

胡杨种子散布的时空分布格局

张玉波¹, 李景文¹, 张昊¹, 邹大林¹, 武逢平¹, 程春龙¹, 李俊清^{1*}, 李帅英²

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 河北农业大学林学院, 保定 071000)

摘要:以额济纳胡杨为研究对象,对种子雨的散布时间、强度、散布距离以及种子雨和空气湿度、风之间的关系进行了研究。胡杨种子雨可以分为初始期、高峰期和消退期 3 个阶段,大部分的种子集中在高峰期落下。种子的散布主要受湿度和风的影响。湿度对种子雨的强度起主要作用,在一天之中,种子在湿度较低的中午和下午集中散落。应用一元线性回归模型对种子雨强度和相对湿度进行分析后表明二者之间存在显著的负相关关系。对种子的散播距离进行研究后发现,大部分种子落在母树附近,少部分种子能够进行长距离传播。风对种子的传播的方向和距离起决定性的作用,不同方向上的种子传播距离和强度相差很大。在顺风方向上,种子的传播距离最远,所有的长距离传播现象几乎都发生在这一方向上;而在主风向的垂直方向和逆风方向上,种子的散布距离较小,很少有种子能够进行长距离传播。对风的观测表明中午后和下午初的风力较强,而此时种子雨强度又最大,有利风力条件和高种子雨强度出现的同步性可能是促进胡杨种子进行长距离传播最有效的生物控制机制。由于胡杨种子在自然条件下的存活时间非常短暂,所以研究中不同胡杨母树林间种子散播时间的差异可能是胡杨种群内部为适应不同洪水期所表现出的风险分摊机制所造成的。

关键词:胡杨;种子扩散;时空分布格局;生物控制机制

文章编号:1000-0933(2005)08-1994-07 中图分类号:S718 文献标识码:A

Spatiotemporal patterns of seed dispersal in *Populus euphratica*

ZHANG Yu-Bo¹, LI Jing-Wen, ZHANG Hao¹, ZOU Da-Lin¹, WU Feng-Ping¹, CHENG Chun-Long¹, LI Jun-Qing^{1*}, LI Shuai-Ying²

(1. The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing 100083, China; 2. Forestry College, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1994~2000.

Abstract: The proposed investigation is carried on seed rain time, seed rain intensity, seed dispersal distance, the effects of humidity and wind in fastigium phase. The seed rain duration of a plot fell into three successive phases—starting phase, fastigium phase and subsidizing phase. Humidity and wind had great effects on the seed dispersal. The seed rain intensity was positively correlated to humidity, most seed dispersed in the noon and afternoon when the humidity was relatively low in daylight. The longevity of the seeds under full light and shade conditions were 6d and 40d, respectively. We found that wind affected direction and distance of seed dispersal; the majority of the seeds distributed close to the maternal trees, only a little part of seeds had long-distance dispersal. Wind factor determined direction and distance of the seed dispersal. In the direction of wind, seeds had dispersal with longest distance, almost all the long-distance dispersal took place in this direction; in the vertical and upwind direction, the seeds were more likely to distribute close to the maternal tress. The wind speed was highest between noon and early afternoon, and the seed rain intensity got the climax simultaneously. The synchronization of wind speed and seed rain intensity was an effective plant-controlled mechanism that facilitates *Populus euphratica's* seed long-distance dispersal. Duo to the brevity of seed longevity under natural conditions, the difference of seed rain time among the three plots in our study might result from *Populus euphratica's* adaptation to the temporal changes of the flood.

Key words: *Populus euphratica*; seed dispersal; spatiotemporal pattern; plant-controlled mechanism

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30471369)

收稿日期:2004-10-25;修订日期:2005-06-28

作者简介:张玉波(1979~),男,河北石家庄人,硕士生,主要从事保护生物学和生态恢复研究。E-mail:votreami@eyou.com

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail:lijq@bjfu.edu.cn

Foundation item: the National Natural Science Foundation of China (No. 30471369)

Received date: 2004-10-25; Accepted date: 2005-06-28

Biography: ZHANG Yu-Bo, Master candidate, mainly engaged in conservation biology and restoration ecology. E-mail:votreami@eyou.com

