

DOI: 10.5846/stxb202101060058

张金峰, 葛树森, 李玉堂, 李俊清. 长白山 9 种槭树的翅果扩散及种子萌发研究. 生态学报, 2022, 42(4): 1441-1449.

Zhang J F, Ge S S, Li Y T, Li J Q. Dispersal and germination of nine maple (*Acer, spp*) trees in Changbai Mountain area. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(4): 1441-1449.

长白山 9 种槭树的翅果扩散及种子萌发研究

张金峰¹, 葛树森², 李玉堂², 李俊清^{1,*}

1 北京林业大学森林资源生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083

2 吉林省林业调查规划院, 长春 130022

摘要:翅果的风媒传播是槭属植物的主要扩散方式之一,且与种子萌发有着密切关联,但具体机理一直还不明确。以分布于长白山的 9 种槭树为对象,探讨翅果的形态特征,测定它们在空气中的垂直沉降速度、不同风速下的水平扩散距离以及在扩散距离上的种子萌发率,进而比较并分析翅果的形态性状与沉降速度、水平扩散距离的相关性以及萌发率在不同扩散距离上的差异性。结果表明:(1) 9 种槭树的翅果长、宽和面积与沉降速度、水平扩散距离均呈负相关;尽管如此,翅果形态并不是风传播物种的最佳分类指标,而翅载力能较好地反应物种的风传播能力;(2) 翅果垂直沉降速度和水平扩散距离间存在显著负相关,表明沉降速度越小,翅果在空气中停留的时间越长,水平方向上扩散距离越远,且强风有助于提高翅果的扩散能力;(3) 沉降速度最慢的花楷槭在不同风速下的水平扩散距离均最远,而沉降速度最快的拧筋槭水平扩散距离最短;(4) 种子萌发率随扩散距离的增加呈下降趋势。上述结果不仅为深入理解翅果的风力传播机制以及种子萌发对水平扩散距离的响应机制提供科学依据,还可为种群实生更新方面的理论研究提供参考。

关键词:槭属;翅果;形态特征;沉降速度;水平扩散距离;种子萌发

Dispersal and germination of nine maple (*Acer, spp*) trees in Changbai Mountain area

ZHANG Jinfeng¹, GE Shusen², LI Yutang², LI Junqing^{1,*}

1 Beijing Key Laboratory for Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Forest Inventory and Planning Institute of Jilin Province, Changchun 130022, China

Abstract: Anemochory is the main dispersal mode of *Acer* plants and has close relationship with seed germination, but the specific mechanism has not been clear. In this study, the samara of nine maple trees that distributed in Changbai Mountain were dropped in still air to simulate their descent velocity and horizontal dispersal distance under different wind speeds, and seed germination at the horizontal dispersal distance. Correlation and difference between morphological characteristics of samara and descent velocity, horizontal dispersal distance, germination rate were analyzed. The results showed that: (1) the samara length, samara width, and wing area of nine maple trees were negatively correlated with descent velocity and horizontal dispersal distance. The samara morphology traits were not the best index for classification of anemochory species, but the wing load could better reflect the wind dispersal ability. (2) The descent vertical was negatively correlated with the horizontal dispersal distance, indicating the smaller the descent velocity was, the longer a samara stays in the air, the farther it can be blown by the wind, and the longer the horizontal dispersal distance was. (3) *A. ukurunduense*, with the slowest descent velocity, has the farthest horizontal dispersal distance, while *A. triflorum*, with the fastest descent velocity, has the shortest horizontal dispersal distance, but the strong wind is helpful to improve the dispersal ability. (4) The seed

基金项目:国家科技基础资源调查项目(SQ2019FY010110)

收稿日期:2021-01-06; 网络出版日期:2021-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lijq@bjfu.edu.cn

germination rate decreased with the increase of the horizontal dispersal distance. The results can provide a scientific basis for the anemochory mechanism of samara and the response mechanism that seed germination to horizontal dispersal distance, and also provide a reference for the theoretical study of its population regeneration.

Key Words: *Acer*; samara; morphology characteristics; descent velocity; horizontal dispersal distance; seed germination

种子扩散是植物生活史的重要阶段,也是影响植物更新、群落组成和生态系统功能的重要生态学过程^[1-2]。逃避假说(Janzen-Cannell 假说)认为扩散有助于种子萌发和幼苗存活,因为扩散脱离了母体附近由于高密度而引起的高死亡率^[3-4];种子扩散后或埋藏或贮存于适宜萌发和幼苗定居的环境,进而有助于植物种群占据新的生境,也可以影响植物的侵移、分布和物种形成等一系列进化过程^[5-6]。

植物通常需要借助动物、风力、水流来扩散种子^[5,7-8],其中,风力驱动是翅果类物种扩散的主要途径,而翅果的形态特征直接影响扩散能力和植物种群的分布范围^[9]。例如,臭椿(*Ailanthus altissima*)、白蜡树(*Fraxinus chinensis*)果实的沉降速度和水平扩散距离与翅果重量、种翅面积、翅载力显著相关^[10-12]、原产于南美洲金虎尾科(Malpighiaceae)的许多物种依靠翅果扩散至非洲和亚洲热带地区等^[13-14]。另外,自然情况下,风速对翅果的脱落及散布距离起重要作用^[15-16],叙利亚马利筋(*Asclepias syriaca*)种子在风速为 2.2 m/s 时才能脱落,且风速越大,越有利于增大其在水平方向上的扩散距离^[15]。与之相似,强风条件下,绒毛白蜡(*F. velutina*)的种子能有效地脱离母株并扩散的更远^[17]。然而,也有学者认为,风速增大可能会导致种子扩散速度增加,从而限制种子的远距离扩散^[18]。

