

# 山茶亚科属间亲缘关系的探讨

叶创兴  
(生物学系)

## 摘 要

山茶亚科的新系统将山茶亚科12属归成5族,族及其包含的属为:山茶族:山茶属*Came-llia*;核果茶族:石笔木属*Tutcheria*,核果茶属*pyrenaria*,多瓣核果茶属*Parapyrenaria*;大头茶族:大头茶属*Polyspora*,*Gordonia*,*Laplacea*;木荷族:木荷属*Schima*,圆籽荷属*Apterosperma*,*Franklinia*;紫茎族:紫茎属*Stewartia*,迭柄茶属*Hartia*.

**关键词** 山茶亚科,亲缘关系,花粉,木荷族

## 1 研究概略

前人对于山茶亚科的认识体现在他们对于组成山茶亚科分类群的处理上<sup>[1~3]</sup>。Bentham和Hooker在大头茶族下把现在属于山茶亚科的7个属分成3群:紫茎属,木荷属;核果茶属;*Gordonia*,*Laplacea*,山茶属。和Bentham & Hooker的系统一样,Melchior、Airy-Shaw各自的山茶亚科系统也把种子具翅的分类群和种子无翅的分类群合在一起,没有反映出系统发育的阶段性的。耿焯提出的山茶亚科系统虽然明确地把种子具翅的类群独立出来,但他依据种子具有胚乳把紫茎族当作最原始的族,主张山茶属分割成几个较小的属,并建议把迭柄茶属合并到紫茎属。耿的系统是Sealy 1958年建议的系统上把紫茎属和迭柄茶属另外抽出单独组成族的结果。

## 2 形态学的比较研究

### 2.1 习性和生殖器官

山茶亚科全为木本植物,大多数的属均可长成高大乔木。单叶互生,除*Stewartia*和*Franklinia*外均为常绿。叶具柄,边缘常具胼胝质状齿突。

花两性,单生或2~3朵簇生,有时为少花的总状花序或因营养叶变小脱落而成假总状或假复合花序,腋生或顶生。花无梗向有花梗过渡伴随着苞被的分化和花体积的变化。无花梗的花苞被常不分化,花大型;花梗伸长,苞被随之分化为苞和萼,苞片的小型化及数目的减少,萼片常为固定的5枚,但花的体积则变小,这在山茶属内表现得非常明显。除了山茶属、多瓣核果茶属和大头茶属之外,山茶亚科所包含的其余属苞被均

本文修改稿于1988年2月收到

分化为苞2、萼5这样的基本形态,它们的花梗长度可以在0.5~8厘米之间变化,花也始终要比山茶属无花梗的许多种类要小,这就说明花梗长度的变化可以作为山茶科内种群演化的一个指标。

苞被由不分化到分化,出现了复杂的过渡系列。最原始的山茶属某些类群,苞被不分化,花被多数并由外向内逐渐过渡,外轮花瓣似苞被。大头茶属原始的种类,多瓣核果茶属也具有同样的性质。其余的属苞萼已经分化,苞常为2、萼常为5,但也有变化,这可以表现在苞萼的形态上和数目上。石笔木属的所有种类,包括原始的类型,苞片均为2枚,虽然有些种类苞和萼形态相似,但在位置上它显然正趋向于退化。苞萼分化但苞萼宿存与否在山茶亚科表现出种种情形。山茶属中原始山茶亚属苞被和茶亚属苞萼同样宿存,却具有完全不同的性质,从中体现了不同的演化水平。在紫茎族两属中,苞萼在紫茎属中均宿存,而在迭柄茶中通常早落。*Gordonia lasianthus*, *Franklinia alatamaha*, *Laplacea*, 木荷属的苞片早落,萼片宿存,大头茶属全部种类苞被均易脱落。苞、萼两者在外形上相似可以在迭柄茶属、紫茎属、石笔木属、核果茶属以及在茶亚属中找到例证。而苞片的形态,包括质地,与萼片完全不同,这在大头茶族中 *Gordonia*和 *Laplacea*, 木荷族3个属中得到反映,它们的苞片通常为膜质,具有中肋,间或边缘有锯齿。苞萼的分化首先是位置上、外形上的,然后才是数目的减少,例如山茶属金花茶组,花梗伸长,把苞片分散在花梗上,比萼片小,但在数目上仍多达8枚,而且形状和质地亦与萼相似,这种情况在连蕊茶组和短蕊茶组亦相似。在木荷属 *Schima multibracteata*苞与萼在形、质上均不同,但苞片可多至8枚,这也是苞被分化向着苞2、萼5发展过程中的中间形态。苞2,萼10在石笔木属若干种中存在,它可能也是分化的一种中间形态。

