

垂头菊属的起源与地理分布*

刘尚武 何廷农 陈世龙 刘建全

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘 要

垂头菊属是菊科千里光族—橐吾亚族中的一个属,也是中国—喜马拉雅地区的特有属。全属有 67 种和 5 个变种,中国均产,其中有 19 种也见于缅甸、不丹、锡金、尼泊尔、印度和克什米尔地区。

该属分为 3 个组:垂头菊组、羽脉组和平行脉组。第一个组是原始的,具有肾形叶和掌状叶脉,含 17 种(若包括羽脉组具掌式羽状脉的 5 种,其总数达 22 种),占总种数的 25.3%。其他两个组较为进化,具线形—圆形的叶和羽状、掌式羽状及平行脉,含 50 种,占总种数的 74.5%。属的分布区介于东经 75°~103°E 和北纬 25°40'~39°20'N,可分为 4 个小区:①东南峡谷小区 介于东经 92°~102°E,北纬 25°40'~29°N,有 3 组,44 种,其中 35 个是特有种,14 个是原始种。②喜马拉雅小区(含克什米尔) 介于东经 75°~92°E 和北纬 26°30'~31°N,有 3 组,20 种,其中 15 个是特有种,4 个是原始种。③青藏高原东部小区 介于东经 92°E 以东和北纬 29°N 以北,有 12 种,其中 5 个是特有种,2 个是原始种。④羌塘高原小区 介于东经 78°30'~92°E 和北纬 31°~36°N,只有 4 个种,没有特有种,仅有 1 个原始种。

该属可能起源于橐吾属伞房组的原始种。起源时间在老第三纪。

如上所述,东南峡谷区拥有大量的种,其中很多是特有种和原始种,毫无疑问这一小区是本属的现代分布中心。起源中心在横断山南段,由此沿喜马拉雅向西,种类显著减少,仅有 5 个种见于克什米尔地区;向北,沿横断山系到祁连山,也只有 4 个种。

关键词: 菊科; 垂头菊属; 地理分布; 起源

垂头菊属 *Cremantho dium* Benth. 是菊科千里光族橐吾亚族中的一个属,现有 67 种,中国全产,部分种类分布于缅甸东北部及喜马拉雅山区诸国。属的分类及属下分类等级经 Clarke (1876)、Hooker (1881)、Good (1929)、Koyama (1968)、刘尚武(1982, 1989)等的研究和修订,已有明确结果。并在《中国植物志》77 卷 2 分册中进一步作了全面记述。由于 Good (1929)、刘尚武 (1980)对该属的起源、演化及地理分布仅提出过一个初步的见解,因而有必要就此问题再继续作深入探讨。

* 国家自然科学基金(3960059)和中国科学院生物分类区系学科发展特别支持费资助课题。

垂头菊属作为独立的属已经得到广泛承认,但它在菊科千里光族 Tirb. Senecioneae 中应置于哪一亚族中,则有不同的见解。Hooker 最早将本属置于款冬亚族 Subtrib. Tussilaginatae 中。Jeffrey 和 Chen (1984)赞同这一作法。最近林有润 (1997)将该属与近缘的橐吾属 *Ligularia* Cass. 等组成一个新亚族——橐吾亚族 Subtrib. Ligulariinae, 较之前人有进步,也是合适的,但其范围仍需再议。据我们的研究,款冬亚族(或蜂斗菜亚族)的两个属,款冬属 *Tussilago* 和蜂斗菜属 *Petasites* 早春先花后叶的生育特点是极为独特而原始的习性,形成了季节性的生殖隔离,避免杂交,所以款冬属分布虽广,但迄今仅有一种。另从染色体特征看(根据我们的实验结果,待发表),染色体大小不等,二型性强,也不同于橐吾属等,故而款冬亚族仅保留上述两属的处理是正确的。

垂头菊属与橐吾属在系统位置上相近,亲缘关系密切,不少性状具有平行演化的趋势,地理分布上两属的现代分布中心在同一地区,即中国横断山地区的南段(云南西北部和四川西南部),表明它们在历史发生上有紧密的联系。

