

十种带翅植物种子形态特征与风传播能力的研究

王思雨, 吴建国*

(中国环境科学研究院生态所, 环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室, 北京 100012)

摘要: 为了揭示带翅植物风传播特征与种子性状间的关系, 明确种子风传播机制和植物迁移能力, 该研究以 10 种典型风传播植物为对象, 以手工法采集了植物种子并在室内测定其形态特征, 以沉降法测定了种子沉降速度, 采用 Pearson 相关系数分析、逐步回归和主成分方法分析了植物种子沉降速度与形态指标关系。结果表明: (1) 10 种植物种子沉降速度范围为 0.477 0~2.016 6 m·s⁻¹ (变异系数 5.8%~20.0%)。在单位风速条件下, 种子水平传播距离范围为 0.59~94.34 m, 其中云杉种子传播最远 (94.34 m)、松叶猪毛菜种子传播最近 (0.59 m)。(2) 10 种植物种子形态指标差异显著 ($P<0.05$), 细裂槭种子千粒重、翅载力最大, 种翅长/质量、种翅宽/质量、种翅长宽比/质量最小; 白蜡树种子长度、种子长宽比、种翅长度、种翅长宽比、种子长/种翅长最大, 种子宽度最小; 甘肃枫杨种子宽度、种翅宽度最大, 种子长宽比、种翅长宽比/质量最小; 松叶猪毛菜种子千粒重、种子长度、种翅长度、种子宽度均最小; 木猪毛菜种翅长宽比最小; 臭椿种子长/种翅长最小; 云杉种翅长/质量、种翅宽/质量、种翅长宽比/质量最大而翅载力最小。(3) 植物种子沉降速度与种子长度、种子长/种翅长、翅载力呈显著正相关性 ($P<0.05$); 在种子沉降速度与形态特征指标逐步回归方程中, 大果青杆、松叶猪毛菜种子种翅宽/质量, 油松、木猪毛菜种翅长/质量, 云杉种子质量, 甘肃枫杨种子长/种翅长, 白蜡树种翅长宽比, 霸王、细裂槭、臭椿翅载力指标系数达到显著水平 ($P<0.05$); 主成分分析表明, 种翅宽/质量、种子长宽比、种子长/种翅长和翅载力对 10 种植物种子沉降速度影响最大。结论: 影响不同植物种子沉降速度因素存在差异, 但翅载力是影响种子沉降速度最关键因素。

关键词: 种子风传播, 种翅形态特征, 沉降速度, 逐步回归, 主成分分析

Seed morphological characteristics and wind dispersal ability of ten winged plants

WANG Siyu, WU Jianguo*

(Key Laboratory of Regional Ecological Process and Function Assessment for Environmental Protection, Institute of Ecology, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China)

基金项目: 国家重点研发计划项目 (No.2022YFF0802304); 西藏自治区重点研发与转化项目 (XZ202501ZY0119)。

第一作者: 王思雨 (1998—), 硕士, 主要研究方向为气候变化对植物影响与适应, (E-mail) huacishu0817@126.com。

***通信作者:** 吴建国 (1971—), 博士, 研究员, 主要研究方向为气候变化与应对, (E-mail) wujg@cares.org.cn。

Abstract: To identify the relationship between wind dispersal characteristics and seed traits in winged-seed plants for deepening the understanding of wind-driven seed dispersal mechanisms and plant migration capabilities, seeds of ten typical wind-dispersed plant species were manually collecting in field, and morphological traits were measuring in the laboratory, seed settling velocity was determined using the terminal velocity method, the relationships between seed settling velocity and morphological indices were analyzed using Pearson correlation analysis, stepwise regression analysis, and principal component analysis (PCA). The results were as follows: (1) The settling velocities of seeds from the ten species ranged from 0.4770 to 2.0166 m·s⁻¹ with the coefficient of variation as 5.8- 20.0, and their horizontal dispersal distance per unit wind speed ranged from 0.59 m to 94.34 m, with *Picea asperata* seeds dispersing the farthest (94.34 m) and *Salsola laricifolia* seeds the shortest distance (0.59 m). (2) Seed morphological indices differences were significant among the species ($P < 0.05$); *Acer stenolobum* had the highest thousand-seed weight and wing loading but the lowest wing length/mass, wing width/mass, and wing aspect ratio/mass; *Fraxinus chinensis* had the greatest seed length, seed aspect ratio, wing length, wing aspect ratio, and seed length/wing length ratio but the smallest seed width; *Pterocarya macroptera* var. *insignis* had the largest seed width and wing width but the smallest seed aspect ratio and wing aspect ratio/mass; *Salsola laricifolia* had the smallest thousand-seed weight, seed length, wing length, and seed width; *Salsola arbuscula* had the smallest wing aspect ratio; *Ailanthus altissima* had the smallest seed length/wing length ratio; *Picea asperata* had the highest wing length/mass, wing width/mass, and wing aspect ratio/mass but the lowest wing loading. (3) Seed settling velocity showed a significant positive correlation with seed length, seed length/wing length ratio, and wing loading ($P < 0.05$). In the stepwise regression equations for settling velocity vs. morphological traits, the coefficients for wing width/mass (*Picea neoveitchii*, *Salsola laricifolia*), wing length/mass (*Pinus tabuliformis*, *Salsola arbuscula*), seed mass (*Picea asperata*), seed length/wing length ratio (*Pterocarya macroptera* var. *insignis*), wing aspect ratio (*Fraxinus chinensis*), and wing loading (*Zygophyllum xanthoxylon*, *Acer stenolobum*, *Ailanthus altissima*) reached significance ($P < 0.05$). PCA indicated that wing width/mass, seed aspect ratio, seed length/wing length ratio, and wing loading had the greatest influence on seed settling velocity. Conclusion: Factors influencing seed settling velocity differ among plant species, with wing loading being the core factor.

Key words: seed wind dispersal, morphological traits of seed wings, terminal velocity, stepwise regression, principal component analysis

种子风传播是影响植被更新格局、植物分布格局变化，并进而影响植物群落和生态系统结构与动态过程的关键因素（Willson, 1990）。在植物群落中，大约有 10%~30%、甚至 70% 的温带植物的种子或果实因具翅或毛状物而以风为动力传播种子（Willson, 1990）。植物种子形态及翅果特征是影响种子传播方式和传播距离的重要因素。系统分析植物种子沉降速度及传播潜力与种子形态特征（如种翅大小、形状和翅载力，单位种翅面积负荷种子质量）及翅果特征间的关系，对于深入理解植物种子风传播机制和预测植物迁移能力有重要的理论和实践意义。

国际上对植物种子风传播特征进行了大量观测分析。例如，Marco（2011）分析植物种子风传播短距离与长距离差异发现，栖息地异质性与生活史对种子传播有一定的影响；Venable（2008）分析美国亚利桑那州沙漠中一年生植物种子风传播发现，大多数种子传播距离不足 1 m，种子向坡下扩散距离比向坡上扩散距离远，向开阔地带扩散距离比向灌木林扩散距离要远；Pueyo（2008）在干旱区研究发现，种子短距离传播有助于维持植被生物量。也有研究分析了种子风传播距离与脱落和种子所处位置关系，如分析发现在荷兰气象条件下植物通过硬性风速阈值来增加种子长距离传播，低于该阈值时种子将不会释放（Treep et al., 2018）。在自然条件下，7 种风传播物种中有 6 种存在类似偏向于较高风速非随机的脱落特征，并且在风速超过 $5\sim 6\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 条件下才脱落；Teller（2015）研究发现，花序中心种子比靠近边缘种子更容易脱落（Treep et al., 2018），且沉降速度更慢。在微风条件下，沉降速度慢、容易脱落的位于花序中心的种子比位于边缘的种子传播更远。Wyse 等（2021）研究发现，种子性状和释放高度对种子传播有不同影响效果。同时，有研究以颗粒物在风场运动物理学过程探索了种子风传播机制（Nathan, 2011），也有研究总结了风力导致种子脱落机制，种子传播过程中与树冠或地面碰撞，二次传播、长距离传播的特征（Kim et al., 2022）。尽管这些研究结果增加了对种子风传播特征、机制与影响因素的认识，但这些研究还集中在欧美地区一些植物类群，对不同地区植物种子风传播特征还缺乏全面理解（Seale & Nakayama, 2020）。近年来，对其他地区种子风传播特征研究也引起重视，如对韩国 17 种主要森林和城市树木风传播种子沉降速度进行测量发现，不同属植物种子沉降速度相似（如冷杉属、松属），但因为种子形态特征差异，同属植物种子沉降速度却差异较大（如槭属）（Lee et al., 2022）。在我国，潘燕等(2014)比较了云南松与云南油杉种子风传播特征差异，吴红等（2021）分析了 15 种槭属植物种子风传播

