

文章编号:0559-9350(2021)09-01059-11

植物繁殖体水媒传播研究进展

曾玉红¹, 刘小光^{1,2}, 槐文信¹, 王家生²

(1. 武汉大学 水资源与水电工程科学国家重点实验室, 湖北 武汉 430072;

2. 长江水利委员会 长江科学院, 湖北 武汉 430015)

摘要: 动、植物体以及其他有机生命体在水生态系统中的传播过程逐渐成为近年来最为活跃的研究领域之一。水媒是滨水植被的基本传播途径, 可以实现大量繁殖体的长距离输运, 同时为后续的繁殖体定植提供适宜的环境及物质条件, 是最具效率的传播媒介。本文以植物繁殖体为典型有机生命体, 对主要传播媒介与途径进行梳理并分析其特点, 进一步总结了其经水媒周期性传播过程及其在群落动态演化中的主导地位, 并就主要干扰因素进行归纳并分析其作用机制, 对水媒传播过程中繁殖体动力学特性进行描述。重点对长距离水媒输运的关键意义、研究手段与描述方法进行介绍, 对研究现状与存在的问题进行分析, 从水动力学角度对输运过程中的关键机制进行剖析, 并阐明其在构建集成化的动态耦合模型中的作用。

关键词: 植物繁殖体; 水媒传播; 水动力输运; 生态恢复

中图分类号: TV133

文献标识码: A

doi: 10.13243/j.cnki.slxb.20201045

1 研究背景

高强度人类活动和气候变化双重胁迫作用导致的自然的水流过程的改变以及水文连通性的破坏^[1], 使得经由水流实现的物质循环与能量流动通道显著受限, 生态廊道对于繁殖体的收容能力与植被生境适应性逐渐衰退, 水媒传播在植被群落演替中所发挥的作用正面临巨大的挑战, 目前大部分生态调度工程并没有将这一问题纳入考量。

植物的传播和繁衍是通过繁殖体实现的, 繁殖体经由多种媒介或途径作定向或非定向运动散播到远离母体的区域是固着生物(植物、行为能力较弱的动物)实现物种迁移的主要方式。植物繁殖体自母体脱落后, 在多时空尺度中发生的输运过程是其完整生命周期中最为基本的生态动力学过程, 在植物个体的生存、生长及繁衍中扮演不可替代的角色, 是发生群落演替的先决条件, 能增强群落的物种丰富度并提高其抗风险能力, 对植物种群及群落的组成、结构与动态变化具有决定性作用, 同时对掌握植物物种的延续、进化以及地理空间分布规律具有重要的支撑作用。繁殖体传播方式在动力机制上可分为主动与被动传播, 主动传播的动力来源主要为重力与植物自然弹(喷)射力, 具有路径单一与传播范围小的特点, 主要包括重力及弹射传播; 被动传播的动力来源主要为运动的生物与非生物媒介, 具有传播范围广及路径多样化的特点, 主要包括风媒、水媒及动物媒传播。植物繁殖体经由风动力散播已经在不同生态系统中被广泛地研究, 并以适于干旱生存空间的陆生植物为主, 大部分为大乔木及藤蔓, 以及少量小乔木及灌木。海洋和淡水系统中流动的水流为泥沙、营养盐、有机质以及生命体的输运提供了途径^[2]。植物体、动物体以及其他生命体在水生系统中的传播过

收稿日期: 2020-12-16; 网络首发时间: 2021-04-19

网络首发地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1882.TV.20210416.1614.006.html>

基金项目: 国家自然科学基金优秀青年基金项目(51622905); 国家自然科学基金面上项目(51879197); 国家自然科学基金重点国际合作项目(52020105006)

作者简介: 曾玉红(1976-), 博士, 教授, 主要从事环境与生态水力学机理与模型研究。E-mail: yhzeng@whu.edu.cn

通讯作者: 刘小光(1991-), 博士, 工程师, 主要从事环境与生态水力学机理与模型研究。E-mail: lxxg@whu.edu.cn

程逐渐成为近年来最为活跃的研究领域之一，很重要的原因在于其对于系统内流量调节、生态恢复、气候变化以及非本土物种入侵的研究具有重要的指导作用。同时，水媒传播与其他传播方式相比，动力来源丰富且传播路径明确，可以实现繁殖体稳定地传播到更远的区域^[3-6]。

2 水媒传播概念与特征

2.1 水媒传播概念 除极少数具备特殊结构的植物在果实成熟后通过急剧开裂产生弹力或喷射力进行主动输运外，被动输运是繁殖体进行传播的主要方式^[7]，包括以生物与非生物媒介(或载体)进行长距离或短距离散播。水媒传播是植物繁殖体(种子、果实、块茎及营养器官)以流动水为媒介进行传播的一种方式，水媒传播的植物主要是沼泽及海滨植物，植物繁殖体随水流传播或者沉降 to 河床生根发芽，还有一些陆生植物的果实经强降水冲刷进行传播也属于水媒传播。Dammer^[8]最早将与流动水体相联系的繁殖体散播模式赋予学术术语“Hydrochory”，在希腊语中，“hydro”的含义为水，“chory”特指植物以某一方式或媒介进行散播，此后的大部分研究者均沿用此定义，且其应用领域有所延伸，例如，行为能力较弱的小型动物尤其是无脊椎动物通过水流的被动散播^[9-10]。植物繁殖体的有效传播可以定义为：成熟并脱落后繁殖体经媒介或载体进行输运后，沉积到适宜的生存环境中，完成定植并成功萌发，进入新的生命周期(或保持活性的休眠状态)。如图1所示，植物繁殖体水媒传播过程包括繁殖体生产、输运及定植过程，属于典型的周期性传播事件，其输运过程包括随流传播、滞留、俘获及解俘获过程，定植过程包括繁殖体萌发、生长及繁殖并进入下一周期水媒传播过程。

