

# 干旱区水力提升的生态作用

何兴东, 高玉葆\*

(南开大学生命科学学院, 天津 300071)

**摘要:** 水力提升是某些植物通过深层根系从较湿的深层土壤中吸取水分再通过浅层根系在较干的浅层土壤中释出的过程。水力提升所释出水量及其释出过程具有积极的生态学意义, 它不但为伴生植物提供新的水源、改善其邻近植物的蒸腾作用、缓解水分亏缺、提高水分利用效率, 而且促进植物的养分吸收、促进上层干土中分解、硝化和矿化等生化过程, 尤其是发生在克隆植物植株间的水分共享这种特殊的水力提升, 还影响群落的形成。然而, 对于一般的水力提升而言, 水力提升所释出水量到底有多少, 其生态学作用有多大, 有待深入研究。结合研究实践认为, 要研究水力提升具有多大的生态学作用, 必须准确地区分水力提升的水量和毛管水的上升水量。还建议了研究水力提升新的研究方法。

**关键词:** 水力提升; 生态作用; 干旱区; 水分共享

## Discussion on ecological role of hydraulic lift in arid region

HE Xing-Dong, GAO Yu-Bao (College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(5): 996~1002.

**Abstract:** An effort has been made to review the ecological role of hydraulic lift and discuss the existing questions in the research field. Hydraulic lift is the process by which some deep-rooted plants take in water from deeper soil layers and exclude that into shallower, drier soil layers. According to the published papers, hydraulic lift is of important ecological significance. Hydraulically lifted water (HLW) can benefit the plant that lifts it as well as benefit neighboring plants. Hydraulic lift not only provides new water resource, improves transpiration and postpones water deficit, increases water use efficiency for accompanying plants, but also promotes nutrient absorption of hydraulic lifter and accelerates the process of biochemical cycle, such as catabolism, nitrification and mineralization. Especially, water sharing that takes place in inter-ramet of colonial plant, acting as a kind of special hydraulic lift, influences the formation of communities. The volume of HLW can be such that it might influence seasonal water balances of individuals, communities, or even ecosystems. If this phenomenon is widespread, it should be incorporated into models of competitive interactions, as well as ecosystem process models and water budgets. Hydraulic lift, therefore, is a potentially important ecosystem process.

Although there are many evidences of discovering hydraulic lift, how many the volume of HLW is there? Although hydraulic lift is actually existent as a physiological phenomenon for some plants, how to

**基金项目:** 国家重点基础研究发展规划资助项目 (G2000018601)

**收稿日期:** 2002-05-10; **修订日期:** 2002-10-20

**作者简介:** 何兴东 (1964~), 男, 宁夏人, 博士, 主要从事胁迫与干扰和植被过程研究. E-mail: xingd@nankai.edu.cn

\* **通讯作者** Author for correspondence, E-mail: ybgao@nankai.edu.cn

**Foundation item:** National Key Basic Research Special Foundation Project (G2000018601)

**Received date:** 2002-05-10; **Accepted date:** 2002-10-20

**Biography:** HE Xing-Dong, Ph. D., mainly engaged in the influence of stress and disturbance on vegetation process. E-mail: xingd@nankai.edu.cn

value its ecological role correctly? The key to discuss these questions is to distinguish HLW and capillary water in soil accurately, which is an essential condition to study hydraulic lift and is also a basis on estimating its ecological role. In the arid region (including semi-arid region), strong evaporation makes capillary action in soil intensive in day. When air temperature drops quickly and soil temperature drops slowly at night, capillary water accumulates in shallower soil layers and makes water content in soil high there. In an experiment of ours, a phenomenon was observed, i. e., water content in the soil of 20cm deep increased obviously running 10 whole days at night after *Calligonum caput-medusae* Schrenk was irrigated 5 whole days with basin irrigation in an irrigation period in the hinterland of Taklimakan Dessert. This illustrates the plant may be a hydraulic lifter, but the increased water content contained some capillary water surely. Therefore, choosing adequate method to research hydraulic lift is necessary. After three kinds of methods to study hydraulic lift were reviewed, we found most of them cannot distinguish HLW and capillary water in soil accurately. In order to determine HLW accurately and estimate the ecological role of hydraulic lift correctly, a new method was put forward in the paper. The purpose is promoting the research of hydraulic lift in the future.

