

DOI: 10.5846/stxb202012243261

吕兴菊, 任婧, 高登成, 殷丽萍, 窦嘉顺, 李航, 解明丽, 潘瑛. 湖泊水动力变化对沉水植物的影响研究综述. 生态学报, 2022, 42(10): 4245-4254.
Lü X J, Ren J, Gao D C, Yin L P, Dou J S, Li H, Xie M L, Pan Y. Impacts of hydrodynamic variation on submerged macrophytes in lakes: a review. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(10): 4245-4254.

湖泊水动力变化对沉水植物的影响研究综述

吕兴菊^{1,2}, 任婧¹, 高登成², 殷丽萍³, 窦嘉顺², 李航², 解明丽¹, 潘瑛^{1,*}

1 云南大学生态与环境学院暨云南大学生态与环境学院大理洱海湖泊研究院联合工作站, 昆明 650091

2 大理州洱海湖泊研究院, 大理 671000

3 云南省生态环境监测中心, 昆明 650034

摘要:随着全球气候变化加剧及水利工程的快速发展, 湖泊水动力状况发生了显著变化。通过影响湖泊水体和沉积物理化性质, 水动力变化可以作用于沉水植物生存、生长与分布等方面。在长期适应进化过程中, 沉水植物演化出了一系列有效的适应策略, 能一定程度上克服水动力变化的负面影响。但当前湖泊水动力变化程度远超沉水植物适应上限, 湖泊沉水植物消退已成为全球普遍现象。了解沉水植物适应水动力条件的过程有助于揭示湖泊沉水植被退化机制, 为未来沉水植物的保护和恢复提供借鉴。因此, 本文系统综述当前湖泊水动力变化成因, 水动力变化对沉水植物的不利影响及沉水植物适应策略, 包括: 繁殖对策、形态学对策、生理对策等。同时, 综述当前研究进展, 今后还需大力加强沉水植物解剖学及物种忍耐力差异方面的研究。

关键词:沉水植物; 水动力条件; 适应; 形态学

Impacts of hydrodynamic variation on submerged macrophytes in lakes: a review

LÜ Xingju^{1,2}, REN Jing¹, GAO Dengcheng², YIN Liping³, DOU Jiashun², LI Hang², XIE Mingli¹, PAN Ying^{1,*}

1 School of Ecology and Environmental Sciences & Joint Workstation of School of Ecology and Environment, and Dali Erhai Lake Research Institute, Yunnan University, Kunming 650091, China

2 Research Center of Erhai Lake, Dali 671000, China

3 Yunnan Ecological Environment Monitoring Center, Kunming 650034, China

Abstract: As the consequences of global climate anomalies and the rapid development of hydraulic engineering, the hydrological condition of lake ecosystem has been greatly altered. By affecting the physico-chemical properties of water and sediment, the hydrodynamic variation can affect the survival, growth and distribution of submerged macrophytes. After long-term adaptive evolution, the submerged macrophytes have evolved a series of strategies to overcome the negative effects of hydrodynamic variation to a certain extent. However, at present, the degree of hydrological variation has far exceeded the adaptive capacity of the submerged macrophytes, and the catastrophic loss of submerged macrophytes has become a common phenomenon all over the world. Understanding the adaptive process of submerged macrophytes to hydrodynamic variation is the scientific basis for us to reveal the degradation mechanisms of submerged macrophytes and to design guidelines for their protection and restoration in the future. In this study, the cause of hydrodynamic variation in freshwater lakes, its consequences on submerged macrophytes, and the underlying mechanisms for submerged macrophytes to acclimate to the stress were summarized, including reproductive, morphological, and physiological strategies. Further studies on the anatomy

基金项目:国家自然科学基金项目(31670440, 32071537); 云南省应用基础研究计划重点项目(202001BB050021); 中国大学生科研创新创业训练项目(202110673067)

收稿日期:2020-12-24; **网络出版日期:**2022-01-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: panying@ynu.edu.cn

and species-specific responses should be strengthened.

Key Words: submerged macrophytes; hydrodynamic conditions; adaptation; morphology

水动力是决定湖泊理化性质及水生植物生长状况的重要环境因素。但到目前为止,水动力的概念仍很模糊,在湖泊生态学领域其具体包含的内容尚无定论。汇总当前与水生生物相关的研究进展,湖泊水动力主要涉及水位波动、湖泊内部或与外界水交换的速度和均匀度、泥沙淤积与再悬浮等。其中水交换速度指单位时间内湖泊与外界水体间、湖泊内部不同水域间及同一区域不同水层间交换水量的大小^[1],水交换速度直接决定湖流速度。而水交换均匀度为给定周期内,交换水量在不同时段分配的差异,它影响水交换速度随时间变化的格局^[2]。水交换速度和均匀度是决定各类物质在湖泊中输移和扩散的重要因素。泥沙淤积与再悬浮是由水位波动及湖流内部流场变化导致的泥沙淤积或再悬浮过程。

水动力变化对湖泊生态系统各生物类群都有影响,例如鱼类、两栖类、浮游生物等。鱼类完成正常的生长发育、觅食繁殖等生活史需要依靠特定的水动力环境。例如,胭脂鱼(*Myxocyprinus asiaticus*)的生长发育就与水位波动有关^[3]。蝌蚪的发育也受水位调控,水位下降会加速蝌蚪的变态发育,造成新成体小型化^[4]。浮游植物群落特征与水动力的联系则更加密切。研究表明,随着湖流速度(或水交换速度)的增加,绿藻门和硅藻门物种数占群落总物种数的比值增加^[5]。这是因为在水动力迟缓水域,蓝藻易在水体表层堆积,获得竞争优势后发生水华,降低了其它浮游植物的丰富度和多样性;而在水体对流强烈的区域,强烈的垂向混合作用可以有效减少表层蓝藻的密度,从而降低蓝藻水华暴发风险^[6]。水动力对浮游植物的影响远不止如此,研究还发现,藻细胞生理,如藻毒素释放过程也与水动力有关,水动力对水生生物及群落的影响已毋庸置疑^[7]。

