

山茶科系统发育诠释^{*}

IX. 山茶属的原始特征及其演化趋向

叶创兴 张宏达

(中山大学生命科学学院, 广州 510275)

摘 要 讨论和比较了关于山茶属演化趋向的两种观点, 认为根据现存种类及目前发现的化石资料, 花无梗, 苞被不分化为苞片和萼片, 代表了山茶属的原始特征; 而花梗伸长, 引起了苞萼分化, 苞片在花梗上疏离、宿存、脱落或减少, 演化出更加进步的类群; 而苞被保持不分化, 多数状态下也可能在花和果等方面得到演化, 体现了系统发育和个体发育在山茶属内次级分类群中并不一致。

关键词 山茶属, 系统演化, 个体发育

分类号 Q 941

关于现存山茶属内哪些特征代表了山茶属最原始的特征, 哪一类群是山茶属最原始的类群, 存在着两种观点: 一是 Sealy^[1]提出的“有花梗, 苞被初步分化为苞片和萼片的种类是山茶属系统发育的‘基本群’ (basal group)”, 由于花梗缩短, 演化出没有花梗的种类, 花梗进一步伸长, 则演化出苞片和萼片彻底分离的种类; 二是张宏达^[2]提出的“无花梗, 苞被不分化, 具有分离雄雌蕊等原始特征的种类是山茶属的原始类群, 由于花梗伸长, 苞被分化为小苞片和萼片, 发育出较为演化的类群, 苞片在花梗上的疏离、减少、宿存或脱落以及伴随着的雄雌蕊的演化, 进一步发展出高级的类群”。这两种观点是对立的。闵天禄等^[3]仅承认花无梗苞被不分化“是花梗缩短的结果, 是次生的性状, 而非原始的特征”, 和 Sealy 观点的区别在于后者承认苞萼初步分化并具有花柄的种类的演化有两个方向: 一是花柄缩短, 形成花无柄的种类; 二是花柄继续伸长, 形成苞萼进一步分化的种类, 而前者则认为仅有一个方向, 就是花柄缩短。

1 山茶属的苞被、苞片、小苞片、萼片

山茶属花的苞被是指花瓣下面的被复物, 它们由小到大, 由下至上, 由外到内呈螺旋状上升排列, 逐步过渡到外轮花瓣。苞萼不分化, 指的是没有分化成苞片和萼片的苞被。苞片与小苞片在山茶属这一特定的属中是指萼下面被复或分散于花梗之上的变态叶。苞片与小苞片是可以等同使用的, 在国产山茶属植物中具有苞片的种类, 其苞片均位于花萼下面的花

* 世界野生生物基金会 (3990 中国) 资助项目

收稿日期: 1997-01-03 叶创兴, 男, 51 岁, 副教授

梗上,当用苞片这一概念时,应是明白无误的。王伏雄等(1982)《植物学名词解释》关于“苞片”的解释是“位于花序或花部之下一一种变形叶子”。有人认为在山茶属中用中文苞片指小苞片是概念上的错误,其实依王伏雄等的解释,“小苞片”是一个小的“苞片”,苞片的定义也包括了小苞片,因为山茶属如金花茶 *C. nitidissima* Chi 花梗上的小苞片和花梗基部的苞片是一个连续的过渡系列,它们之间并无清楚的界限,如果硬要把苞片和小苞片划分出来,便只有在摘除花后,留在枝条花梗着生处的乃是“苞片”,花梗上的才是“小苞片”。可见在具单花腋生的山茶属,无法把“苞片”与“小苞片”区分开来,用“苞片”这一概念包括腋部的苞片和花梗上的小苞片是恰当的,就是苞被已经分化,萼以下的变形叶。

2 无花梗,苞萼不分化是山茶属较为原始的特征

闵氏等^[3]同意心皮近离生或不完全合生,是山茶属乃至山茶科中的原始的特征,他划分山茶属为二亚属: *Thea* (L.) Chang 和 *Camellia*, 并认为前者更为原始,而这一亚属的匹克茶又因其具有花序属最原始的种。匹克茶是一具明显花梗,苞萼已分化,小苞片仅 2~3 枚的种,其花成假总状花序(枝条强烈缩短,顶端或为营养芽)或为单花,雄蕊花丝基部连生,除了心皮部分分离外,其余特征均是次生的特征。

依闵氏提出的观点,这种具有伸长花梗,小苞片仅 2~3 枚的种作为原始类群的现代代表向前发展,则发展出螺旋状叠合上升排列,不分化的苞和萼,其数目应该不会比 7~8 枚(小苞片 2~3,加上萼片 5~6 枚)更多,但现存山茶属如大白山茶 *C. albogigas* 等其苞被片达到 17 枚,其不分化大型多数的苞被,极为多数的雄蕊,5 条靠合的花柱,5 个部分分离的心皮,每室多达 7~8 枚的胚珠等特征是十分原始的。

