

## 绿绒蒿属的系统演化及地理分布

庄 璇

(中国科学院昆明植物研究所)

### 一、绿绒蒿属 (*Meconopsis* Vig.) 的系统演化与环境条件的关系

本属分 2 个亚属、5 个组和 9 个系 (图 1)。

椭果绿绒蒿系 (Ser. *Chelidonifoliae* Prain) 是最原始的类群, 这群植物茎高大具分枝, 有基生叶和茎生叶, 数花组成聚伞状圆锥花序, 须根纤维状, 花黄色等原始特征; 它们生长在温暖湿润的林下或灌丛下, 海拔高度相对较低; 2 种, 分布于湖北西部、陕西西南部、四川东北部至西南部、云南东北部这一和本属集中分布区比较独立的范围内, 它们是典型的华中成份。

从这一类群出发, 分成二枝, 一枝看来是向大花绿绒蒿系 (Ser. *Grandes* Prain) 发展, 这个系保留了须根的性状, 有时也有主根, 但茎不分枝, 其基部具宿存的叶基, 叶基上被具分枝的刚毛, 有茎生叶, 花排列成具苞片的总状花序, 黄色、蓝色、紫色或稀白色; 生长在冷杉林下或竹、柳、杜鹃灌丛下, 而更多的越出了森林带而生长在高山草甸上; 5 种, 自云南东北部水平向西延伸至尼泊尔东部。这一枝发展的顶点是单叶绿绒蒿系 (Ser. *Simplicifoliae* Tayl.), 这群植物没有茎而为基生花萼所代替, 花仅 1 朵, 蓝色、紫色或红色, 植株基部具宿存的叶基, 叶基上被具分枝的刚毛; 生于林下、灌丛下、高山草地或石缝中; 3 种, 更向西分布到尼泊尔中部。这一具须根的一枝, 沿着主要器官的总进化趋势演化, 比起另一枝来说, 生长在较原始的环境和保留着与之相适应的原始性状。

另一枝是具主根的, 即从椭果绿绒蒿系向锥花绿绒蒿系 (Ser. *Cambricae* Prain) 发展, 两者具有相同的原始特征, 共同组成原始的锥花绿绒蒿组 (Sect. *Cambricae* (Prain) Fedde), 唯锥花绿绒蒿系多花组成总状圆锥花序, 具明显的主根而异, 但其中有些种的主根下部具分枝, 表明演化过程中与前者的联系; 生于林下, 林缘、高山草地; 8 种, 同样是沿西藏南部向西分布, 西欧有 1 种。总状绿绒蒿系 (Ser. *Racemosae* C. Y. Wu et H. Chuang) 显然是从锥花绿绒蒿系演化而来的, 它茎不分枝, 花排列成具苞片的总状花序; 生于灌丛下和高山草地上; 12 种, 这个系向西扩展到克什米尔, 在西藏向北越过了雅鲁藏布江。花茎绿绒蒿组 (Sect. *Forrestii* C. Y. Wu et H. Chuang) 茎生叶全部退化, 花于花茎上排列成无苞片的总状花序, 是总状绿绒蒿组 (Sect. *Racemosae* C. Y. Wu et H. Chuang) 和单叶绿绒蒿组 (Sect. *Simplicifoliae* (Tayl.) C. Y. Wu et H. Chuang, Grad. nov. emend.) 之间的过渡类群, 其中长叶绿绒蒿 (*M. lancifolia* (Franch.) Franch. ex Prain)

