

杂草种子传播研究进展

李儒海^{1,2}, 强 胜^{1,*}

(1. 南京农业大学杂草研究室, 南京 210095; 2. 湖北省农业科学院植保土肥研究所, 武汉 430064)

摘要:种子传播将母株生殖周期的末端与它们后代种群的建立连结了起来, 广泛认为, 其对植被结构具有深刻的影响。种子传播的整个过程称为种子传播循环。研究表明, 杂草种子传播的因子多种多样, 包括仅依赖自身来完成的主动传播, 以及依赖风、水、动物、人类等外界媒介的被动传播。其中, 人类传播杂草种子是影响最广泛的一种, 对现代植物的分布格局产生了深刻的影响。杂草种子的传播, 对杂草种子库的数量和空间动态影响很大。研究种子传播的主要方法有荧光染料标记法、放射性同位素标记法、稳定同位素分析、分子遗传标记等。结合近几年国内外的研究进展, 作者就杂草种子传播对种子库数量和空间动态影响的精确直接研究、杂草种子传播的过程及传播后的命运、杂草种子适应传播的机理、生态控草措施研究、外来杂草入侵蔓延与其种子传播的关系等方面提出了展望。

关键词:种子传播循环; 杂草种子传播; 传播因子; 传播机制; 研究方法

文章编号:1000-0933(2007)12-5361-10 **中图分类号:**S451, Q948.1 **文献标识码:**A

Progresses and prospects in research of weed seed dispersal

LI Ru-Hai^{1,2}, QIANG Sheng^{1,*}

1 Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

2 Institute of Plant Protection and Soil Science, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430064, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5361 ~ 5370.

Abstract: Seed dispersal links the end of the reproductive cycle of adult plants with the establishment of their offspring, and is widely accepted to have a profound effect on vegetation structure. Research on the whole process of weed seed dispersal, namely the dispersal cycle, will not only enrich the knowledge on weed biology and ecology, but also help understand mechanisms of invasiveness of alien weeds as well as infestation of arable land by common problematic weed species. These studies may provide a theoretical basis for development of ecological weed control, management of invasive alien species, and even potential reduction on herbicide applications.

Weed seeds are dispersed through a range of means, including self dissemination, by wind, water, animals and humans. Among all these factors, human activities have the most significant impact, frequently affecting weed introduction, distribution, and seed bank. Different techniques have been used to study seed dispersal, include fluorescent pigment labeling, radioisotope labeling, stable isotope analysis and molecular markers. Taking into account recent advances as well as our own experience, the authors wish to provide some new perspectives for future research in this field. It is believed that

基金项目:国家支撑计划资助项目(2006BAD09A09); 国家自然科学基金资助项目(30170164); 湖北省农业科技创新中心资助项目(2007-620-003-03-04)

收稿日期:2006-09-20; **修订日期:**2007-03-05

作者简介:李儒海(1973 ~), 男, 湖北十堰人, 博士生, 副研究员, 主要从事杂草生物生态学研究. E-mail: ruhaili@sohu.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wr1@njau.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Key Technologies R&D Program (No. 2006BAD09A09), National Natural Science Foundation of China (No. 30170164), and Hubei Provincial Innovation Center for Agricultural Sciences and Technologies (No. 2007-620-003-03-04)

Received date: 2006-09-20; **Accepted date:** 2007-03-05

Biography: LI Ru-Hai, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in weed biology and ecology. E-mail: ruhaili@sohu.com

our research focus should be placed on better understanding the effect of seed dispersal on the size and spatial dynamics of weed seed banks, process of dispersal, fate of dispersed seeds, adaptive mechanism of the seeds, ecological weed-control measures, and relationship between seed dispersal and invasiveness of alien weed species.

Key Words: seed dispersal cycle; weed seed dispersal; disperser; dispersal mechanism; technique

植物学上所指的种子是由胚珠发育而形成的器官。但是,很多所谓的杂草种子,其外为子房壁或为非心皮部分所包围,实际上是果实,但一般习惯上,都称之为种子^[1]。许多杂草是1年生或2年生草本植物,基本上依靠种子进行繁殖,为r-生存对策者^[2],植株的结实量非常大,种子边成熟边脱落。杂草种子传播的途径多种多样,包括仅依赖自身的主动传播和依赖外力,如水流、风力、动物的搬运、人为活动所携带的被动传播等,是杂草难于防除的重要原因之一。研究杂草种子的传播,明确其机理,不仅能够丰富植物和杂草生物学理论,而且有助于阐明外来杂草的入侵机制以及农田杂草发生机理,从而能够为采用生态控草措施、预防外来杂草的入侵、减少化学除草剂的使用量以及减轻环境压力提供理论依据。

目前,国外学者对杂草种子传播的研究较多,主要侧重于风^[3~6]、动物^[3, 7~10]、人类活动^[11~14]对杂草种子的传播。国内在这方面的研究较少,但其中灌溉水流对杂草种子传播的研究^[15, 16]是国外学者很少涉及的。杂草种子通过传播(输入或输出)不仅改变杂草种子库的数量规模,还使杂草种子在空间上重新分布,影响杂草种子库的空间动态。

研究种子传播的主要方法有荧光染料标记法^[17, 18]、放射性同位素标记法^[19~22]、稳定同位素分析^[23, 24]、分子遗传标记^[25~33]等,这些技术和方法主要用于研究树木种子的传播,但可以借鉴用于研究杂草种子的传播。本文结合国内外的研究进展,对杂草种子传播及研究种子传播的主要方法进行了系统总结,并对今后杂草种子传播研究应当关注的一些问题进行了展望。

1 种子传播循环

大多数维管植物的种子是有性生殖的产物,是植物产生的能够在多变的环境中存活下来的具有不同遗传特性的繁殖器官。种子传播也是植物迁移(migrate)到不同地方的主要手段^[34]。种子迁移到远离母株的地方,大大减少了种群内部的竞争,有利于整个种群的生存繁衍及拓展生存空间,这是植物在漫长的演化过程中形成的对环境的适应能力。

