

蒿属腺毛蒿组和白苞蒿组的分支分类、生物地理 及亲缘关系的研究*

蒋林 林有润

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

CLADISTICS AND BIOGEOGRAPHY OF *ARTEMISIA* SECT. *VISCIDIPUBES* AND SECT. *ALBI-* *BRACTEA* (COMPOSITAE)

Jiang Lin Ling Yuou-ruen

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract Twenty-six species and eight varieties of Sect. *Viscidipubes* & Sect. *Albibractea* are endemic to Asia. Most species of Sect. *Viscidipubes* are distributed from low to high altitudes and cold areas in the Hengduan-Himalayan Mountains, with only a few species extending to E or S Asia. Sect. *Albibractea* is distributed mainly in the subtropics and tropics, lower altitudes and moist areas in S & SE Asia, with a few species extending to the Qinling range of China. Both sections are more advanced than the other sections. They were studied by cladistic analysis and outgroup comparison. Data matrix of 55 characters from stems, leaves, inflorescences, female flowers, bisexual flowers, achenes, pollen grains and chemical constitution was employed in separate and combined studies. Eighteen most parsimonious cladograms were generated with 358 steps, consistency index of 0.72 and retention index of 0.87.

1. Within *Artemisia*, Sect. *Viscidipubes* and Sect. *Albibractea* are sister groups to all the other groups.

2. We support the idea to separate Sect. *Viscidipubes* (incl. Ser. *Viscidipubes*, Ser. *Erlangshanenses* and Ser. *Pleiocephalea*) and Sect. *Albibractea* (incl. Ser. *Albibractea*, Ser. *Flaccidae* and Ser. *Anomalae*). The authors suggest that Ser. *Anomalae* include *A. deversa* and Ser. *Erlangshanenses* include *A. zayuensis* and *A. yadongensis* as well as Ser. *Viscidipubes* include *A. gyitangensis* and *A. boreali-siamensis*. As the result of the cladistic analysis, the authors tend to propose a new series, Ser. *Tanguticae*, incl. *A. tangutica* in the section.

3. We consider that SW China, especially W Sichuan, is the speciation center and the

* 本文承中国科学院昆明植物研究所杨雪同志提供部分云南省蒿属植物标本资料以及本所郝刚同志协助部分工作, 谨此致谢。

1994-12-28 收稿。

present distribution center.

4. *A. boreali-siamensis*, only in N Thailand, is not related to the widely distributed species in Ser. Pleiocephalae, such as *A. atrovirens*, *A. chingii* and *A. myriantha*, but rather closely related to species, such as *A. vexans*, *A. occidentali-sichuanensis*, which are endemic to W. Sichuan and E. Xizang.

Key words *Artemisia*; Sect. *Viscidipubes*; Sect. *Albibractea*; China; Asia; Cladistics; Biogeography

摘要 菊科蒿属 *Artemisia* 的腺毛蒿组和白苞蒿组共有 26 种 8 变种,为亚洲特有植物。前者主产我国西南中、高海拔地区;后者主产秦岭以南横断山脉以东各省区的中、低海拔地区,少数种在亚洲南部、东南部也有分布。除泰国艾 *A. boreali-siamensis* 外,其余国内均产。它们在蒿属蒿亚属中进化程度较高,且与其它组有明显的区别。选择亲缘关系最近的艾组为外类群。在外类群比较原则和形态演化原则的基础上,对大量性状进行分析,包括茎、叶、花序、雌花、两性花和瘦果等性状,加之花粉形态、化学成分等,构成由 55 个性状演化系列组成数据矩阵,使用程序 Hennig 86, version 1.5 在微机上进行运算,得到最简约的分支图。结论如下:(1)分支图表明:腺毛蒿组和白苞蒿组各为一单系类群,且互为姐妹关系。(2)经谱系分支分析,获得该类群修正的分类系统。分析结果支持林有润(1992,1991,1982)将中国腺毛蒿组分为腺毛蒿系、二郎山蒿系、多花蒿系及白苞蒿组分为白苞蒿系、垂叶蒿系和奇蒿系的观点,但少数种的位置有所变化,如白苞蒿组侧蒿 *A. deversa*、腺毛蒿组吉塘蒿 *A. gyitangensis*、泰国艾 *A. boreali-siamensis*、察隅蒿 *A. zayuensis* 和亚东蒿 *A. yadongensis*。另建议将甘青蒿 *A. tangutica* 从腺毛蒿系分出,独立为甘青蒿系 Ser. *Tanguticae*。(3)我国西南地区是该类群植物的“次生的起源中心”和现代分布区的“第二个密集中心”。(4)产于泰国北部的 *A. boreali-siamensis* 在分类学及生物地理学上颇为独特,它与主要分布在川西藏东地区的腺毛蒿系亲缘关系密切,而与分布区稍广(我国西南及南亚、东南亚)的多花蒿系种类的亲缘关系甚远。

