

被子植物翅果的多样性及演化

谭珂 董书鹏 卢涛 张亚婧 徐诗涛 任明迅*

海南大学热带农林学院, 环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228

摘要 翅果能够依靠风力进行传播, 可能是被子植物快速散布和物种分化的一个重要因素。狭义的翅果是指果皮延伸成翅且不开裂的干果; 广义的翅果则包括果皮、花被片或苞片形成果翅的所有果实。根据果翅形态及其生长方式的不同, 广义的翅果可分为单侧翅果、周位翅果(圆翅果与蝶翅果)、棱翅果、披针翅果、翼状萼翅果、叶状苞翅果6种类型, 其空中运动方式有自旋式(单侧翅果、翼状萼翅果)、波浪式(周位翅果、叶状苞翅果)、翻滚自旋式(周位翅果)、直升机式(披针翅果、翼状萼翅果)和滚筒式(棱翅果)。棱翅果与圆翅果在被子植物基部类群樟目就有发生, 并同时出现在单子叶植物和双子叶植物中, 可能是最早出现的翅果类型。翅果的演化过程呈现出果翅数量增加、果翅偏向单侧和果翅负荷(果实质量与果翅面积之比)降低的趋势, 以利于适应较小的风并增加传播距离。果翅除了促进果实与种子的风力传播外, 还具有物理防御、调节种子萌发和促进二次传播等作用。泛热带分布的金虎尾科有着极其丰富的翅果类型, 与其多次跨洋长距离扩散密切相关, 可以作为研究翅果适应与演化的一个模式类群。结合生态和演化-发育生物学方法, 研究不同类型翅果在适应风力传播方面的差异、萼片或苞片发育成翅的分子与遗传机制、翅果不同类型的演化历史及其对被子植物物种多样性的影响等是今后值得探讨的重要问题。

关键词 翅果; 长距离扩散; 金虎尾路线; 适应演化

谭珂, 董书鹏, 卢涛, 张亚婧, 徐诗涛, 任明迅 (2018). 被子植物翅果的多样性及演化. 植物生态学报, 42, 806–817. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0053

Diversity and evolution of samara in angiosperm

TAN Ke, DONG Shu-Peng, LU Tao, ZHANG Ya-Jing, XU Shi-Tao, and REN Ming-Xun*

Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract

Samara (winged fruit) can be dispersed easily by wind and may be a crucial factor for angiosperm spread and diversification. In a narrow sense, a samara is an indehiscent dry fruit with wing(s) developed from fruit pericarp, while in a broad sense samaras also include all winged fruits with wings developed from both pericarp and perianth or bracts. According to the wing shape and growth patterns of samaras, we divided samaras into six types, i.e. single-winged, lanceolate-winged, rib-winged, sepal-winged, bract-winged, and perigynous samaras. Perigynous samaras can be further classified into two forms, i.e. round-winged and butterfly-winged samaras. Accordingly, the aerodynamic behavior of samaras can be classified into five types, autogyro, rolling autogyro, undulator, helicopter, and tumbler. The rib-winged and round-winged samaras can be found in Laurales, a basal angiosperm, and may represent the primitive type of early samaras. In the derived clades, samaras evolved enlarged but unequal wings and decreased wing loading (the ratio of fruit weight to wing size), which is likely an adaptation to gentle wind and secondary dispersal through water or ground wind. The wings of some samaras (such as sepal-winged and bract-winged samaras) may have multiple functions including wind dispersal, physical defense for the seeds, and adjust seed germination strategy. The pantropical family Malpighiaceae is extraordinarily rich in samara types, which is likely related to its multiple inter-continent dispersal in history, which is known as “Malpighiaceae Route”. Therefore, Malpighiaceae can be used as a model system for the studies on samara adaptation and evolution. We identified the following issues that deserve further examination in future studies using both ecological and evo-devo methods: 1) the adaption of different types of samaras in dispersal processes, 2) the molecular and developmental mechanism of sepal- and bract-wings, and 3) the evolution of samara types and their effects on angiosperm diversification.

收稿日期Received: 2018-03-05 接受日期Accepted: 2018-08-09

基金项目: 国家自然科学基金(31670230和31660229)、海南省自然科学基金创新团队项目(2018CXTD334)和海南省普通高等学校研究生创新科研课题(Hyb2016-06)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670230 and 31660229), the Innovative Team Program of Hainan Natural Science Foundation (2018CXTD334), and the Postgraduate Innovative Grant of Hainan Province (Hyb2016-06).

* 通信作者Corresponding author (renmx@hainu.edu.cn)

Key words samara; long-distance dispersal; Malpighiaceae Route; adaptive evolution

Tan K, Dong SP, Lu T, Zhang YJ, Xu ST, Ren MX (2018). Diversity and evolution of samara in angiosperm. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 806–817. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0053

翅果(samara)是指果实的果皮或其他部位延伸呈翅状并依靠风力传播的一类果实, 是被子植物果实适应风力传播的一个“关键创新性状”(Green, 1980; 王磊等, 2012), 可能是被子植物早期快速扩散与分化的一个主要原因(Herrera, 1989; Eriksson *et al.*, 2000)。狭义的翅果仅指果皮延伸成翅且不开裂的干果(Harris & Harris, 2001), 而广义的翅果则包括各类依靠风力传播的带翅的果实, 包括由非果皮部分(如苞片或萼片等)特化成翅状的各类果实(Eriksson & Bremer, 1992; Friis *et al.*, 2011; van der Niet & Johnson, 2012)。

化石证据表明, 早在晚中新世的桤属(*Fraxinus*)中就出现了翅果(王磊等, 2012), 第三纪出现了槭属(*Acer*)植物翅果(黄永江等, 2013), 说明翅果在被子植物演化早期就已出现(Eriksson *et al.*, 2000)。翅果在果翅形态、数量与着生位置等方面均表现出极大的多样性(Augspurger, 1986, 1988; Manchester & O’Leary, 2010), 具有不同的演化历史和适应意义。

前人对翅果的风力传播机制、运动方式与演化发育等方面开展了一些实验研究(Norberg, 1973;

Augspurger, 1986, 1988; Seter & Rosen, 1992; Manchester & O’Leary, 2010), 但有关被子植物翅果类型的多样性、适应意义及其在系统分类中的价值还缺乏针对性的分析和归纳, 对不同类型翅果在适应风力传播等功能上的差异也缺少实验研究和系统总结。本文总结了广义翅果的主要类型及其系统分布、演化历史与适应意义, 并分析了各类翅果的运动方式与扩散能力以及翅果类型在植物经典分类中的价值, 以期归纳出翅果的多样性及其在被子植物扩散与物种分化历史中的可能作用, 并指出今后进一步研究的方向。

1 翅果的类型

根据果翅形态、着生位置及发育来源的不同, 本文把翅果分为6大类: 单侧翅果、周位翅果、披针翅果、棱翅果、翼状萼翅果、叶状苞翅果(图1)。

1.1 单侧翅果(single-winged samara)

单侧翅果是指果实只有一个狭长果翅, 且果翅位于果实的单侧(图1)。单侧翅果是被子植物最简单的翅果类型, 也是目前实验研究最多的翅果类型



图1 被子植物翅果的6种主要类型。

Fig. 1 Six types of samaras of angiosperms.

