

DOI: 10.5846/stxb201801300245

朱金格, 胡维平, 刘鑫, 邓建才. 湖泊水动力对水生植物分布的直接影响研究与展望. 生态学报, 2019, 39(2): - .

Zhu J G, Hu W P, Liu X, Deng J C. A review of the studies on the response of aquatic vegetation to hydrodynamic stress in lakes. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(2): - .

湖泊水动力对水生植物分布的直接影响研究与展望

朱金格¹, 胡维平^{1,*}, 刘鑫^{1,2}, 邓建才¹

¹ 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008

² 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 水动力作为湖泊水生植物恢复的关键限制性因子, 其对水生植物的影响机制是当前迫切需要关注的科学问题。从水动力作用下水生植物的分布、水生植物受力以及水生植物自身机械抗性 3 个方面系统梳理了当前的研究方法。结果表明, 水生植物在河流湖泊中的丰度、空间分布与水动力密切相关, 各物种对水流胁迫表现出不同的响应; 植物在水动力作用下的受力观测和研究主要依赖模拟试验, 通过计算定量表征不同物理外型物种在水动力作用下的受力, 明确了生物量和植物系数等影响受力的关键参数, 为不同塑形物种受力的对比分析提供了研究方法; 植物机械抗性主要基于测力装置观测, 通过断裂应力、弯曲力等生物力学参数表征。在当前研究背景下, 水生植物尤其是沉水植物在湖泊中的实际受力情况依然是研究难点, 需要借助新的观测手段和研究方法来阐明植物在复杂的湖泊水动力环境下的实际受力特征。此外, 还需要进一步开展水生植物在湖泊中的实际受力与植物自身机械抗性的耦合研究, 这是开展水生植物响应湖泊水动力机理研究的关键。

关键词: 水生植物; 物理抗性; 生物力学; 水动力胁迫; 浅水湖泊; 生态恢复

A review of the studies on the response of aquatic vegetation to hydrodynamic stress in lakes

ZHU Jing¹, HU Weiping^{1,*}, LIU Xin^{1,2}, DENG Jiancai¹

¹ State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Hydrodynamics is considered to play a crucial role in the propagation of aquatic plants; however, the mechanism underlying hydrodynamic effects on aquatic plants is poorly understood. This article reviews the current research methods and conclusions from the following three perspectives: 1) distribution of aquatic plants under the influence of hydrodynamic forces; 2) hydraulic forces; and 3) biomechanical properties of aquatic plants. The results showed that the abundance and spatial distribution of aquatic plants in rivers and lakes are closely related to hydrodynamics. Furthermore, different species of plants respond to water flow stress differently. The findings on the hydraulic force of aquatic plants mainly relied on laboratory tests, and related physical parameters could be calculated quantitatively. Biomass and plant coefficients were demonstrated to be the critical parameters affected by hydraulic forces. These provide research approaches for comparative analyses of hydraulic forces on different plant species. Biomechanical properties of aquatic plants were characterized using break and bending forces measured by force-measuring devices. It is possible that the determined hydraulic forces of aquatic plants based on laboratory tests are different from the actual values, especially for submerged macrophytes. Therefore, more

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (51609235); 江苏省自然科学基金资助项目 (BK20151063); 国家水体污染治理重大专项 (2017ZX07205002)

收稿日期: 2018-01-30; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wphu@niglas.ac.cn,

accurate investigation methods and statistical analyses are needed to quantify the actual plant hydraulic stress in complex hydrodynamic conditions in lakes. In addition, further studies could also focus on the threshold value of hydraulic and biomechanical forces, which is key to studying the mechanism of the response of aquatic plants to hydrodynamic stress.