关键词 蒿属;腺毛蒿组;白苞蒿组;亚洲;分支分类;生物地理;亲缘关系

菊科蒿属的腺毛蒿组 Sect. *Viscidipubes* Y. R. Ling 和白苞蒿组 Sect. *Albibractea* Y. R. Ling 共有 26 种 8 变种(表 1),为亚洲特有植物。其中前者主产我国西南省区的高、中海拔地区,少数种分布到青海(南部)、甘肃(南部)及华中、华南与华东省区、喜马拉雅山南部地区及中南半岛北部山区;后者主产我国秦岭以南横断山脉以东各省区的中、低海拔地区,亚洲南部及东南部国家也有分布(图 1)。除泰国艾 *Artemisia boreali-siamensis* Y. R. Ling 外,其余种国内均产(表 2)。腺毛蒿组和白苞蒿组的叶片纸质,总苞片膜质化程度高,头状花序较小,边缘雌花和中央两性花数目减少,苞片退化或无,以及雌花花冠狭管状,表明它们在蒿属中进化程度较高。腺毛蒿组茎、枝、叶和总苞片有明显腺毛或粘质毛,白苞蒿组外中层总苞全为半膜质,无毛,无绿色中肋等特征与蒿属其它组有明显的区别。

腺毛蒿组和白苞蒿组的形态与地理分布的特有现象,过去未引起植物学家的重视,林有润(1992,1980)首次单独分组并予以报道。

本文采用分支分类学的方法,进一步探讨其演化系统,特别是腺毛蒿组与白苞蒿组之间,组内种间的亲缘关系,并探讨它们的生物地理亲缘关系。

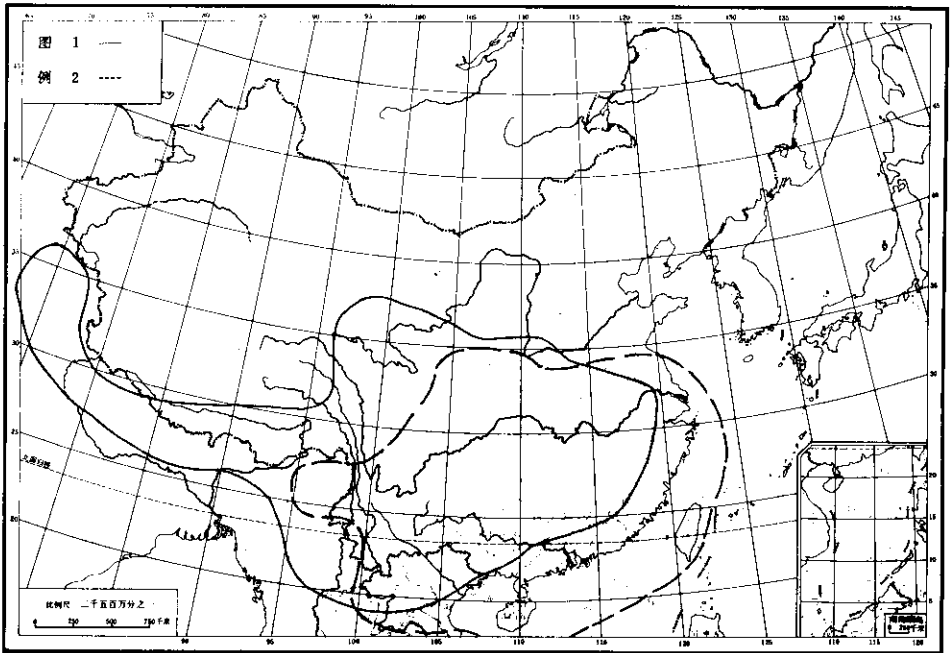


图1 腺毛蒿组和白苞蒿组的地理分布 1. 腺毛蒿组; 2. 白苞蒿组。
Fig. 1 Geographical distribution 1. Sect. Viscidipubes; 2. Sect. Albibractea.

1 材料和方法

分支分类学派强调系统发育中的亲缘关系的重要性,因此严格规定任何一个自然类群,不论其阶元级别的高低均应源自同一祖先,即应该是一个“单系类群”(monophyletic group)。因此,一个分类单元是否为单系类群,就成为归类的标准。而证明单系的唯一方法是由简约性原则决定的近裔共性的分布。在近裔共性的基础上,分类单元通过阶层分支图式表现出特定的组合。

1.1 单系类群的确定与外类群的选择

(A)腺毛蒿组和白苞蒿组亲缘关系密切,如:其头状花序结构相似、总苞片膜质化程度高及其叶片质地等都与其它组有明显的差异。野外观察结果也说明这一点,如:白苞蒿组少数种,如白苞蒿 *A. lactiflora* Wall. ex DC, 叶初时还有少量不明显的短腺毛,后脱落;腺毛蒿组中个别种,如多花蒿 *A. myriantha* Wall. ex Bess. 和亚东蒿 *A. yadongensis* Ling et Y. R. Ling, 其头状花序的小苞叶极短或背面近无毛等;并且两组植物的分布区在我国西南地区多少有重叠现象。(B)腺毛蒿组和白苞蒿组与艾组、艾蒿组具有很多共同特征,如花序托无托毛,雌花花冠瓶状或狭管状,顶端3或2裂(原统归为艾蒿组)。其中艾蒿组植株外形及头状花序等特征仍接近苻蒿组,但因花序托无托毛以及出现卵形的头状花序类型而区别于苻蒿组,可能是从苻蒿组祖先进一步衍生、分化而成的无托毛类