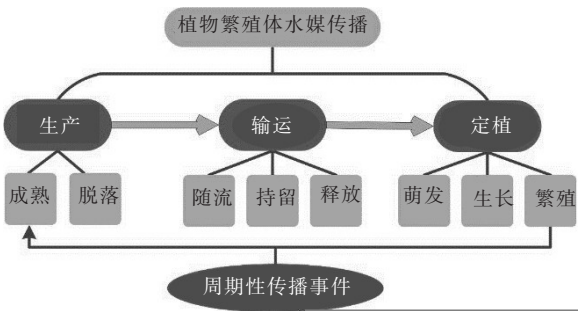


图1 植物繁殖体水媒传播概念及构成

2.2 水媒传播分型与特征 从繁殖体物理特性和迁移机制的差异出发，可以将水媒传播过程区分为三种类型^[11]：(1)浮水传播(Nautochory)，具有完全浮水能力的繁殖体在水流表面散播，包括吸附在漂浮物体上的随体散播过程；(2)沉水传播(Bythisochory)，具备不完全浮水能力的植物繁殖体在水体及河床表面随水流散播，包括完全沉水以及半漂浮繁殖体的随流散播；(3)降水传播(Ombrochory)，繁殖体受作用在母株上的降雨的驱动进行传播。其中，浮水传播是植物繁殖体进行长距离散播的主要途径，是维持以及拓展生态系统中的植物物种群落的重要方式，可以很大程度上提高河流和海岸植物物种的分布范围，实现河口海岸以及不连接流域物种之间的基因交流，提高原始生境遭受巨大扰动情况下植物物种存续的概率，同时海涂湿地以及不同流域物种之间经由水媒实现的连通，可以实质上助益适应气候变化条件下新的生态系统的形成。

水媒传播具有明显的空间性特点。一般认为大部分的滨水、水生以及潮滩植物物种主要以水媒传播途径进行繁殖扩散，许多生长在河岸带的植物会为适应水媒传播生产种子(果实)^[12]，且以表面水流为其最为普遍的传播媒介，然而许多陆生植被并没有为了进行水媒传播而产生适应性进化，许多干旱地区的植物种子缺乏长距离输运的条件，这也是导致这些区域植物群落丰富度低以及抗生态风险能力弱的因素之一。种子在风力作用下可沿地面滚动形成短距离转移，而随地表径流的迁移过程可以很大程度上决定种子的最终定植区域。因此，基于坡面流的种子扩散过程明显区别于种子在

河网或者湿地系统中的扩散,主要体现在如下方面:(1)坡面流扩散的起动过程依赖于相对较少发生的强降雨过程产生足够大的水流;(2)输运种子最后的定植区域不仅取决于种子的捕获过程,同时也取决于坡面流的中断;(3)面流扩散能跨越河流区域远距离输运植物种子。

水媒传播具有时间性特点,大部分植物的繁殖体成熟、脱落并开始传播具有显著季节特征,且大多数情况下与大流量经过时间并不同步^[13]。因此可以预见,在丰水期传播的繁殖体有更大的可能性进行远距离输运,沉积在河岸带区域并成功地萌发,其中包括重新启动输运过程的往年生繁殖体。

2.3 研究体系发展 关于水媒传播的现象学描述在生物生态学、生态统计方法上已经有着较为系统的发展,然而最为基本且关键的动力学及相关的耦合过程的研究却方兴未艾。直到本世纪初,国内外一些学者才开始对水媒传播进行系统的研究,不断丰富其内涵和研究手段,探索了河岸植被类型与河流地貌学、水文节律之间的动态联系,并扩展至有机生物体(植物繁殖体、鱼虫卵及浮游生物等)的随流输移特性方面。早在20世纪初,生态学家已经发表过关于植物种子漂流以及沉积事件的现象学观察结果,在不连续的野外观测的基础上就水媒传播过程对植物群落生物学、植被群落、滨岸以及陆地生态系统的影响进行了初步分析^[14]。Egginton和Robbins^[15]首次对杂草种子在玉米种植区灌溉渠中的水媒传播过程进行了介绍,此后,杂草种子在农田灌排水渠中的水媒传播机制开始成为治理农田杂草的重要出发点^[16-19]。自20世纪中期始,经由水媒传播的外来物种入侵过程开始被生态学家所重视,水流被认为是外来入侵物种传播的主要媒介之一^[20-21]。随着大量阻水工程的建设,河网连通性被破坏,故有的繁殖体水媒输运通道被破坏,其导致的工程及生态问题的诱发机制及缓解办法成为生态学家和水利专家们研究的热点,大量的生态调查和观测工作开始跟进^[4,22-25],多见于静态的生物生态学分析以及生境评价,较少涉及动力学过程以及系统的模型分析。此后,一些基于传统水动力学理论的应用开始尝试描述其散播过程,经验性的或者半经验性的模型被提出用以描述繁殖体在河渠系统中的散播距离,或者是描述植物繁殖体所能散播的最远距离的概率分布^[26-29]。相对于河流等水流速度较快的水域,农田排水沟、池塘或者洪泛区的水流速度明显缓慢很多,适用于快速流动水域的水媒传布理论不能简单移植到这些区域,需要重新构建一套描述浮力种子在流速缓慢水体中散播过程的数学方法,此时需要关注的不仅是输运距离,还需要了解其分布性状。

2.4 水媒传播与土壤繁殖体库 土壤繁殖体库是受干扰植被群落修复的一个重要繁殖体来源,同时也是植被群落自然恢复潜力的重要指标。经水媒传播途径实现迁移的植物繁殖体数量极大且来源丰富,部分因为受损而丧失活性,部分沉积到河床、河岸带或洪泛区等适宜的环境中萌发并进入到生长周期,同时大部分繁殖体会沉积到土壤中并保持活性,形成短期或长期繁殖体库,为实现破坏后的植被恢复提供可靠的种源。土壤种子库与地表植被群落的物种组成和结构动态的相关度是评价种子水媒传播影响植被群落动态过程的重要指标^[30-31],出于物候特征的差异,这种相关度对于一年生植物往往较为显著,而对于多年生植物却并不明显^[32]。同时,水利工程的建设导致水文情势的变化对于这种相关性的影响也能很好地佐证水媒传播对于植被群落不可忽视的动态影响,Liu等^[33]在对丹江口库区消落带土壤种子库的研究中发现,库区种子库的物种构成与上游河岸带地表植被具有高度相似性,同时与坝下游河岸带土壤种子库有显著差异。

对于滨水植被,水流是其远距离传播的主要介质。繁殖体水媒传播特性是决定土壤种子库时空分布格局的主要因素,繁殖体的传播距离直接决定土壤种子库的分布范围。种子库的水平分布格局主要取决于繁殖体、水流与水体障碍物(植被茎秆、块石、固体漂浮物以及浅滩)之间的交互过程,其垂直分布格局与水平分布格局具有紧密的联系,一些研究表明种子数量与垂直埋藏深度呈负相关变化^[34-35]。土壤种子库种类及数量的动态变化受种子源及种子萌发与消耗过程的制约,最主要的影响因素是植物自身的物候特征以及水文节律的变化,且随季节变化显著。

