DOI: 10.5846/stxb202007221922

鄢郭馨,张明祥,张振明.室内模拟波浪对 2 种典型滨海湿地挺水植物生物力学特征的影响.生态学报,2021,41(10):3784-3793. Yan G X, Zhang M X, Zhang Z M.Effects of the simulated wave on the biomechanical characteristics of two typical coastal wetland plants. Acta Ecologica Sinica, 2021,41(10):3784-3793.

室内模拟波浪对2种典型滨海湿地挺水植物生物力学 特征的影响

鄢郭馨^{1,2},张明祥^{1,2},张振明^{1,2,*} 1 北京林业大学生态与自然保护学院,北京 100083 2 黄河流域生态保护国家林业和草原局重点实验室,北京 100083

摘要:选取本地物种芦苇和入侵物种互花米草为研究对象,利用波浪装置对生长期的植物进行波浪处理后对其形态特征,根、 茎、叶的拉力、弯曲特性进行研究,以探讨湿地植物对波浪作用的生物力学响应。结果表明,芦苇、互花米草经波浪处理后的茎 直径均显著高于对照组(*P*=0.008,*P*=0.03);互花米草总体呈现拉力或者弯曲载荷高于芦苇的现象(如茎秆),但应力(根系)或 静曲强度(茎秆)却要低于芦苇,即对应了互花米草比芦苇茎秆更粗壮的现象,但芦苇自身的强度会更强,其木质素和纤维素的 结构成分显示出显著高于互花米草的现象(*P*<0.001,*P*<0.001)。总体来看,通过短时间的波浪模拟,植株在形态特征上发生了 显著的变化,而植物自身的生物力学特性与形态、结构成分都息息相关。研究结果对于评价芦苇和互花米草在应对海浪影响的 潜力、从植物生物力学角度探究滨海湿地的保护和修复都提供了一定的参考。 关键词:芦苇,互花米草,茎秆,波浪作用;木质素

Effects of the simulated wave on the biomechanical characteristics of two typical coastal wetland plants

YAN Guoxin^{1,2}, ZHANG Mingxiang^{1,2}, ZHANG Zhenming^{1,2,*}

1 School of Ecology and Nature Reserve, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 The Key Laboratory of Ecological Protection in the Yellow River Basin of National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100083, China

Abstract: Typical local species *Phragmites australis* and invasive species *Spartina alterniflora* are selected in this study. We quantify how their morphological properties and the biomechanical properties of root, stem and leaves are affected by wave exposure during the growing seasons. Results show that the stem diameter of both *P. australis* and *S. alterniflora* growing with the wave is significantly higher than that of the control group (P = 0.008, P = 0.03). *S. alterniflora* shows a higher tensile or bending force than that of *P. australis* while the stress or static bending strength is lower. The higher equivalent stress contributes to the rigidity of *P. australis* although *S. alterniflora* owns a thicker individual. Furthermore, lignin and cellulose of *P. australis* are higher than that of S. alterniflora (P < 0.001). Overall, plants have undergone significant changes in morphological characteristics, and the biomechanical characteristics of plants are closely related to structural compounds. The results assess the potential of plants in coping with the impact of waves, as well as provide a case in plant biomechanical study in coastal wetland protection and restoration research.

Key Words: Phragmites australis; Spartina alterniflora; stem; wave; lignin

收稿日期:2020-07-22; 修订日期:2021-02-05

基金项目:国家重点研发计划资助(2017YFC0505903)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhenmingzhang@ bjfu.edu.cn

风或水流运动产生的外部机械力是植物等有机体的主要压力来源,并且会对植物群落造成常规的干扰^[1],因此,一些研究从植物的生物力学方面进行切入来探讨植物体所产生的变化。植物生物力学可以简单 地定义为利用机械学的概念和方法研究植物生物系统的结构和功能^[2]。对于草本植物,它们依靠膨大的、几 何状的地面组织来机械支撑叶和茎,一些蕨类植物则是利用皮下纤维层来支撑叶片^[3]。这些植物体中的纤 维具有机械功能,其茎秆横截面的形状与组织的位置都会影响机体的硬度与强度^[2]。