群。而腺毛蒿组、白苞蒿组与艾组在头状花序的形状、花的数量、叶的小裂片形状等特征上有较多的相似之处,与艾蒿组有明显的区别。值得注意的是艾蒿组种类多,特征分化大,分布广,其花的数量较蒴萝蒿组为少,20~50朵,雌花花冠多数为狭管状,稀为瓶状、喇叭状,叶的小裂片为狭线形或栉齿形,多年生或一年生草本,约80种,欧、亚、美洲都有分布,说明该组在演化上是一活跃的组,很可能从该组祖先类群进一步分化、衍生出该属其它的祖先种类,包括腺毛蒿组和白苞蒿组的原始种类。

表 1 研究种类(依林有润(1988)系统)
Table 1 Species studied (following Ling's(1988) system)

Taxa	code names	备注	Taxa	Code names	备注
腺毛蒿组 Sect. Viscidipubes Y. R. Ling			川南蒿 <i>A. rosthornii</i> Pamp.	A25	
腺毛蒿系 Ser. Viscidipubescentes Y. R. Ling			泰国艾 <i>A. boreali-siamensis</i> Y. R. Ling	Tha	归入腺毛蒿系
腺毛蒿 <i>A. viscida</i> (Mattf.) Pamp.	A10		四川蒿 <i>A. sichuanensis</i> Ling et Y. R. Ling	A26	
藏东蒿 <i>A. vezans</i> Pamp.	A11		密毛四川蒿 var. <i>tomentosa</i> Ling et Y. R. Ling	B26	
甘青蒿 <i>A. tangutica</i> Pamp.	A12	独立为甘青蒿系	察隅蒿 <i>A. zayuensis</i> Ling et Y. R. Ling	A27	归入二郎山蒿系
绒毛甘青蒿 var. <i>tomentosa</i> Hand. -Mazz.	B12		片马蒿 var. <i>plenmaensis</i> Ling et Y. R. Ling	B27	归入二郎山蒿系
粘毛蒿 <i>A. mattfeldii</i> Pamp.	A13		贡山蒿 <i>A. gongshanensis</i> Y. R. Ling	A28	
无绒粘毛蒿 var. <i>etomentosa</i> Hand. -Mazz.	B13		亚东蒿系 Ser. <i>Yadongenses</i> Y. R. Ling		
川西腺毛蒿 <i>A. occidentali-sichuanensis</i> Y. R. Ling	A14		亚东蒿 <i>A. yadongensis</i> Ling et Y. R. Ling	A29	归入二郎山蒿系
密腺毛蒿 <i>A. viscidissima</i> Ling et Y. R. Ling	A15		白苞蒿组 Sect. <i>Albibractea</i> Y. R. Ling		
二郎山蒿系 Ser. <i>Erlangshanenses</i> Y. R. Ling			白苞蒿系 Ser. <i>Albibractea</i> Y. R. Ling		
二郎山蒿 <i>A. erlangshanensis</i> Ling et Y. R. Ling	A16		侧蒿 <i>A. deversa</i> Diels	A30	归入奇蒿系
多花蒿系 Ser. <i>pleiocephalae</i> Y. R. Ling			白苞蒿 <i>A. lactiflora</i> Wall. ex DC.	A31	
暗绿蒿 <i>A. atrovirens</i> Hand. -Mazz.	A17		细裂叶白苞蒿 var. <i>incisa</i> Ling et Y. R. Ling	B31	
南毛蒿 <i>A. chingii</i> Pamp.	A18		峨眉蒿 <i>A. emeiensis</i> Y. R. Ling	A32	
中南蒿 <i>A. simulens</i> Pamp.	A19		垂叶蒿系 Ser. <i>Flaccidae</i> Y. R. Ling		
吉塘蒿 <i>A. gyitangensis</i> Ling et Y. R. Ling	A20	归入腺毛蒿系	垂叶蒿 <i>A. flaccida</i> Hand. -Mazz.	A33	
多花蒿 <i>A. myriantha</i> Wall. ex Bess.	A21		齿裂垂叶蒿 var. <i>meiguensis</i> Y. R. Ling	B33	
白毛多花蒿 var. <i>pleiocephala</i> Y. R. Ling	B21		奇蒿系 Ser. <i>Anomalae</i> (Kitam.) Y. R. Ling		
滇东蒿 <i>A. orientali-yunnanensis</i> Y. R. Ling	A22		奇蒿 <i>A. anomala</i> S. Moore	A34	
神农架蒿 <i>A. shennong jiaensis</i> Ling et Y. R. Ling	A23		密毛奇蒿 var. <i>tomentella</i> Hand. -Mazz.	B34	
藏腺毛蒿 <i>A. thellungiana</i> Pamp.	A24				

表2 腺毛蒿组和白苞蒿组的地理分布
 Table 2 The geographical distribution of *Artemisia* sect. *Viscidipubes* Y. R. Ling
 & sect. *Albibractea* Y. R. Ling

Taxon*	China**																			Foreign Country
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
A10				+	+												+	+		
A11																	+	+		
A12				+	+												+	+		
B12																	+			
A13				+	+												+	+		
B13				+	+												+	+		
A14																	+			
A15																		+		
A16																	+			
A17	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
A18	+	+	+	+			+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	
A19							+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
A20																	+	+		
A21	+			+	+										+	+	+	+		
B21					+											+	+	+	+	
A22																		+		
A23								+												
A24																		+		
A25																	+			
A26																	+			
B26																	+			
A27																		+		
B27																		+		
A28																		+		
A29																			+	
Tha																				
A30	+			+				+									+			
A31		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
B31			+					+									+			
A32																		+		
A33																+	+	+		
B33																	+			
A34	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
B34						+		+	+	+			+	+						

* The taxon names follow Table 1.