事实上,水动力改变还可以直接或间接作用于水生植物的生存、生长与分布,甚至引发植被更替现象^[2]。在各类型水生植物中,沉水植物尤其敏感,因为大部分沉水植物整个植株位于水面之下(开花期除外),植物体与大气环境几乎无直接接触,因此,沉水植物生长所需的光照条件和物质环境很大程度上取决于水动力状况^[1,8]。沉水植物对特定水动力环境的适应是长期演化的结果,所以短期内水动力的强烈改变必然影响植物的正常生长发育。因此,随着全球气候变化和人类活动对水动力影响日益加剧,湖泊沉水植物逐渐减少甚至消失。作为水生生态系统的重要组成部分,沉水植物具有多种生态功能,包括调控生态系统能量循环、维持水生生态系统的结构和功能、净化水质及为其它水生生物提供栖息地等^[9-10]。沉水植物的消退使湖泊由“草型清水态”向“藻型浊水态”转变,生态功能大幅度降低^[11]。

经过长期的适应进化,沉水植物能够一定程度上耐受水动力改变的不利影响,但存在适应上限。了解当前湖泊水动力变化成因,分析水动力变化对沉水植物的影响,揭示沉水植物适应水动力变化的机制是深入认识沉水植物消退过程的理论基础,可以为今后湖泊沉水植物的保护和恢复提供水动力调控方面的依据。因此,本文对以上三方面的研究成果与不足进行总结,并对未来的研究方向进行了展望,以期推动该领域的后续研究。

1 湖泊水动力变化成因

1.1 全球气候变化

在过去的几十年里,全球气候变化强烈,绝大多数河流和湖泊的水动力状况发生了改变。联合国政府间气候变化专门委员会第五次评估报告指出,在 1880 年至 2012 年间,全球海洋和陆地表面平均温度呈直线上升趋势,全球平均温度升高了 0.85℃^[12],并预测 21 世纪的升温趋势仍将继续^[13]。气温升高导致全球范围内降水、蒸散发、水汽及径流状况都发生了变化^[14-16],甚至引发干旱、洪涝等极端气候事件,而这无疑会改变湖泊水位波动模式,影响水交换过程及水沙动态。例如,气候变暖导致加拿大安大略省北部湖泊在过去 20 年间蒸发量上升了 50%,径流量迅速减少,湖泊水交换周期延长了 2—3 倍^[17]。可见,湖泊水动力状况受全球气候

变化影响强烈^[18]。

1.2 人类活动

相比气候变化,人类活动对湖泊水动力的影响更为强烈,主要包括工农业土地利用变化、城市化发展、流域森林植被破坏及水利工程建设等^[19—21]。首先,工农业土地利用变化及城市化发展通过影响流域下垫面性质和水资源分布,极大地改变了湖泊产流与汇流过程^[22]。同时,流域森林砍伐引发的水土流失及围湖造田活动致使湖泊面积及容积缩小、水沙动态发生变化^[23—24]。

更加不容忽视的是水利工程快速发展对湖泊水动力的影响。研究表明,水利工程是长江中下游地区水动力过程的主要驱动因素,尤其是三峡大坝^[25]。Guo 等^[26]人研究了三峡大坝运行后对下游湖泊水动力的影响,发现枯水期大坝蓄水作业导致下游径流减少了 30%,严重扰乱了下游湖泊(如洞庭湖和鄱阳湖)水交换过程与水沙动态。水沙动态是决定洞庭湖等通江湖泊水生植被演替的主要驱动因素,因此,三峡水库通过影响洞庭湖水沙动态,极大地改变了该湖泊水生植被状况^[27—28]。此外,Kingston 等^[29]通过对比澳大利亚 Darling 流域水利工程实施前后生态系统状况,进一步验证了水动力改变对水生生态系统具有负面效应的事实。同时,湖泊是重要的淡水资源库,为了充分利用这些水资源,我国众多湖泊的出水口处都修建了闸门,尤其是水资源缺乏的西部高原地区,如滇池、洱海、抚仙湖等。湖泊水位的人为控制改变了湖泊原有水位波动和水交换过程,破坏了水生生物长期演化才形成的对特定水动力环境的适应性,可能是导致这些湖泊沉水植物退化的重要因素^[30]。

2 湖泊水动力对沉水植物的影响途径和机制

水动力对沉水植物的影响可分为直接作用和间接作用。直接作用主要为过快的水流速度对植株地上和地下组织带来的拉扯伤害,及给植物定植造成的困难。间接作用则指水位波动、慢水交换速度及沉积物再悬浮等过程通过改变水下光强、溶解性氧气(O_2)和二氧化碳(CO_2)浓度、底泥内聚强度、底质营养释放等环境理化特征间接对沉水植物个体、种群和群落特征所产生的影响^[27,31—32]。以下将从这两种影响途径分别进行总结。

2.1 直接影响-快水交换速度和低水交换均匀度的作用

在湖泊入湖口、出湖口,航道及风力强劲的区域,水交换过程快,吞吐流或风生流产生的强大拖曳力成为影响沉水植物生长和分布的重要因素^[33—34]。强水流拖曳力能够直接损毁沉水植物地上组织、不利于繁殖体的定植和萌发、甚至将植株连根拔起^[35]。因此,这些区域沉水植物的生存受到限制,只有定植能力和抗拖曳力能力强的物种能够在此分布,如叶片柔性好且植株矮小的苦草。