槭属(*Acer*)植物的许多物种是长白山针阔混交林的重要成分,在维持本地区森林群落稳定方面发挥着重要作用^[19-20]。该属植物的果实为典型的双聚单翅果^[21]。目前,许多研究工作都致力于理解翅果脱落和扩散的空气动力学^[11-12,22-23],然而翅果的形态结构和传播特征在种间和种内均存在很大差异并对翅果的扩散能力有一定的影响^[10,24]。此外,尽管一些研究对槭属植物种子的萌发机理进行过一些探讨,并认为种子的休眠特性是限制其萌发的重要因素^[25],但槭属植物种子能否萌发不仅与自身的生物学特性有关,受扩散距离的影响也较大,因为对于适应风力扩散的物种而言,扩散距离的远近,往往能反映种子的优劣^[1,26-27],种子被扩散的越远,重量可能越小,越不利于萌发^[28]。

基于此,本研究以 9 种槭树的成熟果实为材料,对其翅果形态进行分析,在此基础上,通过模拟翅果从母株上垂直降落的速度及不同风速下的水平扩散距离,对不同槭树的扩散能力进行评估;并根据翅果的水平扩散距离,比较种子在不同扩散距离上萌发能力的差异,研究结果可为揭示翅果风力传播机制、槭属植物种子萌发对水平扩散距离的响应机制提供科学依据,对理解 9 个树种在长白山区的空间分布格局、种群更新和演替都有重要意义。

1 材料和方法

1.1 翅果采集

试验材料于 2020 年 9 月采自长白山国家级自然保护区(127°40'—128°16' E, 41°35'—42°25' N)针阔混交林内,随机挑选白牛槭(*A. mandshuricum*)、茶条槭(*A. ginnala*)、簇毛槭(*A. barbinerve*)、花楷槭(*A. ukurunduense*)、假色槭(*A. pseudosieboldianum*)、拧筋槭(*A. triflorum*)、青楷槭(*A. tegmentosum*)、色木槭(*A. mono*)和小楷槭(*A. komarovii*)结实植株各 10 株,用高枝剪或树剪采集每树种的成熟果实数个并带回实验室,置于室内自然通风一周,按 4 分法各随机挑选无虫蛀、种翅完整的果实 90 枚进行标记编号。

1.2 方法

1.2.1 翅果形态性状测量

用游标卡尺(测量精度 0.01 mm)测量翅果长、翅果宽、种子长、种子宽、种子厚度;万分之一电子天平测量

90 枚完整果实重量、90 枚去翅果实重量;利用扫描仪(Canon Scan Lide 120)和图像分析仪(Image J)测定种翅面积。根据测得的数据计算狭长度和翅载力。

$$\text{狭长度} = \text{翅果长} / \text{翅果宽}^{[1]}$$

$$\text{翅载力} = \text{翅果重量} / \text{种翅面积} (\text{g}/\text{cm}^2)^{[29]}$$

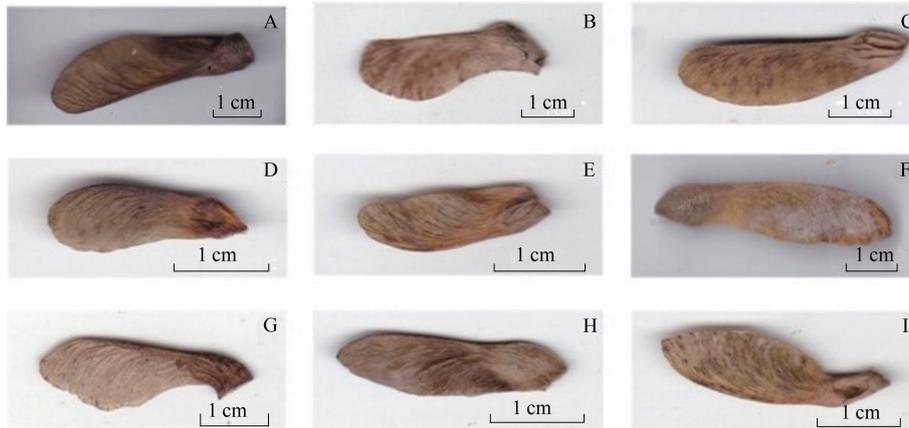


图 1 9 种槭树的翅果形态

Fig.1 The samara morphology of nine maple trees

A, 白牛槭, *A. mandshuricum*; B, 茶条槭, *A. ginnala*; C, 簇毛槭, *A. barbinerve*; D, 花楷槭, *A. ukurunduense*; E, 假色槭, *A. pseudosieboldianum*; F, 拧筋槭, *A. triflorum*; G, 青楷槭, *A. tegmentosum*; H, 色木槭, *A. mono*; I, 小楷槭, *A. komarovii*

1.2.2 翅果沉降速度测定

采用并改进 Anderson^[30]和郝建华等^[8]的方法测定翅果在稳定空气中的垂直沉降速度(以下简称沉降速度)。在高 200 cm、内径 20 cm 的塑料透明圆柱筒中释放翅果以确定其在稳定空气中的沉降速度。为消除初始下降时对翅果沉降速度的影响,在筒的上方盖一个中空硬塑料板,并于中空处连接一个倒扣的塑料杯,将翅果从塑料杯底部的小孔投下。测定时用镊子轻轻夹住翅果,自然松开镊子,使其自然沉降(图 2 A)。用电子秒表测量翅果从顶部到底部的降落时间,并换算成沉降速度。每个物种随机取 90 枚翅果,每个翅果释放 3 次,每次的沉降时间由两个人同时观测和记录,取其平均值。沉降速度 v 由公式换算得出: $v = h/t$, h 为翅果释放高度, t 为沉降时间。