(Green, 1980; Augspurger, 1986; Peck & Lersten, 1991)。

单侧翅果通常是不开裂干果，具1种子，可简称为“单翅果”(Seter & Rosen, 1992)。单翅果主要出现在木犀科阴属(*Fraxinus*)、梧桐科银叶树属(*Heritiera*)、远志科蝉翼藤属(*Securidaca*)、鼠李科翼核果属(*Ventilago*)和榆科刺榆属(*Hemiptelea*)等木本植物中(表1)。

单翅果有时会两个或三个聚合在一起，形成双聚单翅果和三聚单翅果等类型(图1)。双聚单翅果为2枚相连的小坚果，侧面有长翅，张开形成各种角度，主要出现在槭树科槭属(Xu *et al.*, 2008)和金虎尾科*Ectopopterys*属(Anderson *et al.*, 2006)中。三聚单翅果指果实具3种子、每种子具1翅，出现在*Acer tria-*

latum (邓莉兰等, 2003)以及金虎尾科亚洲特有属翅实藤属(*Ryssopterys*)和美洲特有属*Janusia*与*Stigmaphyllon*等属(表1)。

1.2 周位翅果(perigynous samara)

周位翅果的果翅环绕在果实四周，呈完整的圆形、椭圆或宽条形，或果翅略有收缩形成有缺口的扇形(图1)。周位翅果是果翅面积最大、最显眼的一类翅果。根据果翅的形状及有无缺口，周位翅果又可分为圆翅果(round-winged samara)和蝶翅果(butterfly-winged samara)两大类(图1)。

圆翅果的翅呈完全闭合圆形或椭圆形包围果实，果翅在一个平面上(图1)，因此也被称为“平面翅果”(plain winged fruit; Burrows, 1975)。圆翅果的分布较

表1 被子植物翅果主要类型及其系统分布
Table 1 The six types of angiosperm samaras and their systematic distribution

翅果类型 Samara type	主要分布类群 Systematic distribution
1 单侧翅果 Single-winged samara (SWS)	
1.1 单翅果 Mono-SWS	金虎尾科(异翅藤属, <i>Acridocarpus</i> , <i>Banisteriopsis</i> , <i>Barnebya</i> , <i>Bronwenia</i> , <i>Cordobia</i> , <i>Cottisia</i> , <i>Dinemagonum</i> , <i>Diplopterys</i> , <i>Ectopopterys</i> , <i>Janusia</i> , <i>Peixotoa</i> , <i>Sphedamnocarpus</i> , <i>Stigmaphyllon</i>)，木犀科阴属，远志科蝉翼藤属，鼠李科翼核果属，榆科刺榆属，梧桐科银叶树属 Malpighiaceae (<i>Heteropterys</i> , <i>Acridocarpus</i> , <i>Banisteriopsis</i> , <i>Barnebya</i> , <i>Bronwenia</i> , <i>Cordobia</i> , <i>Cottisia</i> , <i>Dinemagonum</i> , <i>Diplopterys</i> , <i>Ectopopterys</i> , <i>Janusia</i> , <i>Peixotoa</i> , <i>Sphedamnocarpus</i> , <i>Stigmaphyllon</i>)， <i>Fraxinus</i> (Oleaceae), <i>Securidaca</i> (Polygalaceae), <i>Ventilago</i> (Rhamnaceae), <i>Hemiptelea</i> (Ulmaceae), <i>Heritiera</i> (Sterculiaceae)
1.2 双聚单翅果 Di-SWS	槭树科槭树属，木犀科阴属 <i>Acer</i> (Aceraceae), <i>Fraxinus</i> (Oleaceae)
1.3 三聚单翅果 Tri-SWS	金虎尾科翅实藤属，异翅藤属 Malpighiaceae (<i>Ryssopterys</i> , <i>Heteropterys</i>)
2 周位翅果 Perigynous samara	
2.1 圆翅果 Round-winged samara	金虎尾科(盾翅藤属, <i>Alicia</i> , <i>Amorimia</i> , <i>Callicola</i> , <i>Caucanthus</i> , <i>Christianella</i> , <i>Diaspis</i> , <i>Excentradenia</i> , <i>Flabellaria</i> , <i>Madagasikaria</i> , <i>Malpighiodes</i> , <i>Mascagnia</i> , <i>Mezia</i>)，胡桃科(青钱柳属，化香树属)，豆科(紫檀属，黄檀属)，十字花科(菥蓂属，屈曲花属，菥蓂属)，桦木科(柃木属，桦木属)，榆科(榆属，青檀属)，蓼科山蓼属，木樨科雪柳属，槭树科金钱槭属，苦木科臭椿属，杜仲科杜仲属，芸香科榆橘属，蓝果树科喜树属，莲叶桐科青藤属，鼠李科马甲子属，马尾树科马尾树属 Malpighiaceae (<i>Aspidopterys</i> , <i>Alicia</i> , <i>Amorimia</i> , <i>Callicola</i> , <i>Caucanthus</i> , <i>Christianella</i> , <i>Diaspis</i> , <i>Excentradenia</i> , <i>Flabellaria</i> , <i>Madagasikaria</i> , <i>Malpighiodes</i> , <i>Mascagnia</i> , <i>Mezia</i>)， <i>Juglandaceae</i> (<i>Cyclocarya</i> , <i>Platycarya</i>)， <i>Fabaceae</i> (<i>Pterocarpus</i> , <i>Dalbergia</i>)， <i>Cruciferae</i> (<i>Isatis</i> , <i>Iberis</i> , <i>Thlaspi</i>)， <i>Betulaceae</i> (<i>Alnus</i> , <i>Betula</i>)， <i>Ulmaceae</i> (<i>Ulmus</i> , <i>Pteroceltis</i>)， <i>Oxyria</i> (Polygonaceae), <i>Fontanesia</i> (Oleaceae), <i>Dipteronia</i> (Aceraceae), <i>Ailanthus</i> (Simaroubaceae), <i>Eucommia</i> (Eucommiaceae), <i>Ptelea</i> (Rutaceae), <i>Camptotheca</i> (Nyssaceae), <i>Illigera</i> (Hernandiaceae), <i>Paliurus</i> (Rhamnaceae), <i>Rhoiptelea</i> (Rhoipteleaceae)
2.2 蝶翅果 Butterfly-winged samara	金虎尾科(<i>Adelphia</i> , <i>Aenigmatanthera</i> , <i>Hiraea</i> , <i>Amorimia</i> , <i>Callaeum</i> , <i>Carolus</i> , <i>Christianella</i> , <i>Dinemandra</i> 等)，菊科(金鸡菊属，偶雏菊属，蟛蜞菊属)，木犀科(雪柳属，六道木属)，使君子科(诃子属，榆绿木属，假榆橘属) Malpighiaceae (<i>Adelphia</i> , <i>Christianella</i> , <i>Aenigmatanthera</i> , <i>Hiraea</i> , <i>Amorimia</i> , <i>Callaeum</i> , <i>Carolus</i> , <i>Dinemandra</i> , etc.)， <i>Asteraceae</i> (<i>Coreopsis</i> , <i>Boltonia</i> , <i>Sphagneticola</i>)， <i>Oleaceae</i> (<i>Fontanesia</i> , <i>Abeliophyllum</i>)， <i>Combretaceae</i> (<i>Terminalia</i> , <i>Anogeissus</i> , <i>Pteleopsis</i>)
3 棱翅果 Rib-winged samara	金虎尾科(<i>Aspicarpa</i> , <i>Callicola</i> , <i>Digoniopterys</i>)，蓼科(翅果蓼属，红药子属，大黄属，沙拐枣属，等)，卫矛科(雷公藤属，卫矛属，等)，使君子科(风车子属，诃子属)，无患子科(车桑子属，黄梨木属)，椴树科(滇桐属，蚬木属，柄翅果属，一担柴属)，鼠李科咀签属，莲叶桐科青藤属，茶茱萸科心翼果属，薯蓣科薯蓣属，蓼科四翅滨藜，胡颓子科翅果油树 Malpighiaceae (<i>Aspicarpa</i> , <i>Callicola</i> , <i>Digoniopterys</i>)， <i>Polygonaceae</i> (<i>Parapteropyrum</i> , <i>Pteroxygonum</i> , <i>Rheum</i> , <i>Calligonum</i> etc.)， <i>Celastraceae</i> (<i>Tripterygium</i> , <i>Euonymus</i> etc.)， <i>Sapindaceae</i> (<i>Dodonaea</i> , <i>Boniiodendron</i>)， <i>Tiliaceae</i> (<i>Craigia</i> , <i>Excentrodendron</i> , <i>Burretiodendron</i> , <i>Colona</i>)， <i>Gouania</i> (Rhamnaceae), <i>Illigera</i> (Hernandiaceae), <i>Cardiopteris</i> (Icacinaeae), <i>Dioscorea</i> (Dioscoreaceae), <i>Atriplex canescens</i> (Chenopodiaceae), <i>Elaeagnus mollis</i> (Elaeagnaceae)
4 披针翅果 Lanceolate-winged samara	金虎尾科(风箏果属，三星果属, <i>Lophopterys</i> , <i>Dicella</i> , <i>Microsteira</i> , <i>Niedenzuella</i> , <i>Rhynchophora</i> , <i>Tetrapterys</i>)，椴树科六翅木属，卫矛科斜翼属，十字花科沙芥属，使君子科萼翅藤属 Malpighiaceae (<i>Hiptage</i> , <i>Tristellateia</i> , <i>Lophopterys</i> , <i>Dicella</i> , <i>Microsteira</i> , <i>Niedenzuella</i> , <i>Rhynchophora</i> , <i>Tetrapterys</i>)， <i>Berrya</i> (Tiliaceae), <i>Plagiopteron</i> (Celastraceae), <i>Pugionium</i> (Cruciferae), <i>Getonia</i> (Combretaceae)
5 翼状萼翅果 Sepal-winged samara	龙脑香科，钩枝藤科钩枝藤属，旋花科(飞蛾藤属，三翅藤属，白花叶属，地旋花属) <i>Dipterocarpaceae</i> , <i>Ancistrocladus</i> (Ancistrocladaceae), <i>Convolvulaceae</i> (<i>Dinetus</i> , <i>Tridynamia</i> , <i>Poranopsis</i> , <i>Xenostegia</i>)
6 叶状苞翅果 Bract-winged samara	桦木科(鹅耳枥属，铁木属，桦木属，柃木属，榛属)，胡桃科(黄杞属，枫杨属)，败酱科败酱属，旋花科盾苞藤属，马鞭草科楔翅藤属，檀香科米面蓊属 <i>Betulaceae</i> (<i>Carpinus</i> , <i>Ostrya</i> , <i>Betula</i> , <i>Alnus</i> , <i>Corylus</i>)， <i>Juglandaceae</i> (<i>Engelhardia</i> , <i>Pterocarya</i>)， <i>Patrinia</i> (Valerianaceae), <i>Neuropeltis</i> (Convolvulaceae), <i>Sphenodesme</i> (Verbenaceae), <i>Buckleya</i> (Santalaceae)