Key Words: aquatic vegetation; mechanical resistance; biomechanics; hydrodynamic stress; shallow lakes; ecological restoration

水生植物是湖泊生态系统的重要组成部分,在维持生态系统平衡、改善水环境方面具有重要作用。目前全世界有超过三分之一的湖泊面临富营养化威胁^[1],水生植物发生了不同程度的退化。水生植物群落保护和重建不仅是保持“清水型”湖泊的关键,也是湖泊富营养化控制及水质改善的重要手段^[2]。大型富营养化湖泊的水生植物恢复试验或工程实践表明水动力是植物恢复限制性因素之一,人工恢复植物在一次或数次大风浪作用后,常出现一些物种生物量减少甚至消失的现象^[3]。非人工修复的湖泊自然生态系统也常发生水生植物受水动力损害现象:在美国佛罗里达州阿波普卡湖(Apopka)覆盖整个湖面浮叶植物和沉水植物植物,在1947年一场飓风后几乎全部消失^[4-5];该州奥基乔比湖(Okeechobee)的沉水植物黑藻、*Potamogeton illinoensis* 和美洲苦草在1999年一场飓风过后(湖面最大风速接近90km/h)消失^[6];常年分布在南非维多利亚湖(Victoria)的风眼莲在1997年厄尔尼诺引起的强风浪袭击后面积锐减^[7]。由此可见,强湖泊水动力过程对人工修复水生植物和湖泊水体中自然植被都会造成损害。然而,相关调查研究发现有一部分水生植物可抵御强风浪袭击,如在太湖风浪作用强烈的湖区常年分布有马来眼子菜^[8],但是在风浪较小和静水水域中可与马来眼子菜共生的植被物种在强风浪区未见分布。可见水动力对水生植物的影响不仅与水动力强弱有关,还与植物种类及其机械抗性密切相关。相关研究发现在水流速度和风速相同的条件下,水生植物在水体中的受力是陆生植物的25倍以上^[9]。当湖水对水生植物产生的作用力超过其机械抗性时,会对茎叶造成损伤,甚至连根拔起^[10],进而对湖泊水生植物群落的发育、结构与空间分布造成影响。因此,在我国湖泊水生植被保护与修复受到高度重视,并成为改善湖泊水质核心任务和手段的形势下,研究水生植物对水动力胁迫的响应机制,对于认识湖泊水生植物空间分布动态演变规律及生态修复管理实践具有重要的理论意义和应用价值。本文从水动力作用下水生植物的分布、水生植物受力以及水生植物自身机械抗性与锚定能力3个方面系统梳理了当前的研究方法,分析了当前需要进一步解决的科学问题和研究切入点。

1 水动力作用下水生植物的分布

人们最早关注到水动力对水生植物影响的水体为河流。在Butcher(1933)^[11]发现流速会引起沉水植物生物量和物种组成的变化后,人们开展了大量水流冲刷植物实验和现场植物、水流观测。对新西兰河流研究结果发现水动力是决定河流植物分布的主要因素^[12],物种丰度和多样性与水动力强度显著负相关^[13]。欧洲河流研究结果同样显示物种丰度及空间分布在不同水文条件下存在显著的差异^[14-15],植被在大型河流中呈现出明显的边缘分布特征,其空间分布与水深和流速呈负相关^[16],表明水动力环境对水生植物分布具有较大影响。河流水动力不仅影响植被分布,一定程度上也决定了群落结构的空间布局。欧洲中部的69条河流对比研究显示,流速和水深是影响水生植物群落结构的首要因素,不同流速河流的优势种明显不同^[17]。研究发现河流洪水会在一定程度上造成根系以上生物量的损失,进而对水生植物的分布产生影响^[18]。对于具体物种而言,在扰动较强的河流中一般只分布伊乐藻、*Potamogeton ochreatus* 和 *Ranunculus trichophyllus* 等拖曳系数低的植物^[13]。加拿大卑斯省的一条大型河流中,流速0.4—0.6 m/s的水域只分布有拖曳力较小的 *Ranunculus aquatilis* ^[19],当流速超过1 m/s时,已经没有植被能够存活^[20]。在英国河流中,同样发现拖曳力较小的流线型 *Ranunculus Peltatus* 一般分布在流速较大(0.2—0.7 m/s)的河流中^[21]。当前研究结果表明,只有拖曳系数较小的流线型植物能够在水动力较强的河流中存活,植物的空间分布和群落结构在水动力胁迫下发生了一定

