

风传草本植物种子空间传播新模型

陈玲玲^{1,2}, 林振山^{1,2,*}, 何亮^{1,2}

(1. 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 南京 210046; 2. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210046)

摘要:种子阶段产生的时空格局对植物种群迁移十分关键,在植物种群动态、外来种入侵、保护生物学领域有重要意义。大多数种子从母株处传播距离较短,少数种子可以进行长距离传播。近30多年对种子传播的大量研究集中在近距离传播,这与目前的技术很难直接跟踪长距离传播的种子有关,尤其是草本植物种子传播数据极难获取。在现实条件约束下,利用模型模拟种子传播显示了重要作用,但目前尚未形成种子密度随距离变化的统一性函数或分布曲线,我国更是鲜见此方面研究成果。提出了一种全新的风传草本植物种子的空间传播模型,即准麦克斯韦空间分布模型,将种子长、中、短距离的传播归纳于统一的模型之中;实现无风或有风时,任意方向及区域的种子传播模拟,并且利用前人已有的实验或实测数据对模型进行了适应性分析,旨在推动此领域研究的进一步探索与发展。

关键词:草本植物种子;空间传播;距离;准麦克斯韦模型

A new spatial-dispersal model on wind-borne herbaceous plant seeds

CHEN Lingling^{1,2}, LIN Zhenshan^{1,2,*}, HE Liang^{1,2}

1 Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing 210097, China

2 College of Geographic Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China

Abstract: The spatio-temporal pattern of seed dispersal has great significance in ecological implications for plant species dynamics, biological invasion and conservation biology. Most seeds possess the short-distance dispersal (SDD) ability, while few others have the long-distance dispersal (LDD) ability. During the recent thirty years, a great many researches have focused on the SDD due to the difficulties in the direct track of LDD of plant seeds, particularly in that of the herbaceous plant species. Under current constraint conditions, modeling has played a great importance in the tail simulation of seed dispersal. However, no uniformed function or curve distribution has been constructed currently to describe the variation of seed density with the distance. Our research puts forward a new spatial dispersal model, i. e., Quasi-Maxwell spatial distribution model, to conclude all the cases of seed dispersal. This model can simulate wind-borne seed dispersal in any direction and area, and has involved some empirical field data obtained from other researches in our study to check the model adaptability. The research aims at promoting the further exploration and development in this important field.

Key Words: herbaceous plant seeds; spatial-dispersal; distance; Quasi-Maxwell model

种子传播是植物在空间移动的主要阶段,种子传播产生的空间格局将影响补充幼苗的潜在范围及以后的许多生态过程如捕食、竞争等,并最终决定新的繁殖体的空间格局^[1]。植物种子的传播不仅影响种群的动态和持续生长,还能改变物种的分布与丰富度,进而对群落结构产生影响;其作为植物重要的生活史特性,对种群进化也有复杂的影响,决定了种群间的基因流动水平,影响种群的适应、特化和生活史特性的演化等过程^[2-3]。

大多数种子只能从母株处传播很短距离,种子密度随距离迅速下降^[1]。对种子传播的大量研究也主要

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40871083)

收稿日期:2009-05-21; 修订日期:2009-07-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: linzhenshan@njnu.edu.cn

集中在短距离传播 (Short distance dispersal, SDD) 上, 如对逃逸与定居的假说验证多限于小于 100m 的范围^[4], 然而在种子传播过程中, 会有少数种子可到达很远的地方, 即长距离传播 (Long distance dispersal, LDD)。植物长距离传播是偶然和稀有的事件^[5-7], 但在生态和进化的时空尺度上异常重要, 特别是近年来在外来种入侵、复合种群动态和保护生物学领域的研究中特别加以强调^[6,8-10]。无论种子以何种形式传播, 都深刻地影响着该植物种群的时空格局; 只有了解种子阶段的传播状况, 才可能预测未来该植物物种的潜在分布范围。

相对种子的短距离传播而言, 目前的技术仍然很难直接跟踪长距离传播的种子^[11-12], 经验数据的获取及量化研究进展缓慢, 在此现实条件约束下, 模型模拟研究便显示了重要作用^[13-18]。其中大量模拟研究集中在树木的种子传播以了解全球气候变化大背景下的物种迁移^[13,19-23], 而由于获取草本植物种子长距离传播数据更为困难导致对模型相关参数不易确定, 因此草本植物种子传播的研究较少^[15,18,24-26]。但是, 无论是种群动态变化、外来种入侵、还是群落动态与多样性方面, 草本植物种子传播均与森林物种的研究同等重要^[5,25]。以我国生物入侵情况为例, 在已统计的 270 种外来入侵植物中, 1 年生及多年生草本植物占绝大多数^[27]; 正是通过种子的传播扩散, 外来植物才能达到高密度和大尺度的空间分布。种子传播的精确测定对理解外来植物增长和扩张的入侵过程异常重要^[28], 因此可以说, 草本植物种子传播模型的研究必将成为将来的一个重要研究方向。

通常所说的传播模型主要是指传播核心 (Dispersal kernel) 的分布拟合函数, 即单位面积上种子落地的概率与种子发散源距离的关系函数^[29]。其主要包括应用于短距离传播拟合的短尾模型, 以负指数函数、倒幂函数、正态分布函数为代表^[15,30-31]; 以及适用于长距离传播拟合的粗尾模型, 以偏峰粗尾模型、混合模型为主导^[30-32]。已有的大部分模型的传播核心峰值均在近母株处, 现实状况却是种子散布峰值可能与母株保持一段距离, 这个距离与种子大小、植株高度、散布方式、地形等都有关系。这将导致种子降落密度的峰值极易偏离母株, 在邻近母株及远离母株处种子密度均很小。虽然利用数学模型模拟种子传播的研究在国外已经较为成熟, 但尚未形成种子密度随距离变化的统一性函数或分布曲线, 而我国目前在此领域更鲜见研究成果。