2.5 水动力输运过程的主要影响因素 水媒传播输运过程的主要特征值为繁殖体的传播距离以及最终沉积定植的区域,在水体中的动力学输运过程及截留机制是水媒传播过程的关键,也是建立迁移模型的基础。河流系统中常见的水生植被、大型障碍物形成的浅滩、漩涡以及回流区会对迁移路径

上的繁殖体进行截留，且繁殖体的惯性运动轨迹会因水流流态、与固体表面之间的交互作用而改变，进而影响其动力学输运过程。从水媒传播关键过程出发，可以将其影响因素区分为内因和外因两个方面。

内因主要包括繁殖体颗粒的属性特征，例如其大小、密度、形状、漂浮能力、种子寿命，以及其他从根本上限制或者促进种子等繁殖体长距离输运的内在因素；除此以外，繁殖体的种皮(果皮)特征，休眠习性(大大增加远距离扩散后的存活率)，以及其他形态学特征会决定种子与河流水动力之间的响应特点、种子在水体中的存活能力，以及繁殖体在漂流的过程中被水生植被及河流中的无机或者有机基质所俘获的几率。外因包括不同时节河流的形态、河流水力特征(水位、流量、流速等)以及河道边界条件，决定种子沿河流边缘的扩散路径及最终定植的区域。此外，水利工程的建设对水媒传播也有很大的影响。研究表明大坝将原有的植物种子流的河流输运通道破碎化，改变了水流流态，从而影响滨水栖息地生态以及植物种子定植到这些栖息地的动力学过程。水库会高效率的截留上游河段中丰富的种子资源，大大降低下游河流中的种子密度和水播植物的物种丰富度，使下游控制河流丧失维持高水平物种多样性的能力，同时会降低恢复植被系统中当地灭绝物种的恢复能力^[36]。就引入新物种进入到河岸带区域而言，水媒传播相较于其他传播方式具有绝对的优势，水流是输运繁殖体或新物种进入河岸带区域最为关键的载体(媒介)；沉积到河岸带区域的繁殖体的数量以及种类取决于过水面积，并与季节性的繁殖体源以及水文节律相关。

内部因素与外部机制的交互作用将决定植物繁殖体的扩散命运。如图2所示，在内外因素共同作用下，繁殖体可能在截留状态与输运状态之间相互转变。内外部因素直接决定植物繁殖体沉积过程，从而间接影响其定植、萌发及生长过程，水体中成株后的繁殖体在不同时空条件下会进一步地改变定植区域中的动力输运过程以及截留机制，形成正反馈效应，并促进植被群落的延续与拓展。

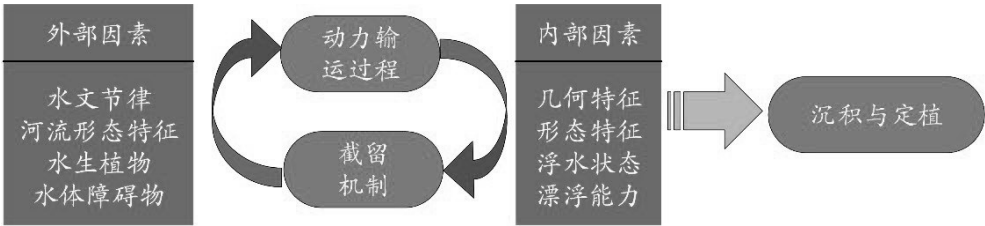


图2 水媒传播输运过程的主要影响因素

3 长距离水媒传播及其研究方法

3.1 长距离水媒传播特性 大部分植物繁衍与延续所依据的繁殖体传播过程属于短距离输运，输运距离在100 m以内，较少发生的长距离输运事件是植物种群和群落大尺度动态变化过程的决定性因素，例如外来物种入侵、气候变化引起的物种迁移以及破碎生境间物种的基因交流等^[37]，直接影响植物群落的生态学过程(环境资源利用、物种共生及大规模的种群动态变化)和演化轨迹(基因流动、基因结构及物种多样性)^[38]。研究繁殖体长距离输运的首要障碍在于获取连续的观测数据与和量化不同时空尺度的传播事件，长距离传播事件发生的内因是植物形态学、生理学及行为学特征，外因是传播媒介及方式。对于湿地植物物种而言，尤其是位于河岸植被带的植物，在内外因素的作用下，水媒传播是其基本的传播途径，同时长距离的输运过程使得植物繁殖体有更多的可能性通过包括水媒在内的多种媒介，实现主流输运与河岸带区域及渠道边缘滞留区之间的交换。繁殖体实现长距离输运的关键在于其浮水能力、俘获及解俘获与动力输运过程，浮水能力是评估特定繁殖体长距离传播潜力的主要指标，对浮水能力进行评价、分析其与水流特征的共同作用及对水媒传播过程的动态影响，可以很大程度上确定河流中不同地貌特征河段中繁殖体输入与植被群落组成之间关联。

低流速收容区(河岸植被带、漫滩区域及农田排水渠等)的水动力学特征是植物繁殖体经水媒传播过程中最为主要的影响因素，一方面决定其散播距离，另一方面直接决定其定植点的分布性状。

在实际模拟繁殖体输运过程中,大部分繁殖体会沉积在释放点附近,仅仅少部分种子可以实现远距离传播,这一结果也证实了水媒传播过程中长距离及短距离输运机制的差异,这与繁殖体的漂浮能力以及输运媒介的动力学特征密切相关,与风媒扩散研究中存在的问题是类似的。

3.2 繁殖体水媒输运跟踪方法 植物繁殖体远距离传播效果的主要分析方法包括生物地理学推断法^[39]、欧拉统计法^[40]及拉格朗日统计方法^[41]、短序列^[42]及长序列^[3]基因分析方法等。基于上述方法搭建的现象与统计学模型可以描述或者预报个体迁移和种群分布的动态变化,同时需要收集足够的长距输运的观测资料以确定模型参数,具体获得这些统计数据的技术方法包括繁殖体颜色标记法、放射性标记法、卫星遥感技术、父本分析法、多位点分子标记法以及基因标记技术等,可以在不同时间尺度上对自然群落间有效传播繁殖体的数量进行估计。同时,每种输运过程都会不同程度地受到人类活动的影响,这给模型的准确预报增加了极大的难度,而这种长距离传播预报技术的提升,需要从克服其内在不确定性(高度时空随机性)、降低在模型结构和参数估计上的不确定性两方面入手。在描述方法上,繁殖体的长距离输运属于拉格朗日过程,时空尺度较大且实现连续观测较为困难,关键传播机制尚未明晰,以基于欧拉方法的现象学模型进行描述是现行的主流方法。随着新的追踪技术(谐波雷达跟踪、卫星DNA标记及同位素标记等)的成熟应用,对繁殖体输运过程进行全轨迹的追踪成为可能,在明确传播过程中的动力学机制以及生物生态学过程的前提下,有望建立机理层面上远距离水媒传播的动态预报模型。

