DOI: 10.5846/stxb201405090918
刘会玉,林振山,齐相贞,刘金雪, 许晓娟.基于个体的空间显性模型和遥感技术模拟入侵植物扩张机制.生态学报,2015,35(23): - .
Liu H Y, Lin Z S, Qi X Z, Liu J X,Xu X J.Study on the dispersal mechanism of invasive plants based on a spatially explicit individual-based model and Remote sensing technology: a case study of *Spartina alterniflora*.Acta Ecologica Sinica,2015,35(23): - .

基于个体的空间显性模型和遥感技术模拟入侵植物扩张机制

刘会玉[1,2,3,*],林振山[1,2,3],齐相贞[1,2,3],刘金雪[1,2,3], 许晓娟[1,2,3]
1 南京师范大学地理科学学院, 南京　210023
2 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 南京　210023
3 江苏省地理信息资源开发与利用协同创新中心, 南京　210023

摘要:本文结合基于个体的空间显性模型和遥感技术,以互花米草为例,模拟了自 1997 到 2010 年的种群扩张动态,揭示了土地利用变化与潮间带高程的影响;并通过全局敏感性分析揭示了种子扩散、成体存活率、有性和无性繁殖等种群统计学特征对互花米草种群扩张的相对重要性。研究结果发现:1)有性繁殖与无性繁殖共同决定互花米草种群快速扩张;2)潮间带高程和土地利用变化显著影响模型预测的精度,对互花米草种群扩张有非常重要的影响;3)成体存活率与种子长距离扩散是影响互花米草种群扩张速度最重要的因素;无性繁殖比有性繁殖对种群扩张的影响更大;种子长距离扩散比本地扩散更为重要,同时,小概率的种子长距离扩散事件对种群扩张有非常重要的影响。为了经济有效地控制外来入侵植物的扩张,应该抑制种子的长距离扩散和移除种子长距离扩散形成的位于入侵前沿的小斑块。

关键词:互花米草;基于个体的空间显性模型;遥感;全局敏感性分析;控制策略

Study on the dispersal mechanism of invasive plants based on a spatially explicit individual-based model and Remote sensing technology: a case study of *Spartina alterniflora*

LIU Huiyu[1,2,3,*], LIN Zhenshan[1,2,3], QI Xiangzhen[1,2,3], LIU Jinxue [1,2,3],XU Xiaojuan[1,2,3]
1 *College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing* 210023, *China*
2 *Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing* 210023, *China*
3 *Jiangsu Center for Collaborative Innovation in Geographical Information Resource Development and Application, Nanjing* 210023, *China*

Abstract: Biological invasion is a major cause of biodiversity loss, and poses a growing threat to human health. Therefore, it is necessary to reveal the dispersal mechanisms of invasive plants for biological conservation. Spatially explicit individual-based models account for the life history of a target species, in addition to its dispersal ability; thus, abiotic factors, such as landscape heterogeneity and changes, are widely used for simulating population dynamics. Remote sensing (RS) is an important tool for elucidating changing vegetation patterns associated with broad-scale plant invasions. Therefore, by combining spatially explicit individual-based models with RS and GIS (Geographic Information System) information, it is possible to simulate the population expansion of invasive species accurately in realistic landscapes and to understand their invasive mechanisms. However, few spatially explicit, individual-based models have used RS to investigate spatial and

基金项目:国家自然科学基金项目(31470519,31370484,40901094); 江苏省自然科学基金项目(BK20131399); 江苏省高校优势学科建设工程资助项目
收稿日期:2014-05-09;　　**网络出版日期**:2015- -
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: foozle@ 163.com

temporal land use changes. In this study, a spatially explicit, individual-based model, combined with remote sensing technology, was built to simulate the range expansion of Smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) in Yancheng Coastal Wetlands, China, from 1999 to 2010, and to reveal how land use and tideland elevation impact range expansion. Furthermore, a global sensitivity analysis was used to identify the relative importance of adult survival rate, seed dispersal, and sexual and asexual reproduction on range expansion. The results show that removing sexual propagation or asexual reproduction greatly reduces the expansion rate. Thus, rapid expansion requires both sexual and asexual reproduction. Land use changes and tideland elevation reduce simulation accuracy, indicating that they have significant impacts on range expansion. In the global sensitivity analysis, adult survival rate and long-distance seed dispersal distance represented the two most important factors influencing *S. alterniflora* invasion, while seed production, maximum capacity, and the proportion of long-distance dispersal were the three least important factors. Asexual reproduction contributes much more significantly to quick range expansion than sexual reproduction, except for long-distance dispersal. Seeds dispersed long distances contribute more to quick range expansion than local seed dispersal. Moreover, even a few long-distance dispersal events are enough for quick range expansion. Therefore, invasion control strategies should target a single reproduction mode to decrease expansion rates. Here, realistic strategies for controlling and managing invasion are suggested to remove low density, small patches formed by long-distance seed dispersal at the invasion front before the onset of the growing period, and to limit long-distance seed dispersal during the growing period. The integration of these results to control strategies for *S. alterniflora* and similar invasive species would considerably reduce management costs, while the likelihood of local or complete eradication would increase. In conclusion, spatially explicit individual-based models combined with RS are verified as being very suitable for simulating the range expansion of invasive species in a realistic landscape, and for revealing dispersal mechanisms.