属的主要性状及其演化

垂头菊属的主要检索性状一如过去的研究,有明确表述,但为了探讨属的起源,还需择其要者作出性状演化趋势。

(1) 具有不育叶丛,花茎自不育叶丛外围叶腋中抽出,当年死亡,而不育叶丛中心的主芽多年存活,类似“单轴分枝”。例外的是矮垂头菊 *C. humile* 和条裂垂头菊 *C. laciniatum*, 没有不育叶丛,花茎发自根茎的节上,类似“合轴分枝”,属于进化的一支。

(2) 叶基生和茎生,具鞘是原始性状;而茎生叶苞叶状或苞片状,则是进化种类的特征。茎生叶与基生叶同形,较小至不同形或完全异形,呈苞片状,是一个完整的演化系列。

(3) 叶形从肾形→卵形→长圆形→线形;叶脉为掌状→掌式羽状→羽状→羽状平行或平行。肾形叶和掌状叶脉是原始性状,与橐吾属相同。依据叶形及叶脉将该属分为 3 个组:垂头菊组 (Sect. *Cremanthodium*, 具肾形叶,掌状叶脉)、羽脉组 (Sect. *Pinnatinervus* 具卵形或长圆形叶,掌式羽状或羽状叶脉) 和平行脉组 (Sect. *Parallelinerus*, 叶披针形或线形,叶脉羽状平行或平行),组间界限明确。仅羽脉组截舌系 Ser. *Cuneata* 的 5 种,似乎是一个过渡类型,舌状花的舌片倒披针形,先端截形,浅裂,叶脉掌式羽状与原始种相似,其中有的种叶羽裂或叶卵形,具羽状脉与进化种类又有联系。在橐吾属属下分类中叶形和叶脉也是主要特征和依据。

(4) 头状花序单生,少数种头状花序排列成总状。该属的原始种无一例外地都具单生的头状花序,总状花序是后起的。这与橐吾属花序演化序列相反,单生头状花序仅在少数进化种类中出现。

(5) 总苞片多数是 2 层,少为 1 层,基部略合生。总苞片的质地通常是叶质,狭窄,与管状花等长,但有 2 个种,钟花垂头菊 *C. campanulatum* 和裂叶垂头菊 *C. pinnatisectum* 的总苞片膜质,紫色或黑紫色,宽大,花瓣状,远长于管状花,或在小舌垂头菊 *C.*

microglossum 中,总苞片狭长圆形,比管状花长 2 倍以上,在花期,中部以上平展,内面常橘红色,形似舌状花。显然都是为了吸引传粉者,这是一个有价值的适应选择,以补充舌状花的消失或极度退化。总苞片花瓣状的性状,也预示着一个新的演化起点。

(6) 头状花序辐射状,边缘小花舌状,舌片远长于总苞片,最长达 6cm(长舌垂头菊 *C. prattii*)或与之等长(小垂头菊 *C. nanum*),极个别种的舌状花具小舌片,其长为总苞片的 1/2,与管状花等长(小舌垂头菊 *C. microglossum*)。少数种无舌状花或同一种有或无舌状花。舌状花的消失是适应高寒生境的一种减化。

(7) 舌状花舌片形状的多样性在该属中得到了充分发展,近缘属没有哪一个能与之相比。舌片形状有 3 大类:倒披针形、楔形或叉形,先端平截、浅裂或圆形具小齿;卵状披针形、披针形或狭披针形至线形,先端渐尖或尾状渐尖;长圆形、椭圆形或阔椭圆形,先端钝或急尖。第一类仅见于原始种中,第三类多见于进化种类,而第二类则两者兼有。舌片的形状是区别种的重要检索性状之一。

(8) 瘦果的性状在种的划分中无价值。一般果皮为黑灰色,具肋,但在变叶垂头菊 *C. variifolium* 中,瘦果紫红色或白色,肋间红色,或在壮观垂头菊 *C. nobile* 中仅肋间紫红色。使人联想到向日葵 *Helianthus annuus* L. 或红花 *Carthamnus tinctorius* L. 的瘦果。这一变异在近缘的橐吾属中不曾有记载,可能也是一个新的演化起点。

