

四角果科植物的分布与水热条件及种子散布的关系

杨 雪^{①②} 陆树刚^① 张一平^③ 彭 华^{②*} 侯思名^①

(^①云南大学生态学与地植物学研究所, 昆明 650091; ^②中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理重点实验室, 昆明 650204; ^③中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊 666303. * 联系人, E-mail: hpeng@mail.kib.ac.cn)

摘要 东亚与热带亚洲共有科四角果科包括四角果属和蜘蛛花属, 主要沿喜马拉雅山南麓-云南高原西南-东南缘分布. 通过传粉控制实验和不同年份种子萌发实验证明四角果以自花传粉为主要交配方式, 当年采收的四角果和蜘蛛花种子有 80% 的萌发率, 前一年种子的萌发率不足 25% 共同证明它们的种子都没有休眠期, 属瞬时种子库. 通过野外观察和它们蒴果的开裂状态证明其种子缺乏有效的传播机制. 文中分析了 1971~2000 年历年有四角果科分布和邻近没有分布的部分地点的气温和降水量数据, 结果显示降水量、最冷平均气温和月极低气温对四角果科分布影响较大, 年平均气温的影响相对较小. 四角果科植物分布范围狭窄与其花粉传播距离较短、瞬时种子库, 种群易受气温、水分条件变化影响等多重因素共同作用有关.

关键词 四角果 蜘蛛花 分布 种子传播 降水量 气温

四角果科(Carlemanniaceae)为东亚与热带亚洲共有科(图 1), 含四角果属(*Carlemannia*)和蜘蛛花属(*Silvianthus*)两属共 4 个种. 四角果属植物为草本, 高 0.2~0.5 (1.5) m, 分布于中国云南(独龙江、盈江、西

双版纳、绿春、金平、屏边、河口、马关、麻栗坡)和西藏(墨脱、察隅); 锡金、不丹、印度东北部(Assam)、缅甸北部、越南北部(沙巴), 最南至印度尼西亚苏门答腊岛东北部山区(记录 1 种), 分布于海拔 800~1600 m 之间潮湿的林下或路边^[1,2]. 蜘蛛花属植物为高大草本, 高 1.5~2.0 m, 分布于中国广西(那坡)、云南(马关, 金平, 屏边, 河口), 以及越南、泰国北部、印度东北部, 生于 650~1000 m 潮湿林下或河边^[1,2], 分布范围比四角果属的窄, 生境单一, 在自然界中稀见. 本科主要沿纵向岭谷地区的西缘至南缘分布.

追溯四角果科的研究历史可知前人对四角果科所进行的研究很少. 除 Solereder^[3]作过一些解剖学研究; Majumdar 等人^[4]对四角果科进行过光学显微镜观察; Fedotova^[5]对四角果属的果实和种子作过一些观察描述; Tange^[6]对采自泰国北部的蜘蛛花的花粉外壁、表皮毛和种子结构等进行了观察之外; 2000 年和 2001 年, Savolainen 等人^[7]和 Bremer 等人^[8]运用分子系统学方法对 *Carlemannia griffithii* 的 *rbcL* 基因序列进行了分析, 分子系统树显示四角果科与木犀科关系较近但支持率低^[9]; 其余文献记载的是系统学家和分类学家们根据自己的经验用经典分类的方法对四角果科植物进行的研究^[2], 没有更多的研究和报道.

虽然人们对四角果科植物了解甚少, 但该科植物



图 1 四角果科的分布图

2007-01-02 收稿, 2007-04-27 接受

国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2003CB415103)资助

目前已经处于受威胁状态. 四角果 *Carlemannia tetragona* Hook. f. 于1994年被“联合国环境项目-世界保护监测中心”列为越南的“受威胁植物”(The Socialist Republic of Vietnam Appendix 5-Threatened Plant Species, by UNEP¹⁾ World Conservation Monitoring Centre); 我们在野外实际采样中也发现一些分布点已经消失, 特别是其生境的破坏无疑加速了该物种的绝灭. 无论从生物多样性保护和对人类自身生存环境保护的角度出发, 对此类热带稀有物种的研究迫在眉睫.