1.2.3 翅果水平扩散距离测定

翅果在室内风力条件下的水平扩散距离的测定采用郝建华等^[8]的方法并略加改进。翅果释放高度 200 cm(模拟这些槭属植物部分果实释放的一般高度),由电风扇在种子释放处提供恒定水平风,实验时风向固定。分布于长白山区的槭树果实一般于当年 9 月至 10 月间脱落,此时,该地区盛行 2—3 级西北风,偶有 1 级软风,风速约为 0.3—5.4 m/s,据此,本试验设置风速 1 m/s、2 m/s、4 m/s。为更好地观察翅果的扩散距离,测定时在风扇前方翅果降落区域的地面上摆放并固定白色滤纸。用镊子轻轻夹住翅果,在 200 cm 高度处自然释放,观察并记录翅果在其水平方向上的扩散距离(图 2 B)。每个种随机取 90 枚翅果,每个翅果释放 3 次。

1.2.4 种子萌发

根据上述测得的 9 种槭树水平扩散距离(仅探讨风速为 4 m/s 时扩散距离对种子萌发的影响),将每个种

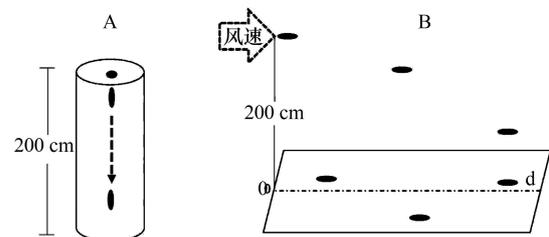


图 2 翅果扩散能力测定装置示意图

Fig.2 Diagram of the device for measuring the samara dispersal capacity

的 90 枚种子分为 3 组,每组 30 枚,分别视为较短距离、中等距离和较远距离扩散。每组的 30 枚种子分为 3 小组作为 3 个重复,每小组 10 枚种子。萌发试验在室内智能人工气候箱(RXZ-280C 型,宁波江南仪器厂)控制的 25℃ 恒温条件下进行。槭树种子具有休眠性,试验前,将各小组的种子于清水中浸泡 4 d 并于 500 mg/L 的赤霉素溶液中浸种 24 h^[25]。随后将每小组的 10 枚种子播于直径为 120 mm 的培养皿中,以双层滤纸为萌发基质,用蒸馏水沿滤纸边缘注入培养皿底部,待浸透滤纸后将种子整齐排列于滤纸上。播种后将培养皿置于人工气候箱中开始试验(光照条件设置为 14 h 光照/10 h 黑暗,光强约 8800 lx)。每 24 h 观测记录种子萌发一次,以胚根突出种皮界定为种子萌发^[31],观察记录至连续 2 周无种子萌发为止。试验期间每 48 h 更换 1 次滤纸并衡量补充蒸馏水。萌发率计算公式如下:

$$\text{萌发率}(GR\%) = \frac{\text{种子萌发数}}{\text{试验用种子总数}} \times 100\%$$

1.3 数据分析

采用 Excel 2007 和 SPSS 13.0 对数据进行统计分析,采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)及 Person 相关系数法分析比较不同数据组间的差异显著性和相关性。用 SigmaPlot 12.0 软件作图。图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 9 种槭树翅果形态特征分析

9 种槭树翅果的形态统计分析见表 1。翅果重量排序为:拧筋槭>白牛槭>簇毛槭、色木槭、假色槭、青楷槭>小楷槭、茶条槭、花楷槭(注:符号前后差异显著, $P<0.05$,下同);翅果长排序为:拧筋槭>白牛槭>簇毛槭>青楷槭、茶条槭、小楷槭、色木槭>假色槭>花楷槭;9 种槭树翅果宽在不同种间差异不显著;拧筋槭种子的长和宽均显著大于其它 8 种植物($P<0.05$),花楷槭和茶条槭分别具有最小的种子长和宽;种子厚度排序为:白牛槭>拧筋槭>假色槭>簇毛槭>青楷槭>花楷槭、小楷槭>色木槭、茶条槭;拧筋槭种子重量最大(0.170 g)、白牛槭次之(0.078 g)、花楷槭最小(0.013 g);种翅面积排序为:拧筋槭>白牛槭>簇毛槭>青楷槭、色木槭、小楷槭>假色槭>茶条槭、花楷槭。以上结果表明,9 种槭树翅果和种子的 8 个表型性状在种间差异较大,其中,拧筋槭、白牛槭各性状值均较大,花楷槭、小楷槭和茶条槭各性状值均较小。

表 1 9 种槭树翅果形态特征统计分析(平均值±标准差)

Table 1 Statistical analysis of samara morphological characteristics of nine maple trees (Mean±SD)

