

柚的起源、演化及分布初探*

张太平 彭少麟

(中国科学院华南植物研究所,广州 510650)

Introduction to the Origin and Evolution of Pomelo and Its Distribution in China. Zhang Taiping, Peng Shaolin (South China Institute of Botany, CAS, Guangzhou, 510650). *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(5): 58 - 61.

Pomelo, a species of *Citrus*, has been developed tremendously as a kind of fruit in China in recent decades. There is disagreement with the origin and evolution of pomelo. Here the author gave some comments on the natural differentiation of pomelo and the flux of the centre of genetic diversity, by summing up the studies on the genetic diversity of pomelo and the distribution of almost 70 cultivars in China. The author also pointed out some problems about the research into the biology of pomelo germplasm.

Key words pomelo (*Citrus grandis* (L.) Osbeck) the origin and evolution, genetic diversity, distribution.

柚 (*Citrus grandis* (L.) Osbeck) 是桔属的三个基本种之一, 是一类重要的种质资源, 经济价值高, 近年来国内外的开发利用方兴未艾。柚果以其果形美观, 味道鲜美, 营养丰富, 且耐储藏, 易运输, 素有“天然罐头”之称。我国是柑桔的起源中心和遗传变异中心之一, 资源极其丰富。中国柚的人工栽培最早, 夏书《禹贡》就有“扬州——厥包橘柚锡贡”的记载;《吕氏春秋》有“果之美者, 云梦之柚”之说, 证明柚的栽培至少有三千多年的历史。我国目前在广东、广西、福建、四川、台湾、湖南、江西、浙江、江苏、安徽、云南、贵州、湖北等地广为栽培, 种植面积和产量均居世界首位, 柚类种质资源的开发利用具有巨大的潜力。为更好的收集保存、分类鉴定并开发利用柚类种质资源, 本文将对柚的起源、演化与分布作一初步探讨。

1 起源与演化

柚为芸香科柑桔属植物, 常绿乔木, 高 3 ~ 10m; 嫩枝、幼叶、幼果披柔毛, 小枝具针刺, 有时无; 叶大, 叶柄有宽翼叶成倒心形; 花大, 单生或为总状花序; 果大, 球形、扁圆锥形或梨形, 直径 0.1 ~ 0.2m; 果皮较厚, 平滑或粗糙, 黄色; 囊瓣 10 ~ 20 瓣; 种子从无到多达 130 颗以上, 单胚。

1757 年美国植物分类学家 P. Osbeck 将柚确

立为一个生物学“种”。尽管有人对柚的种的地位提出异议^[1], Scora 研究指出, 真正的柑桔亚属有 3 个基本种, 即枸橼 (*Citrus medica*)、柚 (*C. grandis*) 和宽皮柑桔 (*C. Reticulata*), 这个结论得到越来越多研究的支持。在 Swingle 系统的真正柑桔亚属中, 田中中长三郎认为来檬 (*C. Auratifolia*) 来源于大翼橙 (*Papeda*), 来檬再沿两个方向衍生出柚和枸橼。但现代分类学研究认为, 来檬不可能产生枸橼和柚, 而正如 Swingle 所推测的那样, 来檬可能是柚和枸橼的杂种^[2]。

一般认为, 柚起源于大翼橙类。朱立武根据叶片可溶性蛋白质谱带相似性, 推测柑桔属种类的演化过程为: 柠檬 大翼橙 柚 橙 桔 柑^[3]。方德秋等利用同工酶研究的结果, 并综合他人的工作, 初步绘出了柑桔 3 属植物的演化图, 指出柑桔属植物共有 5 个“基因源”, 即大翼橙类、宜昌橙类、枸橼类、柚类及桔类; 大翼橙类是最原始的类型, 而部分柑类、甜橙及葡萄柚是较进化的