种子的传播方式多样化, 主要侧重于风^[33-34]、动物^[35-36]、人类活动^[37-38] 为传播媒介。对于特定植物种群来说, 受到该区域盛行风向及风力的作用相对稳定; 动物及人类活动对种子传播的影响作用不可忽视, 但具有不规则性及随机性, 且数据收集极其困难。因此, 本文通过讨论风媒作用下的种子传播, 分为风力较小 (无明显风向性, 视为无风) 和风力较大 (有显著风向) 两类情况, 提出一种全新的风传草本植物种子空间传播模型, 旨在推动我国在此领域的研究, 同时为下一步开展外来草本植物入侵扩散以及种群动态等领域的研究奠定基础。

1 空间传播模型的定义

空间是三维的, 种子脱离母株后在空间某一 ϑ 方向上的传播密度 $F(r, \vartheta)$ 将由传播距离 r 以及传播方向 ϑ 、风向角 ϑ_0 共同决定。 $g(\vartheta)$ 为母株产生的种子在 ϑ 方向上传播的概率, $f(r)$ 为该方向上种子的密度分布。因此种子在任意 ϑ 方向的密度分布为:

$$F(r, \vartheta) = f(r) \times g(\vartheta) \quad (1)$$

$$\text{满足} \quad F(0 < r < +\infty; 0 \leq \vartheta < 2\pi) = \int_0^{2\pi+\infty} \int_0^{2\pi} f(r) g(\vartheta) r dr d\vartheta = 1 \quad (2)$$

由于种子通常很小, 在实际统计过程中获取某一象限或区域内的种子数量更具现实意义 (图 1), 那么任意 $\vartheta_1 - \vartheta_2$ 方向之间的 S 区域内 ($S = \vartheta_2 - \vartheta_1$) 的种子传播概率应为:

$$g(S) = \int_{\vartheta_1}^{\vartheta_2} g(\vartheta) d\vartheta \quad (3)$$

因此, 种子在任意 S 区域的密度分布为:

$$F(r, S) = f(r) \int_{\vartheta_1}^{\vartheta_2} g(\vartheta) d\vartheta \quad (4)$$

2 无风状态下的种子空间传播模型

2.1 模型的建立

当风力较小时(无明显风向性,例如我国非季风区),种子向任意方向传播,并在 $[0, 2\pi)$ 服从均匀分布,即:

$$g(\vartheta) = 1/2\pi \quad (5)$$

种子传播可以分为长、中、短 3 种传播类型,由种子自身性质决定。其中种子大小是植物生活史中的核心特征,是决定种子传播距离的核心因子。本文尝试建立适合不同传播类型的种子密度随距离变化的准麦克斯韦分布模型:

$$f(r) = Ar^\alpha e^{-\mu r^\alpha} \quad (6)$$

满足(2)式,计算得:

$$A = \frac{\alpha^2 \mu^{(2+\alpha)/\alpha}}{2\Gamma(2/\alpha)} \quad (7)$$

其中, r 为理论传播距离,单位距离值(r_{unit})根据实际情况而定。 α 代表种子的根本性质($\alpha > 0$),其生物学意义与种子散布机制相联系,表示在自然状态下进行长短距离传播的能力。如图 2(只选取典型 α 值), $\alpha < 1$ 时,曲线呈“粗尾”分布,为典型的长距离传播类型; $\alpha > 1$ 时,曲线呈“细尾”分布形式,为典型的短距离传播类型; $\alpha = 1$ 时类似“指数界”(即缺乏粗尾)分布,其对数密度的递减速度比长距离传播快,比短距离传播慢,可以视为中距离传播。由于种子重量是可实测的核心要素,因此能够首先从种子重量对传播类型进行粗略分类。Lavorel 等^[39]将杂草植物种子分成 3 级,其中轻量级 $< 0.1\text{mg}$,中量级 $0.1\text{—}1\text{mg}$,以及重量级 $> 1\text{mg}$ 。轻量级草本植物种子进行长距离传播,如加拿大一枝黄花(*Solidago decurrens* Lour)为 0.07mg 、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)仅 0.04mg ^[40-41],此类典型外来杂草均能够进行远距离的散布,有相当大的空间占有量;重量级种子由于不易移动或者需要在风力推动下才能进行较长距离传播,短、中距离传播的可能性较大;而中量级种子则是短、中、长距离传播兼有可能。

μ 为距离系数($\mu \in [0, 1]$),调节同一传播类型中不同大小的种子的具体密度分布。图 3 分别为 3 种传播类型的分布密度与距离系数之间的关系,不难发现, μ 越小,可达到的距离越远,密度峰值越小,其所在位置 r_{peak} 离母株越远。 α 和 μ 共同确定了种子的密度分布,不同传播类型之间的差异是巨大的,相同传播类型内的差异以长距离传播最为显著(图 3 及表 1)。

综合 Eq. (1)—(7),在风力较小的情况下,单个母株产生的所有种子密度在任意 ϑ 方向的准麦克斯韦空间分布模型为:

$$F(r, \vartheta) = \frac{\alpha^2 \mu^{(2+\alpha)/\alpha}}{4\pi\Gamma(2/\alpha)} r^\alpha e^{-\mu r^\alpha} \quad (8)$$

