

山茶属植物的进化与分布*

闵天禄 张文驹

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 山茶属 *Camellia* 植物在其进化过程中, 以雄蕊不定数、在某些类群中存在心皮离生至合生的中间过渡, 认为是山茶科中较原始的一属, 分布于亚洲东部和东南部, 中国长江以南广袤的亚热带地区是该属的现代分布中心, 中南半岛和我国云南、广西南部热带地区种类虽少, 却集中了本属原始或较原始的类群和种类。本属演化上的近缘属或姐妹群——核果茶属 *Pyrenaria* (包括石笔木属 *Tutcheria*) 分布区大致与本属相似, 其原始(子房 5 室, 心皮先端多少分离, 花柱离生)的种类也分布于此, 它们可能同出于一个心皮离生的古老祖先, 即生长于亚洲古热带森林环境中的类似于五桠果属(*Dillenia*)的原始山茶科植物, 上述地区是该属的早期分化中心和起源地, 大约在白垩纪特提斯海(古地中海)东岸的劳亚古陆和冈瓦纳古陆接触地带由原始五桠果类植物演化而来。山茶属植物自热带亚洲起源和分化发生后, 向四周辐射状扩展, 在亚洲大陆, 类群和种类明显表现出由南向北、从热带向亚热带分化和替代的规律。在漫长的进化过程中, 经历第三纪以来地史和古气候的变迁, 分化发展为具花梗和花梗强烈缩短变无梗的两个演化枝, 分道扬镳平行发展, 两枝在演化上相似地表现出雌、雄蕊数目的减少及合生水平的提高, 本属最进化的类群是分布区南界的管蕊茶组 Sect. *Calpandria* 和广布我国亚热带林下的连蕊茶组 Sect. *Theopsis*, 前一组花丝全部合生成肉质管, 后一组雌、雄蕊高度合生, 果通常 1 室发育, 中轴退化。晚第三纪以来, 古气候的变迁和亚洲山体的隆升, 山茶组 Sect. *Camellia*, 油茶组 Sect. *Paracamellia* 以及连蕊茶组 Sect. *Theopsis* 在新的环境中产生进一步分化和自然杂交, 出现了一些多倍体种群, 细胞地理学研究表明, 自中南半岛向北呈现出核型由对称到极不对称、染色体从二倍体到多倍体的变异系列, 从而对山茶属中演化与分布的一致性提供了证据。

关键词 山茶属, 进化, 分布

THE EVOLUTION AND DISTRIBUTION OF GENUS CAMELLIA

MING Tien-Lu, ZHANG Wen-Ji

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204)

Abstract It is regarded that genus *Camellia* with indefinite number of stamens and especially 5 nearly free to variously incomplete connated carpels from a few section is assumed to be the primitive genus in Theaceae. The evolution and distribution of this genus are discussed. The results are summarized as follows: (1) According to the morphological characters of main organs (flower and fruit), a taxonomic system consisted of 2 subgenera and 14 sections, including 1 new section are presented here. (2) On the basis of the system mentioned above and the analysis of all the morphological characters, the evolutionary tendency of genus *Camellia* including two

phylogenetic branches are discussed. Sect. *Piquetia* with 3~5 flowered short raceme and 5 nearly free carpels is considered as the most primitive group. Sect. *Archecamellia*, *Heterogenea* and *Stereocarpus* are more primitive groups, while Sect. *Theopsis* with only 1-locule fertile fruit and Sect. *Calpandria* with complete connate filament-tube are the most advanced groups in this genus. Concerning the evolution of Theaceae, the relationships between genera *Camellia* and *Pyrenaria* (including *Tutcheria*) are closely related, they may be originated from a common ancestor in the phylogenesis. (3) The genus *Camellia* is only distributed in the east and southeast Asia, from 7 degrees south latitude to 35 degrees north latitude, 80 to 140 degrees east longitude. The whole genus contains 125 species, about 104 species are distributed in China, among all species more than 80% are concentrated in the south of Yangtze river. Where a vast subtropical region is considered to be the center of distribution of this genus. In accordance with the distribution of those more primitive groups and the closely related genus *Pyrenaria* in evolution, they could be originated together from Indochina Peninsula and the neighbouring places south of Yunnan and Guangxi of China under the tropical forest environment, probably in Cretaceous period.

Key words *Camellia*, Evolution, Distribution

山茶属隶属山茶科中山茶亚科,根据形态性状以及孢粉学(韦仲新等,1992),胚胎学(刘成运,1983;曹慧娟等,1986),细胞学(黄少甫,1986;顾志建等,1988)研究表明,是一个特征相对稳定的自然群,该属为木质蒴果、具粗大宿存中轴、种子无翅与核果茶属 *Pyrenaria* (包括石笔木属 *Tutcheria*) 近缘,并与其余属相区别。本属种子半球形,不压扁,种脐圆形,无胚乳,子叶留土萌发,大孢子发育为双孢八核蕈型胚囊,染色体较大均与核果茶属不同。

系统发育与形态性状的分化

山茶属植物的形态特征(包括花粉形态和细胞学特征)是相对稳定和一致的,但仔细观察和研究,该属植物在系统发育过程中形态性状存在着有规律的变异,其主要的演化趋势是:

(1) 乔木→灌木; (2) 叶片宽大、厚革质→叶小型、薄革质至纸质; 叶近全缘或具锯齿→尖锐细锯齿; (3) 具苞片的短总状花序→单花; (4) 明显具花梗,小苞片散生在花梗上→花梗缩短至无梗或近无梗,小苞片与萼片密集排列组成由小到大的连续系列; (5) 小苞片 5 或较多→3 或 2(稀缺); (6) 小苞片果期宿存→脱落或早落; (7) 萼片果期宿存→脱落; (8) 雄蕊不定数(极多)→少数(20~15 枚); (9) 外轮花丝基部略连合→1/2 或 2/3 合生→全部合生成肉质管; (10) 心皮 5→3; (11) 心皮不完全合生→合生; (12) 花柱离生→不同程度合生(深裂或先端浅裂); (13) 果期子房室完全发育→仅 1 室发育; (14) 果皮厚、木质→果皮薄、革质; (15) 中轴宿存→几完全退化; (16) 花粉外壁皱波状或皱瘤状→粗瘤状纹饰; (17) 染色体倍性: 2 倍体($2n=30$)→多倍体($2n=60,90,120$); (18) 核型对称→不对称或极不对称。