3.3 输运过程数学描述 随着水动力模拟技术的逐渐成熟,一些基于传统水动力学理论的对流扩散模型开始尝试描述植物种子散播过程,经验性或者半经验性的模型被提出用以描述繁殖体在河渠系统中的散播距离,或者是描述植物繁殖体所能散播的最远距离的分布。目前主要运用推移质或溶质粒子运动规律对植物种子的输运过程进行数学描述^[27, 43-45],主要是Eulerian-Eulerian两相流模型,即将水流及异质粒子流均视为连续介质,且不考虑单个粒子的离散特性,在运算效率上有优势但效果较差;相较而言,从异质体粒子尺度角度出发,构建Eulerian-Lagrangian两相流模型,其输运过程直接与单个颗粒的行为直接相关,后者可以通过机制研究与高阶统计方法准确表示,具有更好的强健性与可转移性。其中,随机游走模式作为环境数值模拟领域应用效果最佳的方法之一,其在大气、地下水以及地表水污染物颗粒迁移特征模拟中有着广泛的应用^[43-46],随机游走模型与对流扩散方程本质上是等价的,可以从统计学意义上相对准确的描述繁殖体颗粒在复杂水流条件下的输运过程,在植物繁殖体颗粒的输运模型方面,随机游走模型已经在花粉及孢子颗粒的输运模拟上有了成功的尝试^[47-48]。

随着传统水动力模型在植物繁殖体传播领域应用层面的开展,其模拟精度差、适应性弱及可移植性差等研究瓶颈开始逐渐暴露,从繁殖体个体特征出发研究其传播过程中的关键机制开始被关注。Koch等^[49]在水槽中对不同水流和波浪条件下种子及幼苗的沉降速度和起运进行了测定,研究了水流、波浪以及泥沙粒径对淹没生长的被子植物川蔓藻种子及幼苗传播的影响,认为无植被情况下,种子更易被水流携带并向下游输运。Chambert和James^[50]观察了挺水植被对其俘获作用,认为河道中植被对种子传播具有一定影响。Vella和Mahadevan^[51]在观测的基础上认为处于漂浮状态种子与植被茎秆之间的毛细力作用可以被认为是其发生相互碰撞的主要机制,植被茎秆与颗粒之间的毛细作用以及在茎秆后尾流区域中的响应机制是决定颗粒俘获状态的主要因素。Defina和Peruzzo^[26]提出了一个随机模型以描述漂浮颗粒在明渠水流中的输运以及扩散过程,同时考虑变化密度情况下柔性挺水植被与漂浮颗粒之间的俘获机制,在进一步的研究中,采用一个加权组合的双指数模型去描述浮力颗粒为植被茎秆所俘获的时间分布。Peruzzo等^[52]初步探讨了毛细作用对漂浮颗粒在含刚性植被低流速明渠水流中散播的作用机理,其主要贡献是将纯粹的随机数学模型赋予一些简化的物理意义。然而漂浮颗粒与植被茎秆之间的交互作用机制并没有在模型中进行有深度的讨论,于是,Peruzzo等^[53]发展了一个预报漂浮颗粒为挺水刚性植被所俘获的概率的半经验模型,模型中高斯函数被用于拟合实验数据,进而建立了一个包含两者之间毛细作用影响的数学模型,但是该模型中没有涉及作用机制解析。目前机制层面的研究以完全漂浮状态的规则颗粒为主,尚不涉及颗粒动力学特征

以及悬浮状态,在研究思路及方法上具有重要借鉴意义,但在动力学层面及研究代表性上仍存在明显的薄弱环节。

4 水媒传播过程的主要干扰因素

4.1 人类活动为水媒传播过程的影响 人类活动主要通过自然过程以及水文情势改变,以多种形式在景观格局上对水媒传播过程产生直接或间接的影响,水库的建设破坏了河流的纵向连通性,导致河流生境破碎化,物种之间的纵向交流频次降低甚至断绝,库周及下游河岸带丧失周期性洪水冲刷作用,河流纵向与横向的动态平衡被打破,种子传播过程被破坏,消落带植被难以建成,其正常的生态功能难以发挥^[54-55]。虽然水库泄洪时,库区种子可能会随水流下泄至下游河流,但种子会被风浪等驱离到远离水库溢洪道的区域,沉积到水库底部或者因为水库内缓慢的流速而沿途沉积,大部分的种子并没有机会通过溢洪道进入到下游河流。此外,常规上被认为是植物繁殖最佳时间段的洪峰流量区间,也会因为闸坝的存在而大大缩窄,人为制造的少量洪峰并不能起到很好的调度效果^[56-57]。另外,受闸坝等水利设施调控的水流形态会影响河流生境的基本特征及淹没的时序性,进而影响种子的沉降、定植及存活。

出于防洪、航运、木材输运或者水力发电开发等工程目的,许多天然河流被渠道化,漫滩区域、河道中的大型石块以及其他天然障碍物被移除,收窄、拓深后的河道促使原本可能为河岸带区域所俘获的种子大量地向下游输运,导致河流漫滩上的植物种类及数量大大降低,直接造成河流系统中主河道与漫滩以及河谷区域的横向连通被破坏^[58-59];同时滨水植物种子也失去了在水-陆之间进行交换的机会,这会导致经水媒传播繁殖体定植于河岸带并获得适宜栖息地的概率大大降低,大量的繁殖体会最终沉积到河床上并失去萌发的机会,导致物种丰富度降低。鉴于此,构建稳定的河岸植被带,以及合理配置水体障碍物是恢复水媒传播过程、维持及拓展河流生态系统的必要条件之一。