花瓣的颜色多样,从白色、黄色到红色,反映在许多属中,成为某类群的特征颜色。花瓣的数目通常为5枚,但也有多于5的。原始的类群外轮花瓣似萼。花瓣或分离到基部,或在基部连成花冠管,管长可达1/2,如某些连蕊茶,它的连合并不总是与花丝管有关。花瓣的颜色成为演化中的一个相关因素,常可以作为分群的标志,如山茶属红山茶组、金花茶组。

雄蕊多数、花丝细长、线状,或在基部膨大,有时花丝极短或缺。花丝分离到底,或表现出不同程度的连合。花药椭圆形到近球形,从丁字着生到基着生。不同演化水平的种群,或者在不同演化方向的种群,花丝的连合程度也不同,演化水平愈高,一般花丝的连合也较多,当然也有例外。山茶属花丝从完全分离到外轮基部连合,内轮分离,到完全高度连合,花丝从极长、线状,到极短,基部肉质膨大,缺如,均表现了完整的过渡系列。*Gordonia*, *Pyrenaria menglaensis*的花丝连合极为不规则,成犬牙状,木荷属,大头茶属,石笔木属, *Franklinia*, 核果茶属的大部分种, *Laplacea*一部分种花丝基本分离。花丝在基部变粗膨大的有木荷属,山茶属短蕊茶组,典型的可无花丝,花药着生于贴合在花瓣基部的肉质矮环处,这是由于极短而膨大的花丝在基部汇合一直到花药基部的结果,花丝的伸长对昆虫的传粉和自然杂交可能是有利的,花丝的缩短,有利于自花传粉,对于保持种的稳定性亦可能起一定作用,但它似乎不能再繁衍出丰富的种群,山茶亚科各属雄蕊通常为多轮,只是山茶属的连蕊茶组和毛蕊茶组有时减少至1

~2轮。

雌蕊群的结构在山茶亚科各属表现了很大的变化。在山茶属各亚属的原始类群中,子房均为5室,花柱5,或分离或连合。最原始的山茶属植物如*Camellia yunnanensis* 5条花柱着生于彼此分离的子房顶端,果时保存了5个尖顶。山茶属以外的属以子房5室的核果茶属保留了花柱分离,在花柱着生处突起。*Laplacea*花柱虽分离,但却极短,子房顶端的分离和上述种群不同。一般地说,随着苞被的分化,雄蕊群的发育,在山茶属和石笔木属子房由5室向3室发展。在多瓣核果茶属,子房为稳定的3室,其余属子房均为稳定的5室。因此,子房5室和3室同是稳定的形态,由5室向3室发展,可看作是更高水平的演化阶段。子房无论5室或3室的种群,花柱都有分离和连合的情况,在山茶属表现得最为充分。在石笔木属,子房5室的种有6种,但此属无论5室或3室,迄今未发现花柱完全分离,全部均单一连合,先端5裂,这点在大头茶属, *Gordonia*, 木荷属, *Franklinia*, 紫茎属(除*S.ovata*), 迭柄茶属, 圆籽荷属和多瓣核果茶属表现得极为一致。

山茶亚科各属均具有中轴胎座。胚珠垂生,其排列方式与数目和中轴有密切的关系。通常胚珠呈二列着生于心皮腹缝线的近边缘,即中轴之上,山茶属的着生位置常在中轴的上端,木荷属和圆籽荷属的着生在中轴膨大的顶端,紫茎族的胚珠呈基生式,其余属的胚珠均着生于整个中轴之上。