(9) 冠毛通常与管状花花冠等长,个别的例外是冠毛很短,仅与管状花管部等长或无冠毛。这一演化系列见于体态完全相同的灰绿垂头菊 *C. glaucum*—短缨垂头菊 *C. brachychaetum*—柴胡叶垂头菊 *C. bupleurifolium* 中。后者无冠毛。

垂头菊属与橐吾属的平行演化

依据属的主要演化趋势,结合外类群,大吴风草属 *Farfugium* Lindl. 以及橐吾属的特点(刘尚武,1994),两属在形态特征、染色体数目、地理分布和起源等方面存在明显的平行演化现象:

(1) 形态演化 两属的叶形都是肾形→卵形→长圆形→线形;叶脉从掌状→羽状→羽状平行或平行。具肾形叶,掌状叶脉的类群都是原始的,而具羽状或平行叶脉的种则是进化的。依此性状演化,垂头菊属分为 3 个组。橐吾属也有相应的组和系(刘尚武等,1994)。其他性状,诸如叶全缘→分裂,但具分裂叶的种,无一例外都是原始或较原始的种。总苞片 2 层→1 层,分离或合生。头状花序有舌状花→无舌状花,两属都有,只是橐吾属中无舌状花的种较多而已。染色体根据前人记录和作者的研究, $2n=58$ 或 60 ,显然都是多倍化起源。

(2) 地理分布 橐吾属种类较多,约 140 种,虽为欧亚大陆分布式样,但主产亚洲,欧洲仅有 2 种,其现代分布中心在我国横断山。垂头菊属为中国—喜马拉雅地区分布式样,现代分布中心也在横断山,两属的部分种类均沿喜马拉雅山到达克什米尔地区。两属分布区部分重叠,现代分布中心在同一地区是少见的,表明它们在发生上有密切联系。

(3) 起源 两属的原始种类都起源于我国。橐吾属起源于我国四川东部、华中、华东至华南的华夏古陆,而垂头菊属则起源于康滇古陆的横断山南段。两属的初始交汇点

在横断山东界,此处也正是东亚植物区系中,中国—日本和中国—喜马拉雅森林植物两个亚区的分界线。

橐吾属的原始种如鹿蹄橐吾 *L. hodgsonii* (分布于湖北西部到横断山) 叶肾形,叶脉掌状,典型的花序是伞房状,但头状花序数目会减少,有时单生,后一情形则与垂头菊属的原始种几乎雷同。细茎橐吾 *L. hookeri* (分布于我国陕西太白山、四川经横断山到西藏,沿喜马拉雅山至于尼泊尔),叶肾形,叶脉掌状,典型的花序是总状,但常有单生的头状花序,有人也曾把该种归入垂头菊属中。可见橐吾属原始或较原始的种都会出现单生的头状花序。虽然缺乏化石证据,但根据形态和现代地理分布可以推测垂头菊属起源于橐吾属的原始种类。

两属尽管有一系列平行演化的现象,但橐吾属头状花序排列成伞房状、总状、极少单生,总苞阔钟形至细筒状,基部平截或楔形,原始种类具伞房花序等与垂头菊属不同,在演化上各自达到了属级水平,是两个独立的属。只是垂头菊属起源较晚,与橐吾属亲缘密切,分布区重叠,种间区别特征多有交叉,形成的类型多,应是一个新特有属。

现代地理分布

地理分布也和生物本身的外部形态和遗传成分一样,是各种进化过程以及地壳气候的长期变化相互作用的最终产物(Stebbins, 1964, 中译本)。垂头菊属是我国青藏高原及喜马拉雅山区的特有属,在中国,分布于西藏(43种)、云南(33种)、四川(23种)、青海(9种)和甘肃(8种)。按吴征镒(1991)中国种子植物属的分布区类型,垂头菊属应是中国—喜马拉雅分布型的属。按吴征镒(1979)中国植物区系分区,垂头菊属是泛北极植物区—青藏高原植物亚区和中国—喜马拉雅森林植物亚区的特征属。属的现代地理分布的范围,东起横断山东界,西止克什米尔,南依喜马拉雅山及南坡的高山带,北界南迦—帕巴特山→昆仑山→祁连山,约当东经 $75^{\circ}\sim 103^{\circ}\text{E}$ 和北纬 $25^{\circ}40'\sim 39^{\circ}20'\text{N}$ 。属的分布区略呈三角形,其周边为高大山系环绕。但在四川北部和甘肃西南部稍稍超过了东经 103°E 。另有1种,即箭叶垂头菊 *C. sagittifolium*, 仅见于云南东川及会泽,其分布区与属的分布区隔离(图1)。