根系锚定力与植物定植能力直接相关,指将植株根部从沉积物中拉扯出来所需的最小拉力^[36]。锚定力与根系数量、长度、直径、分布深度及拓扑结构等有关^[37]。如果水流产生的拖曳力超过沉水植物锚定力,就可以将植株连根拔起,相对较小的拖曳力也可以限制植物种子或无性繁殖体的定植,造成沉水植物群落衰退甚至消失^[35]。沉水植物定植能力除了取决于锚定力外,还与底质内聚强度有关。湖泊底质内聚强度远小于陆地土壤,沉水植物根系与底质之间的相互作用力远弱于陆地植物与土壤,定植本身就是限制沉水植物生存的重要因素。湖泊富营养化后,水生动植物大量死亡,残体腐败分解会导致表层底质结构松散,内聚强度进一步下降,沉水植物更加难以定植,这可能是造成富营养化湖泊沉水植物分布下限上移、沉水植被消退的一个重要原因^[37—38]。遗憾的是,该作用易被富营养化过程导致的其它危害掩盖(如蓝藻水华、溶解氧含量降低、水体透明度下降等),所以,当前学术界对植物锚定力与沉水植物分布下限相关性的认识还相当匮乏。而不均匀的水交换过程可以加剧水交换速度的波动,造成特定时段水交换速度过快或过慢,根据“最小限制因子定律”会对沉水植物生长、分布及群落组成产生影响。

2.2 间接影响

2.2.1 水位波动

水动力条件是决定湖泊水体和底质理化特征的重要影响因素,而水位波动是最早被探究的水动力特

征^[39]。水位波动对沉水植物的影响主要与沉水植物低光照适应力^[40], O_2 和 CO_2 获取能力^[41], 及定植能力有关。

高水位对沉水植物影响是显而易见的。首先, 高水位会抑制沉水植物的光合作用, 甚至影响群落结构。随着水位的增加, 沉水植物获取光照的能力不断下降, 一旦下降幅度超过其适应上限(低于光补偿点), 沉水植物将无法生存, 因此, 水下光资源的减少是导致沉水植物广泛消失的重要原因^[42-43]。并且, 不同物种光补偿点不同, 它们对水位波动的响应也不一致, 通过改变种间关系还可能进一步引发群落组成和动态的变化^[44-46]。其次, 高水位抑制了沉水植物获取大气 O_2 和 CO_2 的能力, O_2 和 CO_2 分别是植物进行有氧呼吸和光合作用的物质基础^[1], 因此, 水位波动可以影响沉水植物这两项生理活动, 甚至危害其生存^[1, 47]。尽管沉水植物在光合作用期间有产生 O_2 的能力, 甚至可以从根部向沉积物释放大量 O_2 ^[48], 但在长期弱光条件下植物同样面临缺氧胁迫。根部是植物氧气需求最旺盛的器官, 底质缺氧会严重危害根系的生长, 造成根系变短、根的数量减少(降低根部氧需求并减少放射氧损失), 这些变化必然会降低根系营养吸收能力, 不利植物生长^[49-50]。而水体溶解性 CO_2 是沉水植物光合作用的主要碳源, 如果水环境中溶解性 CO_2 含量低, 那么高水位通过限制大气 CO_2 向水体和底质中的扩散也可以显著降低沉水植物光合速率^[51]。同时, 通过影响沉水植物锚定力, 水位增加可以改变沉水植物群落组成及分布。深层水动力对底质扰动作用弱, 细颗粒悬浮物容易沉降, 沉积物内聚强度弱, 沉水植物不易定植^[35, 37]。如上所述, 增加水位对根系生长的抑制可能会导致沉水植物根系锚定力下降。例如, Zhu 等^[52]初步探讨了影响沉水植物锚定力的环境因素, 发现水位增加引发的根系数量的减少及形态的变化可以显著降低植物锚定力。沉水植物锚定力的变化意味着沉水植物分布区域将会随之变化, 甚至导致群落中锚定力小物种的消失, 最终改变群落组成。此外, 水位增加导致的底泥氧化还原电位的下降可能进一步影响沉积物营养的释放。通常, 厌氧条件会促进厌氧微生物的生长, 促进底质营养物质(如磷)释放, 造成底质营养下降^[53]。上覆水营养物质的增加反过来又会加剧浮游植物的生长、降低水体透明度, 最终导致沉水植物的消退。

低水位对沉水植物的影响同样不容忽视。首先, 水位降低使浅水区沉水植物露出水面, 植物会因缺水死亡。其次, 水位降低提高了水体光照强度, 会导致低光照耐受物种逐渐被竞争优势物种取代, 造成群落结构和多样性的变化^[54]。此外, 沉水植物繁殖策略及繁殖体萌发过程也受水位降低影响^[55-57], 例如, 水位降低导致苦草无性繁殖体数量显著增加, 无性繁殖能力增强, 这可能与其增强浅水区竞争能力有关^[58]。最后, 水位变化对沉水植物的生长型也有一定的选择性。沉水植物的生长型可以分为底栖型、莲座形、直立型和冠层型四类。Middelboe 等^[59]发现冠层型物种(如穗状狐尾藻和眼子菜等)的叶片在茎秆的支撑下可以生长在光照资源更丰富的浅水层, 因此, 这种生长型的沉水植物可以克服深水对光照的削减作用, 能够分布在水位较深的区域, 具有光补偿点和饱和点相对较高的特点。相反, 莲座型物种没有茎秆的支撑, 垂直延展性差, 按照“环境筛选理论”^[60], 通常只能分布在较浅的区域, 或者需要具备光补偿点和光饱和点低的特点。因此, 水位的变化可能造成沉水植物群落不同物种生活史策略选择的失败, 造成沉水植物群落组合的变化。

总之, 水位波动对沉水植物的影响是多方面的, 沉水植物对该变化的适应需要一个长期的过程, 无法一蹴而就。而当前相关职能部门在湖泊管理时却往往忽视这一规律, 采用主动调控水位的方式来恢复沉水植物(如通过出水口闸门控制水位), 效果通常不佳, 还可能带来负面影响, 应该引起重视。