种子传播将母株生殖周期的末端与它们后代种群的建立连结了起来,广泛认为,其对植被结构具有深刻的影响^[35]。Wang 和 Smith^[35]将种子传播的整个过程称为种子传播循环(seed dispersal cycle)(图1)。虽然他们总结的种子传播循环限定在生态学时间量程上起作用的以动物为媒介的树木种子传播,但是其中的一些结论对其他途径(风、水和/或种子自身的爆裂机制)的种子传播也是恰当的,同样,也可以用于理解杂草种子的传播。

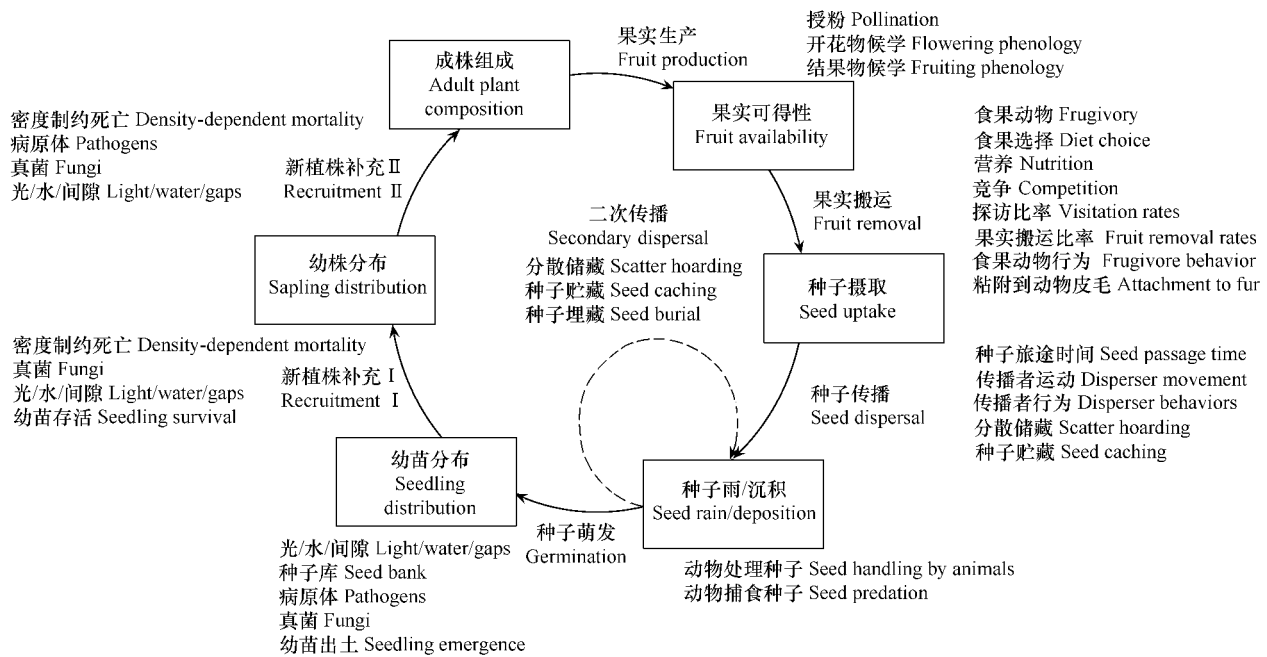
2 杂草种子的传播因子与传播机制

植物能从一个地方迁移到新的地点,是由于它能借助各种方式传播繁殖体(果实、种子及营养繁殖器官等)。植物繁殖体传播的延续性,决定于4个方面的因素,即可动性、传播因子、地形条件和传播距离^[36]。杂草种子形态小、质量轻,为其在外力作用下传播提供了很好的条件。杂草种子的传播因子指传播杂草种子的媒介,包括风力、水流、动物活动、人类活动等。杂草种子的传播机制指杂草种子离开母株的方式,是多种多样的,可分为主动传播和被动传播。

2.1 主动传播

主动传播也称为自动传播或机械传播,是指杂草种子仅依赖自身而不需要依赖外界媒介来完成的传播。

有些豆科杂草常具有富含纤维素的厚果皮,果皮是由细胞壁厚度不同的组织组成,因此当潮湿果皮失去水分时,会在果皮上产生不均匀的应力,当应力达到一定阈值时,果皮在缝线上突然打开,将种子弹射和散布

图1 种子传播循环^[35]Fig. 1 The seed dispersal cycle^[35]

出去,这称为吸胀和失水机制,在该机制中,应力是由已死亡的组织产生的^[37]。如大巢菜(*Vicia sativa*)即以这种方式主动传播种子。在禾本科杂草中,有些具刚毛或髯毛的种子也采用这种机制。在这类种子中,当刚毛失水和吸水后会伸展和收缩,不断产生的伸展和收缩使种子得以运动和主动传播,最典型的是野燕麦(*Avena fatua*)种子。野老鹳草(*Geranium carolinianum*)的蒴果成熟时裂开,将种子弹射出去,也是一种主动传播方式。

2.2 被动传播

被动传播是杂草种子的主要传播扩散方式,包括生物和非生物传播因子。

2.2.1 气流(风)传播

许多菊科杂草的种子具冠毛,而且种子很轻,能被微风轻易吹起而随风传播,风力大时被传播的距离更远。蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)^[4]和小飞蓬(*Conyza canadensis*)^[6],以及一年蓬(*Erigeron annuus*)、飞机草(*E. odoratum*)^[38]的种子就适应被风长距离传播。麝香飞廉(*Carduus nutans*)的种子比蒲公英和小飞蓬的种子大,被风传播的距离相对短些^[5]。马兜铃(*Aristolochia debilis*)种子边缘具白色膜质宽翅,何首乌(*Polygonum multiflorum*)种子包于宿存增大的花被内,均能被风传播^[39]。