其次匹克茶并不具有真正的花序,其着花的枝条顶端或为营养芽,如果说此有疑义的种花序确实存在的话,也没有理由认为山茶属的演化就是从花序到单花,一则我们尚未确定匹克茶花或花序的详细情况,二则我们没有在山茶属找到更多的证据来说明由花序到单花的演化。倒是被闵氏认为较原始的茶亚属中的茶组有着 3~5 朵花簇生的特征,簇生花实际上是总状花序的缩短,这一茶组普遍存在的特征结合其在开花前已常常脱落的 2~3 枚苞片,定数的 5 枚萼片,花柱合生的特征,这应被视为进化而不是原始的特征,如果依具有花序即为原始的观点,那么象茶组和山茶科柃属 *Eurya* 猪血木属 *Euryodendron* 等具有簇生花的类群均为十分原始的了,实际上柃属具有单性花并且雌雄异株,定数的雄蕊,乃是山茶科较为演化的类群。

其三,匹克茶具有部分分离的心皮,它与国产糙果茶组 *Sect. Furfuracea* Chang, 瘤果茶组 *Sect. Tuberculata* Chang, 半宿萼茶组 *Sect. Pseudocamellia* 部分分离的心皮,花柱分别着生于部分分离的心皮顶端应无本质的区别,无花梗,苞被不分化的糙果茶,瘤果茶以及半宿萼茶比苞萼已经分化,具伸长花梗的匹克茶更为原始;苞萼分化且都宿存的金花茶组 *Sect. Chrysantha* Chang, 长柄茶组 *Sect. Longipedicellata* Chang, 它们都同具分离到底的花柱,并未完全合生的心皮,且均拥有具 5 个心皮的种系,长柄茶 *C. longipedicellata* 亦有腋生的簇生花,因此它们部分分离的心皮只有程度上的差别,而没有本质上的差别。但金花茶组,长柄茶组分化出了子房 3 室的种系。

闵文援引的细胞学的资料说明 *Sect. Archecamellia* Sealy (相当于张宏达的金花茶组) 比 *Sect. Heterogenera* Sealy (相当于 Sealy 的 *Sect. pseudocamellia* 和 *Sect. Heterogenera*) 要

原始,对于染色体非对称性并非只有一种的解释,染色体可以从对称性向非对称性演化,也可以从非对称性向对称性演化.对于山茶属的染色体资料贸然地得出山茶属从热带起源是缺乏根据的.