广, 集中出现在胡桃科、榆科和金虎尾科等近20个科中, 特别是杜仲科杜仲属(*Eucommia*)、胡桃科青钱柳属(*Cyclocarya*)、豆科紫檀属(*Pterocarpus*)和黄檀属(*Dalbergia*)、榆科榆属(*Ulmus*)和青檀属(*Pteroceltis*)、苦木科臭椿属(*Ailanthus*)以及金虎尾科盾翅藤属(*Aspidopterys*)等是非常典型的圆翅果。

藜科猪毛菜属(*Salsola*)翅果比较特殊, 果翅由花被及其附属物特化而来(Yamaguchi *et al.*, 1990; Wei *et al.*, 2008)。这类植物的花被边缘膜质, 果时变硬、背面中下部生翅; 果翅5个, 其中3个为肾形、膜质; 另2个较小、倒卵形。这些果翅围绕果实一周并处于一个平面, 可视为特殊的圆翅果类型。

有些周位翅果的果翅存在着对称的收缩或出现缺口, 整体呈蝶翅状(图1), 可称为“蝶翅果”。蝶翅果主要分布在木犀科雪柳属(*Fontanesia*; Chang *et al.*, 1996)与六道木属(*Abeliophyllum*)、菊科金鸡菊属(*Coreopsis*)等(Shi *et al.*, 2011)以及金虎尾科美洲和非洲类群中(Anderson *et al.*, 2006)。

1.3 棱翅果(rib-winged samara)

棱翅果的果翅呈棱状或薄片状, 贯通果实的上下两端, 多为3–5个, 均匀分布在果实周围(图1)。该类翅果主要分布在卫矛科雷公藤属(*Tripterygium*)和卫矛属(*Euonymus*)、薯蓣科薯蓣属(*Dioscorea*)和蓼科的大部分物种中(表1)。

卫矛属棱翅果的外形、果翅数量与形态变化均较大, 果翅有的宽短、有的狭长、有的末端呈钩状(Ma *et al.*, 2008)。如短翅卫矛(*Euonymus rehderianus*)果实近扁球状, 果翅5, 宽短; 藏南卫矛(*E. austrotibetanus*)具4条2–5 mm长的窄翅; 纤齿卫矛(*E. giraldii*) 4翅, 但翅极短, 顶端圆钝; 角翅卫矛(*E. cornutus*) 4或5翅, 翅长可达5–10 mm, 向尖端渐窄, 微呈钩状; 征镒卫矛(*E. wui*) 4翅, 倒卵形, 长14 mm, 顶端具细尖。此外, 该属刺果卫矛(*E. acanthocarpus*)、星刺卫矛(*E. actinocarpus*)和棘刺卫矛(*E. echinatus*)等物种的球状果实密被棕色细刺(Ma *et al.*, 2008), 可能与棱形果翅有着相同的来源。卫矛科雷公藤属棱翅果的果实外形与果翅形态变化较小, 都为3片宽大的膜质翅(Ma *et al.*, 2008)。

蓼科植物的果实虽然较小, 但仍是典型的棱翅果(Li *et al.*, 2003)。如大黄属(*Rheum*)的瘦果三棱状、棱缘具翅, 翅上各具1条明显纵脉; 翅果蓼(*Parap-*

teropyrum tibeticum)的果翅薄膜质, 淡红色, 边缘近全缘; 红药子(*Pteroxygonum giraldii*)翅果具3锐棱, 沿棱具黄褐色膜质翅, 基部具3个黑色角状附属物(Li *et al.*, 2003)。

椴树科蚰木属(*Excentrodendron*)和柄翅果属(*Burretiodendron*)的棱翅果通常具5个薄膜状的果翅(Tang *et al.*, 2007)。胡颓子科的翅果油树(*Elaeagnus mollis*)的棱翅数量非常多, 常呈8棱脊分布在多毛的圆形或阔椭圆形果实周围(Qin & Gilbert, 2007)。使君子科风车子属(*Combretum*)和诃子属(*Terminalia*)的棱翅果既有3棱、也有5棱的果翅(任明迅, 个人观察)。这些现象表明, 棱翅果的棱翅数量与形态在科属水平具有保守性, 有一定的分类学价值, 但也存在发育原因等导致的种内变异(Al-Mayah & Stace, 1989; Manchester & O'Leary, 2010)。

1.4 披针翅果(lanceolate-winged samara)

披针翅果指果实具不少于3个狭长呈披针状的果翅(图1)。披针翅果主要分布在钩枝藤科钩枝藤属(*Ancistrocladus*)、使君子科萼翅藤属(*Getonia*)、金虎尾科亚洲和非洲类群如风箏果属(*Hiptage*)及三星果属(*Tristellateia*)等属(表1)。

披针翅果的果翅形态与数量变化较大, 有扁长如螺旋桨片的典型披针状果翅, 如金虎尾科风箏果属, 也有较为细长呈针状的果翅, 如金虎尾科三星果属(Anderson *et al.*, 2006)。椴树科六翅木属(*Berrya*)与黄麻属(*Corchorus*)的蒴果每个果室具2翅, 果翅横直, 呈车轮的辐状或风车状(图1); 斜翼属(*Plagiopteron*)蒴果三角状陀螺形, 3个披针状果翅水平或斜立于果实一端形似降落伞状(Tang *et al.*, 2007)。

与其他翅果类型相比, 披针翅果的果翅通常细长、数量较多, 多呈辐射状均匀排列在果实的赤道面(图1), 有时也全部位于果实一侧(Tang *et al.*, 2007)。