2.2.2 慢水交换速度的影响

在水交换弱的湖泊中, 慢水交换过程虽然不能直接危害沉水植物植株, 但通过改变外界和湖泊间、或湖泊不同区域间物质交换情况, 也可以作用于沉水植物^[61-63], 云南高原湖泊尤其如此。云南典型高原湖泊绝大多数为断陷湖, 具封闭与半封闭特性, 加上汇水区源近流短、降水量少, 导致系统外水交换速度慢。洱海水交换周期为 2.75 年, 滇池外海为 3 年, 抚仙湖更长达 167 年^[20]。正因为如此, 湖泊水流速度也慢, 洱海的平均流速为 5.52 cm/s, 滇池小于 2.1 cm/s, 抚仙湖更小^[52]。近来气候变化及各种引水工程使得这些湖泊(如洱海)的水交换速度进一步减慢^[1]。水交换速度减小降低了湖泊从来水补充溶解性 O_2 和 CO_2 的速度, 及 O_2 和 CO_2 在水

气界面的扩散速度,危害了沉水植物正常光合和呼吸作用^[64–65]。Yuan 等^[1]模拟洱海水动力环境发现,在较低的水交换速度背景下,随着水交换速度进一步降低,底质溶解性 O₂ 含量减少,植物缺氧胁迫增加,根系生长受到抑制,植株生物量积累放缓,表明水交换速度降低可能是导致当前洱海沉水植物消退的一个重要因素。此外,慢水交换速度延长了外源营养盐在湖泊的滞留时间,水体营养盐浓度的提高加速了“草型湖泊”向“藻型湖泊”转变的进程^[66–67]。

而较高的水交换速度带来的水流扰动会引发沉积物再悬浮,降低水体透明度,同样会造成沉水植物定植深度下降、沉水植物生物多样性和分布面积下降等不良后果^[34]。只有适宜的水交换速度一方面足够为深层沉水植物提供 O₂ 和 CO₂,另一方面又不足以引起水体透明度和根系锚定力的太大变化,才最有利于维持沉水植物较高的丰富度和多样性。可见,水交换速度对沉水植物的作用可能满足“中度干扰假说”^[68]。

水交换不均匀意味着极端水交换情况出现的频率高,根据“最小限制因子定律”会由于过快或过慢水交换速度而对沉水植物产生不利影响。例如,Pan 等^[2]发现随着水交换均匀度下降,系统处于慢水交换条件的情况增加,限制了 O₂ 从大气进入水体和底质的速度,同时厌氧状况加快了底质营养释放,这些变化共同抑制了水生植物的生长。考虑到物种耐受力差异,水交换速度和均匀度还可以对沉水植物的续存起筛选作用,降低敏感物种的丰富度,增加耐受物种的比例,进而影响沉水植物群落组成^[67,69]。

3 沉水植物对水动力条件的适应机制

沉水植物生命周期内经常受外界环境干扰,适宜的环境能促进植物的生长发育,而恶劣的环境则抑制植物生长甚至导致其死亡。沉水植物不能主动逃离不利环境,只有不断适应环境变化才能续存。因此,面对水动力变化,沉水植物也具有一定的适应性,可以通过繁殖、形态、生理等特征的调整来克服和缓解这种逆境(表 1),具体如下:

表 1 沉水植物对水动力适应机制

Table 1 Adaptive mechanisms of submerged macrophytes to variation in hydrodynamic performances		
物种 Species	适应策略 Adaptive strategies	文献 References
苦草 <i>Vallisneria natans</i>	形态策略:随着水深增加,苦草由倾向于横向生长(利于占据更多的底质空间)逐渐转变为倾向于垂向生长(利于获取更多光照);	[70]
苦草 <i>Vallisneria natans</i>	繁殖策略:随着水交换速度增加,匍匐茎无性系分株数增加;形态策略:地下生物量分配增加,叶宽和叶长减小;生理策略:植株超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶含量上升;	[71–73]
刺苦草 <i>Vallisneria spinulosa</i>	形态和繁殖策略:水位波动振幅越大,繁殖分配越少,通过增加株高和比叶面积以适应深水位时低光照胁迫;	[74]
马来眼子菜 <i>Potamogeton malaianus</i>	繁殖策略:水位缓慢上升时,植株减少分蘖数以促进地上部分生长;形态策略:植株通过延长叶片长度、降低根冠比等策略接近表层水体以获取更多光照	[75]
龙须眼子菜 <i>Potamogeton pectinatus</i>	形态策略:随水交换速度增加,其枝条密度降低以减弱水流拖拽力	[76]
粉绿狐尾藻 <i>Myriophyllum aquaticum</i>	形态策略:随水交换速度增加,缺氧胁迫减少,植株根长和比根长增大、根直径变小,以吸收更多营养;同时,株高和地上部分生物量分配增加以获取更多光照;	[1,71]
穗状狐尾藻 <i>Myriophyllum spicatum</i>	形态策略:随水交换速度增加,株高和地上部分生物量分配增加以获取更多二氧化碳;	[71]
菹草 <i>Potamogeton crispus</i>	生理策略:随水深增加,叶绿素含量显著增加,以克服低光照胁迫;	[77]
黑藻 <i>Hydrilla verticillata</i>	形态策略:随水交换速度增加,缺氧胁迫减少,根长和比根长增大,根直径变小,以吸收更多营养;	[1]
水蕴草 <i>Elodea densa</i>	生理策略:随水流拖曳力提高,植株生物硅和木质素含量增加,从而提高地上部分机械强度	[78]

3.1 繁殖对策

沉水植物主要有营养繁殖和有性繁殖两种繁殖方式,在环境胁迫下(如快水交换速度),种子传粉、受精

及萌发易受阻碍,而营养繁殖无以上困难,往往成为逆境下主要繁殖方式。可见,环境胁迫下,植物繁殖方式可能发生变化,这种策略是沉水植物维持群落稳定的重要手段^[79]。例如,苦草、黑藻、菹草等沉水植物在成熟期能够形成一种特化的营养繁殖体“冬芽”(芽孢体),可以长时间忍耐不利环境(如低温),环境适宜后再进行萌发。但是,“冬芽”相比有性繁殖需要消耗更多的物质和能量,因此,逆境下“冬芽”的形成与母株生长状况有关,而影响母株生长状况的各种环境要素如光照、水深及底泥中的营养物质含量都受水动力影响,因此,沉水植物“冬芽”形成也受水动力变化掣肘^[57]。