垂头菊属的分布区较大,但绝大多数种的分布是狭域的。以其种数的多少和地理环境可分为4个小区:

I. 东南峡谷小区 即属分布区的东南角,地处喜马拉雅东段(含缅甸东北部)和横断山南翼,主体是三江峡谷区,大致为东经 $90^{\circ}\sim 103^{\circ}\text{E}$, 北纬 $25^{\circ}40'\sim 29^{\circ}\text{N}$ 。此区有44种,占总种数的65.5%,其中特有种35种,原始种19种(其总种数22种),羽脉组有22种,平行脉组3种。在此区中,仅云南西北部就有32种,将近总种数的一半左右。

II. 喜马拉雅小区 此区范围大体在克什米尔的南迦—帕巴特山→冈底斯山→念青唐古拉山以南地区,约当东经 $75^{\circ}\sim 92^{\circ}\text{E}$ 和北纬 $26^{\circ}30'\sim 31^{\circ}\text{N}$ (克什米尔达 34°N)。地处喜马拉雅山主体部分,有20种,占总种数的29.9%,主要种类是羽脉组的,其中特有种15种,原始种4种。在不丹—尼泊尔和西藏南部一带种类最为集中,克什米尔仅有4种。

III. 青藏高原东部小区 即属分布区的东北角,地处念青唐古拉山以北,止于祁连山。约当东经 $92^{\circ}\sim 103^{\circ}\text{E}$, 北纬 $31^{\circ}\sim 39^{\circ}20'\text{N}$ 。此区有12种,占总种数的18%,其中有5