正是由于植物结构所具有的机械功能,滨海湿地中的盐沼植物群落能够起到海岸带屏障的作用,消浪、促 淤、保护潮滩^[4-5],它们能够消解掉海浪所产生的巨大能量^[6-7]。但同时,波浪作用对植物群落也产生了重要 影响:在不同的波浪作用下,物种的丰度、分布以及生理应激水平都会发生变化^[8-9],植物体枝条、叶片的形态,以及茎秆的柔韧性和刚度也随之做出调整^[10-12],这是由于水流在运动时施加的外部机械力会对植物的结 构和功能造成影响,当这种影响超出其抵抗断裂、弯曲以及拔除作用的能力时,植物会发生机械故障^[13-14]。 而植物在生物力学上的功能则可以帮助它们自身对这种影响做出适应性的反应,植物暴露于水力条件下时, 会产生抗性来减少环境的不利影响,即采取耐受型或者避免型的策略,最大化自身的抗破坏性或者最小化所 受到的机械力影响^[14]。对河流、湖泊中水生植物与水流之间的相互作用进行研究后,发现植物的生物力学特 性与其形态特征之间的关系十分紧密^[15],对于沉水植物而言,在低流速水流中的植物有更高的抗弯曲性、断 裂应力;而高流速的河流中植物有更高的灵活性(即弹性),以此更好地随水流波动^[16]。对于另外一些湿生 植物来说,其茎秆的横截面积越大,应对水流产生的拉伸、弯曲的抗性也就越强^[17]。

长期以来,许多农业工程学家围绕着小麦、玉米、水稻等农作物进行了茎秆结构、力学特性的研究^[18-21], 对农业生活中抗倒伏等问题进行过大量实验,用来探索作物优种筛选的生物力学指标^[22-23]。但鲜见围绕湿 地生态系统中湿地植物的生物力学特性进行分析,水生、湿生植物生物力学性能主要包括了茎、叶、叶柄等的 抗拉性能(挺水植物为茎、叶柄的抗弯性能)和根的锚定性能等^[24]。本文结合室内的模拟造波装置对湿地植 物进行了培养,探究植物在受到波浪作用之后根、茎、叶的生物力学响应,从生物力学的角度为湿地植物生长 繁殖、湿地的修复提供一定的思路。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

研究选取了我国盐沼湿地中受到波浪作用影响比较有代表性的两种植物,一种为我国广泛分布的物种芦苇(Phragmites australis),一种为典型的入侵物种互花米草(Spartina alterniflora),这两种植物都具有较高的代表性。

植物实验幼苗于 2019年4月采于山东省东营市黄河三角洲国家级自然保护区内,植物幼苗室内培养2个月后,经由室内造波装置的波浪处理和对照处理70d,室内造波装置采用推板造波的形式产生正弦的浅水波,根据野外的实际情况设置为交替的造波时间,波周期为1.5—3s,在植物成熟期获取样本,株高在150—200 cm之间。采集植物样品获得基本形态特征数据并进行生物力学特性的测试。

1.2 生物力学特性测试

力学实验采用电子万能试验机(WDW-100),先将植株的根、茎、叶器官分离,置于试验机操作台,进行力 学测试,截取样品长度约为样品厚度的 10—15 倍,截取茎秆上段 15 cm,进行拉伸测试,根据试验机内的标准 方法,选取纤维增强塑料拉伸性能试验方法(GB1447—2005)进行测量,在茎两端连接到铁夹,向下施加拉力, 恒定速率为 10 mm/min,直至样品破裂,仪器右端连接电脑显示操作页面,可实时动态显示试验力值、位移值、 变形值、加载速度和试验曲线,测试过程后获得基本变形条件下的应力—应变曲线、杨氏模量等;截取茎秆下 段 15 cm,进行弯曲测试,选取静曲强度和弹性模量测定(GB/T17657—1999),茎秆两端平放于支撑架上,在 中点施加 20 mm/min 的恒定速率,计算弯曲测试下的生物力学特性:杨氏模量以量化样品的刚度、计算弹性 变形区域内的应力-应变斜率。根、叶也是同步骤测量拉伸数据,最终分析根、茎、叶在外力作用下的变形规律 和破坏规律。