的变化,可见河流水动力是影响其植被分布的重要限制性因素。

在湖泊领域,英国和荷兰 20 个湖泊中的水生植物群落结构调查结果显示,湖流等物理因素是造成植物分布差异的主要因素^[22];匈牙利巴拉顿湖(Balaton)中的水生植物在盛行风向风区长较大的湖区分布受到限制,与风浪扰动弱的湖区植物存在显著差异^[23];密苏里州圣路易斯河口地区湖湾和集水域植物与风浪关系统计结果显示,水生植物出现频率和覆盖度与风浪扰动强度显著负相关^[24]。洱海 3 种不同风浪强度水域中的苦草生长率、叶片强度及韧性均存在显著的差异^[25]。由此可见,湖泊风浪和湖流不但限制了水生植物的分布区域,也通过不同植被物种对水动力胁迫响应的差异影响着植被群落的空间分布,但其作用机制需要进一步研究。

2 水生植物在水动力作用下的受力

湖泊河流中水生植物空间分布与水动力的统计结果从不同方面反映了水动力在植被分布中发挥着重要的作用。水生植物茎叶没于水中,在水流摩擦作用下产生阻流效应的同时也承受水流拖曳力^[26-27]。不同冠层类型的水生植物,以及同一植物冠层区、过渡区和茎区的水流阻力存在较大变化^[28-29],相应的不同植被物种以及植株的不同部位所承受的水流拖曳力同样存在较大差异。水生植物的受力进一步揭示了水动力对植被作用力的大小,解释了不同植被受力特征、受力差异以及影响受力大小的主要因素。

Dawson 和 Robinson^[30]最早提出水生植物在水流中的受力与流速、生物量有关,可表达为 $F = k \times V^{l \times Bm}$, 式中 F 为受力, V 为流速, B 为鲜重生物量, k 、 l 、 m 为水生植物系数,随植被物种及生长季节而变化^[31]。这些系数如何取值目前还不确定,相关表达式缺乏准确测定数据验证。目前为止,研究水生植物受力特征主要是借助实验水槽进行模拟观测。Schutten 和 Davy^[32]在实验水槽内测试了 3 组不同恒定流下 18 种水生植物受力,提出了植物受力表达式 $F = A \times biomass \times velocity^{1.5}$ (A 为植物粗糙系数, $biomass$ 为根系生物量干重)。Sand-Jensen^[21,33]通过小尺度水槽实验,发现沉水植物受力与根系数量及流速显著相关,表现为柔韧性较弱的植被拖曳系数较大,随着流速的增大,由于植被叶片折叠,拖曳系数降低,但降幅变小。Sand-Jensen 观测方法与 Schutten 和 Davy 相同,试验所用的植株自由悬浮于水中,其受力通过固定于根部的弹簧称记录确定(图 1)。这类实验最大的不足在于,植物悬浮在水体中受力和野外扎根受力方式存在一定的差别。O'Hare 等^[15]在实验水槽中观测了英格兰西南部大型河流中 5 种代表性水生植物的受力特征,将植物基部与弹簧称一端连接,记录植物在各种流速下的受力,发现植物受力与其外表形态密切相关,且不同物种存在较大差异。Puijalón 等^[34]在实验水槽内观测了 4 种水生植物在流速 0.2 m/s 时拉力随叶片面积的变化,并通过不同流速的受控试验,验证了水生植物在水动力胁迫下对流速的应对策略^[35]。Puijalón 等^[36]还在上述水槽中观测了 28 种水生植物的受力,发现植物承受拉力与物种参数显著相关。Downing-Kunz 和 Stacey^[37]在实验水槽中测量了漂浮植物凤眼莲在水流中的受力,利用 $F = \frac{1}{2} C_d \rho A U^2$ (F 为测量的拉力, C_d 为阻力系数, ρ 为水体密度, A 为顶流方向的冠层面积, U 为水体流速)公式计算分析了该植物阻力系数的变化特征。实验水槽中水生植物 *Callitriche platycarpa* 斑块(1.1 m×0.5 m)在不同流速下的受力观测研究发现,斑块在水流冲击下变形,流速增大时,斑块伸长,冠层高度降低贴近底层,降低植物拖曳系数从而减小其在水流中的受力^[38]。上述各类型水槽试验为水生植物在河流中的受力模拟观测及参数计算提供了较为系统的参考。