** 1. Shaaxi, 2. Henan, 3. Shannxi, 4. Gansu, 5. Qinghai, 6. Jiangsu, 7. Zhejiang, 8. Anhui, 9. Hubei, 10. Hunan, 11. Jiangxi, 12. Fujian, 13. Taiwan, 14. Guangdong, 15. Guangxi, 16. Guizhou, 17. Sichuan, 18. Yunnan, 19. Xizang.

综合以上分析,我们认为腺毛蒿组与白苞蒿组为一个自然发生的单系类群。与艾蒿组比较,他们和艾组的亲缘关系更为密切。因此,选择艾组为腺毛蒿组与白苞蒿组为外类群是合理的。

1.2 性状的极性分析和数据矩阵

由于腺毛蒿组和白苞蒿组的胚胎学、细胞学的研究资料匮乏,因此,性状的取舍仍以形态学为基础,综合国内外馆藏标本的研究,实地考察、比较,也参考《中国植物志》第76卷第2分册(林有润,1991)的特征描述,以及国内外对菊科春黄菊族以及蒿属的演化系统的研究(Bremer *et al.*, 1993; 蒋林等,1992; 林有润,1982)中对性状的分析,着重性状在进化上的意义。

在外类群比较原则和形态演化原则的基础上,对大量的性状进行极性分析,包括茎、叶、花序、雌花、两性花和瘦果等性状,组成55个性状演化系列(表3),与35个分类单位(为了避免较多的多态性状,包括8变种及外类群)构成数据矩阵(表4,表中“-”代表多态性状)。

表3 腺毛蒿组和白苞蒿组性状极性分析

Table 3 Characters and character states of *Artemisia* sect. *Viscidipubes* & sect. *Albibractea* used in the cladistic analysis

1. Habit: perennial herbs (0), subshrubs (1)
2. Rhizome: thick and short (0), elongate (1)
3. Stem and branch: tomentose (0), pilose (1), glabrous (2)
4. Stem and branch: with neither viscid nor glandular hairs (0), viscid-hairy (1), both viscid and glandular-hair (2)
5. Leaves: hard-chartaceous (0), chartaceous (1), soft-chartaceous (2)
6. Leaves: not glandular-hairy on both surfaces (0), sparsely glandular-hairy on abaxial surface (1), rather densely glandular-hairy on both surfaces (2)
7. Leaves: tomentose (0), pilose (1), glabrous (2)
8. Middle Leaves: tri- or bipinnatifid (0), simple and bipinnatifid (1), palmately 3~5 parted (2)
9. Middle Leaves: pinnate leaves with 4~6 lobes on each side (0), with 2~4 lobes (1)
10. Middle leaves: lobes elliptic or ovate (0), lanceolate, linear (1)
11. Middle Leaves: segments 4~6 on each side of lobe (0), 2~4 (1)
12. Middle Leaves: stipels present (0); stipels reduced or extremely small (1)
13. Middle Leaves: petiolate (0), sessile (1)
14. Middle Leaves: simple or bipinnatifid or pinnatifid (0), palmately 3~5 parted (1), entire (2)
15. Bracteal leaves: pinnatifid or palmately 3~5-parted (0), partly entire (1), entire (2)
16. Capitulum: many (0), several (1)
17. Capitulum: semispheroid and large (0), spheroid or ovoid (1), narrow-ellipsoid, small (2)
18. Capitulum: 2.5~6mm diam (0), 1.5~2.5 mm (1), 1.5 mm (2)
19. Capitulum: pedicels present (0), sessile (1)
20. Capitulum: bractlets present (0), bractlets absent (1)
21. Capitulum: 1~3 heads on the top of branch (0), >10 heads, densely arranged (1), >10 heads loosely arranged (2)
22. Capitulum: in narrow panicle (0), in slightly spread panicle (1), in large spread panicle (2)
23. Capitulum: bracts 3~4 seriate (0), 3-seriate (1)
24. Capitulum: the inner bracts nearly as long as the outer ones (0), the outer bracts shorter than the inner ones (1)
25. Capitulum: the outer and middle bracts with a green midrib (0), without green midrib (1)
26. Capitulum: the outer bracts linear or lanceolate (0), ovate (1)
27. Capitulum: the outer bracts chartaceous with narrow membranaceous margin (0), chartaceous with wide membranaceous margin (1)