	翅果重量 Samara weight	翅果长 Samara length	翅果宽 Samara width	种子长 Seed length	种子宽 Seed width	种子厚度 Seed thickness	种子重量 Seed weight	种翅面积 Wing area
白牛槭 <i>A. mandshuricum</i>	0.091±0.130b	35.359±2.266b	10.242±1.440a	10.417±0.891b	6.484±0.277c	7.947±0.434a	0.078±0.011b	3.545±0.612b
茶条槭 <i>A. ginnala</i>	0.018±0.003e	25.285±1.240de	7.496±0.504a	8.293±0.644c	3.149±0.132g	1.776±0.157g	0.014±0.003d	1.628±0.192f
簇毛槭 <i>A. barbinerve</i>	0.050±0.008c	29.478±3.756c	9.931±1.277a	8.404±0.865c	6.247±0.695c	3.120±0.288d	0.040±0.007c	3.139±0.745c
花楷槭 <i>A. ukurunduense</i>	0.012±0.002e	20.056±1.615g	7.987±0.479a	6.283±0.487d	4.684±0.374e	2.367±0.203f	0.013±0.002d	1.553±0.144f
假色槭 <i>A. pseudosieboldianum</i>	0.043±0.009cd	21.930±1.178f	7.229±0.474a	6.353±0.468d	4.213±0.268f	3.634±0.233c	0.039±0.008c	2.059±0.177e
拧筋槭 <i>A. triflorum</i>	0.195±0.041a	42.404±6.175a	13.775±1.702a	13.337±1.224a	9.423±0.785a	6.501±0.821b	0.170±0.038a	6.467±1.206a
青楷槭 <i>A. tegmentosum</i>	0.037±0.010d	26.212±2.152d	8.865±0.714a	10.505±0.608b	5.955±0.366d	2.590±0.385e	0.033±0.010c	2.511±0.480d
色木槭 <i>A. mono</i>	0.044±0.017cd	24.227±2.961e	7.905±1.282a	10.865±3.569b	6.876±0.746b	1.866±0.533g	0.037±0.016c	2.458±0.465d
小楷槭 <i>A. komarovii</i>	0.025±0.004e	25.144±1.505de	8.896±0.635a	8.782±0.447c	4.051±0.301f	2.287±0.141f	0.021±0.004d	2.398±0.225d

不同小写字母表示不同物种间差异显著($P<0.05$)

2.2 9 种槭树翅果传播特性分析

2.2.1 翅果狭长度和翅载力

翅果狭长度能够大致反映种翅的形状,白牛槭和茶条槭狭长度较大,二者也显著大于其它 7 种槭树($P<$

0.05);翅载力是风力传播结构常用的参数,其排序为:拧筋槭>白牛槭>假色槭>色木槭、簇毛槭、青楷槭>茶条槭、小楷槭、花楷槭(表 2)。

2.2.2 沉降速度

翅果沉降速度涵盖了两个数量级(表 2),从沉降速度最快的拧筋槭(143.219 cm/s)到沉降速度最慢的花楷槭(74.960 cm/s)。对种子的沉降速度均值进行多重比较的结果显示,拧筋槭的沉降速度分别显著高于白牛槭、茶条槭、簇毛槭、花楷槭、假色槭、青楷槭、色木槭、小楷槭的 24.709%、85.794%、61.773%、91.061%、25.670%、60.654%、27.185%、86.566%,其中,沉降速度在白牛槭、假色槭、色木槭之间无显著差异,青楷槭和簇毛槭以及茶条槭和小楷槭间也无显著差异,花楷槭的沉降速度最小。

表 2 9 种槭树翅果风扩散特性统计分析(平均值±标准差)

Table 2 Statistical analysis of samara wind dispersal characteristics of nine maple trees (Mean±SD)

	狭长度 Ratio of wing length and width	翅载力 Wing load	沉降速度 Descent velocity	水平扩散距离 Horizontal dispersal distance		
				1 m/s	2 m/s	4 m/s
白牛槭 <i>A. mandshuricum</i>	3.495±0.347a	0.026±0.004b	114.843±17.878b	131.200±15.770bc	207.311±13.907ab	228.533±13.755c
茶条槭 <i>A. ginnala</i>	3.382±0.201b	0.011±0.002e	77.085±6.916d	138.111±25.332b	185.211±35.804c	250.811±41.736b
簇毛槭 <i>A. barbinerve</i>	2.986±0.283cd	0.016±0.003d	88.531±8.288c	131.433±41.351bc	179.333±29.657c	211.667±38.415c
花楷槭 <i>A. ukurunduense</i>	2.514±0.164e	0.010±0.002e	74.960±5.390e	167.378±22.121a	215.744±29.932a	275.000±41.101a
假色槭 <i>A. pseudosieboldianum</i>	3.040±0.170c	0.021±0.004c	113.964±10.082b	117.278±34.464c	186.556±12.582c	225.867±43.508c
拧筋槭 <i>A. triflorum</i>	3.112±0.467c	0.030±0.005a	143.219±14.405a	39.878±11.164e	157.133±13.034d	219.700±13.821c
青楷槭 <i>A. tegmentosum</i>	2.966±0.237cd	0.016±0.007d	89.147±9.985c	115.911±25.242c	198.200±17.071bc	264.544±37.403ab
色木槭 <i>A. mono</i>	3.103±0.320c	0.018±0.006d	112.607±13.174b	86.344±15.451d	161.067±25.862d	207.289±19.641c
小楷槭 <i>A. komarovii</i>	2.834±0.176d	0.010±0.002e	76.766±5.530d	121.778±30.910bc	191.711±38.267bc	273.767±37.182a

2.2.3 水平扩散距离

由表 2 可以看出,沉降速度最慢的花楷槭在不同风速(1 m/s、2 m/s、4 m/s)下的水平扩散距离均最远(分别为 167.378 cm、215.744 cm、275.000 cm),尤其风速为 1m/s 时,它与其它种的扩散距离之间差异显著($P < 0.05$);风速为 1 m/s 和 2 m/s 时,沉降速度最快的拧筋槭水平扩散距离最短(分别为 39.878 cm 和 157.133 cm),风速为 4 m/s 时,色木槭的水平扩散距离最短(207.289 cm)。此外,风速为 1 m/s 时,白牛槭、簇毛槭、假色槭、青楷槭、小楷槭之间的扩散距离在彼此之间无显著差异;风速为 2 m/s 时,茶条槭、簇毛槭、假色槭、青楷槭、小楷槭之间的扩散距离在彼此之间也未达显著水平;风速为 4 m/s 时,尽管花楷槭的扩散距离最远,但它与小楷槭和青楷槭之间差异不显著,此风速下,扩散距离最短的色木槭与簇毛槭、拧筋槭、假色槭和白牛槭间也无显著差异。