特征与翅果性状间关系，张金峰等（2022）测定了长白山 10 种槭树种子沉降速度、水平扩散距离与形态特征相关性；研究发现，海南黄檀翅果传播能力主要受翅果质量和形态特征影响，翅果沉降速度与果实质量、种子质量、长度和宽度以及翅载力呈显著正相关，与翅质量比、翅面积和翅展长宽比呈显著负相关，翅果传播种内变异在很大程度上由翅果质量和形态特征决定（Song et al., 2020）。总体上，我国研究还局限在槭属、云南松、云南油杉与黄檀等，研究结果反映了种子风传播特征与种子形态特征关系的复杂性。此外，分析不同形态霸王和沙拐枣属植物种子性状对种子风力传播影响发现，种子初级和次级风传播间存在依赖于环境条件权衡，这种权衡源自翅载力与垂直投影与水平投影比（ v/h 比值）之间正相关性： v/h 比值增加不仅通过增加种子在风中拦截率来促进在光滑表面上二次传播，而且通过增加翅载力及种子沉降速度来减少初次传播距离（Zhu et al., 2019）。值得一提的是，吴建国（2017, 2019）提出了植物种子风传播核的概率模型及基于风速随机变量的种子风传播距离的概率模型。在这些模型中，种子风传播核指在风力作用下，种子传播的概率分布函数，表示一粒种子在风力驱动下落在距离母体植物特定位置的概率密度，描绘了种子传播到不同距离的概率分布特征。另外，吴建国和徐天莹（2018）模拟了气候变化对东北 6 种蒲公英种子风传播距离的影响。总体上，我国学者探索了一些植物种子风传播的特征，但对更多温带植物种子风传播特征及影响因素还缺乏系统研究。为此，本研究以秦岭、华北及贺兰山为研究范围，通过野外采集 10 种带翅的植物种子，室内测定种子形态特征与沉降速度及采用相关分析与回归分析方法等，拟探讨以下问题：（1）不同植物种子形态和沉降速度特征；（2）不同植物种子水平风传播距离；（3）植物种子沉降速度与形态特征关系。通过这些问题的回答，以期为深入理解不同植物种子风传播机制及预测这些植物潜在迁移扩散能力提供依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

考虑到我国温带种子风传播植物的地理分布和种子采集有效性，在 2023 年 8 月和 11 月，种子已经充分成熟期，在陕西秦岭、北京朝阳和宁夏与内蒙交界的贺兰山范围，选择大果青杆（*Picea neoveitchii*）、油松（*Pinus tabulaeformis*）、云杉（*Picea asperata*）、甘肃枫杨（*Pterocarya macroptera*）、白蜡树（*Fraxinus chinensis*）、霸王（*Zygophyllum xanthoxylum*）、细裂槭（*Acer pilosum* var. *Stenolobum*）、臭椿（*Ailanthus altissima*）、木猪毛菜（*Xylosalsola arbuscula*）和松叶猪毛菜（*Oreosalsola laricifolia*）进行了种子采集（表 1）。为使采集的种子具有充分的代表性，对种子较多的植物采集 5 株，对种子稀少植物采集 10 株。在采集种子时，在这些植物集中分布区，考虑每株植物东、南、西和北 4 个方向，以及树冠

顶部、中部和下部，用高枝剪随机剪取不同乔木植物翅果，用普通修枝剪采集灌木种子。对采集植物种子进行初选，挑出那些破损或受伤的种子，对保留的完好种子充分混匀。为了保持种子完整特征，在通风但遮阳房间进行充分风干（不少于3个月、种子含水率小于0.1%）。为了准确测定种子风传播特征，对每种植物，随机挑选经风干处理后的50粒翅果完好的种子，在密闭无风室内，分别测定各种种子形态指标与风传播特征。在测定过程中发现细裂槭双翅极易断裂，造成测定难以有效进行，因此取单翅进行了测定。

表 1 植物名录和种子采集地点
Table 1 Plant list and seed collection site

| 植物物种 Plant species | 采集地点 Collection site | 纬度 Latitude | 经度 Longitude |
|--|-----------------------|-------------|--------------|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | 秦岭 Qinling Mountains | 33°48'16"N | 107°31'06"E |
| 油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> | 秦岭 Qinling Mountains | 34°02'30"N | 107°20'42"E |
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | 秦岭 Qinling Mountains | 34°02'21"N | 107°19'43"E |
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | 秦岭 Qinling Mountains | 33°49'03"N | 107°35'23"E |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | 北京朝阳 Beijing Chaoyang | 40°02'29"N | 116°24'40"E |
| 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | 贺兰山 Helan Mountain | 38°30'63"N | 105°55'67"E |
| 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. <i>stenolobum</i> | 贺兰山 Helan Mountain | 38°42'87"N | 105°52'32"E |
| 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | 贺兰山 Helan Mountain | 38°56'82"N | 105°64'39"E |
| 木猪毛菜 <i>Xylosalsola arbuscula</i> | 贺兰山 Helan Mountain | 39°00'03"N | 105°76'69"E |
| 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | 贺兰山 Helan Mountain | 38°89'37"N | 105°82'15"E |

1.2 测定种子形态特征和沉降速率

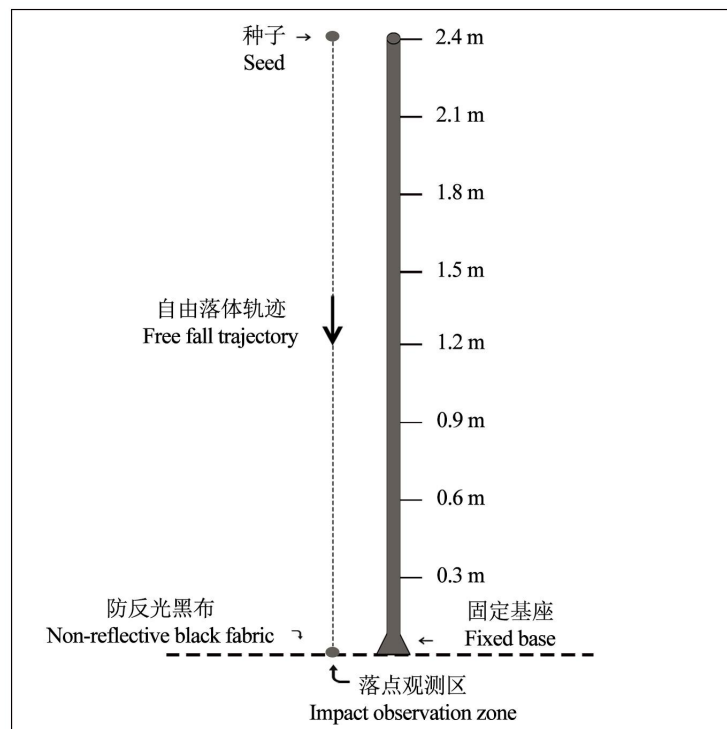


图 1 测定种子沉降速度的实验装置

Fig. 1 Experimental setup for measuring seed terminal velocity

为了确定各植物种子形态特征, 每种植物取 50 粒种子, 用精度 0.000 1 g FA 分析天平测量了每粒带翅种子干重。对每种植物, 以每粒种子纵轴长度反映种子长度、以横向最大处长度代表种子宽度, 以每粒种子种翅纵轴长度反映种翅长度、以横向最大处长度代表种翅的宽度, 以微刻度尺 (最小刻度单位 mm), 对每粒种子长度和宽度及种翅长度和宽度分别进行了测量, 并计算了种子长宽比、种翅长宽比和种子长与种翅长比指标。所有测量都重复 3 次, 每种植物共计测量 150 次。

为了确定种子沉降速度, 在密闭无风室内, 使用长 2.4 m 长杆式沉降装置 (不锈钢制、外径 3 cm, 每 0.3 m 标注刻度、共 8 个标注点) (图 1), 以镊子夹住种子, 使其分别从沉降装置杆的 0.3、0.6、0.9、1.2、1.5、1.8、2.1、2.4 m 处自由落下, 以秒表记录落地所用时间, 与形态特征测定对应, 每种植物各取 50 粒种子, 每粒种子重复测定 3 次, 用式 (1) 计算种子沉降速度 v 。

$$v = \frac{h}{t} \quad (1)$$

式中: v 为种子沉降速度(m/s); h 为种子释放高度(m); t 为种子沉降时间(min)。

1.3 分析种子风传播特征指标参数

为了确定不同植物种子风传播特征, 选择 4 类指标反映种子风传播的特征, 包括 (1)种翅长与种子质量比: 反映单位质量种翅长度; (2)种翅宽与种子质量比: 反映单位质量的种翅宽度; (3)种翅长宽比与种子质量比: 反映单位质量的种翅长宽比; (4)翅载力: 风力传播的常用结构参数, 用来表征物种的扩散能力, 是指单位种翅面积的种子总质量, 其中种翅面积以种翅长宽积近似表示。