1.5 翼状萼翅果(sepal-winged samara)

有些翅果的果翅不是来自于果皮或种皮的延伸, 而是由萼片或苞片发育而来。如热带地区的优势乔木龙脑香科(*Dipterocarpaceae*)和钩枝藤科(*Ancistrocladaceae*)一些物种的花萼筒与果实愈合在一起, 萼片增大, 特化成翅状。这类翅果可称为“翼状萼翅果”(图1)。在钩枝藤科中, 花萼的5个裂片都增大成翅状, 呈不等大的倒卵状匙形, 最大者长4.5 cm、宽1.6 cm, 顶端圆, 有较明显的脉纹; 最小的长不到

2 cm、宽不到1 cm (Wang & Gereau, 2007)。

旋花科飞蛾藤属(*Dinetus*)植物蒴果的5个萼片均增长呈螺旋桨状, 外形类似披针翅果; 但由于果翅来源于萼片, 果翅均位于蒴果下方(Fang & Staples, 1995)。三翅藤属(*Tridynamia*)、白花叶属(*Poranopsis*)和地旋花属(*Xenostegia*)等蒴果的5个萼片不等大增长, 通常位于外方的2或3个萼片显著增大成翅状, 每果翅具9条左右、背面凸起的纵向脉; 而盒果藤属(*Operculina*)和猪菜藤属(*Hewittia*)蒴果的萼片则宽展成花瓣状(Fang & Staples, 1995)。

龙脑香科有16属、500多种, 广布于亚洲热带地区, 均具翼状萼翅果(Li *et al.*, 2007)。龙脑香科植物的翼状萼翅果变化较大: 龙脑香属(*Dipterocarpus*)、坡垒属(*Hopea*)及青梅属(*Vatica*)的2枚花萼裂片增大为翅状, 但不伸展, 相互靠合在一起, 呈彗星拖尾状位于果实的一侧(图1); 娑罗双属(*Shorea*)花萼发育成3长2短的翅; 柳安属(*Parashorea*)的5个果翅等长或其中3枚较大(Li *et al.*, 2007)。

1.6 叶状苞翅果(bract-winged samara)

叶状苞翅果的果翅由花苞片发育而来, 通常是苞片特化和增大呈叶片状位于整个果实的一侧(图1), 主要分布在败酱科败酱属(*Patrinia*)、胡桃科黄杞属(*Engelhardia*)和枫杨属(*Pterocarya*)等, 马鞭草科楔翅藤属(*Sphenodesme*)花序的总苞也呈翅状。

胡桃科黄杞属的叶状苞翅果的果翅膜质弯曲、3深裂, 中裂片显著长于两侧的裂片(Lu *et al.*, 1999); 枫杨属的坚果基部具1宿存的鳞状苞片及2个苞片发育而来的革质翅, 翅向果实两侧斜上方伸展, 呈元宝状(Lu *et al.*, 1999); 枫杨属的翅果在外形上酷似双聚单翅果, 但后者的果翅来源于果皮、由两个单侧翅果靠生在一起形成, 区别于枫杨属的单个果实2枚苞片形成的果翅(Lu *et al.*, 1999)。檀香科米面蓊属(*Buckleya*)的叶状苞也非常显眼, 往往是果实长度的3–4倍(Xia & Gilbert, 2003)。

败酱科败酱属的果实本身为瘦果, 但苞片膨大呈翅状包围整个瘦果, 使整个果实为功能性“翅果”。其叶状苞翅状, 通常具2–3条主脉, 网脉明显。如西伯利亚败酱(*Patrinia sibirica*)的叶状苞倒卵形或倒卵状长圆形, 长6–9 mm、宽4.5–6.5 mm, 先端圆钝或三浅裂, 羽状网脉明显, 常具3主脉(Hong *et al.*, 2011)。

桦木科的鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)叶状

苞翅果较为典型, 苞片半卵形、半长圆形或半宽卵形, 长近2 cm, 外缘具缺齿、内缘全缘或疏生细齿, 基部具卵形、内折裂片(Li & Skvortsov, 1999)。榛属(*Corylus*)的果苞总状或管状, 有的种类顶端裂片硬化成针刺状; 坚果近球形, 大部分或全部为果苞所包。桤木(*Alnus cremastogyne*)果苞木质, 鳞片状, 宿存, 由3枚苞片和2枚小苞片愈合而成, 顶端具5枚浅裂片, 膜质翅宽为果实的1/2(图1)。桦木科叶状苞翅果的果翅形状与大小以及裂片有无和开裂方式是形态分类的一个主要依据(Li & Skvortsov, 1999)。

旋花科盾苞藤属(*Neuropeltis*)的苞片紧贴萼下, 在果期显著增大呈宽椭圆形或圆形, 长3–5 cm, 除脉络外, 其他部分均被柔毛(Fang & Staples, 1995)。这种叶状苞翅果在外形上类似圆翅果, 但由于果翅来源于苞片, 整个果翅平面位于蒴果下方一侧, 而非圆翅果的果翅处于果实中部环绕一圈。

马鞭草科楔翅藤属是亚洲热带地区特有的攀援木质藤本, 其花序为头状聚伞花序, 具5–6枚匙状总苞片。果实成熟后, 所有苞片宿存、平展, 似风车状(Chen & Gilbert, 1994)。依靠这些翅状的总苞, 楔翅藤属果序作为一个整体进行传播, 可视为一类特殊的翅果。

总的来看, 果翅的数量、形态与着生位置在科属水平上非常稳定, 可以作为植物形态分类的重要依据(Friis *et al.*, 2011)。如槭树科的槭属为双聚单翅果、金钱槭属为圆翅果; 金虎尾科的盾翅藤属为圆翅果、风筝果属具三条披针状扁平翅、三星果属则有7条披针状窄翅(Anderson *et al.*, 2006)。蓼科和卫矛科的棱翅果也以果翅数量与形态特征作为一个关键的分类学依据(Li *et al.*, 2003; Ma *et al.*, 2008)。虽然环境因素可能影响果实或种子形态和果翅发育(Jurado *et al.*, 1991; Lord *et al.*, 1997), 但在种一级水平翅果的类型也较为稳定, 也可以作为物种水平的分类依据。翅果也有较多的现存化石, 成为研究植物系统与演化的重要材料(Tanai, 1978, 1983; Eriksson *et al.*, 2000; Manchester & O' Leary, 2010; 王磊等, 2012; 黄永江等, 2013)。

2 翅果的演化

被子植物约有90个科具翅果(Dallwitz *et al.*, 2000), 不同翅果类型在植物系统发育树上反复出现(图2), 表明翅果在被子植物中可能经历过多次独

立的演化。翅果多出现在木本和藤本植物中,而在草本植物中相对较少(图2; 表1)。具有翅果的科或属也普遍比没有翅果的近缘类群具有较高的物种多样性和较广的地理分布; 如龙脑香科较原始的非洲类群果实硕大无翅,而扩散较远的类群如热带亚洲分布的娑罗双属、青皮属和坡垒属等均为翼状萼翅果,尤其是物种数量多达200多种的娑罗双属都具典型的翼状萼翅果,地理分布范围最广(张金泉和王兰洲, 1985; Gunasekara, 2004; Li *et al.*, 2007)。因此,翅果的出现有可能促进了被子植物的物种形成与分布区扩散。

2.1 翅果的起源与演化

从被子植物的系统发育树看,其基部类群樟目已出现了蝶翅果和棱翅果(图2)。随后,逐渐出现了单翅果、叶状苞翅果、披针翅果和翼状萼翅果等(Friis *et al.*, 2011)。翅果的整个演化过程呈现果翅数量增加、果翅偏向单侧、果翅负荷降低的趋势(图2),可能有助于提高扩散距离和适应二次扩散等。