**Key words:** hydraulic lift; ecological role; arid region; water sharing

文章编号:1000-0933(2003)05-0996-07 中图分类号:S152.7,S154.1,S157 文献标识码:A

水力提升(Hydraulic lift)这一术语由 Caldwell 和 Richards 于 1987 年首次予以定义<sup>[1,2]</sup>,但水力提升这一现象早在 1929 年 Breazeale 等人就已经报道<sup>[3~5]</sup>。国外在未提出水力提升这一术语以前,这一现象有的文献称作释水现象(Water uptake and release)<sup>[6]</sup>,有的文献称作水分负向流(Negative water transport)<sup>[7,8]</sup>。在我国,有的学者将其称作提水作用<sup>[9~13]</sup>,有的学者将其称作根水倒流<sup>[14]</sup>,有的学者将其称作水力提升<sup>[15~17]</sup>,本文沿用这一术语的英语直译——水力提升。

水力提升这一现象自发现以来,受到了植物生理学、农学、生态学等领域研究者的高度重视,并取得了重要的进展。尽管已有许多证据表明水力提升现象确实存在,但许多学者对其存在量有多大,是否具有意义仍持怀疑态度<sup>[18]</sup>。本文结合野外观测实验结果认为,借水力提升在植物根系外释出水量的生态作用有多大,需要进行深入地探讨。

## 1 水力提升的概念及其生态学作用

水力提升是某些植物通过深层根系从较湿的深层土壤中吸取水分再通过浅层根系在较干的浅层土壤中释出的过程<sup>[1,19]</sup>。

显然,水力提升不同于土壤毛管水的上升。土壤毛管水上升的动力是土壤蒸发,白天土壤表层蒸发后大量失水,土壤中的悬着水和支持毛管水沿土壤水势梯度不断向失水的土壤表层补充。而水力提升是根系水分进入低水势土壤层的被动运动<sup>[20]</sup>,它的特征是夜间浅层根系周围土壤水势增高<sup>[1,2,6,21,22]</sup>。

从植物生理代谢角度来讲,植物通常在根系附着的土壤中分泌一些有机酸等物质,同时也有水分释出,这因不同植物而程度不同。尤其在干旱区,为了适应环境胁迫,植物不但在形态结构、生态习性方面表现出特殊的适应,而且在植物生理方面现出特殊的适应性反应<sup>[23]</sup>。个别植物根系将深层土壤水提升后又在浅层较为干燥的土壤中释出,这在理论上是可能的。据 Caldwell 统计,截止 1998 年,发现具有水力提升功能的植物有 27 种<sup>[20]</sup>,如塔马鲁加尔牧豆树(*Prosopis tamarugo*)<sup>[6]</sup>、糖槭(*Acer saccharum*)<sup>[21]</sup>、三齿蒿(*Artimisia tridentata*)<sup>[2]</sup>、蓝栎(*Quercus douglasii*)<sup>[24]</sup>、野牛结缕草(*Buffalo zoysiagrass*)和麦椰氏结缕草(*Meyer zoysiagrass*)<sup>[25]</sup>、百慕大草<sup>[26]</sup>(*Bermudagrass*)和梨果仙人掌<sup>[27]</sup>(*Opuntia ficus-indica*)等,此外,沙地柏(*Sabina vulgaris*)和油蒿(*Artimisia ordosica*)也具有这种潜力<sup>[28]</sup>。

目前,国内外关于水力提升的报道较多<sup>[1,2,6,11~13,19~22,24,29~31]</sup>,有关水力提升生态学作用的综述也有报道<sup>[14,19]</sup>。就水力提升生态学作用而言,由于土壤的环境异质性,某些植物通过改变水分吸收的空间格局来响应根区土壤水分的异质性,处在高湿度土壤中的根系吸收较多的水分以补偿低湿度土壤中根系吸收

水分的不足<sup>[16]</sup>,这表现在有些深根性植物可以将深层土壤水(甚至是浅层地下水)通过根系提升到浅根系植物的根际圈后释放到土壤中供浅根性植物吸收利用<sup>[1,2,19]</sup>。有些植物浅层根系吸收的水分通过延伸的根系输送到深层后再释放到土壤中保存起来供其他深根性植物利用,这样就会提高降水的利用率,改善其邻近植物的蒸腾作用,缓解水分亏缺<sup>[2,22]</sup>。现就水力提升的生态作用简述如下。