考虑到在已知种子沉降速度与沉降高度条件下, 通过已知风速可以计算种子水平传播距离, 且该距离与种子沉降高度和沉降速度之比成正比, 见式 (2)、(3) (吴建国, 2019), 本研究以种子沉降高度与沉降速度比反映单位风速下种子水平传播距离。

$$x = \frac{h \times v_a}{v_{y \max}} \quad (2)$$

$$\frac{x}{v_a} = \frac{h}{v_{y \max}} \quad (3)$$

在式 (2) 和 (3) 中: x 为种子水平传播距离(m); h 为种子沉降高度(m); v_a 为种子在 t 时刻的水平运动速度($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$); $v_{y \max}$ 表示种子在 t 时刻沉降速度 ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$); 种子沉降高度以植株

最大高度近似表示。通过公式（2）和（3）可以反映各植物种子在单位风速下的水平传播能力，本研究将以式（3）表征种子在单位风速下水平传播距离。

1.4 分析种子沉降速度与形态特征关系

在 Excel 2013 软件中，根据各植物种子沉降时间随沉降高度变化趋势绘制散点图。通过计算散点图趋势线斜率来反映种子沉降速度。在 SPSS 27.0 软件中，以单因素方差分析法和 LSD（least significant digit）多重比较法（ $\alpha=0.05$ ）确定各种植物形态特征指标间差异显著性，包括分析各植物种子与种翅形态特征指标、种子风传播能力指标的差异性。

在 SPSS 27.0 软件中，通过 Pearson 相关系数法分析各植物种子沉降速度与形态特征指标间的相关性。以沉降速度为因变量，以种子形态因子为自变量，通过逐步回归分析法识别影响植物种子沉降速度的关键因素，通过主成分分析法识别影响所有植物种子沉降速度的综合因素。

在进行主成分分析中，为了消除测定各树种翅果形态特征各指标的量纲和数量级对评价结果的影响，对原始数据进行了标准化处理，得到均值为 0，标准差为 1 的无量纲数据。根据相关性矩阵，分析各变量之间的相关关系。为了避免回归方程中的共线性问题，对变量进行了主成分分析。在进行主成分分析前，进行了 KMO（检验原始变量之间的简相关系数和偏相关系数的相对大小）和巴特利特检验（检验相关阵中各变量间的相关性）， $KMO=0.643$ （ $P<0.01$ ）。

2 结果与分析

2.1 种子风传播特征

2.1.1 种子沉降速度

不同植物种子沉降时间随沉降高度增加呈现极显著线性相关（ $P<0.01$ ）（图 2），且各拟合方程的决定系数（ R^2 ）均大于 0.99。

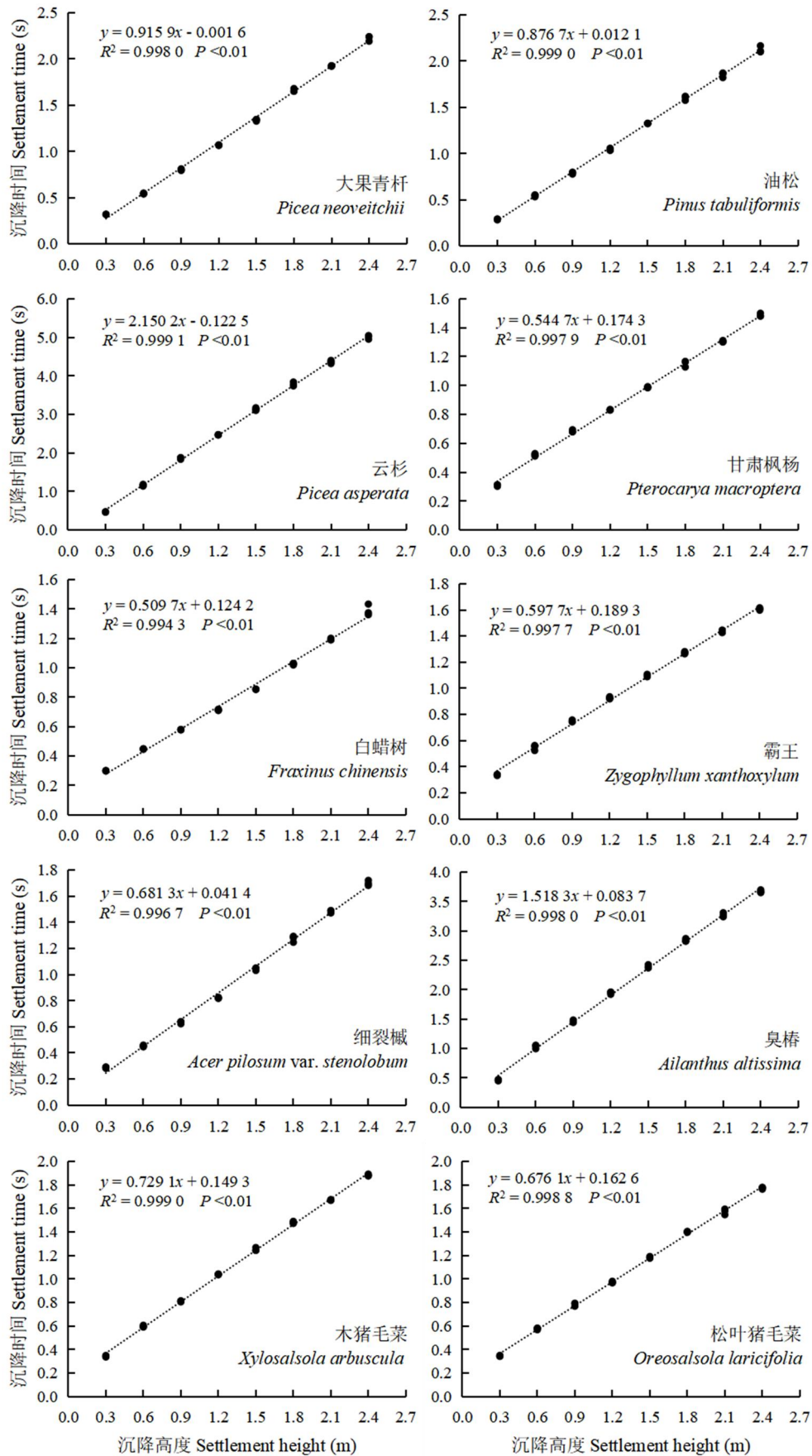


图 2 植物种子沉降时间与沉降高度关系

Fig. 2 Relationships between seed terminal time and terminal height for each plant species

10种植物种子沉降速度范围为0.477 0~2.016 6 m·s⁻¹ (变异系数为5.8%~20.0%)，其中油松种子沉降速度变异系数最大(20.0%)、霸王最小(5.8%)。10种植物种子沉降速度排序为白蜡树>甘肃枫杨>霸王>松叶猪毛菜>细裂槭>木猪毛菜>油松>大果青杆>臭椿>云杉。方差分析表明，除细裂槭与木猪毛菜、松叶猪毛菜种子沉降速度差异不显著($P>0.05$)外，其余植物种子的平均沉降速度差异均达到显著水平($P<0.05$) (表2)。

表2 植物种子沉降速度

Table 2 Comparison of plant seed terminal velocity

| 植物物种 Plant species | 沉降速度 Terminal velocity (m·s ⁻¹) | 变异系数 Coefficient of variation (%) | 植物物种 plant species | 沉降速度 Terminal velocity (m·s ⁻¹) | 变异系数 Coefficient of variation (%) |
|-----------------------------------|---|---|--|--|---|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | 1.10±0.09i | 8.6 | 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | 1.68±0.10c | 5.8 |
| 油松 <i>Pinus tabuliformis</i> | 1.20±0.24h | 20.0 | 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. <i>stenolobum</i> | 1.48±0.15de | 10.2 |
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | 0.48±0.09k | 18.1 | 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | 0.67±0.07j | 11.1 |
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | 1.88±0.29b | 15.2 | 木猪毛菜 <i>Xylosalsola arbuscula</i> | 1.42±0.26df | 18.5 |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | 2.02±0.36a | 17.7 | 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | 1.51±0.21eg | 13.9 |

注：表中数值为平均值±标准差，同列不同字母表示差异显著($P<0.05$)，下同。各树种样本数量 $n=50$ ，每组重复测定3次。

Note: The values in the table are the mean ± standard deviation, different letters in the same column indicate significant differences ($P<0.05$), The same below. The number of samples for each tree species $n=50$, and the measurements were repeated three times for each group.