图 4 表示了 3 种传播类型的种子密度分布在空间的变化。种子密度的分布在 $[0, 2\pi]$ 各方向上呈均匀分

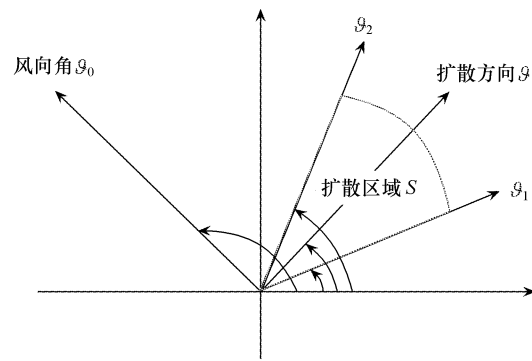


图 1 本文中传播方向、传播区域及风向角的示意图

Fig. 1 The illustration of the dispersal direction, dispersal area and angle of wind direction in this paper

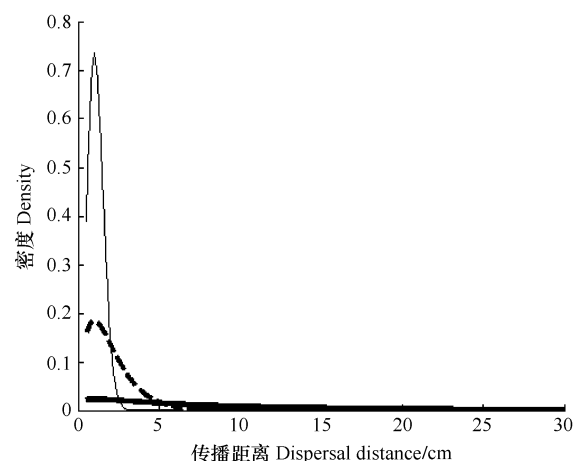


图 2 不同性质种子传播随距离变化的密度分布

Fig. 2 Example dispersal kernels from Eq. (6) with three different values of the mass parameter α shown on

$\mu = 1$; 粗实线为“粗尾”分布; 虚线为介于粗细尾之间情况; 细实线为“细尾”分布

布,当种子进行短距离传播时(图 4-a),密度分布随距离扩大先增后减,其峰值并非邻近母株,这可能与种子降落时的弹射方式或重力作用有关,峰值的具体位置与种子重量(即距离系数)密切相关。随着 α 增加,长距离传播能力增强,密度分布峰值越小,可传播距离越远(图 4-b, c)。

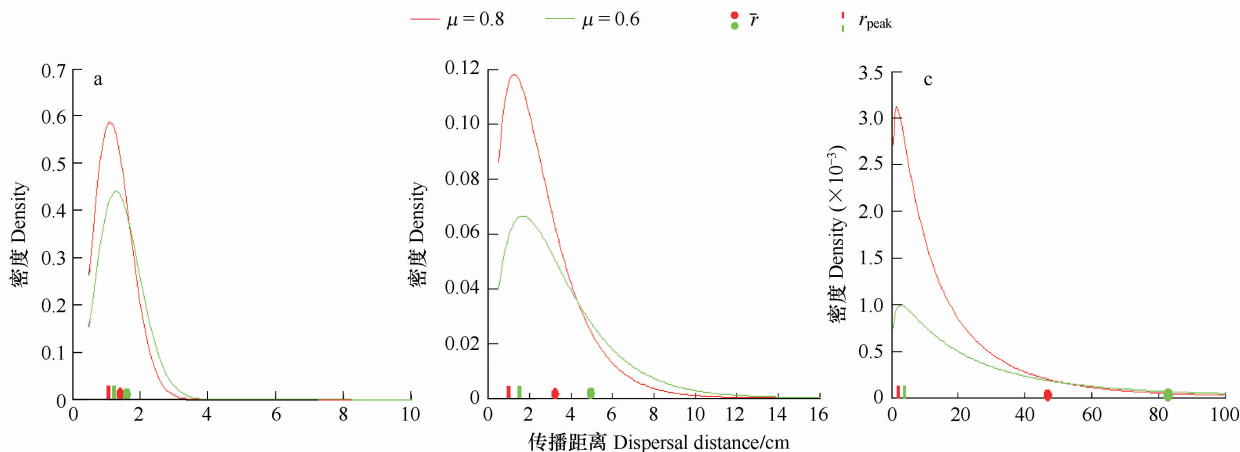


图 3 不同传播类型的种子分布密度与距离参数的关系

Fig. 3 Example dispersal kernels from Eq. (6) with different distance parameter μ in three types of seed dispersal. Parameter settings: the dot illustrates the location of average dispersal distance $\bar{r}$

参数设置:圆点标记平均距离 $\bar{r}$ 所在位置,方块标记密度峰值 r_{peak} 所在位置;红色表示 $\mu=0.8$,蓝色表示 $\mu=0.6$;其中 (a) $\alpha=2$; (b) $\alpha=1$; (c) $\alpha=1/2$

表 1 不同传播类型分类表

Table 1 Classification of three different dispersal types

传播类型 Dispersal types	分类参数 α Classification parameters α	平均距离 $\bar{r}$ Average distance	密度峰值距离 r_{peak} Density peak valuedistance r_{peak}
短距离传播 Short distance dispersal	2	$3\sqrt{\pi/\mu}/4$	$(1/\mu)^{1/2}$
中距离传播 Middle distance dispersal	1	$3/\mu$	$1/\mu$
长距离传播 Long distance dispersal	1/2	$30\mu^2$	$(1/\mu)^{1/2}$

