

中国越桔属的研究

方瑞征*

(中国科学院昆明植物研究所)

摘要 本文讨论了越桔属在杜鹃花科中的系统位置; 报道了国产越桔属的已知种91种, 归为15个组级类群, 按组可划分为5个分布区类型; 指出了本属植物在形态、习性上的变异趋向; 并联系越桔亚科的分类与分布, 讨论了本属区系起源问题, 作出几点初步推论:

1. 越桔亚科的基干类群极可能发源于古南大陆西北部, 也即热带美洲位置偏北。

2. 越桔属的原始类群是古南大陆西部山地区系的后裔, 而不是从东亚起源。在南、北古陆接触的热带东南亚繁衍后, 经中南半岛至我国西南、南部、东部渗入到中部, 而后往北。

3. 对本属温带成分的13个组的区系分析, 认为北温带成分的根源是在热带高山, 而北极-高山成分的越桔, 来源于亚洲、美洲的亚热带、热带山地

关键词 越桔属; 形态变异; 分类论述; 地理分布; 区系起源

越桔属 (*Vaccinium* Linn.) 是杜鹃花科 (Ericaceae) 越桔亚科 (Vaccinioideae) 中的一个属。见于世界各地的热带、亚热带山地常绿阔叶林及山地灌丛, 亦广布于欧、亚、美三洲的温带针叶林下或高山沼泽、湿地、草原直至北极冻原。全世界约400种, 我国已知91种, 28亚、变种, 其中新种12, 新变种11 (新分类群另文发表)。本文以讨论越桔属的分类、区系分布为主, 但考虑到孤立地局限在一个属的范围内难以说明问题, 所以文中有时把越桔亚科作为一个分类单位加以讨论。

一、属的特征

萼或萼筒完全与子房合生, 萼齿 (4—) 5, 花冠钟状、坛状或筒状, 口部5浅裂, 稀4深裂至近基部; 雄蕊10或8, 稀数目不一, 内藏, 稀伸出, 花丝分离, 被毛或无毛, 花药顶端延伸成2直立的、或长或短的药管, 顶部圆形孔裂, 稀伸长缝裂, 花药背部有2距或无距; 子房下位, (4—) 5室, 或因心皮中脉长出隔膜而为10室, 或因胎座生出假隔膜而成假10 (—8) 室; 花盘垫状, 无毛或被毛, 花柱1, 通常不超出花冠; 柱头平截, 不明显成头状; 中轴胎座, 有胚珠多数, 稀少数, 或每室1胚珠。果为浆果, 通常肉质, 稀干燥, 极少为浆果状核果, 10室, 每室含1硬核状种子。种子

本文于1985年7月31日收到。

* 作者是在吴征镒教授于五十年代就已曾从事研究的基础上进行本属工作的。

小，两侧扁，无翅。——灌木，稀小乔木，有时平卧，有时附生。叶互生稀假轮生，常绿或一年生。花单一或成总状或有时簇生，腋生，少有顶生或假顶生，稀腋外生。花梗基部或顶部有苞片或小苞片，与萼筒之间有关节或连续而无关节。

本属植物在习性 & 形态变异方面的趋向大致是：叶常绿→落叶；叶全缘→具圆锯齿→钝齿；叶互生→假轮生；叶脉羽状→第二级脉与主脉所成角度由锐角增大成直角；花或花序腋生→假顶生、顶生；总状花序序轴伸长→缩短→少花簇生_{退化}→单花；苞片叶状久存→苞片与叶异形，早落；花梗与萼筒间具关节→不具关节；雄蕊的药室无距→有距，无药管→有药管；花冠钟状→坛状_{返祖}→深裂几达基部；花基数 5 → 4；浆果状蒴果或核果→多种子的浆果；浆果10室或假10室→5室；等等。

二、越桔属在杜鹃花科中的系统地位

为说明这个问题，首先要述及越桔亚科的分类位置。从杜鹃花科的分类历史可知对越桔亚科的处理有两种主张：一是作为科内的一个分类群（族或亚科），另一是把这一群独立分出，建立越桔科。其不同等级概念的命名历史简述如下：

Vaccinieae DC., *Théor. élém.* (1813), *pro ord.* (“ordo” 的含义为“目”，但在老的分类著作中的概念即现代的科)；*Dunal in DC. Prodr.* (1839).

Vaccinidiae Dumort., *Comm. Bot.* (1822), *pro fam.*

Vaccineae Reichb., *Consp.* (1828), *pro div.* (“div.” 即 *divisio* 的缩写，意为“分裂、部分”，有时代表“门”的等级，就字尾 *-eae* 而言，相当于“tribus”，古书中则相当于亚科)；*Lindley, Syn. Brit. Fl. ed. 1.* (1829).

Vaccinieae Reichb., *Handb.* (1837), *pro div.*

Vaccinieae Endl., *Gen.* (1839), *pro subord.*

Vaccinideae Dumort., *Anal. fam.* (1829), *pro fam.*

Vacciniaceae Lindl., *Nat. Syst. ed. 2.* (1836), *pro fam.*; *A. Jussieu, Orb. Dict. vol. 12.* (1849); *Hook. f. in Benth. et Hook. f., Gen. Pl. vol. 2.* (1876); *C. B. Clarke in Fl. Brit. India vol. 3.* (1882); *Rydberg, Fl. Colorado* (1906); *Hutch., Famil. Fl. Pl. I. Dicotyl.* (1926); *E. Busch in Fl. URSS vol. 18* (1952).

Vaccinioideae Drude in *Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1 Aufl. IV. Teil* (1889), *pro subfam.*; *Niendenzu in Engl. Bot. Jahrb. 11* (1889); *Sleumer in Engl. Bot. Jahrb. 71(4)* (1941); 吴征镒, *植物分类学报* 2 (4): 中国植物科属检索表(1953); 中国高等植物图鉴, 第三册(1974); 中国植物志 57 (3) (现未出版)。

尽管各学者对分类等级有命以亚科或科的不同，但认为它是一独立的自然类群这一点却是一致的。这一类群以其萼筒与子房合生，上位花，果实为有汁液的浆果类型，雄蕊出现特化，药室背部具距，顶端延伸成短管或喙，花丝与花冠筒基部少许粘合，化学

特性方面不含檎木毒素 (andromedotoxin)，叶片表皮气孔通常是平列型 (paracytic)，而不是无规则型 (anomocytic) 等特征，使它成为与杜鹃花科其他类群相异的变异体系，同时有某些性状又与科内其他类群，尤其是与草莓树亚科 (Arbutoideae) 相近，又不能与杜鹃花科分开。此科中其他亚科共同的特征则为：花萼与子房分离，下位花，果实类型为蒴果，花药钝头，背部无芒或有时有芒。相对而言，越桔亚科这一类群代表着杜鹃花科演化上的一种进步，因此，视之为相对独立的类群是合乎自然的。而根据它们的植物习性（木本植物，主要是灌木，生酸性土壤，为山地森林植物），营养体特征，花各部特征，与杜鹃花科的其他亚科有较为一致的联系，甚至有共同特征相联结，也即既有相异性又有相似性。似不宜把在演化方向上代表着一个进化阶段，而在演化的总体趋势上又是密切相关的类群割裂开来，故作为亚科较为合理。