2.1.2 单位风速下种子水平传播距离

在单位风速条件下，不同植物种子水平传播距离不同(表3)。在单位风速条件下，10种植物种子水平传播距离范围为0.59~94.34 m，其中云杉种子传播最远(94.34 m)，松叶猪毛菜种子传播最近(0.59 m)。在单位风速条件下种子水平传播距离由远及近排序为云杉>臭椿>油松>大果青杆>甘肃枫杨>白蜡树>细裂槭>木猪毛菜>霸王>松叶猪毛菜。

表3 植物种子风传播能力参数

Table 3 Wind dispersability parameters of plant seeds

| 植物物种 Plant species | 沉降高度 Terminal height (m) | 传播距离 Dispersal distance (m) | 植物物种 Plant species | 沉降高度 Terminal height (m) | 传播距离 Dispersal distance (m) |
|-------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | 20 | 18.19 | 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | 1 | 0.60 |
| 油松 <i>Pinus tabuliformis</i> | 25 | 20.92 | 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. | 5 | 3.37 |

| | | | | | | |
|-----------------------------------|----|-------|------------------------------|--------------------------------------|-----|-------|
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | 45 | 94.34 | <i>stenolobum</i> | 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | 20 | 30.04 |
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | 15 | 7.97 | 木猪毛菜 | | 1 | 0.70 |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | 15 | 7.44 | <i>Xylosalsola arbuscula</i> | 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | 0.9 | 0.59 |

2.2 种子与种翅形态特征

2.2.1 种子形态特征

10种植物种子千粒重范围为 3.77~117.85 g (变异系数 11.45%~57.99%), 其中云杉种子质量变异系数最大 (57.99%)、臭椿最小 (11.45%), 千粒重排序为细裂槭>甘肃枫杨>油松>霸王>大果青杆>白蜡树>臭椿>木猪毛菜>云杉>松叶猪毛菜。其中细裂槭、甘肃枫杨和油松种子千粒重与其他植物种子千粒重差异显著 ($P<0.05$), 大果青杆、白蜡树、霸王和臭椿种子千粒重差异不显著 ($P>0.05$), 云杉、木猪毛菜、松叶猪毛菜种子千粒重差异不显著 ($P>0.05$)。10种植物种子长度范围为 1.49~15.94 mm (变异系数 8.03%~71.72%), 其中臭椿种子长度变异系数最大 (71.72%)、油松最小 (8.03%), 种子长度排序为白蜡树>大果青杆>甘肃枫杨>细裂槭>油松>霸王>臭椿>云杉>木猪毛菜>松叶猪毛菜, 其中油松和霸王、云杉和木猪毛菜、甘肃枫杨和细裂槭差异不显著 ($P>0.05$)。10种植物种子宽度为 1.25~7.51 mm (变异系数 7.97%~34.36%), 其中臭椿种子宽度变异系数最大 (34.36%), 白蜡树最小 (7.97%), 种子宽度排序为甘肃枫杨>细裂槭>大果青杆>油松>臭椿>霸王>木猪毛菜>白蜡树>云杉>松叶猪毛菜, 其中白蜡树和木猪毛菜、白蜡树和云杉种子宽度差异不显著 ($P>0.05$)。10种植物种子长宽比范围为 1.05~7.85 (变异系数 7.75%~22.87%), 白蜡树种子长宽比变异系数最大 (34.36%), 大果青杆最小 (7.75%), 种子长宽比排序为白蜡树>霸王>云杉>大果青杆>臭椿>油松>木猪毛菜>松叶猪毛菜>细裂槭>甘肃枫杨, 其中白蜡树、霸王与其他植物种子宽度差异显著 ($P<0.05$) (表 4)。

表 4 植物种子形态特征
Table 4 Morphological characteristics of plant seeds

| 植物物种 Plant species | MA (g) | CVA (%) | SL (mm) | CVA (%) | SW (mm) | CVA (%) | RS | CVA (%) |
|-----------------------------------|-------------|---------|-------------|---------|-------------|---------|------------|---------|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | 38.21±0.17d | 21.57 | 9.37±0.85b | 9.07 | 5.00±0.43c | 8.57 | 1.88±0.14c | 7.75 |
| 油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> | 59.89±1.80c | 27.89 | 7.11±0.57d | 8.03 | 4.23±0.39d | 9.15 | 1.69±0.16c | 9.24 |
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | 4.29±0.05e | 57.99 | 3.13±0.62f | 19.70 | 1.97±2.33h | 18.44 | 1.89±0.32c | 19.94 |
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | 88.04±0.32b | 18.18 | 7.84±1.05c | 13.35 | 7.51±0.86a | 11.47 | 1.05±0.10d | 9.40 |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | 37.99±0.14d | 18.79 | 15.94±3.18a | 19.98 | 2.05±0.16gh | 7.97 | 7.85±1.78a | 22.87 |

| | | | | | | | | |
|--|--------------|-------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|
| 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | 46.26±0.32d | 34.29 | 6.95±0.72d | 10.39 | 2.74±0.38f | 13.70 | 2.57±0.38b | 14.79 |
| 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. <i>stenolobum</i> | 117.85±0.50a | 21.39 | 7.74±0.92c | 11.91 | 6.55±0.71b | 10.90 | 1.19±0.12d | 9.84 |
| 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | 34.37±0.08d | 11.45 | 6.36±0.72e | 71.72 | 3.65±0.34e | 34.36 | 1.75±0.20c | 20.34 |
| 木猪毛菜 <i>Xylosalsola arbuscula</i> | 7.80±0.06e | 36.28 | 2.88±0.32f | 32.47 | 2.35±0.34g | 33.70 | 1.24±0.17d | 16.84 |
| 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | 3.77±0.02e | 28.92 | 1.49±0.1g | 12.64 | 1.25±0.19i | 14.84 | 1.20±0.09d | 7.89 |

注：MA 表示千粒重；CVA 表示变异系数 (%)；SL 表示种子长度；SW 表示种子宽度；RS 表示种子长宽比。

Note: MA indicates 1000-grain mass; CVA indicates coefficient of variation (%); SL indicates seed length; SW indicates seed width; RS indicates ratio of seed length to seed width.

2.2.2 种翅形态特征

10 种植物种翅长度范围为 5.42~44.74 mm (变异系数 3.93%~17.20%)，其中霸王种子种翅长度变异系数最大 (17.20%)、臭椿最小 (3.93%)，种翅长度排序为臭椿>白蜡树>细裂槭>甘肃枫杨>大果青杆>油松>霸王>云杉>木猪毛菜>松叶猪毛菜，其中霸王和云杉差异不显著 ($P>0.05$)。10 种植物种翅宽度范围为 4.32~13.08 mm (变异系数 5.79%~17.84%)，其中甘肃枫杨种子种翅宽度变异系数最大 (17.84%)、臭椿最小 (5.79%)，种翅宽度排序为甘肃枫杨>大果青杆>臭椿>细裂槭>油松>霸王>木猪毛菜>云杉>松叶猪毛菜>白蜡树，其中细裂槭、臭椿与其余各种植物差异显著 ($P<0.05$)。10 种植物种翅长宽比范围为 1.14~8.78 (变异系数 5.29%~21.95%)，其中白蜡树种子的种翅长宽比变异系数最大 (21.95%)、臭椿最小 (5.29%)，种翅长宽比排序为白蜡树>臭椿>云杉>细裂槭>油松>霸王>甘肃枫杨>大果青杆>松叶猪毛菜>木猪毛菜，其中白蜡树、臭椿、甘肃枫杨、大果青杆与其他植物种翅长宽比差异显著 ($P<0.05$)。10 种植物种子长/种翅长为 0.14~0.43 (变异系数 6.91%~18.33%)，云杉种子长/种翅长变异系数最大 (18.33%)，大果青杆最小 (6.91%)，种子长/种翅长排序为白蜡树>大果青杆>霸王>木猪毛菜>油松>甘肃枫杨>松叶猪毛菜>细裂槭>云杉>臭椿，其中云杉、白蜡树、臭椿与其他植物种子长/种翅长差异显著 ($P<0.05$) (表 5)。