在风力大时,即使不具有适应风传播结构的杂草种子也能被风传播,当然传播距离有限。李善林等^[40]在4~7级风时,在距地面2m的空中截获到了稗(*Echinochloa crus-galli*)、马唐(*Digitaria sanguinalis*)、反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)种子。

2.2.2 水传播

对旱地杂草来说,水对种子传播的作用较小。但在灌溉频繁的稻麦轮作田,灌溉水流传播大量杂草种子。Qiang^[15, 16]研究发现,共有34种杂草种子可以随灌溉输入或随排水输出农田,其中包括了稻田和小麦、油菜田的所有优势和主要杂草:茵陈(*Beckmannia syzigachne*)、千金子(*Leptochloa chinensis*)、棒头草(*Polypogon fugax*)、水苋菜(*Ammannia baccifera*)、牛繁缕(*Malachium aquaticum*)、鸭舌草(*Monochoria vaginalis*)、异型莎草(*Cyperus difformis*)、鳢肠(*Eclipta prostrata*)、稗、日本看麦娘(*Alopecurus japonicus*)、看麦娘(*A. aequalis*)、稻槎菜(*Lapsana apogonoides*)、泥胡菜(*Hemistepta lyrata*)、小藜(*Chenopodium serotinum*)、马齿苋(*Portulaca oleracea*)、牛筋草(*Eleusine indica*)、硬草(*Sclerachloa kengiana*)等。

许多主要以气流(风)传播的杂草种子同样可以漂浮在水面。有些具冠毛的杂草种子也能利用表面张力漂浮在水面。一些杂草种子具有特殊组织如含油、含气室或含比重较轻的组织(如木栓组织),帮助杂草种子漂浮在水面,典型的如茵草种子具有气室,水芹(*Oenanthe javanica*)的果皮有发达的木栓质,漂浮能力强。漂浮在水面上的杂草种子通过水流或气流的作用得到传播。

2.2.3 动物传播

动物与植物不同,动物在生活时具有很大的能动性,因此植物常以动物为媒介来完成传播扩散。动物传播植物繁殖体,提高了繁殖体存活的可能性。植物为适应动物传播扩散而进化出了一系列适应特征,如果实与种子的颜色、大小、形状、展现方式、化学成分、成熟时间等。蚂蚁和脊椎动物是植物繁殖体的主要传播者^[37]。

节肢动物(如昆虫)和啮齿动物(如老鼠)捕食和搬运杂草种子,从而传播了杂草种子^[7, 8]。Jacob 等^[10]研究发现,无脊椎动物和啮齿动物搬运杂草种子,其中蚂蚁或者其他小型无脊椎动物搬运的数量最大,它们搬运1年生黑麦草(*Lolium rigidum*)、野燕麦种子和野萝卜(*Raphanus raphanistrum*)角果。蚯蚓也能传播扩散杂草种子^[9]。

有的杂草种子具有芒、刺、钩或者粘液,能粘附在动物皮毛上和人的衣服上而传播^[35, 41],常见的有金盏银盘(*Bidens biternate*)、大狼把草(*B. frondosa*)、三叶鬼针草(*B. pilosa*)、狼把草(*B. tripartita*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)、窃衣(*Torilis scabra*)等杂草的种子具有芒、刺或钩,以及天名精(*Carpesium abrotanoides*)的种子具有粘液^[41]。

有不少禾本科杂草也是优良的饲草,取食这些杂草的草食动物的粪便中常含有大量保持活力的种子,这些杂草种子通过被草食动物取食而被传播,如稗、马唐、看麦娘、日本看麦娘、野燕麦、茵草等。

苋属(*Amaranthus* sp.)几种杂草和土荆芥(*Chenopodium ambrosioides*)^[3],以及蛇莓(*Duchesnea indica*)、鸡矢藤(*Paederia scandens*)、乌莓(*Cayratia japonica*)等^[39, 42, 43]的种子可通过鸟类摄食随其排泄物传播。外来杂草美洲商陆(*Phytolacca americana*)呈蔓延趋势,这很可能与有关鸟类作为其种子传播者密切相关^[43]。

2.2.4 人类传播

地球上几乎每一个角落都有人类活动的痕迹,很多植物在人类活动过程中得到传播。几乎所有地区的植物区系都在很大程度上受到人类活动的影响。在所有传播方式中,人类传播是影响最广泛的一种,人类传播对现代植物的分布格局产生了深刻的影响,也引起了外来植物的入侵^[37]。

目前中国共有188种外来入侵植物,均属于外来杂草^[38, 44],这些外来杂草来源于世界各地。显然,依赖杂草自身和其他传播因子不可能传播这么长的距离,只有依赖于人类的活动才行。依赖人类传播的外来杂草有两类:

第一类是人类主动传播。在中国的外来杂草中有50%以上是作为有用植物被引进的,根据其用途又可细分为:牧草或饲料、观赏植物、纤维植物、药用植物、蔬菜、草坪植物、绿化树种、环境植物等^[38]。这类植物由于对人类有用,从而被人类主动引种,后逃逸为野生的杂草。

另一类是人类无意传播。这些杂草在人类活动过程中,如通过交通工具、农产品贸易、农事操作等被无意识传播。在中国的外来杂草中有约50%是随交通工具、进口农产品等途径无意传入的。如豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)果实顶端的尖角会刺入轮胎或其它物品上,随交通工具传播。北美车前(*Plantago virginica*)则以种子外面的胶质物粘附于交通工具传播^[38]。

另外,作物轮作和收割等农事操作也短距离传播扩散杂草种子。联合收割机传播糜子(*Panicum miliaceum*)^[11]、假高粱(*Sorghum halepense*)^[12]和野燕麦^[13, 14]种子。杂草种子也能混杂在作物种子、粮食或肥料中进行传播,检控其混杂也是目前植物检疫非常重要的任务。