Key Words: *Spartina alterniflora*; spatially explicit individual-based model; remote sensing; Global sensitivity analysis; control strategy

外来入侵植物在生长、繁殖和竞争等方面具有非常显著的优势,对本地生态系统构成极大威胁,被认为是仅次于栖息地毁坏的全球生物多样性减少的第二大因素[1]。随着全球化进程的加快,新的生物入侵风险进一步加剧,已成为21世纪五大全球性环境问题之一[2]。要有效地预防和控制生物入侵,必须能准确地预测其种群扩张,揭示其入侵机制,从而制定合适的长期的管理策略[3]。

理论模型可以研究入侵植物的种群扩张潜力,确定对种群扩张有重要影响的生物和非生物因子,更为重要的是,可以作为管理工具来制定一些经济有效的目标控制策略[4]。已有模型模拟了外来入侵植物的种群动态[5-7]及其控制策略[8-9]。然而这些研究,或者没有考虑物种的生活史特征[6,8]或者没有考虑景观异质性和土地利用的变化[5-9]。基于个体的空间显性模型不仅考虑了外来植物的生活史特征,还可以结合扩散过程和非生物因子,被广泛用来模拟种群动态[10]。遥感技术是从大尺度上研究影响植物入侵的植被格局变化的重要工具[11]。因此,基于个体的空间显性模型与遥感的结合,能很好地模拟外来植物入侵动态,并揭示其入侵机制,被广泛应用于生态学各个领域[10]。然而,很少有研究将基于个体的空间显性模型与遥感相结合,来考虑土地利用的时空变化对外来入侵植物的影响[12-13]。

互花米草(*Spartina alterniflora*)原产于北美海岸带,在20世纪70年代末引入中国,由于耐盐、耐淹、繁殖力强等特点,迅速地在沿海11个省扩展[14]。互花米草具有有性繁殖与无性繁殖两种繁殖方式。其借助种子占据新生境后,通过无性繁殖扩张成入侵斑块,并连接成片,形成浓密的互花米草草地。互花米草与本地种芦苇和碱蓬等竞争,并最终取代它们,对本地生态系统造成了严重的破坏[14-15]。因此,控制互花米草扩张对于保护盐沼地生态系统来说十分重要。本文以互花米草为例,通过基于个体的空间显性模型,结合遥感技术,模拟其扩张动态,并揭示其扩张机制,以期为控制互花米草入侵提供科学建议,并为研究其它外来入侵植物种群

扩张提供理论依据与方法体系。

1　研究区概况和数据来源

1.1　研究区概况

研究区位于江苏省盐城市斗龙港附近(33°28′—33°35′N ,120°35′—120°41′E,见图 1),其潮间带盐沼地植被保持相对完整。该研究区位于亚热带和温带之间,具有较强的温带海洋和季风潮湿气候,年均温大概为 13.8°C,年降水量大概为 1023.8 mm,其中 60%的降水集中在夏季。

1.2　数据来源

尽管互花米草在 20 世纪 80 年代引入江苏省,然而在本研究区直到 1995 年后才能从遥感图像中获取足够的信息来提取其分布。同时,由于遥感影像资料的有限性和解译的难度,本研究仅提取了 1997, 1999, 2001, 2003, 2005 和 2006 年土地利用类型的变化对互花米草的影响,并以 2010 年的实际分布对模型进行评价。所有遥感影像成像于互花米草生长期或者能够清晰与其它植被区分的季节。其中,1995—2005 年的遥感数据来自 Landsat Thematic Mapper (TM) 和 Enhanced Thematic Mapper (ETM+),空间分辨率为 30 m,而 2006 和 2010 年的数据来自 Advanced Land Observing Satellite data (ALOS),空间分辨率为 10 m。

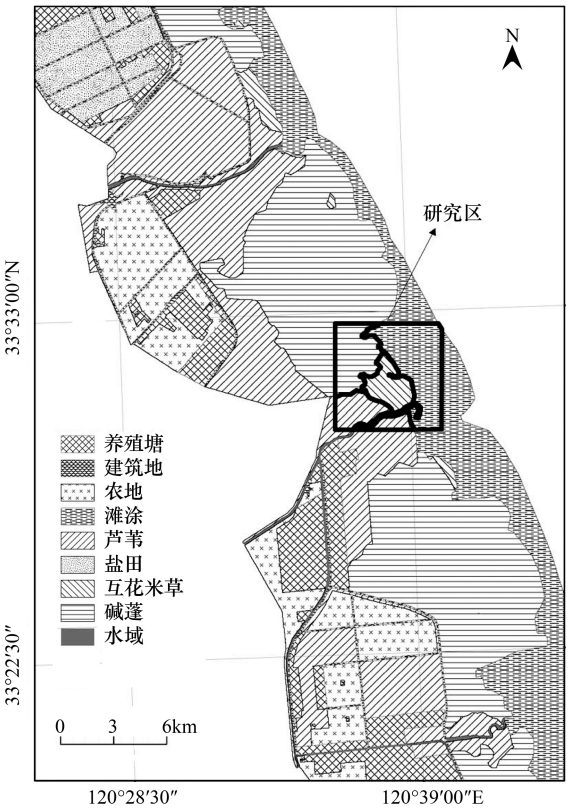

图 1　研究区域:盐城斗龙港(其中黑色小框为研究区域)