在植物群落中,植物种子的空间分布决定着种子能够成功定居的范围,从而对随后种子的萌发、幼苗的存活、生长等一系列生态学过程产生决定性的影响^[1~3]。种子雨在时间和空间上的分配构成了一个模板(Template),这一模板直接影响到群落的物种组成、单个种群的变化、以及整个群落的格局和过程^[2,4]。种子传播还会决定基因流动的速率,关系到种群内部和种群之间的遗传结构,从而对种群的适应、特化和生活史特征的演化产生重要作用^[5,6]。此外,对种子扩散的研究还有助于人们深入了解植物群落的更新限制(Recruitment limitation)和预测植物种群对气候变化的响应机制^[7~10]。目前国内外关于种子雨的研究中,对于灌木树种和针叶乔木树种的研究较多^[2,11~13],针对阔叶喜光树种的研究较少^[7,14];对于种子在空间上的分布研究较多,但对种子雨在时空分布与环境条件之间量化关系仍旧缺乏了解。

胡杨(*Populus euphratica*)在我国主要分布于西北内陆干旱区的内陆河两岸,是该区域唯一可以形成大面积森林群落的乔木树种。由于自然条件的恶化和人为干扰,胡杨的生存正受到日益严重的威胁。为改变这一状况,更好地保护胡杨这一抗风沙、耐盐碱、抗热、抗旱的优良种质资源^[15],近些年来人们在胡杨林保护方面作出了许多有益的研究工作^[16~18],这些研究工作主要集中在胡杨无性繁殖、胡杨林生态效益评价、胡杨林下土壤水分状况等方面,而关于胡杨有性繁殖,尤其是种子雨方面的研究甚少。本文选择未受经营和放牧活动干扰的胡杨原始林为研究对象,拟解决以下问题:(1)胡杨种子雨的持续时间和强度;(2)种子的空间分配格局;(3)定量分析种子扩散和环境因子(主要是风和空气湿度)之间的关系。

1 研究地概况

研究地位于内蒙古额济纳旗达来呼布镇以东 3km 处的胡杨林中,该林分于 1984 年被封育,面积为 30hm²(500m×600m),坡度<3°。关于该地的气候条件已有报道^[19]。

2 研究方法

2.1 观测样地的选取和种子雨收集器的设置

选择 3 块胡杨母树林作为研究样地,其中 1 号样地为主要样地,以详细研究种子的时空分布格局,以 2、3 号样地为辅助样地,主要目的是考察落种时间在不同母树林之间的差异。1 号样地与 2 号样地的间距为 400m,1 号、3 号样地与 3 号样地的间距均为 400m,3 块胡杨母树林之间均有胡杨雄树林、柽柳林以及河道的隔离。在 1 号样地中设置边长为 40m 的正方形观测区域,在此区域中以 5m 为间隔设置 81 个种子雨收集器($D=10\text{cm}$, $H=7\text{cm}$)。将种子雨收集器后埋于土中,入口高于表土 2cm,盛满水,以防止收集到的种子再次飞出。在 2、3 号样地中设置边长为 20m 的正方形区域,以 5m 为间隔设置 25 个种子雨收集器。为研究胡杨种子雨的散播距离,于 1 号母树林的边缘,在顺风方向、主风向的垂直方向(以下简称垂直方向、逆风方向)上各设置 4 条长度为 120m 的观测样带(No. 1~No. 12);在每条样带上每隔 5m 平行设置 3 个间距为 2m 的种子雨收集器。

2.2 种子雨观测

每天 8:00 和 20:00 对 1 号样地中种子雨收集器中的种子进行 2 次计数。在高峰期,选择 10 个种子雨收集器,在 8:00 和 20:00 期间每隔 2h 对收集器中的种子进行计数。2、3 号样地以及样带中的种子雨每天 8:00 计数,计数完毕后计算种子雨密度(seed rain density, $SRD(\text{个}\cdot\text{m}^{-2})$)。以种子雨强度首次超过 $1\text{个}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 为种子雨开始的标志,当种子雨强度连续 3d 小于 $1\text{个}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 时,即认为种子雨结束。

2.3 气象因子的观测

在 1 号样地中设置小型气象站(HOBO Weather Station, USA.),对温度、湿度、风速、风向进行观测,采样间隔为 5s。

2.4 种子寿命研究

(1)胡杨种子的收集和放置 在胡杨的果实成熟后炸开前,将果实从树上取下,置于纱网中。将纱网放在阳光下暴晒 1d 后果实炸开,纱网中充满带有种子的果絮,将种子筛出。把种子分为 2 部分:一部分种子置于全光照的林窗中,一部分种子置于林内完全庇荫的地方。