表 5 种植物种翅形态特征
Table 5 Morphological traits of seed wings for plant species

| 植物物种 Plant species | WL(mm) | CVA (%) | WW(mm) | CVA (%) | RW | CVA (%) | RL | CVA (%) |
|-------------------------------|-------------|---------|-------------|---------|------------|---------|------------|---------|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | 23.05±1.74e | 7.57 | 12.90±1.12a | 8.72 | 1.79±0.11f | 6.25 | 0.41±0.03b | 6.91 |
| 油松 <i>Pinus tabuliformis</i> | 19.60±1.77f | 9.04 | 7.69±0.69d | 9.04 | 2.56±0.26d | 10.23 | 0.36±0.03c | 7.97 |
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | 17.61±2.87g | 16.27 | 5.71±0.42e | 7.28 | 3.09±0.48c | 15.67 | 0.18±0.03f | 18.33 |

| | | | | | | | | |
|--|-------------|-------|-------------|-------|------------|-------|-------------|-------|
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | 27.23±3.65d | 13.39 | 13.08±2.33a | 17.84 | 2.12±0.30e | 14.49 | 0.29±0.04d | 14.94 |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | 37.12±3.95b | 10.64 | 4.32±0.54f | 12.57 | 8.78±1.89a | 21.95 | 0.43±0.07a | 15.54 |
| 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | 17.73±3.05g | 17.20 | 7.47±0.99d | 13.22 | 2.37±0.20d | 8.31 | 0.40±0.06b | 16.64 |
| 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. <i>stenolobum</i> | 29.09±3.35c | 11.53 | 9.56±0.95c | 9.95 | 3.05±0.27c | 8.85 | 0.27±0.04e | 14.99 |
| 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | 44.74±1.76a | 3.93 | 10.99±0.64b | 5.79 | 4.08±0.21b | 5.29 | 0.14±0.02g | 11.18 |
| 木猪毛菜 <i>Xylosalsola arbuscula</i> | 7.91±0.78h | 9.86 | 7.01±0.82e | 11.66 | 1.14±0.10g | 8.67 | 0.37±0.06c | 14.85 |
| 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | 5.42±0.62i | 11.41 | 4.65±0.47f | 10.18 | 1.17±0.09g | 7.77 | 0.28±0.05de | 16.80 |

注：WL 表示种翅长度；WW 表示种翅宽度；RW 表示种翅长宽比；RL 表示种子长/种翅长。

Note: WL indicates wing length; WW indicates wing width; RW indicates ratio of wing length to wing width; RL indicates ratio of seed length to wing length.

2.2.3 综合形态特征参数

10种植物种翅长/质量范围为 253.00~5 046.08 mm·g⁻¹ (变异系数 10.01%~46.98%)，其中油松种子种翅长/质量变异系数最大 (46.98%)、臭椿最小 (10.01%)，种翅长/质量排序为云杉>松叶猪毛菜>臭椿>木猪毛菜>白蜡树>大果青杆>油松>霸王>甘肃枫杨>细裂槭，其中云杉、松叶猪毛菜与其他植物种翅长/质量差异显著 ($P<0.05$)。10种植物种翅宽/质量范围为 83.27~1 631.36 mm·g⁻¹ (变异系数 9.53%~48.97%)，其中松叶猪毛菜种子种翅宽/质量变异系数最大 (48.97%)、臭椿最小 (9.53%)，种翅宽/质量排序为云杉>松叶猪毛菜>木猪毛菜>大果青杆>臭椿>油松>霸王>甘肃枫杨>白蜡树>细裂槭，其中云杉、松叶猪毛菜、木猪毛菜与其他植物种翅宽/质量差异显著 ($P<0.05$)。10种植物种翅长宽比/质量为 25.09~891.49 (变异系数 14.68%~47.94%)，其中油松种子种翅长宽比/质量变异系数最大 (47.94%)、臭椿最小 (14.68%)，种翅长宽比/质量排序为云杉>松叶猪毛菜>白蜡树>木猪毛菜>臭椿>油松>霸王>大果青杆>细裂槭>甘肃枫杨，其中云杉、白蜡树、松叶猪毛菜与其他植物的种翅长宽比/质量组间差异显著 ($P<0.05$)。10种植物种翅载力范围为 0.0042~0.042 6 g·cm⁻² (变异系数 8.26%~146.06%)，其中油松种子翅载力变异系数最大 (146.06%)、臭椿最小 (8.26%)，翅载力排序为细裂槭>油松>霸王>甘肃枫杨>白蜡树>松叶猪毛菜>木猪毛菜>大果青杆>臭椿>云杉，其中云杉与其他植物翅载力差异显著 ($P<0.05$) (表 6)。

表 6 植物种子综合形态特征
Table 6 Comprehensive morphological characteristics of plant seeds

| 植物物种 plant species | WLM(mm·g ⁻¹) | CVA (%) | WWM(mm·g ⁻¹) | CVA (%) | RWM | CVA (%) | WL(g·cm ⁻²) | CVA (%) |
|--|--------------------------|---------|--------------------------|---------|----------------|---------|-------------------------|---------|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | 616.33±72.43d | 11.75 | 345.28±47.70d | 13.81 | 48.17±7.11f | 14.76 | 0.0129±0.0027de | 20.55 |
| 油松 <i>Pinus tabuliformis</i> | 503.81±236.70de | 46.98 | 197.74±91.96e | 46.51 | 66.22±31.74ef | 47.94 | 0.0396±0.0578ab | 146.06 |
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | 5046.08±2292.21a | 45.43 | 1631.36±603.67a | 37.00 | 891.49±405.45a | 45.48 | 0.0042±0.0022f | 51.93 |
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | 316.13±57.26de | 18.11 | 151.13±28.40e | 18.79 | 25.09±7.31f | 29.14 | 0.0255±0.0059c | 23.10 |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | 1008.34±216.71c | 21.49 | 117.30±24.47e | 20.86 | 241.49±86.60c | 35.86 | 0.0239±0.0037c | 15.67 |
| 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | 399.05±60.06de | 15.05 | 169.84±30.40e | 17.90 | 54.71±12.48f | 22.81 | 0.0344±0.0043b | 12.44 |
| 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. <i>stenolobum</i> | 253.00±37.91e | 14.98 | 83.27±12.46e | 14.96 | 26.83±5.12f | 19.07 | 0.0426±0.0068a | 15.99 |
| 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | 1315.55±131.65c | 10.01 | 322.88±30.78d | 9.53 | 120.46±17.68de | 14.68 | 0.0070±0.0006ef | 8.26 |
| 木猪毛菜 <i>Xylosalsola arbuscula</i> | 1154.36±456.09c | 39.51 | 1014.28±381.24c | 37.59 | 168.11±72.62d | 43.19 | 0.0142±0.0049de | 34.69 |
| 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | 1625.68±741.12b | 45.59 | 1409.21±690.06b | 48.97 | 347.34±147.45b | 42.45 | 0.0156±0.0058d | 37.22 |

注：WLM 表示种翅长/质量；WWM 表示种翅宽/质量；RWM 表示种翅长宽比/质量；WL 表示翅载力。

Note: WLM indicates wing length/mass; WWM indicates wing width/mass; RWM indicates ratio of wing length to wing width/mass; WL indicates wing load.

2.3 植物种子沉降速度与种子形态特征的关系

2.3.1 种子沉降速度与形态特征相关系数

大果青杆种子沉降速度与其质量、种子宽度、种子长/种翅长间的相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)；油松种子沉降速度与其种翅长度、种子长/种翅长间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；云杉种子沉降速度与其质量、种子长度、种子长/种翅长间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)，与其种翅长度之间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；甘肃枫杨种子沉降速度与其种子长/种翅长之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)，与其种子长度之间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；白蜡树种子沉降速度与其种翅长度、种翅宽度、种子长度、种翅长宽比、种子长宽比之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)，与其质量、种子长/种翅长之间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；霸王种子沉降速度与其种翅长度、种子长/种翅长间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；细裂槭

种子沉降速度与其种翅长度、种子长/种翅长之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)，与其种翅宽度之间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；臭椿种子沉降速度与其种子长/种翅长间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)，与其质量间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；木猪毛菜种子沉降速度与其质量之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)；松叶猪毛菜的种子沉降速度与其质量、种翅长度、种子长度、种子宽度、种子长/种翅长之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$) (表 7)。