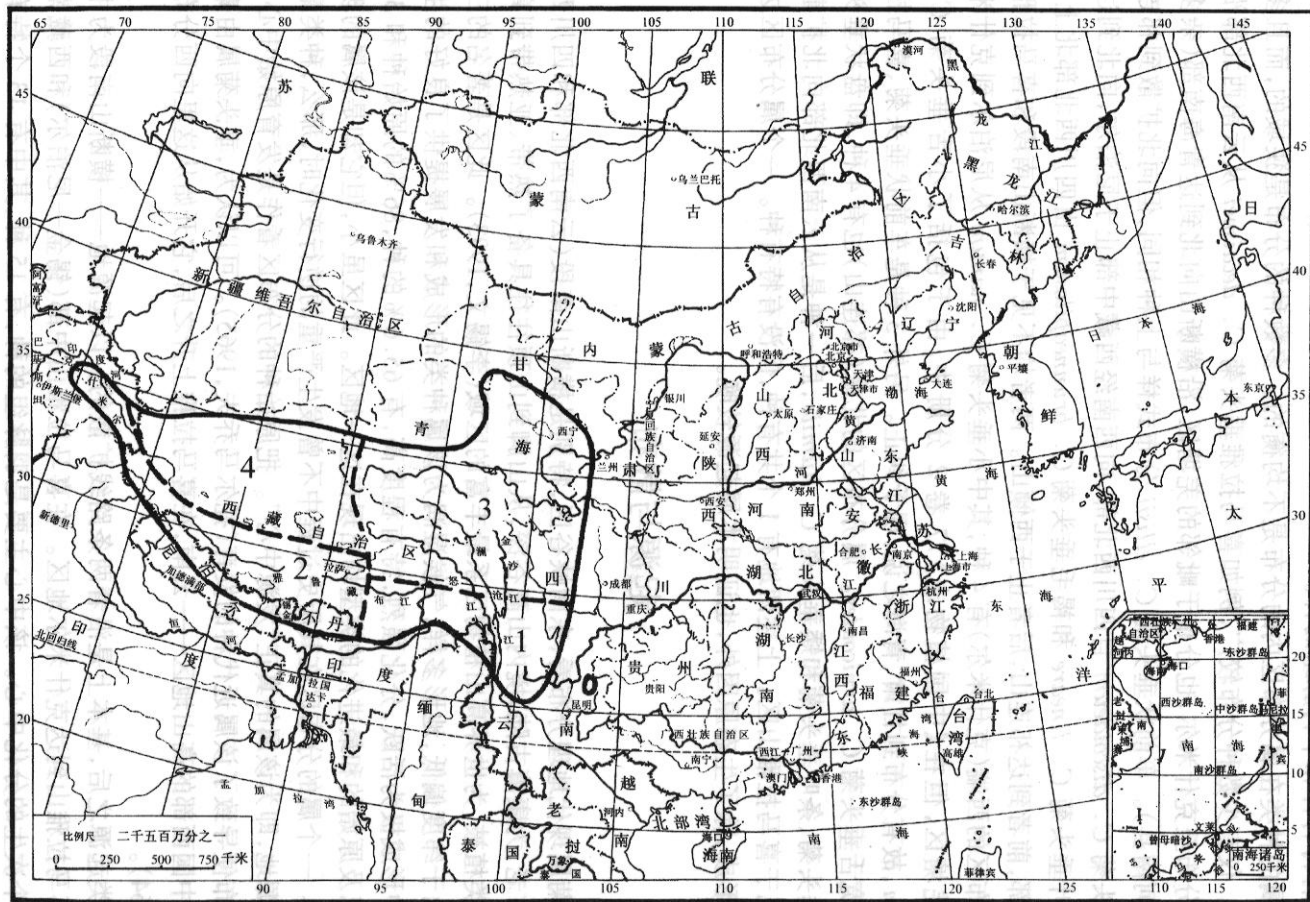


图1 垂头菊属的地理分布图

1.东南峡谷区; 2.喜马拉雅区; 3.青藏高原东部区; 4.羌塘高原区

Fig.1 Distribution of *Cremanthodium*

1.Southeastern Gorge Region; 2.Himalaya Region; 3.Eastern Qinghai-Xizang Plateau Region;4.Qiang-tang Plateau Region

个特有种,2个原始种。

IV. 羌塘高原小区 位于冈底斯山→念青唐古拉山以北,唐古拉山主峰以西,约当东经 78°30′~92°E 和北纬 29°~36°N。仅有 4 种,其中有 1 个原始种,但该种也见于其他 3 个小区,没有特有种和平行脉组的种。

垂头菊属的种类在属分布区内的分布是不均衡的。多数种的分布是狭域的,而且多是“山头种”。仅有少数种分布较广,例如喜马拉雅垂头菊 *C. decaisnei* 从云南西北部沿喜马拉雅山分布至克什米尔,也分布于毗邻的羌塘区,沿横断山向北到达青海南部(杂多县)和东部(河南县)。车前状垂头菊 *C. ellisii* 分布式样与上种相同,但向北扩散到祁连山。盘状垂头菊 *C. discoideum* 自四川西北部,向西南经西藏中部止于尼泊尔,向北到达祁连山。条叶垂头菊 *C. lineare* 和褐毛垂头菊 *C. brunneopilosum* 由四川西北部北上,经西藏东北部,前者到达祁连山,后者止于西倾山。两者均不见于横断山南段和喜马拉雅山。在属分布区的西端(克什米尔)有 4 种,其中小垂头菊 *C. nanum* 从尼泊尔到克什米尔,也见于羌塘区,但在《中国植物志》77 卷 2 分册中,由于包括了小舌垂头菊 *C. microglossum*,故有分布到甘肃、青海之说,现予纠正。另外 3 种是车前状垂头菊、喜马拉雅垂头菊和宽舌垂头菊 *C. arnicoides*。属分布区的北缘(祁连山)也有 4 种,即盘状垂头菊、车前状垂头菊、条叶垂头菊和矮垂头菊 *C. humile*,后一种是从云南西北部向北扩散而来,但不见于喜马拉雅山区。上述两地有 1 个共有种,但没有特有种。一个属分布区边缘没有新种形成,除了生态原因外,也证明本属起源较晚。