(2)种子发芽试验 每隔一段时间(全光条件 1d,遮光条件 5d)取 300 粒种子作发芽试验,以检验种子的生活力保持状况。将 300 粒种子分为 3 等份,每份 100 粒。将种子置于垫有 4 层分析滤纸的培养皿内($d=9\text{cm}$, $h=1\text{cm}$),向每个培养皿内滴入 8mL 蒸馏水,置于室内进行发芽试验,温度为 $(27.9\pm 3.5)\text{C}/(19\pm 1.7)\text{C}$ (昼/夜),相对湿度 $(30.5\%\pm 1.7\%)/(25.4\%\pm 3.2\%)(\text{昼/夜})$,光照强度为 $200\mu\text{mol}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}/0(\text{昼/夜})$ 。3d 后观察种子的发芽率。

3 结果与分析

3.1 3 块胡杨林种子雨的时间异质性与落种密度差异

3 块样地的种子雨开始、结束以及持续时间之间的差异见表 1。种子雨开始时间的跨度为 24d(7 月 15 日—8 月 8 日),结束时间的跨度为 30d(7 月 23 日—8 月 31 日),种子雨持续时间从 9d(2 号样地)到 15d(1 号样地)不等。3 块样地的种子雨强度和落种密度也有很大差异。这两项指标可以反映出 3 块样地在种源强度(种源产生的种子数量)方面的差异,即 3 号样地的种源强度最大,其次为 2 号样地,1 号样地最小。

3.2 胡杨种子散布的时间分配格局

1号样地的种子雨自8月9日开始,23日结束,历时15d。种子雨的散布过程可以分为3个阶段:初始期、高峰期和消退期。各阶段起止的时间和种子雨强度见表1。3个时期的种子雨强度差异很明显($F=4.63, p<0.05$)。初始期与高峰期之间的界限为8月11日,此时种子雨强度出现一个极其明显的“跃迁”,随后两天(12、13日)的种子雨强度与11日相差不多。14日至19日的种子雨强度虽然相对较低,但仍然维持在一个较高的水平上。19日以后种子雨强度大幅度下降,种子基本落完,23日种子雨结束。

表1 3块样地的群落特点、种子雨时间、种子雨强度

Table 1 Community characteristic, seed rain time and seed rain intensity of the three plots

样地号 Plot No.	1	2	3
地点 Place	N 41°58'139", E 101°5'208"	N 41°59'41", E 101°05'47"	N 41°57'15", E 101°5'89"
乔木层(平均胸径 (cm))Arborous layer (Mean breast diameter (cm))	胡杨(32.3) <i>Populus euphratica</i> (32.3)	胡杨(40.2) <i>Populus euphratica</i> (40.2)	胡杨(58.4) <i>Populus euphratica</i> (58.4)
群落特征 Community characteristics	灌木层 Shrub layer	柽柳 <i>Tamarix</i> spp.	柽柳+白刺 <i>Tamarix</i> spp. + 无 None
	草本层 Herb layer	苦豆子+芦苇+披碱草 <i>Sophora alopecuroides</i> <i>Phragmites communis</i> <i>Elymus dahuricus</i>	苦豆子+碱蓬+猪毛蒿 <i>Sophora alopecuroides</i> <i>Suaeda</i> <i>alopecuroides</i> <i>Artemisia scoparia</i>
土壤类型 Soil type	荒漠盐渍土 Desert saline soil	荒漠盐渍土 Desert saline soil	沙土 Sandy soil
种子雨开始时间 Seed rain commencing date	8月8日 8 Aug.	7月15日 15 July	8月5日 5 Aug.
种子雨结束时间 Seed rain terminating date	8月23日 23 Aug.	7月23日 23 July	8月15日 15 Aug.
种子雨持续时间 Seed rain duration (d)	15	9	11
种子雨平均强度(SRI Seed · m ⁻² · d ⁻¹)	1576	2235	5461
落种密度 Seed rain density (Seed · m ⁻²)	23640	20115	60071

种子雨在时间维上的分配格局主要表现在两个方面:①虽然种子雨持续了15d,但大多数种子(87%)集中在高峰期(11日至19日,9d)落下;②种子雨集中于白天散落,在15d中,白天和夜晚的落种量分别为总落种量的96.6%和3.4%,前者是后者的28倍。