2.3 翅果形态性状与扩散能力之间的相关性

由表 3 可以看出,翅果形态特征之间相互关联。例如,翅果重量与翅果长、种子长、种子宽、种子厚度、种子重量呈正相关性;种子长与翅果长、种子宽、种子厚度、种子重量、种翅面积呈正相关性等。翅果形态特征与翅载力之间多呈正相关性。翅果沉降速度除翅载力与其呈正相关外,与其它所有翅果形态特征呈负相关关系;翅果水平扩散距离与沉降速度呈负相关性。

2.4 种子萌发与水平扩散距离间的关系

根据测得的 9 种槭树水平扩散距离,将种子分为 3 组,分别视为较短距离、中距离和较远距离扩散(图 3)。可以看出,不同槭属植物种子萌发均不相同,且随扩散距离增加,所有树种种子萌发率均不同程度降低。茶条槭和青楷槭种子萌发率在不同扩散距离间差异显著($P < 0.05$);色木槭种子萌发率在较短和中等距离无显著差异,但二者分别显著高于较远距离的 82.835% 和 66.845%;簇毛槭、假色槭和拧筋槭种子萌发率在中等距离显著低于较短距离的 37.187%、40.000%、50.035%,在较远距离显著低于较短距离的 42.523%、50.157%

和 62.197%, 但中等距离和较远距离间无显著差异; 尽管白牛槭、花楷槭和小楷槭种子的萌发率在不同扩散距离间无显著差异, 但仍呈下降趋势。

表 3 翅果形态特征与风扩散特征的相关性分析

Table 3 Correlations between samara morphological and wind dispersal characteristics

	翅果重量 Samara weight	翅果长 Samara length	翅果宽 Samara width	种子长 Seed length	种子宽 Seed width	种子厚度 Seed thickness	种子重量 Seed weight	种翅面积 Wing area	狭长度 Ratio of wing length and width	翅载力 Wing load	沉降速度 Descent velocity	水平扩散距离 Horizontal dispersal distance
Samara weight	1.000	0.865 *	0.012	0.659 *	0.839 *	0.765 *	0.992 *	0.926 *	0.208 *	0.807 *	-0.716 *	-0.662 *
Samara length		1.000	0.041	0.671 *	0.756 *	0.745 *	0.825 *	0.868 *	0.411 *	0.659 *	-0.502 *	-0.473 *
Samara width			1.000	0.018	0.063	0.003	0.010	0.051	-0.046	-0.022	0.021	0.068
Seed length				1.000	0.716 *	0.431 *	0.650 *	0.676 *	0.235 *	0.491 *	-0.475 *	-0.577 *
Seed width					1.000	0.588 *	0.823 *	0.839 *	0.094	0.674 *	-0.694 *	-0.598 *
Seed thickness						1.000	0.763 *	0.684 *	0.318 *	0.762 *	-0.627 *	-0.301 *
Seed weight							1.000	0.921 *	0.168 *	0.802 *	-0.718 *	-0.666 *
Wing area								1.000	0.091	0.593 *	-0.598 *	-0.581 *
Ratio of wing length and width									1.000	0.370 **	-0.280	-0.217
Wing load										1.000	0.299 *	-0.611 *
Descent velocity											1.000	-0.752 *
Horizontal dispersal distance												1.000

* 表示在 0.05 水平上相关性显著(双尾检测)

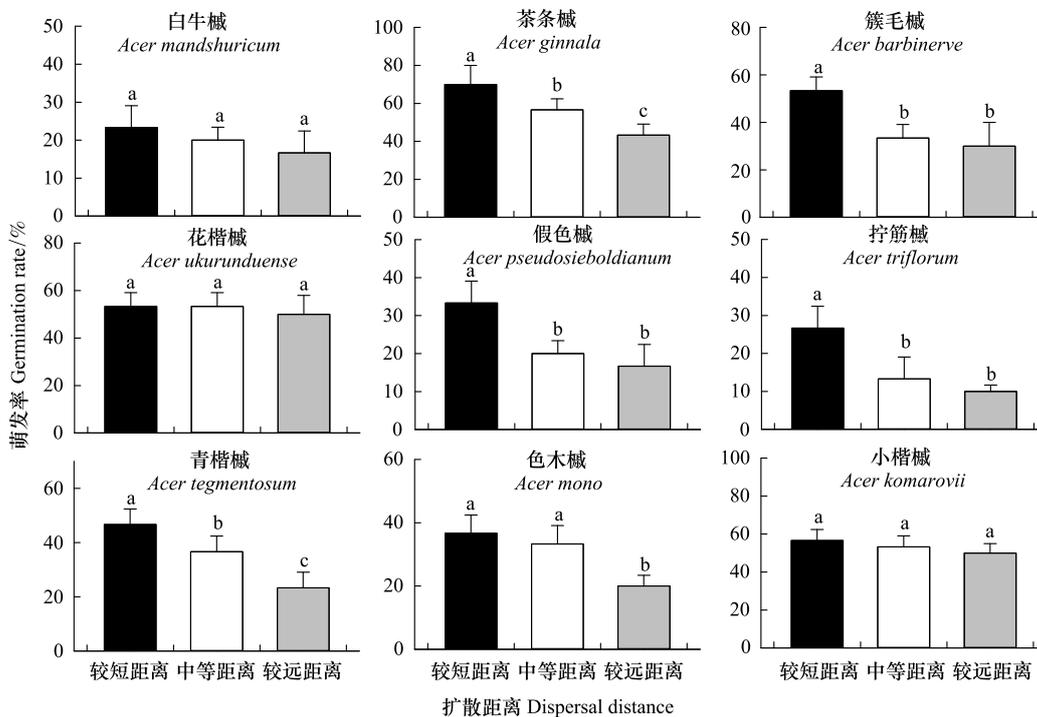


图 3 9 种槭树种子在不同扩散距离上的萌发率

Fig.3 Seed germination rate of nine maple trees at different dispersal distances

不同小写字母表示不同距离间差异显著 ($P < 0.05$)