杜鹃花科分亚科的分类系统，一直为一些分类学家们努力研究，通常习惯于采纳分 4 个亚科的分法，最早是由 O. Drude (1889) 建立〔6〕，纳入 Engler 系统，Diels (1936)〔7〕修订的 A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien 以及 H. Melchior 发行的第十二版 Syllabus (1964) 仍沿用这个系统：

1. Rhododendroideae 杜鹃亚科，具室间开裂的蒴果和通常有翅或肋的种子；花冠脱落；雄蕊具直立的无附属物的花药；子房上位。亚科内分 3 个族 (tribe)。

2. Arbutoideae 草莓树亚科（或北极果亚科），具浆果（实为蒴果被花后膨大而肉质的萼筒所包而成浆果状）或室背开裂的蒴果；种子无翅；花冠脱落；花药有附属物；子房上位。亚科内分 3 个族。

3. Ericoideae 欧石南亚科，具上位子房；果实为室背开裂的蒴果或坚果；种子圆形，无翅；花冠宿存；花药有短药隔，2 药室在顶端展开，通常有附属物。含 1 族。

4. Vaccinioideae 越桔亚科，花在外形上相似于草莓树亚科，具下位子房，浆果。含 2 族。

Drude 建立的系统是很有影响的一个系统，一直被传统地继承使用，或以此为修订的基础。现代有些学者运用形态解剖学（如 L. Watson 用气孔、髓部的解剖学特征）〔12〕、植物化学、细胞学等研究成果，对这一传统的分类方法进行再评价，目的是为提供一个合乎现代标准的、更符合自然的演化谱系，开展了多学科的研究。如 L. Watson (1965)，Stevens (1971)〔10〕，Harborne & William (1973)（两人从事杜鹃花科的植物化学研究，从化学角度对 Stevens 的分类处理提供了依据）。这四位学者对 Drude 系统的修订意见有一共同点，就是扩大了越桔亚科的范围，把原来的草莓树亚科 (Arbutoideae) 以及后来苏联学者布希建立的檎木亚科 (Andromedoideae (Drude) E. Busch, 1952)〔5〕均并入越桔亚科内作为族。本文采用的则仍是 Drude 的亚科概念。

三、越桔亚科的分类与分布

Drude 在建立越桔亚科时，载有 20 个属以后 H. Sleumer (1941)〔8〕对这一亚科进行了有系统的深入研究，至今尚无第二个人超过他的工作。根据他的系统，本亚科含 34 属，分为 2 个族：

1(2) 浆果坚硬核果状, 因心皮中脉长出隔膜而为10室, 每室含1硬核状的种子..... Trib. 1. *Gaylussacieae* Reichb.

仅含*Gaylussacia* 1属, 产南、北美洲。

2(1) 浆果肉质多汁液至无汁液, 少有革质的稀干燥蒴果状, 5室至假10室或10室, 稀为不明显的2—3室, 每室种子少数至多数..... Trib. 2. *Vaccinieae* (DC.) D. Don

含33属, 但如不把*Paphia* Seem. 并到*Agapetes*属, 则含34属。

上述34属或35属中有29属500多种在中、南美洲, 其中含30种以上的属有6个:

Cavendishia, *Disterigma*, *Macleania*, *Psammisia*, *Themistoclesia*, *Vaccinium*; 有4个属在热带东南亚: *Costera*, *Dimorphanthera*, *Vaccinium*, *Agapetes*; 有2个属在东喜马拉雅至东南亚: *Vaccinium*, *Agapetes*; 有1属1种产澳大利亚东南即 *Wittsteinia vaccinioidea* F. Muell, 近代有人把它归到从杜鹃花科分出的科 *Epacridaceae* 内, 这是一个澳大利亚成分的科。从*Agapetes*独立出去的*Paphia*约15种, 分布南太平洋至大洋洲。全亚科唯有越桔属是一广布属, 如不考虑*Wittsteinia*属在内, 越桔亚科中唯有越桔属的种类最多, 分布最广, 分布区伸向了温带。由此可知, 越桔亚科的分布和分化中心在热带中、南美。热带东南亚也拥有约350种, 但分化水平达属级的较少, 无疑是一近代形成的分化中心, 尤指东马来西亚。

中国越桔亚科常见记载有6属: 越桔属*Vaccinium* Linn., 树萝卜属*Agapetes* D. Don, 伏地杜鹃属*Chiogenes* Salisb., 扁枝越桔属*Hugeria* Small, 红莓苔子属*Oxycoccus* Hill, 五翅莓属*Pentapterygium* Klotsch.

国内、外学者对这几个属的分与合问题有过不同见解: Sleumer (1939), 黄素华 (1983) [4]主张把 *Pentapterygium* 并入 *Agapetes* 属; Sleumer (1941) 也按 Koch (1837), Hook. f. (1876) 的意见把 *Oxycoccus*, *Hugeria* 并入 *Vaccinium* 属中分别降为组: Sect. *Oxycoccus* (Hill) Koch, Sect. *Oxycoccoides* Hook. f.; 徐廷志 (1984) [3] 认为 *Chiogense* 这一属在杜鹃花科内的分类位置应隶属白珠亚科 (*Gaultherioideae* (Drude) E. Busch)。作者在编写中国植物志时采纳了上述意见, 认为中国越桔亚科仅含2属, 区别如下:

1(2) 花冠管较长, 通常长筒状, 稀短钟状而具长裂片; 雄蕊内藏抱花柱; 花梗顶端常膨大成棒状, 顶部浅杯状至杯状; 常绿、附生灌木, 茎基部常加厚成肥大的块茎..... 树萝卜属 *Agapetes*

此属约80种 (据黄素华1983), 分布从东喜马拉雅 (尼泊尔、不丹、锡金) 经印度、缅甸、中国西南部、中南半岛至马来半岛。我国40余种, 主产西藏南至东南, 云南西部、西南及南部, 少数至广西, 附生在常绿阔叶林或雨林中树上。分布式样属于热带东南亚 (印度-马来) 类型。

2(1) 花冠管较短, 坛状、钟状或短筒状, 5裂, 裂片齿状, 短小, 稀4深裂, 裂片反卷; 雄蕊内藏, 不抱花柱; 花梗顶端通常略增粗; 常绿或落叶灌木, 通常陆生, 少数附生具有增粗的块茎..... 越桔属 *Vaccinium*

四、越桔属的分类与分布

本属在世界范围内约有400种, Sleumer(1941) 主要根据花序或花着生位置, 浆果室数, 花梗与萼筒间有无关节, 花冠形状, 花药有无距等及营养体特征, 将属下分为33组。