表2 胡杨种子雨强度的时间变化格局

Table 2 Temporal pattern of the seed rain intensity

阶段 Phase	日期 Date (day/month)	白天强度 SRI in daylight (Seed · m ⁻²)	夜晚强度 SRI in night (Seed · m ⁻²)	日强度 SRI in dytime (Seed · m ⁻²)	白天落种比例 Percentage of seed dispersal in daylight (%)	夜晚落种比例 Percentage of seed dispersal in night (%)	各阶段的日平均值 Mean SRI of different phases (Seed · m ⁻² · d ⁻¹)	各期比例 Percentage of seed dispersal of different phases (%)
初期 Initial phase	9/8	392.1	111.2	503.2	77.9	22.1	361.3	3.3
	10/8	184.6	34.9	219.4	84.1	15.9		
	11/8	2556.6	39.2	2595.8	98.5	1.5		
	12/8	5022.6	146.1	5168.6	97.2	2.8		
高峰期 Fastigium	13/8	4981.1	40.3	5021.4	99.2	0.8	2327.3	95.3
	14/8	1642.5	85.0	1727.5	95.1	4.9		
	15/8	1266.8	45.8	1312.6	96.5	3.5		
	16/8	743.7	34.9	778.6	95.5	4.5		
	17/8	1275.6	41.4	1317.0	96.9	3.1		
	18/8	1743.0	79.6	1822.6	95.6	4.4		
	19/8	1164.2	37.1	1201.2	96.9	3.1		
消退期 Subsidizing phase	20/8	156.2	25.1	181.2	86.2	13.8	78.9	1.4
	21/8	66.6	0	66.6	100.0	0.0		
	22/8	47.0	3.3	50.2	93.5	6.5		
	23/8	17.5	0	17.5	100.0	0.0		
平均值 Mean value		1522.2	53.7	1576.0	—	—	—	—
总计 Total		22833	805.5	23640	96.7	3.3	—	—

3.3 种子雨强度和空气相对湿度之间的关系

在一天之中,种子集中散落的时间段为 10:00—18:00。随着空气相对湿度逐渐降低,种子雨强度逐渐增强,14:00—16:00 的相对湿度达到一天之中的最小值,此时的种子雨强度则达到一天之中的最大值,之后便迅速下降,20:00 的种子雨强度水平与 8:00 的相差不多。相对湿度和种子雨强度的日变化曲线均为正态分布,但二者的变化趋势相反(图 1)。应用一元线性回归模型对种子雨强度(y)与相对湿度(x)进行相关分析(图 2),结果表明二者的相关性很强($R^2=0.8584$),随着相对湿度的减弱,种子雨强度增大,两者之间存在显著的负相关关系($y=-184.04x+2431.3$),即较低的相对湿度有利于胡杨种子的扩散。

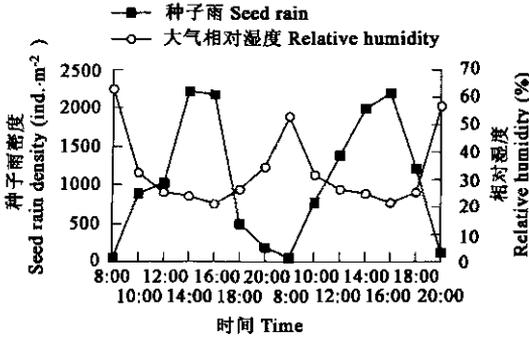


图 1 种子雨和相对湿度的日变化

Fig. 1 Seed rain and humidity in daytime

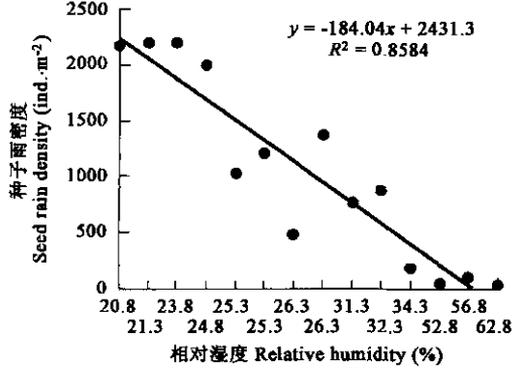


图 2 种子雨随相对湿度的变化

Fig. 2 Seed rain changes with relative humidity

3.4 种子雨散布和风速之间的关系

由于种子雨在高峰期的强度最大,因此对高峰期的风速进行观测和研究会更有助于揭示种子散发和风速间的关系。高峰期的风速观测结果见图 3,白天 8:00—20:00 和夜晚 20:00—次日 8:00 的平均风速分别为 (4.9 ± 0.4) m/s、 (2.8 ± 0.7) m/s; 8:00—12:00 的平均风速为 (4.0 ± 0.5) m/s,中午至傍晚的平均风速为 (5.5 ± 0.5) m/s。风速的变化规律可以总结为:在一天之中,白天高、夜晚低;在白天,上午低,中午至傍晚高。这种变化趋势与种子散播强度的变化趋势基本一致。