此外,大部分沉水植物还可以通过匍匐茎克隆繁殖,长出无性克隆分株,该无性分株直接与母体相连,避免了在新环境下重新定植的需要^[80],能够有效避免水流拖曳力对定植的阻碍,因此能够让其更好的适应强水动力胁迫^[81]。例如,Pan 等^[71]最新的研究发现,随着水交换速度的增加,苦草通过匍匐茎产生无性克隆株的能力逐渐增强;并且,不同物种该调整能力有差异,从而导致种间关系随水交换速度增加而不断改变。但是,克隆繁殖株的形成不利于植物向上生长,因此,光资源减少时,苦草沉水植物会减少克隆繁殖及横向生长投入,而增加垂直生长所需投入以获取更多光资源^[70]。可见,沉水植物繁殖策略的选择还取决于环境条件。总之,沉水植物可以通过繁殖策略的选择及调整让后代度过不利的水动力环境,但该策略有其适应的极限,且受环境条件调控。

3.2 形态学对策

形态可塑性是沉水植物适应水动力变化的重要生存策略,研究表明,在强水动力区,沉水植物为了降低水流拖拽造成的物理伤害,除了增加叶片柔韧性外,主要通过茎叶形态调整以减少与水体的接触面积达到减弱拖曳力的目的,或通过根系形态调整来避免被强水流连根拔起^[82-83]。一些沉水植物通过减少叶片数量、形成短窄叶片来减少与水体的接触面,从而减弱水流拖曳伤害^[84]。例如,Jin^[72]等最近发现,苦草叶宽和叶长随水流速度增加不断减小,地上部分生物量百分比相应减少。而龙须眼子菜枝条密度与水流速度密切相关,随着流速增加,其枝条密度降低以减弱水流拖曳力^[76]。而弱水动力区,沉水植物也主要依靠形态可塑性克服水位波动、溶解性 O₂ 和 CO₂ 浓度,营养盐浓度等变化带来的不利影响^[85-86]。例如,刺苦草^[74]、马来眼子菜^[75]、菹草^[77]等沉水植物可以通过减少分蘖数、延长叶片长度、降低根冠比等策略接近表层水体以获取更多光照。尽管如此,如果水位上升过快,沉水植物仍无法迅速适应^[87]。

其次,沉水植物通过形态可塑性克服缺氧胁迫的证据已经很多。研究表明,当水交换速度或水交换均匀度下降,植物将面临缺氧胁迫,耐性物种可以通过根系变短变粗来减少放射氧损失、形成通气组织提高氧气输送能力、增加地上部分生物量分配以接近表层水体获取更多氧气等措施来抵抗缺氧胁迫^[1-2,88]。但正如之前分析,该策略引发了适应缺氧胁迫和维持营养吸收能力的权衡,因此,植物根系的形态适应策略也存在适应的上限,且因物种而异,这可能是造成沉水植物分布和群落组成变化的重要原因^[89-90]。

最后,当底质有机物含量较低时,水交换速度过低会导致沉水植物无法从系统外得到足够的 CO₂,危害沉水植物的正常生长。此时,沉水植物可以通过增加比叶面积来提高 CO₂ 吸收能力,减少根直径以增加地上部分生物量分配(尤其是叶生物量分配以增加 CO₂ 吸收面积)等策略来适应该胁迫,并且该形态调整能力与沉水植物的种间竞争能力正相关^[71]。

3.3 生理生化对策

目前关于沉水植物生理生化适应机制的研究还不多见,仅有的研究表明,较快的水流速度下,沉水植物可以通过组织成分的调整增加植物体机械强度以抵抗水流拉扯^[79]。例如,木质素和生物硅能够增加植物细胞壁强度和细胞防渗力,因此,水蕴草等沉水植物为了提高地上部分机械强度,植株生物硅和木质素含量随水流拖曳力提高而增加^[78]。

而较慢的水动力条件下,沉水植物也可以通过生理生化调整克服低光照、缺氧和低营养等环境胁迫。低光照条件下,提高叶绿体基粒和叶绿素 b 的含量、调节光合酶含量可以有效提高沉水植物光能利用率。例如,陈正勇等^[77]发现水深增加后,菹草的叶绿素含量显著增加。其次,调整叶片植株超氧化物歧化酶和过氧化氢

酶含量、转化淀粉为可溶性糖、提高根系细胞乙醇脱氢酶活性等是沉水植物适应缺氧胁迫的有效手段^[2,49,73]。

通过以上繁殖、形态和生理策略,沉水植物能够一定程度上适应水动力的变化。但是,受资源限制,植物在提高某一性状适应性的同时,必定以牺牲其它性状适应性为代价,因此沉水植物不同策略之间存在权衡关系,需要特别注意^[2]。

4 展望

文献汇总后可知,虽然近年来湖泊水文学取得了较大发展,但关于湖泊水动力的研究仍然不够深入,且以下两方面的工作尤其缺乏,亟需开展:

(1) 沉水植物适应水动力变化的解剖学策略研究不足

植物解剖学可以在微观层面解释植物形态与环境变化之间的联系,是一种重要的植物形态生理分析手段^[91]。但当前针对沉水植物响应水动力变化的研究鲜有涉及植物解剖学方面。对不同沉水植物物种、或同一物种不同水动力条件下的微观结构进行观测,不仅有利于进一步揭示沉水植物水动力适应机制,还可以一定程度上加强对物种分布差异的认识,这将有助于更系统地揭示沉水植物群落变化机制,为沉水植物群落修复提供理论依据。

(2) 不同沉水植物水动力忍耐阈值需要进一步明确

基于物种忍耐力的差异,不同物种对水动力的适应性不同,这种差异会造成水动力改变后沉水植物群落特征发生变化^[71,92]。虽然当前的研究已经从水位梯度、水交换速度与均匀度等水动力要素评估了沉水植物的适应性,但不同物种对这些水动力条件的忍耐阈值仍然模糊。因此识别不同沉水植物对水动力变化的耐受限度,有利于更科学地预测未来沉水植物分布规律和群落演替动态。