1.3 结构成分测定

对于植物机体起支撑作用的细胞壁结构是结构成分测定的关键,本实验选取了纤维素、半纤维素和木质 素进行测定。采用 Van Soest 法,使用 ANKOM A2000i 全自动纤维分析仪进行测定。经过中性洗涤剂煮沸处 理后的实验材料为中性洗涤纤维,主要是细胞壁的成分,包括半纤维素、纤维素、木质素和硅酸盐等。再通过 酸性洗涤剂处理后,材料为酸性洗涤纤维,包括纤维素、木质素和硅酸盐。酸性洗涤纤维经 72%硫酸处理后 的材料为木质素和硅酸盐,再经历灰化过程,溢出的部分为酸性洗涤木质素的含量。

1.4 数据处理与分析

数据的处理利用 SPSS 22.0 进行统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)进行比较,结果采用 平均值±标准误表示,采用 Sigmaplot 12.5 软件进行绘图。

2 结果及分析

2.1 波浪对于植物生长的影响

通过造波装置的波浪处理,得到生长过程中芦苇和互花米草的各项特征参数,表1给出了株高、茎直径、 生物量和根长四项生长参数在实验初始和实验结束时对照组和波浪组的变化情况。可知,在实验初始,两组 水平的植物各项特征应该是相对一致的,对照组与波浪组的植株在四项参数上均无差异性;实验结束后,芦苇 在茎直径和生物量上都呈现出了较大的差异,受到波浪作用的芦苇茎直径显著高于对照组(P=0.008),生物 量也更大(P=0.048);互花米草也呈现了茎直径显著高于对照组的现象(P=0.03),并且株高会更高一些(P= 0.033)。

Table 1 Comparison of various morphological parameters of plants during wave treating							
时间		芦苇 P. australis			互花米草 S. alterniflora		
Fime Parameters	Parameters	对照组 Control group	波浪组 Wave group	P	对照组 Control group	波浪组 Wave group	Р
实验初始	株高/cm	86.63±21.30	71.03±11.74	0.570	88.60±5.69	92.50±4.34	0.742
The beginning	茎直径/mm	3.70 ± 0.81	2.90 ± 0.21	0.301	7.40 ± 0.10	6.53±0.26	0.499
	生物量/g	3.62±1.36	1.64 ± 0.60	0.201	9.09 ± 1.66	10.25 ± 2.94	0.966
	根长/cm	16.80±1.15	15.87 ± 3.30	0.773	10.00 ± 2.37	15.00 ± 4.20	0.301
实验结束	株高/cm	110.77±12.12	117.70 ± 7.92	0.725	123.13 ± 1.25	154.00 ± 5.78	0.033 *
The end	茎直径/mm	2.90 ± 0.21	4.27 ± 0.23	0.008 *	5.67 ± 0.33	7.37±0.33	0.030*
	生物量/g	2.28±0.59	4.49 ± 0.44	0.048 *	8.06 ± 0.72	14.64 ± 1.29	0.270
	根长/cm	12.10 ± 1.61	14.60 ± 0.59	0.177	9.83±1.09	10.07 ± 2.71	0.928

表1 波浪处理前后植物各形态参数差异对照

*表示对照组与波浪组间差异显著(P<0.05)

2.2 根的应力-应变规律及抗拉特性

芦苇根系的应力—应变曲线大多数呈现比较规律的非线性的一条向下弯曲曲线,由于应力是指物体在产生形变时,单位面积上受到的力,我们记录到不同个体所受到的应力 ot 范围在 1.81—20.93 MPa,断裂变形在 0.735—6.805 mm 之间,其断裂伸长率在 2.1%—32.2% 之间。也就是说,根在上下拉动下,一开始应力增大地较快,随着机体伸长,应力的增加逐渐减缓,最终根发生断裂。其弹性模量 Et 变化为 123.5—609 MPa。