* 国家自然科学基金重大项目 (编号: 39899370)、中日美国国际合作项目、中国科学院广州分院重大项目资助。

本文得到中国科学院华南植物研究所凌定厚研究员、广东省农科院果树所甘廉生研究员的审阅和修改, 谨致谢意。

作者简介: 张太平, 男, 32 岁, 博士生。主要从事污染生态学及进化生态学研究, 发表论文 5 篇。

类型,后生柑桔类型丰富的种质资源主要是由于源内部的不断演化,同时由于源与源之间的杂交而形成的。从方德秋的同工酶研究结果还可以看出,沙田柚、四季抛、马叙葡萄柚等在聚类分析中归为一类,说明柚与葡萄柚亲缘关系较近,进一步明确了柚在柑桔属中的地位^[4]。

现存的柚为栽培变种,经受着自然与人类的双重选择,演化出半野生的酸柚、原始栽培品种、大量的柚的优良选系及现代大规模栽培的柚的品种,将古代野生类型和现代栽培变种(品种)、野生类型与栽培作物联系为统一整体,构成柚类的进化统一体及其生态统一体。国内外柚的类型(变种、品种、杂种)数目上百个,由于缺乏系统研究,对其不同类型的演化关系及品种间的系谱关系目前仍不清楚。分子标记技术的发展与应用,将为柚类的起源与演化的研究提供强有力的手段。

2 遗传多样性中心及其变迁

植物的遗传多样性中心指的是该植物具有最为丰富遗传变异的地区,分为原始多样性中心,即起源地区;次生多样性中心,指植物在分布扩散之后所形成的高度变异性地区。

对于柚的起源地区众说纷纭,归结起来有3种观点,起源于东南亚,印度北部或中国南部。Bonavia 根据斐济和汤加河流两岸柚的广泛分布,推测柚的起源中心在马来群岛。Cooper 根据柚的耐寒力差柚起源于东南亚热带雨林。Chomchalow 根据泰国柚的种质多样性认为起源于东南亚。田中长三郎根据印度有大量的大翼橙类群及野生酸桔(*C. Indica*)的发现,认为柚原产于印度东北部。Groff 和 F. W. Martin 等提出中国是柚的起源中心,叶荫民进行了进一步论证^[5,6]。柑桔学家通常以大翼橙的自然分布及其种量的密度,作为柑桔植物起源中心的佐证。叶荫民等 1974 年在云南红河县发现我国特有的大翼橙新种——红河橙(*C. Hongheensis*)^[7],又根据钟广炎等对柑桔数值分类学的研究,柚与红河橙二者总在一定水平上聚类,说明柚在中国的演化形成有古老先头近源种的依据。另外,我国 2000 多年的柚类栽培历史及高度多样的遗传资源和极为丰富的自然种间杂种,更进一步为柚的中国起源提供佐证。但

不管哪一种观点,由于未能找到柚的野生种群,因而缺乏直接证据;又由于缺乏遗传背景的系统研究,其他各方面的推测难以令人信服。

田中将柚划分为内陆性系统和海洋性系统,认为前者为原始类群,后者为进化类群的观点,在柑桔学界得到部分学者的赞同。这两大系统的柚在树性、枝叶和幼果茸毛稀密、果实内质及耐寒性强弱等方面都有明显的差异。叶荫民认为,中国内陆性系统柚的多样化中心位于秦岭、长江以南,南岭以北的四川、湖南、湖北、江西、广西及云贵地区,海洋性系统柚的多样化中心在广东、福建、浙江等沿海地区及台湾岛^[5]。但这在目前也缺乏足够的遗传学的证据。

我国作为柑桔的起源中心与遗传变异中心,长期以来,利用天然资源,培育、创造了许多优良品种,目前世界各国栽培的许多柑桔良种,多半是从我国直接或间接传去,这不但从地理学来看顺理成章,从国外柑桔的引种栽培历史来看也有其依据^[8]。柚类在传播过程中也由最初的起源中心,形成了若干次级多样性中心。就目前来看,具有柚类高度遗传多样性的次级中心包括日本、东南亚和印度。在日本,主要品种有平户(Hirado)、水晶(Suisho)、江上(Egami)、土佐(Tosa)、安政柑(Anseikan)等,及某些柚与柑桔的杂种如日本夏橙(Natsudaidai)。东南亚的泰国、菲律宾、马来西亚和印度尼西亚也是柚的次级多样性中心,如泰国名柚暹柚(Kao Pan)、高芳柚(Kao Phuang)、宋地柚(Thong Dee)、西施柚等。印度东北部分布有大量的柚的栽培品种,如 Aigal、Jornat、Khasi、Burni 等^[9]。