同样,综合以上获得 $\vartheta_1 - \vartheta_2$ 构成的 S 区域内的准麦克斯韦空间密度分布模型为:

$$F(r, S) = \frac{(\vartheta_2 - \vartheta_1) \alpha^2 \mu^{(2+\alpha)/\alpha}}{4\pi \Gamma(2/\alpha)} r^\alpha e^{-\mu r^\alpha} \quad (9)$$

2.2 模型的检验

以下对模型进行与实际数据的适应性检验。首先利用华鹏^①对多年生草本植物苦豆子 (*Sophora alopecuroides* L.) 种子散布数量的记录为基础数据,对模式(9)进行适应性检验。华鹏选取了有代表性的单株苦豆子株丛,沿东、南、西、北等 4 个象限分别取样,每个样方大小为 20cm × 20cm,每个方向取 6 个样方记录数据。苦豆子的单粒重约 21mg,为典型的大粒种子,因此苦豆子种子为典型的短距离传播,并在 $\pi/2$ 区域内利用四个象限的平均值对模型(9)进行检验。

模拟结果如图 5,当模型参数为 $\alpha=2, \mu=0.8, r_{\text{unit}}=20\text{cm}$ 时,模拟与实际值拟合效果最好。利用 SPSS 统计软件对模拟值与实际值进行相关性分析,得到相关系数高达 0.97,并通过显著性水平 $\alpha=0.01$ 的 T 检验,认为模拟结果非常适合;根据表 1 其理论密度峰值为距离母株 22.4cm 处,与实际值 0—20cm 的区间非常接近,差距很小。

① 华鹏(2004)几种干旱区植物种子萌发和散布特征的研究. 新疆大学硕士学位论文

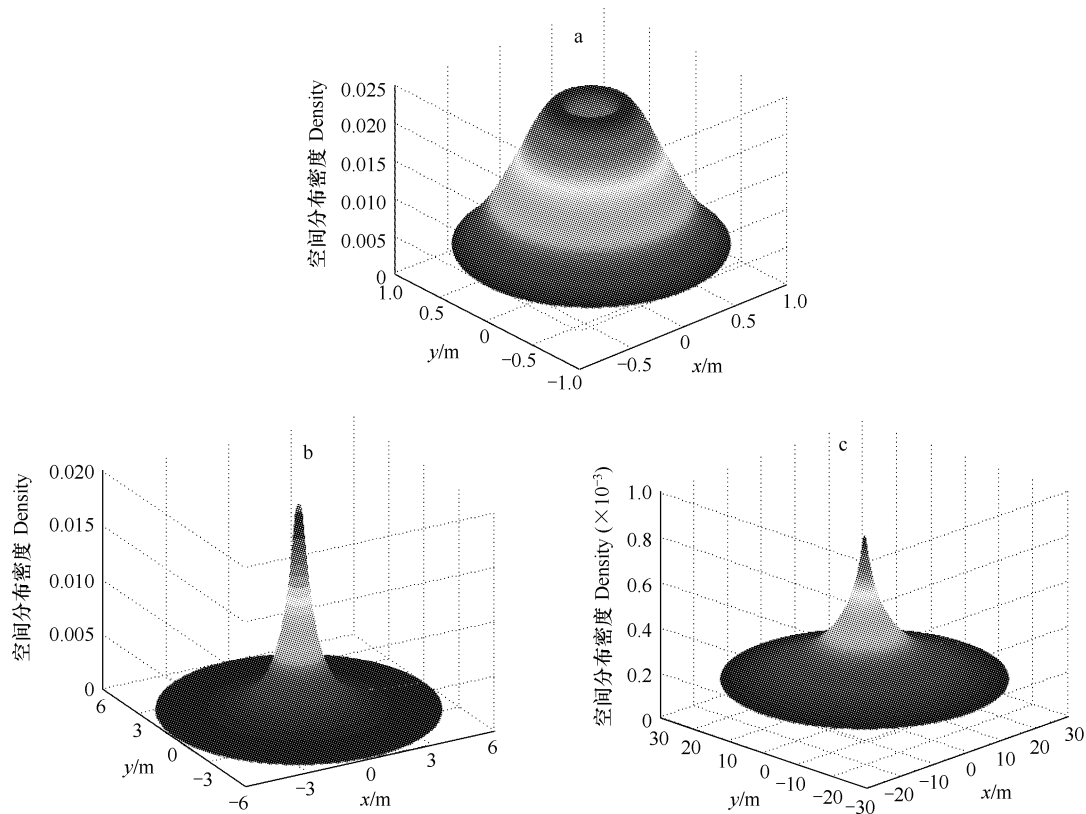


图 4 无风时种子传播的空间密度分布

Fig. 4 The spatial density distribution of seed dispersal of three different types without obvious wind direction

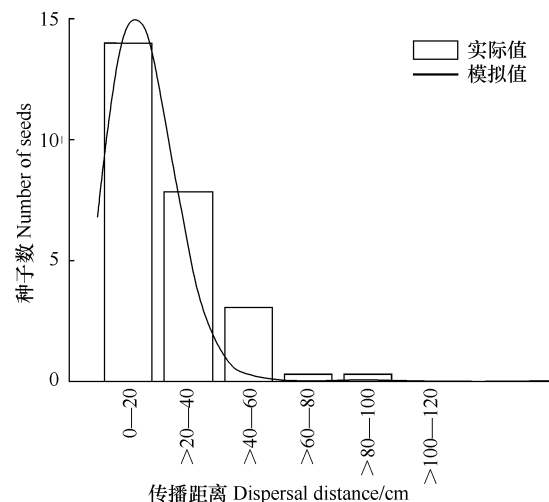
参数取值为: (a) $\alpha = 2, \mu = 0.2, r_{\text{unit}} = 5\text{cm}$; (b) $\alpha = 1, \mu = 0.8, r_{\text{unit}} = 5\text{cm}$; (c) $\alpha = 1/2, \mu = 0.9, r_{\text{unit}} = 5\text{cm}$