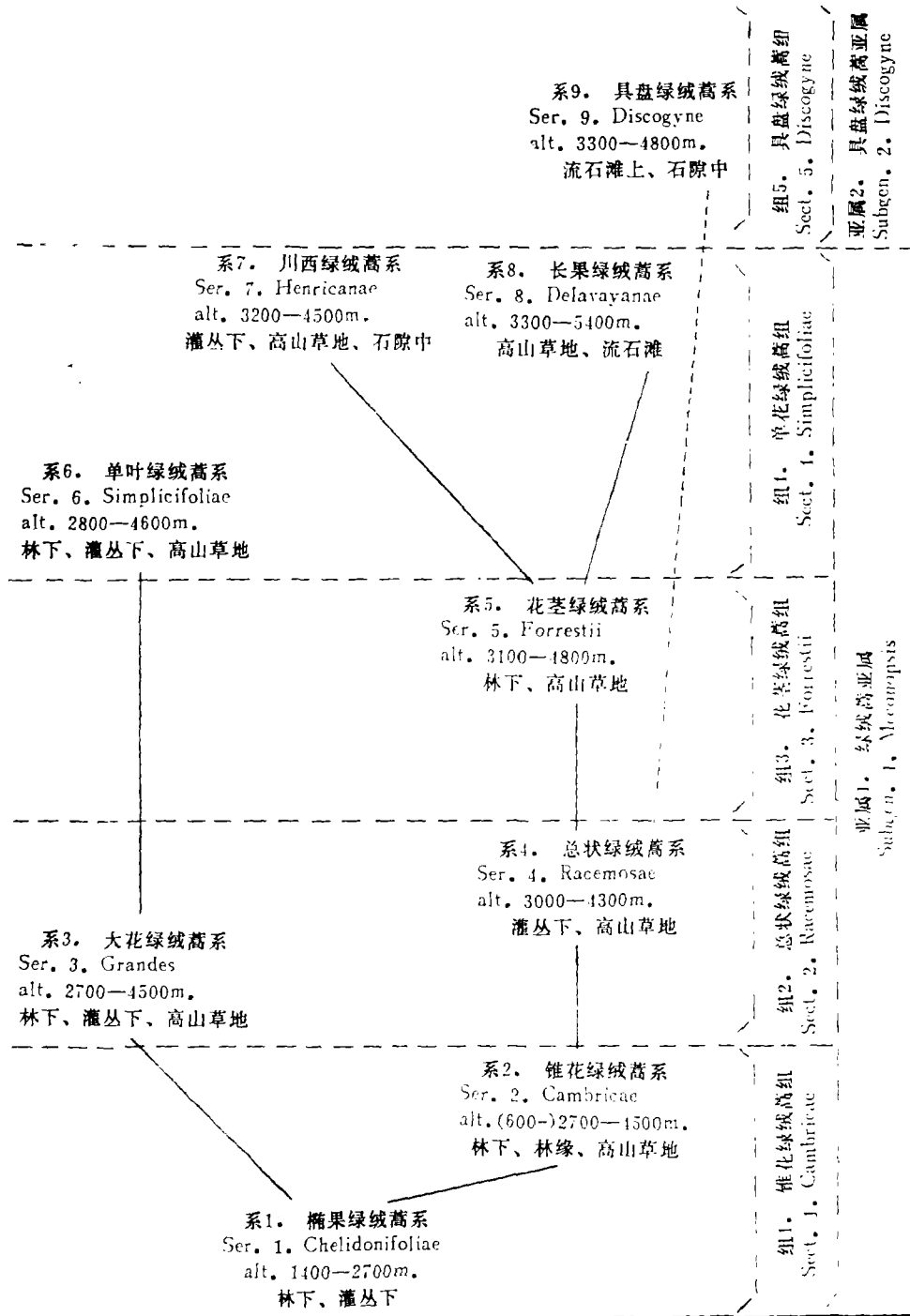


图1 系统演化与环境的关系

偶有基生花茎混生的植株及花数目显著减少足以证明这一点。单花生于基生花茎上的川西绿绒蒿系 (Ser. *Henricanae* C.Y. Wu et H. Chuang) 和长果绿绒蒿系 (Ser. *Delavayanae* Tayl.) 都是自花茎绿绒蒿组特化而来的。川西绿绒蒿系主根萝卜状, 植株矮小; 生于灌丛下、高山草地或石缝中; 5 种, 主要在分布区的东部发展。长果绿绒蒿系向着更早生化的方向发展, 主根变得肥厚而延长, 甚至超过地上部份, 植株矮小, 常被刺; 生于高山草地和流石滩; 9 种, 其分布是向西和西北发展。