上述花之各部由多数到少数,由近离生到合生,由宿存到部分脱落等演化趋势,符合被子植物进化的一般规律。值得注意的是心皮近离生或不完全合生,是本属和山茶科最为原始的特征或祖征。有人强调花无梗或近无梗的类群中,小苞片与萼片由小到大密集排列(果期小苞片和萼片均脱落),称之为“苞、萼不分化”,并视为祖征(叶创兴,1988),与此相反,我们认为是花梗缩短的结果,是次生性状,而非原始特征,在明显具花梗的进化类群中,如连蕊茶组 Sect. *Theopsis* 的一些种,花梗较短,小苞片和萼片密集排列并遮盖花梗。近来一些作者的论著中将小苞片统称为“苞片”,这在概念上是不正确的。

基于上述观点,在 Sealy (1958) 和张宏达 (1981,1982,1984) 两个系统的基础上,我们对本属的分类系统

修订如下(有关分类系统的讨论将另文发表):

Subgen.I. *Thea* (L.) H.T.Chang 茶亚属

Type: *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze

(Subg. *Protocamellia* H. T. Chang, p. p.; Subg. *Metacamellia* H.T.Chang)

Sect.1. *Piquetia* (Pierre) Sealy 越南茶组

Type: *C. piquetiana* (Pierre) Sealy

Sect.2. *Arhecamellia* Sealy 古茶组

Type: *C. petelotii* (Merr.) Sealy

(Sect. *Chrysantha* H. T. Chang)

Sect.3. *Cylindrica* Ming 柱蕊茶组

Type: *C. cylindracea* Ming

Sect.4. *Corallina* Sealy 离蕊茶组

Type: *C. corallina* (Gagnep.) Sealy

(Sect. *Brachyandra* H.T.Chang)

Sect.5. *Longissima* H.T.Chang 长梗茶组

Type: *C. longissima* H. T. Chang

(Sect. *Longipedicellata* H.T.Chang, quoad type)

Sect.6. *Thea* (L.) Dyer 茶组

Type: *C. sinensis* (L.) O. Kuntze

(Sect. *Glaberrima* H. T. Chang)

Sect. 7. *Theopsis* Cohen Stuart 连蕊茶组

Type: *C. cuspidata* Wright

Sect. 8. *Eriandria* Cohen Stuart 毛蕊茶组

Type: *C. caudata* Wall.

(Sect. *Camelliopsis* (Pierre) Sealy)

Subgen.II. *Camellia* 山茶亚属

Type: *C. japonica* L.

(Subg. *Protocamellia* H. T. Chang, p.p.)

Sect.9. *Heterogenea* Sealy 半宿萼茶组

Type: *C. henryana* Cohen Stuart

(Sect. *Pseudocamellia* Sealy; Sect. *Furfuracea* H. T. Chang)

Sect. 10. *Stereocarpus* (Pierre) Sealy 实果茶组

Type: *C. dormoyana* (Pierre) Sealy

(Sect. *Luteoflora* H. T. Chang)

Sect. 11. *Tuberculata* H.T.Chang 瘤果茶组

Type: *C. tuberculata* Chien

Sect. 12. *Camellia* 山茶组

Type: *C. japonica* L.

Sect. 13. *Paracamellia* Sealy 油茶组

Type: *C. kissi* Wall.

(Sect. *Oleifera* H. T. Chang)

Sect. 14. *Calpandria* (Bl.) Pierre 管蕊茶组

类群间的演化关系

根据上述分类系统和形态性状的演化趋势, 结合各类群的分布, 试图阐明类群间的进化线索。图 1 所示, 本属分为两个演化枝或两条演化路线。

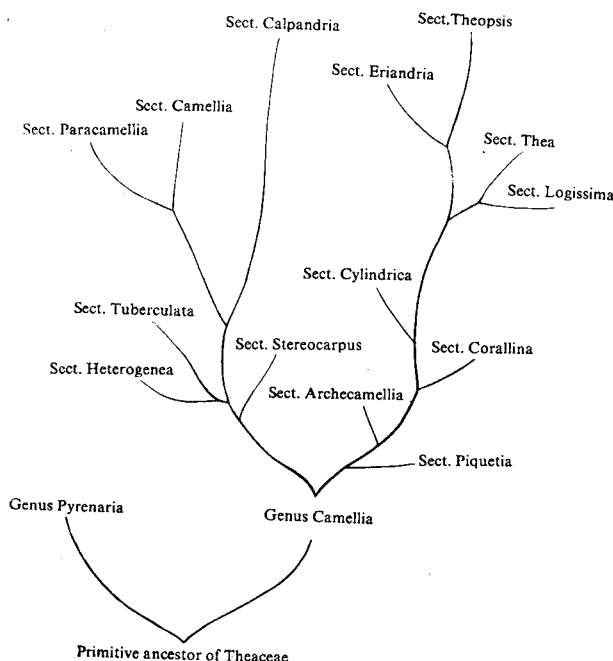


图 1 山茶属的系统发育关系

Fig. 1 The phylogenetic relationship of genus *Camellia*

茶亚属为具花梗的一枝, 苞、萼果期宿存(稀小苞片早落)。越南茶组 Sect. *Piquetia* 叶大型, 长达 44 cm, 先端有不明显的波状锯齿, 花明显具梗, 3~5 朵组成具苞片的短总状花序(小苞片 2~3)或退化为单花(小苞片 5 或较多), 小苞片与萼片宿存, 外轮花丝基部连合, 心皮 5, 近于离生, 幼果期最为明显, 显示出心皮离生向合生演化的中间过渡, 是山茶属中最原始的类群。仅 1 种, 分布越南南部同耐河流域和相邻的柬埔寨边境(图 2)。古茶组 Sect. *Archecamellia* 具花梗, 小苞片 5~8 枚, 与萼片均宿存, 心皮 5~3, 先端多少分离, 花柱离生, 其子房 5 室的种类均分布于越南境内, 心皮先端明显分离, 越南南部芽庄的 *C. krempfii* 叶片大, 长达 30cm, 雄蕊极多, 外轮花丝基部合生, 提示了与越南茶组间的演化线索, 但本组花单生, 外轮花丝通常 1/2 合生, 心皮仅先端浅裂, 显示出较后一组多少进化的一面。有 17 种, 15 种分布越南南部至北部和我国广西南部及云南东南部的热带地区, 此外, 1 种 (*C. pingguoensis*) 分布到广西西部, 另 1 种 (*C. huana*) 分布广西西北部和贵州西南部的红水河上游(图 2)(闵天禄等, 1993)。离蕊茶组 Sect. *Corallina* 花小, 具梗, 小苞片 3~2(-0), 雌、雄蕊较短, 雄蕊较少, 花丝常压扁, 心皮已完全合生, 子房 3 室, 花柱离生, 该组无疑与古茶组中的小花种类相联系, 后一组中的中越山茶 *C. indochinensis* 及其变种 var. *tunghiensis* 花小, 淡黄白色, 心皮合