果实类型有蒴果和核果两种。具核果的有核果茶属、多瓣核果茶属两属,核果茶属的果在成熟时苞萼宿存,而多瓣核果茶属苞被脱落。山茶亚科其余属的果实均为蒴果。蒴果的大小或形状相去甚远。山茶属有的果实径至10余厘米,小不过1厘米上下,果皮厚度厘米至1毫米不等;中轴大小也很悬殊;果成熟开裂时,各果片仍在基部连接于中轴不脱落。石笔木属果实成熟时果片常由下向上室背开裂,或支于中轴之上,或成个别地脱落。在具翅种子的山茶亚科可以分成三群,大茶茶族,果实长筒状卵形,先端钝尖,包括三属,果熟时室背开裂,中轴柱状,顶端截平或钻状,上有纵向的为种子着生的白槽,果片宿存。木荷族亦含三属,它们的果实从椭球形到扁球形,先端均为圆形;果熟时*Franklinia*果开裂方式有些奇特,从上而下作室背开裂,但同时又从下而上作室间开裂,因此宿存的果片在近中部成波浪形与中轴相连;木荷族中轴均呈棒锤状,木荷属和圆籽荷属中轴顶端由于种子嵌生而成星芒状。另一群种子具翅的是紫茎族,果实球形或卵球形,先端渐尖或钝尖,宿存的中轴极短,种子近基着生。

山茶亚科种子可分为三种类型,一类以山茶属种子为代表,种子硕大,子叶半球形,胚发育时由子叶不断供给养料,到真叶长出后,子叶脱落或变成绿色进行一段光合作用,这种胚的特点是以体积很大的子叶贮藏养料供给后来发育的需要。第二种类型的种子以核果茶族为代表,胚中不具胚乳,子叶纵长,薄膜质折叠状,当胚发育开始时,下胚轴迅速伸长,然后上胚轴的伸长超过下胚轴,子叶迅速舒展、扩大成为绿叶状,营光合作用制造养份供给生长需要。第三种类型的种子是具翅的类型,它们的种子多少具有胚乳,子叶叶状,这种胚乳可以供给胚发育最初的需要,子叶变成绿色但不扩大,和第二种类型的种子不同。

山茶属的种皮薄骨质,核果茶族的种皮厚骨质。木荷族和紫茎族的种子具周翅,大

头茶族的种子具有顶翅, 这可能是种子小型化的结果, 因为单种属圆籽荷属、*Franklinia* 种子仅有残存的翅, 表明了它们的进化方向。值得指出的是, 核果茶族种子显属比较大型的, 但主要是种皮极厚, 胚相对来说是小的。

## 2.2 花粉形态

对山茶亚科12属70种花粉研究表明, 花粉形态对于属的划分具有重要的意义, 其外壁纹饰大致上可分为四种类型: 颗粒状; 拟细网状或细网状; 网状; 刺突—拟细网状复式纹孔。山茶属为颗粒状到拟细网状纹饰, 石笔木属、核果茶属和多瓣核果茶属为拟细网状到细网状纹饰, 大头茶属为粗颗粒状纹饰, *Gordonia* 为网状纹饰, *Laplacea* 为刺突—细网状复式纹饰, 木荷属、迭柄茶属、*Franklinia* 为网状纹饰, 圆籽荷属、紫茎属为细网到网状纹饰。本文仅取部分花粉的电镜扫描照片作为代表, 显示属间的差别(见图版, 共18种花粉)。

## 3 山茶亚科的演化

现存山茶亚科是原始山茶科祖先种群的后裔, 后者应具现存山茶亚科的全部原始特征, 包括叶常绿, 花两性, 苞被不分化、螺旋状排列, 雄蕊多数, 离生, 子房5或更多室, 部分分离, 中轴胎座, 胚珠多数, 蒴果具有中轴, 种子有胚乳。原始山茶科的演化最初可能是由种子所具胚乳的减退开始的, 一群完全退化, 另一群则保留或部分保留胚乳。胚乳完全退化的种群, 分别由山茶属和核果茶族代表。种子具翅的山茶亚科三个类群在演化过程中胚乳减退, 现在仅有紫茎族还保留丰富的胚乳。因此可以认为种子具翅的山茶亚科类群是由具有胚乳的原始山茶科发展而来。种子具胚乳的种群, 依其种翅的类型可分成具顶翅和周翅的两支, 依周翅的一支依其中轴的是否退化可再分为两小支。

依据上述论点出发, 我们提出新的山茶亚科系统:

山茶科 *Theaceae* D. Don.

山茶亚科 *Theoideae* Melch.