其四,把山茶属划分为两亚属即茶亚属 *Thea* 和山茶亚属 *Camellia* 的观点认为茶亚属比山茶亚属更原始.山茶属的系统演化,是由长花梗到短花梗,到无花梗,即先有分化的小苞片和萼片,然后,花梗缩短,小苞片与萼片叠合.但从许多无花梗苞萼不分化的种类中,却看不到这种演化,更看不到定数的萼片与其余苞片的差别.比如油茶 *C. oleifera*,从开花后是无从判断其“小苞片”“萼片”的相对位置与形态的,但开花前同样不能判断其“苞”“萼”的相对位置.类似于油茶的种类还有许多,苞被脱落的糙果茶组,瘤果茶组与半宿萼茶组,短柱茶组 *Sect. Paracamellia*,油茶组 *Sect. Oleifera* Chang,红山茶组的种类,也同样不能判定“小苞片”“萼片”的相对位置和形态,它们只是从下到上呈螺旋状排列,最下的一枚最小,最上的一枚最大.如果先有苞萼分化,然后才有花梗缩短,那么由于花柄缩短而导致的山茶亚属花的形态,其原先就分化了的萼片大小应相对一致,并且排列应为覆瓦状,几乎排成一轮,紧接的苞片在花梗上虽因花梗缩短而叠合,仍可在形态上加以区别,这种情况在苞萼不分化(不管宿存还是脱落)的种类中都不存在.另一方面,人们在苞被分化的种类中均能看到 5~6 枚的萼片排成复瓦状,大致排成一轮的相对位置,在演化程度较高的类群如连蕊茶组,毛蕊茶组,许多种类的萼片基部联合成钟状,以及在大小上与萼片有着差异的苞片,无论它们是叠合还是疏离,脱落还是宿存,形态上的差异是明显的.连蕊茶组和毛蕊茶组萼片联合的情形,在无花梗,苞萼不分化的种类中是绝对看不到的,这种现象的存在肯定不是如闵文所推测的那样是由分化了的苞和萼,长花梗缩短的结果,而只能解释为花梗伸长引起了苞被分化,这方面可以金花茶组的许多种为例来说明.金花茶 *C. nitidissima*,依闵氏的观点应归于仅次于匹克茶的原始类群,但其苞与萼非常明显地处于逐步过渡的系列,苞片叠合上升排列,5~6 枚的萼片大致排成一轮,而其大小都有明显的差别,我们认为这是不分化的苞被经过保持宿存,体积缩小,接着花梗伸长后形成的结果;当由小到大由下至上螺旋上升排列的不分化的苞被,被花梗的伸长拉开距离时,就形成了大小不一的萼片,是次生的特征.由此可见,并不是具有了花梗,先有苞萼的分化,实际上恰恰与此相反.宿存的苞被在演化过程中,首先不是在它们的相对位置上,开始可能有两个分化方向,在保持苞被的数目的基础上,一是大型的苞被由宿存变成脱落;二是在苞被宿存的基础上体积上的减退;然后才是相对位置上的演化,把苞被相互之间的距离逐步拉开,进一步的演化是在拉开距离的苞被之间进行整合,萼片排成相对一轮的位置,苞片逐步演化,变小,分散于花梗上.这里,在分化了苞片和萼片的类群,萼片毫无例外地宿存,苞片则有宿存或脱落两个方向.闵文认为山茶属的演化方向也包括了小苞片果期宿存到脱落或早落,萼片由果期宿存到脱落,这是不确的.凡是苞萼已经分化了的种类,无一例外其萼片都是宿存的,果期亦如此.例如较特化的连蕊茶组和毛蕊茶组,其苞和萼一直宿存到果期,并不是如一些人所认为的苞片脱落是一个方向的现存山茶属最终的演化性状.我们认为无论苞片宿存与否,都能够成为演化性状,如茶组,苞片脱落,它是由宿存到脱落的次生性状,连蕊茶组与毛蕊茶组,是苞被分化之后苞与萼更加分离仍然保留了宿存特征的次生性状.

再者,以叶全缘作为原始性状来考察,则现存山茶属中具有全缘叶的有 3 个种:全缘红山茶 *C. subintergra* Huang,连山红山茶 *C. lienshanensis* Chang 和张氏红山茶 *C. changii*

Ye, 这 3 个种均属于花无柄, 苞被不分化, 且子房均无毛的种类。到目前为止, 我们在现存山茶属其苞被分化具有花柄的类群中尚未发现具有全缘叶的种, 这从另一个侧面表明苞被不分化、花无柄是山茶属祖群的原始性状。

据笔者的研究, 山茶属花粉外壁的纹饰基本上以颗粒状为主, 所谓它的演化是从皱波状或皱瘤状向粗瘤状发展是不确的, 以粗瘤状纹饰作为山茶属演化的最终结果, 也是在假定管蕊茶 *C. lanceolata* 是山茶属最进化的种的前提下作出的结论, 犯了以个别代表一般的错误, 例如抱茎短蕊茶 *C. amplexifolia* 与管蕊茶一样是苞被不分化全部花丝联合成管的种类, 几乎同处于一个演化水平上, 只是后者除花丝管外没有了游离花丝, 花柱部分连生, 前者雌雄蕊均极短, 是次生的退化性状), 它的花粉外壁表面纹饰在高倍镜下是平滑的, 并且具有小穴, 我们不能以它和山茶属其余种类不同而把它看作是山茶属的演化方向, 在山茶属中花粉外壁的纹饰是多种多样的, 这正好说明山茶属内演化的多型性。

另外, 山茶 *C. japonica* 的化石在日本发现于第三纪地层^[4], 也是山茶属迄今为止出土地质年代最早的化石, 众所周知这一个种是苞被不分化, 没有花梗的, 其雄蕊高度连生, 子房 3 室, 花柱高度连生。山茶的苞被已从宿存向花后脱落演化, 尽管雄雌蕊已高度发育, 这是已经发展了的, 不是最原始的种, 但它的花梗始终不伸长, 苞被不分化。这说明比山茶更原始的种其苞被也是不分化的。