生, 提供了这一联系线索, 但本组花部表现出较为简化或特化的性状。约 8 种, 分布越南北部至我国海南和云南东南部 (图 3)。柱蕊茶组 Sect. *Cylindrica* 花较大, 具长花梗, 小苞片 5 或略多, 外轮花丝 1/2 合生, 被毛, 与古茶组极为密切, 但 5 心皮完全合生成长圆柱状的子房、花柱合生、先端 5 浅裂, 显然较为进化, 仅 1 种, 分布越南北部 (图 3) (闵天禄, 1994)。长梗茶组 Sect. *Longissima* 花小, 具长而纤细的花梗, 小苞片

5~

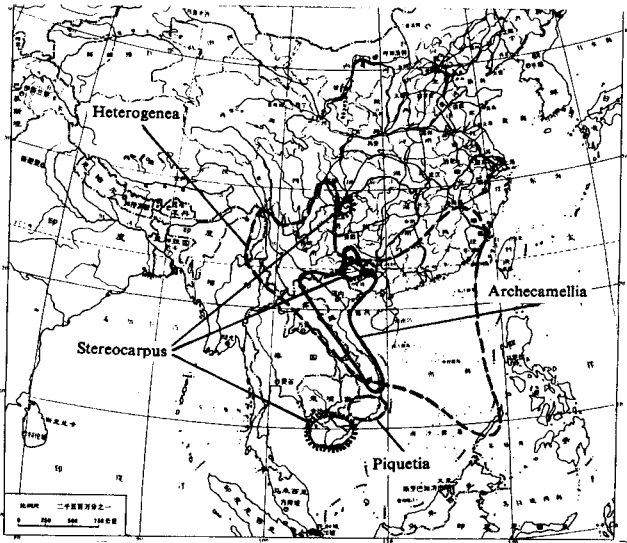


图 2 越南茶组、古茶组、实果茶组和半宿萼茶的分布
Fig. 2 The distribution of Sect. *Piquetia*, *Archecamellia*, *Stereocarpus* and *Heterogenea*

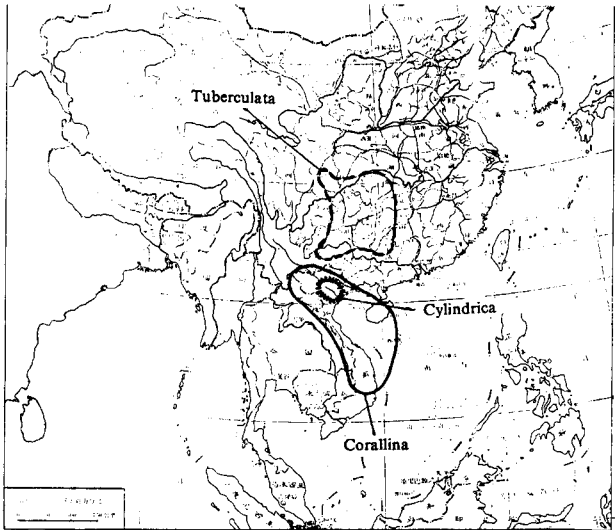


图 3 离蕊茶组、瘤果茶组和柱蕊茶组的分布
Fig. 3 The distribution of Sect. *Corallina*, *Tuberculata* and *Cylindrica*

4(-3), 宿存或早落, 心皮合生, 子房 3~4 室(稀果期 1 室发育), 花柱 3~4 深裂或浅裂, 4 种, 我国全产, 3 种分布于广西南部、云南东南部和邻接的越南北部热带地区, 另 1 种分布广西中部红水河中、下游(图 4)。与前组亲缘极近的茶组 Sect. *Thea*, 其花梗粗壮, 小苞片减少到 3~2, 早落, 花柱先端浅裂而相区别, 有 12 种, 1 种产老挝, 其余我国均产, 除茶 *C. sinensis* 1 种占据广阔分布区, 北达我国长江流域, 西抵西藏墨脱和波密, 东到日本南部, 其余种和变种均集中分布于西南至华南和中南半岛北部的热带地区(图 4) (闵天禄, 1992), 该组中具 5 心皮的较原始的种厚轴茶 *C. crassicolumna* 和广西茶 *C. kwangsiensis*, 花梗粗壮, 果大, 5 室, 中轴粗大, 分布云南东南部和广西西部; 长梗茶组中叶片宽大、花柱深裂或近于离生的河口长梗茶 *C. hekouensis* 和超长梗茶 *C. longissima* 两个较原始种也分布这里, 前者小苞片宿存, 后者子房无毛, 上述两组形态性状与古茶组均有联系, 但小苞片的减少及脱落或早落性状, 表明其较为进化的性质。连蕊茶组 Sect. *Theopsis* 和毛蕊茶组 Sect. *Eriandria*, 它们均具花梗, 小苞片通常 5 枚, 与萼片宿存, 连蕊茶组中较为原始的种 *C. stuartiana* 其叶片宽大, 花和果较大, 子房 4~5 室, 花柱 4~5 深裂, 分布云南元江至河口的红河流域, 另 1 种 *C. crassipes* 花柱 3(-4) 深裂, 分布云南东南部至东北部, 从而提示与古茶组之间的亲缘, 但这两个组多为小灌木, 叶小, 纸质, 花小, 雌、雄蕊高度合生, 雄蕊数少, 子房 3 室, 果小, 仅 1 室发育, 中轴退化, 果皮薄, 革质, 是本属演化上的两个高级类群。连蕊茶组有 21 种, 我国全产, 广布于长江以南, 北达陕西南部、湖北西部、安徽和江苏南部, 东到琉球群岛(图 5)。毛蕊茶组子房被绒毛, 且花之各部(花萼、花瓣、花丝和花柱)往往被绒毛而与前组相区别, 11 种, 也全产我国, 分布长江以南, 2 种扩展至中南半岛, 1 种到达东喜马拉雅地区(图 5)。