此外,水体富营养化、气候变化及水体污染等环境问题与水动力要素协同互作对沉水植物影响的研究几乎没有。只有对这些环境影响因素全面分析,才能得出水动力变化具体的影响过程及机制。

参考文献 (References):

- [1] Yuan D Y, Meng X H, Duan C Q, Wei Z H, Gao W, Chang J J, Lu X J, Pan Y. Effects of water exchange rate on morphological and physiological characteristics of two submerged macrophytes from Erhai Lake. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(24): 12750-12760.
- [2] Pan Y, Jin L, Wei Z H, Yang S K, Qian L, Liu C E, Duan C Q, Sun S C. Experimental evidence that water-exchange unevenness affects individual characteristics of two wetland macrophytes *Phalaris arundinacea* and *Polygonum hydropiper*. *Ecological Indicators*, 2019, 107: 105617.
- [3] Cao L, Li Y, An R D, Wang Y M, Li K F, Buchmann K. Effects of water depth on GBD associated with total dissolved gas supersaturation in Chinese sucker (*Myxocyprinus asiaticus*) in upper Yangtze River. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 6828.
- [4] Gascon C, Travis J. Does the spatial scale of experimentation matter? A test with tadpoles and dragonflies. *Ecology*, 1992, 73(6): 2237-2243.
- [5] 陈伟民, 陈宇炜, 秦伯强, 高锡芸, 高光, 季江, 许秋瑾. 模拟水动力对湖泊生物群落演替的实验. *湖泊科学*, 2000, 12(4): 343-352.
- [6] 吴挺峰, 朱广伟, 秦伯强, 丁艳青, 吴善锋. 前期风场控制的太湖北部湖湾水动力及对蓝藻水华影响. *湖泊科学*, 2012, 24(3): 409-415.
- [7] 张宏亮, 解孟平, 田伟, 汤祥明. 水动力扰动方式对富营养化湖泊藻毒素的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(3): 909-919.
- [8] González Sagrario M A, Jeppesen E, Gomà J, Søndergaard M, Jensen J P, Lauridsen T, Landkildehus F. Does high nitrogen loading prevent clear-water conditions in shallow lakes at moderately high phosphorus concentrations? *Freshwater Biology*, 2005, 50(1): 27-41.
- [9] Scheffer M, Straile D, van Nes E H, Hosper H. Climatic warming causes regime shifts in lake food webs. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(7): 1780-1783.
- [10] Søndergaard M, Johansson L S, Lauridsen T L, Jørgensen T B, Liboriussen L, Jeppesen E. Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater Biology*, 2010, 55(4): 893-908.
- [11] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, 413(6856): 591-596.
- [12] Hua S S, Liang J, Zeng G M, Xu M, Zhang C, Yuan Y J, Li X D, Li P, Liu J Y, Huang L. How to manage future groundwater resource of China under climate change and urbanization: an optimal stage investment design from modern portfolio theory. *Water Research*, 2015, 85: 31-37.
- [13] 沈永平, 王国亚. IPCC 第一工作组第五次评估报告对全球气候变化认知的最新科学要点. *冰川冻土*, 2013, 35(5): 1068-1076.
- [14] Milly P C D, Wetherald R T, Dunne K A, Delworth T L. Increasing risk of great floods in a changing climate. *Nature*, 2002, 415(6871): 514-517.

- [15] IPCC. Climate Change 2013 - The Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [16] Kramer R J, Bounoua L, Zhang P, Wolfe R E, Huntington T G, Imhoff M L, Thome K, Noyce G L. Evapotranspiration trends over the eastern United States during the 20th century. *Hydrology*, 2015, 2(2): 93-111.
- [17] Schindler D W, Bayley S E, Parker B R, Beaty K G, Cruikshank D R, Fee E J, Schindler E U, Stainton M P. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *Limnology and Oceanography*, 1996, 41(5): 1004-1017.
- [18] Magnuson J J, Webster K E, Assel R A, Bowser C J, Dillon P J, Eaton J G, Evans H E, Fee E J, Hall R I, Mortsch L R, Schindler D W, Quinn F H. Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. *Hydrological Processes*, 1997, 11(8): 825-871.
- [19] Li S N, Wang G X, Deng W, Hu Y M, Hu W W. Influence of hydrology process on wetland landscape pattern: a case study in the Yellow River Delta. *Ecological Engineering*, 2009, 35(12): 1719-1726.
- [20] 李景保, 代勇, 欧朝敏, 彭鹏, 邓楚雄. 长江三峡水库蓄水运用对洞庭湖水沙特性的影响. *水土保持学报*, 2011(03): 215-219.
- [21] Mango L M, Melesse A M, McClain M E, Gann D, Setegn S G. Land use and climate change impacts on the hydrology of the upper Mara River Basin, Kenya: results of a modeling study to support better resource management. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2011, 15(7): 2245-2258.
- [22] Russell J M, McCoy S J, Verschuren D, Bessems I, Huang Y. Human impacts, climate change, and aquatic ecosystem response during the past 2000 yr at Lake Wandakara, Uganda. *Quaternary Research*, 2009, 72(3): 315-324.
- [23] Donders T H, Wagner F, Visscher H. Quantification strategies for human-induced and natural hydrological changes in wetland vegetation, southern Florida, USA. *Quaternary Research*, 2005, 64(3): 333-342.
- [24] Tullos D. Assessing the influence of environmental impact assessments on science and policy: an analysis of the Three Gorges Project. *Journal of Environmental Management*, 2009, 90 Suppl 3: S208-S223.
- [25] Hu Q, Feng S, Guo H, Chen G Y, Jiang T. Interactions of the Yangtze river flow and hydrologic processes of the Poyang Lake, China. *Journal of Hydrology*, 2007, 347(1/2): 90-100.
- [26] Guo H, Hu Q, Zhang Q, Feng S. Effects of the Three Gorges Dam on Yangtze River flow and river interaction with Poyang Lake, China: 2003-2008. *Journal of Hydrology*, 2012, 416-417: 19-27.
- [27] Pan Y, Zhang H, Li X, Xie Y H. Effects of sedimentation on soil physical and chemical properties and vegetation characteristics in sand dunes at the Southern Dongting Lake region, China. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 36300.
- [28] Pan Y, Xie Y H, Chen X S, Li F. Effects of flooding and sedimentation on the growth and physiology of two emergent macrophytes from Dongting Lake wetlands. *Aquatic Botany*, 2012, 100: 35-40.
- [29] Kingston D G, Thompson J R, Kite G. Uncertainty in climate change projections of discharge for the Mekong River Basin. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2011, 15(5): 1459-1471.
- [30] Reed J M, Leng M J, Ryan S, Black S, Altınışıl S, Griffiths H I. Recent habitat degradation in karstic Lake Uluabat, western Turkey: a coupled limnological-palaeolimnological approach. *Biological Conservation*, 2008, 141(11): 2765-2783.
- [31] Luhar M, Nepf H M. Flow-induced reconfiguration of buoyant and flexible aquatic vegetation. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(6): 2003-2017.
- [32] Baattrup-Pedersen A, Larsen S E, Riis T. From expert judgement to supervised classification: a new approach to assess ecological status in lowland streams. *Science of the Total Environment*, 2013, 447: 116-122.
- [33] Coops H, Geilen N, van der Velde G. Distribution and growth of the helophyte species *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris* in water depth gradients in relation to wave exposure. *Aquatic Botany*, 1994, 48(3/4): 273-284.
- [34] Van Zuidam B G, Peeters E T H M. Wave forces limit the establishment of submerged macrophytes in large shallow lakes. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(5): 1536-1549.
- [35] Riis T, Hawes I. Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake. *Freshwater Biology*, 2003, 48(1): 75-87.
- [36] Goodman A M, Ennos A R. The effects of mechanical stimulation on the morphology and mechanics of maize roots grown in an aerated nutrient solution. *International Journal of Plant Sciences*, 2001, 162(4): 691-696.
- [37] 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.
- [38] Sand-Jensen K, Møller C L. Reduced root anchorage of freshwater plants in sandy sediments enriched with fine organic matter. *Freshwater Biology*, 2014, 59(3): 427-437.