显然,杂草种子借助于人类的生产和生活活动传播要比其依赖自身所具有的传播能力来拓展生存空间更为有效。

在自然界中,各种传播机制之间有时并没有截然的界限,并且一种植物繁殖体的传播方式并不是唯一的,有很多植物的繁殖体同时具有多种传播机制^[45, 46],其具体的传播方式取决于植物生活的环境条件。如有些禾本科杂草的种子可以通过风、水传播,也可通过草食动物传播。同时,一种传播因子常常传播多种杂草种子。

3 杂草种子传播对杂草种子库动态的影响

杂草种子的传播对杂草种子库的数量和空间动态影响很大。杂草种子通过传播(输入或输出),不仅改变杂草种子库的数量动态,还使杂草种子在空间上重新分布,影响杂草种子库的空间动态。杂草种子可以通过风力、水流、动物活动、农用器具、混杂在作物种子或肥料中进行传播。

蒲公英、紫茎泽兰^[4]和小飞蓬^[6],以及一年蓬、飞机草^[38]的种子适应被风长距离传播。对于这种类型的杂草种子,较难研究风对其种子库数量和空间分布的影响。Dauer 等^[6]利用风洞研究的结果,预测小飞蓬种子被风传播的距离可超过 100m。麝香飞廉的种子比蒲公英和小飞蓬的种子大,被风传播的距离相对短些,在风速为 $5.6\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,少于 1% 的种子被风吹到距母株 100m 外的地方;绝大多数种子落在距母株 50m 以内的地方^[5]。像这种类型的杂草种子,在距母株较近的地方其数量显然大于距母株较远的地方。

节肢动物和啮齿动物捕食和搬运杂草种子,从而传播了杂草种子^[7, 8]。Jacob 等^[10]研究发现,无脊椎动物和啮齿动物搬运杂草种子,其中蚂蚁或者其他小型无脊椎动物搬运的数量最大。动物首选的是 1 年生黑麦草种子,其次是野燕麦种子、野萝卜角果。搬运率最高的地方在靠近田埂植被的田边,搬运率最低的地方在田块的中央和田埂植被中。这些研究结果表明,动物捕食减少了土表杂草种子数量,从而降低了杂草种子库;动物搬运杂草种子,改变了杂草种子的空间分布格局。有些杂草种子也能粘附在动物皮毛上而传播^[35, 41],由于这类动物的自主活动能力强,因而也难以研究这种传播方式对杂草数量和空间分布的影响。蚯蚓的活动也能使杂草种子重新分布。Smith 等^[9]在 1 年生条播旱作物田的研究发现,一般而言,蚯蚓翻到地面的泥土堆中的杂草种子密度比土表和种子库中的高。在蚯蚓翻到地面的泥土堆中有 12 种杂草种子,大小为 $0.5\sim 4.5\text{mm}$,其中,2 种小种子的杂草拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和碎米荠(*Cardamine hirsuta*)的种子占总数的 68%,表明蚯蚓倾向于摄食小种子。这 2 种杂草种子在表土层中占 70%,但在土壤种子库中的比例小于 3%。结果表明,蚯蚓对很大部分杂草种子的传播是水平方向的,导致土表的杂草种子向蚯蚓翻到地面的泥土堆中聚集。

作物轮作和收割等农事操作传播扩散杂草种子,影响其空间分布动态^[47]。联合收割机传播糜子^[11]和假高粱^[12]种子的距离超过 45m。Shirtliffe 和 Entz^[13]在春小麦田中研究发现,联合收割机传播野燕麦种子的距离超过 145m。他们在联合收割机上加装麦糠收集装置后,显著减少了野燕麦种子的传播:在距母株 145m 的田间,没有该装置的联合收割机传播野燕麦种子的密度大于 $10\text{粒}\cdot\text{m}^{-2}$;在距母株 45m 的田间,加装该装置的联合收割机传播野燕麦种子的密度小于 $10\text{粒}\cdot\text{m}^{-2}$ 。Beckie 等^[14]研究发现,在 6a 时间内,阻断了种子雨的野燕麦斑块(patch)的面积增大了 35%,而未阻断种子雨的斑块的面积增大了 330%。他们分析认为,斑块扩展主要是由于野燕麦种子自然传播和播种时农具的传播。此外,杂草种子也能混杂在作物种子或肥料中进行传播。

以上对杂草种子传播的研究主要集中在旱地,较少注意灌溉水流^[48],且普遍认为灌溉水流对杂草种子的传播作用微小^[49]。然而,也有研究发现,灌溉水流传播大量杂草子实。2001~2003 年南京农业大学杂草研究室在江苏南通和丹阳试验区进行了连续截流取样,研究灌溉和排水对稻麦轮作田杂草种子库动态的影响,发现共有 34 种杂草种子可以随灌溉输入或随排水输出农田,其中包括了稻田和小麦、油菜田的所有优势和主要杂草^[15, 16]。根据截流的单位体积灌溉水中的杂草种子数量,推算出随水流输入的种子数可占整块农田当年种子库输入种子总量的 65% 以上。与国外的灌溉水对杂草种子传播起微不足道作用的研究结果^[49]不同,在中国特定的稻-麦(油)轮作方式的农田系统中,水流传播似乎是杂草子实传播扩散的最重要因素。但是,在必须且频繁灌溉的水稻田生态系统中,水流对杂草种子库空间动态影响的研究未见报道。

4 研究种子传播的主要方法

很多研究已经证明,杂草种子的传播对杂草种子库的数量规模和空间分布动态影响很大,但是对杂草种

子传播机制的研究却不深入。对杂草种子传播的过程、经过传播后的杂草种子的命运,以及杂草种子如何适应各种传播途径的研究都较少。然而,对动物传播种子的机制、追踪传播途径的方法和技术的研究比较深入,可以从中得到借鉴。