主产于北半球的温带、亚热带、美洲和亚洲的热带高山，有几种环北极广布，还有几种产非洲卢旺达、乌干达的鲁文佐里、莫三鼻给的尼亚萨、南非的德兰士瓦，以及马达加斯加岛，但不产于非洲高山和热带低地，也不产于南温带（仅 *V. africanum* Britt. 1 种分布到南非德兰士瓦）（见图 1）。种类分布集中在 4 个地区：

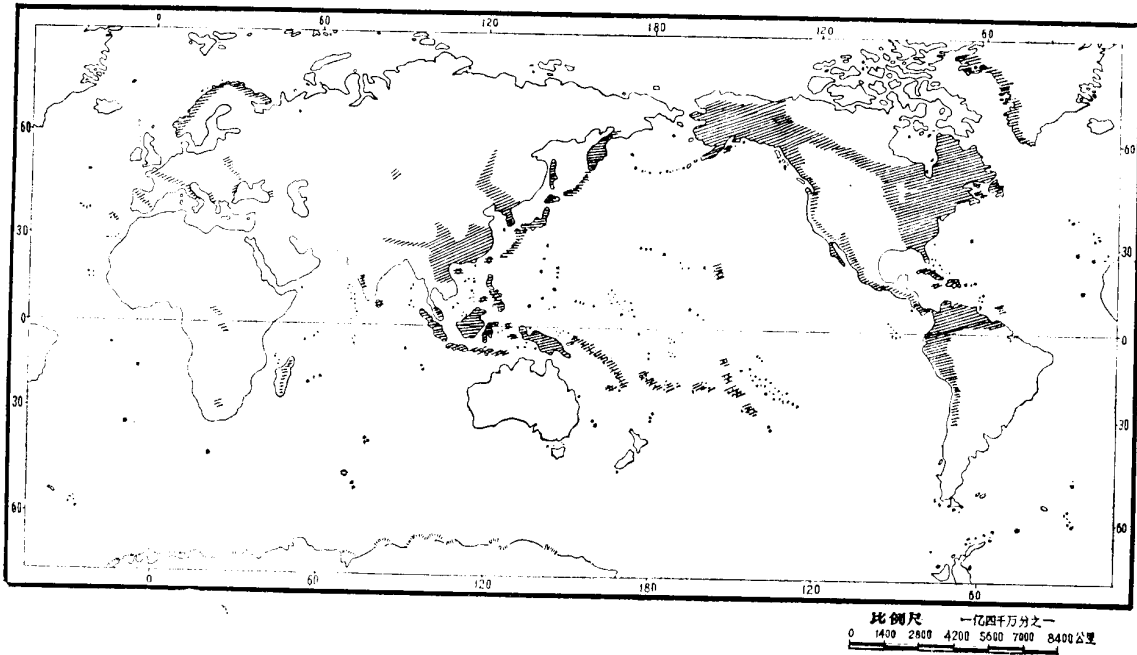


图1. 越桔属在世界的分布区

Fig. 1. Areas of genus *Vaccinium* distribution in the world

1. 东南亚热带高山，东、西马来西亚均有，直达南太平洋的新赫布里底群岛，萨摩亚群岛。约235种以上〔9〕，全部为常绿种并基本上是岛屿特有种。

2. 东亚温带、亚热带，包括从东喜马拉雅直分布到日本、苏联阿穆尔（与我国黑龙江省相邻）、萨哈林岛，西南至越南北部，南达菲律宾、苏门答腊、爪哇，西北不越过我国各类森林界。生长有常绿和落叶种类。

3. 中-南美洲，分布范围包括墨西哥，西印度群岛，圭亚那，中安第斯山脉，唯有 2 个组（Sect. *Batodendron*, Sect. *Polycodium*）的种类传布到北美东部。全部也是常绿种。

4. 北美东部，以落叶种类为主。

本属成员基本上是亚热带和温带山地森林下的灌木成分，虽然在新、老热带形成了属的分布中心，但因它们在热带高山的分布，获得了温带的性质，而不是热带种，此外还有少数的寒带苔原成分。所以这个属的分布区类型被认为是北温带分布型〔2〕。属的现代分布区表明，在第三纪，种系发育和传布曾达到鼎盛的程度。

中国产越桔属现知有91种，26亚、变种，可分为15个组。

分组检索表

- 1(26) 花冠筒状、坛状至钟状, 口部浅裂, 有时裂至中部, 裂齿短小, 直立或反折; 子房5室至假8—10室。
- 2(17) 叶常绿; 花梗与萼筒相接有关节。
- 3(16) 单花或总状花序腋生; 浆果8—10室。
- 4(9) 花冠钟状, 稀近钟状, 口部多少张开; 花药背部有长而伸展的2距, 药管直立; 叶全缘。
- 5(6) 花序明显总状; 叶大多卵形, 中等大小至大; 顶端渐尖, 侧脉少, 陆生……………组1.大叶越桔组 Sect. *Galeopetalum* J. J. Smith
- 6(5) 花单生或2—5花成短缩的总状花序。
- 7(8) 花序短缩, 为苞片所包; 叶较大, 顶端尾尖……………组5.假头花组 Sect. *Pseudocephalanthus* C. Y. Wu et R. C. Fang
- 8(7) 花或花序不为苞片所包; 叶小, 多少为椭圆形, 顶端圆或微凹……………组6.贝叶组 Sect. *Conchophyllum* Sleumer
- 9(4) 花冠坛状或筒状, 口部多少缢缩; 花药背部有2短距或无距, 药管柔软; 叶有锯齿, 稀全缘。
- 10(15) 叶散生茎上, 有锯齿, 稀全缘。
- 11(14) 总状花序; 叶有锯齿, 稀全缘。
- 12(13) 花序有苞片, 宿存; 叶常具圆钝齿或锯齿, 稀全缘, 表面通常有光泽, 叶脉稍微突起或平坦; 花药背部常无距……………组2.南烛组 Sect. *Bracteata* Nakai
- 13(12) 花序无苞片或苞片早落; 叶有锯齿, 稀全缘; 花药通常有短距……………组3.坛花组 Sect. *Eococcus* Sleumer
- 14(11) 单花; 叶小, 长度在2厘米以下, 叶缘上部疏生齿; 花药背部无距; 浆果假8室……………组7.单花越桔组 Sect. *Monoanthos* C. Y. Wu, et R. C. Fang
- 15(10) 叶假轮生, 稀互生或假对生, 有锯齿, 稀全缘; 总状花序通常伸长; 通常萼筒表面有瘤突; 花药背部无距; 幼枝上有宿存的芽鳞……………组4.假轮叶组 Sect. *Epigynium* (Kl.) Hook. f.
- 16(3) 总状花序顶生, 稀腋生和顶生同时具有; 浆果5室……………组8.越桔组 Sect. *Vitis idaea* (Moench) Koch
- 17(2) 叶落叶。
- 18(21) 花梗与萼筒间相连有关节。
- 19(20) 花出自当年生枝的叶腋, 向上叶片渐变小成苞片状; 花药无距; 浆果假10室……………组9.缘毛组 Sect. *Ciliata* Nakai
- 20(19) 花出自去年生枝的下部叶腋, 新生叶枝出自顶部叶腋; 花序不具叶状苞片; 花药不详; 浆果5室……………组10.半黑果越桔组 Sect. *Hemiimyrtillus* Sleumer
- 21(18) 花梗与萼筒相连不具关节; 花药有距; 浆果5室。
- 22(23) 花出自去年生枝顶部叶腋, 单花或排成缩短的伞形总状……………组11.湿生越桔组 Sect. *Uliginosa* Nakai
- 23(22) 花出自当年生枝的叶腋, 单花, 稀2朵, 序轴下垂。
- 24(25) 萼筒下具大的叶状总苞状苞片; 单花, 花具长花梗, 花梗劲直, 顶部下垂……………组12.大苞越桔组 Sect. *Cyanophthalmos* Sleumer
- 25(24) 萼筒下没有苞片; 单花, 稀2朵, 花序轴短且下垂……………组13.黑果越桔组 Sect. *Myrtillus* (Gilib.) Koch
- 26(1) 花冠未开放时筒状, 开放后4裂至基部, 裂片于花期明显反折; 子房4室; 花药无距。
- 27(28) 常绿灌木, 匍匐状, 花1—3朵出自去年生枝顶, 序轴极缩短, 花近于伞形着生, 有劲直、细长的花梗; 花梗与萼筒相连有关节……………组14.酸果蔓组 Sect. *Oxycoccus* (Hill) Koch
- 28(27) 落叶灌木; 花单一, 稀2朵出自当年生枝的叶腋内, 有长而纤细的花梗; 花梗与萼筒间不具关节……………组15.扁枝越桔组 Sect. *Oxycoccoides* Hook. f.