互花米草的根系应力—应变曲线与芦苇相似,大多也是呈现是比较规律的非线性的一条向下弯曲曲线, 我们记录到不同个体所受到的应力范围在 2.41—9.92 MPa,断裂变形在 1.704—4.709 mm 之间,其断裂伸长 率在 1.7%—8.4% 之间,弹性模量 Et 变化为 110—635 MPa。

与此同时,也采集了两种植物在拉力过程中瞬时拉力和位移数据,绘制了力-位移曲线(图1),即在拉动 样品伸长时,拉力不断增强,在位移伸长量达到最大值时拉力达到最大值。可以发现,在相同的拉伸距离下, 互花米草根系的拉力范围明显广于芦苇,且大部分根系在位移不到3 mm 就发生了断裂,而芦苇断裂时的拉力范围稍小,拉伸距离较长。



图 1 芦苇和互花米草根力-位移曲线 Fig.1 Root force-displacement curve of *P. australis* and *S. alterniflora*

2.3 植物茎秆的拉伸性能

在对植物的茎秆进行拉力测试时,与根相比,茎的应力-应变曲线同样也有较为规则逐渐升高之后降至零 点的曲线,但是不规则的曲线明显增多,这与他们性质差异有关系,根的表面更加粗糙,茎秆则十分光滑,拉伸 过程中产生滑动,茎秆的受力不像根系那样均匀。芦苇个体所受应力、断裂变形、弹性模量等变化范围如表 2 所示,通过波浪作用,尽管芦苇和互花米草的波浪组显现出一定增大趋势,但波浪组和对照组在茎杆拉伸性能 上并没有出现显著的差异(P>0.05)。

Table 2 Frant stem tensile properties						
物种 Species	参数 Parameters	应力 Stess/MPa	断裂变形 Deformation /mm	断裂伸长率 Breaking elongation/%	弹性模量 Elasticity modulus/MPa	
芦苇	最大值	14.74	23.891	31.8	620.0	
P. australis	最小值	1.8	0.838	1.0	82.0	
	平均值	6.44±0.79	5.10 ± 1.20	6.81 ± 1.47	285.13±44.93	
互花米草	最大值	8.48	26.105	32.6	608.5	
S. alterniflora	最小值	0.9	0.693	0.9	60.5	
	平均值	3.29±0.28	5.77±0.91	7.42±1.14	203.17±20.85	

表 2 植物茎秆拉伸性能

在对根的实验中我们发现大部分测试在应力-应变上呈现了正比的现象,尽管不是完全相吻合,但大致相 似,然而,茎的变化较为多变,中间出现波动的情况增加。除此之外,茎秆发生断裂的情况不尽相同,有的是整 个茎秆部分发生彻底断裂;有的属于外壁发生断裂,内部仍有牵连和摩擦。而一旦任何一部分发生断裂,茎秆 部分受力锐减,机器显示出其最大应力值,停止记录数据。不同的断裂情况对曲线波动变化产生影响,使得变 化规律发生改变。

绘制出茎秆的力-位移曲线(图 2)后发现,在发生拉伸位移 2 mm 之前,样品基本上都处于随拉伸长度增加,拉力增大的现象,只不过因为弹性模量不同,其斜率呈现一定差异,那么部分样品保持了这种趋势,另外一部分样品在拉伸后期拉力不再继续增加,而是保持下降的趋势或者直接降至低值保持。互花米草茎秆的拉力表现出更强于芦苇的现象。

2.4 植物茎秆的弯曲性能

芦苇和互花米草生长过程中,茎秆受到的力来自风、波浪、雨水等的冲击力,其中也有通过叶片传递到上





面的,与叶片的表面积大小有关,加速茎秆的运动与弯曲,当弯曲变形超过限度,则茎秆折断或者倒伏。弯曲 过程经历了两个阶段,第一个阶段随着形变的增加,负载逐渐变大,之后或许会保持最大载荷一段时间,或许 进入下个阶段,即随着形变增加,载荷逐渐减小。这是由于植物茎秆结构中空,受到压力向下形变时,一侧的 茎壁有抵抗作用,随着形变增加,载荷不断增加,当载荷达到最大值,这一侧的茎壁发生折断,当形变再次增加 时,茎壁弯折向内,进入中空区域。图3都是在弯曲试验中常见的图形,会发现芦苇应力的增加与减弱都是比 较对称的状态,互花米草前后的曲线则不一定,有的会在较短形变内迅速下降,有的则经过更大的形变之后下 降至低值。