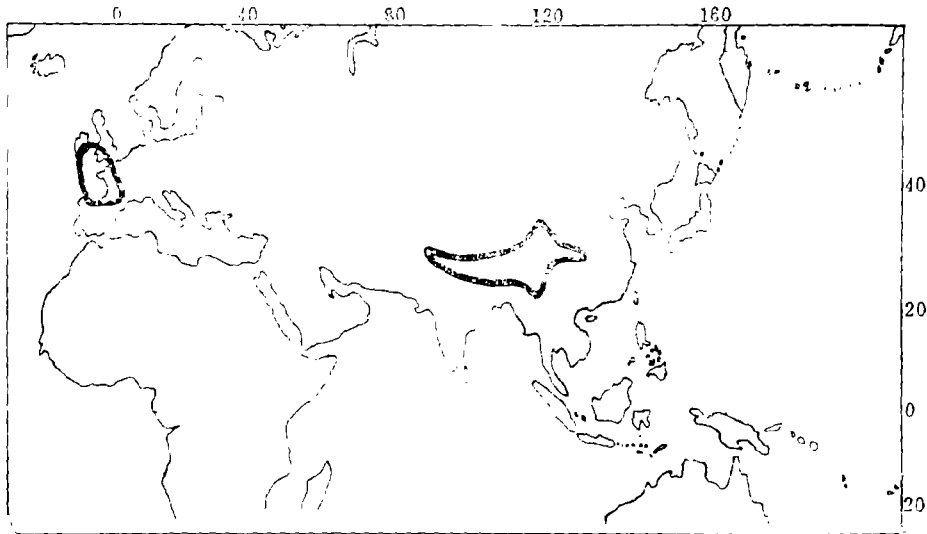


图2 绿绒蒿属分布图

本属植物发展的最高级类群是具盘绿绒蒿亚属 (Subgen. *Discogyne* Tayl.), 它可能是从总状绿绒蒿系演化而来的, 它们具花柱盘, 全株密被具多短分枝的刚毛, 花深紫色或红色等特征, 显然是最进化的一群; 通常生长在流石滩上或石隙中; 只有 3 种, 分布局限于东喜马拉雅地区。

总之, 绿绒蒿属的系统演化, 是随着从低海拔到高海拔, 从林下到草甸到荒漠的环境条件的更替, 他们在形态上也发生了从茎分枝到不分枝到无茎, 从圆锥花序到具苞片的总状花序到无苞片的总状花序到单花的基生花茎的演化系列, 这就充分揭示了植物与环境在长期历史发展过程中的辩证统一关系。

## 二、绿绒蒿属的地理分布

绿绒蒿属间断分布于东亚和西欧 (图 2), 显然是旧世界温带分布式样的属。

本属共 49 种, 1 种产西欧, 其余 48 种均分布于东亚的中国——喜马拉雅地区。我国有 38 种。(详见表)

西欧只有 1 种, 分布于英国西南部、法国西部至南部、西班牙北部, 显然这是一个第三纪的子遗成员, 说明欧亚曾经有着绿绒蒿连续分布的历史, 由于晚第三纪和第四纪欧洲和中亚古气候的变迁, 造成了那里种类的灭绝, 只在西欧沿海地区的局部温暖潮湿处保留了较原始的 1 种, 形成了目前东西间断分布的局面。