各组种类分种检索表从略。各种名称及产地见表1。这个表说明:

表1. 国产越桔属种类的分布
Table 1. Regions of the Chinese Vaccinium taxa distribution

种名	亚 洲																			
	欧 洲	美 洲	中 国	台 湾	福 建	浙 江	安 徽	江 苏	陕 西	甘 肃	新 疆	山 东	江 西	广 东	广 西	四 川	云 南	西 藏	其 他 地 区	
<i>V. glauco-album</i>																				○ 缅甸、印度东北、不丹、锡金、尼泊尔
<i>V. cavinerve*</i>																				○ 越南
<i>V. impressinerve*</i>																				○ 越南
<i>V. bullatum</i>																				○ 越南
<i>V. pseudobullatum</i>																				○ 越南
<i>V. petelotii</i>																				○ 越南
<i>V. linzangense</i>																				○ 越南
<i>V. pseudospadiceum</i>																				○ 越南
<i>V. urceolatum</i>																				○ 越南
<i>V. dumianum</i>																				○ 越南
<i>V. kachinense</i>																				○ 缅甸
<i>V. arbutoides</i>																				○ 印度东北, 缅甸
<i>V. brachyandrum*</i>																				○ 印度东北, 尼泊尔, 不丹, 锡金, 缅甸
<i>V. gaultheriifolium</i>																				○ 印度东北, 尼泊尔, 不丹, 锡金, 缅甸
<i>V. dunalianum</i>																				○ 印度东北, 尼泊尔, 不丹, 锡金, 缅甸, 越南
<i>V. pseudorobustum</i>																				○ 越南

*号者为新种

组	欧 北 亚 洲			中 国										其 他 地 区												
	美 洲	欧 洲	北 亚	黑 龙 江	吉 林	辽 宁	蒙 古	陕 西	甘 肃	新 疆	山 东	江 苏	安 徽		浙 江	西 北	福 建	台 湾	湖 北	湖 南	广 东	广 西	四 川	云 南	西 藏	
Sect. Ciliata	缘毛组																									
V. henryi	无梗越桔																									
V. oldhami	腺齿越桔																									朝鲜、日本
Sect. Hemimyrtillus	半黑果越桔组																									日本
V. hirtum	红果越桔																									
Sect. Uliginosa	湿生越桔组																									
V. uliginosum	笃斯																									朝鲜、日本、苏联
Sect. Cyanophthalmos	大苞越桔组																									
V. modestum	大苞越桔																									缅甸、印度东北
Sect. Myrtillus	黑果越桔组																									
V. myrtillus	黑果越桔																									苏联
Sect. Oxycoccus	红莓苔子组																									
V. oxycoccus	红莓苔子																									日本、苏联
V. microcarpum	小果红莓苔子																									朝鲜、日本、苏联
Sect. Oxycoccoides	扁枝越桔组																									
V. japonicum var. sinicum	扁枝越桔																									
各 省	种 数	2	4	1	3	2	1	2	1	2	1	3	6	7	7	7	7	4	10	20	19	21	18	46	19	

1. 国产的各个种分布范围均在北半球。在我国境内主要集中在秦岭、长江以南广阔的亚热带山地，南至海南岛，西止于西藏定结，东到台湾。在长江、秦岭、喜马拉雅山以北，分散分布于温带和暖温带的森林地区，由于受东北、华北平原、西北黄土高原的大陆性干旱气候所限，仅在大兴安岭、长白山、阿尔泰山地区的森林气候条件下有些种类分布，种数虽不多，生长量却不少，此外山东崂山有 1 种。见图 2。