图 4 表示了芦苇和互花米草的弯曲最大载荷,分别为(5.52±0.93) N 和(11.11±1.85) N,互花米草有比芦

苇更粗的茎直径,使得它们在弯曲试验中有着近乎两倍于芦苇的最大载荷,但从静曲强度来看,即受到弯曲到断裂时植物体能承受的压力强度,用最大载荷与截面面积之比来衡量,我们发现芦苇的静曲强度((13.34± 2.26) MPa)远远高于了互花米草((5.15±0.86) MPa)。



图4 植物弯曲负载力和静曲强度



2.5 植物叶片的拉伸性能

多数的植物叶片结构较薄且平坦,我们实验中选取的植物对象芦苇和互花米草都有着较为细薄的叶片, 其中芦苇的叶片呈长线性或长披针形,叶长在 10—30 cm,宽 1—3.5 cm,叶片表面有细毛;互花米草则更长一些,呈长披针形,最长可接近 50 cm,宽 1.5—2 cm,叶表面具有盐腺,根吸收的盐分大都从盐腺排出体外。芦 苇和互花米草的应力、断裂变形、断裂伸长、弹性模量等变化如表 3 所示,通过波浪作用,芦苇和互花米草的波 浪组叶片在应力上尽管也显现出一定增大趋势,但是波浪组和对照组并没有出现显著的差异(P>0.05)。

Table 5 Plant leaf tensile properties							
物种 Species	参数 Parameters	应力 Stress /MPa	断裂变形 Deformation/mm	断裂伸长率 Breaking elongation/%	弹性模量 Elasticity modulus/MPa		
芦苇	最大值	32.0	3.382	5.4	340		
P. australis	最小值	3.0	0.829	1.0	2267.5		
	平均值	11.83 ± 1.41	1.81 ± 0.11	2.72 ± 0.23	655 ± 97.28		
互花米草	最大值	44.0	5.625	5.6	608.5		
S. alterniflora	最小值	10.0	0.787	0.8	60.5		
	平均值	27.34 ± 1.59	1.82±0.13	2.2±0.15	1383.9 ± 152.7		

表 3 植物叶片拉伸性能

相较于根系和茎秆,叶片的力-位移变化是最为规律的(图5)。叶片发育过程中经历缓慢的有效扩张阶段和快速的急剧扩张阶段,对于某些具有多级脉的植物叶片而言,会在这些阶段形成不同的细脉,但是芦苇和 互花米草并不存在多级的细脉,因此,我们简单地将叶片样品大致用叶长范围分为两组,前一组芦苇叶长在 10—20 cm,后一组芦苇叶长为 20—30 cm;前一组互花米草叶长在 20—35 cm,后一组叶长为 35—50 cm。发现对于芦苇而言,两组叶长在拉伸过程中短小的叶片破裂拉力要远低于长叶片,短叶片最大破裂拉力不超过 25N;但是长叶片的破裂拉力多数在 30—60 N 之间;这一现象则不同于互花米草,互花米草的破裂拉力范围相 差不大,只是短叶片中会有出现较小值的趋势。

为了适应自然环境的变化,植物叶片必须具有一定的抵抗断裂的机制。叶片可以看作是机体组织叶肉和 纤维组成的复合材料,对于芦苇和互花米草叶片来说,其破坏主要形式是纵向撕裂和微纤丝之间的剪切。拉 伸初始阶段拉伸载荷不断增加,达到了叶片的极限载荷之后,在薄弱的地方便产生裂纹,导致裂纹附近的纤维 断裂,拉伸载荷下降。