生态环境, 特别是温度和降水量的年周期波动影响着生物群落的结构和特征. 地形、水热条件不但影响植被净初级生产力, 也是影响植物分布的重要环境因素; 最低温度、海拔高度、降水、坡度(地形)的影响依次降低^[10]. 四角果科植物沿喜马拉雅山的南麓、往东、南, 分布至云南高原西南-东南缘(图1), 深受印度洋西南季风和西风环流季节交替的影响. 西南季风和雨季夏季风分别带来印度洋、北部湾和中国南海等热带海洋的温暖水汽, 水分和热量沿纵向山谷由低纬度低海拔地区向高纬度及高海拔地区输送^[10], 使这一区域气候温暖、降雨充沛. 其中, 分布点之西藏墨脱和察隅, 位于雅鲁藏布江大峡谷的谷地, 是世界上纬度最高具有高温高湿、热带和亚热带气候特征的特殊区域^[10,11].

为了探讨四角果科植物分布区狭窄的原因, 寻找缓解或解除其濒危稀少的方法和措施^[12,13], 本文对其生殖生物学、生态学特性进行了初步研究; 并分析了四角果科四角果和蜘蛛花的生殖生物学特性、环境因素, 尤其是其分布生境中的气温、降水等因子, 旨在揭示四角果科植物分布的限制因素, 为濒危植物的保护提供一定的实践证据和理论指导.

1 材料与方法

四角果(*Carlemannia tetragona* Hook. f.)种子采自云南文山(古林箐)、西双版纳(小腊公路55 km处)、河口(瑶山). 蜘蛛花(*Silvianthus bracteatus* Hook. f.)种子采自云南文山(古林箐)、西双版纳(小腊公路55 km处). 我们进行了以下实验: (1) 对四角果 *C. tetragona* 进行传粉控制实验, 以调查四角果的生殖方式, 获得四角果繁殖特性资料; (2) 称量3个居群的四角果 *C. tetragona* 和两个居群蜘蛛花 *S. bracteatus* 的种子千粒重并度量种子的大小, 结合野外观察讨论四角果和蜘蛛花的种子传播机制; (3) 在光照培养箱中采用湿

度99%、光照12 h 温度23°C和黑暗12 h 温度15°C交替的条件下进行种子萌发实验, 统计两个月内种子萌发率并讨论种子库情况; 观察四角果和蜘蛛花的生长特征; (4) 本研究通过分析从1971~2000年四角果分布区北界, 西畴-麻栗坡-马关-屏边-绿春-思茅-梁河一线历年的气温和降雨量资料, 试图总结出物理因素与四角果科植物的分布之间的规律.

2 结果

2.1 传粉控制实验的结果

套袋和作为对照不套袋的四角果均能结实, 结实率均80%以上.

2.2 种子萌发率

四角果和蜘蛛花的种子成熟后不到两个月就可以萌发, 种子萌发率高达100%, 隔年种子萌发率不足25%. 幼苗继续在昆明植物研究所温室中栽培, 四角果于10月开花(比自然界花期晚2~3个月), 11月份果实尚未成熟已经开始倒苗、死亡. 在昆明栽培的蜘蛛花已经2年, 但一直没有开花.

2.3 种子千粒重和种子数

四角果与蜘蛛花的千粒重结果见表1. 四角果和蜘蛛花的果实均为二室蒴果. 每室种子数统计见表2.

表1 四角果和蜘蛛花的千粒重

	四角果千粒重/g	蜘蛛花千粒重/g	采集时间
河口瑶山	0.777		2003年12月
文山古林箐	0.783	3.320	2004年12月
西双版纳小腊公路		4.892	2004年10月
西双版纳小腊公路	0.845	5.345	2003年11月