柚类种质资源的遗传多样性不断地受到各种因子的影响,遗传多样性中心也在不断地发生变迁。特别是近现代社会发展,加快了柚类优良种质资源的传播,不断地形成新的柚类遗传多样性的次生中心和种质资源库;同时由于非持续性的发展方式,造成柚的总的遗传多样性丧失。调查发现,许多柚的古老品种已逐渐丢失,如广东的桑麻柚、丝线柚、金兰柚等传统品种正逐渐萎缩。

3 复杂的遗传多样性

柚为栽培变种,与大部分柑桔类型不同的是,

柚为单胚,且长期以实生繁殖,因而极易产生实生变异和天然杂种;各地常以庭院式栽培,环境差异大,且相互隔离,人工选种频繁,因而品种资源十分繁杂,使它成为一个遗传资源十分丰富的类群。

柚类形态上存在广泛的变异。树体有 6m 以上的高大型、4~6m 的中间型与小于 4m 的矮小型;幼梢分别有淡黄绿色和淡紫红色两种类型;花瓣 3~6 枚;雄蕊数目 21~52 枚;花粉形态在品种间存在明显差异;果肉颜色有白色、乳黄色、粉红色到深黄色;种子从无到多达 130 粒以上;瓣囊 10~20 不等。在授粉受精习性上有自交亲和与不亲和两种类型,因而柚类中常出现官溪蜜柚、四季柚等的无核或少核性状^[10]。

不同品种成熟期差异很大,一般分为特早熟、早熟、中熟、晚熟柚。最早熟的在 8 月上旬即可上市,最晚熟的可在春节前后采摘。特别是四季柚一年有多次开花、多次挂果的习性,在柚类中是不多得的,是一种宝贵的遗传资源。

柚类核型存在对称性不同的类型。如魏文娜报道的对称性较强的柚核型^[11]以及梁国鲁报道的较不对称柚核型^[12]。

柚类同工酶具有多型性。Torres^[15]的研究发现,柚 GOT 同工酶谱仅有 A 类型,其 GOT-1 和 GOT-2 各仅一条酶带,分别为 FF 和 MM 基因型。而在中国特有柚类种质中的研究发现另外两种 GOT 同工酶新类型,即 B 类型和 C 类型。方德秋对柑桔类 GOT、PGI、PGM、ME、POX、SOD、TO 7 种同工酶的研究发现,不同生物型都有其特异的同工酶基因型,反映了它们之间明显的遗传差异^[4]。

Fang 等利用 ISSR (Inter - Simple Sequence Repeat) 标记研究了柑桔属的系谱关系,发现所研究两个柚的品种遗传差异明显,23 个引物分别产生了相对其他柑桔类 4 个与 7 个特异的 ISSR 片段。二者的相似性值为 0.53,低于其他柑桔类品种间的相似性值,说明柚类具有较高的遗传多样性^[13]。有待于利用分子标记技术对柚类遗传多样性进行全面深入的研究,为柚类的开发利用奠定基础。