4.2 洪水事件对水媒传播的影响 洪水事件往往是影响植物繁殖体分布格局的主要因素,其发生频率、持续时间以及强度均是重要的制约因素。不同水文特征的洪水事件会改变种子土壤的理化条件,从而影响土壤种子库中种子的萌发^[60]。在高纬地区和高山地区,大多数的繁殖体通过季节性的融雪型洪水进行传播,同时这也是重新分配水域泥沙和有机质、移除原有的植被并开拓新的种子定植区域的最大扰动因素^[25]。同时相较于未受干扰的区域,受季节性洪水干扰的区域拥有更多的具备活性的土壤繁殖体库,更加能影响地表植物的分布格局。

洪水事件作为特殊的水动力条件,可以将沉积在河道或河滩中不具备浮力的多年生繁殖体转移到河岸带区域,从而获得更加适宜的定植、萌发及生长环境,完成非浮力繁殖体经由水媒长距离传播的有效定植过程,如图3所示,这对于外源性繁殖体的传播尤为重要。由于存在可移动大量碎石块,山区河流流域面积被分割为网状的小块,并形成许多干燥且缺乏营养物质的漫滩区域,周期性的洪水事件会给这些区域带来植物种子和部分养料,为耐旱性植物物种创造栖息条件,这也是山地区域植被群落周期性演替的必要条件^[4]。台风或者强对流引起的极端暴雨导致的洪水会迅速抬高水位并形成高速运动的水流,短时间将内陆生植物繁殖体输运到数公里以外的区域,这种极端水文条件下,植物繁殖体在河流漫滩区域的分布与洪水事件的发生频次密切相关^[25],此时更强的漂浮能力反而会成为限制繁殖体沉积到适宜的定植区域的主要因素。对于具备浮力的水生植物的繁殖体,周期性发生的洪水事件对于其水媒传播过程具有决定性的促进作用,尤其对于长距离输运以实现流域内分割的区块间的纵向连通与基因交流具有重要意义。洪水事件发生期间,高速流动的水流可以将沉积在河床上(或土壤繁殖体库)中具有活性的繁殖体转移到河岸带区域,以创造良好的定植、萌发及生长条件。

4.3 风媒与水媒传播联系 近年来的一些观测数据表明^[60-61],除传统的风媒植物外,风媒传播对于一些湿地植物物种同样具有十分重要的意义,而将植物繁殖体风媒与水媒传播整合分析的研究还处于初步探索中,除了少数基于特定植物散播过程现象学分析,进一步地分析及机理模型尚处于空白。

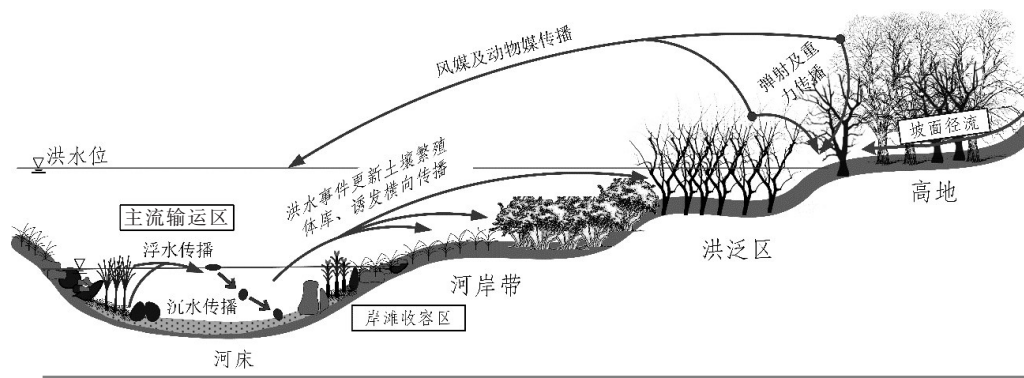


图3 洪水事件对水媒传播过程的影响

综合早前学者在植物繁殖体风媒以及水媒传播过程的观测，风力作用对于具有浮力的繁殖体的散播的影响可以分为三个阶段：(1)风力作用促进种子成熟后从母体脱落的过程^[62]，例如，生长在日本的白蜡果实只有在强风条件时才能从母体上脱落进入到散播阶段^[63]；(2)风媒运动作用将种子从母体降落到地面或者水面的过程，该过程为风力作用下第一次位移且直接决定种子下一阶段的输运命运，之前的一些研究数据表明^[62]，风力作用下的第一次位移过程很少能使种子的扩散距离超过100 m；(3)风力作用下降落到地面或者水面的种子进行的二次位移，包括在陆地上的滑行及弹跳过程^[64]，以及在风力和水流共同作用下的长距离输运过程。

湿地生态系统中，植物繁殖体的散播以及下一步的定植事件对于决定植物群落分布模式以及基因多样性具有重要的意义^[65]，最为常见的风媒、水媒及动物媒被认为是高效率传播媒介，且这些传播媒介之间是相互依存的^[66]。许多水生植物种子(繁殖体)是具备漂浮能力的，长时间的漂浮状态可以大大加强其进行远距离输运的机会^[2,23,28]。漂浮在水面的植物种子的输运过程会受风应力的影响，一方面可以通过在水体表面产生切应力从而以表面风生流的形式影响漂浮种子的运动^[65,67]；另一方面可以通过直接作用在漂浮在低流速水体中种子突出水面部分产生额外拖曳力，此外风生水面波也能直接影响漂浮种子的散播以及沉降过程^[65,67-68]。

5 总结

植物学及生态学研究学者在野外调查、观测与现象学描述的基础上，对水媒传播在湿地植被群落的形成和发展中起到的重要作用已经有了一些较为明确的结论，笔者在总结既有成果的基础上认为，水媒传播过程是植物繁殖体水动力输运过程、生物生态学及繁殖体动力学特征之间相衔接的纽带，三者之间交互作用关系如图4，体现了水媒传播对湿地生态系统的维持与拓展以及增强其韧性具有重要的支撑作用。

对于繁殖体动力学特征与水动力输运过程的相互影响关系，作者以具备浮力的繁殖体为传播体，针对不同环境下繁殖体输运特征进行动力学分析，明确了主要传播体动力学特征对主要迁移机制(俘获及解俘获、动力响应)的影响，其中比重决定其传播分型，表面积比能在很大程度上决定不同传播分型中主要作用因子(表面张力及风驱作用)的影响程度，并形成变化趋势图谱，如图5所示，其中决定俘获效率的水体障碍物主要为石块、礁石、植物茎秆及根系、堤岸边缘及漂浮物等，决定表面张力作用的主要为繁殖体及障碍物表面特征、几何特征、水流水质及含沙量，同时