浅水湖泊中,风切应力产生的能量由水面传递至底部,造成湖泊水质点运动及表面波传播,引起整个水体的波动。表面波的时间周期只有数秒,方向和频率复杂多变。水生植物在湖泊中受到的物理损伤很大程度上来自波浪扰动,尤其是强风浪过程。Schutten 等^[22]考虑到了水生植物在波浪与水流作用下的受力差异,通过在室内水槽制造正弦波首先开展了不同波高下的植物受力观测(图 2),发现在不同的波高条件下,植物受力与植物所处的深度负相关,与流速及根系面积显著正相关。观测了 6 种真实水生植物在 20 cm 波高下的受力,结合模型植物与波高、水流、根系的模拟结果,建立了真实植物受力与根系大小、根系表面积、流速的关系。

实验采用的植物为伊乐藻塑料模型,底部配重 50 g 使植物立于水中,顶端固定测力器记录植物受力变化,该观测方法与植物在湖泊中的真实受力差异较大。

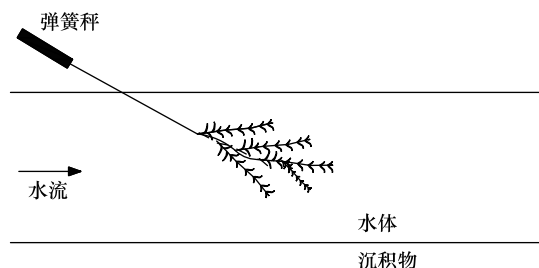


图1 实验水槽中水生植物受力观测示意图(改自文献[32])

Fig.1 Experimental arrangement for measuring hydraulic force on submerged aquatic macrophyte shoots in an experimental flume

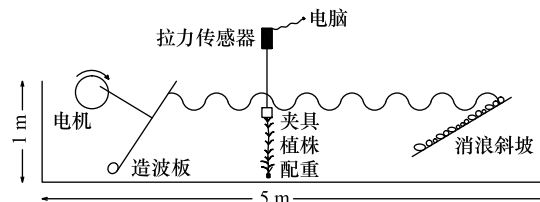


图2 造波水槽中水生植物受力观测示意图(改自文献[22])

Fig.2 The experimental wave flume used to measure hydraulic forces on submerged aquatic macrophyte shoots

3 水生植物机械抗性及其根系锚定能力

水生植物的受力大小表征植物在湖泊中受到水动力胁迫的程度,其是否受损及受损方式还取决于植株体的机械抗性和根系锚定能力。Schutten et al.^[10]首先开展了水生植物机械抗性研究,观测了 12 种水生植物的断裂应力,发现茎的拉力抗性与横断面积呈线性正相关。低流速河流和湖泊中不同水生植物的拉力抗性和茎横截面积对比研究表明湖泊中的参数值更大^[39]。在河流、湖泊等不同水体研究中还发现,水生植物断裂应力和横断面积均与水动力强度具有显著相关性^[40],相应的,抗拉应力最强的物种主要分布于急流区,韧性和抗拉能力较弱的物种只能分布于缓流区^[41]。穗花狐尾藻、轮叶黑藻、马来眼子菜、金鱼藻和微齿眼子菜等 5 种国内湖泊常见的水生植物茎拉力抗性与水深和水位变幅具有相关性,并且富营养的底质和高氨氮水体也会造成穗花狐尾藻茎拉力抗性减弱^[42-43]。沉水植物锚定能力取决于根系特征和外部沉积物的理化性质。Schutten^[10]基于陆地刚性植物锚定性能研究成果^[44],提出了水生植物的锚定力计算公式,考虑的参数为根系在沉积物中扎根形成的半球型表面面积、沉积物粘性系数和根系强度系数。沉水植物的锚定能力较强时,植株体在强水动力作用下会发生断裂,受损部位取决于机械抗性在植株体的分布;锚定能力较弱时,水动力会造成植株体发生倒根现象,上述因素共同决定了水动力对水生植被的影响方式。由于植被锚定能力很大程度上取决于沉积物的粘性强度,而机械抗性的观测与评估方法已经较为成熟^[10,39-40,45],因此植株体在湖泊中的实际受力特征是研究水动力对水生植被直接影响及其机制的关键突破口。