Fig.5 Leave force-displacement curve of leaves

3 讨论

芦苇和互花米草在湿地内受到来自外界的力大多为风力、潮汐水力,这两种典型的湿地植物具有空心管状茎,生物量投入较低的同时有着较高的刚性^[25],在波浪条件下会有弯曲的威胁,茎中的节间部分可以降低这种风险^[26],茎秆的这种抗弯曲能力能够保护自身不被刮倒,不被水力压迫弯折,同时受到外力作用后,茎秆扯动根系与土壤发生作用,引起土壤和根系混合界面上条件的变化,根系受到挤压、弯曲或者剪切等作用。生物体在各个部分的生物力学特性的强弱反映了它们自身对外力的响应。

研究结果显示在波浪作用之后,对于互花米草和芦苇而言,波浪组的茎直径都显著粗于对照组,这与一些 野外的观察是一致的,沼泽湿地中位于沼泽边缘的三棱草要比中间的三棱草有更粗的植物茎杆^[27],因为随着 水流压力的变化,植物会在形态上做出适应使得受到的机械力最小,或者是增加自身对机械破坏的抵抗 力^[11,28]。波浪对于植物茎杆的作用与农作物中倒扶的制约有相似之处,许多对农作物茎杆的研究都提到了 茎杆的性状是影响倒伏的最主要的因素,但茎直径与抗倒扶的正相关性^[29-31]和负相关性^[32]都有被证实过,这 与植物的品种、对茎杆测定部位和评价方法的不同都有关系^[31]。茎杆的折断力和弯曲性能都与倒伏性有着 显著的相关关系^[31],在我们的结果中,经过波浪处理的植物茎杆、叶片的拉伸特性并没有显现出显著的差异, 这可能是由于室内实验时间的局限。在野外的研究中,暴露在波浪中的三棱草的嫩芽要比未暴露的更加坚硬 强壮^[10],而有的植物则使得自己变得更柔软来减少表面受到的波浪的压力^[11,33]。

从根、茎、叶的拉伸测试可以看出,互花米草每部分的最大破坏力要高于芦苇,这与互花米草更粗壮的形态有关,芦苇的茎直径远低于互花米草,但是为了增加自身的生物力学特性,芦苇更加注重应力的提升,即单位面积所能承受的负载。像木质素、纤维素等成分的含量能够反应出细胞壁结构成分对于植物生物力学特性的影响^[34-35],这是由于多条纤维素分子单链聚集成的纤维素聚集体在植物细胞壁中起到骨架支撑的作用,赋予了细胞壁优异的抗拉强度^[36]。植物体内木质素单体网络的缺失,会造成α-纤维素微纤维失去生物力学结

3791

构和自然的轴向取向,使得塑性和弹性降低^[37],这解释了芦苇虽然整体抗拉、抗弯力上没有互花米草强,但是应力却更高的现象。

分析植物的结构成分时会发现芦苇和互花米草在木质素、纤维素和半纤维素上差异显著(P<0.001, P<0.001, P=0.003),即芦苇的木质素和纤维素含量均高于互花米草,而半纤维素含量更低。再进一步拆分开根、茎、叶三种器官的木质素、纤维素、半纤维素的含量进行比较(图6),会发现芦苇根3种成分的含量远高于互花米草,对应其根的应力更强,而互花米草叶的纤维素、半纤维素含量也高于芦苇,对应其叶的应力更强。 通过对比2018年 Jennifer Mahley 对蕨类植物的研究,也发现了相同的现象,体型稍大的一些物种它们在立体构架上的投入会稍微少一些,比如有着较低的纤维细胞或者纤维壁分数,而体型较小的物种在相对薄弱的系统中含较坚固的纤维,来增强强度^[3]。