- ceous margin (1), half-membranaceous (2)
28. Capitulum; the outer bracts with no glandular hairs (0), glandular-hairy (1)
29. Capitulum; the outer bracts tomentose (0), pilose (1), glabrous (2)
30. Capitulum; the middle bracts ovate (0), elliptic or oblong (1)
31. Capitulum; the middle bracts chartaceous with narrow membranaceous margin (0), chartaceous with wide membranaceous margin (1), half-membranaceous (2)
32. Capitulum; the middle bracts with no glandular hairs (0), glandular-hairy (1)
33. Capitulum; the middle bracts tomentose (0), pilose (1), glabrous (2)
34. Capitulum; the inner bracts ovate (0), elliptic or oblong (1)
35. Capitulum; the inner bracts chartaceous with wide membranaceous margin (0), membranaceous (1)
36. Capitulum; the inner bracts pilose (0), glabrous (1)
37. Female flowers; florets 8~15 (0), < 8 (1)
38. Female flowers; corolla narrow-tubular (0), narrow-conical (1)
39. Female flowers; basal or dorsal part of corolla with neither glandular hairs nor glandular spots (0), with glandular hairs or glandular spots (1)
40. Female flowers; corolla limb with 2~3 dents (0), without dents (1)
41. Female flowers; style ensiform (0), linear (1)
42. Female flowers; corolla nearly as long as, or slightly shorter than, style (0), style longer than corolla (1)
43. Female flowers; style 2-forked, with obtuse tip (0), style 2-forked, with acute tip (1)
44. Bisexual flowers; florets over 15 (0), 8~15 (1), < 8 (2)
45. Bisexual flowers; corolla tubular (0), salverform (1)
46. Bisexual flowers; basal or dorsal part of corolla with neither glandular hairs, nor glandular spots (0), with glandular hairs or glandular spots (1)
47. Bisexual flowers; corolla limb glabrous (0), pubescent (1)
48. Bisexual flowers; anthers linear (0), lanceolate (1), ellipsoid (2)
49. Bisexual flowers; style as long as corolla (0), style slightly longer than corolla (1)
50. Bisexual flowers; style 2-forked, not recurved (0), 2-forked, recurved (1)
51. Achenes, ellipsoid, ovoid (0), obovoid (1)
52. Achenes; large (0), small (1)
53. Pollen grains; exine obviously spinulose (0), reduced-spinulose (1)
54. Pollen grains; spinules dense (0), spinules sparse, granular between spinules (1), spinules sparse, smooth between spinules (2)
55. Chemical constitution of the essential oils; monoterpenoids (0), monoterpenoids and sesquiterpenoids (1), sesquiterpenoids (2)

character state; 0 — plesiomorphic; 1 — apomorphic; 2 — secondary-apomorphic

2 分析及运算结果

2.1 通过本文分支分析所依据的原始数据矩阵(表4),使用 Hennig 86 程序(Version 1.5, Farris, 1988)在 IBM PS/2 个人机上处理、分析。首先给予 mhennig * (multiple Hennig)和 bb * (branch-breaker)指令。对具有 2 种以上的性状状态,符合假定的逐渐演变的性状系列 3. 7. 8. 14. 17. 18. 21. 48. 54, 进行“additive”处理,不符合逐渐演变的性状系列 4. 5. 6. 15. 22. 27. 31. 35. 44, 则用“nonadditive”处理。当产生多个分支图时,使用“nelson”

指令,降为一个分支图,而不失其简约性。

2.2 通过原始数据矩阵的运算产生 18 个简约性图,其中树长(length)为 358,一致性系数(Ci)为 0.72,保留性系数(ri)为 0.87。使用 nelson 指令,得到一个一致化的分支图,它具有相等的树长,性状状态转变表示在分支图上。分支图表明:腺毛蒿组和白苞蒿组各为一单系类群,且互为姐妹关系。