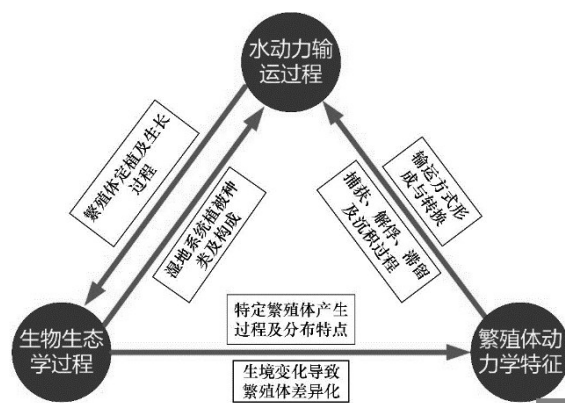


图4 水媒传播在水动力输运过程、生物生态学过程以及繁殖体动力特征之间

三种输运状态之间的转换主要取决于流速、繁殖体几何特征、吸胀作用以及水体障碍物。水媒被认为是外来入侵物种传播的主要媒介之一，会加剧物种入侵导致的生态灾难，在掌握入侵物种水媒传播机制的前提下，制定针对性的生物学或生态学阻断措施，可以有效地降低其所带来的生态灾害，相关研究涉及生物生态学、地貌学和水动力学等学科的交叉应用。

本文明确了水媒传播过程包括三个阶段，每个阶段都包括复杂的时空尺度，实现从单一、静态的平衡模型向集成、动态的耦合模型发展的前提是解决多尺度时空耦合问题。然而，这首先需要明晰水文节律与植被物候特征，水流(风)、繁殖体与水体障碍物，水流、泥沙、营养物质与栖息地条件，环境胁迫与植物竞争这些重要交互作用机制。其中，水流既是主要输运媒介及动力源，也是主要的干扰因素载体，从水动力及水环境出发必然是解决问题的关键。同时湿地植被生态系统具有高度复杂性和非线性特点，即使是多元交互影响的本质物理规律也难以被全面理解或者通过微分方程进行描述。对于更为复杂的生态动力学机理，许多方面的定性认识尚需完善，通过大量连续或非连续的观测数据，以软计算方法为手段来获取足够可信度的生态动力学规律，将会是行之有效的解决办法^[69-70]。

水媒传播对于提高植物群落的生态恢复能力、在生态系统遭遇巨大破坏事件之后提升生态恢复效率，以及防治局部的植物灭绝具有重大的意义。同时，在较长时间序列里，一些偶然的扩散事件可以强化当地的物种丰富度以及远距离植物群落之间的基因交流。水媒传播相关问题的研究正逐步从简单的现象学描述向机理模型转变，相应的应用也从单一、静态的平衡模型向集成、动态的耦合模型进步，笔者通过广泛总结领域内先进研究成果，认为其在湿地生态修复技术、农田杂草生态化治理、入侵物种精细化防治、植被群落演替规律研究以及生态流量调节等方面有着十分乐观的应用前景。

参 考 文 献：

[1] 崔保山,蔡燕子,谢湑,等. 湿地水文连通的生态效应研究进展及发展趋势[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2016, 52(6): 738-746.

[2] NILSSON C, BROWN R L, JANSSON R, et al. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation[J]. Biological Reviews, 2010, 85(4): 837-858.

[3] CAIN M L, NATHAN R, LEVIN S A. Long-distance dispersal[J]. Ecology, 2003, 84(8): 1943-1944.

[4] BOEDELTE G E R, BAKKER J P, TEN BRINKE A L, et al. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported[J]. Journal of Ecology, 2004, 92(5): 786-796.

[5] SANNIKOV S N, SANNIKOVA N S. The hypothesis of hydrochorous dissemination of populations of conifers[J]. Russian Journal of Ecology, 2007, 38(2): 75-79.

[6] GREET J O E, ANGUS WEBB J, COUSENS R D. The importance of seasonal flow timing for riparian vegetation dynamics: a systematic review using causal criteria analysis[J]. Freshwater Biology, 2011, 56(7): 1231-1247.

[7] NATHAN R, KATUL G G, BOHRER G, et al. Mechanistic models of seed dispersal by wind[J]. Theoretical Ecology, 2011, 4(2): 113-132.