起源与散布

从垂头菊属现代地理分布看,东南峡谷区,特别是横断山南段(云南西北部和四川西南部)地史古老,为康滇古陆,境内山高谷深,从山脚到山顶往往具备了热带、亚热带到高山寒带的各类植被,为世界高山植物区系最丰富的区域(李锡文,1993)。此区是著名的三江峡谷区,由于纬度偏低,地形多样,气候湿润为该属种类的形成和发展提供了良好的生态环境,物种形成极为活跃,分化强烈,特有程度高,有 65.6% 的种,86% 的原始种和 35 个特有种,以及原始的和最进化的类型均出现在这一地区。此区虽小,但它却是该属的现代分布中心。一个属的分布区在其历史过程中不曾发生严重的逆行变化时,那么,种类最大多样的发源地,即为该属的真正“发源中心”。把原始种的分布区看作是发育原始中心,原始种的分布便导致了该属近代种的发育(托尔马乔夫,1965)。可以认为,垂头菊属由橐吾属发生在中国西部的高山地区——云南,在喜马拉雅上升之后,它开始从这里向西分布(吴鲁夫,1964)。

该属种类起源之后,基本上沿着两条路线扩散的。以起源地——横断山南段为中心,向西沿喜马拉雅山到达克什米尔地区。在喜马拉雅山中部(锡金—尼泊尔)和西藏南部形成了一个次生的分化中心。该中心主要是羽脉组的种,有 15 种,其中有 13 个特有种,有 4 个原始种,其中 2 个来自横断山,2 个是特有的,即掌叶垂头菊 *C. palmatum* 和垂头菊 *C. reniforme*,但它们分别是长柱垂头菊 *C. rhodocephalum* 和叉舌垂头菊 *C. thomsonii* 的替代种,前者叶掌状分裂,后者舌状花的舌片倒披针形,先端圆形,具小齿,在原始种类中是较为进化的。尽管特有程度高,但均是进化的具羽状脉的种,因此,该小

区不是原始的分化中心。另一条路线则是由横断山南段向北散布,到达祁连山。本属种类向北扩散时,仅形成了少数几个特有种,总种数明显减少。显然纬向地带的生态环境是限制因素。在两条路线的中间,即羌塘地区和青海可可西里地区,由于海拔高,水热条件更差,限制了该属种类的生存和发展,仅有的4种,其分布也偏于羌塘地区的南部。

垂头菊属种类在扩散中只有车前状垂头菊分别达到了两条路线的终端。不少种类在扩散中常形成地理替代种:如喜马拉雅垂头菊在由云南西北部,经四川西北部至青海南部(杂多)的散布中,在四川西北部形成了一个地理替代种——狭舌垂头菊 *C. stenoglossum*,该种向北达到青海巴颜喀拉山口。条叶垂头菊由四川西北部向北扩散至祁连山。该种在西藏东部仅见于林芝和米林,而在西藏错那和不丹另有1种与条叶垂头菊体态十分相似的不丹垂头菊 *C. bhutanicum*,两者体态一样,叶形一致,但后者叶先端钝圆,舌片椭圆形与前者不同,形成了纬向地理替代种。在矩叶系 *Ser. Oblongata* 中以基生叶长圆形、卵形或倒卵形,茎生叶苞片状,总苞被毛与否的类群中,共有18种,除去广布的车前状垂头菊外,其余17种的分布格局是横断山南段有6种,西藏东南部(加查、朗县)2种,喜马拉雅山中部和西藏南部7种,西喜马拉雅山2种。上述各地种数均不含共有种。横断山的6种中,有2种也见于西藏东南部,但后面3个地区的种绝不出现在横断山,形成了经向地理替代种。灰绿系 *Ser. Glauca* 有9种,分布式样与上系相仿,横断山南段有5种,西藏东南部1种,喜马拉雅山中部及西藏亚东3种,其中2种的花序总状,舌片很短,最为特化。所有这些都表明随着喜马拉雅山的隆升,为羽状组种类的分化创造了良好环境,新种在不断形成,有些种类可能是复合群,种间性状交叉,区别不易。相比之下,原始类群的物种分化较弱,仅有3种不见于起源地。