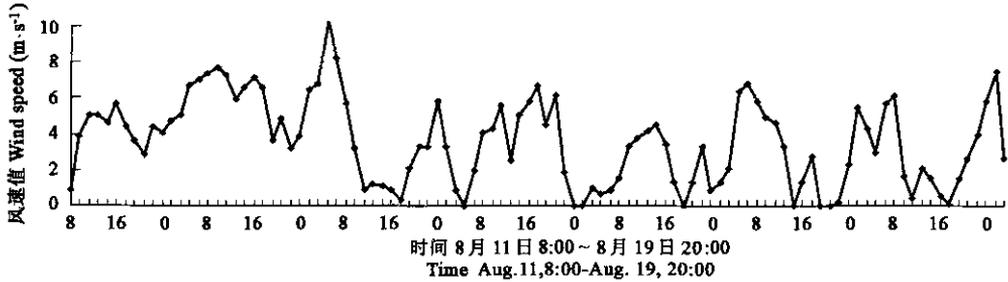


图 3 胡杨种子雨高峰期的风速值

Fig. 3 Wind speed during seed rain fastigium

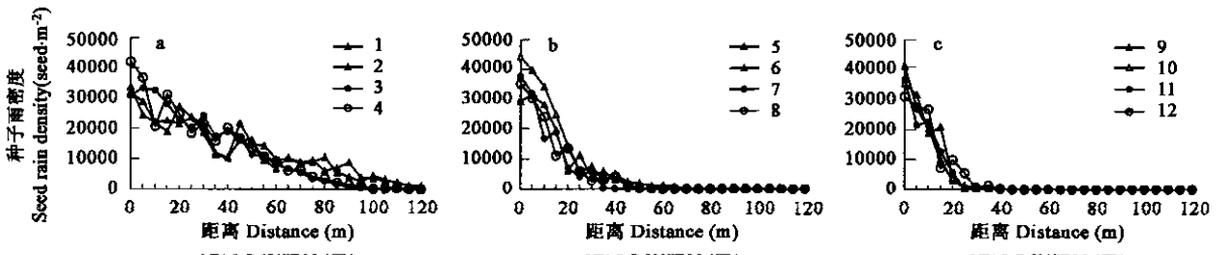


图 4 种子雨的空间分布

Fig. 4 Seed rain distribution in space

3.5 胡杨种子传播的空间分配格局

胡杨种子向外扩散的曲线呈单峰状态势(图 4),种子雨密度的峰值都出现在距离种源最近的地方,而且离种源越远,种子

雨强度越低,这一趋势在 3 个方向上是一致的。但不同方向上种子扩散的距离有很大差异($F=56.72, p<0.001$),在顺风方向上,种子扩散的最大距离均超过了 100m,出现了长距离传播现象,其中 1 号和 2 号样带(图 4a)上的种子最大传播距离均超过了样带的长度(120m)。在垂直方向上,种子最大扩散距离为 75m,4 条样带的平均值为 54m。种子在逆风方向上的传播距离最短,在该方向上种子的最长传播距离为 40m(9 号、12 号)(图 4c),最短仅为 25m(10 号)(图 4c),种子在此方向上的平均传播距离为 34m。将不同方向上的样带观测值分别取平均值后,再对种子的散布概率进行累加后得到图 5。如该图所示,在顺风方向上,90.9%的种子落于距离种源 75m 的范围内;在垂直方向上,

90.7%的种子的传播距离不超过 30m;逆风方向上这种趋势更为明显,92.2%的种子落于距离种源 20m 的范围内,97.4%的种子的传播距离小于 25m,40m 以及更远的范围内没有发现种子降落。种子在顺风方向上的传播曲线的尾部很长,是明显的粗尾曲线,说明这一方向上的种子扩散潜力最大,虽然大部分种子落于种源附近,但进行长距离传播的种子仍占到所观测种子的 1.1%。而在垂直方向和逆风方向上,种子的传播曲线出现明显的“短尾现象”,几乎没有长距离传播现象的发生。