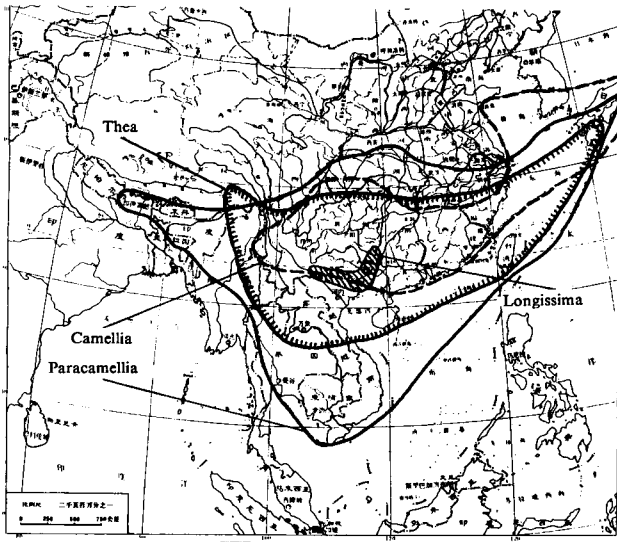


图 4 长梗茶组、油茶组、茶组和山茶组的分布

Fig. 4 The distribution of Sect. *Longissima*, *Thea*, *Paracamellia* and *Camellia*

山茶属另一个演化枝是山茶亚属, 其花梗强烈缩短或变无梗, 小苞片和萼片由小到大密集排列, 往往呈薄革质或干膜质, 果期脱落或半宿存(萼片在幼果期宿存)。实果茶组 Sect. *Stereocarpus*, 苞、萼密集排列, 半宿存, 花黄色, 子房 5~3 室, 花柱中下部靠合呈 5~3 槽, 形似合生, 实为离生, 3 种, 间断分布于越南南部、广西南部和贵州西北部(赤水河流域), 分布越南南部的 *C. dormoyana* 子房呈纵向 5 深裂或 5 棱, 该组和古茶组多少有平行进化关系。半宿萼茶组 Sect. *Heterogenea*(包括 Sect. *Pseudocamellia* 和张宏达的 Sect. *Furfuracea*) 花无梗, 萼片半宿存, 花柱离生, 子房先端多少浅裂, 显示出心皮不完全合生的痕迹, 值得注意的

是猴子木 *C. yunnanensis* 和蒙自山茶 *C. henryana* 2 种, 前者 5 心皮, 内侧面略连合而形成具 5 深槽的子房, 幼果期十分明显, 分布云南南部和中、西部, 后一种子房(5-)3 室, 心皮上半部多少浅裂, 果皮薄, 分布云南东南部、中部和贵州西南部, 本组和实果茶组可能同出自一个与越南茶组相似的原始祖先, 经由花梗缩短变无梗、小苞片和萼片密集排列、呈薄革质或干膜质、宿存至半宿存的演变发展而来。本组约 20 种, 主要分布我国云南、两广、海南至中南半岛, 少数种分布到四川西南部、贵州南部至华东一带和菲律宾 (图 2)。瘤果茶组 Sect. *Tuberculata* 花无梗, 苞、萼干膜质, 半宿存, 花柱离生, 子房先端 5~3 浅裂, 与半宿萼茶组区别仅在于子房和果表面具瘤状突起, 6 种, 以贵州为分布中心, 跨越邻近省区 (图 3) (闵天禄等, 1993), 分

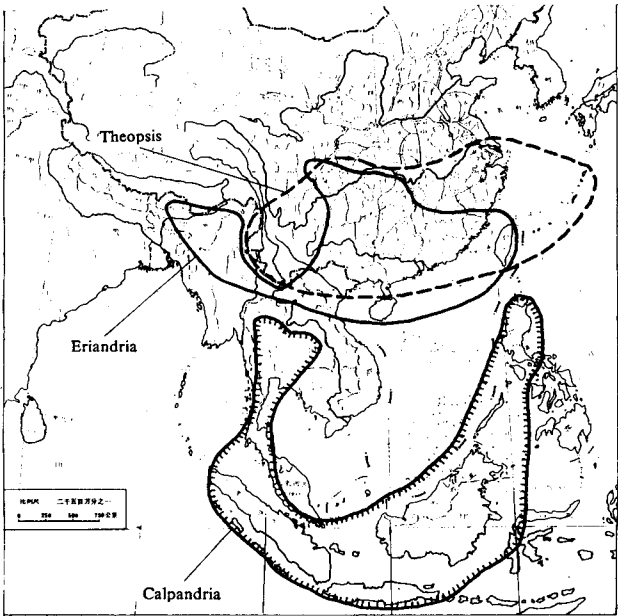


图 5 连蕊茶组、毛蕊茶组和管蕊茶组的分布

Fig. 5 The distribution of Sect. *Theopsis*, *Eriandria* and *Calpandria*

布滇东南和黔西南接壤的黄泥河畔的三江瘤果茶 *C. pyxidiacea*, 果表面瘤突不显著, 5 室, 与半宿萼茶组的猴子木相似, 从而提供了两组间联系的线索, 是半宿萼茶组在亚热带石灰山区分化发展而来的我国特有类群, 与热带石灰山区分布的古茶组存在若干趋同现象, 如叶背有腺点、种子有毛等。山茶组 Sect. *Camellia* 花大, 多为红色, 无梗, 苞、萼半宿存或常与花瓣同时脱落, 雄蕊不定数, 连合成束或外轮花丝 1/2 合生, 子房 5~3 室, 花柱先端 5~3 浅裂, 12 种, 全产我国长江以南亚热带地区 (图 4)。该组中苞、萼多少宿存的一类有 5 种, 分布于两广的较原始的南山茶 *C. semiserrata* 及其变种 var. *magnocarpa*, 花大、偶有白色, 果大, 下部为宿存萼片包裹, 演化上提示了与半宿萼茶组间的进化线索, 被移入后一组中的 *C. hongkongensis* 也提供了这一联系的证据。山茶组中苞、萼与花瓣同时脱落的另一类有 7 种, 分布华南至西南, 沿南岭以西的武陵山到达云贵高原和横断山区。油茶组 Sect. *Paracamellia* 无花梗, 苞、萼早落, 花瓣近于离生, 先端凹入或二裂, 开花后很快脱落, 雄蕊和雌蕊极短, 雄蕊参差不齐, 花柱合生或近于离生, 7 种, 我国均有, 分布区南自中南半岛, 北止陕西南部、湖北西部、安徽南部和江苏南部, 东至日本南部, 西达东喜马拉雅地区 (孟加拉、印度东北部、不丹、锡金和尼泊尔东部) (图 4)。广东南部的高州油茶 *C. gauchowensis* 花大, 果大, 花柱 5~3 深裂; 分布于云南南部、广西南部、海南至中南半岛和热带东喜马拉雅的落瓣短柱茶 *C. kissi* 及其变种 var. *confusa* 花柱几离生, 显示出与半宿萼茶组间的联系, 本组与山茶组可能共同自上一组演化而来。管蕊