本属种类生于海拔2400~5600米的高山灌丛、高山草甸和高山冰缘带的流石滩。大多数种生于海拔3000~4800米的山区。生于最低海拔的种类是条叶垂头菊,从海拔2400米的高山灌丛至4800米的高山草甸,但不见于高海拔的流石滩。一般说来,原始种类大多生于高山灌丛和高山草甸,个别种可见于林缘和流石滩与高山草甸的过渡地段。进化的具羽状脉的种大都生于高山草甸和高山流石滩,后一生境中,大约有15种左右。在低纬度地区,本属种类生于海拔较高的山区,而在高纬度地区生长地的海拔则明显降低。纬度的补偿现象在本属种类中有明显的体现。因此,本属种类的垂直分布和替代现象很难有明确的划分。

近缘属橐吾属 *Ligularia* 植物的生境是林下、林缘、灌丛(含高山灌丛)和高山草甸,仅有一种可达到高山流石滩。垂头菊属植物的生境更具高原特色,不见于林下和林缘,也没有林生植物的习性,表明本属起源于高山。

关于垂头菊属的起源时间,由于缺乏化石及遗传学方面的研究,现代地理分布则是推断起源时间的惟一选择。该属种类最为集中的横断山南段,按吴鲁夫(1964)的观点是最古老的,在被子植物发生时已经存在了。西藏,特别是它的东部,像喜马拉雅山脉的其余部分一样,在始新世时还被古地中海的水覆盖着,因此,它的区系没有古老的特征。况且在第三纪时,虽然喜马拉雅开始抬升,部分陆地出现,但西藏和云南还是热带和亚热带的常绿阔叶林(陶君容,1992)。青藏高原自始新世晚期脱离海浸成为陆地后,至上新世末,地面高度仅1000米左右,上新世末至第四纪初的新构造运动为大幅度整体断块上升,累计上升3500~4000米(李吉均等,1979)。由此看来,该属65%的种类集中在横断山南段

的现代分布格局表明,该属起源时间应在喜马拉雅山开始抬升之前。正如吴征镒(1987)指出的,在热带山区本来就有广泛的亚热带至温带区系,而横断山第三纪古热带区系,随喜马拉雅山不断隆升为温带区系的发生和发展提供了活跃舞台。因此,该属的起源时间应在老第三纪,比橐吾属要晚(刘尚武,1994)。随着喜马拉雅山及青藏高原的不断抬升,为该属种类的发生和发展提供了活动空间。该属原始种类集中在横断山南段,而进化种类则在喜马拉雅山中部和西藏南部形成了一个次生分布中心和分化中心,就是最好的例证。而少数种类出现在属分布区的西端与北缘,可能更晚。因为在晚更新世,青藏高原的自然景观终于接近现代格局(李吉均等,1979)。