4 中国的主要品种及其分布

我国柚类品种繁杂,据不完全统计,包括传统

的品种及近年来选育出的新品种(系)达 120 个以上。沙田柚、官溪蜜柚、玉环文旦柚、梁平平顶柚等为国内大面积栽培的优良品种;五布柚、坪山柚、长泰文旦柚、下河蜜柚、四季抛、脆香甜柚、安江香柚、金香柚、渡尾文旦柚、渡口柚、斋婆柚、麻豆文旦柚、晚白柚等品种在我国也已小面积栽培;八月柚、永嘉早香柚、龙回早香柚、书都柚、芦芝柚、桑麻柚、岳柚 5 号、江坝柚、村头柚、金兰柚、安江糯米柚、毛橘红柚、安江石榴柚、红庙红心柚、夔府红心柚、段氏柚、横甜柚、秭归甜柚、斋婆柚、蓬溪柚、西施柚、早禾柚、金沙柚、大湖 5 特早熟柚、罗定无核柚、大马 8 斤柚、砧板柚、曼赛龙柚、小甜柚、白芽柚、白宫早柚、梅花早柚、丝线柚、常山胡柚、化州橘红柚、酸柚及白酸柚等为零星栽种的品种或品系^[14]。我国南亚热带和中亚热带地区为柚类的主要分布区,主要分布于四川、广东、广西、福建、湖南、江西、浙江、湖北、云南及台湾等,这些地区广泛栽种并为柚类生产基地,产柚果品质好,产量高;在江苏、安徽、海南、西藏等地区也有柚的零星分布,但品质与产量多不及前者。我国主要柚类品种及其分布情况如表 1。

5 讨论

关于柚的野生类型的自然分布有多种猜测,认为可能分布在印度北部或我国云南、广西境内,但至今还没有找到柚的真正野生类型。虽然柚作为一个生物学种的地位早已确定,但却受到分类学家的质疑,认为柚顶多只能算做一个栽培变种。但作者根据我国柚类野生近缘种的分布及其柚的半野生类型与栽培品种丰富的遗传多样性推测,认为我国柚的野生类型分布的可能性是比较大的,柚的种的地位是不可动摇的。发掘柚的野生类型,将是柚类种质资源研究的重要任务。

柚丰富的遗传多样性,是长期自然选择的结果。柚在对自然环境的长期适应过程中,不断发生遗传分化,从内陆起源逐渐向沿海扩散,分化出陆地性系统与海洋性系统。虽然从形态、生理生态适应性等方面可以看出柚的陆地与海洋性的分化,但至今未有遗传学的证据。所以对柚类种质资源的研究需要进一步从分子生态学或生态遗传学的角度,探讨其不同生态型的形成。

表 1 我国柚类主要品种及其分布
Tab. 1 *Pumello* cultivars and its distribution in China

品种名	原产地	分布区	品种名	原产地	分布区
沙田柚	广西容县	广西、广东、四川、江西、湖南、云南等地	官溪蜜柚	福建平和	福建、广东、广西柳州等地
长泰文旦柚	福建漳州	福建漳州、广东梅县等地	玉环文旦柚	浙江玉环	浙江、福建、湖南、四川等地
五布柚	四川巴县	四川巴县	梁平平顶柚	四川梁平	四川梁平
下河蜜柚	福建云霄	福建云霄	坪山柚	福建华安	福建、广东等地
四季抛	浙江苍南	浙江温州、福建福鼎等地	垫江白柚	四川垫江	四川垫江
安江香柚	湖南黔阳	湖南怀化地区各县	脆香甜柚	四川苍溪	四川苍溪
渡口柚	福建闽清	福建闽清	金香柚	湖南慈利	湖南慈利、常德、石门等地
渡尾文旦	福建仙游	福建仙游	斋婆柚	江西南康	江西南康
晚白柚	马来半岛	台湾、福建、四川、广西	麻豆文旦	台湾	台湾、福建
永嘉早香柚	浙江永嘉	浙江永嘉	八月柚	福建华安	福建华安、长泰
书都柚	福建龙海	福建漳州、华安、长泰	龙回早熟柚	江西南康	江西南康
凤凰柚	四川达县	四川达县	芦芝柚	福建章平	福建章平
岳柚 5 号	四川岳池	四川岳池	桑麻柚	广东顺德	广东博罗、顺德、紫金
村头柚	江西南康	江西南康	江坝柚	江西南康	江西南康
安江糯米柚	湖南黔阳	湖南黔阳	金兰柚	广东广州	广东、江西永新
安江石榴柚	湖南黔阳	湖南黔阳	毛橘红柚	江西南康	江西南康
夔府红心柚	四川东部	四川万县、涪陵、江津等地	红庙红心柚	湖南黔阳	湖南黔阳
蓬溪柚	四川蓬溪	四川各地	段氏柚	四川重庆	四川重庆、江津等地
大湖 5 号	广东大埔	广东大埔	早禾柚	广西桂林	广西桂林
特早熟柚			金沙 1 号柚	江西樟树	江西樟树
大马八斤柚	四川石棉	四川石棉	罗定无核柚	广东罗定	广东罗定
白宫早柚	广东梅县	广东梅县	砧板柚	广西容县	广西、广东
化州橘红柚	广东化州	广东化州、广西玉林	白芽柚	广东梅县	广东
新都柚	四川新都	四川新都	丝线柚	广东南海	广东南海
红柚	湖南零陵	湖南零陵	东试早柚	西双版纳	西双版纳
秭归甜柚	湖北秭归	湖北秭归	横磙甜柚	湖北枝城	湖北枝城
菊花心柚	湖南大庸	湖南大庸	通贤柚	四川内江	四川内江
湖滨蜜柚	福建古田	福建古田	桂花柚	福建章平	福建章平
小甜柚	云南西双版纳	西双版纳	曼赛龙柚	西双版纳	西双版纳
彭县暹罗柚	四川彭县	四川彭县	祁东香甜柚	湖南祁东	湖南祁东
沙菊柚	湖南大庸	湖南大庸	常山胡柚	浙江常山	浙江常山
			酸柚	广东、广西、四川、湖南、云南	