表2 四角果和蜘蛛花果实每室结实统计

种类	地点	每室种子数/ n	每株平均总结实 ($=n \times l \times m \times w$) ^{a)}	采集日期
四角果	马关古林箐	21.0 ± 5.4	3150	2004年12月
	屏边大围山	33.6 ± 6.8	5040	2004年9月
	勐仑小腊公路	39.9 ± 6.5	6000	2004年11月
	55 km处			
蜘蛛花	河口瑶山	44.1 ± 3.2	6600	2003年11月
	勐仑小腊公路			
	55 km处	8.5 ± 4.5	1275	2004年9月
	勐仑小腊公路			
	55 km处	16.6 ± 5.6	2490	2003年11月
	马关古林箐	29.5 ± 5.1	4500	2004年12月

a) $l = 2$ 每个果实有2室; $m \approx 5$ 为每植株产花序数; $w \approx 15$ 为每花序产小花数

1) UNEP. <http://www.wcmc.org.uk/infoserv/countryp/vietnam/app5.html>

四角果和蜘蛛花种子含油量大。四角果种子约 0.05 ± 0.001 cm 长, 蜘蛛花种子 0.8 ± 0.02 cm 长较四角果种子大, 黑色, 与白色的果皮形成鲜明对比, 非常醒目。

2.4 气温和降水量

从云南省气象局和中国气象科学数据共享服务网¹⁾ 1971~2000 年数据统计得到各地 30 年来平均降雨量和年平均气温(表 3), 绘出四角果和蜘蛛花部分分布点及邻近无分布地点自 1971 至 2000 年 30 年年平均气温变化曲线图(图 2)、30 年内各月平均气温变化曲线图(图 3)和降水量变化曲线图(图 4)。西藏墨脱的数据源于孙航等人^[11]; 独龙江的数据源于王崇云等^[14] 和冯建孟等人^[15]。

表 3 四角果分布点及邻近地点 1971~2000 年气温与年降雨量分析表^{a)}

降雨量大/年均温高	降雨量大/年均温低	降雨量低/年均温高	降雨量低/年均温低
独龙江 3672.8/17.7	*龙陵 2137.0/14.9	马关 1351.1/17.0	*昆明 1011.3/14.9
金平 2331.1/18.0	*贡山 1787.9/14.6	西畴 1285.6/16.1	
墨脱 2202.6/18.0		*景东 1131.6/18.6	
绿春 2025.0/16.9		*个旧 1115.2/16.2	
河口 1772.8/23.0		麻栗坡 1075.3/17.7	
屏边 1638.3/16.3		*百色 1070.5/22.0	
盈江 1552.5/19.4		*砚山 1008.0/16.1	
勐腊 1520.5/21.5		*文山 1005.3/18.0	
		*云县 906.1/19.6	
		*蒙自 857.8/18.6	
		*红河 829.6/20.4	