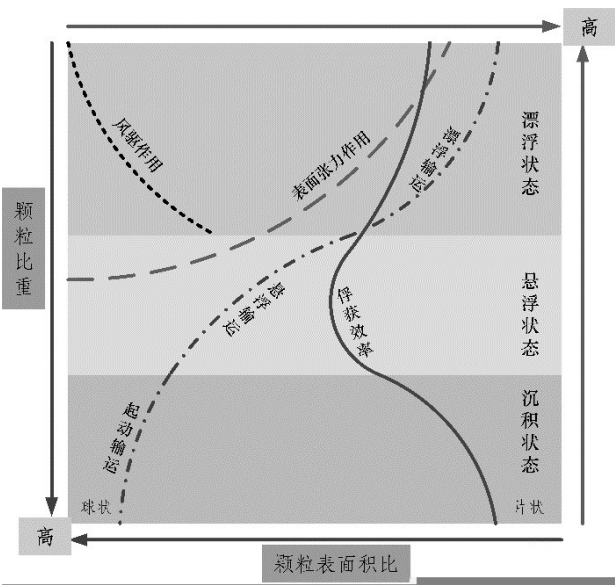


图5 浮力繁殖体主要颗粒特征与决定其迁移过程的主要作用机制之间变化关系概图

- [8] DAMMER P . Polygonaceenstudien . 1 . Die Verbreitungsausrüstung[J] . Englers Botanische Jahrbuch, 1892, 15: 260–285 .
- [9] ADIS J, HARADA A Y, FONSECA C R V, et al . Arthropods obtained from the Amazonian tree species" Cupiuba"(Goupia glabra) by repeated canopy fogging with natural pyrethrum[J] . Acta Amazonica, 1998, 28(3) : 273–273 .
- [10] TERHIVUO J, SAURA A . Dispersal and clonal diversity of North–European parthenogenetic earthworms[M]//Biological Invasions Belowground: Earthworms as Invasive Species . Springer, Dordrecht, 2006 .
- [11] PAROLIN P . Ombrohydrochory: Rain–operated seed dispersal in plants—with special regard to jet–action dispersal in Aizoaceae[J] . Flora–Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2006, 201(7) : 511–518 .
- [12] SOONS M B, DE GROOT G A, CUESTA RAMIREZ M T, et al . Directed dispersal by an abiotic vector: wetland plants disperse their seeds selectively to suitable sites along the hydrological gradient via water[J] . Functional Ecology, 2017, 31(2) : 499–508 .
- [13] GRIME J P, HODGSON J G, HUNT R . Comparative plant ecology: a functional approach to common British species[M] . Springer, 2014 .
- [14] GUPPY R J L . The separate existence of geology as a science[J] . Geological Magazine, 1906, 3(1) : 47–47 .
- [15] EGGINTON G E, ROBBINS W W . Irrigation water as a factor in the dissemination of weed seeds[M] . Agricultural Experiment Station of the Agricultural College of Colorado, 1920 .
- [16] DAVIES K W, SHELEY R L . A conceptual framework for preventing the spatial dispersal of invasive plants[J] . Weed Science, 2007, 55(2) : 178–184 .
- [17] 左然玲, 强胜 . 稻田水面漂浮的杂草种子种类及动态[J] . 生物多样性, 2008, 16(1) : 8–14 .
- [18] LI R H, QIANG S . Composition of floating weed seeds in lowland rice fields in China and the effects of irrigation frequency and previous crops[J] . Weed Research, 2009, 49(4) : 417–427 .
- [19] 张峥 . 稻麦连作田杂草种子库动态, 水流传播机制及其可持续管理模式的研究[D] . 南京: 南京农业大学, 2013 .
- [20] THÉBAUD C, DEBUSSCHE M . Rapid invasion of *Fraxinus ornus* L . along the Herault River system in southern France: the importance of seed dispersal by water[J] . Journal of Biogeography, 1991, 18(1) : 7–12 .
- [21] LONSDALE W M . Rates of spread of an invading Species–*Mimosa Pigra* in Northern Australia[J] . Journal of Ecology, 1993, 81(3) : 513–521 .
- [22] 萧藏, 刘文治, 刘贵华 . 丹江口库区滩涂与入库支流植被与土壤种子库: 水传播潜力探讨[J] . 植物生态学报, 2011, 35(3) : 247 .
- [23] JOHANSSON M E, NILSSON C, NILSSON E . Do rivers function as corridors for plant dispersal?[J] . Journal of Vegetation Science, 1996, 7(4) : 593–598 .
- [24] YOSHIKAWA M, HOSHINO Y, IWATA N . Role of seed settleability and settling velocity in water for plant colonization of river gravel bars[J] . Journal of Vegetation Science, 2013, 24(4) : 712–723 .
- [25] ARAI K, TSURUMI Y, KAMEYAMA K, et al . Relationship Between Plasma Adiponectin Levels and Composition of Sub–Clinical Plaque in Proximal Left Anterior Descending Coronary Artery: Intravascular Ultrasound Radio Frequency Data Analysis[Z] . 2006: II–113 .
- [26] DEFINA A, PERUZZO P . Floating particle trapping and diffusion in vegetated open channel flow[J] . Water Resources Research, 2010, 46(11) : 1–10 .
- [27] GROVES J H, WILLIAMS D G, CALEY P, et al . Modelling of floating seed dispersal in a fluvial environment [J] . River Research and Applications, 2009, 25(5) : 582–592 .
- [28] RIIS T, SAND–JENSEN K A J . Dispersal of plant fragments in small streams[J] . Freshwater Biology, 2006, 51(2) : 274–286 .
- [29] LIU X, ZENG Y, KATUL G, et al . Longitudinal dispersal properties of floating seeds within open–channel flows covered by emergent vegetation[J] . Advances in Water Resources, 2020, 144: 103705 .
- [30] SCHNEIDER R L, SHARITZ R R . Hydrochory and regeneration in a bald cypress–water tupelo swamp forest [J] . Ecology, 1988, 69(4) : 1055–1063 .
- [31] LECK M A, SIMPSON R L . Ten–year seed bank and vegetation dynamics of a tidal freshwater marsh[J] . Ameri-