单子叶植物的翅果发生频率与翅果类型较少,仅在天门冬目和薯蓣目有棱翅果,在泽泻目出现了圆翅果(图2),这些特征与被子植物基部类群的翅果类型相似。单子叶植物很多果实是浆果或是胚乳丰富的干果,主要通过吸引动物取食来传播果实与种子,缺少借助风力传播的翅果。

在双子叶植物中,基部类群毛茛目、昆栏树目与金鱼藻目并没有出现翅果,但在物种多样性较高的类群如唇形目、豆目、金虎尾目和锦葵目中,具有极高的翅果类型多样性(图3)。这些类群都是地理分布范围较广的类群,与翅果能促进果实传播和物种扩散的特点相一致。在目一级水平上,单翅果至少独立出现了4次,披针翅果至少独立出现2次,叶状苞翅果和翼状萼翅果各自至少独立出现3次;而棱翅果与周位翅果可能发生过多次、反复的演化(图2)。说明翅果类型可能与物种生活史性状转变、地质变迁和生境类型转换等有关。

2.2 “金虎尾路线”的翅果演化

金虎尾科是翅果类型最丰富的一个类群(Anderson *et al.*, 2006; Manchester & O' Leary, 2010),除翼状萼翅果和叶状苞翅果外,其余4大类翅果都在金虎尾科有大量分布(表1; 图3)。此外,金虎尾科是生物地理学研究模式“金虎尾路线”(Malpighiaceae Route, Davis *et al.*, 2002, 2014)的代表类群,该科历

史上每一次洲际长距离扩散往往都伴随着翅果类型的转变(Davis *et al.*, 2001; 图3),因此,该类群可能是揭示翅果适应与演化的一个窗口。

“金虎尾路线”认为,金虎尾科起源于南美洲,先后9次扩散到非洲和亚洲热带地区,其中7次沿北大西洋路桥,2次是近期发生的横渡大西洋扩散(Davis *et al.*, 2002; Davis & Anderson, 2010; 钱贞娜和任明迅, 2016)。南美洲的金虎尾科原始类群均为非翅果,这些类群的种子很可能通过鸟或水流等方式传播到历史上的中美洲和北美洲一带(Anderson *et al.*, 2006)。随后翅果产生,使金虎尾科植物可以沿着北大西洋路桥向东扩散至劳亚古陆,直至现今的非洲和亚洲热带地区(Davis *et al.*, 2001, 2002; 钱贞娜和任明迅, 2016)。在此过程中,翅果类型多样性逐渐增加(图3; 表1)。

*Carolus*支系为整个金虎尾家族严格体现金虎尾路线完整扩散过程的支系,在南美洲、中美洲、非洲以及亚洲都有亲缘关系很近的特有属(钱贞娜和任明迅, 2016)。该支系中,南美类群为比较原始的核果和浆果(图3),随后扩散至中美洲的类群演化为周位翅果,最后扩散至非洲和亚洲。非洲类群(*Flabellariopsis*)虽不具典型的翅果,但具有类似翅的果实附属物(Anderson *et al.*, 2006; 图3)。亚洲特有的风筝果属则出现了披针翅果,扩散能力较强,使该类群广布于亚洲热带地区并演化出约30个种(Ren, 2015; 钱贞娜和任明迅, 2016)。从整个金虎尾科的翅果多样性及其系统分布(图3)看,可以猜测金虎尾路线的翅果曾反复出现,翅果类型发生多次转变。这可能是金虎尾科植物能够实现多次跨洋长距离扩散(Davis *et al.*, 2001, 2002; 钱贞娜和任明迅, 2016)的一个关键因素。

3 翅果的适应意义

3.1 促进果实或种子的传播

Green (1980)研究了7个物种的翅果运动特征,发现单侧翅果通过自旋转方式延长了在空中的时间,即降低了翅果降落速度,使扩散距离更远(图4),证实了果翅确实借助风力促进了果实的传播。Augspurger (1986)发现,翅果的降落速率与果实质量/果翅面积的平方根呈极显著相关关系(图4);他把果实质量与果翅面积的比值称为“果翅负荷”(wing loading),并作为衡量翅果风力传播能力的一

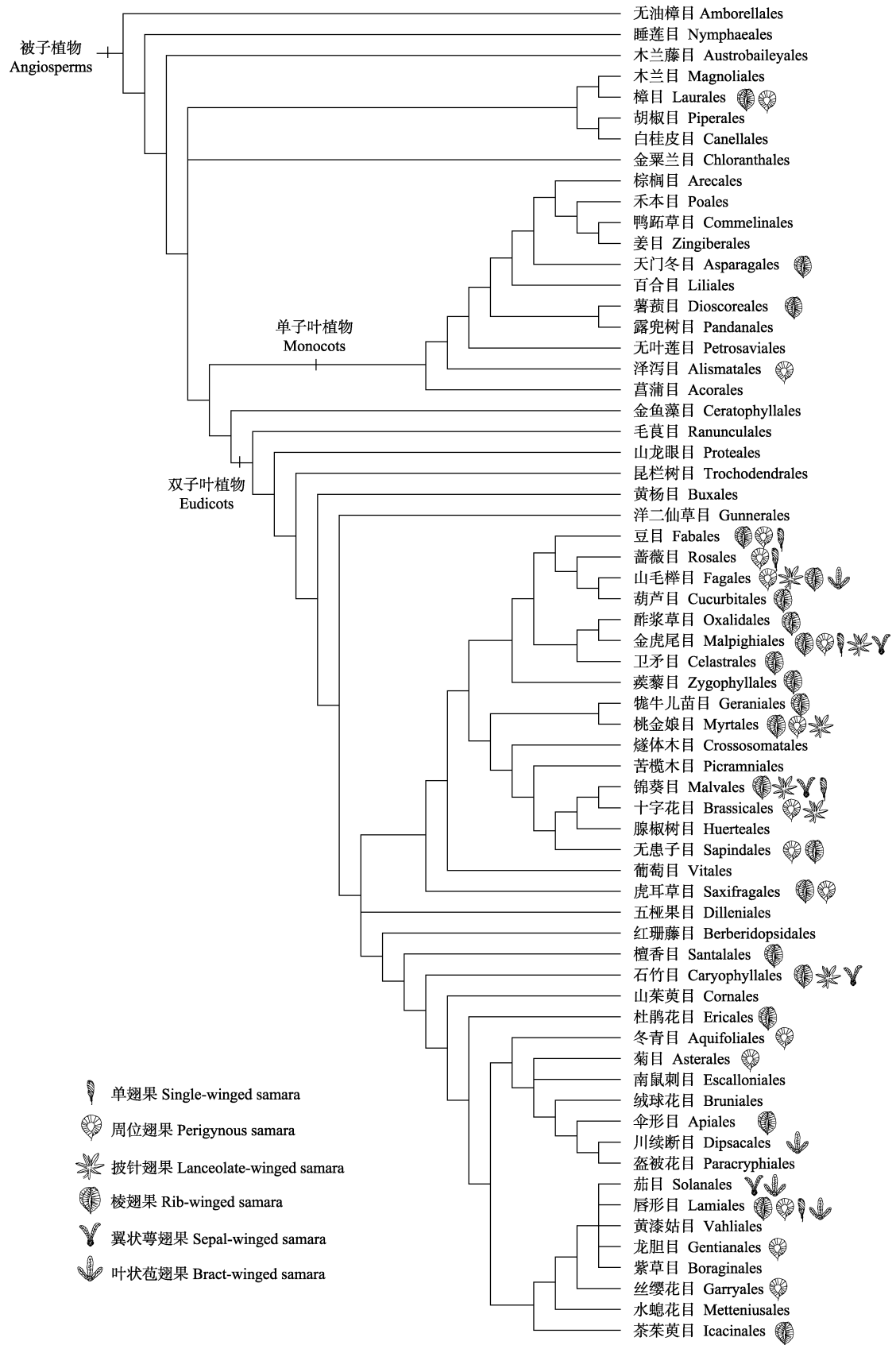


图2 被子植物翅果在目一级的系统分布。系统树根据The Angiosperm Phylogeny Group (2016)绘制。
Fig. 2 The systematic distribution of samara types across angiosperm orders. The phylogeny of angiosperm orders was drawn according to the Angiosperm Phylogeny Group (2016).