绿绒蒿属的分布

| 系统排列                     | 世界种数 | 亚 州 西 |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      |   |
|--------------------------|------|-------|-----|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|-----|------|------|---|
|                          |      | 中国种数  | 中 国 |   |   |   |    |    |    | 缅甸 | 印度 | 不丹 | 锡金 | 尼泊尔 | 克什米尔 | 巴基斯坦 | 欧 |
|                          |      |       | 鄂   | 陕 | 甘 | 青 | 川  | 滇  | 藏  |    |    |    |    |     |      |      |   |
| Subgen. 1. Meconopsis    | 46   | 35    | 2   | 2 | 6 | 6 | 15 | 17 | 24 | 7  | 2  | 6  | 6  | 13  | 2    | 1    | 1 |
| Sect. 1. Cambricae       | 10   | 5     | 1   | 1 |   |   | 3  | 2  | 3  |    | 1  |    | 1  | 7   |      |      | 1 |
| Ser. 1. Chelidoniifoliae | 2    | 2     | 1   | 1 |   |   | 2  | 1  |    |    |    |    |    |     |      |      |   |
| 1. M. Chelidonifolia     |      |       |     |   |   |   | +  | +  |    |    |    |    |    |     |      |      |   |
| 2. M. oliverana          |      |       | +   | + |   |   | +  |    |    |    |    |    |    |     |      |      |   |
| Ser. 2. Cambricae        | 8    | 3     |     |   |   |   | 1  | 1  | 3  |    | 1  |    | 1  | 7   |      |      | 1 |
| 3. M. cambrica           |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      | + |
| 4. M. dhwojii            |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      | + |
| 5. M. gracilipes         |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      | + |
| 6. M. paniculata         |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      | + |
| 7. M. longipetiolata     |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      | + |
| 8. M. regia              |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      | + |
| 9. M. napaulensis        |      |       |     |   |   |   |    | +  | +  | +  |    |    |    |     |      |      | + |
| 10. M. taylorii          |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      | + |
| Sect. 2. Racemosae       | 17   | 13    |     |   | 2 | 2 | 3  | 7  | 11 | 4  | 1  | 5  | 4  | 4   | 2    |      |   |
| Ser. 3. Grandes          | 5    | 4     |     |   | 1 | 1 | 1  | 3  | 3  | 3  |    | 2  | 2  | 2   |      |      |   |
| 11. M. villosa           |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    | +  | +   | +    |      |   |
| 12. M. smithiana         |      |       |     |   |   |   |    |    | +  |    | +  |    |    |     |      |      |   |
| 13. M. integrifolia      |      |       |     |   | + | + | +  | +  | +  | +  |    |    |    |     |      |      |   |
| 14. M. betonicifolia     |      |       |     |   |   |   |    |    | +  | +  | +  |    |    |     |      |      |   |
| 15. M. grandia           |      |       |     |   |   |   |    |    |    | +  |    |    | +  | +   | +    |      |   |
| Ser. 4. Racemosae        | 12   | 9     |     |   | 1 | 1 | 2  | 4  | 8  | 1  | 1  | 3  | 2  | 2   | 2    |      |   |
| 16. M. superba           |      |       |     |   |   |   |    |    |    | +  |    |    | +  |     |      |      |   |
| 17. M. robusta           |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    | +  |    |     |      |      |   |
| 18. M. georgei           |      |       |     |   |   |   |    |    | +  |    |    |    |    |     |      |      |   |
| 19. M. florindae         |      |       |     |   |   |   |    |    |    | +  |    |    |    |     |      |      |   |
| 20. M. lyrata            |      |       |     |   |   |   |    |    | +  | +  |    |    |    | +   | +    |      |   |
| 21. M. primulina         |      |       |     |   |   |   |    |    |    | +  |    |    | +  |     |      |      |   |
| 22. M. violacea          |      |       |     |   |   |   |    |    |    | +  | +  |    |    |     |      |      |   |
| 23. M. racemosa          |      |       |     |   | + | + | +  | +  | +  |    |    |    |    |     |      |      |   |
| 24. M. latifolia         |      |       |     |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |      |      | + |
| 25. M. speciosa          |      |       |     |   |   |   |    | +  | +  | +  |    |    |    |     |      |      |   |

绿 绒 蒿 属 的 分 布

| 系 统 排 列                        | 世 界 种 数 | 亚 州     |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         | 西 欧 |         |   |