表 7 种子沉降速度与形态特征之间的相关系数
Table 7 Correlation coefficients between seed terminal velocity and morphological characteristics

| 植物物种 Plant species | MA | WL | WW | SL | SW | RW | RS | RL |
|--|---------|----------|----------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | 0.391** | -0.103 | -0.242 | 0.193 | 0.410** | 0.232 | -0.196 | 0.377** |
| 油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> | 0.200 | -0.287* | -0.200 | 0.020 | -0.210 | -0.070 | 0.200 | 0.302* |
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | 0.915** | 0.333* | 0.200 | 0.684** | 0.050 | 0.260 | 0.150 | 0.443** |
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | 0.030 | -0.254 | -0.245 | 0.297* | 0.140 | 0.091 | 0.278 | 0.531** |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | 0.335* | 0.586** | -0.511** | 0.617** | -0.060 | 0.675** | 0.572** | 0.342* |
| 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | -0.200 | -0.337* | -0.240 | 0.130 | 0.230 | -0.270 | -0.165 | 0.356* |
| 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. <i>stenolobum</i> | 0.000 | -0.411** | -0.332* | 0.100 | 0.200 | -0.150 | -0.118 | 0.399** |
| 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | 0.307* | -0.200 | 0.010 | 0.270 | 0.120 | -0.190 | 0.144 | 0.362** |
| 木猪毛菜 <i>Xylosalsola arbuscula</i> | 0.851** | -0.100 | 0.120 | 0.200 | 0.210 | -0.210 | -0.020 | 0.203 |
| 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | 0.594** | -0.200 | -0.430** | 0.362** | 0.365** | 0.266 | -0.158 | 0.441** |

注：**表示相关性极显著 ($P<0.01$)；*表示相关性显著 ($P<0.05$)。MA 表示质量；WL 表示种翅长度；WW 表示种翅宽度；SL 表示种子长度；SW 表示种子宽度；RW 表示种翅长宽比；RS 表示种子长宽比；RL 表示种子长/种翅长。

Note: ** indicated a very significant correlation ($P<0.01$); * indicated significant correlation ($P<0.05$). MA indicates mass, WL indicates wing length, WW indicates wing width, SL indicates seed length, SW indicates seed width, RW indicates ratio of wing length to width, RS indicates ratio of seed length to width, RL indicates ratio of seed length to wing length.

大果青杆、油松、云杉、臭椿、木猪毛菜、松叶猪毛菜种子沉降速度与种翅长/质量之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)、甘肃枫杨、细裂槭种子沉降速度与种翅长/质量之间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；大果青杆、油松、云杉、甘肃枫杨、白蜡树、臭椿、木猪毛菜、松叶猪毛菜种子沉降速度与种翅宽/质量之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)、细裂槭种子沉降速度与种翅宽/质量之间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；油松、云杉、木猪毛菜、松叶猪毛菜种子沉降速度与种翅长宽比/质量之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)、臭椿种子沉

降速度与种翅长宽比/质量之间相关性达到显著水平 ($P<0.05$)；大果青杆、云杉、甘肃枫杨、白蜡树、霸王、细裂槭、臭椿、木猪毛菜、松叶猪毛菜种子沉降速度均与翅载力之间相关性达到极显著水平 ($P<0.01$) (表 8)。

表 8 种子沉降速度与种翅综合特征之间相关系数

Table 8 Correlation coefficients between seed terminal velocity and integrated characteristics of seed wings

| 植物物种 Plant species | LM | WM | LWM | WC |
|--|----------|----------|----------|---------|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | -0.520** | -0.566** | -0.233 | 0.536** |
| 油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> | -0.758** | -0.738** | -0.701** | 0.238 |
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | -0.506** | -0.682** | -0.526** | 0.845** |
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | -0.355* | -0.399** | -0.050 | 0.439** |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | 0.000 | -0.580** | 0.260 | 0.405** |
| 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | -0.200 | 0.000 | -0.020 | 0.380** |
| 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. <i>stenolobum</i> | -0.360* | -0.288* | -0.090 | 0.580** |
| 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | -0.453** | -0.365** | -0.332* | 0.526** |
| 木猪毛菜 <i>Xylosalsola arbuscula</i> | -0.876** | -0.875** | -0.816** | 0.835** |
| 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | -0.728** | -0.739** | -0.674** | 0.655** |

注：**表示相关性极显著 ($P<0.01$)；*表示相关性显著 ($P<0.05$)。LM 表示种翅长/质量；WM 表示种翅宽/质量；LWM 表示种翅长宽比/质量；WC 表示翅载力。

Note: ** indicated a very significant correlation ($P<0.01$); * indicated significant correlation ($P<0.05$). LM indicates wing length/mass; WM indicates wing width/mass; LWM indicates ratio of wing length to wing width/mass; WC indicates wing load.

各植物种子沉降速度与单位风速下种子水平传播距离参数之间呈现极显著负相关性 ($r=-0.783$, $P<0.01$)。

2.3.2 影响每种植物种子沉降速度关键因素

方差分析表明，10 组逐步回归模型显著性 P 值均小于 0.01，说明各方程中的自变量与因变量存在显著相关关系。通过逐步回归分析，从 12 个自变量中筛选出影响各种植物种子沉降速度关键变量，其中云杉、木猪毛菜、油松模型拟合优度较高。模型显示，大果青杆和松叶猪毛菜种子沉降速度主要受种翅宽/质量的影响；油松种子沉降速度主要受种翅长/质量、种翅宽度、质量的影响；云杉种子沉降速度主要受质量、种翅宽/质量、种子长度、种翅宽度的影响；甘肃枫杨种子沉降速度主要受种子长/种翅长的影响；白蜡树种子沉降速度主要受种翅长宽比、质量、种子长/种翅长的影响；霸王和臭椿种子沉降速度主要受翅载力、种翅长宽比的影响；细裂槭种子沉降速度主要受翅载力的影响；木猪毛菜种子沉降速度主要受种翅长/质量、质量、种翅长宽比/质量的影响 (表 9)。

表 9 种子沉降速度与形态特征的逐步回归分析

Table 9 Stepwise regression analysis of seed terminal velocity and morphological characteristics

| 植物物种 Plant species | 模型 (标准化系数) Model (standardized coefficients) | 调整后 R^2 Adjusted R^2 | F 值 F value | ANOVA 分析 P 值 ANOVA analysis P value |
|--|--|-----------------------------|--------------------|---|
| 大果青杆 <i>Picea neoveitchii</i> | $Y=-0.566_{X10}$ | 0.306 | 22.636 | <0.01 |
| 油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> | $Y=-0.888_{X9}-0.262_{X3}-0.221_{X1}$ | 0.660 | 32.712 | <0.01 |
| 云杉 <i>Picea asperata</i> | $Y=1.308_{X1}+0.567_{X10}+0.199_{X4}-0.138_{X3}$ | 0.913 | 128.883 | <0.01 |
| 甘肃枫杨 <i>Pterocarya macroptera</i> | $Y=0.531_{X8}$ | 0.267 | 18.860 | <0.01 |
| 白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> | $Y=0.642_{X6}+0.338_{X1}+0.209_{X8}$ | 0.593 | 24.793 | <0.01 |
| 霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> | $Y=0.428_{X12}-0.333_{X6}$ | 0.221 | 7.934 | <0.01 |
| 细裂槭 <i>Acer pilosum</i> var. <i>stenolobum</i> | $Y=0.580_{X12}$ | 0.323 | 24.335 | <0.01 |
| 臭椿 <i>Ailanthus altissima</i> | $Y=0.561_{X12}-0.265_{X6}$ | 0.318 | 12.404 | <0.01 |
| 木猪毛菜 <i>Xylosalsola arbuscula</i> | $Y=-0.912_{X9}+0.459_{X1}+0.453_{X11}$ | 0.809 | 70.095 | <0.01 |
| 松叶猪毛菜 <i>Oreosalsola laricifolia</i> | $Y=-0.739_{X10}$ | 0.536 | 57.595 | <0.01 |

注: Y 表示沉降速度; $X1$ 表示质量; $X2$ 表示种翅长度; $X3$ 表示种翅宽度; $X4$ 表示种子长度; $X5$ 表示种子宽度; $X6$ 表示种翅长宽比; $X7$ 表示种子长宽比; $X8$ 表示种子长/种翅长; $X9$ 表示种翅长/质量; $X10$ 表示种翅宽/质量; $X11$ 表示种翅长宽比/质量; $X12$ 表示翅载力。

Note: Y indicates settling velocity; $X1$ indicates mass; $X2$ indicates wing length; $X3$ indicates wing width; $X4$ indicates seed length; $X5$ indicates seed width; $X6$ indicates ratio of wing length to width; $X7$ indicates ratio of seed length to width; $X8$ indicates ratio of seed length to wing length; $X9$ indicates wing length/mass; $X10$ indicates wing width/mass; $X11$ indicates ratio of wing length to wing width/mass; $X12$ indicates wing load.