I. 山茶族 *Theeae* Melch.: *Camellia*

II. 核果茶族 *Pyrenarieae* Miquel: *Tutcheria*, *Pyrenaria*, *Parapyrenaria*

III. 大头茶族 *Gordonieae* D.C.: *Polyspora*, *Gordonia*, *Laplacea*

IV. 木荷族 *Schimeae* Ye: *Schima*, *Apterosperma*, *Franklinia*

V. 紫茎族 *Stewartieae* Choisy: *Stewartia*, *Hartia*

山茶族仅有的山茶属是现存山茶亚科保存原始特征最多、系统进化关系较完整的一个类群。在属内存在着从原始的、较为简单的类群到进化的较为复杂的类群, 中间反映出许多过渡类型。这一系列的连续变化, 反映出在一个类群中演化的层次和梯级<sup>[10]</sup>。然而演化并非是一条直线, 而是曲折进行的, 在每一梯级的种群里均具相对的演化方向, 同时存在进化和保守的特征, 这种性状连锁正是认识山茶属演化的关键。

此外, 山茶亚科其余族在花的结构上的变化, 都可以从山茶属里找到根据, 如苞、萼分化, 雄蕊结合, 胚珠数目, 雌蕊变化等。值得注意的是苞被分化与否在山茶属无论子房5室和3室的种系都可以出现, 但在其他族, 除了子房具3室的多瓣核果茶属苞被不分化外, 苞被的分化多数只在子房5室的种系中出现。苞被分化可以出现种种过渡,

但其最终结局却是达到苞2，萼5，瓣5，这反映了共同的规律。子房3室是由子房5室演化而来，这在山茶属中表现得很清楚。多数属子房为5室，这表明3室和5室同样属于稳定的结构。

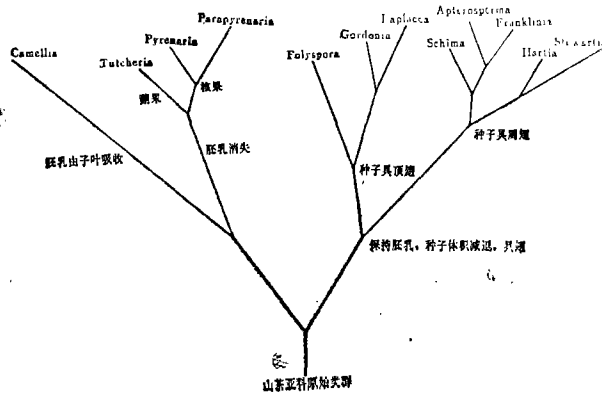
核果茶族3个属由于种皮厚骨质被连结在一个族里。石笔木属具有5室和3室的种系。核果茶属在中国境内仅发现子房5室、花柱分离的种系，多瓣核果茶在中国及印支仅发现3室的种系。此外同功酶的研究强烈地表明它们具有亲缘关系<sup>[11]</sup>。

大头茶族三个属具有相似的蒴果，具顶翅的种子。大头茶属苞被从不分化到分化，Gordonia的苞被已分化为苞和萼，苞片4，Laplacea苞片2，萼片5，子房从10~5室变化，花柱分离。

木荷族3个属的共同特征是苞2，萼5，瓣5，子房5室，花柱单一，花粉外壁具网纹或细网纹，蒴果顶端圆，中轴宿存，呈棒锤状。它们的种子具周翅，但圆籽荷属和Franklinia的种子仅留残存的翅，可能是由周翅退化的结果。从习性及花的形态，北美的Franklinia是东亚圆籽荷属的对应属。

紫茎族是一群蒴果具喙，中轴高度退化，种子具窄的周翅或无翅，胚乳丰富的种群。它的花粉纹饰亦为网纹和细网纹，表明它和木荷族具有更密切的亲缘关系<sup>[12]</sup>。

综上所述，我们设想山茶亚科演化的系统树如下。



### 4 山茶亚科的地理分布

现代山茶亚科有12属350种以上，分布于东亚、北美和中南美洲，亚洲占有绝大部分的种属，北美有3属4种，中南美洲1属13种。

在地质时代，本亚科的分布曾见于北美、欧洲和亚洲。Camellia japonica和Stewartia monodelpha叶的印痕化石在日本第三纪地层发现，在中欧、北美渐新世中期保存在琥珀中的紫茎属花的化石又被发现过<sup>[3]</sup>。在现代欧洲已不复存在山茶亚科的属种，在北美仅留单种属Franklinia和Gordonia，以及寡种属紫茎属，在中南美洲形成了次生的Laplacea中心。