|--------------------------------|---------|---------|-----|---|---|---|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-------|---------|-----|---------|---|
|                                |         | 中 国 种 数 | 中 国 |   |   |   |    |    |    | 緬 甸 | 印 度 | 不 丹 | 锡 金 | 尼 泊 尔 | 克 什 米 尔 |     | 巴 基 斯 坦 |   |
|                                |         |         | 鄂   | 陕 | 甘 | 青 | 川  | 滇  | 藏  |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 26. <i>M. aculeata</i>         |         |         |     |   |   |   |    |    |    | +   |     |     |     |       |         |     | +       |   |
| 27. <i>M. sinuata</i>          |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| Sect. 3. <i>Forrestii</i>      | 2       | 2       |     |   | 1 |   | 2  | 2  | 1  | 1   |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 28. <i>M. forrestii</i>        |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 29. <i>M. lancifolia</i>       |         |         |     |   |   | + |    | +  | +  | +   | +   |     |     |       |         |     |         |   |
| Sect. 4. <i>Simplicifoliae</i> | 17      | 15      | 1   | 1 | 3 | 4 | 6  | 6  | 9  | 2   |     | 1   | 1   | 2     |         |     |         | 1 |
| Ser. 6. <i>Simplicifoliae</i>  | 3       | 3       | 1   | 1 | 2 | 2 | 2  |    | 3  |     |     |     |     | 1     |         |     |         |   |
| 30. <i>M. punicea</i>          |         |         |     |   |   | + | +  | +  |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 31. <i>M. simplicifolia</i>    |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     | +       |   |
| 32. <i>M. quintuplinervia</i>  |         |         |     | + | + | + | +  | +  |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| Ser. 7. <i>Henricanae</i>      | 5       | 4       |     |   | 1 | 1 | 2  | 2  |    |     |     |     |     |       |         |     |         | 1 |
| 33. <i>M. henrici</i>          |         |         |     |   |   | + |    | +  |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 34. <i>M. neglecta</i>         |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         | + |
| 35. <i>M. barb seta</i>        |         |         |     |   |   |   |    | +  |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 36. <i>M. concinna</i>         |         |         |     |   |   |   |    | +  | +  |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 37. <i>M. wumungensis</i>      |         |         |     |   |   |   |    |    | +  |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| Ser. 8. <i>Delavayanae</i>     | 9       | 8       |     |   |   | 1 | 2  | 4  | 6  | 1   |     | 1   | 1   | 1     |         |     |         |   |
| 38. <i>M. delavayi</i>         |         |         |     |   |   |   |    |    | +  |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 39. <i>M. zangnanensis</i>     |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 40. <i>M. bella</i>            |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     | +   | +     | +       |     |         |   |
| 41. <i>M. pseudovenusta</i>    |         |         |     |   |   |   |    | +  | +  | +   |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 42. <i>M. venusta</i>          |         |         |     |   |   |   |    |    | +  |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 43. <i>M. pseudohorridula</i>  |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 44. <i>M. horridula</i>        |         |         |     |   |   |   | +  |    |    |     |     |     |     | +     |         |     |         |   |
| 45. <i>M. impedita</i>         |         |         |     |   |   |   |    | +  | +  | +   | +   |     |     |       |         |     |         |   |
| 46. <i>M. argemonantha</i>     |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| Subgen. 2. <i>Discogyne</i>    | 3       | 3       |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 47. <i>M. pinnatifolia</i>     |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 48. <i>M. discigera</i>        |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 49. <i>M. torquata</i>         |         |         |     |   |   |   |    |    |    |     |     |     |     |       |         |     |         |   |
| 总计 (种数)                        | 49      | 38      | 2   | 2 | 6 | 6 | 14 | 17 | 27 | 6   | 2   | 7   | 7   | 14    | 2       | 1   | 1       | 1 |