4 研究展望

大型浅水湖泊风浪强度和生态类型存在较大的空间差异,以太湖为例,其西部湖区和敞水区湖面开阔,风浪扰动强烈;东部湖区及东南部湖湾有山体遮挡,岸线曲折,风浪强度相对较弱。太湖水生植被分布于东部湖区和东南部湖湾,与水质、沉积物理化性质的空间异质性有一定关系,也与水动力条件密不可分。构建健康湖泊生态系统需要恢复结构合理、功能完善的水生植被群落,因此当前需要解决的科学问题是,为什么水生植物只能在特定水域成功定居繁殖,影响其现存量、群落结构和斑块分布的关键过程和因素是什么?水动力作为重要的环境因子,揭示其对水生植被的直接影响及机制是回答上述科学问题的关键。总结当前水植被与水动力相互作用的研究方法和成果,本文认为水生植物实际受力及其与植物机械抗性的耦合研究是深化湖泊水动力影响水生植被机制研究的重要切入点。

(1) 水生植物在自然湖泊中的实际受力研究

当前水生植物的受力观测主要依赖水槽实验,虽然揭示了水生植物受力的关键过程与重要参数,但水槽实验中植物的固定方法与自然环境中植物根系着根具有较大差异,测定的只能是植物的近似受力。实验选用

的植物模型也难以反映植物在不同生长阶段的韧性及形变特征,模型植物受力与真实植物在湖泊中的受力可能存在较大差别。此外,模拟实验所用水槽因空间尺度受限,难以开展体型较大植物的受力观测。考虑到大型浅水湖泊水深一般超过 2 m,水生植物株高可达 3 m 甚至更高,而有些植物株高又不超过 0.5 m,水生植物冠层、叶片不仅形态各异,而且处于不同水层,增加了受力情况的多变性。另一方面,湖泊地形复杂,湖流、波浪极不稳定,与室内恒定流实验条件相差甚远,因此原位观测对于揭示水生植物在湖泊中的实际受力具有重要意义。原位观测需要利用一种能够在湖泊中对植物基部进行固定的测力装置,其功能应能实现测力点位于基部,能够记录植株体在湖流摩擦作用下所承受的拖曳力。在此基础上结合同步观测的波浪、湖流资料分析植株体在不同水动力强度下的受力变化特征。