3 讨论

3.1 翅果形态与扩散能力

风力扩散的繁殖体形态对物种的扩散能力影响显著。一般而言,重量很轻并有“飞行器官”的果实可以延长飞行时间,如种翅、冠毛^[22,26],有学者甚至根据风播植物的形态特征进行物种扩散能力的分类^[8]。然而,本文 9 种槭树的翅果重量、翅果长、翅果宽和翅果面积与沉降速度和水平扩散距离呈负相关性,种翅较长或较宽的拧筋槭和白牛槭也不具有最强的扩散能力,表明对于具有明显不同扩散能力的物种而言,翅果形态并不是最佳分类指标,这可能与翅果形态性状之间的协同变化有关^[16]。例如,种翅面积较大的物种通常具有较高的种子重量,而种子重量往往是限制风播植物远距离扩散的重要因子^[10-12]。上述现象也在本试验得到验证。例如,9 种槭树的翅果长、宽和种翅面积与种子重量、种子长和宽及种子厚度均呈正相关,植物表型的协同变化是同种植物对环境长期适应的结果^[32],槭树果实的翅果长、宽和种翅面积越大,其支撑的种子重量、种子厚度以及种子长和宽亦越大,翅果及种子性状间的“权衡”可能是槭属植物果实适应风力扩散的重要机制^[1,24]。同时,本研究中,种子重量与沉降速度和水平扩散距离呈负相关,这是因为种子重量越大,其在空中停留的时间越短,下降速度越快,扩散距离也越近^[16,29]。

翅果长度与宽度的比值,即狭长度能大致反映翅果的形状^[1],狭长度越大,翅果越细长,反之越短粗,翅果形状的变化通常与空气动力学有关^[22]。本研究中,狭长度与翅果扩散能力间无显著性关系,这可能是由于本试验所用的材料均为双聚单翅果,此类型翅果的沉降和远距离扩散依靠螺旋形向下旋转完成^[10,22],众多研究表明,与翅果的长和宽相比,翅果的旋转更多地与旋转轴、种翅卷曲度、回转半径、力矩中心以及沉降过程中产生的前缘涡流等有关^[33-34]。翅载力常用来表征物种的扩散能力^[1],是指种翅单位面积上所承受的翅果重量(种翅重量和种子重量),本研究中,翅载力与沉降速度呈显著正相关,说明种翅单位面积上的负荷越大,种子沉降速度越快^[24],这一结果与 Peroni^[21]对欧洲红枫(*A. rubrum*)的研究结论一致,对周位翅果、棱翅果和翼状萼翅果的研究也得出类似结论^[35],然而,该研究结果与黑松(*Pinus thunbergii*)种子的“翅载力与沉降速度负相关”的结论相反^[36],这可能与不同种翅后缘卷曲度引起的空气阻力有关,另一方面,尽管黑松种子具有较高的翅载力,但由于旋转速度快、锥角低,从而降低了其沉降速度^[36]。

3.2 9 种槭树的扩散能力比较

翅果的沉降速度是决定扩散距离远近的一个重要因素^[17]。本研究中,对 9 种槭树翅果沉降速度的均值进行多重比较,从小到大可划分为 5 个子集:Ⅰ花楷槭;Ⅱ小楷槭和茶条槭;Ⅲ青楷槭和簇毛槭;Ⅳ假色槭、白牛槭、色木槭;Ⅴ拧筋槭,且各子集间差异显著($P < 0.05$)。一般而言,翅果的沉降速度越慢,其在空气中漂浮的时间越长,扩散距离越远,风力传播能力也越强^[18]。然而,在自然环境中,翅果很少在静止的空气中漂浮,树冠上方的风速在确定翅果的散布距离中起着重要作用^[15-16],且同属的不同种间由于具有不同的形态结构,扩散能力也不相同^[8]。研究发现,翅果沉降速度和扩散距离间呈负相关性,且沉降速度最慢的花楷槭在不同风速(1 m/s、2 m/s、4 m/s)下的水平扩散距离均最远(分别为 167.378 cm、215.744 cm、275.000 cm),尤其风速为 1 m/s 时,它与其它种的扩散距离之间均存在显著差异($P < 0.05$),因此,实现种子长距离扩散并扩大其分布范围的概率更高。此风速下,沉降速度最快的拧筋槭水平扩散距离仅为 39.878 cm,究其原因可能与其具有较大的种子重量有关。风速增大时,所有槭树的水平扩散距离均不同程度地增大,其中,拧筋槭扩散距离变化最明显,表明强风有助于提高物种的扩散能力^[15,24]。相关研究也表明,强风条件下,钻形紫菀(*Aster subulatus*)和小飞蓬(*Conyza canadensis*)的翅果能有效地脱离母株,并被传播的更远^[37]。

尽管翅果适合于风传播,但初始扩散距离仍较低。本试验中,翅果的释放高度为 2 m,能代表野外环境中茶条槭、假色槭、簇毛槭、小楷槭果实释放的一般高度,然而四个物种扩散的最远距离却不足 3 m,与此类似,高大乔木欧洲白榆(*Ulmus laevis*)成熟果实的散布距离小于 30 m^[38],如此小的散布距离可能有助于区域内种群的维持,但并不能解释物种的远距离扩散。野外调查发现,假色槭和小楷槭孤立木近 20 m 内仍有扩散后的