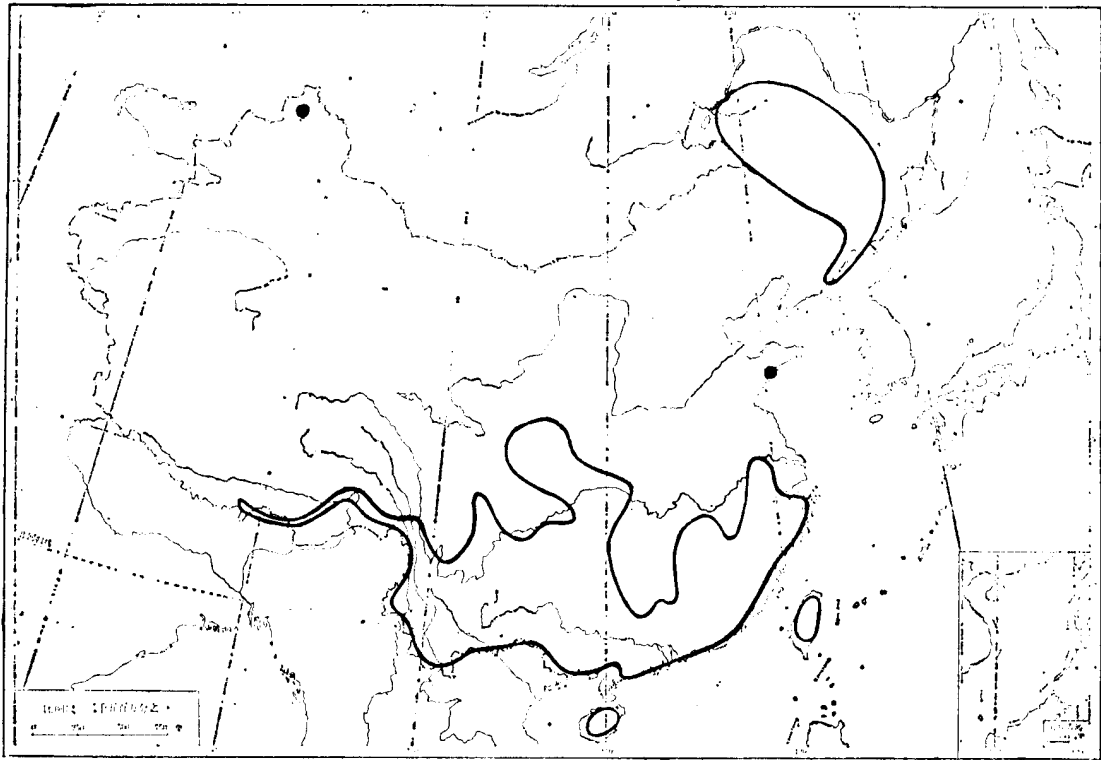


图2. 越桔属在中国的分布区

Fig. 2. Areas of genus *Vaccinium* distribution in China

2. 种类最多的地区是云南；其次是广东、广西、四川、贵州、西藏。华南和西南共计 82 种，占国产种数的 90%。

3. 我国特有种 49 种，占国产总种数的 53.8%，其中台湾特产 1 种，广东、广西两省有 12 种（1 种产海南），云南产 9 种，四川 3 种，西藏 2 种，贵州 2 种。

上述 15 个我国有分布的组级类群，在分类性状上有其不连续性，在地理分布上占有一定的空间地域。其分布区类型可归为 5 类：

I. 热带亚洲（印度-马来）分布型

南烛组 Sect. *Bracteata*，约 42 种。分布菲律宾，帝汶，爪哇，加里曼丹（婆罗洲），苏门答腊，苏拉威西，新几内亚，直至南太平洋的新赫布里底群岛，越南，缅甸，印度阿萨姆，中国西南、华南、台湾及海南，仅 3 种向北分布，越过北回归线到达琉球群岛、小笠原群岛。

大叶越桔组 Sect. *Galeopetalum*，约 24 种。分布喜马拉雅（尼泊尔，锡金，不丹，印度阿萨姆，缅甸）经中国西南、华南至越南，仅 1 种在马来亚、苏门答腊、爪哇。

贝叶组 Sect. *Conchophyllum* 约 14 种。分布越南，我国西南、华南，1 种产台湾。

II. 东亚分布型

II(1) 中国—喜马拉雅变型

假轮叶组 Sect. *Epigynium*, 约10种。分布限于喜马拉雅(印度阿萨姆, 不丹、锡金、缅甸, 西藏东南, 云南西北)。

大苞越桔组 Sect. *Cyanophthalmos*, 1种。分布印度阿萨姆, 缅甸, 西藏东南, 云南西北。

假头花组 Sect. *Pseudocephalanthus*, 1种。分布缅甸东北, 云南西北。

单花越桔组 Sect. *Monoanthos*, 2种。分布印度阿萨姆, 缅甸东北, 西藏东南。

II(2) 中国—日本变型

缘毛组 Sect. *Ciliata*, 约5种。分布中国东北、朝鲜、日本。

III. 东亚—北美间断分布型

扁枝越桔组 Sect. *Oxycoccoides*, 2种。产北美东部, 东亚(中国、日本)。

III(1) 东亚和墨西哥分布变型

坛花组 Sect. *Eococcus*, 4种产中、南美洲, 其余18种在中国东部至西南部, 缅甸, 印度阿萨姆, 少数延伸至中南半岛(老挝, 泰国), 1种孤立斯里兰卡至印度南部。

黑果越桔组 Sect. *Myrtillus*, 北美9种, 墨西哥1种, 日本—北美1种, 日本2种, 环欧、亚北方1种, 向南不超过新疆。

IV. 北温带分布型

红莓苔子组 Sect. *Oxycoccus*, 3种。分布亚洲东北, 欧洲, 北美。

IV(1) 环极变型

湿生越桔组 Sect. *Uliginosa*, 1种。环欧、亚、美三洲的北方分布直至北极圈。另一在北美西部。

IV(2) 北极—高山变型

越桔组 Sect. *Vitis idaea*, 1种环北极向南分布至亚洲北部, 8种产东喜马拉雅, 云南西北, 四川西南, 1种 (*V. basiglandulosum* C. Y. Wu, sp. nov., ined.) 产越南, 1亚种产台湾高山。

V. 旧世界温带分布型

半黑果越桔组 Sect. *Hemimyrtillus*, 4种, 2种产欧洲, 2种产亚洲东北。

五、关于区系起源问题的分析

越桔亚科是杜鹃花科的一个演化分枝, 34(或35)属, 1000余种, 在世界各地广泛分布, 不难说明在演化历史上早期就与杜鹃花科中的其他亚科发生了歧异。尽管属、种数都相当丰富, 但各属在形态上的相对一致性仍然十分明显。例如子房位置, 果实类型以及同构造的雄蕊, 而且本亚科的基本特征均在新、老热带范围生长的属种中表现。这种情况暗示我们, 越桔亚科有着统一的起源, 是一元发生的, 从起源地发生后, 扩散、繁衍至今。