3.6 胡杨种子在自然条件下的寿命 收集到的种子千粒重为 0.0835g,发芽率为 100%,说明种子的质量很好。在全光条件下,种子的生活力只能保持 6d(图 6),种子的发芽率每天平均下降 16.7%。第 1 天至第 4 天种子的发芽率下降最快,平均速度为 24.0%。处于遮阴条件下的种子寿命要远远高于全光条件下的种子(图 7),15d 后还有 2/3 的种子能够萌发,经过 40d 后全部的种子才失去生活力。

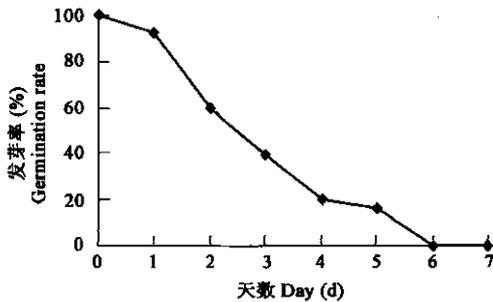


图 6 全光条件下在胡杨种子的寿命

Fig. 6 Seed longevity under full light condition

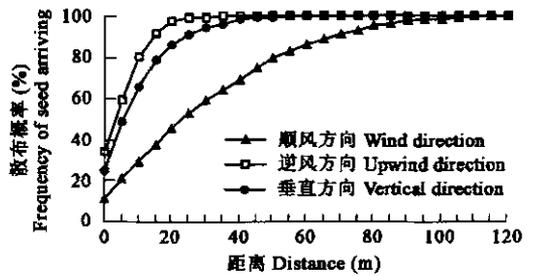


图 5 种子在不同方向和距离上的散布概率

Fig. 5 Frequency of seed arriving in different direction (%)

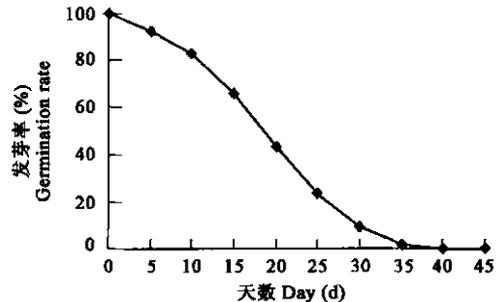


图 7 遮阴条件下胡杨种子的寿命

Fig. 7 Seed longevity under shade condition

4 结论与讨论

对不同胡杨母树林的种子散布研究表明:在胡杨种群内部存在着繁殖时间的差异,这种差异在本项研究中表现为不同母树林之间具有种子散播时间的异质性。林分起源、立地条件间的差异可能是产生这种异质性的原因。落种密度的差异是由于种源强度的不同造成的,3 块林地中母树的密度、年龄、生长状况之间的差异可能是导致种源强度不同的最主要的 3 个原因。种子萌发试验表明,胡杨种子不具有休眠特性,在自然条件下很快失活。额济纳绿洲地处内陆河的下游,每年的来水时间各不相同,因此,如果胡杨种群中的所有母树都在同一时间内散播种子,而此时河道里“恰巧”没有水,种子不能萌发,这就必然造成胡杨的有性繁殖在种子阶段的失败。种子散播时间在种群内部的异质性可以形成“风险分摊”,保证一定的繁殖成功率,这种繁殖策略可能是胡杨对内陆河来水时间长期适应的结果。

胡杨种子在相对湿度较低的时候最易脱落,这与同样小而轻,靠风力传播的桦树种子的脱落类似^[20],这一现象叫做“干裂”(Xerochasy)^[21,22]。产生这种现象的原因是种子和果皮间的离层在湿度低的环境下发育更快,在晴朗而干燥的天气下,水平风速一般较大,向上的热气流也比较容易形成^[23],这样的天气条件(低湿度、高风速)更有利于胡杨种子进行长距离传播。