3 花柄伸长、苞萼分化是山茶属的演化性状

如果承认心皮联合, 子房从 5~3 室, 花柱合生是演化性状, 那么与此相联系的自然是较为进化的类群了; 而心皮部分分离的类群是原始的。依此标准, 糙果茶组, 瘤果茶组, 半宿萼茶组, 离蕊茶组 *Sect. Corallina* Sealy, 短蕊茶组 *Sect. Brachyandra* Chang, 金花茶组, 古茶组 *Sect. Protocamellia* Chang 显然是比较原始的类群, 而超长柄茶组 *Sect. Longissima* Chang, 秃茶组 *Sect. Glaberrima* Chang, 连蕊茶组 *Sect. Theopsis*, 毛蕊茶组 *Sect. Eriandra* 相对而言就是较为进化的类群, 因为前者的苞被不分化, 心皮部分离生, 后者的苞被已分化, 心皮直至花柱均合生。匹克茶组尽管心皮部分分离, 但它的雄蕊部分连生, 苞被已初步分化为苞和萼, 这是由于花梗伸长的结果。管蕊茶组 *Sect. Calpandria* 对于离蕊茶组来说其苞被不分化, 宿存, 处于同样的水平上, 但是管蕊茶心皮连生, 雄蕊高度联合, 一直到花丝的上端, 内轮的雄蕊并不游离, 而是从花丝管的内壁上长出, 这对于雄蕊分离, 心皮部分分离的离蕊茶组来说明显是演化的性状。然而对于苞被同样不分化, 雄雌蕊变短, 心皮仍部分分离的短蕊茶组抱茎短蕊茶来说, 它的雄蕊完全连生成低矮的肉质环, 但在环内还有游离花丝, 花柱极短, 这对于离蕊茶组来说, 具有游离花丝是较为原始的特征, 极短的雄雌蕊对于它较长的雄雌蕊又是一个次生的性状, 虽然这可能是退化的次生性状。

而且, 苞被不分化为苞和萼, 无论宿存与否, 均可以与心皮部分分离或心皮完全愈合相联系。苞被分化为小苞片与萼片也有同样的情形, 但我们可以看到在苞萼分化具有花梗的类群中, 如果心皮部分分离, 则小苞片常为多数, 花各部的数目较多。而与心皮完全合生相联系的连蕊茶组和毛蕊茶组, 普遍小苞片多数, 但其花瓣常为 5~6 枚, 雄蕊只 1 轮, 子房以 3 室为主, 果常一室发育。闵氏认为“连蕊茶组的一些种, 花梗较短, 小苞片和萼片密集排列并遮盖花梗”是花梗缩短的结果, 是次生的性状, 而非原始的特征, 但我们认为如果不分化宿存的苞被朝体积缩小的方向演化, 接着分化出苞片和萼片, 萼片排成一轮, 花梗只作有限的

伸长,那么其结果就有可能形成苞萼紧贴的状况。反过来,许多种类都可以证明伴随着花梗的伸长苞被分化,萼片排成一轮,小苞片疏离,分散在花梗上。如超长柄茶 *C. longissima* Chang & Liang,长柄茶 *C. longipedicellata* (Hu) Chang,秃山茶 *C. glaberrima* Chang. 特别是在长管连蕊茶 *C. elegans*, 我们可以看到排成一轮的钟状的萼,3~4枚的小苞片除了一枚紧贴萼筒外,分散于花梗的上部。在苞被分化的过程中,我们认为有两个方向,一是苞被体积变小,保持不分化,如五柱滇山茶 *C. yunnanensis*,滇缅离蕊茶 *C. wardii*,抱茎短蕊茶 *C. amplexifolia* 等,另一个方向则是花梗伸长,苞被分化并疏离,这里应有一个过渡,即萼片虽然排成近似一轮,但是萼片大小不一致,与下面的苞片略呈连续过渡的系列状态,如金花茶的一些种类,然后萼排成一轮,基部连生成杯状,萼苞在大小和位置上更加分离,如茶组,超长柄茶组,秃茶组,连蕊茶组,毛蕊茶组等。