Fig. 1　Study area: Doulong port in Yancheng City of Jiangsu Province, China

2　研究方法

2.1　遥感影像解译

首先,在 ERDAS9.0 中进行几何校正,通过缨帽转换和归一化植被指数方法对遥感影像进行光谱增强。其次,利用最大似然法进行监督分类,将土地利用类型分为 9 大类:水体、滩涂、水产地、盐田、建筑用地、农田、互花米草、碱蓬和芦苇。同时,将监督分类所得影像在 ARCMAP9.0 中成图。将 ALOS 遥感影像解译的结果进行重采样,使其空间分辨率为 30 m。最终,将研究区分割为 160×160 个栅格(每个栅格的大小为 30 m×30 m)。

2.2　基于个体的空间显性模型

2.2.1　模型的设计

为了预测外来入侵植物的种群动态,本文建立了一个基于个体的空间显性模型。模型分布在一个 $L_x \times L_y$ 栅格中,每一步长代表一年。每一个栅格能够容纳 K_{max} 个体,K_{max} 表示一个栅格所能容纳的最大数目的互花米草数量。每个栅格都有 2 个状态:1 和 0,其中 1 表示该栅格为入侵植物占有,0 表示未被占有。当入侵植物能从遥感影像中识别时,我们认为对应元胞的值为 1。同时,假定一个元胞中个体的数目达到 K_{max} 的一半时,即认定该元胞被入侵植物所占有,值为 1,反之,值为 0。每一年,成年个体的死亡率为 1-q,q 为成体存活率。同时,将有 P_{ps} 的个体产生种子,每一株生产种子数为 n_s。然而,只有比例为 n_{ss} 的种子能保存下来,并且只有比例为 n_{sv} 的种子具有活性。保留下来而有活性的种子将根据种子扩散核函数 $f(r)$ 进行扩散,其中 r 为种子离母体的距离。当种子到达一个元胞,将有 f_g 概率进行萌芽,成为幼苗,幼苗将有 1-p_{ss} 的概率死亡。当一个元

胞中的个体数目达到了 K_{max} 的一半,该元胞则认为被互花米草占有,值为 1。如果个体的总数超过了 K_{max},则多余的个体将会死亡。

许多成功入侵的外来植物一般具有强的繁殖能力,尤其是快速的无性繁殖方式[16]。因此,模型同时考虑了外来植物的无性繁殖,并假设入侵植物通过分蘖进行无性繁殖。每年有 P_{pf} 比例的成年个体将会产生 n_f 个分蘖。新生分蘖将有 P_{sf} 概率存活。当元胞中总个体数超过了 K_{max},那么新生的分蘖将向最近八邻扩张。

本文以互花米草为例来模拟外来入侵植物的种群动态,假定 K_{max} 等于种群密度。由于互花米草是多年生草本植物,因此,假定 $q=1$[5]。Taylor 等[5]和 Ge 等[7]假定种子扩散遵循负指数分布,如下式:

$$f(r) = \frac{2}{\pi d^2} e^{-2r/d} \tag{1}$$

其中, r 为种子到母体的距离,而 d 为种子平均扩散距离。

然而,该假设仅考虑了种子的本地扩散,忽略了种子的长距离扩散,种子的长距离扩散对外来入侵植物的快速扩张有非常重要的作用[17]。因而,本文将互花米草的种子扩散分为短距离扩散和长距离扩散两种。其中,短距离扩散采用负指数模型,而长距离扩散则假定大概有 P_{ld} 比例的种子在最远距离为 L_d 的范围内随机地扩散。根据 Taylor 等[5]的研究,互花米草的平均扩散距离(d)大概为 90 m,而最远距离大概为 1000 m。因此,假定 d = 3 单元(30 m/单元),L_d = 33 单元(30 m/单元)。有关互花米草的种群统计学特征参数及其取值如表 1。

表 1 参数的定义及其取值

Table 1 Parameters definition and their values

参数 Parameter	定义 Definition	值 Value
d	平均扩散距离 Mean seed dispersal distance/unit	3[a]
q	成体存活率 Annual adult survival rate /%	100
n_s	种子产量 Seeds per spike/(no/culm)	600[b]
n_f	分蘖数 Tiller number(no/plant)	25[b]
P_{ps}	有性繁殖率 Fruiting culm /%	50[b]
f_g	萌芽率 Seed germination rate /%	3.2[b]
P_{ss}	实生苗存活率 Seedling survival rate /%	70[c]
P_{sf}	分蘖存活率 Asexual recruitment survival rate of /%	80[d]
n_{sv}	种子活性 Seed viability /%	35[b]
n_{ss}	种子存有率 Seed retain rate /%	1.5[b]
K_{max}	最大容量 Maximum capacity(no/m^2)	200[b]
L_d	最大扩散距离 Long dispersal distanc/Unit	33
P_{ld}	种子长距离扩散比例 Proportion of seed long dispersal/%	0.1