茶组 Sect. *Calpandria* 花无梗, 苞、萼干膜质, 半宿存, 心皮完全合生, 花柱短, 3 裂, 子房和花柱皆被毛, 本组可能与实果茶组和半宿萼茶组的南部种类(*C. furfuracea*, *C. megacarpa*, *C. nervosa*)发生着联系, 但雄蕊数少, 花丝全部合生成肉质管, 花粉外壁粗瘤状, 与其余组均不同(韦仲新等, 1992), 是本属演化上另一个高级类群, 2 种, 1 种产泰国(北部至南部半岛), 另一种广布于西马来西亚地区(苏门答腊、爪哇、婆罗洲、苏拉威西至菲律宾), 居于本属分布区的南界(图 5)。

山茶属系统演化中, 茶亚属相对较为原始, 特别是越南茶组显示出最为原始的性状。在系统发育和演化上两枝多少相似地表现出心皮不完全合生至合生, 花柱离生至合生, 子房 5 室至 3 室, 果期完全发育至仅 1 室发育, 雄蕊不定数、基部或中下部合生至高度合生。

山茶属的系统发育表现为三个阶段。早期分化以心皮不完全合生、花柱离生为特征, 包括本属中最原始的越南茶组以及较原始的古茶组、半宿萼茶组、实果茶组中那些 5 心皮不完全合生的种类, 它们无疑是其原始祖先的直接后裔或早期分化的产物。瘤果茶组和离蕊茶组保留了一些原始性状(花柱离生等), 又多少较为特化。系统发育第二阶段以雌、雄蕊合生为标志, 伴随出现小苞片减少和苞、萼脱落, 各类群中也存在子房 5 室的种类, 柱蕊茶组显示出两个发育阶段的中间过渡; 长梗茶组小苞片宿存或脱落, 花柱深裂或浅裂; 茶组小苞片 2~3, 早落, 花柱先端浅裂; 油茶组和山茶组花无梗, 前者苞、萼脱落或早落, 花瓣先端二裂, 雌、雄蕊短, 花柱深裂至浅裂, 后一组苞、萼半宿存或与花瓣同时脱落, 外轮花丝通常 1/2 合生, 花柱先端浅裂。系统发育第三阶段表现为雌、雄蕊高度合生, 雄蕊数较少, 子房全为 3 室。管蕊茶组外轮花丝全部合生成肉质管, 连蕊茶组和毛蕊茶组叶、花和果均较小, 果期仅 1 室发育, 中轴趋于退化, 它们表现出较高的进化水平。

分布和地理替代

山茶属分布于亚洲东部和东南部, 大致在南纬 7° 到北纬 35° , 东经 80° ~ 140° 之间。北起秦岭至淮河流域, 南止苏门答腊、爪哇、婆罗洲、苏拉威西和菲律宾的巴拉望岛、班乃岛、民都乐岛、吕宋岛, 即华莱士线以西的西马来西亚地区, 东自朝鲜半岛南部、日本本州以南、琉球群岛和我国华东沿海, 西达东喜马拉雅地区的孟加拉国、印度东北部、不丹、锡金、尼泊尔东部和我国西藏东南部(图 6), 属于热带亚洲分布类型(吴征镒, 1991)中的又一个变型, 即自热带东南亚跨越到东亚分布类型的大部分(包括中国-喜马拉雅和中国-日本)范围之内。

就种类分布而言, 该属约 125 种, 我国有 104 种, 占种数的 83.2%, 其中特有种 85(此外, 特有 2 亚种和 36 变种), 国外共有 40 种, 2 亚种和 3 变种。在亚洲其它国家和地区种类的分布是: 越南 29 种, 特有 18 种; 柬埔寨 2 种, 与越南共有; 老挝 4 种, 特有 2 种; 泰国 4 种 2 变种, 特有 1 种; 缅甸 4 种, 与云南共有; 东喜马拉雅 2 种, 与中国和中南半岛共有; 西马来西亚地区 1 种和 1 亚种, 特有; 日本和朝鲜半岛 3 种, 与中国共有。按种的分布区类型来看, 热带亚洲分布 44 种, 占 35.2%, 东亚分布 81 种, 占 64.5%, 其中中国-日本分布 66 种, 中国-喜马拉雅 16 种(1 种与上一地区共有)。我国华中、华南和西南的亚热带地区(吴征镒, 1979)拥有该属中 14 个类群(组)中的 11 个, 达 79 种, 这一地区是本属的现代分布中心。

从类群和种类的分布与替代关系来看, 分布中南半岛至我国热带地区(个别种类到达亚热带)的有 6 个组, 它们大多是原始或较原始的类群, 本属最原始的越南茶组 Sect. *Piquetia* 和另一个子房 5 室、雌蕊合生的柱蕊茶组 Sect. *Cylindrica* 分别居于越南南部和北部。古茶组 Sect. *Archecamellia* 自越南南部分布到我国广西南部 and 云南东南部的热带地区, 子房 5 室、心皮先端分离的 4 种均分布于越南境内, 从越南北部分布到我国热带地区子房 3 室的种类, 花由大变小, 花瓣由肉质变为薄纸质, 小苞片逐渐减少, 到达亚热带地区的 2 种(*C. pinggoensis* 和 *C. huana*), 花小, 花梗较短, 心皮几完全合生。实果茶组 Sect. *Stereocarpus* 3 种也存在相似的地理替代系列, 分布越南南部的 *C. dormoyana* 子房 5 室, 广西南部的 *C. pubipetala* 子房 3 室, 分

布贵州西北部的 *C. luteoflora* 花果远较小, 花淡黄白色, 薄纸质。离蕊茶组 Sect. *Corallina* 和长梗茶组 Sect. *Longissima* 的特征和分布表明, 显系古茶组在热带北缘地区分化而来的替代类群。

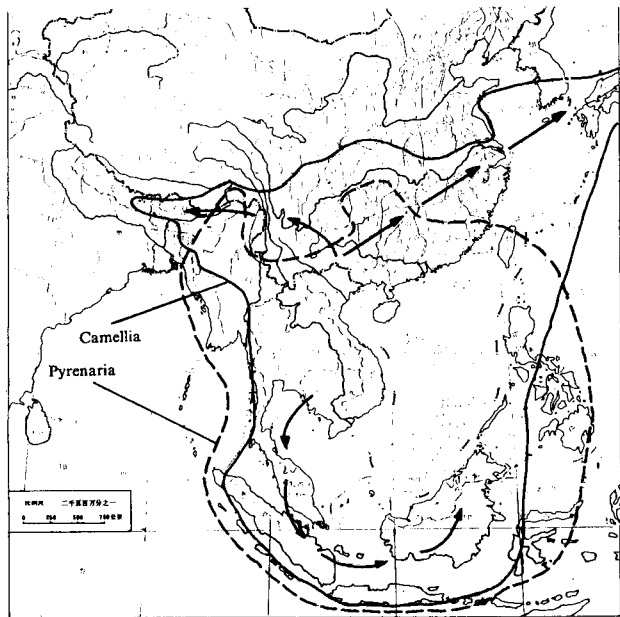


图 6 山茶属和核果茶属的分布与散布
Fig. 6 Distribution and dissemination of genus *Camellia* and *Pyrenaria*