a) 降雨量单位为 mm/a, 平均气温单位为 $^{\circ}\text{C}$; *示该地无四角果科分布的记录

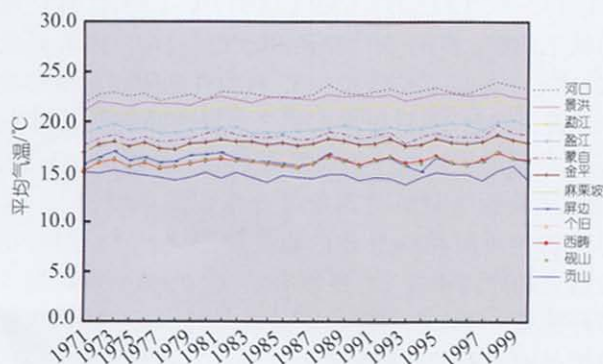


图 2 1971~2000 年年平均气温变化图

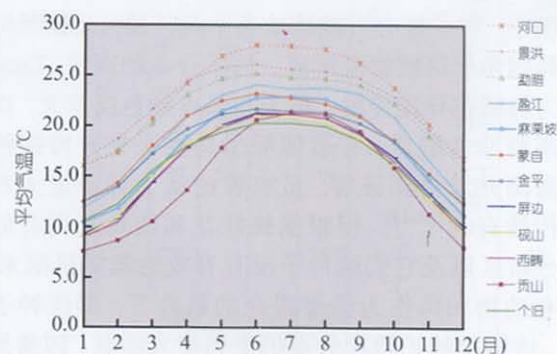


图 3 1971~2000 年各月平均气温变化曲线图

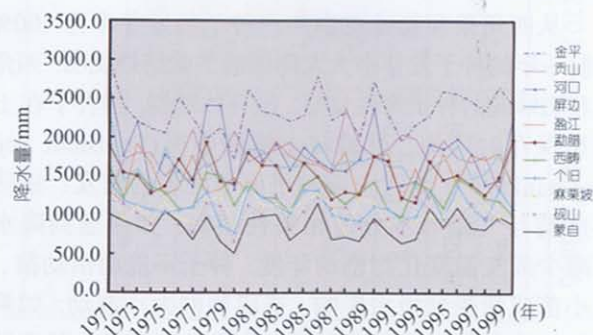


图 4 1971~2000 年年降水量变化曲线图

3 讨论

3.1 生物学特性

植物的基因流通过花粉流和种子散布来实现^[16]。传粉控制实验中四角果套袋后仍能结实而且结实率高达 80% 证明了四角果的主要交配方式为自花授粉, 同时也说明花粉流对四角果基因交流的贡献不大。

四角果的果实为蒴果, 但成熟时仅裂开两条有限的细缝, 没有种子弹射机制, 种子凭自身重力落入土壤中。种子小, 0.05~0.8 cm 左右, 很难吸引哺乳动物或鸟类采食; 种子光滑、无翅无钩, 无风播和被动物传播的特性。据此判断花粉和种子传播受限, 也限制了四角果生存和拓展新的领域。蜘蛛花的种子包裹在厚的、海绵状果皮中, 成熟果实时完全绽裂成 5 个裂瓣, 但不时仍有种子滞留于果皮中, 晃动和触碰时下落, 同样无有效的种子弹射机制; 种皮光滑无附属物, 也无风播或被动物传播特性; 种子凭重力作用下落。因四角果和蜘蛛花的都栖息于在热带雨林下、溪边、河边

1) <http://cdc.cma.gov.cn/>

砂壤中,种子极有可能随地表水流传播,此推断可以解释四角果科植物沿溪流、河岸分布的现象. Tange^[6]认为蜘蛛花异花传粉、种子与果皮颜色反差大,尚未散落前非常醒目,有可能吸引鸟类采集并传播种子的猜测并未得到证实. 虽有理论认为种子量大对种子传播有利^[17~19],但根据蜘蛛花和四角果现有的狭窄分布区以及它们的种子没有有效的散播机制来看,没有动物和风作为传播媒介的条件下,即使种子量大,该物种的扩散和分布仍受到很大限制. 四角果种子小、传播距离短的结果验证了“种子的大小与其传播距离呈正相关”理论^[20~23].

从四角果和蜘蛛花当年产种子的发芽率为100%和前一年的种子发芽率大大降低的实验结果说明:四角果和蜘蛛花的种子育性良好,没有休眠期,但种子在土壤里保存时间短,属瞬时土壤种子库(Transient soil seed banks)^[24]. 瞬时土壤种子库中种子的萌发、成活与成苗与气温和水分的相关性很高. 如果遇到降水量减少或气温变化加剧的年度,种子不能萌出幼苗、或小苗成活受到极大影响,造成种群大小波动. 如果多年持续条件不良,就有可能造成种群萎缩、甚至消失. 具瞬时种子库的四角果科种子萌发和幼苗成活易受环境影响,对气温水份的要求较苛刻,是四角果种群局限于一定区域内的重要原因之一.

3.2 气温和降水量

四角果科主要沿云南高原西北至南部界面分布,随着温暖的水汽沿峡谷向北和高海拔地区纵深,除雅鲁藏布江大峡弯处西藏墨脱和察隅两个分布记录点以外,四角果科在云南高原上的分布点向北不会越过“盈江(那帮坝)-思茅-绿春(黄连山、骑马坝)-金平-屏边-麻栗坡-西畴(蜘蛛花可向东分布到广西那坡)”一线. 但由于云南的地形破碎、起伏剧烈,南北向的高山峡谷、河流纵切造成东西方向上的地理分隔、地势垂直高差大^[25],独特的立体气候等因素,使我们无法得到一条具体的“等降水线”或“等温线”,但四角果的分布与气温、降雨量等环境因素仍有明显相关.