研究各种途径对杂草种子的传播一般采用调查杂草种子库数量和空间分布动态或用小球模拟^[50]的方法。这些方法能够定性地揭示各种传播途径对杂草种子的传播作用和对杂草种子库空间动态的影响,不能确定杂草种子的传播比例,也难以将杂草种子传播与田间杂草群落连结起来。Wang 和 Smith^[35]分析认为,首要的原因是,种子传播循环是复杂的:在种子的产生和新一代成株形成之间有很多中间步骤和过程;另一个原因是,种子传播难以跟踪,研究者很难跟踪母株产生的种子传播到新的地方,因而也难以确定它们的命运。近年来,一些新技术和方法的应用,对于将传播的种子和幼苗与母株对应起来显示了很好的前景。这些技术和方法主要用于研究动物对树木种子的传播,但可以借鉴用于研究杂草种子的传播。

4.1 荧光染料标记法(fluorescent pigment labeling)

荧光染料标记法,即先用粉末状的荧光染料标记种子,将标记的种子释放到环境中,然后借助紫外光搜寻标记的种子。Longland 和 Clements^[18]首次将荧光染料标记法用于研究啮齿动物贮藏种子的行为与种子命运的关系。他们通过追踪用荧光染料标记的长芒落芒草(*Oryzopsis hymenoides*)种子,获得了被啮齿动物贮藏的种子的位置、命运、扩散距离和相关的微环境信息。这种染料毒性低,价格便宜,并能在环境中保留较长时间^[17, 18]。

4.2 放射性同位素标记法(radioisotope labeling)

放射性同位素标记法,即用含放射性同位素的盐溶液浸泡种子,种子沾染上放射性同位素而被标记;将标记的种子释放到环境中,然后用放射性探测器,如 GM-探测器^[19]、盖格计数器(Geiger counter)^[20]和 SPA-3 探测器^[22]搜寻那些被动物贮藏或取食的标记的种子或种子残片,是目前定量研究种子传播的一种比较有效的方法。常用于标记种子的放射性同位素有钬-46(半衰期 84.5d)^[20]、铯-134(半衰期 2.1a)和碘-131(半衰期 8.5a)^[19]。使用放射性同位素标记种子可一次获得足够的样本,特别适用于体积较小的种子。而且,当标记的种子被动物反复收获和贮藏时,仍能找到它们的位置,也能通过种子残片来获得有关种子死亡的数量信息^[21, 22]。需要注意的是,虽然有研究认为放射性同位素发出的高能 γ 射线对处理和取食标记种子的动物无害^[20],但这种方法仍可能带来放射性同位素的安全性和污染环境等问题,因此使用时要特别注意安全。

4.3 稳定同位素分析(stable isotope analysis)

稳定同位素分析(主要是¹³C、¹⁵N、³⁴S、D、⁸⁷Sr)已经用于追踪营养物质的来源及昆虫、海龟、鸟类和蝙蝠的迁徙或迁飞^[23]。稳定同位素作为矿质营养被植物吸收而进入到植物的组织(如种子或果实)内,然后通过取食这些植物组织的动物或其他途径传播。例如,关于君主斑蝶(*Danaus plexippus*)的一项研究^[24]发现,这种蝴蝶翅中稳定氢和碳同位素比与它们出生地的马利筋属植物(*Asclepias* sp.) (君主斑蝶的食物)的同位素比高度相关。这些发现确实表明,同位素比能够用于推断在越冬地采集到的蝴蝶的出生地。Wang 和 Smith^[35]提出,这项技术也可以用于研究种子传播,来推断种子、幼苗、幼株和/或成株的母株位置,能够检测低频率、长距离的传播事件。但目前尚未见有关此方法的研究报道。

稳定同位素没有放射性,对研究人员和环境是安全的,但检测需要液相色谱、质谱等仪器,对于需检测大量样本的研究来说成本相对较高。

4.4 分子遗传标记(molecular genetic markers)

分子遗传标记技术是指通过测定种群或个体之间遗传变异的程度或者通过多位点基因型的比较来确定种子或幼苗与母株之间的关系,从而揭示种子传播的距离和微生境的信息。分子遗传标记技术已越来越多地用于研究树木种子的传播^[25, 26, 32, 33]。

有多种分子标记能够用于测度基因流,联结父母本与后代,从而追踪近距离和远距离的种子传播事件。应用这些方法,就能研究远距离种子传播事件的结果,而不仅仅是种子传播事件本身。分子遗传标记分间接

和直接方法。

a. 间接方法

这些方法建立在测度种群内遗传变异的基础上,较丰富的遗传结构就表明迁移者和基因流较少^[28]。比较不同后代植株群体的遗传结构可以估计它们之间的基因流。通过将地理距离与群体间基因流进行回归、分离以种子和花粉为媒介的基因流,就能够估计种子传播的比例^[27, 29, 31]。植物的基因流通过花粉(只携带父本的 DNA)和种子(携带父本和母本的 DNA)发生。因而,分析种子或幼苗的核 DNA 就可能过高估计种子传播对基因流的影响。但是叶绿体中的细胞质 DNA 仅来自母本,只反映种子传播。通过比较核标记与细胞质标记之间的区别,研究者就可以将以花粉为媒介的基因流与以种子传播为媒介的基因流区分开^[27, 30, 31]。需要注意的是,从种群结构推断基因流是以许多假设为前提的^[28]。

b. 直接方法

这些方法将最大似然估计用于比较多位点基因型,从而将后代归属到母株个体或种群。可以直接比较后代和可能母株的基因组来测度种子传播和评价基因流。应用高度变异的分子标记,如微卫星,推动了所谓的“直接”遗传标记方法的发展。如果一个植物种群中所有可能的母本都能采集到,就可以进行亲子鉴定,藉此确定单个种子或幼苗的母本^[26]。Godoy 和 Jordano^[32]进行了里程碑式的研究,他们用这种方法分析了马哈利樱桃(*Prunus mahaleb*)母树和种子,通过对传播的种子的木质内果皮(完全来自母本)进行测序,并将那些序列与种群中所有可能的母树的基因型进行比较,他们为所分析的 95 个种子中的 82.1% 找到了明确的母株,认为剩余的 17.9% 来自远距离传播。