分布中心在我国亚热带地区的类群,其较原始的种类或根子却在热带。半宿萼茶组 Sect. *Heterogenea* 中心皮不完全合生的两个原始种(*C. yunnanensis* 和 *C. henryana*) 分别分布于云南南部和东南部, 而向北分布于四川峨眉的半宿萼茶 *C. szechunensis* 子房演变为 3 室, 心皮完全合生。瘤果茶组 Sect. *Tuberculata* 以贵州为分布中心, 未到达热带, 通过分布云南东南部和贵州西南部接壤的黄泥河的原始种三江瘤果茶 *C. pyxidiacea*, 子房 5 室, 瘤突不明显, 花大, 与半宿萼茶组中上述两种发生联系 (闵天禄, 1993), 到达黔北、鄂西一带演变成花果较小, 子房 3 室, 果常仅 1~2 室发育的小瘤果茶 *C. parvimuricata*。山茶组 Sect. *Camellia* 有两个较原始种分布热带边缘, 分布广东阳春的杜鹃山茶 *C. azalea* 叶全缘, 子房 4~3 室, 无毛; 自广东湛江地区和广西南部分布到南岭附近的南山茶 *C. semiserrata* 及其大果变种 var. *magnocarpa*, 子房 5~3 室, 叶上部边缘有粗钝齿, 上述两种苞、萼多少宿存, 由南岭附近沿着两个方向分化和替代, 其中苞、萼多少宿存、子房无毛的一群, 由华中经华东分布到日本, 分布江西东部、福建北部和浙江南部的浙江红花油茶 *C. chekiangoleosa* 叶片边缘具锯齿, 而山茶 *C. japonica* 自华东沿海(浙江舟山群岛和山东半岛的海外岛屿)分布到朝鲜半岛南部和日本南部, 叶边缘具细锯齿, 背面明显具褐色腺点, 萼片果期几近脱落, 显然是由前一种分化演变而来的地理替代种。由南岭向西分布的另一群, 其苞、萼与花瓣同时脱落, 子房密被绒毛, 叶边缘密生尖锐细锯齿, 到达云贵高原和横断山区, 演变出一些多倍体种群($2n=60, 90, 120$), 如毛蕊山茶 *C. mairei* 和滇山茶 *C. reticulata*。油茶组 Sect. *Paracamellia* 中两个较原始种(*C. gauchowensis* 和 *C. kissi*), 分布中南半岛至我国热带地区和热带东喜马拉雅, 华南至华东分布的短柱茶 *C. brevistyla*, 其叶、花和果均较小, 花柱 3 浅裂, 果常仅 1 室发育; 分布北达川东、鄂西和陕南的长瓣短柱茶 *C. grijsii* 和自华东分布至日本的茶梅 *C. sasanqua* 染色体出现 6~8 倍体的变异。茶组 Sect. *Thea* 中 5 室子房的较原始种类分布于云南东南部、中南部和广西南部, 向北演变为子房 3 室的种类, 如茶 *C. sinensis* 和突肋茶 *C. costata*, 前者到达

长江流域,后一种分布广西北部、贵州东南部和广东西北部,花、果较小,果常 2 室发育。毛蕊茶组 Sect. *Eriandria* 中分布云南东南部的白毛蕊茶 *C. candida*, 叶片多少宽大,花梗较长,小苞片较多,与古茶组有着演化亲缘,该组多数种类分布热带边缘,分布较北的斑枝毛蕊茶 *C. punctata* 和四川毛蕊茶 *C. lawii* 花梗短,几为小苞片覆盖,前者分布四川康定至峨眉一带,后一种产川东至鄂西。连蕊茶组 Sect. *Theopsis* 多少具原始性状的种(*C. stuartiana* 和 *C. crassipes*),其子房 5~3 室,花柱 5~3 深裂,分布于云南东南部,而分布较北的桉叶连蕊茶 *C. euryoides* 和毛枝连蕊茶 *C. trichoclada*, 叶片和花很小,前者分布江西、湖南、福建南部和广东北部,后一种分布福建北部和浙江南部,此外,分布四川峨眉附近的长管连蕊茶 *C. elongata*, 花萼合生成高杯状,花瓣和外轮花丝连合水平较高。

本属分布区南界的管蕊茶组 Sect. *Calpandria*, 2 种,短柱管蕊茶 *C. connata* 花丝管边缘具不整齐的齿突,每一齿突先端着生 1 个花药,自泰国北部分布到南部半岛(海拔 800~2000 m),另 1 种,管蕊茶 *C. lanceolata* 其花丝管全缘,花药着生于管内缘,分布西马来西亚地区诸岛屿(海拔 450~2211 m),后者显然是前一种向南分化的地理替代种。

上述讨论提供了这样的事实,山茶属以中南半岛和我国热带地区为中心,在亚洲大陆,类群和种类由南向北,从热带向亚热带呈现出明显的分化和替代的规律;从中南半岛到马来西亚地区,出现单一类群中种类的由北向南的分化与替代。

起源与散布

山茶属在中南半岛和我国热带北缘地区种类虽少,却集中了那些心皮近于离生(至少在幼果期,如越南茶组)或不完全合生(古茶组、实果茶组和半宿萼茶组)的原始或较原始的类群和种类,从进化的观点出发,代表着被子植物由离生心皮演化为合生心皮的中间过渡。本属演化上的近亲属或姐妹群——核果茶属 *Pyrenaria*(包括石笔木属 *Tutcheria*) (杨世雄等,1995),其分布区大致与山茶属相同(图 6),其中子房 5 室,先端分离的原始种类也分布于中南半岛和我国云南东南部至南部的热带地区,从而可以推断,山茶属和核果茶属可能在亚洲大陆古热带森林环境中,由其共同的祖先——原始山茶科植物演化而来。山茶属的原始祖先可能是心皮离生或几离生、相似于五桠果属 *Dillenia* 的植物,后者分布热带亚洲至热带大洋洲和马达加斯加。联系到山茶科中一些属的分布式样,如木荷属 *Schima* 分布热带亚洲;厚皮香属 *Ternstroemia* 间断分布热带亚洲、热带美洲和热带东非至西非;大头茶属 *Gordonia* 间断分布热带亚洲和热带美洲。本属植物的大化石至今未见正式报道,山茶科最早的大化石发现于中欧上白垩纪的地层中的古木荷属 *Palaeoschima* (Knobloch 等,1986),新近报道北美东南部始新世地层中定名 *Andrewstocarpus* 属的果化石(Grote 等,1989),相似于大头茶属植物。上述事实提示了山茶科中较原始的山茶属大约在白垩纪特提斯海(古地中海)东岸的劳亚古陆和冈瓦纳古陆的接触地带(热带东南亚),从原始五桠果类植物演变而来,中南半岛和我国云南及广西南部热带地区是山茶属的起源地,并从这里开始早期分化,沿古地中海沿岸分化产生本科其余的属。