虽然风播种子的传播距离在很大程度上受风力条件的制约,但是植物也可以通过以下手段来影响种子的传播距离(生物控制机制 Plant-controlled mechanism):①种子的空气动力学特性,②种子的散播高度,③种子的散播时间^[24]。本文的对象只有胡杨一个物种,所以可以认为所有种子的空气动力学特性是一致的,因此胡杨种子的时空分布异质性并不是由种子的空气动力学差异造成的。虽然各个种子的散播高度的差异会对传播距离产生影响,但对种子散播时间不能产生很大作用。通过研究空气湿

度和风力对种子散播的影响后发现,种子大量散播时的风力条件最适于种子向远处传播,即种子的散播和有利的风力条件具有时间同步性,因此,这种同步性很有可能是使胡杨种子的时空分布产生异质性并促进种子向更远距离传播的最有效的生物控制机制。

很多研究表明,风播种子在种源边缘以外的传播曲线呈现出非常明显的尖峰态特点^[25~27]。在本项研究中,虽然不同方向上的种子的传播距离相差很大,但绝大多数种子都集中在母树的周围,种子的散布方式也属于尖峰态分布。

胡杨种子的传播介质除了风以外,可能还可以借助于水流进行传播,而且随水漂流的种子的传播距离有可能更远。黑河进入额济纳绿洲后分为 7 条支流,胡杨种子大量散播期间(6 月下旬至 8 月中旬)正值黑河的洪水期,这为胡杨种子借助于水流传播创造了很好的条件,但是近几年由于上下游的水量分配问题,下游来水时间主要集中在春季和冬季,而此时胡杨种子雨尚未开始或已经结束。因此,由于洪水期和种子雨不能吻合,水流对胡杨种子的传播作用不大。除此以外,洪水期与种子雨的不同期性还可能是导致胡杨有性繁殖失败最重要的因素。

逃逸定居假说^[29]认为:大多数种子会散落在母树的附近,这些种子的存活和萌发会受到强烈的竞争性抑制作用的影响,这种影响有可能来自于母树,也有可能来自于其他种子或幼苗。在本研究中,虽然发现只有很小的一部分种子能够进行长距离传播,但由于种子的总量很大,因此进行长距离传播的种子的数量还是很可观的。由于环境压力和人为干扰,额济纳胡杨种群分布呈现出强烈的斑块化趋势^[19,30,31]。景观破碎化会导致种源减少,植被斑块间距离增大,而种子传播距离的延长可以增加种子存活和在新生境成功定居的概率,因此种子长距离传播成为影响斑块化种群维持能力的重要因素^[14,32,33]。在额济纳绿洲,如果那些进行长距离传播的胡杨种子能够在新的生境成功定居,将会对胡杨种群内部基因流的维持,对退化荒漠河岸林生态系统的恢复起到十分积极的作用。

References:

- [1] Clark J S, Fastie C, Hurtt G, *et al.* Reid's paradox of rapid plant migration. *BioScience*, 1998a, **48**: 13~24.
- [2] Nathan R, Safriel U N, Noy-Meir I, *et al.* Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* Trees. *Ecology*, 2000, **81**: 2156~2169.
- [3] Parciak W. Environmental variation in seed number, size and dispersal of a fleshy-fruited plant. Effects on population persistence: the interaction between noise colour, intraspecific competition and space. *Ecology*, 2002, **83**: 780~793.
- [4] Rand T A. Seed dispersal, habitat suitability and the distribution of halophytes across a salt marsh tidal gradient. *Journal of Ecology*, 2000, **88**: 608~621.
- [5] Dieckmann U, O'Hara B & Weisser W. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, **14**: 88~90.
- [6] Ouborg N J, *et al.* Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology*, 1999, **87**: 551~568.
- [7] Clark J S, Miles S, Ruth K, *et al.* Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 1999, **80**: 1475~1494.
- [8] Pitelka, *et al.* Plant migration and climate change. *American Scientist*, 1997, **85**: 464~473.
- [9] Ribbens E, Silander J A and Pacala S W. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, 1994, **75**: 1794~1806.
- [10] Schupp E W. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology*, 1990, **71**: 504~515.
- [11] Fernando B, Salvador T. Temporal and spatial patterns of seed dispersal in two *Cistus* species Cistaceae. *Annals of Botany*, 2002, **89** (4): 427~434.
- [12] Martin D, Peter B R, Lee E F. Seed rain, safe site, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, **33**: 1892~1904.
- [13] Zou C J, Xu W D, Liu G T. The Spatial-temporal distribution of seed rain in *Picea Mongolica* population. *Chinese Journal of Ecology*, 1998, **17**(3): 16~19.
- [14] Han Y Z, Wang Z Q. Spatial pattern of Manchurian ash seed dispersal in secondary hardwood forests. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26**(1): 51~57.
- [15] Wang S J, Cheng B H, Li H Q. *Populus euphratica* Forest. Beijing: China Environmental Science Press, 1995. 7~15.
- [16] Kang X Y. The restrictive factors and the development strategies of forest restoration of *Populus euphratica* Oliv. In Gansu. *Journal of Desert Research*, 1997, **17**(1): 53~57.
- [17] Gao R H. Discuss *Populus euphratica* forest of Ejina ecological effectiveness and protect countermeasure. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2000, **14**(5): 74~78.
- [18] Ji F, Ma Y J, Fan Z L. Soil water regime in *Populus euphratica* forest on the Tarim River alluvial plain. *Acta Phytocologica Sinica*,