Horton 和 Hart<sup>[19]</sup>从个体尺度、群落尺度和生态系统尺度条列了水力提升的生态学作用,认为水力提升的生态学作用主要是有助于水分传输,可能是邻近植物的一个重要水源,能够极大地促进植物的生长,对净第一性生产力、生态系统的养分循环和水分平衡有重要的影响。具体而言,在个体尺度上,它改变了土壤水分分布,减少了气孔关闭或增加了蒸腾,由于较大的蒸腾而增加了碳收益;在群落尺度上,它增加了水力提升植物的竞争能力,增加了邻近非水力提升植物的竞争能力,改变了群落组成和分布格局;在生态系统尺度上,改变了生态系统的水分平衡,由于植物个体较大的碳收益而增加了净第一性生产力,由于加强了根际交换过程而改变了养分循环。

管秀娟和赵世伟<sup>[14]</sup>从水力提升的生理生态学、营养学和育种学 3 个方面的意义进行了阐述。在生理生态学方面,水力提升的水量不仅对深根植物蒸腾而且对不发生水力提升但利用其释出水分的浅根植物的蒸腾有重要的作用,在调节生态系统水分平衡方面有重要的作用,由于水力提升使得水分利用效率的提高对维持浅根性植物生存有重要的作用,并且应重视水力提升对 SPAC 内水分运输的贡献,因而在旱地农业生产中,具有水力提升功能的深根植物与浅根植物套种、草—粮带状间作,将是充分利用干旱半干旱地区土壤养分和自然降雨资源的一种有效途径;在营养学方面,水力提升对根际过程和植物养分吸收有一定的作用,促进了上层干土中分解、硝化和矿化等生化过程,根据水力提升时量,探索适宜的施肥和耕作技术,壮根壮苗,扩大吸水深度,充分利用深层储水,可以缓解干旱半干旱地区土体中“上干下湿、上肥下瘦”的水肥空间错位,达到协调或部分协调旱地水肥关系的目的;在育种学方面,由于同一作物不同品种间水力提升的能力有差别,因而可将水力提升功能作为作物抗旱能力的一个指标,寻找具有水力提升功能作物品种的遗传基因,应用生物工程技术改良作物品种。

发生在克隆植物植株间的水分共享是水力提升的一种特例。水分共享是指植物体不同部位间交换水分资源的过程<sup>[32]</sup>。克隆植物的母株将较深土层中水分提升至表层供分蘖株利用而发生水分共享。在对塔克拉玛干沙漠拐枣(*Calligonum taklamakanensis*)的调查<sup>[33]</sup>发现,一条长 6.2 m 的水平根上共有 36 株根蘖苗,有 1 年生、2 年生和 3 年生的,但全没有单独生根,它们共同着生于一条较粗的水平根,这条水平根一端连接母株,另一端根梢部则垂直扎入沙层中,显然这是一种典型的克隆植物植株间水分共享,这在其他植物上也可见到<sup>[34,35]</sup>。可见,发生在克隆植物植株间的水分共享这种特殊的水力提升还影响着群落的形成。

如上所述,水力提升作为一种植物生理现象是存在的,并具有积极的生态学作用。但是水力提升的所有生态学作用皆依赖于水力提升所释出水量,除了克隆植物水分共享这种特殊的水力提升之外,那么测定水力提升植株所在地段地下水位有多深?水力提升在根系外的释出水量有多少?如何区分土壤毛管水上升量和水力提升释出水量?同群落内的邻近植物根系与测定植株根系是否密切交错以吸收水力提升的释出水量?水力提升的生态学作用到底有多大?值得探讨。

## 2 水力提升与土壤毛管水的上升

据文献<sup>[28]</sup>,国外所报道的具有水力提升功能的植物绝大多数生长在干旱区(包括干旱区和半干旱区)。广义上说,干旱区系半干旱区、干旱区和极端干旱区的总称。全球干旱区总面积为 4774.3 万 km<sup>2</sup>,占五大洲总面积的 36.5%<sup>[37]</sup>。就世界范围而论,干旱区的形成主要与纬度和环流因子有关。在南北纬 15~35°之间,受副热带高压控制,终年盛行信风,世界上干旱区大多数荒漠都处于此带,也就是说,世界上干旱区大多数荒漠是热带、亚热带荒漠,如北非的撒哈拉荒漠,西南亚的阿拉伯沙漠,澳大利亚沙漠和非洲西南部的纳米布沙漠等。我国地处欧亚大陆与太平洋之间,降雨受东亚季风影响,特别是第三纪末和更新世初开始的造山运动,更使得深居内陆、远离海洋的西北和内蒙古地区降水偏少,形成了世界上最大、最典型的干燥大陆性气候。另据数据,温带干旱区,即我国干旱区的荒漠主要属温带荒漠。就降水量而言,国内外学者公认 250mm 为严格意义上干旱区的分界线<sup>[37]</sup>。国外绝大多数干旱区地处热带和亚热带,由于气温高、蒸发强