个重要指标。

Augspurger (1986, 1988)把翅果在空中的运动方式分为6类: 自旋式(*autogyro*)、翻滚自旋式(*rolling autogyro*)、波浪式(*undulator*)、直升机式(*helicopter*)、滚筒式(*tumbler*)以及不确定式(*nonclassified*)。自旋式翅果(如单翅果)在空中停留的时间最长, 但传播距离并不是最远的(Augspurger, 1986); 直升机式(如披针翅果、翼状萼翅果和叶状苞翅果等多个果翅位于果实一端)和波浪式(如周位翅果)的空中运动较为稳定, 扩散方向较明确, 是扩散距离较远的一类翅果(Augspurger, 1986; 图4)。翅果降落速率与传播距离不仅与果翅大小、运动方式有关, 还与整个果实的质量分配和水分含量有关(Augspurger, 1988)。

Cremer (1977)提出, 翅果的水平飞行距离可按模型 $D = V_w(H/V_f)$ 来进行估算。在该模型中, D 是翅果的水平传播距离、 V_w 是风速、 H 是翅果降落时的高度、 V_f 是翅果降落的平均速度。

V_f 与果翅负荷密切相关(图4)。由于果翅数量、形态及位置影响到整个翅果的空气动力学特征, 导致果翅对称的翅果(如周位翅果和棱翅果等)与不对称的翅果(单翅果、翼状萼翅果和叶状苞翅果等)有着不同的飞行特性与扩散距离。由于内在的不稳定性, 不对称翅果的传播距离理论上应该不及对称的翅果(Augspurger, 1986, 1988)。然而, Greene和Johnson (1990)发现, 不对称的单翅果(*Acer negundo*)和两侧对称的双聚单翅果(*Fraxinus americana*)有着相似的气流状态, 单翅果的自动旋转可以忽略, 两者均可当作重粒子以恒定的速度降落(Seter & Rosen, 1992)。这说明, 需要针对不同类型翅果的空中运动方式开展严谨的实验研究, 才能准确揭示各类翅果在适应风力传播方面可能不同的机制。

Planchuelo等(2016)还发现, 臭椿(*Ailanthus altissima*)的周位翅果在风力传播之后, 落在水面的臭椿翅果还可依靠宽大的周位翅漂于水面, 随水漂流进行二次扩散。因此, 臭椿的果翅可能同时具有风力传播与水漂传播的适应, 只不过果翅的大小受到了不同的选择: 较宽的果翅风阻较大, 不利于风力作用下的长距离散布, 但却可以增加在水面上的浮力, 促进了水漂传播(Planchuelo *et al.*, 2016)。这可能是臭椿具有果翅大小不同的两类翅果(Delgado *et al.*, 2009)的一个主要原因。水生植物水马齿属(*Callitriche*)果实的棱翅也有助于果实浮在水面, 促

进了水漂传播(Lansdown, 2006)。

有些翅果如棱翅果与披针翅果的果翅均匀分布在果实四周, 可在落至土表之后再次在风吹或重力作用下成为“风滚翅果”(Burrows, 1994), 类似于干旱地区的“风滚植物”(tumble weed)(王静等, 2002; Baskin *et al.*, 2014), 促进了翅果的二次搬运。

可见, 翅果不仅可在重力和风力共同作用下脱离植株实现第一次传播, 还可能在风、水流及动物携带等因素下在地面或水面上发生二次传播, 大大提高了翅果的扩散能力与繁殖成功率。但这种二次扩散的现象在以往的研究中并未得到重视, 其普遍性及在不同类型翅果中的相对重要性尚待进一步的实验研究。

3.2 机械保护作用

由于果翅是果皮的延伸或萼片与苞片的特化, 通常包围着果实, 具有保护果实与种子的作用。特别是周位翅果、棱翅果和披针状翅果等具有环绕翅果四周的果翅, 能够在果实与种子掉落地面时, 避免果实与种子直接接触地表, 可减轻果实空中运动及落地时的机械损伤和降低地表微生物侵染果实的速率(Willis, 1973)。亚洲热带植物区系的优势类群龙脑香科种子大而重(图1), 翼状萼可减轻果实落地碰撞时所产生的冲击力, 对种子起到一定的保护作用(Willis, 1973; Corlett, 2009)。

十字花科的沙芥属、菘蓝属植物和蓼科的沙拐枣属植物生长在沙漠地区, 它们的棱翅果与披针翅果依靠果翅使得种子不直接接触到高温的土表, 有利于其适应干旱高温的沙漠环境(Al-Shehbaz, 1986; Baskin *et al.*, 2014)。

目前, 大多数关于翅果的研究没有考虑果翅可能存在的机械保护作用, 导致还很难界定果翅的物理保护功能在翅果中的普遍性及其重要性。

3.3 调节种子成熟与萌发策略

主要生长于海滨或荒漠盐碱地的藜科猪毛菜属有着由花被及其附属物增厚特化而成的果翅(Yamaguchi *et al.*, 1990), 其果翅及其提取物对种子萌发有抑制作用, 延长了种子休眠时间(Takeno & Yamaguchi, 1991; Wei *et al.*, 2008)。紫翅猪毛菜(*Salsola affinis*)的果翅虽然不影响水分进入果实和种皮, 但阻碍了胚根突破种皮, 导致翅果比人为去掉果翅的处理萌发率低(Wei *et al.*, 2008)。无翅猪毛菜(*Salsola komarovii*)在水分较好的环境下产生有翅

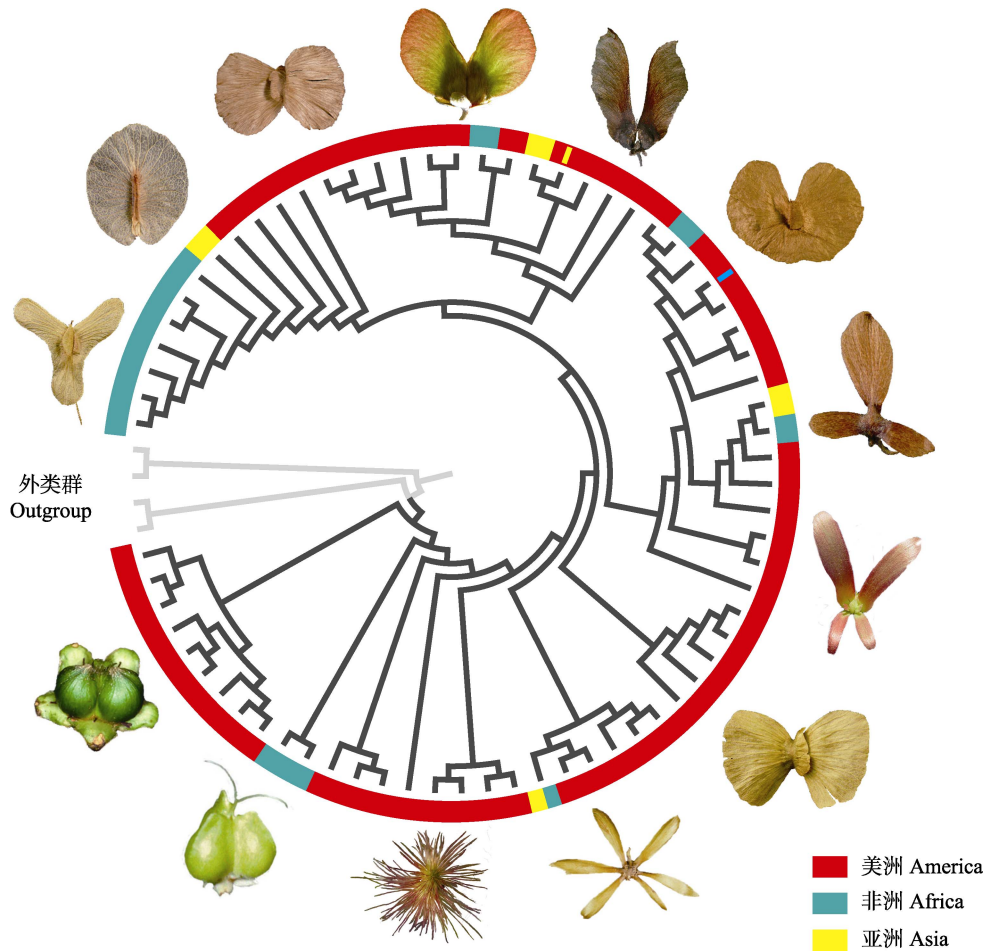


图3 金虎尾科翅果类型的多样性与演化。在不同大洲之间的长距离扩散之后都伴随着翅果类型的变化。系统树改自Davis等(2014)。
Fig. 3 Samara diversity and evolution in Malpighiaceae. Note there has evolutionary transition of samara types for each long-distance dispersal between continents. The phylogeny is redrawn from Davis *et al.* (2014).