- [39] Bowler J M, Hamada T. Late quaternary stratigraphy and radiocarbon chronology of water level fluctuations in Lake Keilambete, Victoria. *Nature*, 1971, 232(5309): 330-332.
- [40] Vervuren P J A, Blom C W P M, De Kroon H. Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 135-146.
- [41] Ferreira C S, Piedade M T F, Franco A C, Gonçalves J F C, Junk W J. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany*, 2009, 90(3): 246-252.
- [42] Collier C J, Waycott M, McKenzie L J. Light thresholds derived from seagrass loss in the coastal zone of the northern Great Barrier Reef, Australia. *Ecological Indicators*, 2012, 23: 211-219.
- [43] 邹丽莎, 聂泽宇, 姚笑颜, 施积炎. 富营养化水体中光照对沉水植物的影响研究进展. *应用生态学报*, 2013, 24(7): 2073-2080.
- [44] Li W, Cao T, Ni L Y, Zhang X L, Zhu G R, Xie P. Effects of water depth on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of five submersed macrophytes in an *in situ* experiment. *Ecological Engineering*, 2013, 61: 358-365.
- [45] 周红, 任久长, 蔡晓明. 沉水植物昼夜光补偿点及其测定. *环境科学学报*, 1997, 17(2): 256-258.
- [46] Kankanamge C E, Matheson F E, Riis T. Shading may alter the colonization pattern and dominance between two invasive submersed aquatic plant species. *Aquatic Ecology*, 2020, 54(3): 721-728.
- [47] Wang P, Zhang Q, Xu Y S, Yu F H. Effects of water level fluctuation on the growth of submersed macrophyte communities. *Flora*, 2016, 223: 83-89.
- [48] Sand-Jensen K, Prahll C, Stokholm H. Oxygen release from roots of submersed aquatic macrophytes. *Oikos*, 1982, 38(3): 349-354.
- [49] Li Y Z, Xie Y H, Ren B, Luo W B, Huang J S. Oxygen enhances the recovery of *Potamogeton maackianus* from prolonged exposure to very low irradiance. *Aquatic Botany*, 2007, 86(3): 295-299.
- [50] Xie Y H, Luo W B, Ren B, Li F. Morphological and physiological responses to sediment type and light availability in roots of the submersed plant *Myriophyllum spicatum*. *Annals of Botany*, 2007, 100(7): 1517-1523.
- [51] Dölger E, Heidbüchel P, Schumann T, Mettler-Altmann T, Hussner A. Interactive effects of nitrate concentrations and carbon dioxide on the stoichiometry, biomass allocation and growth rate of submersed aquatic plants. *Freshwater Biology*, 2017, 62(6): 1094-1104.
- [52] Zhu C J, Liang Q, Yan F, Hao W L. Reduction of waste water in Erhai Lake based on MIKE21 hydrodynamic and water quality model. *The Scientific World Journal*, 2013, 2013: 958506.
- [53] Gächter R, Meyer J S. The role of microorganisms in mobilization and fixation of phosphorus in sediments. *Hydrobiologia*, 1993, 253(1/3): 103-121.
- [54] Zhang X K, Liu X Q, Ding Q Z. Morphological responses to water-level fluctuations of two submersed macrophytes, *Myriophyllum spicatum* and *Hydrilla verticillata*. *Journal of Plant Ecology*, 2013, 6(1): 64-70.
- [55] 连光华, 张圣照. 伊乐藻等水生高等植物的快速营养繁殖技术和栽培方法. *湖泊科学*, 1996, 8(S1): 11-16.
- [56] 李文朝, 连光华. 几种沉水植物营养繁殖体萌发的光需求研究. *湖泊科学*, 1996, 8(S1): 25-29.
- [57] Korschgen C E, Green W L, Kenow K P. Effects of irradiance on growth and winter bud production by *Vallisneria americana* and consequences to its abundance and distribution. *Aquatic Botany*, 1997, 58(1): 1-9.
- [58] Kang C X, Dai X Z, Tong Z G, Shen Y L. Effects of water depth and sediment nutrients on *Vallisneria spinulosa* in Lake Poyang. *Journal of Freshwater Ecology*, 2019, 34(1): 263-272.
- [59] Middelboe A L, Markager S. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 1997, 37(3): 553-568.
- [60] Poff N L. Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 1997, 16(2): 391-409.
- [61] Madsen T V, Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 1991, 41(1/3): 5-40.
- [62] Herlina, Jirka G H. Experiments on gas transfer at the air-water interface induced by oscillating grid turbulence. *Journal of Fluid Mechanics*, 2008, 594: 183-208.
- [63] Barko J W, Smart R M. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*, 1981, 51(2): 219-236.
- [64] Chatelain M, Guizien K. Modelling coupled turbulence-dissolved oxygen dynamics near the sediment-water interface under wind waves and sea swell. *Water Research*, 2010, 44(5): 1361-1372.
- [65] Jirka G H, Herlina H, Niepelt A. Gas transfer at the air-water interface: experiments with different turbulence forcing mechanisms. *Experiments in Fluids*, 2010, 49(1): 319-327.
- [66] Lovley D R. Anaerobes into heavy metal: dissimilatory metal reduction in anoxic environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(6): 213-217.