图 6 根、茎、叶各结构成分对比 Fig.6 Comparison of structural compounds of root, stem and leaf

结构上的组织、成分的构成都是影响植物力学响应的重要因素。在对一些树木进行的机械压力测试中, 发现通常会在受机械压力处产生径向的增长,同时也就增大了木材的抗弯刚度(212%)^[38]。有的研究对小麦 植物茎秆的横截面做了观察,发现它是一种典型的不连续多孔的空心材料,表皮及其以下的机械组织层密度 较高,茎秆中心是空腔,在节间部位的髓腔最小^[22]。芦苇和互花米草在茎秆部位的结构与小麦有很多相似之 处,中空的腔以及节间处更为紧密的结构。在生长过程中,抵抗风力、暴雨、人工和机械作用的元件则主要是 茎秆表层的厚壁细胞纤维,它们是植物力学性能的最大贡献者。

4 结论

通过波浪处理后,互花米草和芦苇在形态特征上都显现出了一定的差异性,特别是植物茎秆在茎直径上的增加,互花米草在整体上呈现出比芦苇更粗壮的个体,但是芦苇自身的强度会更强,植物自身的生物力学特性与形态、结构成分都息息相关,研究结果对于评价芦苇和互花米草在应对海浪影响的潜力上提供了一定的参考。

参考文献(References):

- [1] Read J, Stokes A. Plant biomechanics in an ecological context. American Journal of Botany, 2006, 93(10): 1546-1565.
- [2] Bruno M. Plant biomechanics and mechanobiology are convergent paths to flourishing interdisciplinary research. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(15): 4617-4633.
- [3] Mahley J N, Pittermann J, Rowe N, Baer A, Watkins J E, Schuettpelz E, Wheeler J K, Mehltreter K, Windham M, Testo W, Beck J. Geometry, allometry and biomechanics of fern leaf petioles: their significance for the evolution of functional and ecological diversity within the pteridaceae. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 197.
- [4] Gracia A, Rangel-Buitrago N, Oakley J A, Williams A T. Use of ecosystems in coastal erosion management. Ocean & Coastal Management, 2018, 156: 277-289.
- [5] Wamsley T V, Cialone M A, Smith J M, Ebersole B A, Grzegorzewski A S. Influence of landscape restoration and degradation on storm surge and waves in southern Louisiana. Natural Hazards, 2009, 51(1): 207-224.
- [6] Augustin L N, Irish J L, Lynett P. Laboratory and numerical studies of wave damping by emergent and near-emergent wetland vegetation. Coastal Engineering, 2009, 56(3): 332-340.
- [7] Lara J L, Maza M, Ondiviela B, Trinogga J, Losada I J, Bouma T J, Gordejuela N. Large-scale 3-D experiments of wave and current interaction with real vegetation. Part 1: Guidelines for physical modeling. Coastal Engineering, 2016, 107: 70-83.
- [8] Moríllo-Garcia S, Valcárcel-Pérez N, Cózar A, Ortega M J, Macías D, Ramírez-Romero E, García C M, Echevarría F, Bartual A. Potential polyunsaturated aldehydes in the Strait of Gibraltar under two tidal regimes. Marine Drugs, 2014, 12(3): 1438-1459.
- [9] Wolcott B D. Mechanical size limitation and life-history strategy of an intertidal seaweed. Marine Ecology Progress Series, 2007, 338: 1-10.
- [10] Silinski A, Schoutens K, Puijalon S, Schoelynck J, Luyckx D, Troch P, Meire P, Temmerman S. Coping with waves: plasticity in tidal marsh plants as self-adapting coastal ecosystem engineers. Limnology and Oceanography, 2018, 63(2): 799-815.
- [11] 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.
- [12] Schulze D, Rupprecht F, Nolte S, Jensen K. Seasonal and spatial within-marsh differences of biophysical plant properties: implications for wave attenuation capacity of salt marshes. Aquatic Sciences, 2019, 81(4): 65.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] Albayrak I, Nikora V, Miler O, O'Hare M T. Flow plant interactions at leaf, stem and shoot scales: drag, turbulence, and biomechanics. Aquatic Sciences, 2014, 76(2): 269-294.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] 崔涛,刘佳,张东兴,史嵩. 基于 ANSYS 和 ADAMS 的玉米茎秆柔性体仿真. 农业机械学报, 2012, 43(S1): 112-115.
- [19] 胡婷, 付志一. 空心植物茎秆局部失稳的数值分析. 农机化研究, 2005, (3): 100-102.
- [20] 李小城,牛智有,刘梅英,刘晋. 小麦茎秆弯曲性能的测试. 华中农业大学学报, 2013, 32(1): 120-124.
- [21] 文廷刚, 王伟中, 杨文飞, 杜小凤, 王泽港, 贾艳艳, 钱新民, 孙爱侠, 施洪泉, 顾大路. 水稻茎秆形态特征与抗倒伏能力对外源植物生 长调节剂的响应差异. 南方农业学报, 2020, 51(1): 48-55.
- [22] 郭维俊. 小麦生长的力学特性及其动力学规律研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2008.
- [23] 武翠卿,李楠,张帅,郭玉明.玉米秸秆自干后的材料力学性质研究.农机化研究,2016,38(8):146-150.
- [24] 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.
- [25] Schulgasser K, Witztum A. On the strength, stiffness and stability of tubular plant stems and leaves. Journal of Theoretical Biology, 1992, 155(4): 497-515.
- [26] Wright W, Illius A W. A comparative study of the fracture properties of five grasses. Functional Ecology, 1995, 9(2): 269-278.
- [27] Carus J, Paul M, Schröder B. Vegetation as self-adaptive coastal protection: reduction of current velocity and morphologic plasticity of a brackish