四角果科分布于高降雨量/年均温较高的地点;部分降雨量较低/年均温较高的地点有四角果科植物分布的记录,有的无;年均降雨量低于1000 mm的地点均无四角果植物分布记录. 分布区东缘的麻栗坡和西畴30年的平均降雨量分别为1285.6和1075.3 mm,为四角果分布区域内年降水量最低的两个地点(图4),但年温较高. 降雨量高/年均温低(如贡山和龙陵)和降雨

量低/年均温低的地方均无四角果科植物分布(表3),由此可知,四角果科植物喜高温高湿的环境条件,对低降雨量也有一定耐受性. 蒙自(海拔1300 m)19世纪80年代曾有蜘蛛花分布的记录(Henry, 采集号11432^[26]),年降雨量857.8 mm,现在分布点已经消失. 广西那坡有蜘蛛花分布,与其地理距离最近的是广西百色,年降水量为1070.5 mm与麻栗坡相差不多. 景东年均降雨量1131.6 mm,68年前,李鸣岗(1939年)曾在景东无量山凤冠山(海拔1900 m)采到过一份四角果标本(李鸣岗 926#,存于IBSC),但迄今为止,该处再无四角果记录^[27]. 这些地点不再有四角果科分布的原因有可能是气候环境变得恶劣使四角果在该地消失,也可能是由于1000~2000 mm的降雨量是四角果生长的临界值,再加上其他因素影响造成四角果在该地灭绝. 可以证明年降雨量是限制四角果科植物分布的重要因素之一,但不是惟一因素. 年平均气温较低的地点如贡山、龙陵、昆明(低于14.9°C)无四角果科植物分布,年均温高于或低于麻栗坡和西畴(分别为17.7°C和16.1°C,高于贡山、龙陵等地)的地点均有四角果分布说明年平均气温对四角果的分布有一定的限制作用,但并非决定性的限制因素,不能忽视. 无疑,地质历史决定了分类群大的分布格局(分布区貌),而现代水热条件则更多的决定了其在某地出现的可能性.

四角果科植物分布区内,西畴极冷月平均气温最低(8.9°C). 1971~2000年30年最冷月平均气温低于西畴的有贡山、个旧和砚山(图3)三地均无四角果科分布. 广西百色的月平均气温为22°C,月最低气温12月为0.1°C,1月为0.6°C;蒙自最冷月的平均气温可高达12.4°C,但是其月极低气温于可低至-1.0°C(11月)、-3.5°C(12月)、-3.9°C(1月)和-1.8°C(2月),远远低于西畴. 昆明30年年平均气温14.9°C,月最低-2.9°C(11月),-7.8°C(12月). 参照在昆明四角果移栽的情况,每年11月份果实尚未成熟之际因低温倒苗,不可能完成生活史,无法繁育后代,种群无法延续. 因此月最低气温极对四角果分布限制作用较大,是影响四角果科植物分布的重要原因之一. 控制植物生活史的原因很复杂,虽然有纬度、海拔、霜冻期等多种因素,但水热条件肯定是重要的因子,我们只能根据目前有限的数据和资料作出一定推测.

4 结论

综上所述,四角果科植物自交、无种子传播的有效机制限制了种群扩散和拓展新的分布区,是其分

布区狭窄的重要影响因素;其种子库为瞬时种子库,种子萌发和幼苗生长受环境因素影响大,致使种群大小易波动.四角果科植物喜高温高温,降雨量减少,低气温特别是最冷月气温降低易导致四角果科植物种群萎缩甚至消失.年降水量、最冷月平均温度和月最低气温是影响四角果科分布的较重要因素,年平均气温的作用相对较小.四角果科植物濒危和稀少是这些因素共同作用的结果,而非某一单因子作用.

致谢 感谢云南大学自然科学研究院亚洲国际河流中心胡金明老师、中国科学院西双版纳热带植物园宋清海博士和高进波先生提供帮助.