亚洲分布的10个属，主要集中在东南亚尤其中国南部。中国境内有9属约270种。

山茶亚科属种的分布区在亚洲向北不超过北纬33°, 向南到达赤道附近, 向东到达新几内亚约当东经145°, 向西到达尼泊尔、不丹、锡金、印度、孟加拉, 约当东经85°。在北美, 分布区稍向北, 到达北纬38°, 向南到达佛罗达半岛、北纬27°以北, 从东海岸到西经88°地区; 在中南美洲从墨西哥向南到达热带巴西。山茶亚科属种集中分布于亚热带地区, 在北纬22°至30°最多, 只有落叶的紫茎属向北到达北纬38°。山茶亚科在向南扩大分布区时变成嗜热的种群。这主要是Laplacea、大头茶属、木荷属、核果茶属的一些种。中国南部地区及其毗邻的印支地区是现存山茶亚科的分布中心。山茶属除24种散见于东南亚、日本外, 全部产于中国从东南到西南的广大地区。

东亚北美植物区系的亲缘关系在山茶亚科得到了最好的证明。

## 5 关于木荷族的新组合

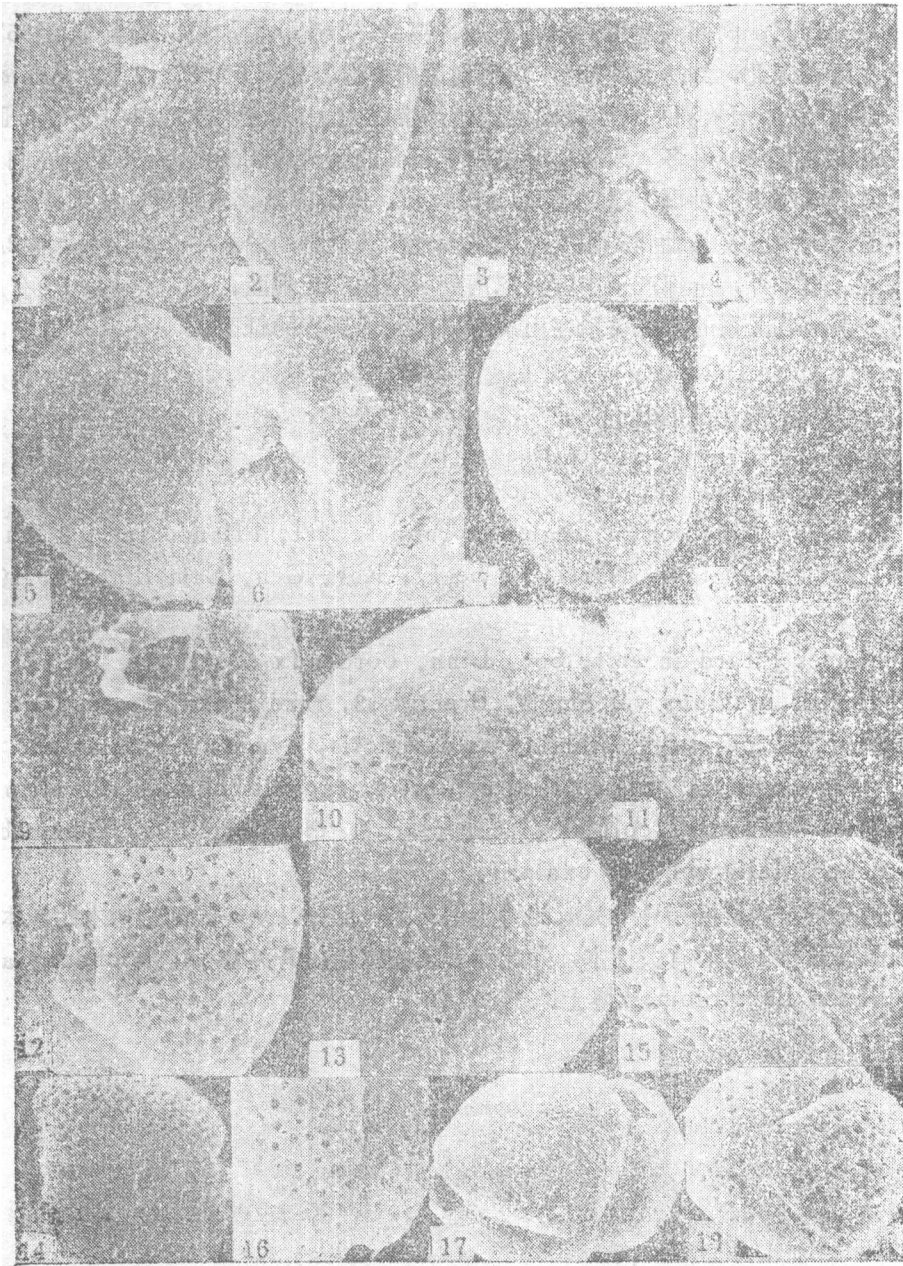
Trib. Schimeae Ye, Trib. nov.

