扩散与第三纪森林植物区系有密切的关系。

4. 本属起源时间至少是第三纪古新世之前或白垩纪中期。在北美没有分布记录的事实表明, 可能与北美的冰川破坏作用有关。

参 考 文 献

- 王文采. 1992. 东亚植物区系的一些分布式样和迁移路线. 植物分类学报. 30 (1): 1—24
王文采. 1992. 东亚植物区系的一些分布式样和迁移路线(续). 植物分类学报. 30 (2): 97—117
王荷生. 1992. 植物区系地理. 北京: 科学出版社
刘尚武. 1989. 中国植物志 第77卷2分册. 北京: 科学出版社
托尔马乔夫著. 李锡文和宣淑洁译. 1965. 分布区学说原理. 北京: 科学出版社
李锡文. 1985. 云南植物区系. 云南植物研究. 7 (4): 361—371
李恒. 1980. 喜马拉雅-横断山脉是天南星属的分布中心和分化中心-兼论天南星属的起源和扩散. 云南植物研究. 2 (4): 402—418
吴征镒. 1965. 中国植物区系的热带亲缘. 科学通报. 1965 (1): 25—33
吴征镒. 1979. 论中国植物区系分区问题. 云南植物研究. 1: 1—19
吴征镒. 1991. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究(增刊). 4: 1—139
吴征镒. 王荷生. 1983. 中国自然地理(上册). 北京: 科学出版社

- 吴鲁夫著, 仲崇信, 陆定安, 沈祖安等译. 1964. 历史植物地理学. 北京: 科学出版社
- 应俊生, 张志松. 1984. 中国植物区系中的特有现象——特有属的研究. 植物分类学报, **22** (4): 259—268
- 张宏达. 1984. 从印度板块的漂移论喜马拉雅植物区系的特点. 中山大学学报 (自然科学版), **4**: 93—101
- 张宏达. 1980. 华夏植物区系的起源与发展. 中山大学学报 (自然科学版), **1**: 1—12
- 郑勉. 1984. 我国东部植物与日本植物的关系. 植物分类学报, **22** (1): 1—5
- 陶君容. 1992. 中国第三纪植被和植物区系历史及分区. 植物分类学报, **30** (1): 25—43
- 塔赫他间著, 黄观程译. 1988. 世界植物区系区划. 北京: 科学出版社
- 路安民. 1982. 论胡桃科植物地理分布. 植物分类学报, **20** (3): 257—274
- Chater A O. 1983. *Ligularia*. In: Tutin T G, Heywood V H, Burges N A et al. eds. *Fl. Europae*. London: Cambridge University Press. **4**: 205
- Clarke C B. 1876. *Compositae Indicae*. Calcutta: Thacker, Spink & Co
- De Candolle. 1837. *Ligularia*. *Prodrum*. **6**: 313—316
- Halten E et Fries M. 1986. *Atlas of North European Vascular Plants*. Königstein: Koeltz Scientific Books. **2**: 1849
- Handel-Mazzetti H. 1938. Die chinesischen Arten der Gattung *Ligularia*. *Bot Jahrb*. **69**: 95—142
- Hara H, Chater A O et Williams L H J. 1982. An Enumeration of the Flowering Plants of Nepal. London: Trustees & British Museum (Natural history). **3**: 34—35
- Hooker J D. 1881. *Senecio*. *Flora British India*. London: L. Reeve & Co. **3**: 338—351
- Jeffrey C & Chen Y L. 1984. Taxonomic studies on the tribe Senecioneae (Compositae) of Eastern Asia. *Kew Bull*. **39** (2): 205—454
- Koyama H. 1967. Taxonomic studies on the tribe Senecioneae of Eastern Asia I. General Part. *Mem coll Sci Univ Kyoto*. Ser B. **33** (3): 181—209
- Koyama H. 1968. Taxonomic studies on the tribe senecioneae of E. Asia II. Enumeration of the species of E. Asia. *Mem Fac Sci kyoto Univ. Series of Biology*. **2** (1): 19—60
- Pojarkova A E. 1961. *Ligularia*. In: Schischkin B K et Bavlou E G eds. *Flora URSS*. Moscow: Acad Sci URSS. **26**: 788—857
- Polunin O, Stainton A. 1985. *Flowers of the Himalaya (Ligularia)*. London: Oxford University Press. 201—202
- Satake Y, Ohwi J, Kitamura S et al.. 1983. *Ligularia*. *Wild Flowers of Japan*. Tokyo: Heibonsha Ltd Publishers. **3**: 183—185
- Wu Z Y (C Y Wu). 1988. Hengduan Mountain flora and its significance. *Journ Jap Bot*. **63** (9): 297—311