这些从现存山茶属种类中表现出来的特征,表明花梗伸长,引起了苞被分化,是符合山茶属系统发育规律的。

4 系统发育的阶段性和个体发育的不同步

山茶属是一个多形态的属,体现在花果的演化上表现了十分复杂的现象,其演化趋向并不在所有的分类群表现一致,以花无梗,苞被不分化为例,有着两个演化方向,苞被脱落或宿存,苞被脱落的又可以有两个演化方向,心皮部分分离,与心皮全部合生;苞被宿存的也有心皮部分分离和心皮完全合生的两个方向,前者如古茶组 *Sect. Protocamellia* Chang 离蕊茶组和短蕊茶组,后者如管蕊茶组。苞被分化为小苞片和萼具有伸长花梗的也同时具有这两个演化方向,小苞片宿存的如长柄茶组,金花茶组,连蕊茶组,毛蕊茶组等。小苞片脱落的如茶组,超长柄茶组等。这在山茶属中是非常清楚的事实,实际情况体现了系统发育的阶段性和个体发育的不同步性。如红山茶组,花无梗,苞萼不分化,脱落,为较原始的性状。而相对于雄雌蕊的高度联合,组内多数的种表现为子房3室的则为演化性状,但发展仍然是不平衡的。如红山茶组内,香港红山茶 *C. hongkongensis* 是一个心皮部分分离的种,它的苞被不分化以及具有花丝管等特征和本组其余种类是一致的,但它的花柱分离到底与这个组花柱合生的特征又是不一致的。又如管蕊茶苞被不分化宿存,但具高度连生的雄雌蕊,3室的子房。茶组是一个比较演化的种群,小苞片2~3(5~6),脱落,萼5~6,宿存,但这个组的种雄蕊联合的程度较低,花瓣数目较多(常多于8枚),并且保留了许多子房5室的种系,因此在整体上较为演化的种群,也可能在个别种保留了某些原始的特征。进化与保守在这里充分表现了变异与遗传是一对既对立又统一的矛盾。

同样,苞被分化的种类,萼片均是宿存的,小苞片却有宿存与脱落两种类型。在同一组中,子房5室的种系与子房3室的种系同时存在。这种复杂的连锁关系,不应只从一个观点来解释,比如以苞被宿存为原始特征,在苞被变小了仍然宿存的离蕊茶组和管蕊茶组的种类来说,应是次生的宿存特征,把这些种类视为较进化的种类是因为它们的其它方面得到了发展。进一步分化为小苞片和萼片并且两者都宿存的种类,如金花茶组,长柄茶组,后生茶亚属的苞萼对于短蕊茶组,管蕊茶组的不分化的苞被来说也是次生的特征,不能一味说脱落就是演化的特征,应有一个辩证的观点。

由花无梗苞被不分化向着宿存和脱落并伴随着体积变小,由花梗伸长苞被逐渐分化到完全分化,萼片宿存,苞片向宿存与脱落方向演化,心皮的联合,雄蕊管的形成直至花丝全部

连生成管,花药在花丝管的内壁或上沿长出,子房室的发育,果实的发育均参与了演化,这就使山茶属的演化呈现了扑朔迷离^[1],异彩纷呈的局面。我们在多心皮类雄蕊的发育中也可以看到,雄蕊的演化是从花粉囊对称地着生在叶状体的边缘,然后向叶状体的中央靠拢,花粉囊在中肋的两侧,最后由于传粉的需要才分化出花丝,花粉囊的着生位置也随之发生了变化,与山茶属中花梗伸长引起苞被分化均反映了同样的道理。

参 考 文 献

- 1 Sealy J R. A revision of the genus *Camellia*. London: The Royal Horticultural Society, 1958. 1 ~ 239
- 2 张宏达. 山茶属植物的系统研究. 中山大学学报论丛, 1981, 1: 1~ 180
- 3 闵天禄, 张文驹. 山茶属植物的进化和分类. 云南植物研究, 1996, 18(1): 1~ 13
- 4 Melchior H. Engler's Syllabus der pflanzenfamilien B2. 12Auf. Berlin-Nikolassee: Gebüder Borntraeger, 1964. 166~ 168
- 5 张宏达, 叶创兴. 关于金花茶学名的订正. 中山大学学报(自然科学版), 1991, 30(4): 63~ 65
- 6 张宏达, 叶创兴. 山茶科的系统发育诠释(II). 中山大学学报(自然科学版), 1993, 32(3): 118~ 120
- 7 叶创兴. 山茶科系统发育诠释(III). 广西植物, 1993, 13(4): 306~ 310
- 8 叶创兴. 山茶科系统发育诠释(IV). 广西植物, 1995, 15: 3~ 5

Diagnosis on the Systematic Development of Theaceae

IX. Primitive Characters and Evolutionary Trends of the Genus *Camellia*

Ye Chuangxing* Zhang Hongda

Abstract Different view points of primitive characters and evolutionary trends of the genus *Camellia* were reviewed and compared. The authors suggested that the taxa with undifferentiated perules and sessile flowers were most primitive based on the fossil of *Camellia* and modern species of *Camellia*. As pedicels elongated, bracts and sepals were differentiated from perules, bracts were scattered on the pedicel and they were persistent or deciduous, and decreased that would evolve more advanced taxa. Otherwise, it were possible that the taxa with undifferentiated and numerous perules would develop those species with more evolutionary stamens, pistils and fruits— it shows that phylogeny and ontogeny were not synchronical in secondary taxa of the genus *Camellia*.

Keywords *Camellia*, phylogeny, ontogeny

* School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275