种子,这可能跟二次扩散有关,例如,被风散后,欧亚槭(*A. pseudoplatanus*)的种子仍吸引着啮齿类动物捕食^[24,39]。二次扩散使果实被运送到较远或更加适宜建苗的地方^[40],因此,有翅种子的二次传播机制可能是翅果类物种种群传播和拓植的一个重要因素。

3.3 扩散距离与种子萌发

通常来说,具翅物种中重量较轻的种子扩散更远。因此,扩散距离的远近,往往能体现种子的优劣^[26-27]。本研究根据 9 种槭树的水平扩散距离,将种子分为 3 组,分别模拟较近距离、中等距离和较远距离,发现随着扩散距离的增加,种子萌发率逐渐降低,其中,茶条槭和青楷槭种子萌发率在不同距离间差异显著($P < 0.05$), Pearson 相关分析也表明,种子重量与扩散距离呈显著负相关。上述结果表明扩散距离对种子萌发具有重要作用,即扩散距离越远,种子重量越小,越不利于种子萌发。Morse & Schmitt^[15]和 McAlpine & Jesson^[26]分别以入侵草本植物叙利亚马利筋(*A. syriaca*)和灌木物种达尔文小檗(*Berberis darwinii*)种子为材料的研究结论与上述结果一致,有关其他乔木树种的研究也有类似报道^[1,24]。der Weduwen & Ruxton 认为风播植物在初始扩散过程中的种子可能较轻,萌发率也较低,而那些能实现远距离扩散并在新环境中成功定植的物种,其种子质量通常较高,且受多次扩散的影响较大^[24],例如,初始扩散后的挪威槭(*A. platanoides*)、桤叶槭(*A. negundo*)和臭椿(*A. altissima*)种子在食草动物或水流介导下的二次扩散可能会增加成功发芽的几率^[11,41-42]。

本研究还发现,尽管 9 种槭树种子经清水及赤霉素溶液浸泡,但萌发率仍较低,甚至个别种的萌发率不足 20%,且 9 种槭树的种子萌发率也均有所不同;另外,即使拧筋槭、白牛槭种子重量较大,但其萌发率较其它种的小,上述结果表明槭树种子的萌发能力在不同种间差异较大,究其原因可能与种子本身的休眠程度、种皮厚度等生物学特性有关^[25]。此外,外界环境也是影响种子萌发的重要因素,野外调查发现,长白山区的花楷槭和小楷槭多分布于高海拔地段,其余槭树多分布于低海拔地段,海拔梯度上的温度差异可能对其萌发及种群分布具有重要影响,本试验是在智能人工气候箱控制的 25℃ 恒温条件下进行,这一温度条件可能不利于部分槭树种子萌发,且植物种不同,种子萌发所需的最适温度也不同^[25]。另据报道变温或贮藏(干贮藏和冷层积)是槭树种子萌发的必要条件^[25]。因此,生物学特性、温度以及贮藏条件如何影响不同槭树种子萌发还需进一步研究。

4 结论

本研究以 9 种槭树的成熟果实为材料,通过模拟翅果从母株上垂直降落的速度及不同风速下的水平扩散距离,得到以下结论:

(1) 翅果形态性状间的“权衡”可是槭属植物果实适应风力扩散的重要机制,但翅果形态并不是最佳分类指标,而翅载力能较好地反映物种的风散播能力。

(2) 翅果在空气中停留的时间越长,其沉降速度越小,被风吹得越远,有助于植物物种广泛散布其后代,且强风有助于提高翅果的扩散能力。

(3) 沉降速度最慢的花楷槭在不同风速下的水平扩散距离均最远,其实现翅果远距离扩散和扩大分布范围的概率也更高;沉降速度最快的拧筋槭水平扩散距离最短;二次扩散可能是翅果类物种种群传播和拓植的重要机制。

(4) 水平方向上扩散距离体现了种子的优劣。即扩散距离越远,种子重量越低,越不利于种子萌发。

参考文献 (References):

- [1] Matlack G R. Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. *American Journal of Botany*, 1987, 74(8): 1150-1160.
- [2] Anand M, Langille A. A model-based method for estimating effective dispersal distance in tropical plant populations. *Theoretical Population Biology*, 2010, 77(4): 219-226.
- [3] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 1970, 104(940): 501-528.
- [4] Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees//Den Boer P J, Gradwell G R, eds. *Dynamics of Populations*. Wageningen: PUDOC, 1971: 298-312.