marsh pioneer. Ecology and Evolution, 2016, 6(6): 1579-1589.

- [28] Puijalon S, Bornette G, Sagnes P. Adaptations to increasing hydraulic stress: morphology, hydrodynamics and fitness of two higher aquatic plant species. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(412): 777-786.
- [29] Kashiwagi T, Ishimaru K. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice. Plant Physiology, 2004, 134(2): 676-683.
- [30] Sarker Z I, Shamsuddin A K M, Rahman L, Ara R. Genotypic and phenotypic correlation and path analysis for lodging resistance traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Bangladesh Journal of Plant Breeding and Genetics, 2007, 20(2): 51-57.
- [31] 梁国玲, 张永超, 贾志锋, 马祥, 刘文辉. 高寒区不同燕麦品种(系) 表型性状和茎秆力学特征与抗倒伏性的关系研究. 草业学报, 2019, 28(4): 58-69.
- [32] Dunn G J, Briggs K G. Variation in culm anatomy among barley cultivars differing in lodging resistance. Canadian Journal of Botany, 1989, 67 (6): 1838-1843.
- [33] Silinski A, Heuner M, Schoelynck J, Puijalon S, Schröder U, Fuchs E, Troch P, Bouma J T, Meire P, Temmerman S. Effects of wind waves versus ship waves on tidal marsh plants: a flume study on different life stages of *Scirpus maritimus*. PLoS One, 2015, 10(3): e0118687.
- [34] Al-Haddad J M, Kang K Y, Mansfield S D, Telewski F W. Chemical responses to modified lignin composition in tension wood of hybrid poplar (*Populus tremula × Populus alba*). Tree Physiology, 2013, 33(4): 365-373.
- [35] Schoelynck J, Bal K, Backx H, Okruszko T, Meire P, Struyf E. Silica uptake in aquatic and wetland macrophytes: a strategic choice between silica, lignin and cellulose? New Phytologist, 2010, 186(2): 385-391.
- [36] 金克霞,江泽慧,刘杏娥,杨淑敏,田根林,马建锋.植物细胞壁纤维素纤丝聚集体结构研究进展.材料导报,2019,33(17):2997-3002.
- [37] Farahi R H, Charrier A M, Tolbert A, Lereu A L, Ragauskas A, Davison B H, Passian A. Plasticity, elasticity, and adhesion energy of plant cell walls: nanometrology of lignin loss using atomic force microscopy. Scientific Reports, 2017, 7(1): 152.
- [38] Niez B, Dlouha J, Moulia B, Badel E. Water-stressed or not, the mechanical acclimation is a priority requirement for trees. Trees, 2019, 33(1): 279-291.