参 考 文 献

- Thiv M. Carlemanniaceae. In: Kubitzki K, ed. The Families and Genera of Vascular Plants: Flowering Plants (dicotyledons) VII. Bering Heidelberg: Springer-Verlag, 2004. 57—59
- 杨雪, 彭华, 陆树刚. 四角果科的系统位置评述. 植物研究, 2006, 26(4): 397—401
- Solereider H. Ein Beitrag zur anatomischen charakteristik und zur systematic der Rubiaceae. Bull Herb Boissier, 1893, 1: 167—183
- Majumdar S, Chanda S. Pollen morphology and taxonomy of *Carlemannia* and *Silvianthus* of the family Rubiaceae sensu lato. Trans Bose Res Inst Calcutta, 1978, 41(3-4): 99—105
- Fedotova T A. Morphology of the fruit and seed of *Carlemannia* species (Carlemanniaceae). Botanicheskii Zhurnal (Moscow), 1966, 81: 24—34
- Tange C. *Silvianthus* (Carlemanniaceae) a genus and family new to Thailand. Thai Forest Bull (Bot), 1998, 26: 59—65
- Savolainen V, Fay, M F, Albach D C, et al. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcl* gene sequences. Kew Bull, 2000, 55: 257—309
- Bremer K, Backlund A, Sennblad B, et al. A phylogenetic analysis of 100+ genera and 50+ families of euasterids based on morphological and molecular data with notes on possible higher level morphological synapomorphies. Plant Syst Evol, 2001, 229: 137—169
- APG II, 2003. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Bot J Linn Soc, 2003, 141: 399—436
- 周长海, 吴绍洪, 戴尔阜, 等. 纵向岭谷区水汽通道作用及植被生产力响应. 科学通报, 2006, 51(增刊): 81—89
- 孙航, 周浙昆. 雅鲁藏布江大峡弯河谷地区种子植物. 昆明: 云南科技出版社. 2001
- Kruckeberg A R. Biological aspects of endemism in higher plants. Ann Rev Ecol Syst, 1985, 16: 447—479
- 洪德元, 葛颂, 张大明, 等. 植物濒危机制研究的原理和方法. 见: 中国科学院生物多样性委员会、林业部野生动物和森林植物保护司编. 生物多样性研究进展. 北京: 中国科学技术出版社. 1995, 125—133
- 王崇云, 和兆荣, 朱维明. 云南独龙江流域植被概况. 生态学杂志. 2001, 20(增刊): 26—33
- 冯建孟, 王襄平, 方精云. 云南独龙江地区种子植物物种多样性垂直分布格局和 Rapoport 法则的验证. 北京大学学报 (自然科学版). 2006. 42(4): 515—520
- 王崇云. 植物的交配系统与濒危植物的保护繁育策略. 生物多样性, 1998, 6(4): 298—303
- Baker H G. Seed weight in relation to environmental conditions in California. Ecology, 1972, 53: 997—1010
- Eriksson O, Ehrlen J. Phenological variation in fruit characteristics in vertebrate-dispersed plants. Oecologia, 1991, 86, 463—470
- Moles A T, Westoby M. Latitude, seed predation and seed mass. J Biogeo, 2003, 30: 105—128
- Westoby M, Jurado E, Leishman M. Comparative evolutionary ecology of seed sizes. Trends Eco1 Evo1, 1992, 7(11): 368—372
- 张世挺, 杜国祯, 陈家宽. 种子大小变异的进化生态学研究现状与展望. 生态学报, 2003, 23(2): 353—364
- Moles A T, Falster D S, Leishman M R, et al. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. J Eco, 2004, 92: 384—396
- Moles A T, Ackerly D D, Tweddle J C, et al. Global patterns in seed size. Glob Eco Biogeo, 2007, 16: 109—116
- 于顺利, Marcelo Sternberg, 蒋高明, 等. 地中海沿岸沙丘种子大小对植物及其种子多度的影响. 生态学报, 2005, 25(4): 749—755
- 戴尔阜, 吴绍洪, 李双成, 等. 纵向岭谷区植被特征参数的空间变异. 科学通报. 2006, 51(增刊): 1—7
- Airy Shaw H K. On a new species of the genus *Silvianthus* Hook. f. and on the family Carlemanniaceae. Kew Bull, 1965, 19: 507—512
- 彭华, 滇中南无量山种子植物. 昆明: 云南科技出版社, 1998