2.3.3 影响 10 种植物种子沉降速度的综合因素

前 4 个主成分特征值均大于 1, 累积方差贡献率 90.77%。其中, 第 1 主成分方差贡献率为 39.25%, 第 2 主成分的方差贡献率为 25.87%, 第 3 主成分方差贡献率为 15.01%, 第 4 主成分方差贡献率为 10.63%, 说明这 4 个主成分反映了原始变量绝大部分信息。因此, 选择前 4 个主成分代替原来的 12 个性状指标来评价 10 种植物种子风传播特征 (表 10)。

表 10 植物种子形态特征主成分的方差贡献率

Table 10 Variance contribution of principal components of morphological characteristics of plant seeds

| 主成分 Principal components | 初始特征值 Initial eigenvalue | | | 提取平方和载入 Extract sum of squares load | | |
|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|--|-------------------------|-------------------------|
| | 特征值 Eigenvalue | 方差贡献率 Proportion (%) | 累积贡献率 Cumulative (%) | 特征值 Eigenvalue | 方差贡献率 Proportion (%) | 累积贡献率 Cumulative (%) |
| | Z1 | 4.711 | 39.25 | 39.25 | 4.71 | 39.25 |
| Z2 | 3.105 | 25.87 | 65.13 | 3.11 | 25.87 | 65.13 |

| | | | | | | |
|-----|-------|-------|--------|------|-------|-------|
| Z3 | 1.801 | 15.01 | 80.14 | 1.80 | 15.01 | 80.14 |
| Z4 | 1.276 | 10.63 | 90.77 | 1.28 | 10.63 | 90.77 |
| Z5 | 0.634 | 5.28 | 96.05 | | | |
| Z6 | 0.235 | 1.96 | 98.01 | | | |
| Z7 | 0.123 | 1.02 | 99.03 | | | |
| Z8 | 0.047 | 0.40 | 99.43 | | | |
| Z9 | 0.029 | 0.24 | 99.67 | | | |
| Z10 | 0.021 | 0.18 | 99.85 | | | |
| Z11 | 0.013 | 0.11 | 99.95 | | | |
| Z12 | 0.006 | 0.05 | 100.00 | | | |

注：样本数为 500。

Note: The number of sample is 500.

表 11 显示，第 1 主成分受 X10（种翅宽/质量）影响最大，其次受 X9（种翅长/质量）、X11（种翅长宽比/质量）影响较大，且影响均为负效应；第 2 主成分主要受 X7（种子长宽比）、X6（种翅长宽比）的影响，且影响均为正效应；第 3 主成分受 X8（种子长/种翅长）影响最大，其次是受 X2（种翅长度）的影响，其中 X2（种翅长度）为正值，对第 3 主成分产生正效应，X8（种子长/种翅长）为负值，对第 3 主成分产生负效应；第 4 主成分主要受 X12（翅载力）影响最大，其次受 X1（质量）影响较大，且均对第 4 主成分产生正效应。

表 11 前四个主成分的变量系数

Table 11 Coefficients of variables for the first four principal components

| PC | X1 | X2 | X3 | X4 | X5 | X6 | X7 | X8 | X9 | X10 | X11 | X12 |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Z1 | 0.33 | 0.27 | 0.23 | 0.33 | 0.29 | 0.15 | 0.12 | 0.18 | -0.37 | -0.43 | -0.37 | 0.23 |
| Z2 | -0.16 | 0.20 | -0.32 | 0.36 | -0.28 | 0.50 | 0.54 | 0.15 | 0.13 | -0.01 | 0.18 | -0.08 |
| Z3 | 0.09 | 0.52 | 0.33 | 0.06 | 0.26 | 0.19 | -0.06 | -0.56 | 0.29 | 0.04 | 0.22 | -0.23 |
| Z4 | 0.54 | -0.06 | -0.25 | -0.06 | 0.00 | 0.08 | 0.00 | -0.14 | 0.22 | 0.13 | 0.26 | 0.69 |

注：PC 表示主成分。

Note: PC indicates principal components.

3. 讨论

本研究基于不同属植物，选择了种子质量、种翅长度、种翅宽度、种子长度、种子宽度、种翅长宽比、种子长宽比、种子长/种翅长、种翅长/质量、种翅宽/质量、种翅长宽比/质量和翅载力作为关键种子形态特征指标进行测定。因为这 12 个形态参数被认为是影响植物种子风传播特征的关键参数（张金峰等，2022；吴红等，2021）。

本研究分析的 10 种植物种子沉降速度与吴红等（2021）测定 15 种槭属植物及张金峰等（2022）分析的 9 种槭属植物种子沉降速度存在较大差异。原因包括：(1)吴红等（2021）、张金峰等（2022）分析了带翅的槭属植物，而本研究分析的 10 种植物包括了乔木与灌木不同属的植物；(2)本研究分析的 10 种植物种子翅的形状与大小特征与吴红等（2021）和张金峰等

(2022) 分析的槭属植物种翅形状与大小不同; (3) 本研究分析的 10 种植物种子质量与吴红等 (2021) 和张金峰等 (2022) 分析的槭属植物种子质量不同, 而种子质量是影响种子沉降速度的关键因素 (Wyse et al., 2021)。这些差异进一步说明了不同植物种子沉降速度差异较大 (Muller-Landau et al., 2008), 这些差异与不同植物种子形态特征密切相关 (Zhu et al., 2019)。需要指出的是, Wyse 和 Hulme (2020) 测量了多个松树物种种子质量和扩散特性, 发现在 12 个物种中, 种子质量与翅果沉降速度间存在显著正相关性, 然而种子质量与扩散之间权衡关系仅在分析的两个物种中显著。在不同植物间, 球果质量增加与种子更重、翅更长但沉降速度更高相关, 而在同一种植物内, 球果质量增加则与沉降速度降低相关。沉降速度大部分变化发生在单个树木内部, 而种子质量变化主要发生在不同树木间。在种子具有风传播特征的松属植物中, 种子质量和传播潜力间存在明显权衡关系。这可能由于球果质量增加会导致翅大小增加影响超过种子质量增加的影响。母株养分供给与种子扩散能力间也存在权衡关系, 这使得小种子比大种子扩散得更远。然而, 种子质量与扩散距离间关系因植物不同而差异较大。本研究中, 植物种子质量与扩散之间也可能存在类似权衡关系。

种子沉降速度和水平传播距离是衡量植物种子风传播能力重要指标。本研究表明, 云杉与臭椿种子沉降速度慢而水平传播能力强, 但白蜡树和甘肃枫杨种子沉降速度最快, 水平传播能力却是中等水平。这可能与这些植物植株较高有关。在单位风速条件下种子传播距离一方面与种子沉降速度成负相关 (吴红等 2021), 另一方面与植株高度有关。种子沉降高度在一定程度上可以补偿沉降速度对传播距离的限制 (Pueyo, 2008; Venable, 2008)。对不同物种间种子传播距离与种子质量和植株高度间相关性研究发现, 种子质量与平均传播距离呈正相关, 种子质量每增加 100 倍, 平均传播距离就增加 4.5 倍。然而, 植株高度每增加 5 倍, 平均传播距离增加了 4.6 倍。分析了植物的高度发现, 小种子比大种子传播得更远; 然而, 种子质量仅使模型决定系数 R^2 增加了 2%。综合分析, 高度高植物比矮植物种子传播得更远 (Thomson et al., 2011)。另外, 本研究表明, 在同等风速条件下, 植物种子沉降速度越快, 植物扩散能力越弱; 反之植物种子沉降速度越慢, 植物扩散能力越强。郝建华等 (2010) 和彭晓昶等 (2018) 研究菊科植物种子发现, 种子形态特征对沉降速度和水平扩散距离均有显著影响, 并且种子沉降速度和水平扩散距离间存在显著负相关性。这反映了植物种子沉降速度和水平传播距离是多种因子共同作用的结果。

本研究中不同植物种子质量、长度、宽度等指标的种间差异反映了不同植物在长期进化过程中形成的适应不同风力条件和传播需求多样化策略 (Pueyo et al., 2008)。如云杉高种翅长/质量和低翅载力形态特征有利于云杉占据新生境。而细裂槭高翅载力和相对较低的种翅长/

质量与其作为林下或林缘树种依赖局部扩散或动物二次传播策略相符。霸王和松叶猪毛菜等荒漠灌木种子较小、沉降速度中等或较快，这与其在开阔、多风环境中进行中短距离扩散相适应。

研究表明，不同植物通过种子形态分化占据不同的环境生态位（吴红等，2021；张金峰等，2022）。松叶猪毛菜小种子和低质量可能适应贫瘠或干扰频繁生境，而甘肃枫杨大种子可能适宜更温暖湿润的生境条件。种子质量、翅载力变异系数大表明这些特征在进化中具有较强可塑性，这与这些植物种子长期受风的影响有关。