[a]数据来源 Taylor 等[5];[b]数据来源 Xiao 等[18];[c]数据来源 Zhu 等[15];[d]数据来源徐伟伟等[19]

2.2.2 土地利用与覆被变化和潮间带高程对互花米草种群扩张的影响

互花米草一旦入侵到芦苇和碱蓬等本地种群落时,将竞争替代本地种[14]。为简单起见,本模型假设互花米草能替代芦苇和碱蓬群落以及光滩等自然景观,无法替代人类活动影响显著的土地利用类型,如:盐田、水产地、建筑用地和水体。随着人类活动的加剧,自 2000 年以来,大量的互花米草盐沼地被开垦为水产用地或者农业用地[11],因此,土地利用变化和景观异质性必然会影响互花米草的生境,应该在模型中加以考虑。本文通过遥感解译提取了 1995,1997,1999,2001,2003,2005,2006 和 2010 年的土地利用变化。

潮间带高程对互花米草的有性和无性繁殖都有着重要的影响,并进一步地影响互花米草的扩张。已有研究发现,互花米草在中潮间带生长的最快,而在低潮间带和高潮间带逐渐减慢[18,20]。因此,我们假设萌芽率,幼苗存活率和无性后代存活率离中潮间带的中心越远,则越小。而中潮间带的中心假定与海岸线平行,并位于离海岸线距离的中间。

2.2.3　参数拟合和模型模拟

在互花米草入侵的初期,从种子萌发,到幼苗,再到能在遥感影像上能识别出来有一定的滞后期[7]。尽管已有 1995 年通过遥感解译的互花米草的群落分布,但无法获得在遥感影像中未能识别的互花米草分布。因此,首先通过模拟互花米草从 1995 年到 1997 年的种群分布,并用 1997 年的遥感解译的分布图进行校正,获取互花米草在 1997 年的分布(包括能识别的和不能识别的分布)。模拟发现,从 1995 年模拟到 1997 年,要与 1997 年的实际分布相吻合,大概有 5 年的滞后,证实了互花米草在入侵初期,从建群到能从遥感识别,大概有 5 年的滞后期,这与他人的研究基本一致[8]。其次,本文以 1997 年的模拟结果为基础,考虑 1997,1999,2001,2003,2005 和 2006 年的土地利用变化和景观异质性对互花米草的影响,模拟了 1997-2010 年互花米草的种群动态。

由于本地扩散与长距离扩散的比例(P_{ld})未知,而这也是生物模型参数化的一个普遍问题[21],因此,本文通过参数拟合来估计。通过调整本地与长距离种子扩散的比例(P_{ld}),比较 1999 年到 2010 年互花米草扩张范围(互花米草占有的元胞个数)随时间变化的实际分布范围与模拟范围。当模拟范围与实际范围非常接近时,则选取该模拟下的 P_{ld}的值。从图 2 可见,当长距离扩散比例大概占了种子扩散的 0.1%时,互花米草种群扩张的实际范围与模拟扩张范围比较吻合,因而,本文的模拟选取 $P_{ld}=0.1\%$。

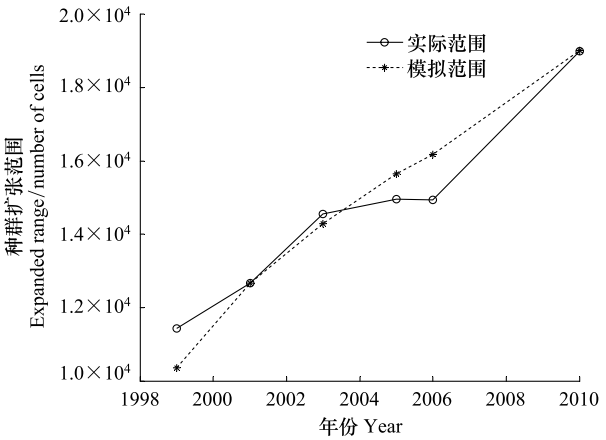

图 2　1992 年到 2010 年互花米草种群扩张范围(被占据的元胞个数)的实际范围与模拟范围的比较($P_{ld}=0.1\%$)

Fig. 2　Comparison of the actual and the simulated invasion extent (number of cells) of *Spartina alterniflora* from 1992 to 2010($P_{ld}=0.1\%$)

为了揭示有性和无性繁殖对互花米草种群扩张的影响,本文分别模拟了在混合繁殖(同时包含了有性和无性繁殖),有性繁殖和无性繁殖三种情况下的互花米草的种群动态。并通过敏感性分析,来研究影响互花米草种群动态的重要因素。所有的模拟都在 matlab2013 中进行,每个模拟都重复了 100 遍。