其次,利用杨允菲等^[42]对多年生草本植物朝鲜碱茅(*Puccinellia chinam poensis* Ohwi)母株在1.8m距离范围内,每10cm间距对种子的数量统计为基础数据,在平均 $\pi/2$ 区域内对模式(9)进行适应性检验。朝鲜碱茅带稃子实单粒重为 $(0.448 \pm 0.0218)\text{mg}$,进行中距离传播的可能性最大。模拟结果也发现,当 $\alpha = 1, \mu = 0.29, r_{\text{unit}} = 20\text{cm}$ 时,模拟值与实际值吻合效果最好(图6)。利用SPSS软件分析模拟值与实际值的相关系数为0.86,并通过显著性水平 $\alpha = 1$ 的 T 检验,认为模拟结果非常合适;根据表1获得此时理论峰值为距离母株68.9cm处,与实际值的50—60cm区间相差0.5个单位距离左右,差距不大。

3 有显著风向时种子的空间传播模型

3.1 模型的建立

当风力较大时(有显著风向性,例如我国季风区),种子在各方向的传播不再有均匀的分布机会,顺风方向上种子分布最多,其他方向上逐渐减少,逆风方向上分布最少。定义有关风向角 ϑ_0 的非线性函数来表示 $g(\vartheta)$:

图 5 模型(9)对 $\pi/2$ 区域内苦豆子种子短距离传播的模拟Fig. 5 Simulation of Eq. (9) on the seed short distance dispersal of *Sophora alopecuroides* L.

参数取值为: $\alpha = 2, \mu = 0.8, r_{\text{unit}} = 20\text{cm}$

$$g(\vartheta) = (1 + \cos(\vartheta - \vartheta_0)) / (2\pi) \quad (10)$$

由于风向和风力推动,不仅 ϑ 方向上种子传播被“分配”到的概率有所变化,传播距离在风力作用下也将明显改变,修正因风导致的距离系数 μ 的变化, $f(r)$ 修正为:

$$f(r) = Ar^\alpha e^{-\mu\delta r^\alpha} \quad (11)$$

式中, δ 表示距离扩大系数,用于修正无风状态下的距离系数 μ ,顺风方向上 $\delta < 1$,逆风方向上 $\delta > 1$ 。模式(11)满足(2)式归一条件,求得:

$$A = \frac{\alpha^2}{2\Gamma(2/\alpha)} (\mu\delta)^{(2+\alpha)/\alpha} \quad (12)$$

综合 Eq. (1)—(4) 和 Eq. (10)—(12),在具有显著风向时,单个母株产生的所有种子密度在任意 ϑ 方向的准麦克斯韦空间分布模型为:

$$F(r, \vartheta) = \frac{(1 + \cos(\vartheta - \vartheta_0)) \alpha^2 (\mu\delta)^{(2+\alpha)/\alpha}}{4\pi\Gamma(2/\alpha)} r^\alpha e^{-\mu\delta r^\alpha} \quad (13)$$

$\vartheta_1 - \vartheta_2$ 构成的 S 区域内的空间密度分布为:

$$F(r, S) = \frac{\alpha^2 (\mu\delta)^{(2+\alpha)/\alpha}}{2\Gamma(2/\alpha)} r^\alpha e^{-\mu\delta r^\alpha} \int_{\vartheta_1}^{\vartheta_2} \frac{1 + \cos(\vartheta - \vartheta_0)}{2\pi} d\vartheta \quad (14)$$

图 7 根据 Eq. (13) 模拟了有显著风向时各方向种子密度分布的空间变化。与无风状态时相比不难发现,短距离传播的种子在风的推动下距离增加量级最小,峰值增加(图 4a、图 7a);长距离传播的种子在风的推动下,距离增加的量级最大,峰值却显著降低(图 4c、图 7c),这是因为长距离传播的种子重量都比较轻,风对种子传播距离的推动效应远远超过风向对其传播方向的影响。比较结果不难发现,某些重量轻的外来杂草很容易在风的作用下显著扩大其占据范围,实现既快又广的入侵,例如典型入侵种紫茎泽兰在我国将可能由西南向东北方向蔓延^[43],其重要因素之一就是西南季风的影响。

3.2 模型的检验

仍然利用杨允菲^[42]的实测数据为基础。其研究区域以西南偏南方向频率最高,以西北偏西方向频率最低,因此第 II (E-S) 和第 III (S-W) 象限在风的作用下朝鲜碱茅种子散布量最少,作者以这两个象限种子数量和为基础数据,检验模式(14)的适应性。

当 $\alpha = 1$, $\pi = 0.29$, $\delta = 1.3$ 时,模型模拟结果与实测数据拟合度最好,经相关性分析获得相关系数为 0.85,并且也通过 $\alpha = 0.01$ 的 T 检验,说明模拟结果是适合的(图 8)。同时发现,在逆风方向上,种子仍然为中距离传播,仅仅因风导致距离系数发生变化,这与有风状态下建立模型时增加了距离扩大系数 δ 的本意是一致的。