(2) 水生植物受力与其机械抗性的耦合研究

水生植物受力研究可以量化表征不同植被物种和植株不同部位所承受拖曳力的大小,但植被是否会受到物理损伤还与其自身机械抗性密切相关。当前机械抗性研究方法较为成熟,需要考虑的是机械抗性在植被不同生长期的差异。水生植物在生长过程中机械抗性随着茎、叶的生长发生变化,冠层随株高增长不断靠近水面,其受到波浪的拖曳力随之增大。因此研究机械抗性需要和植物的生活史结合起来,阐明不同生长期植株各部位的受力阈值,通过与相对应的受力大小进行耦合分析,可以较为清晰的判断出水动力作用下易受损的物种、各物种易受损部位以及受损时期。这些关键参数一定程度上能够揭示湖泊水动力对水生植被的直接影响及其作用机制,为湖泊水生植被修复与调控管理提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Wang C, Zhu P, Wang P F, Zhang W M. Effects of aquatic vegetation on flow in the Nansi Lake and its flow velocity modeling. *Journal of Hydrodynamics*, Ser. B, 2006, 18(6): 640-648.
- [2] Weisner S E B, Strand J A. Ecology and management of plants in aquatic systems//Perrow M R, Davy A J, eds. *Handbook of Ecological Restoration. Volume 1. Principles of Restoration*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002: 242-256.
- [3] Gulati R D, Pires L M D, van Donk E. Lake restoration studies: failures, bottlenecks and prospects of new ecotechnological measures. *Limnological Ecology and Management of Inland Waters*, 2008, 38(3/4): 233-247.
- [4] Scheffer M, Hosper S H, Meijer M L, Moss B, Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(8): 275-279.
- [5] Bachmann R W, Hoyer M V, Canfield D E Jr. Internal heterotrophy following the switch from macrophytes to algae in Lake Apopka, Florida. *Hydrobiologia*, 2000, 418(1): 217-227.
- [6] Havens K E, Jin K R, Rodusky A J, Sharfstein B, Brady M A, East T L, Iricanin N, James R T, Harwell M C, Steinman A D. Hurricane effects on a shallow lake ecosystem and its response to a controlled manipulation of water level. *The Scientific World*, 2001, 1: 44-70.
- [7] Wilson J R U, Ajuonu O, Center T D, Hill M P, Julien M H, Katagira F F, Neuenschwander P, Njoka S W, Ogwang J, Reeder R H, Van T. The decline of water hyacinth on Lake Victoria was due to biological control by *Neochetina* spp. *Aquatic Botany*, 2007, 87(1): 90-93.
- [8] 刘伟龙, 胡维平, 谷孝鸿. 太湖马来眼子菜 (*Potamogeton malaianus*) 生物量变化及影响因素. *生态学报*, 2007, 27(8): 3324-3333.
- [9] Denny M, Gaylord B. The mechanics of wave-swept algae. *The Journal of Experimental Biology*, 2002, 205(Pt 10): 1355-1362.
- [10] Schutten J, Dainty J, Davy A J. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology*, 2005, 93(3): 556-571.
- [11] Butcher R W. Studies on the ecology of rivers; I. On the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain. *Journal of Ecology*, 1993, 21(1): 58-91.
- [12] Biggs B J F. Hydraulic habitat of plants in streams. *River Research and Applications*, 1996, 12(2/3): 131-144.
- [13] Riis T, Biggs B J F. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(4): 1488-1497.
- [14] O'Hare M T, Baattrup-Pedersen A, Nijboer R, Szoszkiewicz K, Ferreira T. Macrophyte communities of European streams with altered physical habitat. *Hydrobiologia*, 2006, 566(1): 197-210.
- [15] O'Hare M T, Hutchinson K A, Clarke R T. The drag and reconfiguration experienced by five macrophytes from a lowland river. *Aquatic Botany*, 2007, 86(3): 253-259.
- [16] Breugnot E, Dutartre A, Laplace-Treytue C, Haury J. Local distribution of macrophytes and consequences for sampling methods in large rivers. *Hydrobiologia*, 2008, 610(1): 13-23.
- [17] Steffen K, Leuschner C, Müller U, Wiegand G, Becker T. Relationships between macrophyte vegetation and physical and chemical conditions in northwest German running waters. *Aquatic Botany*, 2014, 113: 46-55.