3 讨论和结论

3.1 分支图表明,腺毛蒿组和白苞蒿组各为一单系类群,且为一对姐妹群(sister group)(图 2)。

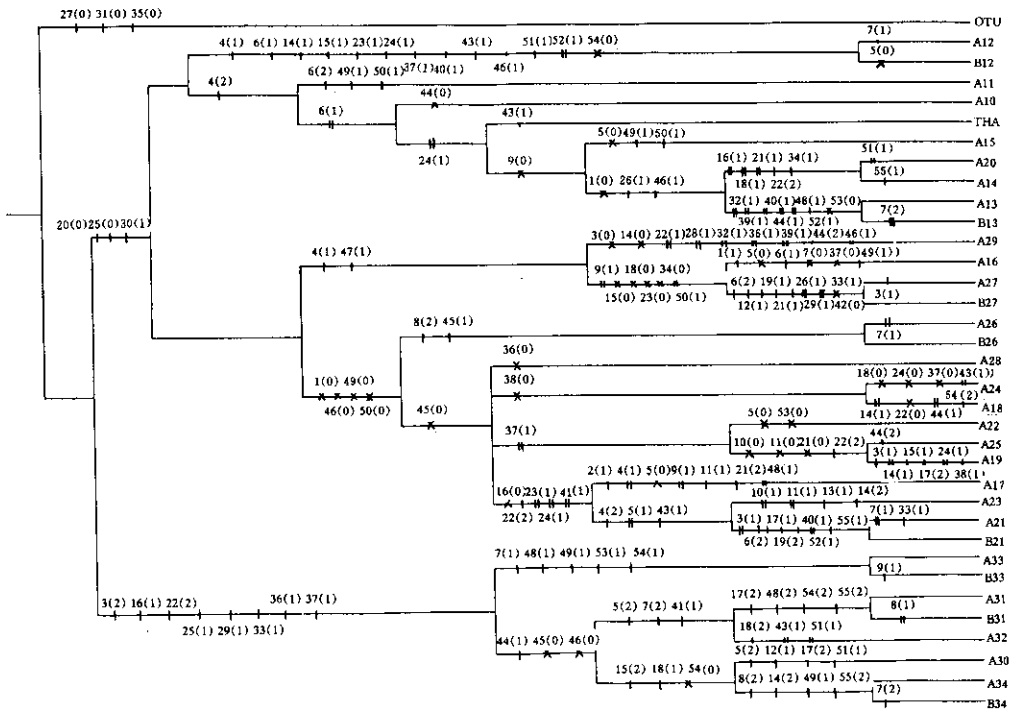


图 2 一致化的分支图(使用 Nelson 指令)

- 近裔共性; = 同型现象(平行或趋同); x 反向进化。

Fig. 2 Strict consensus tree based on all the 18 equally parsimonious cladograms (computed with the Nelson option).

3.2 谱系分支分析的结果,一方面支持林有润(1992;1991;1982)的观点,即:将白苞蒿组分为白苞蒿系 Ser. Albibractea Y. R. Ling、垂叶蒿系 Ser. Flaccidae Y. R. Ling 和奇蒿系 Ser. Anomalae Y. R. Ling;腺毛蒿组分为腺毛蒿系 Ser. Viscidipubes Y. R. Ling、二郎山蒿系 Ser. Erlangshanenses Y. R. Ling、多花蒿系 Ser. Pleiocephalae (Pamp.) Y. R. Ling。但一方面某些种的位置有所变化,其中白苞蒿组的侧蒿 A. deversa Diels 归入奇蒿系,腺毛蒿组的吉塘蒿 A. gyitangensis Y. R. Ling 和泰国艾 A. boreali-siamensis Y. R.

Ling 归入腺毛蒿系,而察隅蒿 *A. zayuensis* Ling et Y. R. Ling 和亚东蒿 *A. yadongensis* Ling et Y. R. Ling 归入二郎山蒿系。并建议将甘青蒿 *A. tangutica* Pamp. 从腺毛蒿系中分出,独立为甘青蒿系 Ser. Tanguticae L. Jiang et Y. R. Ling, Ser. nov. 仍隶属腺毛蒿组中(见表 1)。

表 4 腺毛蒿组和白苞蒿组性状数据矩阵

Table 4 The data matrix for the cladistic analysis of *Artemisia* sect. Viscidipubes and sect. Albibractea, with sect. *Artemisia* as the outgroup

Taxon	Character Matrix											
	00000	00001	11111	11112	22222	22223	33333	33334	44444	44445	55555	
	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	
OUT	00000	00---	-00--	00000	00010	00000	00000	00000	00000	00000	00--0	
A10	00021	10000	00100	00010	02000	01101	11011	00000	00000	00200	00---	
A11	10021	20000	00100	10010	00000	01001	10011	00000	00000	00-11	0011-	
A12	00011	11000	00011	00000	00110	01001	10001	01001	001-0	10000	1110-	
B12	00010	10000	00011	00000	00110	01001	10001	01001	001-0	10000	1110-	
A13	00021	11000	00000	00000	00010	11101	11001	00011	00010	10100	0101-	
B13	00021	12000	00000	00000	00010	11101	11001	00011	00010	10100	0101-	
A14	01021	10000	00001	11100	12101	11001	100011	01000	00020	10200	00101	
A15	10020	10000	00101	10000	11010	01001	10011	00000	00010	00011	01---	
A16	10110	10110	00010	00000	02000	01001	10001	10000	00000	01011	-010-	
A17	01110	20110	01001	01100	22110	01001	10011	11100	00020	00100	11001	
A18	01111	10110	00011	11100	00010	01001	10011	11000	10010	00000	1012-	
A19	00111	20111	10011	12100	02010	01001	10011	11100	10110	00000	10001	
A20	00021	10000	001-0	12110	12110	11101	11011	1-110	00010	10000	10---	
A21	00121	21100	00001	01110	02110	01011	10111	11001	00120	00000	11101	
B21	00121	20100	00001	01110	02110	01001	10011	11001	00120	00000	11101	
A22	00010	20110	00001	11100	11000	01001	10011	11100	10120	00000	10---	
A23	00021	10101	10121	00100	02110	01001	10011	11000	00120	00000	10---	
A24	01111	10110	00001	11000	01000	01001	10011	10000	10100	00000	10---	
A25	00011	20111	10000	10100	02000	01001	10011	11000	10120	00000	10---	
A26	00111	11210	11021	10000	01110	01001	10011	11100	00011	00000	11---	
B26	00111	10210	11021	10000	01110	01001	10011	11100	00011	00000	11---	
A27	00111	21110	01010	00010	12000	11011	10101	11000	01000	01001	10---	
B27	00111	21010	01010	00010	12000	11011	10101	11000	01000	01001	10---	
A28	00112	10000	00000	11200	12000	01101	11011	01000	10120	00000	10---	
A29	10010	10000	00001	00100	01100	01101	11011	01010	00010	11000	10---	
THA	10021	10010	00001	00000	22010	01001	10011	01000	00110	00000	01--	
A30	00202	02110	11012	12101	01011	02010	20101	11000	00020	00000	0100-	
A31	00202	02100	00000	12101	01011	02010	20102	11000	10020	00200	00022	
B31	00202	02000	00000	12101	01011	02010	20102	11000	10020	00200	00022	
A32	00202	02000	00000	11201	01011	02010	20102	11000	10120	00000	10---	
A33	00202	01010	01000	10001	01011	02010	20102	11000	000-1	10110	0011-	
B33	00202	01000	01000	10001	01011	02010	20102	11000	000-1	10110	0011-	
A34	00200	022--	-0022	11101	01011	02010	20102	11000	00020	00010	00002	
B34	00200	012--	-0022	11101	01011	02010	20102	11000	00020	00010	00002	