2.2.4　模型评估

模型计算了 2010 年每个元胞互花米草发生/不发生的概率,并与其实际发生/不发生进行对比来评估模型的精度。同时,还计算了总体精度、敏感度、特异度、Kappa 系数,真实技巧统计法(True skill statistic, TSS),以及接受机工作特征(Receiver operating characteristic, ROC)曲线下面积(Area under the ROC curve, AUC)。总体精度指的是正确分类的比例。敏感度指物种发生区被正确预测的比例,而特异度是物种不发生区被正确预测的。Kappa 系数是一种计算分类精度的方法,被用来评估模型预测结果与实际分布的相似度。Landis 和 Koch[22]提出 Kappa 系数如下评价标准:≤0(很差), 0.01—0.20(差), 0.21—0.40(一般), 0.41—0.60(好), 0.61—0.80 (很好), 和 0.81—1(极好)。与 Kappa 系数相似,TSS 取值-1 到 +1,+1 表示完全一致,而取值 ≤ 0 表示预测精度非常差。当 TSS 值> 0.8, 表示模拟结果与实际分布吻合得极好[23]。由于 AUC 不受诊断阈值的影响,且对物种发生率不敏感,是目前被公认为最佳的评价指标[24]。AUC 取值范围从 0 到 1,1 表示实际值与预测值完全一致。当 AUC 的值> 0.9,表示预测结果极好。关于这些指数的含义,更详细的介绍可以参加参考文献[24]。

2.3　全局敏感性分析

通过对模型的输出进行敏感性分析,有利于确定模型参数的相对重要性[25]。尽管敏感性分析被广泛用于生态建模中,然而大部分都是局域敏感性分析,而非全局敏感性分析。局域敏感性分析在评价一个参数的影响时,往往假定其他参数都是固定不变的[26]。然而生态系统往往是复杂的,不同因子之间的相互作用也是

非线性的。两个或者多个变量同时变化会加大或者减小单个变量的变化对模拟结果的影响。因此,局域敏感性分析并不适合定量分析非线性系统,而全局敏感性分析则显得十分必要[27]。全局敏感性分析计算所有因子同时变化时,某一个因子对模型输出的影响,从而能确认非线性模型中各个因子间的相互作用[25]。Sobol's 方法是一个基于方差的全局敏感性分析方法,通过提取一阶敏感性指数(与其它因子无关的主效应)和总体效应指数(包含了主效应以及与其它因子相互作用的效应),可以用来确认每个参数的单独影响,相互作用,以及对模型的集合效应[25]。为了确认影响外来入侵植物种群扩张的不同因子的相对重要性,本文通过 Simlab 软件[28]对影响互花米草扩散速度的因子进行了 Sobel's 全局敏感性分析。

3 研究结果

3.1 互花米草种群动态

已有研究认为,植物的无性繁殖要比有性繁殖对种群的增长更为重要[29]。为了验证有性繁殖和无性繁殖对互花米草种群扩张的影响,分别模拟了混合繁殖(包括有性繁殖和无性繁殖),移除有性繁殖和无性繁殖(即单繁殖模式)下互花米草的种群动态(图 3)。

从图 3 可见,在单一繁殖模式下,种群扩张的速度要远小于混合繁殖模式(同时具有有性和无性繁殖)下的。尽管在无性繁殖模式下,互花米草种群扩张的速度要大于有性繁殖模式下。然而,移除有性繁殖使得种群扩张速度大幅下降,说明了有性繁殖对于互花米草的快速扩张来说十分重要。

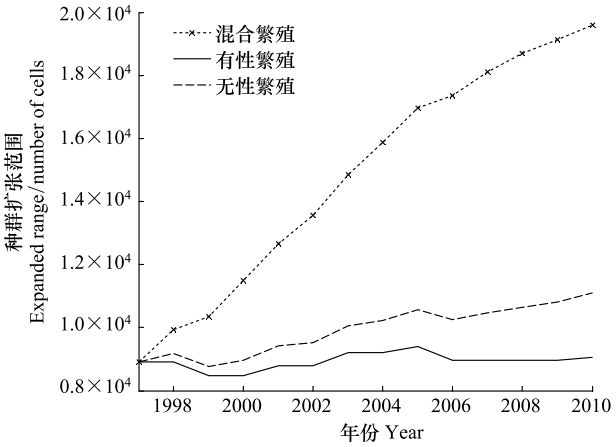

图 3 混合繁殖(包括了有性和无性繁殖)、有性繁殖和无性繁殖三种繁殖模式下互花米草种群扩张动态

Fig. 3 Range expansion of *Spartina alterniflora* under mixed reproduction (both with sexual and asexual reproduction), sexual reproduction and asexual reproduction

3.2 模型的验证

从表 2 可见,Kappa (0.8137>0.80), TSS (0.8184>0.80) 和 AUC (0.9286>0.9),所有值都达到了几乎完全一致的标准。而且,与实际的 18993 个发生元胞相比,模拟的发生元胞为 19014 个,两者相差不到 0.11%。因此,模拟分布与实际分布基本一致,基于个体的空间显性模型结合遥感解译技术,适合用来模拟互花米草的种群扩张。

表 2 实际与模拟的发生/不发生值的比较,以及总体精度、敏感度、特异度、Kappa 系数、TSS 和 AUC

Table 2 Comparison of the actual versus the modelled Presence/Absence data in 2010, and Overall accuracy, Sensitivity, Specificity, Kappa, True skill statistic (TSS) and Area under the ROC curve (AUC)