尽管分子遗传标记技术不能跟踪种子传播的过程,但可以通过确定种子或幼苗与母株之间存在的空间格局了解各种传播途径对植物种群空间分布的影响。该方法的不足之处是劳动强度大、费用昂贵,并且需要分子生物学技术。

5 展望

目前,对杂草种子传播机制的研究还不深入,对杂草种子传播的过程、经过传播后的杂草种子的命运,以及杂草种子适应各种传播途径的机理等方面的研究都较少。只有了解了杂草种子传播的机制,才能采取有针对性的措施来阻截杂草种子输入杂草种子库,并能采取措施加快杂草种子库的输出,从而减轻田间杂草的危害,减少化学除草剂的使用,保护农田生态系统。从目前国内外的研究进展来看,今后杂草种子传播的研究要注重以下几个方面:

5.1 杂草种子传播对种子库数量和空间动态影响的精确直接研究

目前的研究认为杂草种子传播对种子库数量和空间动态的影响很大^[7~16, 47],均是比较杂草种子库变化后得出的结论,缺乏精确、直接的研究。今后可以采用标记杂草种子的方法来精确、直接地研究杂草种子传播对种子库数量动态,特别是空间动态的影响。加强这方面的研究,对于准确预测田间杂草发生的数量和空间格局,从而定点、定量喷施除草剂,减少除草剂的使用量具有重要意义。

5.2 杂草种子传播的过程

迄今对杂草种子传播的研究着重于结果,而对其过程了解不多。今后可以借鉴研究树木种子传播的方法,如标记杂草种子来跟踪杂草种子的传播过程和微生境信息。也可以采用分子遗传标记方法,通过确定杂草种子或幼苗与母株之间的空间格局了解各种传播途径对杂草种群空间分布的影响。采用这些方法,能够深入了解杂草种子传播的过程,从而丰富植物和杂草生物学理论。

5.3 杂草种子传播后的命运

目前对杂草种子传播后的命运了解不多:是死亡、休眠还是萌发? 杂草种子库很多为持久种子库,造成的原因是多样的,其中一个重要原因是杂草种子普遍具有休眠特性,杂草种子库的萌发输出通常 <8%^[51, 52],因而在一般情况下是很难耗竭的。如何加快杂草种子库耗竭是一个需要研究的重要问题。研究杂草种子休眠萌发的机制,明确杂草种子休眠的原因,就可以筛选和应用促进杂草种子萌发的物质,打破种子的休眠,提高

输出比例,从而加快耗竭杂草种子库。同时,研究各种生物因子如动物、微生物对杂草种子的捕食和侵染,以及各种环境因子对杂草种子寿命的影响,采取措施提高杂草种子库的输出比例,也可以加快杂草种子库的耗竭,达到有效治理农田杂草的目的。

人类在农田的耕作活动对杂草种子命运的影响也是一个需要深入研究的问题。研究明确不同耕作方式,如深耕、浅耕、免耕对杂草种子命运影响的机理,即如何造成杂草种子死亡、休眠或是萌发,就能够根据不同地区、不同作物的生产实践,因地制宜地采取不同的耕作方式来有效控制杂草的发生危害,这将是物理控草措施的重要内容。

5.4 杂草种子适应传播的机理

杂草种子能被某种传播因子传播,必定有适应该传播因子的形态结构。目前的研究只局限于对这种形态结构进行宏观定性描述,如杂草种子具冠毛适应风传播^[4~6, 38, 39],具钩、刺适应粘附在动物皮毛上传播^[35, 41],而没有或很少进行定量研究。今后应加强这方面的研究。例如,采用组织切片方法,从微观上研究杂草种子适应传播的结构特征;定量研究杂草种子的比重、结构和漂浮能力揭示其适应水流传播的原因;研究杂草种子冠毛的多少、冠毛分叉的角度等来衡量杂草种子适应风传播的能力。

5.5 生态控草措施研究

研究杂草种子的传播,不仅能够丰富植物和杂草生物学理论,还能够为采用生态控草措施提供依据。在农田生态系统中,可以采取的措施阻断杂草种子的传播途径,从而减少杂草种子库的输入,减少农田杂草的发生数量;还可以采取措施,如捞出漂浮在稻田水面的杂草种子,加大杂草种子库的输出,加快杂草种子库的耗竭速度。加强这方面的研究,对减少化学除草剂的使用,保护农田生态环境,对于发展绿色食品生产,保障粮食安全具有非常重要的意义。

5.6 外来杂草入侵蔓延与其种子传播的关系

外来杂草如薇甘菊(*Mikania micrantha*)^[53]、紫茎泽兰^[54, 55]、加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)^[56]的入侵蔓延导致的生态环境破坏和生物多样性资源的丧失引起了公众的广泛关注,恢复被破坏的生态环境,控制外来杂草的进一步入侵蔓延已成为人们面临的迫切任务。外来杂草的种子(或繁殖体)传播能力直接影响到其入侵性,上述3种外来入侵杂草均具有随风传播的特性,入侵能力强。借助人类的活动进行传播也是外来杂草入侵的主要途径。研究外来杂草种子(或繁殖体)的传播能力和扩散方式,对采取适当措施控制其入侵蔓延具有重要意义,越来越受到生态学者的关注。

References:

- [1] Li Y H. Examining methods for weed seeds. *Plant Protection*, 1964, (5):201—203.
- [2] Wei S H, Qiang S, Ma B, *et al.* Soil weed seedbank and integrated weed management. *Soils*, 2005, 37(2): 121—128.
- [3] Baker H G. The modes of origin of weeds. In: Baker H G, Stebbins G L eds. *The genetics of colonizing species*. New York: Academic Press, 1965. 147—168.
- [4] Auld B A. Invasive capacity of *Eupatorium adenophorum*. In: Venkata Rao B V ed. *Proc. 8th Asian-Pacific Weed Sci. Co. Bagalore: Organising Committee 8th Conference of Asian-Pacific Weed Sciences*, 1981. 145—147.
- [5] Smith L M II, Kok L T. Dispersal of musk thistle (*Carduus nutans*) seeds. *Weed Science*, 1984, 32(1):120—125.
- [6] Dauer J T, Mortensen D A, Humston R. Controlled experiments to predict horseweed (*Conyza canadensis*) dispersal distances. *Weed Science*, 2006, 54(3):484—489.
- [7] Brust G E, House G J. Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input soybean agroecosystems. *American Journal of Alternative Agriculture*, 1988, 3(1): 19—25.
- [8] Reader R J. Control of seedling emergence by ground cover: A potential mechanism involving seed predation. *Canadian Journal of Botany*, 1991, 69(9): 2084—2087.
- [9] Smith R G, Gross K L, Januchowski S. Earthworms and weed seed distribution in annual crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2005, 108(4):363—367.
- [10] Jacob H S, Minkey D M, Gallagher R S, *et al.* Variation in postdispersal weed seed predation in a crop field. *Weed Science*, 2006, 54(1):148—155.

- [11] McCanny S J, Cavers P B. Spread of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) in Ontario, Canada II. Dispersal by combines. *Weed Research*, 1988, 28(2): 67—72.
- [12] Ghera C M, Martinez-Ghera M A, Satorre E H, *et al.* Seed dispersal, distribution and recruitment of seedlings of *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Weed Research*, 1993, 33(1): 79—88.
- [13] Shirtliffe 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.
- [14] Beckie H J, Hall L M, Schuba B. Patch management of herbicide-resistant wild oat (*Avena fatua*). *Weed Technology*, 2005, 19(3): 697—705.
- [15] Qiang S. Weed diversity of arable land in China. *Journal of Korean Weed Science*, 2002, 22(3): 187—198.
- [16] Qiang S. Multivariate analysis, description, and ecological interpretation of weed vegetation in the summer crop fields of Anhui Province, China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(9): 1193—1210.
- [17] Halfpenney J C. Environmental impacts of powdertracking using fluorescent pigments. *Journal of Mammalogy*, 1992, 73(3): 680—682.
- [18] Longland W S, Clements C. Use of fluorescent pigments in studies of seed caching by rodents. *Journal of Mammalogy*, 1995, 76(4): 1260—1266.
- [19] Jensen T S, Nielsen O F. Rodents as seed dispersers in a heather-oak wood succession. *Oecologia*, 1986, 70(2): 214—221.
- [20] Vander Wall S B. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology*, 1994, 75(7): 1911—1926.
- [21] Vander Wall S B. Dynamics of yellow pine chipmunk (*Tamias amoenus*) seed caches: underground traffic in bitterbrush seeds. *Ecoscience*, 1995, 2(3): 261—266.
- [22] Vander Wall S B, Joyner J W. Recaching of Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*) seeds by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*): potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology*, 1998, 76(1): 154—162.
- [23] Hobson K A. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes; a review. *Oecologia*, 1999, 120(3): 314—326.
- [24] Hobson K A, Wassenaar L I, Taylor O R. Stable isotopes (δD and $\delta^{13}C$) are geographic indicators of natal origins of monarch butterflies in eastern North America. *Oecologia*, 1999, 120(3): 397—404.
- [25] Dow B D, Ashley M V. Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of samplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology*, 1996, 5(5): 615—627.
- [26] Schnabel A, Nason J D, Hamrick J L. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: seed dispersal and variation in female reproductive success. *Molecular Ecology*, 1998, 7(7): 819—832.
- [27] Sork V L, Nason J, Campbell D R, *et al.* Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(6): 219—224.
- [28] Whitlock M C, McCauley D E. Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \approx 1/(4Nm + 1)$. *Heredity*, 1999, 82(2): 117—125.
- [29] Ouborg N J, Piquot Y, Groenendaal J M van. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology*, 1999, 87(4): 551—568.
- [30] 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.
- [31] Provan J, Powell W, Hollingsworth P M. Chloroplast microsatellites: new tools for studies in plant ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(3): 142—147.
- [32] Godoy J A, Jordano P. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology*, 2001, 10(9): 2275—2283.
- [33] He T H, Krauss S L, Lamont B B, *et al.* Long-distance seed dispersal in a metapopulation of *Banksia hookeriana* inferred from a population allocation analysis of amplified fragment length polymorphism data. *Molecular Ecology*, 2004, 13(5): 1099—1109.
- [34] Vander Wall S B, Forget P M, Lambert J E, *et al.* Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. In: Forger PM, Lambert J E, Hulme P E, *et al.* eds. *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI Publishing, Wallingford, UK, 2005. 1—8.
- [35] Wang B C, Smith T B. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(8): 379—385.
- [36] Jiang H Q, Duan C Q, Yang S H, *et al.* *Plant ecology*. Beijing: Higher Education Press, 2004. 74—75.
- [37] Ma S B, Li D Z. Dispersal and evolution in higher plants I. diaspores, their quantity and life span as well as dispersal mechanisms. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24(5): 569—582.
- [38] Qiang S, Cao X Z. Survey and analysis of exotic weeds in China. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2000, 9(4): 34—38.
- [39] Li X H, Yin X M, Xia B, *et al.* Effects of bird seed dispersal on diversity of the invaded plants in several hedge types. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1657—1666.
- [40] Li S L, Ni H W, Zhang L. The movement characteristics of three kinds of weed seeds by wind as driving force. *Eco-agriculture Research*, 2000, 8(2): 51—53.
- [41] Li Y H. *Weed flora of China*. Beijing: China Agriculture Press, 1998. 269—280.
- [42] Li X H, Yin X M, He S A. Seed dispersal by frugivorous birds in Nanjing Botanical Garden Mem. *Sun Yat.-Sen in autumn and winter*. *Biodiversity Science*, 2001, 9(1): 68—72.
- [43] Li X H, Yin X M. Seed dispersal by birds in Nanjing Botanical Garden Mem. *Sun Yat.-Sen in spring and summer*. *Acta Ecologica Sinica*, 2004,

24(7):1452—1458.