- [18] Keruzoré A A, Willby N J. Avoidance of hydrological disturbance by aquatic vegetation in the floodplain of a large upland river. *Aquatic Botany*, 2014, 116: 19-26.
- [19] French T, Chambers P. Habitat partitioning in riverine macrophyte communities. *Freshwater Biology*, 1996, 36(3): 509-520.
- [20] Chambers P A, Prepas E E, Hamilton H R, Bothwell M L. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecological Applications*, 1991, 1(3): 249-257.
- [21] Sand-Jensen K. Drag forces on common plant species in temperate streams: consequences of morphology, velocity and biomass. *Hydrobiologia*, 2008, 610(1): 307-319.
- [22] Schutten J, Dainty J, Davy A J. Wave-induced hydraulic forces on submerged aquatic plants in Shallow Lakes. *Annals of Botany*, 2004, 93(3): 333-341.
- [23] Istvánovics V, Honti M, Kovács Á, Osztóics A. Distribution of submerged macrophytes along environmental gradients in large, shallow Lake Balaton (Hungary). *Aquatic Botany*, 2008, 88(4): 317-330.
- [24] Angradi T R, Pearson M S, Bolgrien D W, Bellinger B J, Starry M A, Reschke C. Predicting submerged aquatic vegetation cover and occurrence in a Lake Superior estuary. *Journal of Great Lakes Research*, 2013, 39(4): 536-546.
- [25] Zhu G R, Zhang M, Cao T, Ni L Y. Associations between the morphology and biomechanical properties of submerged macrophytes: implications for its survival and distribution in Lake Erhai. *Environmental Earth Sciences*, 2015, 74(5): 3907-3916.
- [26] James W J, Barko J W, Butler M G. Shear stress and sediment resuspension in relation to submersed macrophyte biomass. *Hydrobiologia*, 2004, 515(1/3): 181-191.
- [27] Mendez F J, Losada I J. An empirical model to estimate the propagation of random breaking and nonbreaking waves over vegetation fields. *Coastal Engineering*, 2004, 51(2): 103-118.
- [28] Green J C. Effect of macrophyte spatial variability on channel resistance. *Advances in Water Resources*, 2006, 29(3): 426-438.
- [29] Li Y P, Du W, Yu Z B, Tang C Y, Wang Y, Anim D O, Ni L X, Lau J, Chew S A, Acharya K. Impact of flexible emergent vegetation on the flow turbulence and kinetic energy characteristics in a flume experiment. *Journal of Hydro-environment Research*, 2015, 9(3): 354-367.
- [30] Dawson F H, Robinson W N. Submerged macrophytes and the hydraulic roughness of a lowland chalkstream. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 1984, 22(3): 1944-1948.
- [31] Madsen J D, Chambers P A, James W F, Koch E W, Westlake D F. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 2001, 444(1/3): 71-84.
- [32] Schutten J, Davy A J. Predicting the hydraulic forces on submerged macrophytes from current velocity, biomass and morphology. *Oecologia*, 2000, 123(4): 445-452.
- [33] Sand-Jensen K. Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 2003, 48(2): 271-283.
- [34] Puijalon S, Léna J P, Rivière N, Champagne J Y, Rostan J C, Bornette G. Phenotypic plasticity in response to mechanical stress: hydrodynamic performance and fitness of four aquatic plant species. *New Phytologist*, 2008, 177(4): 907-917.
- [35] Puijalon S, Bornette G. Phenotypic plasticity and mechanical stress: biomass partitioning and clonal growth of an aquatic plant species. *American Journal of Botany*, 2006, 93(8): 1090-1099.
- [36] Puijalon S, Bouma T J, Douady C J, van Groenendael J, Anten N P R, Martel E, Bornette G. Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance-tolerance trade-off. *New Phytologist*, 2011, 191(4): 1141-1149.
- [37] Downing-Kunz M, Stacey M. Flow-induced forces on free-floating macrophytes. *Hydrobiologia*, 2011, 671(1): 121-135.
- [38] Schoelynck J, Meire D, Bal K, Buis K, Troch P, Bouma T, Meire P, Temmerman S. Submerged macrophytes avoiding a negative feedback in reaction to hydrodynamic stress. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 2013, 43(5): 371-380.
- [39] Bociaǵ K, Galka A, Łazarkiewicz T, Szmeja J. Mechanical strength of stems in aquatic macrophytes. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2009, 78(3): 181-187.
- [40] Miler O, Albayrak I, Nikora V, O'Hare M. Biomechanical properties and morphological characteristics of lake and river plants: implications for adaptations to flow conditions. *Aquatic Sciences*, 2014, 76(4): 465-481.
- [41] Miler O, Albayrak I, Nikora V, O'Hare M. Biomechanical properties of aquatic plants and their effects on plant-flow interactions in streams and rivers. *Aquatic Sciences*, 2012, 74(1): 31-44.
- [42] Zhu G R, Cao T, Zhang M, Ni L Y, Zhang X L. Fertile sediment and ammonium enrichment decrease the growth and biomechanical strength of submersed macrophyte *Myriophyllum spicatum* in an experiment. *Hydrobiologia*, 2014, 727(1): 109-120.
- [43] Zhu G R, Li W, Zhang M, Ni L Y, Wang S R. Adaptation of submerged macrophytes to both water depth and flood intensity as revealed by their mechanical resistance. *Hydrobiologia*, 2012, 696(1): 77-93.
- [44] Ennos A R. The scaling of root anchorage. *Journal of Theoretical Biology*, 1993, 161(1): 61-75.
- [45] 祝国荣, 张萌, 王芳侠, 高阳, 曹特, 倪乐意. 从生物力学角度诠释富营养化引发的水生植物衰退机理. *湖泊科学*, 2017, 29(5): 1029-1042.