山茶属的散布与地史和古气候的变迁密切相关。在起源地附近早期分化的原始或较原始的类群,雌、雄蕊(和种子)往往被毛,有的叶背发育褐色腺点,表明中南半岛附近有过于干旱气候。自起源地向北“推进”和散布的过程中产生了新的分化,演变出一些多少进化或较进化的类群(连蕊茶组 Sect. *Theopsis*),并迅速散布到长江流域的广阔地区,经历第三纪东亚季节性干旱气候的深刻影响,冬、春季(干旱时期)开花的山茶属植物中,一些类群演变成苞、萼半宿存(半宿萼茶组 Sect. *Heterogenea*、瘤果茶组 Sect. *Tuberculata*)至脱落(油茶组 Sect. *Paracamellia*),或小苞片在开花前脱落(茶组 Sect. *Thea*)。反映这一演变过程最具代表性的是长梗茶组 Sect. *Longissima*,小苞片宿存或早落兼有;无花梗的山茶组 Sect. *Camellia*,从苞、萼多少宿存到与花瓣和雄蕊同时脱落。上述适应性状使它们的分布区大为扩展,向东到达朝鲜半岛、日本、琉球群岛(油茶组的茶梅 *C. sasanqua*,山茶组的山茶 *C. japonica* 和茶组中的茶 *C. sinensis*),向西分布到东喜马拉雅地区(

落瓣油茶 *C. kissi*), 向北散布到秦岭和淮河流域(长瓣短柱茶 *C. grijsii*, 短柱茶 *C. brevistyla* 和茶), 到达本属的东、西和北部边界, 但上述类群的性状和特征表明, 它们并不是最进化的类群, 是在古气候变迁过程中适应性次生演变的结果。晚第三纪和第四纪以来, 喜马拉雅造山运动和第四纪冰期的影响, 这一热带起源的属, 在水平分布上几乎没有超越亚热带的界限, 垂直分布也局限于阔叶林带, 但对物种的分化发生着较大影响, 在分布区的北界、特别在云贵高原至横断山区进一步演变出一些多倍体种群。

在地史上, 日本和我国大陆曾连为一体, 这一连接持续到上新世初, 从我国华东沿海与朝鲜半岛和日本存在着同种(3 种)的对应分布提供了过去连续分布的图景。至于琉球群岛和我国台湾与大陆的连接一直到上新世末才中断(吴鲁夫, E.B., 仲崇信等译, 1964), 两岸植物区系的交流持续更晚(曾文彬, 1994), 至今与华南、华东乃至西南均存在同种和种下等级的对应分布, 从而提供了证据。

本属分布区南界的是一个进化的小群——管蕊茶组 *Sect. Calpandria*, 两个种的分布格局表明, 山茶属起源发生后, 苏门答腊、爪哇、婆罗洲等西马来西亚诸岛屿与亚洲大陆相隔离, 直到第三纪中新世中、晚期至上新世, 澳洲-新几内亚板块北移并与亚洲大陆南部岛屿“拼合”、平列 (Schuster, 1972; Whitmore, 1981), 这时上升成陆的西马来西亚诸岛屿之间发生过联系和植物区系的交流, 并与亚洲大陆发生过短暂接触, 管蕊茶组两种的分化与分布可能在这一地史背景下发生的。

山茶科中像山茶属(和核果茶属)这样较为原始或古老的属, 分布区仅局限在亚洲, 可能存在着散布机制上的障碍, 它们大而无翅的种子(与山茶亚科的其它属相比)带来了远距离散布的困难。

山茶属细胞学研究在进化与分布上的意义

山茶属细胞学研究进一步揭示出该属进化、起源和散布的规律。总结山茶属细胞学资料(黄少甫等 1986; 顾志建等, 1988; 李光涛等, 1990; 秦新民等, 1991; 梁国鲁等, 1994; 张文驹等, 1995; Kondo 等, 1979; Kondo, 1991; Gu Zhijian 等 1988; Xiao Tiao-jiang 等, 1991), 我们看到全属 125 种中, 62 种有染色体数目的报道, 占 49.1 %, 48 种有核型报道, 占 38.4 % (表 1)。

按照 Stebbins (复旦大学遗传研究所译, 1963) 关于高等植物核型进化的一般规律, 核型不对称性的大小与演化水平的高低相联系。在一个属(或类群)内, 从原始到进化, 核型不对称性从小到大。表 1 反映不对称性大小的两个参数, 即 L/S (染色体长度比)和 AR (平均臂比), 比较该属各组间这两个参数的变化, 得出各个组演化水平与上文形态演化的结论相一致。特别值得一提的是古茶组 *Sect. Archecamellia* (研究了国产 3 室子房的种类)和半宿萼茶组 *Sect. Heterogenea* (细胞学研究仅作了包括子房 5 室的较原始种类), 哪个组更为原始? 从形态特征的分析存在着不同争议, 但比较核型不对称的大小, 可以肯定古茶组更为原始。

组间核型不对称性的变化, 在地理分布上表现出从南向北逐渐增加的趋势。在有核型资料的组中, 古茶组分布于中南半岛和我国广西及云南热带地区, 其核型不对称性最小, 分布比较北的连蕊茶组 *Sect. Theopsis* 和山茶组 *Sect. Camellia* 核型不对称性较高。而半宿萼茶组、瘤果茶组 *Sect. Tuberculata* 以及茶组 *Sect. Thea* 的分布介于上述两者之间, 其核型不对称性也恰位于两者之间, 从而揭示了从南向北是山茶属扩散和演化的重要方向, 同时表明, 该属的现代分布中心并非起源中心, 其起源中心应该在分布中心以南, 因此, 上文提出山茶属起源于中南半岛和毗邻的我国热带北缘地区的论点是正确的。