研究表明，翅载力是影响种子沉降速度关键因子，这与潘燕等（2014）对云南松和云南油杉，吴红等（2021）、张金峰等（2022）对槭属植物的研究结论一致。Wyse 和 Hulme（2020）测量了多个松科植物种子质量和扩散特性发现，在 12 个植物物种中，对于大多数物种而言，翅载力是影响翅果沉降速度最主要因素。但本研究利用逐步回归分析和主成分分析方法发现，种子沉降速度是多个形态因子共同作用的结果。这可能因为本研究分析的 10 种植物包括了多种类型的形态特征，反映了植物种子形态-传播能力功能关系的复杂性。这说明尽管翅载力是影响种子沉降速度最关键因素，但不同植物通过调整种子形态组合来实现对翅载力影响的优化，从而满足特定种子风传播的需求。同时，本研究结果说明利用逐步回归分析和主成分分析方法更能揭示影响种子沉降速度的关键形态因子特征。

需要指出的是，本研究分析的植物种类有限，对种翅的三维结构（如曲率、厚度分布、表面纹理）、空气动力学特性以及释放角度对油松、云杉、甘肃枫杨、臭椿等种子沉降影响分析还不够深入，未来需要结合高速摄像、3D 扫描和风洞实验更精确地量化这些特征。另外，本研究只测定了在室内无风环境下种子沉降速度，对野外条件下湍流、阵风、热对流，以及局地风速、风向、地形、植被结构等因素对种子风传播的影响还缺少分析，未来需要结合对种子风传播特征的精细形态测量、风洞实验、野外观测以及考虑多种模型模拟，更加全面揭示带翅植物种子风传播的机制，并准确预测气候变化背景下植物迁移潜力。

4. 结论

本研究揭示了 10 种带翅植物种子沉降速度与形态特征关系，研究结果表明：（1）10 种植物种子沉降速度范围为 $0.477\ 0\sim 2.016\ 6\ \text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ （变异系数 5.8%~20.0%）；10 种植物种子单位风速下水平传播距离为 $0.59\sim 94.34\ \text{m}$ 。（2）不同植物种子沉降速度受不同形态特征影响。云杉种子沉降速度主要受种子质量影响，白蜡树种子沉降速度受种翅长宽比调控，霸王、细裂槭等种子沉降速度则直接受到翅载力的影响。种子沉降速度与翅载力呈极显著正相关性（ $P<0.01$ ）。翅载力影响了种子垂直沉降特征（如细裂槭高翅载力导致快速沉降，云杉低翅载

力实现缓慢沉降)。(3)种翅宽/质量和翅载力是影响种子传播能力关键形态因子,种子长宽比、种翅长宽比、种子长/种翅长等形态因子共同影响种子的传播能力。(4)不同植物种子在形态特征和沉降速度上差异,反映了植物种子适应不同风力条件或生境需求多样化的传播策略。

参考文献

- HAO JH, QIANG S, DU KN, et al., 2010. Wind-dispersed traits of cypselas in ten Asteraceae alien invasive species[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 34(8): 957-965. [郝建华,强胜,杜康宁,等, 2010. 十种菊科外来入侵种连萼瘦果风力传播的特性[J]. 植物生态学报, 34(8): 957-965.]
- KIM M, LEE S, LEE S, et al., 2022. Seed dispersal models for natural regeneration: A review and prospects[J]. Forests, 13(5): 659.
- LEE S, LEE S, KIM HS, et al., 2022. Terminal velocities and falling patterns correlate with morphology of diaspores in wind-dispersed forestry species[J]. Trees, 36: 1865-1879.
- MARCO DE, MONTEMURRO MA, CANNAS SA, 2011. Comparing short and long—distance dispersal: Modelling and field case studies[J]. Ecography, 34: 671-682.
- MULLER-LANDAU HC, WRIGHT SJ, CALDERÓN O, et al., 2008. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest[J]. Journal of Ecology, 96(4): 653-667.
- NATHAN R, SAFRIEL UN, NOY-MEIR I, 2011. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind[J]. Ecology, 82(2): 374-388.
- PAN Y, WANG S, WANG CY, et al., 2014. Comparison of seed weed-dispersed characteristics between *Pinus yunnanensis* and *Keteleeria evelyniana*[J]. Plant Diversity, 36(3): 403-410. [潘燕,王帅,王崇云,等,2014. 云南松与云南油杉种子风力传播特征比较[J]. 植物分类与资源学报, 36(3): 403-410.]
- PENG XC, PAN Y, ZHU XY, et al., 2018. Morphological characters and wind dispersal property of pappose seeds for seven common Compositae weeds in Yunnan, China[J]. Journal of Yunnan University(Natural Sciences Edition), 40(5): 1024-1033. [彭晓昶,潘燕,朱晓媛,等,2018. 云南7种常见菊科杂草植物具冠毛种子形态与风传播特征[J]. 云南大学学报(自然科学版), 40(5): 1024-1033.]
- PUEYO Y, KEFI S, ALADOS CL, et al., 2008. Dispersal strategies and spatial organization of vegetation in arid ecosystems[J]. Oikos, 117(10): 1522-1532.
- SEALE M, NAKAYAMA N, 2020. From passive to informed: mechanical mechanisms of seed dispersal[J]. New Phytologist, 225(2): 653-658.
- SONG YB, SHEN-TU XL, DONG M, 2020. Intraspecific Variation of Samara Dispersal Traits in the Endangered Tropical Tree *Hopea hainanensis* (Dipterocarpaceae)[J]. Frontiers in Plant Science, 11: 599764.
- TELLER BJ, MARDEN JH, SHEA K, 2015. Covariation in abscission force and terminal velocity of windborne sibling seeds alters long-distance dispersal projections[J]. Methods in Ecology and

- Evolution, 6(5): 593-599.
- THOMSON FJ, MOLES AT, AULD TD, et al., 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass[J]. *Journal of Ecology*, 99(6): 1299-1307.
- TREMPER J, DE JAGER M, KUIPER LS, et al., 2018. Costs and benefits of non-random seed release for long-distance dispersal in wind - dispersed plant species[J]. *Oikos*, 127(9): 1330-1343.
- VENABLE DL, FLORES-MARTINEZ A, MULLER-LANDAU H, et al., 2008. Seed dispersal of desert annuals[J]. *Ecology*, 89(8): 2218-2227.
- WILLSON MF, RICE BL, WESTOBY M, 1990. Seed dispersal spectra: A comparison of temperate plant-communities[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1(4): 547-562.
- WU H, YAN LP, LI CZ, et al., 2021. Morphological characteristics and wind dispersal characteristics of samara of common *Acer* species[J]. *Journal of Nanjing Forestry University(Natural Sciences Edition)*, 45(2): 103-110. [吴红, 燕丽萍, 李成忠, 等, 2021. 槭树属常见树种翅果性状多样性与风传播特征分析[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 45(2): 103-110.]
- WU JG, 2017. Probability model of plant seed dispersal by wind[J]. *Mathematics in Practice and Theory*, 47(17): 164-176. [吴建国, 2017. 植物种子风传播核的概率模型[J]. *数学的实践与认识*, 47(17): 164-176.]
- WU JG, 2019. Probability model of plant seed dispersal distance by wind[J]. *Mathematics in Practice and Theory*, 49(22): 129-144. [吴建国, 2019. 基于风速随机变量的植物种子风传播距离概率模型[J]. *数学的实践与认识*, 49(22): 129-144.]
- WU JG, XU TY, 2018. The impacts of simulated climate change on seed dispersal distance by wind for six dandelion species in northeast China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 37(3): 914-928. [吴建国, 徐天莹, 2018. 模拟未来气候变化对东北 6 种蒲公英种子风传播距离的影响[J]. *生态学杂志*, 37(3): 914-928.]
- WYSE SV, HULME PE, 2020. Limited evidence for a consistent seed mass-dispersal trade-off in wind-dispersed pines[J]. *Journal of Ecology*, 109(1): 284-293.
- ZHANG JF, GE SS, LI YT, et al., 2022. Dispersal and germination of nine maple (*Acer*, spp) trees in Changbai Mountain area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 42(4): 1441-1449. [张金峰, 葛树森, 李玉堂, 等, 2022. 长白山 9 种槭树的翅果扩散及种子萌发研究[J]. *生态学报*, 42(4): 1441-1449.]
- ZHU JL, LIU MH, XIN ZM, et al., 2019. A trade-off between primary and secondary seed dispersal by wind[J]. *Plant Ecology*, 220: 541-552.