柚类作为栽培果树,在自然条件下不断发生遗传变异,通过人工选择而使某些性状凸现出来,特别是柚果的经济性状是区分柚类品种的标志性状,因而在品种间存在丰富的多样性,并不断得到人工选择的强化。表现型变异必然有其遗传背景,通过对柚果表现型的长期选择,造成的柚类品种间丰富的多样性,同时也应该在某些遗传组成上丰富的多样性。作者通过对同工酶与基因组 DNA 的 RAPD 标记研究发现,品种间具有丰富的遗传多样性(另著文发表)。而某些酶系统(如 PGD)在品种间却是完全单一的,这与 Torres 等^[15]的结果一致,这似乎可以作为柚单

一起源的佐证。

柚类从其起源中心向次生多样性中心或其他地区的扩散分布曾经是一个长期的地理历史过程,我国作为柚的起源中心与遗传多样性分布中心有其历史与地理学证据。柚类作为栽培种在人工条件下的遗传多样性的分布与迁移有其本身的复杂性,特别是现代大生产条件下,柚类遗传多样性中心往往发生动荡性的变化。调查发现,有些地方的栽培品种迅速消失,而有些地方由于生产的发展迅速发展成为新的遗传多样性中心,成为柚类新的基因库。如我国梅州地区

(下转第 66 页)