Schiminae Melchior in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 2 Aufl, B. 19:126, 1925. (Incl. Hartia); Sealy, Rev. Gen. Camellia, 13, 1958 (Incl. Stewartia).

Schimees Pitard in Act. Soc. Linn. Bordeaux 57 (1902).

Pedicellis brevibus vel longis. Bracteis 2, raro 8 caducis, sepalis 5 Persistentibus, petalis 5, staminibus distinctis, ovariis 5-ocularibus pilosis, stylis connatis, stigmatibus capitatis, capsulis oblatis vel ellipsoideis apice rotundis, columnis capsularum claviformibus, seminibus ambientibus alalis vel fere exalalis.

本文是在张宏达教授指导下完成的博士论文的一部分。从美国阿诺树木园标本室借阅了美洲山茶亚科4属的有关标本, 为此作者衷心感谢胡秀英教授, Michace Canaso博士以及Bruce Bartholomew博士。



图版 山茶亚科各属代表花粉的形态

1. *Camellia yunnanensis*  $\times 4k$ ; 2. *C. lienshanensis*  $\times 3.5k$ ; 3. *C. impressinervis*  $\times 5k$ ; 4. *C. longissima*  $\times 5k$ ; 5. *C. tsofuii*  $\times 5k$ ; 6. *Tutcheria microcarpa*  $\times 4k$ ; 7. *Pyrenaria cheliensis*  $\times 2.2k$ ; 8. *Parapyrenaria multisepra*  $\times 3k$ ; 9. *Gordonia sianthus*  $\times 2.5k$ ; 10. *Polyspora chrysandra*  $2.2k$ ; 11. *Laplacea obovata*  $\times 3k$ ; 12. *Schima macrosepala*  $\times 3k$ ; 13. *Apterosperma oblata*  $\times 3k$ ; 14. *Franklinia alatamaha*  $\times 2k$ ; 15. *Hartia crassifolia*  $\times 3k$ ; 16. *H. villosa*  $\times 3k$ ; 17. *Stewartia nanlingensis*  $\times 3k$ ; 18. *S. monadelpha*  $\times 3k$ .

## 参 考 文 献

- [1] Bentham G. et al, *Gen. Pl.*, vol.1, 177~189  
 [2] Melchior H, in Engler's Syllabus, 12 aulf., 1964, B.2, 166~168  
 [3] Melchior H. in Engler & Prantl, *Nat., Pflanzenfam. Theaceae*, 19(1925), 109~154  
 [4] Sealy J R, *Rev. Gen. Camellia*, London, 1958  
 [5] Spongberg Stephen A, *Journ. Arn. Arb.*, 55(1974), 2, 182~214  
 [6] Keng H, *Gard. Bull. Singgap.*, 26(1972). 127~135  
 [7] 中国科学院植物研究所, 中国高等植物科属检索表, 山茶科, 科学出版社, 1979, 278~280  
 [8] 张宏达. 植物分类学报, 8(1963), 4, 287~289  
 [9] 张宏达, 中山大学学报(自然科学版), 1976, 2, 90~92  
 [10] 叶创兴, 云南植物研究, 10(1988), 1, 61~67  
 [11] 叶创兴, 中山大学学报(自然科学版), 1985, 2, 81~85  
 [12] 叶创兴, 中山大学学报(自然科学版), 1981, 4, 108~117

## A Discussion on Relationship among the Genera in Theoideae(Theaceae)

*Ye Chuangxing\**

### Abstract

In new classification of Theoideae, 12 genera are divided into 5 tribes those contain the genera as follows:

- I. Theeae: *Camellia*;
- II. Pyrenariae: *Tutcheria*, *Pyrenaria*, *Parapyrenaria*;
- III. Gordonieae: *Polyspora*, *Gordonia*, *Laplacea*;
- IV. Schimeae: *Schima*, *Apterosperma*, *Franklinia*;
- V. Stewartieae: *Stewartia*, *Hartia*.

**Keywords:** Theoideae, relationship, pollens, Schimeae

\* Department of Biology