The characters are listed in Table 3. The taxon names follow Table 1. Inapplicable, unknown, or variable character states are coded "-".

3.3 腺毛蒿组与白苞蒿组的生态习性与地理分布,乃是物种祖先在当地的地质和气候变化所塑造的固有特性。现代分布格局还受产地古地质年代地质变迁的影响,并在形态特征和主要化学成分上有明显的差异。

在蒿属中,腺毛蒿组和白苞蒿组的苞片膜质化程度高,头状花序小,边缘雌花和中央两性花数目减少,苞片叶退化或无,以及雌花花冠狭管状,表明其进化程度较高。腺毛蒿组植物的植株各部分,包括茎、枝、叶、头状花序的总苞片等,密被腺毛和粘质毛等特征与艾组 Sect. *Artemisia* 或艾蒿组 Sect. *Abrotanum* Bess. 相似,可能它的祖先种类是一特殊类型,在我国西南山区于冰期或冰后期,在纬度较低、海拔较高、气候温暖湿润而昼夜温差较大的特殊环境下分化产生的。白苞蒿组头状花序总苞片全为白色、无毛、膜质或半膜质的小苞片组成,圆锥花序各分枝无小苞叶存在或小苞片叶极小,产亚洲东部及南部温暖而湿润的中、低海拔地区。另外,腺毛蒿组的主要化学成分中,单萜类化合物较少,倍半萜类化合物略多,白苞蒿组主要含倍半萜类化合物,这比原始的莳萝蒿组 Sect. *Absinthium* DC. 及艾蒿组和艾组所含种的主要化学成分为单萜类化合物要进化得多(李宝灵等,1992)。腺毛蒿组和白苞蒿组与艾组可能有共同的祖先,起源于艾蒿组的祖先种类。而腺毛蒿组与白苞蒿组是在不同环境下分化出来的不同生态地理类型的代表(蒋林等,1993)。

依据孢粉学材料证实,蒿属最原始类群是莳萝蒿组的植物,其祖先的种可能在第三纪早中期出现在亚洲北部中生的森林草原环境(克里什托弗维奇,1957;吴鲁夫,1944,1943)。我国西南地区是第四纪冰川作用最小、影响也最小的地区。冰期时,冰层覆盖不厚或范围不大,甚至有的地方没有被冰川所覆盖,蒿属不少种类迁移到该地区免受冰川的危害。该地区特别是川西地区是这些区域性特有种“次生的起源中心”和现代分布区的“第二个密集中心”。在该地区内,分布有蒿属的艾组、腺毛蒿组、白苞蒿组及牡蒿组 Sect. *Latilobus* Y. R. Ling 植物。蒿属植物在冰川的作用下向南扩展分布区,冰川后退以后,部分种类退到山区,分布在不同海拔地区,甚至少数种类在山区出现垂直分布的连续替代现象。迁移中原始的种通常退到高海拔山区,低海拔地区逐渐为后出现和相对进化的种类所占领(林有润,1982)。白苞蒿组的总苞片全为膜质或半膜质、白色、无毛的小苞片组成,显然这是向南扩展分布区时在南方衍生出的喜欢湿润温暖及中、低海拔的生长类型,大多数种分布在西南地区,其种类构成“亚洲东部森林植物亚区”的成分。

分支图表明,在白苞蒿组中,奇蒿系和白苞蒿系的亲缘关系最为接近,它们在亚洲亚热带与热带的中、低海拔地区广为分布。白苞蒿系植物叶薄纸质、叶背无毛、雌花花柱线形;而奇蒿系苞片叶全部不分裂、头状花序较大、雌花柱稍细长、瘦果倒卵形。它们最明显的特点是生态适应性强,多生于林下、林缘、灌丛边缘、山谷等湿润或略为干燥的地区。它们在我国东部、中部以及南部省区湿润及荫蔽地区通常叶形大、裂片也大、中部叶一至二回羽状全裂稀深裂,头状花序在茎上排列成开展的圆锥花序。而在略为干燥环境及在西南省区的中海拔地区,其叶略小,裂片也小,中部叶二回羽状全裂,头状花序在茎上排成中等开展、稀为狭窄的圆锥花序。垂叶蒿系植物的生态适应能力稍差,仅分布于四川、贵州、云南的中、低海拔较干燥的地区,其叶背具疏毛,茎中部叶二至三回羽状分裂,假托叶退化,两性花花冠管状,10~23朵,花冠基部退化无腺点。