如前所述，种系多样化的中心地是在西半球，在这里还产有一些保持较古老性状的属，另有一些是原始的单型属。例如：*Spherospermum* Poepp., 16种产西印度群岛，热带南美至墨西哥，此属具易破碎的蒴果状浆果，雄蕊不定数，4，5，8或10，稀6或7，这一属的果实很可能是越桔亚科与草莓树亚科间的过渡类型，而性状介于两类群之间者，往往具原始性。*Hornemannia* Vahl (今有人并入*Symphysia* C. B. Presl)，单种属，产西印度群岛，雄蕊不定数，10—12—14，花梗顶端极为增粗，与萼筒间明显具关节。*Wittsteinia* F. Muell (Stevens (1971) 主张成立新的单型亚科Wittsteinoideae)，含1种，产澳大利亚，花药无药管，缝裂而不是孔裂，被认为在杜鹃花科中是一明显的原始性状，联系它的分布区，可以认为是一古老隔离的属。*Lateropora* A. C. Smith，含1种，产巴拿马，药管仅长0.5毫米，花药开裂方式为短的纵缝裂。*Gaylussacia* H. B. K., 40种产南美，9种产北美，子房10室，果为浆果状核果，具10粒小坚果状的种子。因此，直观地推断，亚科的基干类型极有可能发源于古南大陆西北部。又据亚科内除越桔属、树萝卜属外，其他33属均不见于欧、亚大陆，不见于非洲和印度次大陆，大部分集中在中、南美洲，以及南、北美洲间属级联系微弱等事实，推测它们的发生时期大约在南大西洋出现之后，南美和非洲开始分离，中美洲地峡重新连结之前，也即晚白垩纪至第三纪初。在第三纪的漫长历史中，区系演变主要表现在地理上的迁移。在古南大陆最早出现的原始类型，无疑是适生于海洋性山地气候的古热带山地森林植物，不耐寒冷、干旱。亚科内普遍具浆果，花梗与萼筒间具关节，这种变异看来是和早第三纪鸟类的兴起密切相关，鸟类对浆果种子的远距离传播起很大作用，对本亚科的种类在新、旧大陆迁移定居的效率之高不无关系。上新世时，中美洲地峡（即巴拿马地峡）出现，通过墨西哥山地，植物虽可南来北往，但由于中新世后，北美气候已变冷，植物从南到北的迁移已难进行，交流基因也成为不可能，因而南、北美洲间属级关系少。至于冰期时北美种通过墨西哥往南退，这在越桔属中倒有很多例子。

越桔属是本亚科唯一在东、西两半球有广泛分布的一个属。从这一属植物所表现的多样化特征，说明这一群植物对变化了的环境具很强的适应能力，又因有多种子的浆果也强化了自身的繁殖力，使分布区能向所有具海洋性气候的热带、亚热带、温带山地森林推进，经历了第三纪大迁移，冰后期再迁移的历史。前已述及，种类集中在4个地区，然而种系分化最为活跃的地区是在热带亚洲，达到组级水平的分类群7个，种数则十分丰富；热带中、南美的种类虽较少，但也有8个组；东亚的亚热带山地种类和组群也很丰富；再就是北美东部，由于存在两个冰期避难所——一个是美洲东部—大西洋避难所，另一是亚热带的北墨西哥避难所，因之第四纪冰期在北美有多次的迁移，就地保存并分化了若干种。

对于越桔属的起源与传播问题，Sleumer (1941)曾作过讨论，他认为越桔属甚至整个越桔亚科是以热带东南亚（所谓安加拉大陆南部，具体指的是尼泊尔经锡金至缅甸和中国西南）为原始的发生中心和多种多样的变异中心，然后向西向东扩展到整个早—中第三纪热带，向南发生了温带的属——澳大利亚的*Wittsteinia*，向北至欧洲、北美。但如果进一步分析越桔属的区系就会得出另一种结论：越桔属显然是古南大陆的区系成分，是古南大陆起源而不是东亚起源。越桔属的祖先从古南大陆兴起后，向东，在南、

北古陆接触的热带东南亚繁衍，经中南半岛至我国西南、南部、东部渗入到中国中部。设想这一传播路线的依据是亚洲东北和北美西部没有出现过热带气候条件，即使上新世前有白令陆桥连接着两个洲，也不能促使两个热带植物区系的物种交流。此外，在东亚有分布的越桔属原始类型都可以从东南亚和热带美洲的越桔中找到亲缘关系，这个关系可以从坛花组、大叶越桔组和南烛组的地理分布足已说明。

坛花组 *Sect. Eococcus*，东亚和墨西哥间断分布，1种 (*V. symplocifolium* (D. Don) Alston) 孤立分布南亚，这一组在古热带区系中无疑是一泛热带成分。与坛花组亲缘关系相近的还有2个组，一个是 *Sect. Cinctosandra*，分布南非和马达加斯加岛，另一个是半黑果越桔组 *Sect. Hemimyrtillus*，欧洲、东亚间断分布。两个组在特征上均具腋生的总状花序，伸长或变短，花梗与萼筒间具关节，花冠坛状或钟状，叶有齿，羽状脉，与坛花组极相近，不同的是这两个组的果实是5室，*Sect. Cinctosandra*的雄蕊明显伸出，而 *Sect. Hemimyrtillus*已发展成周期落叶的习性。这几个关系相近的组，多少都保持了属的原始性状，从它们的现代分布式样，可以看出它们与古南大陆植物区系的历史联系。但 Sleumer 认为，非洲的越桔应当是来自早、中第三纪传布在南欧至西亚的类型，它们至迟在上新世从北越过了当时还未变干的撒哈拉和非洲东北部高山，冰期的寒冷刺激，把 *Sect. Cinctosandra*更推向南非的德雷肯斯山脉，它们向东部的直接迁移是越过了狐猴式分布的陆桥，这个陆桥在白垩纪就已存在于马达加斯加和前印度 (Vorderindien) 之间，到第三纪开始中断。对这一推断，应作出新的修正，因为从发生成分来看，*Sect. Eococcus*和 *Sect. Cinctosandra*均属古南大陆成分，现今分布非洲的种并不是来自欧洲和亚洲西部，反之，落叶的 *Sect. Hemimyrtillus*是在向北分布中发生。至于狐猴大陆或狐猴陆桥说，在植物分布学方面，Wegener 的大陆漂移理论解释植物隔印度洋或大西洋的间断分布，已受到远为广泛的运用。大叶越桔组 *Sect. Galeopetalum*属热带亚洲分布型。本组植物具明显伸长的腋生总状花序，花梗与萼间具关节，花冠钟状，叶常绿，全缘，羽状脉，通常基部第二级脉粗壮，浆果10室。在东亚分布的种类中是较为原始的代表。南烛组 *Sect. Bracteata*大部分种类分布东、西马来西亚，少数南达南太平洋，北至日本。热带亚洲分布型。本组植物总状花序伸长，苞片通常叶状，久存，叶常绿，具圆齿，羽状脉，花药常无距。上述三个东亚有分布，特征上较为原始的类型，均与热带亚洲、热带美洲有不可分割的关系。有理由说，从越桔亚科的基本类群早期分化出来向东亚传布的首先是这些组。

另一热带亚洲分布型的贝叶组 *Sect. Conchophyllum*可能是大叶越桔组在热带北缘山地常绿阔叶林的衍生成分，因两组在形态上均具全缘叶片，花冠钟状，萼齿明显，浆果假10室以及出现附生习性等均显示有密切亲缘，不同的是本组叶片明显变小，花序缩短，着花变少或减化为1朵，显系晚近演化而来。

还有几个东亚特有的组，分布范围在锡金、不丹、印度阿萨姆、缅甸东北、西藏东南、云南西北，而在形态上均有不同程度的特异，明显属于喜马拉雅山脉抬升过程发生的年轻成分。假轮叶组 *Sect. Epigynium*是本属唯一出现叶片假轮生的类群，叶脉羽状，第二级脉与主脉所成角度增大至成直角，并具叶脉网结的脉序，花梗通常较长，顶端显著增粗。这个组和产东南亚的 *Sect. Euepigynium*的某些种及与 *Agapetes*的个别种很