我们从表 1 中还可以看到染色体倍性的变化, 分布于南部的组没有或很少有多倍体出现, 而分布于北部的组, 如连蕊茶组、山茶组和油茶组 *Sect. Paracamellia* 则出现较高比例的多倍体, 这一事实进一步反映了进化与分布的相关性, 与上述核型变化所揭示的规律相一致。同时, 正如前面所述, 晚第三纪以来, 东亚~我国西部到东部地貌和古气候的变迁, 是在这不稳定的环境中, 促成多倍体的发生和发展(也不排除自然杂交或人们广泛栽培引起的多倍化) (Stebbins, 复旦大学遗传研究所译, 1963; 洪德元, 1990), 山茶属从热带向亚热带扩散过程中, 染色体多倍化就是一条重要的分化或进化的途径。

表 1 山茶属的细胞学资料*

Table 1 The cytological material of genus *Camellia**

组	种数	已报道染色体 数的种类	占种数 的百分 比	多倍体 种数	已报道核 型的种类	占种数 的百分 比	染色体 长度比	平均 臂比	倍性
Piquetia	1	—	—	—	—	—	—	—	
Archecamellia	17	10	58.8	0	10	58.8	1.86	1.53	2x
Corallina	8	—	—	—	—	—	—	—	
Cylindrica	1	—	—	—	—	—	—	—	
Longissima	5	—	—	—	—	—	—	—	
Thea	11	10	90.9	0	9	81.8	1.86	1.59	2x
Stereocarpus	3	2	66.7	0	1	33.3	2.31	1.60	2x
Heterogenea	20	7	35.0	1	6	30.1	1.84	1.62	2x,4x
Tuberculata	6	2	33.3	0	2	33.3	2.11	1.68	2x
Paracamellia	7	7	100	5	5	71.4	2.01	1.64	2x,4x,6x,8x
Camellia	12	11	91.6	3	9	75.0	2.28	1.75	2x,4x,6x,8x
Calpandria	2	1	50	0	—	—	—	—	2x
Theopsis	21	8	38.1	3	4	19.0	1.85	1.79	2x,4x,6x,
Eriandria	11	4	36.4	0	1	9.1	1.85	1.79	2x
Total	125	62	49.2	11	48	38.4	2.04	1.65	2x~8x

* 根据国内外有关山茶属细胞学研究的资料。

致谢 本文经吴征镒院士审阅,汤彦承教授提供宝贵意见.

参 考 文 献

韦仲新, Zavada M S, 闵天禄, 1992. 山茶属的花粉形态及其分类学意义. 云南植物研究, 14(3):275

叶创兴, 1988. 山茶属分群和它们的亲缘关系的探讨. 云南植物研究, 10(1):61

刘成运, 张香兰, 1983. 云南山茶雌蕊配子体的研究. 云南植物研究, 5(4):401

李光涛, 梁涛, 1990. 山茶属植物染色体数目和核型. 广西植物, 10(2):127

闵天禄, 张文驹, 1993. 山茶属古茶组和金花茶组的分类学问题. 云南植物研究, 15(1):1

闵天禄, 1994. 山茶属一新组——柱蕊茶组. 云南植物研究, 16(4):343

闵天禄, 1992. 山茶属茶组植物的订正. 云南植物研究, 14(2):115

闵天禄, 钟业聪, 1993. 山茶属瘤茶组植物的订正. 云南植物研究, 15(2):123

张宏达, 1981. 山茶属植物的系统研究. 中山大学学报(自然科学版)论丛(1).

张宏达, 曾范安, 1982. 山茶属一新组——小黄花茶组. 中山大学学报(自然科学版), (3):72

张文驹, 闵天禄, 1995. 山茶属古茶组植物的细胞学研究. 云南植物研究, 17(1):48

杨世雄, 闵天禄, 1995. 山茶科核果茶属, 石笔木属和拟核果茶属的分类学位置. 云南植物研究, 17(2):192

吴征镒, 1992. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 增刊IV:31

吴征镒, 1979. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, 1(1):1

吴鲁夫, E B (仲崇信等译), 1964. 历史植物地理学. 北京: 科学出版社.

洪德元, 1990. 植物细胞分类学. 北京: 科学出版社.

顾志建, 夏丽芳, 谢立山, 1988. 中国部分山茶属植物的染色体数目报告. 云南植物研究, 10(3):291

- 秦新民, 梁倩华, 1991. 三种金花茶及其组培苗的核型比较. 云南植物研究, **13**(1):51
- 梁国鲁, 周才琼, 林蒙嘉, 1994. 贵州大树茶的核型变异与进化. 植物分类学报, **32**(4):308
- 黄少甫, 漆青原, 1986. 山茶属细胞学研究概况. 亚林科技, 1:26
- 曹慧娟, 李天庆, 1986. 金花茶种子早期发育的胚胎学研究. 北京农业大学学报, 2:43
- 曾文彬, 1994. 更新世台湾海峡两岸植物区系的迁移通道. 云南植物研究, **16**(2):107
- 斯特宾斯 G L(复旦大学遗传研究所译), 1963. 植物的变异与进化. 上海: 上海科技出版社.
- Chang H T, Bartholomew B, 1984. *Camellias*. Oregon: Tembex press.
- Grote P J, Dilcher D L, 1989. Investigation of Angiosperms from Eocene of North America, A New genus of Theaceae Based on Fruit and Seed Remains. *Bot Gaz*, **150**(2):190
- Gu Zhijian, Kondo K, *et al*, 1988. A Karyomorphological study in four species of *Camellia*, Sect. *Camellia*. *La Kromosoma*, II-49:1575
- Knobloch E, Mai D H, 1986. Monographie der Fruchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa. *Rozp Ustfed Ust Geolog*, 47:1
- Kondo K, Parks C R, 1979. Geisma C-banding and karyotype of *Camellia*. *American Yearbook*, 34:40
- Kondo K, 1991. Chromosome numbers in the genus *Camellia*. *Biotropica*, 9:86
- Schuster R M, 1972. Continental Movements, Wallace's line and Indo-Malayan Austrasian dispersal of land Plants, some eclectic concepts. *The Bot Rev*, **38**(1):3
- Sealy J R, 1958. A revision of the genus *Camellia*. London: The Royal Horticultural Society.
- Whitmore T C, 1981. Wallace's line and Plate tectonics. 1~88. Oxford: Clarendon Press.
- Xiao Tiao-jiang, Gu Zhijian *et al*, 1991. Karyomorphological study of the species of Chinese *Camellia*. *La Kromosoma*, II-16:2051