4 讨论与结论

利用模型精确地测定种子传播曲线在很多方面均有广泛需要,如基因流动、生物地理格局以及种群迁移进化等等^[7,44-45]。而在建立模型过程中,树木种子比较大无疑更加容易获取野外数据以确定模型相关参数,这也导致草本物种传播现象的理论研究相对困难。但不能因为困难而停止探索的脚步,了解草本物种的迁移和传播,才能进一步研究其种群动态、生物入侵和群落多样性等众多课题^[5,25]。

种子传播是一个复杂的过程,在空间尺度上建模能够精确描绘种子传播曲线(图 4、图 7)。以往常用的负指数及幂函数模型以及机理模型不能充分描述传播曲线并可能低估传播尾部,这可能是因种子长距离传播

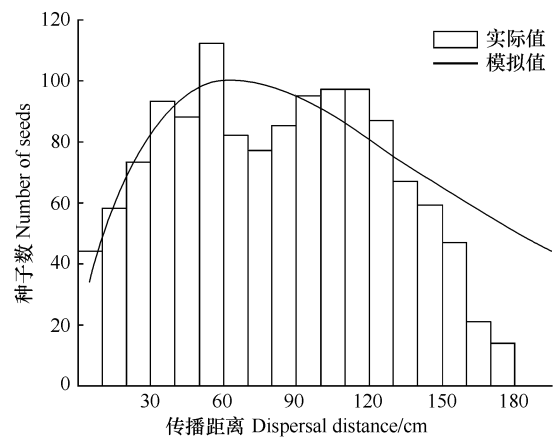


图 6 模型(9)对 $\pi/2$ 区域内朝鲜碱茅种子中距离传播的模拟

Fig. 6 Simulation of Eq. (9) on the seed middle distance dispersal of *Puccinellia chinam poensis* Ohwi

参数取值为: $\alpha = 1$, $\mu = 0.29$, $r_{\text{unit}} = 20\text{cm}$

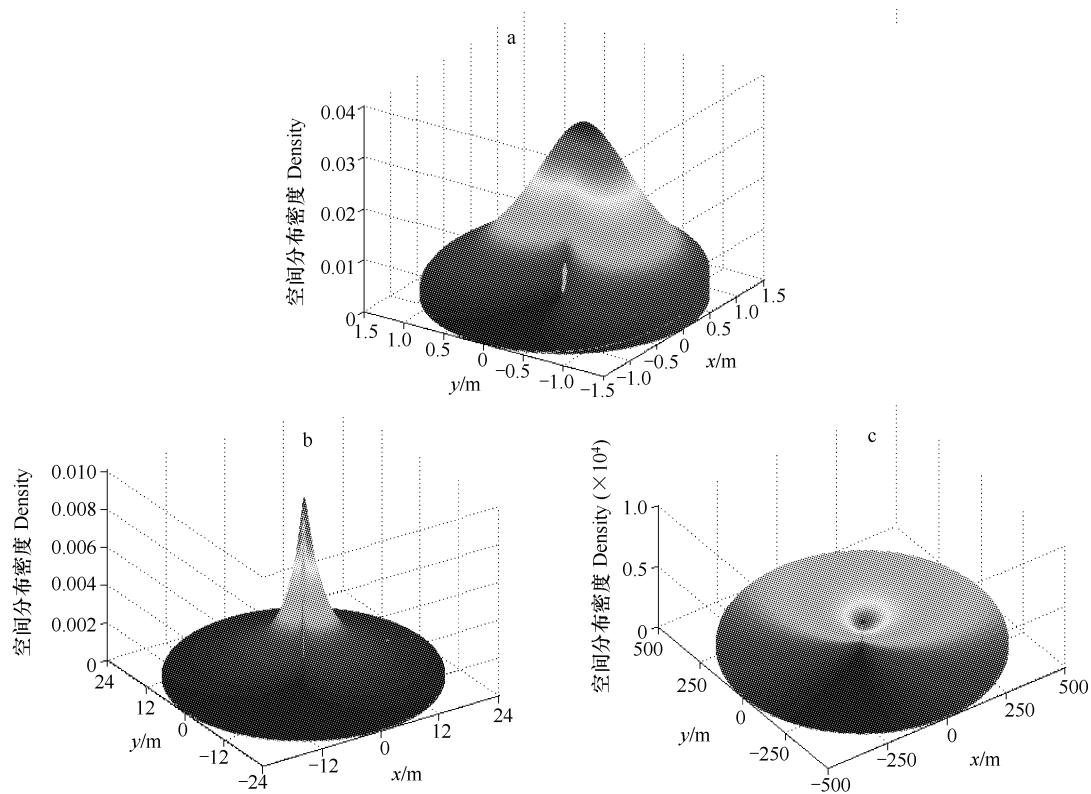


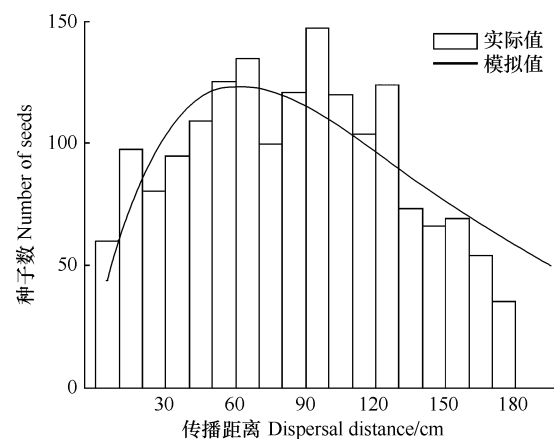
图7 有显著风向时种子传播的空间密度分布

Fig. 7 The spatial density distribution of seed dispersal of three different types with obvious wind direction