2001, **25**(1): 17~24.

- [19] Liu Z L, Zhao W Z, Hao D Y. The mountain basin complex of Heihe River and resource-environment safety of oasis zone in the lower reaches. *Journal of Natural Resources*, 2002, **17**(3): 286~293.
- [20] Ford R H, Sharik T L & Feret P P. Seed dispersal of the endangered Virginia round-leaf birch (*Betula uber*). *Forest Ecosystem and Management*, 1983, **6**: 115~128.
- [21] Burrows J M. Calculation of the primary trajectories of plumed seeds in steady winds with variable convection. *New Phytologist*, 1973, **72**: 647~664.
- [22] van der Pijl L. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer Press, 1982. 454~470.
- [23] Tachenberg O. Modeling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monograph*, 2003, **73**: 173~189.
- [24] 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, **81**: 1613~1628.
- [25] Bullock J M & Clarke R T. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modeling the tail of the curve. *Oecologia*, 2000, **124**: 506~521.
- [26] Eelke J, Anders T. Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae). *Plant Ecology*, 2001, **152**: 67~78.
- [27] Higgins S I, Richardson D M & Cowling R M. Validation of a dispersal simulation model of a spreading alien plant population. *Journal of Applied Ecology*, 2001, **38**: 571~584.
- [28] Howe H F and Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, **13**: 201~228.
- [29] He Z B, Zhao W Z. Characteristics of spatial heterogeneity of the desert riparian forest in the Hei River basin. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2003, **25**(5): 591~596.
- [30] Zhang L, Wang X R, Liu L H, et al. Analysis of Ejina oasis landscape of the Heihe River basin. *Research of Soil and Water Conservation*, 2003, **10**(4): 124~128.
- [31] Cain M L, Milligan B G & Strand A E. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 2000, **87**: 1217~1227.
- [32] Hewitt N & Kellman M. Tree seed dispersal among forest fragments II. Dispersal abilities and biogeological controls. *Journal of Biogeography*, 2002, **29**: 351~363.

参考文献:

- [19] 刘仲龄, 朱宗元, 郝敦元. 黑河流域地域系统的下游绿洲带资源——环境安全. *自然资源学报*, 2002, **17**(3): 286~293.
- [29] 何志斌, 赵文智. 黑河下游荒漠河岸林典型样带植被空间异质性. *冰川冻土*, 2003, **25**(5): 591~596.
- [13] 邹春静, 徐文铎, 刘广田. 沙地云杉种群种子雨的时空分布规律. *生态学杂志*, 1998, **17**(3): 16~19.
- [14] 韩有志, 王政权. 天然次生林中水曲柳种子的扩散格局. *植物生态学报*, 2002, **26**(1): 51~57.
- [30] 张丽, 王秀茹, 刘兰华, 等. 黑河流域额济纳绿洲景观格局分析. *水土保持研究*, 2003, **10**(4): 124~128.
- [16] 康向阳. 甘肃胡杨恢复发展的限制因子及对策. *中国沙漠*, 1997, **17**(1): 53~57.
- [17] 高润宏, 张巍, 郭晓红. 额济纳胡杨林生态效益评价及保护对策探讨. *干旱区资源与环境*, 2000, **14**(5): 74~78.
- [18] 季方, 马英杰, 樊自立. 塔里木河冲积平原胡杨林的土壤水分状况研究. *植物生态学报*, 2001, **25**(1): 17~24.
- [15] 王世绩, 陈炳浩, 李护群. 胡杨林. 北京: 中国环境科学出版社, 1995. 7~15.