- [18] 陈育峰. 气候-森林响应过程敏感性的初步研究. 地理学报, 1996, 15(增刊): 58 - 65.
- [19] 施雅风. 全球变暖影响下中国自然灾害的发展趋势. 自然灾害学报, 1996, 5(2): 102 - 117.
- [20] 林而达等. 全球气候变化对农业影响的模拟. 北京: 中国农业科技出版社, 1996. 121 - 132.
- [21] 季子修. 海平面上升对长江三角洲附近沿海潮滩和湿地的影响. 海洋与湖沼, 1994, 25(6): 582 - 590.
- [22] 林学椿, 于淑秋. 近四十年我国气候趋势的诊断分析. 见: 全国气候变化诊断分析会议论文集. 北京: 气象出版社, 1991. 14 - 18.
- [23] 林振耀. 青藏高原形成演化. 见: 环境变迁与生态系统研究. 科学出版社, 1994.
- [24] 胡汝骥等. 天山的冰川现状与未来气候趋势. 干旱区地理, 1992, 15(3): 22 - 29.
- [25] 胡文康等. 坚持不懈的向荒漠化斗争——荒漠化动态与防治荒漠化进展综述. 干旱区研究, 1995, 12(3): 67 - 70.
- [26] 德 应. 气候变化对杉木地理分布影响的研究. 林业科学研究, 1993, 6(6): 633 - 642.
- [27] 郭泉水等. 气候变化对中国主要造林树种和珍稀濒危树种地理分布的影响. 见: 气候变化对中国森林影响研究. 北京: 中国科技出版社, 1997. 36 - 75.
- [28] 顾钟炜等. 气候变暖人为扰动对大兴安岭北坡多年冻土的影响——以阿木尔地区为例. 地理学报, 1994, 49(2): 182 - 186.
- [29] 傅国斌. 全球变暖对中国东部热、温带地区水文情势影响的典型分析. 见: 张翼主编. 气候变化及其影响. 北京: 气象出版社, 1993. 2 - 7.
- [30] 彭公炳等. 全球气候变暖对冰雪圈的影响. 见: 气候与冰雪覆盖. 北京: 气象出版社, 1992. 132 - 144.
- [31] 慈龙俊. 全球变化对我国荒漠化的影响. 自然资源学报, 1994, 9(4): 289 - 303.

(收稿: 1998 年 2 月 28 日, 改回: 1999 年 2 月 23 日)

(上接第 61 页)

由过去仅有个别品种的零星分布发展成为包括沙田柚、官溪蜜柚等及其他授粉品种在内 20 个品种以上的柚类产区与柚类种质基因库。

参考文献

- [1] 曾 勉. 对柑橘分类的认识体会和整理意见. 中国果树, 1960, (2): 31 - 37.
- [2] Swingle, W. T. et al. The botany of Citrus and its wild relatives. In: W. Reuther et al. Cit. Ind. I. 1967. 192 - 422.
- [3] 朱立武. 中国柑橘数量化学分类研究. 植物分类学报, 1988, 26(3): 353 - 361.
- [4] 方德秋等. 应用同工酶进行柑橘分类和进化研究. 植物分类学报, 1993, 31(4): 329 - 352.
- [5] 叶荫民. 柚 *Citrus grandis* (L.) Osbeck 种质多样化中心的探讨. 中国南方果树, 1997, 26(1): 3 - 5.
- [6] Tanaka, T. Historical and geographical background to the course of development of present citrus industry. *Citrologia*, 1961, 1: 1 - 6.
- [7] 叶荫民等. 云南红河橙——柑桔属大翼橙亚属的一个新种. 植物分类学报, 1976, 14(1): 57 - 59.
- [8] 章文才. 紧跟大好形势, 加快柑桔新品种的选育. 柑桔科技通讯, 1975, 1: 1 - 10.
- [9] Dass, H. Citrus germplasm in India. *Proc. Int. Cit. Symp.* 1990. 65 - 69.
- [10] 陈振光等. 福建柑橘若干特殊种质资源的遗传背景研究. 中国南方果树, 1996, 25(1): 10 - 12.
- [11] 魏文娜等. 从染色体核型及 G_{em}sa 显带探讨柑橘类的演化. 园艺学报, 1988, 15(4): 869.
- [12] 梁国鲁. 柑橘类的细胞学研究. 柑桔属 30 个分类群的核型及进化. 武汉植物学研究, 1990, 8(1): 1.
- [13] Fang, D. Q. et al. Phylogenetic relationships among selected Citrus Germplasm accessions revealed by inter - simple sequence repeat (ISSR) markers. *J. Amer. Hort. Sci.*, 1998, 123(4): 612 - 617.
- [14] 甘廉生等. 中国名柚高产栽培. 北京: 金盾出版社, 1992. 28 - 61.
- [15] Torres, A. M. et al. Leaf isozymes as genetic markers in *Citrus*. *Amer. J. of Bot.*, 1978, 65(8): 869 - 881.

(收稿: 1999 年 7 月 19 日, 改回: 10 月 30 日)