- can Journal of Botany, 1995, 82(12): 1547–1557.
- [32] PARKER V T, LECK M A . Relationships of seed banks to plant distribution patterns in a freshwater tidal wetland [J] . American Journal of Botany, 1985, 72(2): 161–174 .
 - [33] LIU W, ZHANG Q, LIU G . Seed banks of a river–reservoir wetland system and their implications for vegetation development[J] . Aquatic Botany, 2009, 90(1): 7–12 .
 - [34] 李有志, 许孝和, 张灿明, 等 . 东洞庭湖湿地持久土壤种子库分布特征[J] . 湖南林业科技, 2010, 37(5): 5–7 .
 - [35] 张建利, 毕玉芬 . 金沙江干热河谷山地草地封育过程中土壤种子库时空特征[J] . 生态环境学报, 2009, 18(4): 1427–1432 .
 - [36] MERRITT D M, WOHL E E . Processes governing hydrochory along rivers: hydraulics, hydrology, and dispersal phenology[J] . Ecological Applications, 2002, 12(4): 1071–1087 .
 - [37] TRAKHTENBROT A, NATHAN R, PERRY G, et al . The importance of long–distance dispersal in biodiversity conservation[J] . Diversity and Distributions, 2005, 11(2): 173–181 .
 - [38] HEDENSTRÖM A, ALERSTAM T, ÅKESSON S . Ecology of long–distance movements: migration and orientation performance[J] . Oikos, 2003, 103(2): 243–245 .
 - [39] NATHAN R . Encyclopedia of biodiversity[Z] . Dispersal Biogeography, 2001 . Doi: 10.1013/bo–12–226865–2/00073–0.
 - [40] SOUTHWOOD T R E, HENDERSON P A . Ecological Methods[M] . Blackwell Science . 2000 .
 - [41] WEBSTER M S, MARRA P P, HAIG S M, et al . Links between worlds: unraveling migratory connectivity[J] . Trends in Ecology & Evolution, 2002, 17(2): 76–83 .
 - [42] CAIN M L, MILLIGAN B G, STRAND A E . Long–distance seed dispersal in plant populations[J] . American Journal of Botany, 2000, 87(9): 1217–1227 .
 - [43] MARKWITH S H, LEIGH D S . Subaqueous hydrochory: open–channel hydraulic modelling of non–buoyant seed movement[J] . Freshwater Biology, 2008, 53(11): 2274–2286 .
 - [44] SHI W, SHAO D, GUALTIERI C, et al . Modelling long–distance floating seed dispersal in salt marsh tidal channels[J] . Ecohydrology, 2020, 13(1): e2157 .
 - [45] CUNNINGS A, JOHNSON E, MARTIN Y . Fluvial seed dispersal of riparian trees: transport and depositional processes[J] . Earth Surface Processes and Landforms, 2016, 41(5): 615–625 .
 - [46] GARCIA T, JACKSON P R, MURPHY E A, et al . Development of a fluvial egg drift simulator to evaluate the transport and dispersion of Asian carp eggs in rivers[J] . Ecological Modelling, 2013, 263: 211–222 .
 - [47] WALKLATE P J . A random–walk model for dispersion of heavy particles in turbulent air flow[J] . Boundary–Layer Meteorology, 1987, 39(1/2): 175–190 .
 - [48] VALLAEYS V, TYSON R C, LANE W D, et al . A Lévy–flight diffusion model to predict transgenic pollen dispersal[J] . Journal of the Royal Society Interface, 2017, 14(126): 20160889 .
 - [49] KOCH E W, AILSTOCK M S, BOOTH D M, et al . The role of currents and waves in the dispersal of submersed angiosperm seeds and seedlings[J] . Restoration Ecology, 2010, 18(4): 584–595 .
 - [50] CHAMBERT S, JAMES C S . Sorting of seeds by hydrochory[J] . River Research and Applications, 2009, 25(1): 48–61 .
 - [51] VELLA D, MAHADEVAN L . The “cheerios effect”[J] . American Journal of Physics, 2005, 73(9): 817–825 .
 - [52] PERUZZO P, DEFINA A, NEPF H . Capillary trapping of buoyant particles within regions of emergent vegetation [J] . Water Resources Research, 2012 . Doi: 10.1029/2012WR011944.
 - [53] PERUZZO P, VIERO D P, DEFINA A . A semi–empirical model to predict the probability of capture of buoyant particles by a cylindrical collector through capillarity[J] . Advances in Water Resources, 2016, 97: 168–174 .
 - [54] 张建春 . 河岸带功能及其管理[J] . 水土保持学报, 2001 (6): 143–146 .
 - [55] 黄凯, 郭怀成, 刘永, 等 . 河岸带生态系统退化机制及其恢复研究进展[J] . 应用生态学报, 2007, 18(6): 1373–1382 .
 - [56] STANFORD J A, WARD J V, LISS W J, et al . A general protocol for restoration of regulated rivers[J] . Regulated Rivers: Research & Management, 1996, 12(4/5): 391–413 .

- [57] POFF N L, OLDEN J D, MERRITT D M, et al . Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications[J] . Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007 . 104: 5732–5737 .
- [58] TOCKNER K, STANFORD J A . Riverine flood plains: present state and future trends[J] . Environmental Conservation, 2002, 29(3): 308–330 .
- [59] MCCARTNEY M P, DE LA HERA A . Hydrological assessment for wetland conservation at Wicken Fen[J] . Wetlands Ecology and Management, 2004, 12(3): 189–204 .
- [60] BALDWIN A H, EGNOTOVICH M S, CLARKE E . Hydrologic change and vegetation of tidal freshwater marshes: field, greenhouse, and seed-bank experiments[J] . Wetlands, 2001, 21(4): 519–531 .
- [61] SARNEEL J M, BELTMAN B, BUIJZE A, et al . The role of wind in the dispersal of floating seeds in slow-flowing or stagnant water bodies[J] . Journal of Vegetation Science, 2014, 25(1): 262–274 .
- [62] KOWARIK I, VON DER LIPPE M . Secondary wind dispersal enhances long-distance dispersal of an invasive species in urban road corridors[J] . NeoBiota, 2011, 9: 49 .
- [63] MINAMI S, AZUMA A . Various flying modes of wind-dispersal seeds[J] . Journal of Theoretical Biology, 2003, 225(1): 1–14 .
- [64] LEHMITZ R, RUSSELL D, HOHBERG K, et al . Wind dispersal of oribatid mites as a mode of migration[J] . Pedobiologia, 2011, 54(3): 201–207 .
- [65] SOOMERS H, WINKEL D N, DU Y, et al . The dispersal and deposition of hydrochorous plant seeds in drainage ditches[J] . Freshwater Biology, 2010, 55(10): 2032–2046 .
- [66] OZINGA W A, BEKKER R M, SCHAMINEE J H J, et al . Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions[J] . Journal of Ecology, 2004, 92(5): 767–777 .
- [67] STOCKER R, IMBERGER J . Energy partitioning and horizontal dispersion in a stratified rotating lake[J] . Journal of Physical Oceanography, 2003, 33(3): 512–529 .
- [68] GOODSON J M, GURNELL A M, ANGOLD P G, et al . Evidence for hydrochory and the deposition of viable seeds within winter flow-deposited sediments: the River Dove, Derbyshire, UK[J] . River Research and Applications, 2003, 19(4): 317–334 .
- [69] 陈求稳, 王菲 . 软计算在生态模型中的应用[J] . 生态学报, 2006, 26(8): 2594–2601 .
- [70] TORGO L . Data Mining with R: Learning with Case Studies, Second Edition[M] . Chapman & Hall/CRC, 2017 .

Advances in water-borne transmission of plant propagules

ZENG Yuhong¹, LIU Xiaoguang^{1, 2}, HUAI Wenxin¹, WANG Jiasheng²

(1. State Key Laboratory of Water Resources and Hydropower Engineering Science, Wuhan University, Wuhan 430072, China;

2. Changjiang River Scientific Research Institute, Wuhan 430015, China)

Abstract: The dispersal of plants, animals and other organisms in aquatic ecosystems has become one of the most active research fields in recent years, as the essential dispersal mode of riparian vegetation, hydrochory can make long-distance migration of millions of propagules, and create suitable conditions for subsequent establishment and growth. In this paper the propagule is selected as typical living organism, the main medium and pathway of its dispersal have been summarized and analyzed. Further, the periodic hydrochory of propagules are summarized and its role in dynamics of plant community, interference factors of which are summarized and analyzed, and dynamics characteristics of the propagule in hydrochory have also been depicted. The means and characteristic methods of long-distance transport, the existing condition and problems of which are analyzed in the study. The essential mechanisms of hydrochory are dissected in the view of hydrodynamics, and their roles in building integrated coupling models are clarified.

Keywords: plant propagator; hydrochory; hydrodynamic transport; ecological restoration

(责任编辑: 李福田)