参数取值为: (a) $\alpha=2, \mu=0.2, \delta=1/3, \vartheta_0=3\pi/2, r_{\text{unit}}=5\text{cm}$; (b) $\alpha=1, \mu=0.8, \delta=1/2, \vartheta_0=5\pi/4, r_{\text{unit}}=5\text{cm}$; (c) $\alpha=1/2, \mu=0.8, \delta=2/3, \vartheta_0=5\pi/4, r_{\text{unit}}=5\text{cm}$

是极稀有的事件^[15]。本文建立的准麦克斯韦空间模型充分考虑了不同种子的具体传播类型,具有较强的可操作性和弹性,对任一草本物种种子进行拟合时,可以根据重量估计其传播类型,而后确定距离系数,即可对其种子的密度分布有大致了解。在前人对两类草本种子野外实测的基础上,即重量级苦豆子种子以及中量级朝鲜碱茅种子,本文利用模型分别对其拟合(图5、图6),结果表明模型能够真实地反映现实情况下不同类型种子的传播能力及密度分布。目前研究的瓶颈在于现有技术很难对长距离传播的草本植物种子进行跟踪并获取数据,也因如此本文未能利用长距离传播的草本种子散布进行模型检验。从真实数据的获取难度以及研究的迫切需要两方面均说明在现今条件限制的情况下,建立模型格外重要,对于具有长距离传播能力的轻量级种子,可以实测近距离范围内的种子分布,结合传播模型,进而预测更远处种子的分布情况,这对物种潜在分布区的预测将有极大帮助。

有典型风向的传播模型是在无风状态时模型的延伸,最显著的区别就是不同风向上种子传播的概率不

图8 模型(14)对逆风方向上 π 区域内朝鲜碱茅种子传播的模拟Fig. 8 Simulation of Eq. (14) on the seed dispersal of *Puccinellia chinam poensis* Ohwi at the opposite direction of wind

参数取值为: $\alpha=1, \mu=0.29, \delta=1.3, r_{\text{unit}}=25\text{cm}$

一,这取决于不同区域与风向角之间的角度差;其次是距离系数的改变(图7)。通过对有显著风向下的朝鲜碱茅种子散布进行模拟,结果也表明本文建立的模型的适应性比较好,能够反映种子散布在逆风方向上一定区域内与距离的变化关系及趋势。

草本种子传播过程的特殊性及其复杂性使得经验模型对于其研究有重要意义,其优势是只需获取几个重要参数,并且拟合数据较好;这相比机理模型需要大量参数要方便得多,并且目前的机理模型由于过度简化因子,例如地形,从而直接导致低估种子传播能力^[18,46]。但经验模型目前面临的最大困难便在于如何取得需要的数据,本文建立的准麦克斯韦空间模型当然无法解决数据获取的问题,但其相比之前的二维模型,实现了无风或有风状态下任意方向、任意区域情况下的模型构建,并且将长、中、短不同传播类型容纳在统一的模型当中,极大提高了操作的广度。尤其在现今物种栖息地高度破碎的情况下,生境变得越来越复杂,经验性的模型则是一种很实用且简便的研究方法。种子空间传播模型与描写生境破碎化的景观中性模型相结合,描述更为真实的植物种子传播图景,这将对外来种入侵过程、植物种群动态演化的研究更具现实意义。

References:

- [1] Willson M F. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetation*, 1993, 106/107: 261-280.
- [2] Dieckmann U, Hara B O, Weisser W. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14: 88-90.
- [3] Willson M F, Traveset A. The ecology of seed dispersal // Fenner, M. ed. *Seed: the ecology of regeneration in plant communities*. New York: CABI Publishing, 2000:85-110.
- [4] Hamrick J L, Nason J D. Consequences of dispersal in plants // Rhodes O E, Chesser R K & Smith M H eds. *Population dynamics in ecological space and time*. Chicago: The University of Chicago Press, 1996:203-226.
- [5] Cain M L, Milligan B G, Strand A E. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 2000, 87(9):1217-1227.
- [6] Higgins S I, Nathan, R, Cain M L. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal?. *Ecology*, 2003, 84(8): 1945-1956.
- [7] Soons M B, Ozinga W A. How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species?. *Diversity and Distribution*, 2005, 11: 165-172.
- [8] Higgins S I, Richardson D M, Colwing R M. Modeling invasive plant spread: the role of plant-environment interactions and modeling structure. *Ecology*, 1996, 77: 2043-2054.
- [9] Higgins S I, Richardson D M, Colwing R M. Using dynamic landscape model for planning the management of alien plant invasion. *Ecological Applications*, 2000, 10: 1833-1848.
- [10] Higgins S I, Richardson D M. Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *The American Naturalist*, 1999, 153: 464-475.
- [11] Zheng J M, Sang W G, Ma K P. Advances in model construction of anemochoric seed long-distance dispersal. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(3): 414-425.
- [12] Li R H, Qiang S. Progress and prospects in research of weed seed dispersal. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5361-5370.
- [13] Clark J S. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *The American Naturalist*, 1998, 152(2):204-224.
- [14] Clark J S, Lewis M, Horvath L. Invasion by extremes: population spread with variation in dispersal and reproduction. *The American Naturalist*, 2001, 157: 537-554.
- [15] 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.
- [16] Cannas S A, Macro D E, Paez S A. Modelling biological invasions: species traits, species interactions, and habitat heterogeneity. *Mathematical Bioscience*, 2003, 183: 93-110.
- [17] Cannas S A, Marco, D E, Montemurro M A. Long range dispersal and spatial pattern formation in biological invasions. *Mathematical Bioscience*, 2006, 203: 155-170.
- [18] Tackenberg O. Modelling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monograph*, 2003, 73: 173-189.
- [19] Augspurger C K. Seed dispersal of the tropical tree, *platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*, 1983, 71: 759-771.
- [20] Malanson G P, Cairns D M. Effects of dispersal, population delays, and forest fragmentation on tree migration rates. *Plant Ecology*, 1997, 131: 67-79.
- [21] Iveron L R, Prasad A M. Predicting abundances of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monograph*, 1998, 68: 465-485.
- [22] Clark J S, Silman M, Kern R, Macklin E, HilleRisLambers J. Seed dispersal near and far: pattern across temperate and tropical forests. *Ecology*,