- [5] Howe H F, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 201-228.
- [6] 刘延, 董合干, 刘彤, 王寒月, 王瑞丽, 马倩倩, 赵文轩, 李秋霞. 豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子萌发与入侵扩散关系. *生态学报*, 2019, 39(24): 9079-9088.
- [7] 李宏俊, 张知彬. 动物与植物种子更新的关系 II. 动物对种子的捕食、扩散、贮藏及与幼苗建成的关系. *生物多样性*, 2001, 9(1): 25-37.
- [8] 郝建华, 强胜, 杜康宁, 郜元兴. 十种菊科外来入侵种连萼瘦果风力传播的特性. *植物生态学报*, 2010, 34(8): 957-965.
- [9] 谭珂, 董书鹏, 卢涛, 张亚婧, 徐诗涛, 任明迅. 被子植物翅果的多样性及演化. *植物生态学报*, 2018, 42(8): 806-817.
- [10] Nathan R, Safriel U N, Noy-Meir I. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology*, 2001, 82(2): 374-388.
- [11] Kowarik I, Säumel I. Water dispersal as an additional pathway to invasions by the primarily wind-dispersed tree *Ailanthus altissima*. *Plant Ecology*, 2008, 198(2): 241-252.
- [12] Coker T L R, Rozsypálek J, Edwards A, Harwood T P, Butfoy L, Buggs R J A. Estimating mortality rates of European ash (*Fraxinus excelsior*) under the ash dieback (*Hymenoscyphus fraxineus*) epidemic. *Plants, People, Planet*, 2019, 1(1): 48-58.
- [13] Davis C C, Anderson W R, Donoghue M J. Phylogeny of Malpighiaceae: evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. *American Journal of Botany*, 2001, 88(10): 1830-1846.
- [14] Davis C C, Bell C D, Mathews S, Donoghue M J. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(10): 6833-6837.
- [15] Morse D H, Schmitt J. Propagule size, dispersal ability, and seedling performance in *Asclepias syriaca*. *Oecologia*, 1985, 67(3): 372-379.
- [16] Jongejans E, Telenius A. Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae). *Plant Ecology*, 2001, 152(1): 67-78.
- [17] 田旭平, 韩有志. 绒毛白蜡二态型果实的扩散特征. *生态学报*, 2018, 38(4): 1293-1300.
- [18] Sarneel J M, Beltman B, Buijze A, Groen R, Soons M B. The role of wind in the dispersal of floating seeds in slow-flowing or stagnant water bodies. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(1): 262-274.
- [19] 徐廷志. 槭属的系统演化与地理分布. *云南植物研究*, 1998, 20(4): 383-393.
- [20] 潘春芳, 张春雨, 赵秀海, 夏富才, 周海成, 王云. 不同林龄阔叶红松林林下簇毛槭的性比格局及雌雄个体的空间分布. *生物多样性*, 2010, 18(3): 292-299.
- [21] Peroni P A. Seed size and dispersal potential of *Acer rubrum* (Aceraceae) samaras produced by populations in early and late successional environments. *American Journal of Botany*, 1994, 81(11): 1428-1434.
- [22] Lentink D, Dickson W B, van Leeuwen J L, Dickinson M H. Leading-edge vortices elevate lift of autorotating plant seeds. *Science*, 2009, 324(5933): 1438-1440.
- [23] Tennakone K. Aerodynamics and right-left symmetry in wind dispersal of maple, dipterocarps, conifers and some genera of apocyanaceae and magnoliaceae. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka*, 2017, 45(3): 201-217.
- [24] der Weduwen D, Ruxton G D. Secondary dispersal mechanisms of winged seeds: a review. *Biological Reviews*, 2019, 94(5): 1830-1838.
- [25] 林士杰, 赵珊珊, 张忠辉, 王梓默, 姚旭东, 张大伟, 周旭昌, 杨雨春, 王君, 包广道. 槭树属植物种子休眠因素及打破种子休眠方法研究进展. *种子*, 2016, 35(11): 51-54.
- [26] McAlpine K G, Jesson L K. Linking seed dispersal, germination and seedling recruitment in the invasive species *Berberis darwinii* (Darwin's barberry). *Plant Ecology*, 2008, 197(1): 119-129.
- [27] Caughlin T T, Ferguson J M, Lichstein J W, Bunyavejchewin S, Levey D J. The importance of long-distance seed dispersal for the demography and distribution of a canopy tree species. *Ecology*, 2014, 95(4): 952-962.
- [28] Zimmermann A P L, Fleig F D, Marangon G P. Determination of the effective dispersal distance of *Cabralea canjerana*. *Floresta e Ambiente*, 2015, 22(2): 204-210.
- [29] Andersen M C. Diaspore morphology and seed dispersal in several wind-dispersed Asteraceae. *American Journal of Botany*, 1993, 80(5): 487-492.
- [30] Andersen M C. An analysis of variability in seed settling velocities of several wind-dispersed Asteraceae. *American Journal of Botany*, 1992, 79(10): 1087-1091.
- [31] Bewley J D. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 1997, 9(7): 1055-1066.
- [32] 冯秋红, 李登峰, 于涛, 李俊清, 马文宝, 张雷. 极小种群野生植物梓叶槭的种实表型变异特征. *生物多样性*, 2020, 28(3): 314-322.
- [33] Tackenberg O. Modeling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monographs*, 2003, 73(2): 173-189.
- [34] Nathan R, Katul G G. Foliage shedding in deciduous forests lifts up long-distance seed dispersal by wind. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(23): 8251-8256.
- [35] Augspurger C K. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany*, 1986, 73(3): 353-363.
- [36] Azuma A, Yasuda K. Flight performance of rotary seeds. *Journal of Theoretical Biology*, 1989, 138(1): 23-53.
- [37] 诸葛晓龙, 朱敏, 季璐, 崔旭红. 入侵杂草小飞蓬和钻形紫菀种子风传扩散生物学特性研究. *农业环境科学学报*, 2011, 30(10): 1978-1984.
- [38] Venturas M, Nanos N, Gil L. The reproductive ecology of *Ulmus laevis* Pallas in a transformed habitat. *Forest Ecology and Management*, 2014, 312: 170-178.
- [39] Wall S B V. The role of animals in dispersing a "wind-dispersed" pine. *Ecology*, 1992, 73(2): 614-621.
- [40] Gallegos S C, Hensen I, Schleuning M. Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. *Journal of Ecology*, 2014, 102(3): 659-666.
- [41] Säumel I, Kowarik I. Propagule morphology and river characteristics shape secondary water dispersal in tree species. *Plant Ecology*, 2013, 214(10): 1257-1272.
- [42] Planchuelo G, Catalán P, Delgado J A. Gone with the wind and the stream: dispersal in the invasive species *Ailanthus altissima*. *Acta Oecologica*, 2016, 73: 31-37.