模拟值 Modelled	真实值 Actua								
	发生 Presence	不发生 Absence	总计 Sum	总体精度 Overall accuracy	敏感度 Sensitivity	特异度 Specificity	Kappa 系数 Kappa	真实技巧统计法 True skill statistic (TSS)	接受机工作特征曲线下面积 Area under the ROC curve (AUC)
发生 presence	18130	884	19014						
不发生 absence	863	5723	6586						
总计 sum	18993	6607	25600	0.9318	0.9546	0.8662	0.8137	0.8184	0.9286

3.3 土地利用与潮间带高程对互花米草种群扩张的影响

为了研究土地利用变化与潮间带高程对互花米草种群扩张的影响,分别模拟了移除土地利用变化和潮间带高程时,互花米草的入侵动态,并通过比较两种情况下模型模拟精度变化的幅度来确定两者对互花米草种群扩张的影响(表 3)。

表 3　移除土地利用变化和潮间带高程的影响下模拟总面积、模型的总体精度、敏感度、特异度、kappa 系数、TSS 和 AUC

Table 3　Total occupied area, Overall accuracy, Sensitivity, Specificity, Kappa, True skill statistic (TSS) and Area under the ROC curve (AUC) when removing land use changes and tideland elevation respectively

模拟情景 Simulation scenario	总面积 Total area (number of cells)	总体精度 Overall accuracy	敏感度 Sensitivity	特异度 Specificity	Kappa 系数 Kappa	真实技巧统计法 True skill statistic (TSS)	接受机工作特征曲线下面积 Area under the ROC curve (AUC)
移除土地利用影响 Removing land use	20414	0.8877	0.9606	0.6781	0.6852	0.6386	0.8407
移除潮间带高程影响 Removing tideland elevation	22866	0.8487	1	0.4138	0.4415	0.5116	0.7295

从表 3 可见,在不考虑土地利用的影响下,Kappa 系数,TSS 均小于 0.7,AUC 小于 0.8,尽管模拟结果与实际结果吻合得很好,但是与表 2 对比,其预测精度从极好变为很好。而不考虑潮间带高程的影响,Kappa 系数、TSS 与 AUC 大幅下降,尽管与实际结果吻合较好,但与表 2 相比,其预测精度下降了 2 个等级。对比移除土地利用与移除潮间带对互花米草扩张的影响,可以发现,移除潮间带高程的影响,要比移除土地利用变化的影响,所带来的模型模拟精度下降幅度要大得多,并且,总面积增加的幅度也大,说明了潮间带高程比土地利用变化对互花米草扩张的影响更大。

3.4　参数敏感性分析

为了进一步研究互花米草种群扩张影响参数的相对重要性,基于 Sobel′s 方法进行全局敏感性分析。通过 Sobel′s 方法,计算了 1997—2010 年互花米草扩散速度影响参数的一阶效应和总体效应,以及各个参数的排序(表 4)。

表 4　基于 Sobol′s 方法的 1997—2010 年互花米草扩散速度影响参数的全局敏感性分析

Table 4　Global sensitivity analysis of each parameter to expansion rate (invasion extent during 1997—2010) of *S. alterniflora* and the rank with Sobol′s method

参数 Parameters	一阶效应 First-order effect	排序 Rank	总体效应 Total effect	排序 Rank
平均扩散距离 Mean seed dispersal distance (d)	0.0366	9	0.0335	9
成体存活率 Annual adult survival rate (q)	0.4093	1	0.4065	1
种子产量 Seeds per spike (n_s)	0.0283	10	0.0143	11
分蘖数 Tiller number (n_f)	0.1056	3	0.0949	4
有性繁殖率 Fruiting culm (P_{ps})	0.0417	8	0.0482	8
无性繁殖率 Asexual reproduction rate (P_{pf})	0.0925	4	0.1085	3
种子萌发率 Seed germination rate (f_g)	0.0616	6	0.0504	6
实生苗存活率 Seedling survival rate (P_{ss})	0.0600	7	0.0496	7
无性繁殖率 Asexual recruitment survival rate (P_{sf})	0.0857	5	0.0813	5
最大环境容量 Maximum capacity (K_{max})	0.0147	11	0.0127	12
长距离扩散距离 Long-distance dispersal distance(L_d)	0.1522	2	0.1403	2
长距离种子扩散比例 Proportion of long-distance seed dispersal(P_{ld})	0.0014	12	0.0147	10

从表 4 可见,无论是一阶效应或者是总效应,成体存活率对互花米草种群扩张速度的影响最大,其次是长距离种子扩散距离的影响,而最大环境容量,长距离种子扩散比例,以及种子产量对种群扩张影响最小。对于互花米草两种不同繁殖方式,无性繁殖(分蘖数,无性繁殖率与无性后代存活率)的影响大于除了种子长距离扩散外的有性繁殖(萌芽率,幼苗存活率,有性繁殖率,种子产量)。而对于种子扩散来说,长距离扩散影响要远大于本地扩散,而本地扩散距离对互花米草扩散的影响非常小。同时,种子长距离扩散的比例对互花米草扩张影响很小,说明小概率的种子长距离扩散对互花米草的种群扩散非常重要。