- 1999, 80:1475-1494.
- [23] Clark J S, Levins M, McLachlan J S, HilleRisLambers J. Estimating population spread: what can we forecast and how well. *Ecology*, 2003, 84: 1979-1988.
- [24] Bennett K D. The power of movement in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 1998, 13: 339-340.
- [25] Cain M L, Damman H, Muir A. Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs*, 1998, 68: 325-347.
- [26] Soons M B, Messelink J H, Jongejans E, Heil G W. Habitat fragmentation reduces grassland connectivity for both short-distance and long-distance wind-dispersed forbs. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 1214-1225.
- [27] Weber E, Sun S G, Li B. Invasive alien plants in China: diversity and ecological insights. *Biological Invasions*, 2008, 10: 1411-1429.
- [28] Wu Y G, Ruthcke K, Wang N, Godin J. The spatial pattern and dispersion of *Lygodium microphyllum* in the Everglades wetland ecosystem. *Biological Invasions*, 2006, 8: 1483-1493.
- [29] Nathan R, Saferiel U N, Noy-Meir I, Schiller G. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology*, 2000, 81: 2156-2169.
- [30] Clark J S, Fastig C, Hurtt G, Jackson S T, Johnson C, King G A, Lewis M, Lynch J, Pacala S, Prentice C, Schupp E W, Webb T, Wyckoff P. Reid's paradox of rapid plant migration-dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience*, 1998, 48:13-24.
- [31] Nathan R, Muller-Landau H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15: 278-285.
- [32] Smith L M II, Kok L T. Dispersal of musk thistle (*Carduus nutans*) seeds. *Weed Science*, 1984, 32(1): 120-125.
- [33] Dauer J T, Mortensen D A, Humston R. Controlled experiments to predict horseweed (*Conyza Canadensis*) dispersal distances. *Weed Science*, 2006, 54(3): 484-489.
- [34] Smith R G, Gross K L, Januchowski S. Earthworms and weed seed distribution in annual crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2005, 108(4): 363-367.
- [35] Jacob H S, Minkey D M, Gallagher R S, Borger C P. Variation in postdispersal weed seed predation in a crop field. *Weed Science*, 2006, 54(1): 148-155.
- [36] Shirliffe S J, Entz M H. Chaff collection reduces seed dispersal of wild oat (*Avena fatua*) by a combine harvester. *Weed Science*, 2005, 53(4): 465-470.
- [37] Beckie H J, Hall L M, Schuba B. Patch management of herbicide-resistant wild oat (*Avena fatua*). *Weed Science*, 2005, 19(3):697-705.
- [38] Lavorel S, McIntyre S, Grigulis K. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: how many functional groups?. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 661-672.
- [39] Sang W G. Primary analysis of invasive characteristic of alien weeds in China. *Review of China Agricultural Science and Technology*, 2002, 4(5): 59-61.
- [40] Sheng G H, Qian Z G, Guan L Q. Study on seed biological characteristics of *Solidago Canadensis*. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2004, 20(4): 105-107.
- [41] Yang Y F, Zhu L. Analysis on the mechanism of seed dispersal of *puccinellia chinampoensis* on alkalized meadow in songnen plain of China. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(3):222-230.
- [42] Papes M, Peterson A T. Predicting the potential invasive distribution for *Eupatorium adenophorum* Spreng. in China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2003, 21: 137-142.
- [43] Ruckelshaus M, Hartway C, Kareiva P. Assessing the data requirements of spatially explicit dispersal models. *Conservation Biology*, 1997, 11: 1298-1306.
- [44] Ruckelshaus M H. Estimation of genetic neighborhood parameters from pollen and seed dispersal in the marine angiosperm *Zostera marina* L. *Evolution*, 1996, 50: 856-864.
- [45] Nathan R, Horn H S, Chave J, Levin S A. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscape//Levey D J, Silva W R& Galetti M. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. New York: CABI Publishing, 2002: 69-82.

参考文献:

- [11] 郑景明,桑卫国,马克平. 种子的长距离风传播模型研究进展. *植物生态学报*,2004,28(3):413-425.
- [12] 李儒海,强胜. 杂草种子传播研究进展. *生态学报*,2007,27(12):5361-5370.
- [40] 桑卫国. 我国外来杂草入侵特点的初步分析. *中国农业科技导报*,2002,4(5):59-61.
- [41] 沈国辉,钱镇官,管丽琴. 加拿大一枝黄花种子生物学特性研究. *上海农业学报*,2004,20(4):105-107.
- [42] 杨允菲,祝玲. 松嫩平原碱化草甸朝鲜碱茅种子散布机制的分析. *植物学报*,1995,37(3):222-230.
- [43] Papes M, Peterson A T. 紫茎泽兰 *Eupatorium adenophorum* Spreng. 在中国入侵分布预测. *武汉植物学研究*,2003,21:137-142.