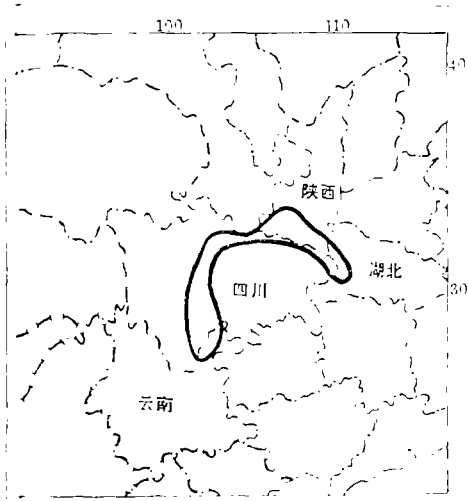


图3 椭圆绿绒蒿系分布图

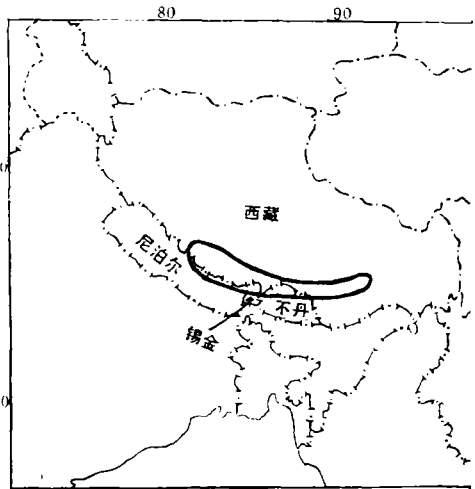


图5 具盘绿绒蒿亚属分布图

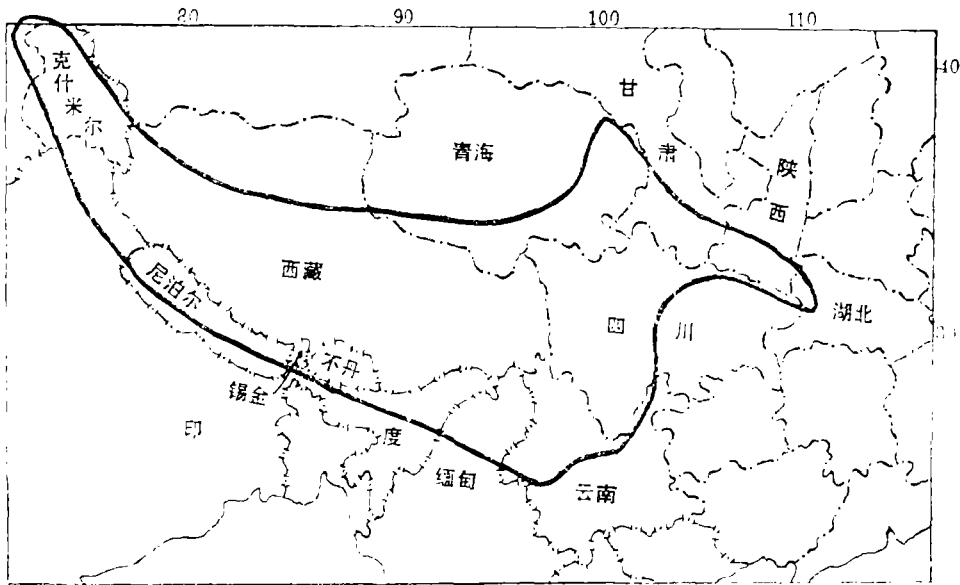


图4 绿绒蒿在东亚的分布

湖北西部、陕西西南部、四川东北部和西南部、云南东北部这一狭长地区, 只有 9 种, 但都分属于原始的第一亚属的几乎所有类群, 作为本属系统演化中最原始的橐果绿绒蒿系, 分布仅仅局限于此 (图 3), 可见, 我国中部及其邻近地区的古老山地, 可能是本属植物的摇篮地。

在东亚 (图 4), 其分布范围东起湖北西部的神农架, 北达青海的祁连, 西抵克什米尔和巴基斯坦东部, 南至云南的镇康, 大约在北纬  $24^{\circ}$ — $38^{\circ}$ , 东经  $74^{\circ}$ — $111^{\circ}$  之间, 集中于中国西部至喜马拉雅地区, 其中四川西南部、云南东北部和西北部、西藏东南部和东喜马拉雅南坡这一水平带状的范围, 有 39 种, 占全属总数的 80%, 所有类群这里都有分布, 这里是本属植物的分布中心。

发生于晚第三纪和早第四纪的喜马拉雅山脉的隆升, 使绿绒蒿属的分布发生了深刻的变化:

1. 一些向着适应高海拔和旱生化方向发展的类群, 在东喜马拉雅和横断山脉地区获得了高度发展, 这里共有 37 种, 占全属总数的 75.5%, 特有种达 33, 除了最原始的橐果绿绒蒿系外, 所有的类群这里都有分布, 它们在系统发生上属于进化或较进化的类群。

沿东喜马拉雅分布的具盘绿绒蒿亚属 (图 5), 虽然只有 3 种, 但却代表了喜马拉雅隆升过程中分化发展的高级类群, 无疑, 青藏高原边缘是本属植物的次生发展中心。

2. 旱化类群在青藏高原上得以发展, 扩大其分布范围。进化的长果绿绒蒿系中, 有的种分布到改则、申扎等地, 是本属植物唯一分布到干旱的高原内部的类群。

3. 不能适应干、寒的种类在青藏高原上灭绝了。川西绿绒蒿系分布于喜马拉雅的东西两侧, 东面有 4 种, 分布于青海、四川、云南, 西面有 1 种, 产巴基斯坦的奇特拉尔 (Chifral), 这是由于喜马拉雅山脉隆升, 造成了这一类群的间断。

以上事实, 揭示了本属植物的种系发生和发展与喜马拉雅山脉的隆升有着密切的关系。

## THE SYSTEMATIC EVOLUTION AND THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF *MECONOPSIS* VIG.

Chuang Hsuan

(Kunming Institute of Botany, Academia Sinica)

### ABSTRACT

The systematical evolution of genus *Meconopsis*, first of all, depends upon the alternation of environmental conditions from a low altitude to a higher

altitude, from the habitats under the forests to meadows and even to alpine deserts. Corresponding to these systematical alternations they change morphologically from branched stems to unbranched stems and finally, to no stem at all, from panicles to bracteate raceme to bractless raceme and finally, to simple flowered basal scapes. This amply reveals the dialectic unity between plants and environments in the long-term historical development.

The western China with neighbouring Himalayan regions is the center of distribution of this genus. The old montanous region of Central China and its neighbouring region may be its birthplace, while on the margin of Qinghai-Xizang Plateau may form a secondary center of development. At the same time, the present paper also makes a discussion on the close relationship between the Himalayan upheaval and the origin and development of species groups of the same genus.