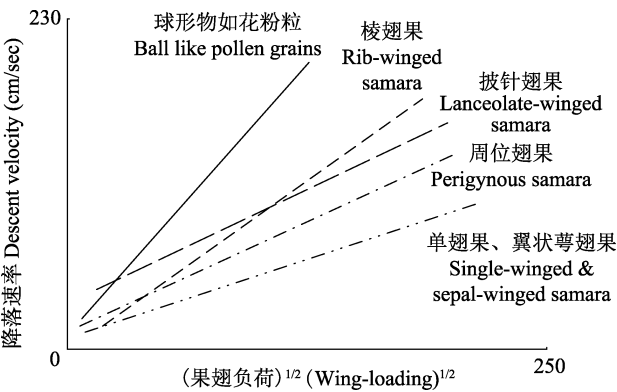


图4 不同类型翅果的降落速率与果翅负荷(果实质量/果翅面积)的相关性。改自Augspurger (1986)。
Fig. 4 Descent velocity and its relationship with wing loading (fruit mass / wing size) of samaras and pollen grains. Revised from Augspurger (1986).

和无翅的两种果实(Yamaguchi *et al.*, 1990; Wei *et al.*, 2008), 但在水分胁迫的条件下只产生无翅果, 且其翅果比无翅果的休眠期短、种子萌发率更高(Yamaguchi *et al.*, 1990; Takeno & Yamaguchi, 1991),

而无翅果的寿命更长。

具圆翅果的胡桃科青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)的种子常需隔年甚至2年后才能萌发(尚旭岚等, 2011)。实验研究发现, 青钱柳种子胚不存在休眠和后熟, 果皮及环绕的圆形果翅造成的机械束缚和含有的香草酸是延滞青钱柳种子萌发的主要原因(尚旭岚等, 2011)。这可能是青钱柳种子适应逆境的机制, 也是青钱柳得以从第四纪冰期存活下来的一个原因。

此外, 黑槭(*Acer saccharum* ssp. *nigrum*)果翅在发育早期具有一定的光合作用(Peck & Lersten, 1991), 这可能使得果翅直接向发育中的果实与种子提供了光合物质, 调控了果实与种子的成熟进度, 影响到种子休眠与萌发。槭树科、榆科、胡桃科的大部分翅果都是绿色, 但是, 这些绿色果翅是否具有光合作用的叶绿素、是否影响果实与种子发育, 还尚待研究。

因此, 果翅不仅仅是散布与保护果实与种子的一种适应, 还可能通过改变果皮的理化性质调控种子的成熟、休眠与萌发进程, 避免了种子集中萌发而造成的同胞竞争, 提高了植物适应逆境的能力 (Takeno & Yamaguchi, 1991; Wei *et al.*, 2008)。

4 结语

目前, 有关翅果形态与功能的研究还远不如植物繁殖器官“花”那样受人关注, 不同翅果类型可能具有的适应意义还缺乏有力的证据和明确区分, 翅果对被子植物多样性形成与维持的作用也未受到应有的重视。因此, 利用生态适应和演化-发育生物学方法, 研究不同类型翅果在适应风力传播方面的差异, 果翅特别是萼片或苞片来源的果翅的发育机制, 翅果不同类型的演化历史及其对植株物种多样性的影响是值得深入开展的一个课题。值得注意的是, 金虎尾科具有被子植物最为多样的翅果类型, 也是生物地理学研究模式“金虎尾路线” (Davis *et al.*, 2002) 的模式类群。该科历史上发生了多达9次的洲际长距离扩散, 大多伴随着翅果类型的转变。以金虎尾科为例, 对被子植物翅果适应与演化开展深入的实验研究与系统发育研究, 有望深入揭示翅果的适应意义及其对被子植物物种形成与扩散的作用。今后的相关研究中, 可以选择翅果类型多样性较高的类群, 对同科同属不同类型翅果的物种进行分子系统发育关系、物种分化速率、果翅发育机制等的比较研究, 揭示翅果类型的演化转变时间、适应机制及其对物种多样性水平的可能影响。

参考文献

- Al-Mayah AA, Stace CA (1989). New species, names, and combinations in American Combretaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76, 1125–1128.
- Al-Shehbaz IA (1986). The genera of *Lepidieae* (Cruciferae; Brassicaceae) in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum*, 67, 265–311.
- Anderson WR, Anderson C, Davis CC (2006). Malpighiaceae. <http://herbarium.lsa.umich.edu/malpigh/index.html>. Cited: 2018-03-01.
- Augsburger CK (1986). Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany*, 73, 353–363.
- Augsburger CK (1988). Mass allocation, moisture content, and dispersal capacity of wind-dispersed tropical diaspores. *New Phytologist*, 108, 357–368.
- Baskin JM, Lu JJ, Baskin CC, Tan DY, Wang L (2014). Diaspore dispersal ability and degree of dormancy in heteromorphic species of cold deserts of northwest China: A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16, 93–99.
- Burrows CJ (1994). Fruit types and seed dispersal modes of woody plants in *Ahuriri summit* Bush, Port Hills, western Banks Peninsula, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 32, 169–181.
- Burrows FM (1975). Wind-borne seed and fruit movement. *New Phytologist*, 75, 405–418.
- Chang MC, Qiu LQ, Wei Z, Green PS (1996). Oleaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 15. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Chen SL, Gilbert MG (1994). Verbenaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 17. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Corlett RT (2009). Seed dispersal distances and plant migration potential in tropical East Asia. *Biotropica*, 41, 592–598.
- Cremer KW (1977). Distance of seed dispersal in *Eucalyptus* estimated from seed weights. *Australian Forest Research*, 7, 225–228.
- Dallwitz MJ, Paine TA, Zurcher EJ (2000). Principles of interactive keys. <http://delta-intkey.com>. Cited: 2018-03-01.
- Davis CC, Anderson WR (2010). A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany*, 97, 2031–2048.
- Davis CC, Bell CD, Mathews S, Donoghue MJ (2002). Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 6833–6837.
- Davis CC, Schaefer H, Xi ZX, Baum DA, Donoghue MJ, Harmon LJ (2014). Long-term morphological stasis maintained by a plant-pollinator mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 5914–5919.
- Davis CC, Anderson WR, Donoghue MJ (2001). Phylogeny of Malpighiaceae: Evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. *American Journal of Botany*, 88, 1830–1846.
- Delgado JA, Jimenez MD, Gomez A (2009). Samara size versus dispersal and seedling establishment in *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle. *Journal of Environmental Biology*, 30, 183–186.
- Deng LL, Wei KY, Fan GS (2003). A new species of *Acer* from Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 197–198. [邓莉兰, 魏开云, 樊国盛 (2003). 云南槭属植物一新种. 云南植物研究, 25, 197–198.]
- Eriksson O, Bremer B (1992). Pollination systems, dispersal

- modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. *Evolution*, 46, 258–266.
- Eriksson O, Friis EM, Löfgren P (2000). Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the Early Cretaceous to the Late Tertiary. *The American Naturalist*, 156, 47–58.
- Fang RC, Staples G (1995). Convolvulaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 16. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Friis EM, Crane PR, Pedersen KR (2011). *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Green DS (1980). The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *American Journal of Botany*, 67, 1218–1224.
- Greene DF, Johnson EA (1990). The dispersal of winged fruits and seeds differing in autorotative behaviour. *Canadian Journal of Botany*, 68, 2693–2697.
- Gunasekara N (2004). *Phylogenetic and Molecular Dating Analyses of The Tropical Tree Family Dipterocarpaceae Based on Chloroplast matK Nucleotide Sequence Data*. Master degree dissertation, Concordia University, Montreal.
- Harris JG, Harris MW (2001). *Plant Identification Terminology: An Illustrated Glossary*. Spring Lake Publishing, Spring Lake, Utah.
- Herrera CM (1989). Seed dispersal by animals: A role in angiosperm diversification? *The American Naturalist*, 133, 309–322.
- Hong DY, Barrie FR, Bell CD (2011). Valerianaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 19. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Huang YJ, Zhu H, Chen WY, Zhou ZK (2013). Intraspecific variation in samara morphology of *Acer* and its implication in fossil identification. *Plant Diversity and Resources*, 35, 295–302. [黄永江, 朱海, 陈文允, 周浙昆 (2013). 槭属翅果种内形态变异性及其化石鉴定的意义. 植物分类与资源学报, 35, 295–302.]
- Jurado E, Westoby M, Nelson D (1991). Diaspore weight, dispersal, growth form and perenniality of Central Australian plants. *Journal of Ecology*, 79, 811–830.
- Lansdown RV (2006). The genus *Callitriche* (Callitrichaceae) in Asia. *Novon*, 16, 354–361.
- Li AR, Bao BJ, Grabovskaya-Borodina AE, Hong SP, McNeill J, Mosyakin SL, Ohba H, Park CW (2003). Polygonaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 5. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Li PQ, Skvortsov AK (1999). Betulaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 4. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Li XW, Li J, Ashton PS (2007). Dipterocarpaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 13. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Lord J, Egan J, Clifford T, Jurado E, Leishman M, Williams D, Westoby M (1997). Larger seeds in tropical floras: Consistent patterns independent of growth form and dispersal mode. *Journal of Biogeography*, 24, 205–211.
- Lu AM, Stone DE, Grauke LJ (1999). Juglandaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 4. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Ma JS, Zhang ZX, Liu QR, Peng H, Funston AM (2008). Celastraceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 11. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Manchester SR, O'Leary EL (2010). Phylogenetic distribution and identification of fin-winged fruits. *The Botanical Review*, 76, 1–82.
- Norberg RA (1973). Autorotation, self-stability, and structure of single-winged fruits and seeds (samaras) with comparative remarks on animal flight. *Biological Review*, 48, 561–596.
- Peck CJ, Lersten NR (1991). Samara development of black maple (*Acer saccharum* ssp. *nigrum*) with emphasis on the wing. *Canadian Journal of Botany*, 69, 1349–1360.
- Planchuelo G, Catalán P, Delgado JA (2016). Gone with the wind and the stream: Dispersal in the invasive species *Ailanthus altissima*. *Acta Oecologica*, 73, 31–37.
- Qian ZN, Ren MX (2016). Floral evolution and pollination shifts of the “Malpighiaceae route” taxa, a classical model for biogeographical study. *Biodiversity Science*, 24, 95–101. [钱贞娜, 任明迅 (2016). “金虎尾路线”植物的花进化与传粉转变. 生物多样性, 24, 95–101.]
- Qin HN, Gilbert MG (2007). Elaeagnaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 13. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Ren MX (2015). The upper reaches of the largest river in Southern China as an “evolutionary front” of tropical plants: Evidences from Asia-endemic genus *Hiptage* (Malpighiaceae). *Collectanea Botanica*, 34, e003. DOI: 10.3989/collectbot.2015.v34.003.
- Seter D, Rosen A (1992). Study of the vertical autorotation of a single winged samara. *Biological Reviews*, 67, 175–197.
- Shang XL, Xu XZ, Fang SZ (2011). Seed dormancy mechanism of *Cyclocarya paliurus*. *Scientia Silvae Sinica*, 47(3), 68–74. [尚旭岚, 徐锡增, 方升佐 (2011). 青钱柳种子休眠机制. 林业科学, 47(3), 68–74.]
- Shi Z, Chen YL, Chen YS, Lin YR, Liu SW, Ge XJ, Gao TG, Zhu SX, Liu Y, Yang QE, Humphries CJ, von Raab-Straube E, Gilbert MG, Nordenstam B, Kilian N, Brouillet L, Illarionova ID, Hind DJN, Jeffrey C, Bayer RJ, Kirschner J, Greuter W, Anderberg AA, Semple JC, Štěpánek J, Freire SE, Martins L, Koyama H, Kawahara T, Vincent L, Sukhorukov AP, Mavrodiev EV, Gottschlich G

- (2011). Asteraceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 20–21. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Takeno K, Yamaguchi H (1991). Diversity in seed germination behavior in relation to heterocarpy in *Salsola komarovii* Iljin. *The Botanical Magazine*, 104, 207–215.
- Tanai T (1978). Taxonomical investigation of the living species of the genus *Acer* L., based on vein architecture of leaves. *Journal of Faculty of Science*, 18, 243–282.
- Tanai T (1983). Revisions of tertiary *Acer* from East Asia. *Journal of Faculty of Science*, 20, 291–390.
- Tang Y, Gilbert MG, Dorr LJ (2007). Tiliaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 12. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- The Angiosperm Phylogeny Group (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- van der Niet T, Johnson SD (2012). Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 353–361.
- Wang J, Yang C, Liu SR (2002). A study of ecological significance of wind-rolling plants in steppe of middle reach of Xilin River, Inner Mongolia. *Grassland of China*, 24(6), 43–46. [王静, 杨持, 刘书润 (2002). 锡林河中游草原风滚植物区系分析及生态意义. *中国草地*, 24(6), 43–46.]
- Wang L, Xie SP, Liu KN, Wen WW, Zhang LR, Sun BN (2012). Late miocene samara of *Fraxinus* (Oleaceae) from the Lincang in Yunnan Province and its paleophytogeographical significance. *Journal of Jilin University (Earth Science Edition)*, 42(suppl. 2), 331–342. [王磊, 解三平, 刘珂男, 温雯雯, 张利锐, 孙柏年 (2012). 云南临沧晚中新世栲属翅果化石及其古植物地理学意义. *吉林大学学报(地球科学版)*, 42(suppl. 2), 331–342.]
- Wang YZ, Gereau R (2007). Ancistrocladaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 13. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Wei Y, Dong M, Huang ZY, Tan DY (2008). Factors influencing seed germination of *Salsola affinis* (Chenopodiaceae), a dominant annual halophyte inhabiting the deserts of Xinjiang, China. *Flora*, 203, 134–140.
- Willis JC (Revised by Airy Shaw HK)(1973). *A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns*. 8th edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Xia NH, Gilbert MG (2003). Santalaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 5. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Xu TZ, Chen YS, de Jong PC, Oterdoom HJ, Chang CS (2008). Aceraceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*. Vol. 11. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- Yamaguchi H, Ichihara K, Takeno K, Hori Y, Saito T (1990). Diversities in morphological characteristics and seed germination behavior in fruits of *Salsola komarovii* Iljin. *The Botanical Magazine*, 103, 177–190.
- Zhang JQ, Wang LZ (1985). The geographic distribution of Dipterocarpaceae plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 3, 1–8. [张金泉, 王兰州 (1985). 龙脑香科植物的地理分布. *植物学通报*, 3, 1–8.]

特邀编委: 谭敦炎 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答