结 论

(1) 垂头菊属是我国青藏高原及喜马拉雅高山地带的特有属,也是上述地区植物区系的特征属。

(2) 垂头菊属的现代分布中心和起源中心均在横断山南段。起源时间可能在老第三纪。

(3) 垂头菊属起源于橐吾属的原始种类。两者一系列的平行演化现象就说明这一点。

(4) 垂头菊属的扩散主要是沿喜马拉雅山向西分布和沿横断山向北迁移。其间,形成了很多地理替代种,这与喜马拉雅和青藏高原多次隆起有关。

参 考 文 献

- 王文采,1994. 横断山区维管植物,下册. 北京:科学出版社.
- 史旦宾斯著,复旦大学遗传研究所译,1965. 植物的变异和进化. 上海:上海科学技术出版社.
- 刘尚武,1980. 垂头菊属的起源与分布. 青藏高原科学讨论会论文(摘要):129~130.
- 刘尚武,1982. 垂头菊属的分类研究. 高原生物学集刊. 1:49~59.
- 刘尚武,1985. 吴征镒主编,西藏植物志. 北京:科学出版社. 4:836~857.
- 刘尚武,1987. 中国植物志,77卷2分册. 增补. 高原生物学集刊. 7:27~33.
- 刘尚武,1989. 中国植物志,77卷2分册. 北京:科学出版社.
- 刘尚武,1996. 青海植物志,3卷. 西宁:青海人民出版社.
- 刘尚武,邓德山、刘健全,1994. 橐吾属的起源、演化与地理分布. 植物分类学报. 32(6):514~524.
- 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.
- 吴征镒,1979. 论中国植物区系分区问题. 云南植物研究. 7(4):361~371.
- 吴征镒,1987. 西藏植物志,5卷. 北京:科学出版社.
- 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.
- 吴鲁夫著,仲崇信等译,1964. 历史植物地理学. 北京:科学出版社.
- 李吉均等,1979. 青藏高原隆起的时代、幅度和形成探讨. 中国科学. 6:608~616.
- 李锡文,1993. 横断山脉地区种子植物区系的初步研究. 云南植物研究. 15(3):217~231.
- 林有润,1997. 中国菊科植物系统分类与区系的初步研究. 植物研究. 17(1):6~27.
- 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.
- Good R., 1929. The Taxonomy and Geography of the Sino-himalayan Genus *Cremanthodium* Benth. Journ Linn Soc Bot. 48: 267~301.
- Hara H, Chater A O, Williams L H J. 1982. An Enumeration of the Flowering Plants of Nepal. London: Trustees &

- British Museum (Nat. Hist). 3: 34~35.
- Hooker J D, 1881. Flora British Indica. London: L. Reeve & CO. 3: 330~322.
- Jeffrey C, Chen Y L, 1984. Taxonomy Studies on the Trib. *Senecioneae* (*Compositae*) of E. Asia. Kew Bull. 39 (2): 205~254.
- Koyama H, 1968. Taxonomic Studies on the Trib. *Senecioneae* of E. Asia II. Enumeration of the Species of E. Asia. Mem Fac Sci Kyoto Univ. Series of Biology. 20 (1): 19~60.
- Polunin O, Stainton A, 1985. Flowers of Himalaya. London: Oxford Univ Press.
- Wu Z Y, 1988. Hengduan Mountain Flora and its Signification. Journ Jap Bot. 63 (9): 297~311.

ON THE ORIGIN AND DISTRIBUTION OF THE GENUS *CREMANTHODIUM* BENTH

Liu Shangwu Ho Tingnong Chen Shilong Liu Jianquan

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

Abstract

Cremanthodium Benth. is one of the large genera in subtrib. *Ligulariinae*. It is endemic to the Himalayan region and China. Altogether 67 species and 5 varieties are recorded up to date and occur in China while 19 species are dispersed over Myanma, Bhutan, Sikkim, Nepal, India and Kashmir.

Cremanthodium may be divided into three sections: *Cremanthodium*, *Pinnatinervus* and *Parallelinervus*. The first section represent a relatively primitive group with kidney-shaped leaves and palmate veins, including 17 species and comprising 25.3% of the world total. The two other sections with 50 species are relatively advanced and have linear to rounded leaves and pinnate to parallel veins.

The distribution range of *Cremanthodium* is located at 25°40' ~ 39°20' N, 75° ~ 103° E. It may be divided it into 4 geographical regions: (1) Southeastern Gorge Region. It is situated at 25°40' ~ 29°N, 92° ~ 102°E. and has 3 sections and 44 species, of which 35 are endemic and 14 belong to sect. *Cremanthodium*. (2) Himalayan Region (including Kashmir). It is situated at 26°30' ~ 31°N, 75° ~ 92°E, including 3 sections and 20 species with 15 endemic. Only 4 species belong to sect. *Cremanthodium*. (3) Eastern Qinghai-Xizang Plateau Region. It lies to the east of 92°E and north of 31°N, including 12 species, of which 5 are endemic and 2 belong to sect. *Cremanthodium*. (4) Qiang Tang Plateau Region. It is situated at 31° ~ 36°N, 78°30' ~ 92°E and has only 4 species, without endemic species.

The genus *Cremanthodium* perhaps derived from sect. *Corymbosae* of *Ligularia* (L.) Cass. The origin time of *Cremanthodium* is in the early Tertiary.

As stated above, most species are in southeastern river gorge region, where a lot of endemic and primitive species may be found. Therefore, here is a main distribution center and the origin center may be in the South region of Hengduan mountain systems.

Key words: *Compositae*; *Cremanthodium*; Distribution; Origin