相近, Sleumes曾认为Agapetes与东亚的Vaccinium源出于相同的发展历史基础。我们如果进一步联系到与Agapetes亲缘相近、现今有60余种分布在热带中、南美的对应属Thibaudia Ruiz & Pav., 还可以进一步找到洲际区系联系的又一线索。Sleumer也曾推论亚洲东部的Agapetes和中、南美的Thibaudia必定是在中新世至上新世气候变迁之前从原始类型出发分隔在不同地区后发展起来的。大苞越桔组Sect. Cyanophthalmos是东亚特有的单型组, Sleumer认为温带植物区系在亚热带山地的形成发生在冰期前(更新世), 所以这个组在东亚高山的迁移可能当冰期来临的早期就实现了, 它的现代分布区是一典型的冰期后子遗分布区。但我们认为它是受喜马拉雅隆升的影响, 就地向高海拔山地分布中特化而成的落叶、矮小灌木, 花梗与花萼间连续而无关节, 可能是离开森林走向高山灌丛草甸或岩坡的适应变异。还有一个特有单型组假头花组Sect. Pseudocephalanthus, 被羽状分枝毛, 总状花序极为短缩, 外面有苞片覆被, 近似于头状花序, 侧脉2(—3)对, 近于自基部弧曲上升。还有第四个组单花越桔组Sect. Monoanthos, 附生小灌木, 叶小, 顶端锐尖, 边缘疏生小齿, 花单生叶腋, 近无梗, 4—5出数, 花药背部无距, 浆果假8—10室。上述大苞越桔组、假头花组、单花越桔组, 形态特征孤立, 分布区狭限, 种类少, 显系横断山区造就的年轻成分。

上述事实表明: 一、较原始的类型为古南大陆西部山地区系的后裔; 二、受喜马拉雅造山运动的影响, 古热带(印度-马来)成分在东喜马拉雅山区隔离分化出一些新的种系。

下面试就越桔属温带区系成分的形成和演变作一初步讨论。越桔属在向北半球分布的历史过程中, 伴随温带森林植被的发生而发展了若干落叶的和极少数保持了常绿性的温带种, 形成北温带分布型的一些组。比起热带、亚热带山地常绿阔叶林下的越桔来说, 种类是少得多, 但一些种往往占有广阔的生长面积, 这大概由于北温带尤其是环极地区生境条件有很大程度的相似。“落叶性”比起“常绿性”是前进或进化的标志, 但本属的落叶种类仍属古老种系。这是因为一、北半球温带区系的形成大约在第三纪中期之后。安加拉大陆的北部, 中新世时就已存在相似于温带、落叶的森林区系; 二、有几个环北方分布的种, 如笃斯V. uliginosum, 小果红莓苔子V. microcarpum, 越桔V. vitis-idaea, 红莓苔子V. oxycoccus, 它们的洲际迁移大约在中新世前就完成了, 这时的欧、亚、北美仍相联结。有化石资料佐证, 如欧洲(保加利亚、法国坎塔耳山)的中、上新世化石层中发现有V. uliginosum(上新世化石层), V. vitis-idaea, V. myrtillus, V. arctostaphylos。本属温带区系的形成可能有几种情况: 一、在热带、亚热带范围内, 随植物群落的垂直演替而出现, 所以我国西南高山的古北极区系是就地起源, 而非从北极来。二、在向北半球传播的历史中形成。三、现代的环北分布区可能是第四纪冰期后重新扩大分布的结果。试从下述13个北温带越桔的组群来分析。

叶常绿类型:

1. 越桔组Sect. Vitis idaea, 仅越桔(V. vitis idaea L.) 1种产东北亚至北欧、北美, 为环极分布种, 泰加林下灌木层的主要成员, 1亚种在台湾, 其余均在中国西南, 缅甸至东喜马拉雅, 南达越南。这一组植物显然是就地起源的高山类型, 冰期前就已在北半球扩展, 冰期后又重新扩大了分布。台湾产的1亚种台湾越桔(V. delavayi Fr,

supsp. merrillianum (Hayata) R. C. Fang) 和滇、川、藏、缅产的苍山越桔 (*V. delavayi*), 树生越桔 (*V. dendrocharis*), 越南产的 *V. basiglandulosum* 形态区别甚微, 可能只是由于第四纪以来造山运动引起了种的地理隔离而已。

2. 红莓苔子组 Sect. *Oxycoccus*, 花 4 数, 花冠深裂几达基部, 出现了花进化中的逆转或回复, 性状上的返祖。此组间断出现在亚洲东北、欧洲、北美。

3. Sect. *Herpthamnus*, 1 种, 产北美东部。

4. Sect. *Pseudocyanococcus*, 2 种, 产北美东部。

落叶类型:

5. 黑果越桔组 Sect. *Myrtillus*, 1 种 (*V. myrtillus*) 广布欧洲至北极, 孑遗分布在我国新疆, 8 种产北美, 1 种在墨西哥, 3 种产日本、北美, 这一分布形式与其他温带组群类似, 即冰期时北美种南移或上新世气候变坏时向南推进到墨西哥。

6. Sect. *Cyanococcus*, 9 种, 产北美洲。加拿大学者 Vander Kloet 将原属这个组浆果 5 室产东亚的种归到 Sect. *Hemimyrtilus*, 而把北美东部的常绿类群 Sect. *Pseudocyanococcus* (2 种) 并进来, 并指出它们起源南美的可能性^[11]。

7. 湿生越桔组 Sect. *Uliginosa*, 8. 扁枝越桔组 Sect. *Oxycoccoides*, 9. 缘毛组 Sect. *Ciliata*, 分布见前。