4 讨论

本文通过基于个体的空间显性模型和 RS 的结合,以互花米草为例,模拟了外来入侵植物的种群扩张,揭示了土地利用变化与潮间带高程的影响,并通过全局敏感性分析揭示了种子长距离扩散,不同繁殖方式对互花米草种群扩散的相对重要性。

1)已有研究认为潮间带高程对互花米草的有性和无性繁殖有着非常重要的影响[18,20]。我们的研究发现,如果不考虑潮间带高程的影响,将会大幅度地降低模型的预测精度,因而,要准确预测互花米草的种群扩张动态,必须考虑潮间带的高程。由于有限的野外观察资料和潮间带数字高程数据,无法获取潮间带高程与种子萌芽率、繁殖率、幼苗存活率等的关系。因而,本文仅简单地假设互花米草有性和无性繁殖与离中潮间带中心的距离成反比。因而,今后需要进一步地通过野外观察和室内实验来明确互花米草有性和无性繁殖与潮间带高程的关系。

2)RS 和 GIS 技术,可以从较大的尺度来监测土地利用的变化和入侵植物的种群扩张[6,11]。本文通过研究发现,如果不考虑土地利用变化的影响,将会引起模型预测精度的下降,因而,土地利用变化对互花米草种群扩张有重要的影响。因此,将 RS 和 GIS 技术与基于个体的空间显性模型的结合,通过综合考虑土地利用变化和景观异质性的影响,能更好地模拟和预测外来入侵植物的种群扩张动态,并进一步地揭示影响外来入侵植物扩张的机制。

3)通过全局敏感性分析发现,成体存活率与种子长距离扩散是影响种群扩张最重要的两个因素。同时,无性繁殖相对除了长距离种子扩散外的其他有性繁殖参数来说,更为重要。然而,通过移除有性繁殖的模拟发现,在单一的无性繁殖模式下,互花米草种群扩散的速度将会大幅下降,说明了有性繁殖和无性繁殖对加速种群扩张缺一不可。以往的研究通过野外观察和实验发现无性繁殖后代数目要远大于有性繁殖,因而认为无性繁殖比有性繁殖更为重要[29-30]。然而它们很难将两种不同繁殖方式对种群扩张的效应分离开来,因而往往会低估有性繁殖的影响。而基于个体的空间显性模型不仅能分离出不同繁殖方式对种群扩张速度的影响,还能进一步确定不同繁殖方式的相对重要性。

4)种子扩散是影响植物种群动态的一个非常重要的过程[31]。然而,由于野外资料的缺乏,很难得到实际的种子扩散模式。本文通过全局敏感性分析发现,种子本地短距离扩散对种群扩张的影响很小,而种子的长距离扩散的影响十分显著。同时,种子长距离扩散的比例对种群的扩张速度影响很小,说明了小概率的长距离扩散事件对种群快速扩张十分重要。因而,在实际研究中,我们应该更关注种子长距离扩散的距离。

Taylor 等[3]指出减少种子产量或者移除实生苗是一个有效的控制互花米草入侵的策略,然而,通过全局敏感性分析发现,种子产量和实生苗的存活率对种群扩张的影响很小;尽管成体存活率和种子长距离扩散距离是影响种群扩张最重要的两大因素。然而,如果移除成体,数量巨大,费时费力;而种子的长距离扩散事件一般是小概率事件,控制起来省时省力。并且,有性繁殖能大幅加速互花米草的种群扩张。与此同时,Grevstad[9]建议先移除入侵前沿的斑块,而 Buhle 等[8]建议先移除比较小的斑块。因此,本文建议抑制种子的长距离扩散,同时,移除小概率的长距离扩散事件形成的入侵前沿的小斑块来控制互花米草的种群扩张。因而,建议在种子成熟期,通过致密的布紧密地覆盖住互花米草入侵前沿的小斑块,防止种子的长距离扩散;或者在种子成熟之前,通过人工拔除入侵前沿的小斑块,从而抑制互花米草扩张。

参考文献(References):

[1] Ricciardi A. Assessing species invasions as a cause of extinction. Trends in Ecology and Evolution, 2004, 19(12): 619-619.

[2] Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Washington, DC: Island Press, 2005.

[3] Taylor S, Kumar L. Potential distribution of an invasive species under climate change scenarios using CLIMEX and soil drainage: A case study of *Lantana camara* L. in Queensland, Australia. Journal of Environmental Management, 2013, 114: 414-422.

[4] Lockwood J L, Hoopes M F, Marchetti M P. Invasion Ecology. Oxford: Blackwell Publishing, 2007.

[5] Taylor C M, Davis H G, Civille J C, Grevstad F S, Hastings A. Consequences of an Allee effect in the invasion of a pacific estuary by Spartina alterniflora. Ecology, 2004, 85(12): 3254-3266.

[6] Huang H M, Zhang L Q, Guan Y J, Wang D H. A cellular automata model for population expansion of *Spartina alterniflora* at Jiuduansha Shoals, Shanghai, China. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2008, 77(1): 47-55.