- [44] Xu H G, Qiang S, Han Z M, *et al.* The distribution and introduction pathway of alien invasive species in China. *Biodiversity Science*, 2004, 12(6):626—638.
- [45] Vander Wall S B. The role of animals in dispersing a “wind dispersal” pine. *Ecology*, 1992, 73(2): 614—621.
- [46] Wilkinson D M. Plant colonization: are wind-dispersed seeds really dispersed by birds at larger spatial and temporal scales? *Journal of Biogeography*, 1997, 24(1):61—65.
- [47] Humston R, Mortensen D A, Bjørnstad O N. Anthropogenic forcing on the spatial dynamics of an agricultural weed: the case of the common sunflower. *Journal of Applied Ecology*, 2005, 42(5):863—872.
- [48] Catalan B, Aibar J, Zaragoza C. Weed seed dispersal through irrigation channels. *Proceedings of the 1997 congress of the Spanish Weed Science Society, Valencia, Spain, 24—26 November 1997. Sociedad Espanola de Malherbologia, Madrid, Spain: 1997. 187—193.*
- [49] Ortega R A, Fogliatti J, Kogan M. Spatial variability of the weed seed bank in an irrigated alluvial soil in Chile. *Precision agriculture: Papers from the 4th European Conference on Precision Agriculture, Berlin, Germany, 15—19 June 2003. Wageningen Academic Publishers, Wageningen, Netherlands: 2003. 507—513.*
- [50] Roger-Estrade J, Colbach N, Leterme P, *et al.* Modelling vertical and lateral weed seed movements during mouldboard ploughing with a skimmer-coulter. *Soil & Tillage Research*, 2001, 63(1-2):35—49.
- [51] Ball D A, Miller S D. A comparison of techniques for estimation of arable soil seedbanks and their relationship to weed flora. *Weed Research*, 1989, 29(5):365—373.
- [52] Zhang J, Hamill A S, Gardiner I O, *et al.* Dependence of weed flora on the active soil seedbank. *Weed Research*, 1998, 38(2): 143—152.
- [53] Zhong X Q, Huang Z, Si H, *et al.* Analysis of ecological-economic loss caused by weed *Mikania micrantha* on Neilingding Island, Shenzhen, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2004, 12(2):167—170.
- [54] Li Z Y, Xie Y. *Invasive alien species in China*. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. 69.
- [55] Xu H G, Qiang S. *Inventory of invasive alien species in China*. Beijing: China Environmental Science Press, 2004. 137—140.
- [56] Dong M, Lu J Z, Zhang W J, *et al.* Canada goldenrod (*Solidago canadensis*): an invasive alien weed rapidly spreading in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2006, 44(1): 72—85.

参考文献:

- [1] 李扬汉. 杂草种子检验方法. *植物保护*, 1964, (5):201~203.
- [2] 魏守辉, 强胜, 马波, 等. 土壤杂草种子库与杂草综合管理. *土壤*, 2005, 37(2): 121~128.
- [36] 姜汉桥, 段昌群, 杨树华, 等. *植物生态学*. 北京: 高等教育出版社, 2004. 74~75.
- [37] 马绍宾, 李德铎. 高等植物的散布与进化 I. 散布体类型、数量、寿命及散布机制. *云南植物研究*, 2002, 24(5): 569~582.
- [38] 强胜, 曹学章. 中国异域杂草的考察与分析. *植物资源与环境学报*, 2000, 9(4):34~38.
- [39] 李新华, 尹晓明, 夏冰, 等. 鸟类传播种子对几种树篱中侵入植物多样性的影响. *生态学报*, 2006, 26(6):1657~1666.
- [40] 李善林, 倪汉文, 张丽. 3种杂草种子以风为动力移动特性研究. *生态农业研究*, 2000, 8(2):51~53.
- [41] 李扬汉. *中国杂草志*. 北京: 中国农业出版社, 1998. 269~280.
- [42] 李新华, 尹晓明, 贺善安. 南京中山植物园秋冬季鸟类对植物种子的传播作用. *生物多样性*, 2001, 9(1):68~72.
- [43] 李新华, 尹晓明. 南京中山植物园春夏季节鸟类对植物种子的传播作用. *生态学报*, 2004, 24(7):1452~1458.
- [44] 徐海根, 强胜, 韩正敏, 等. 中国外来入侵物种的分布与传入路径分析. *生物多样性*, 2004, 12(6):626~638.
- [53] 钟晓青, 黄卓, 司囊, 等. 深圳内伶仃岛薇甘菊危害的生态经济损失分析. *热带亚热带植物学报*, 2004, 12(2):167~170.
- [54] 李震宇, 谢焱. *中国外来入侵种*. 北京: 中国林业出版社, 2002. 69.
- [55] 徐海根, 强胜. *中国外来入侵物种编目*. 北京: 中国环境科学出版社, 2004. 137~140.
- [56] 董梅, 陆建忠, 张文驹, 等. 加拿大一枝黄花——一种正在迅速扩张的外来入侵植物. *植物分类学报*, 2006, 44(1):72~85.