10. 半黑果越桔组 Sect. *Hemimyrtilus*, 黑海东部 1 种, 大西洋岛屿马德拉 1 种, 2 种分布日本和我国东北。

11. Sect. *Praestandia*, 1 种产东北亚洲。

12. Sect. *Batodendron*, 2 种在北美东南至中美洲, 1 种在古巴、西班牙。

13. Sect. *Polycodium*, 20 余种, 产北美东部至墨西哥。与黑果越桔组亲缘密切。

概括上述, 4 组分布亚、美、欧; 1 组分布东亚-北美; 2 组分布亚洲东北; 1 组间断在亚洲东北和欧洲; 4 组 (或 3 组) 在北美至中美; 1 组间断美洲、欧洲。而有 8 个组的分布区重叠在亚洲东部。在亚洲大陆上, 介于北纬 20—40° 之间的中国-日本森林区, 自白垩纪以来, 自然条件相对稳定^[1], 又地处亚热带森林向暖温带、温带森林的过渡地带, 越桔属演化系列中诸如常绿和落叶, 特征原始与进化、特化现象均荟集于此, 这里最有可能是这些温带成分的摇篮地。这里还可找到落叶类型而还保持原始性状的种, 例如缘毛组 (Sect. *Ciliata*), 浆果 10 室, 花梗与萼筒间有关节, 花药背部无距, 药管短, 苞片叶状, 从采自我国山东的这个组的腺齿越桔 (*V. oldhami*) 的标本上还可以看到花基数不稳定, 萼齿 4—5—6, 花冠 6 裂, 雄蕊 9—11; 还有同属于这个组的无梗越桔 (*V. henryi*)、日本产的 *V. sieboldii* Miq., *V. ciliatum* Thunb. 均具全缘的叶片。又如北美产的 (Sect. *Cyanococcus*), 花梗与萼筒间具关节, 花药无距, 浆果假 10 室, 也表现某些原始性状。再者, 有 10 个组广布于中美至北美洲, 它们中的温带成分极可能发源于南美, 经由作为踏脚石的原始安的列斯 (后来成为大安的列斯群岛) 侵入北美东部后, 经历了物种形成和居群的分化。这一传播路线的设想已从大量的二倍体越桔种发现于北美东部的事实而找到了依据。讨论越桔属区系起源可以阐述北温带成分的根源在热带山区, 是古热带成分演化的产物。而北极-高山成分的越桔并不是北极所固有, 却是来源于亚热带、热带山地的温带种。

参 考 文 献

- [1] 吴征镒, 1979: 云南植物研究, 1(1): 1—22.
 [2] 吴征镒、王荷生, 1983: 中国自然地理植物, 地理上册。科学出版社。
 [3] 徐廷志, 1984: 云南植物研究, 6(1): 39—42。
 [4] 黄紫华, 1983: 云南植物研究, 5(2): 141—151。
 [5] Busch, E. 1952; *Vacciniaceae*. Fl. URSS 18: 93—104.
 [6] Drude, O. 1889; *Ericaceae*. Die Natürlichen Pflanzenfamilien 4: 15—65.
 [7] Engler, A. 1936; *Ericaceae*. Syllabus der Pflanzfamilien 316—318.
 [8] Sleumer, H. 1941; *Bot. Jahrb.* 71(4): 24—509.
 [9] Sleumer, H. 1961; *Blumea*, 11(1): 9—112.
 [10] Stevens, P. F. 1971; *Bot. Journ. Linn. Soc.* 64(1): 1—53.
 [11] Vander Kloet, S. P. 1983; *Canad. Journ. of Bot.* 61(1): 256—266.
 [12] Watson, L. 1965; *Bot. Journ. Linn. Soc.* 59(377): 111—125.

STUDIES ON CHINESE VACCINIUM

Fang Rhuicheng

(Kunming Institute of Botany, Academia Sinica)

Summary The genus *Vaccinium* has been profoundly studied by Hermann Sleumer from the 40's of the 20th century. The main purpose of this paper is to (1) deal with the systematic position of the genus within family *Ericaceae*, (2) report the species of this genus in China, and (3) attempt explaining floristic origin and development.

In order to show the systematic position, the classificatory viewpoints of the family *Ericaceae* have been discussed in the present paper. The subfamily *Vaccinioideae* is recognized as a representative advanced taxa in phylogenetic process of the *Ericaceae*. Base upon the habit, habitat, and upon the features of vegetative mass and propagative organ of this subfamily, therefore, it is appropriate that they are recognized as a subfamily but not as a family.

The writer concur with some author's opinion that two genera viz. *Vaccinium* and *Agapetes* of subfamily *Vaccinioideae* are represented in China. The Chinese *Vaccinium* which is now known as at least containing 91 species and 26 subspecies or varieties, 12 of which are new species and 49 are endemic species. They are referred to 15 sections which can be divided into 5 distribution-types as follows:

I. Tropical Asia (Indo-Malaya); sect. *Bracteata*, sect. *Galeopetalum*, sect. *Conchophyllum*.

II. Eastern Asia (Sino-Himalaya and Sino-Japan); sect. *Epigynium*, sect. *Cyanophthalmos*, sect. *Pseudocephalanthus*, sect. *Monoanthos*, sect. *Ciliata*.

III. Eastern Asia and North America (E. Asia and Mexico disjunct); sect.

Oxycoccoides, sect. *Eococcus*, sect. *Myrtillus*.

IV. North Temperate (Circumboreal and arctalpine distribution); sect. *Oxycoccus*, sect. *Uliginosa*, sect. *Vitis idaea*.

V. Old World Temperate; sect. *Hemimyrtillus*.

Five of them are restricted within E. Asia and three, *Epigynium*, *Cyanophthalmos* and *Pseudocephalanthus* are oligotypic or monotypic sections that are only found from E. Himalaya to NW. Yunnan. The species amount of this genus are mainly concentrated in southern and southwestern China where the number of species attains about 90% of the total species of China, however, most of them may occur in Yunnan.

The tendency of morphological evolution and the current geographical distribution of this genus are being detailed here. From these study the hypotheses may be obtained.

1. About 29 genera with over 500 species, being cir. 50% of the total, among 34 (or 35) genera of the *Vaccinioideae* are occurred in Middle America to South America, only two genera are distributed in E. Himalaya to tropical SE. Asia and one genus is at present growing in Australia. It means that there is a charactercenter in Southern Hemisphere where some more ancient genera are possessed yet, therefore the stock of subfamily *Vaccinioideae* had a probable northwestern Gondwanic origin viz. northern parts of S. America, in early Tertiary or late Cretaceous.

2. The ancestral group of the *Vaccinium* can be regarded as descendents of the Gondwanic mountains flora while they were not originated at east Asia. It had been multiplied at tropical Asia which was situated on the border of both Gondwana and Laurasia, than through Indochina tended towards the southwestern, southern as well as eastern parts of China and extended into middle parts of China during the Tertiary. They are distributed further towards northern parts of Asia.

3. By analysing the floristic features of the thirteen sections which are the temperate elements, that is *Vitis idaea*, *Oxycoccus*, *Herpothamnus*, *Pseudocyanococcus*, *Myrtillus*, *Cyanococcus*, *Uliginosa*, *Praestandia*, *Batodendron*, *Polycodium*, *Oxycoccoides*, *Ciliata*, *Hemimyrtillus*, it has shown that the north temperature flora are derived from following conditions: (1) The source of the temperate elements occurred in the tropical mountains, they are the evolutionary product of the ancient tropical elements, and the arctic alpine *Vaccinium* are the temperate species originated from subtropical or even tropical mountains of both Asia and America, (2) is formed in the distribution from Southern Hemisphere towards Northern Hemisphere of this genus during the long distributional history, (3) can be regarded as the resultant being redistributed after glacial epoch.

Key words *Vaccinium*; Morphological variation; Taxonomical dealing; Geographical distribution; Floristic origin