腺毛蒿组则是在低纬度、高海拔、昼夜温差大的西南山区分化、衍生并发展起来的类

型。在我们所观察的中国蒿属 38 种 4 变种代表植物的叶横切面结构中,腺毛蒿组代表植物暗绿蒿 *A. atrovirens* Hand. -Mazz.、多花蒿 *A. myriantha* Wall. ex Bess.、白毛多花蒿 *A. myriantha* Wall. var. *pleiocephala* (Pamp.) Y. R. Ling 和中南蒿 *A. simulans* Pamp. 全部为异面叶,以及植株被腺毛,都说明它们喜欢生长在湿润的环境。腺毛蒿组现大多分布在我国西南地区特别是川西地区,是构成典型的“横断山脉-喜马拉雅森林植物亚区”成分的代表种群之一。

分支图还表明:在腺毛蒿组中,甘青蒿系和腺毛蒿系为一对姐妹群,它们以川西藏东地区为中心,向北部(甘肃、青海)辐射,扩展其分布区的范围,多生于海拔 3000~5000 m 较干燥的环境。甘青蒿系仅甘青蒿一种,但它的总苞片仅 3 层,外层总苞片略小于内层总苞片,雌花较少,花冠檐部无裂齿,瘦果小倒卵形,与腺毛蒿系有明显区别,加之其茎枝具粘毛,稀被腺毛,而腺毛蒿系的茎枝密被腺毛。二郎山蒿系和多花蒿系互为姐妹关系,前者分布在川西藏东地区,后者以川西藏东地区为分布中心,向东部、南部扩展分布区。二郎山蒿系分布在海拔 2300~3300 m 的湿润地区,茎枝疏被腺毛具粘毛,两性花具短柔毛。多花蒿系为草本植物,分布范围极其广泛,除川西藏东以外,西北、华北、华东、华中、华南以及亚洲南部、东南部也有分布,生于中、低海拔生境较为干燥的地区,它的花冠基部明显退化、无腺点。

3.4 产于泰国北部的泰国艾 *A. boreali-siamensis* Y. R. Ling 在分类学和生物地理学上颇为独特。它远离分布中心,但与主要分布在川西藏东地区的腺毛蒿系种类亲缘关系密切,如藏东蒿 *A. vexans* Pamp.、川西腺毛蒿 *A. occidentali-sichuanensis* Y. R. Ling et S. Y. Zhao; 而与分布区较广(我国西南及南亚、东南亚)的多花蒿系种类的亲缘关系甚远,如暗绿蒿 *A. atrovirens* Hand. -Mazz. (泰国北部也产)、多花蒿 *A. myriantha* Wall ex Bess. (印度北部、缅甸北部、泰国北部等也产)。这也说明泰国艾祖先种是藏东蒿、川西腺毛蒿等腺毛蒿系的祖先种在向南扩展分布区中直接衍生并繁衍出来的。

参 考 文 献

- 李宝灵,朱亮锋,林有润等,1992. 中国蒿属植物化学分类的初步研究——精油化学成分与系统分类的相关性. 华南植物学报,试刊 1: 87~100
- 林有润,1980. 西藏蒿属与绢蒿属的新分类群. 植物分类学报, 18(4): 504~513
- 林有润,1982. 论蒿属的演化系统兼论蒿属与邻近属的亲缘关系. 植物研究, 2(2): 1~60
- 林有润,1991. 中国植物志. 第 76 卷第 2 分册. 北京: 科学出版社, 151~181
- 林有润,1992. 旧大陆蒿属植物. 植物研究, 12(1): 1~108
- 张金谈,陈松坡,1990. 现代花粉应用研究. 北京: 科学出版社, 26~51
- 蒋林,林有润,1992. 蒿属与邻近属的谱系分支分析. 植物研究, 12(4): 399~406
- 蒋林,林有润,1993. 中国蒿属植物比较形态和解剖学研究(1)叶表皮结构. 植物研究, 13(4): 353~369
- 克里什托弗维奇(1957)著,姚兆奇译,1965. 古植物学. 北京: 中国工业出版社
- 吴鲁夫(1943)著,仲崇信等译,1960. 历史植物地理学引论. 北京: 科学出版社
- 吴鲁夫(1944)著,仲崇信等译,1964. 历史植物地理学. 北京: 科学出版社
- Bremer K, Humphries C J, 1993. Generic monograph of the Asteraceae-Anthemideae. Bull Nat Hist Lond Bot. 23(2): 71~177
- Farris J S, 1970. Methods for computing wagner trees. Syst Zool, 19: 83~92
- Farris J S, 1988. Hennig 86, Version 1. 5. State University of New York, Stony Brook