- [67] 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.
- [68] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [69] French T, Chambers P. Habitat partitioning in riverine macrophyte communities. *Freshwater Biology*, 1996, 36(3): 509-520.
- [70] 符辉, 袁桂香, 曹特, 倪乐意, 张霄林. 水深梯度对苦草 (*Vallisneria natans*) 克隆生长与觅食行为的影响. *湖泊科学*, 2012, 24(5): 705-711.
- [71] Pan Y, Yuan D Y, Wu Q H, Jin L, Xie M L, Gu Y, Duan C Q. Effect of water exchange rate on interspecies competition between submerged macrophytes: functional trait hierarchy drives competition. *Plant and Soil*, 2021, 466(1): 631-647.
- [72] Jin L, Gu Y, Yang T M, Wu Q H, Yuan D Y, Xie M L, Chang S T, Pan Y. Relationships between allometric patterns of the submerged macrophyte *Vallisneria natans*, its stoichiometric characteristics, and the water exchange rate. *Ecological Indicators*, 2021, 131: 108120.
- [73] Li Q, Gu P, Ji X Y, Li H M, Zhang J B, Zheng Z. Response of submerged macrophytes and periphyton biofilm to water flow in eutrophic environment: plant structural, physicochemical and microbial properties. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 189: 109990.
- [74] Li L, Ding M M, Jeppesen E. Variation in growth, reproduction, and resource allocation in an aquatic plant, *Vallisneria spirulosa*: The influence of amplitude and frequency of water level fluctuations. *Aquatic Sciences*, 2020, 82(4): 81.
- [75] 翟水晶, 胡维平, 邓建才, 陈桥, 韩红娟, 刘伟龙. 不同水深和底质对太湖马来眼子菜 (*Potamogeton malaianus*) 生长的影响. *生态学报*, 2008, 28(7): 3035-3041.
- [76] 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.
- [77] 陈正勇, 王国祥, 吴晓东, 王立志, 徐伟伟, 俞振飞. 不同水深条件下菹草 (*Potamogeton crispus*) 的适应对策. *湖泊科学*, 2011, 23(6): 942-948.
- [78] Schoelynck J, Puijalon S, Meire P, Struyf E. Thigmomorphogenetic responses of an aquatic macrophyte to hydrodynamic stress. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 43.
- [79] Bornette G, Puijalon S. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences*, 2011, 73(1): 1-14.
- [80] 肖克炎, 于丹. 克隆种群的有关概念在水生植物中应用和研究进展. *水生生物学报*, 2008, 32(6): 920-925.
- [81] Weisner S E B, Strand J A. Rhizome architecture in *Phragmites australis* in relation to water depth: Implications for within-plant oxygen transport distances. *Folia Geobotanica*, 1996, 31(1): 91-97.
- [82] Doyle R D. Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana*. *Freshwater Biology*, 2001, 46(3): 389-397.
- [83] 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.
- [84] Schutten J, Davy A J. Predicting the hydraulic forces on submerged macrophytes from current velocity, biomass and morphology. *Oecologia*, 2000, 123(4): 445-452.
- [85] Strand J A, Weisner S E B. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, 2001, 89(2): 166-175.
- [86] Li L, Bonser S P, Lan Z C, Xu L G, Chen J K, Song Z P. Water depth affects reproductive allocation and reproductive allometry in the submerged macrophyte *Vallisneria natans*. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 16842.
- [87] Cao Y, Zhi Y W, Jeppesen E, Li W. Species-specific responses of submerged macrophytes to simulated extreme precipitation: a mesocosm study. *Water*, 2019, 11(6): 1160.
- [88] Li F, Pan Y, Xie Y H, Chen X S, Deng Z M, Li X, Hou Z Y, Tang Y. Different roles of three emergent macrophytes in promoting sedimentation in Dongting Lake, China. *Aquatic Sciences*, 2016, 78(1): 159-169.
- [89] Xie Y H, An S Q, Yao X, Xiao K Y, Zhang C. Short-time response in root morphology of *Vallisneria natans* to sediment type and water-column nutrient. *Aquatic Botany*, 2005, 81(1): 85-96.
- [90] Lamberti-Raverot B, Puijalon S. Nutrient enrichment affects the mechanical resistance of aquatic plants. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(17): 6115-6123.
- [91] 王勇, 梁宗锁, 龚春梅, 韩蕊莲, 于靖. 干旱胁迫对黄土高原 4 种蒿属植物叶形态解剖学特征的影响. *生态学报*, 2014, 34(16): 4535-4548.
- [92] 朱金格, 胡维平, 刘鑫, 邓建才. 湖泊水动力对水生植物分布的影响. *生态学报*, 2019, 39(2): 454-459.