[7] Ge Z M, Cao H B, Zhang L Q. A process-based grid model for the simulation of range expansion of *Spartina alterniflora* on the coastal saltmarshes in the Yangtze Estuary. Ecological Engineering, 2013, 58: 105-112.

[8] Buhle E R, Feist B E, Hilborn R. Population dynamics and control of invasive *Spartina alterniflora*: inference and forecasting under uncertainty. Ecological Applications, 2012, 22(3): 880-893.

[9] Grevstad F S. Simulating control strategies for a spatially structured weed invasion: *Spartina alterniflora* (Loisel) in Pacific Coast estuaries. Biological Invasions, 2005, 7(4): 665-677.

[10] Grimm V, Railsback S F. Individual-based Modeling and Ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2005.

[11] Zuo P, Zhao S H, Liu C A, Wang C H, Liang Y B. Distribution of *Spartina* spp. along China's coast. Ecological Engineering, 2012, 40: 160-166.

[12] Parry H R, Evans A J, Morgan D. Aphid population response to agricultural landscape change: A spatially explicit, individual-based model. Ecological Modelling, 2006, 199(4): 451-463.

[13] Seidl R, Spies T A, Rammer W, Steel E A, Pabst R J, Olsen K. Multi-scale drivers of spatial variation in old-growth forest carbon density disentangled with Lidar and an individual-based landscape model. Ecosystems, 2012, 15(8): 1321-1335.

[14] An S Q, Gu B H, Zhou C F, Wang Z S, Deng Z F, Zhi Y B, Li H L, Chen L, Yu D H, Liu Y H. Spartina invasion in China: implications for invasive species management and future research. Weed Research, 2007, 47(3): 183-191.

[15] Zhu Z C, Zhang L Q, Wang N, Schwarz C, Ysebaert T. Interactions between the range expansion of saltmarsh vegetation and hydrodynamic regimes in the Yangtze Estuary, China. Estuarine Coastal and Shelf Science, 2012, 96: 273-279.

[16] Baker H G. The evolution of weeds. Annual Review of Ecology and Systematics, 1974, 5: 1-24.

[17] Lesser M R, Jackson S T. Contributions of long-distance dispersal to population growth in colonising *Pinus ponderosa* populations. Ecology Letters, 2013, 16(3): 380-389.

[18] Xiao D R, Zhang L Q, Zhu Z C. A study on seed characteristics and seed bank of *Spartina alterniflora* at saltmarshes in the Yangtze Estuary, China. Estuarine Coastal and Shelf Science, 2009, 83(1): 105-110.

[19] 徐伟伟, 王国祥, 刘金娥, 陈正勇, 王刚. 苏北海滨湿地互花米草种子特征及实生苗生长. 生态学报, 2011, 31(16): 4560-4567.

[20] Zhang R S, Shen Y M, Lu L Y, Yan S G, Wang Y H, Li J L, Zhang Z L. Formation of *Spartina alterniflora* salt marshes on the coast of Jiangsu Province, China. Ecological Engineering, 2004, 23(2): 95-105.

[21] Fennell M, Murphy J E. Armstrong C. Gallagher T. Osborne B. Plant Spread Simulator: A model for simulating large-scale directed dispersal processes across heterogeneous environments. Ecological Modelling, 2012, 230: 1-10.

[22] Landis J R, Koch G G. The measurement of observer agreement for categorical data. Biometrics, 1977, 33(1): 159-174.

[23] Jones C C, Acker S A, Halpern C B. Combining local- and large-scale models to predict the distributions of invasive plant species. Ecological Applications, 2010, 20(2): 311-326.

[24] Allouche O, Tsoar A, Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal of Applied Ecology, 2006, 43(6): 1223-1232.

[25] Saltelli A, Tarantola S, Campolongo F, Ratto M. Sensitivity Analysis in Practice: A Guide to Assessing Scientific Models. Chichester: John Wiley, 2004.

[26] Harper E B, Stella J C, Fremier A K. Global sensitivity analysis for complex ecological models: a case study of riparian cottonwood population dynamics. Ecological Applications, 2011, 21(4): 1225-1240.

[27] Marino S, Hogue I B, Ray C J, Kirschner D E. A methodology for performing global uncertainty and sensitivity analysis in systems biology. Journal of Theoretical Biology, 2008, 254(1): 178-196.

[28] Joint Research Centre of the European Commission. SimLab: Software package for uncertainty and sensitivity analysis, 2011. Available at: http://simlab.jrc.ec.europa.eu.

[29] Mandujano M C, Golubov J, Huenneke L F. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. Population Ecology, 2007, 49(2): 141-153.

[30] Lambrecht-McDowell S C, Radosevich S R. Population demographics and trade-offs to reproduction of an invasive and noninvasive species of *Rubus*. Biological Invasions, 2005, 7(2): 281-295.

[31] Hirsch B T, Visser M D, Kays R, Jansen P A. Quantifying seed dispersal kernels from truncated seed-tracking data. Methods in Ecology and Evolution, 2012, 3(3): 595-602.