烈,因而降水量为 300~400mm 的地区也属严格意义上的干旱区。Schulze 等人报道在干旱的 Kalahali 沙漠中有的植物存在逆水力提升现象<sup>[22]</sup>。而非洲南部的 Kalahali 沙漠面积为 52 万 km<sup>2</sup>,降水量在 200~300mm 之间<sup>[37]</sup>,可见它属严格意义上的干旱区。

无论是在严格意义上的干旱区还是在半干旱区,凡是能够利用到表层潜水的地段肯定是隐域性生境。隐域性生境最大的特征是植被盖度较大、毛管上升作用强烈,那里土壤毛管水的上升水量和上升高度影响植物分布的种类和植物群落的格局与动态,而隐域性生境又与潜水密切相关。在研究水力提升的 3 个经典文献<sup>[1,6,21]</sup>中,具有水力提升功能的植物都涉及到表层潜水(ground water),而人们所关心问题的关键也就在于此。

如何区分土壤毛管水的上升的水量和水力提升的释出水量是一个比较复杂的问题。如果笼统地测定根系周围的土壤水势或土壤含水量<sup>[1,20]</sup>,将其视为水力提升的释出水量,这是不妥当的。曾做过测定凝结水量的一个实验,在野外地下水水位 2.0m 左右的地段用土钻打了一个洞,然后将若干土样盒分层固定于一根铁杆上,土样盒中每次装干沙,用烘箱烘干法每天测定一次土样含水量,一年后,测得当地凝结水量每年为 60mm。显然,这 60mm 的凝结水量中绝大多数水量为毛管水吸湿量。同理,测定水力提升的释出水量时,用塑料袋或试管等器皿套住根系,内装自然沙,然后测定沙子中的含水量,这里面有多少是毛管水的吸湿量呢,不能定量。Richards 和 Caldwell<sup>[1]</sup>观测 *Artemisia tridentata* 根区的土壤水势,白天蒸腾强烈时,土壤水势降低,夜间不再蒸腾时,土体上层水势增加,土壤水势的增加量要比毛管水从深到浅的上升量大几个量级。但实验方法测定的毛管水上升与自然界实际情况相符吗? 1992 年,曾在塔克拉玛干沙漠腹地的中一点(石油勘探支撑基地)复合型纵向沙垄垄间走廊的丘间地采样(该采样部位为推土机推出的水坑边)测定沙层毛管水的上升高度,实验开始后 2h,毛管水上升高度为 36cm,将整个测定装置放于露天 24h 后,毛管水上升高度为 64cm,而事实上,采样地段自然状态下毛管水上升高度为 280cm(因为采样水坑的潜水面距地表 300cm,地表 20cm 为干沙层,剖面其余断面均为润湿沙层,而塔克拉玛干沙漠腹地年蒸发量在 3000mm 以上,而降水量则为 40mm 左右<sup>[36]</sup>,很少的降水量不能润湿这样深的剖面,据此推断,此处沙层毛管水的上升高度为 280cm)。可能其他地段沙层毛管水的上升高度比这还要高。事实上,毛管水的运动是干旱半干旱地区的一个重要水文过程,毛管水上升量的多少及其上升高度决定着局部地段隐域植被的种类和盖度,影响着所存在植被的稳定性。

1997 年,在塔克拉玛干沙漠腹地塔中四联合站研究沙丘地灌溉制度时,作者曾对头状沙拐枣(*Calligonum caput-medusae* Schrenk)畦灌条件下一个灌溉周期沙层含水量进行了观测(图 1),从观测结果中发现,灌溉后第 5 天,也就是沙层含水量降到 4% 左右时,以后每天晚上 20cm 深处沙层含水量明显增高。当时分析这可能是干旱区一个自然的土壤水文现象。由于白天土表蒸发强烈,表层含水量降低;晚上气温降低后,土表蒸发骤然减少,但土体中土温并未马上降低,毛细管作用依然在进行,于是水汽聚集在土体表层,使得土体表层含水量增加。现在来看,这也可能是头状沙拐枣具有水力提升功能。但要证明头状沙拐枣具有水力提升功能,就必须采用适当的研究方法,准确区分水力提升的释出水量和毛管水的上升水量。

准确区分土壤毛管水的上升水量和水力提升的释出水量是研究水力提升的一个基本要求,也是评价水力提升生态学作用的基础。

为什么在土体含水量较大时,夜晚 20cm 处沙层含水量增高不明显,而当沙层含水量处于田间持水量(观测地点田间持水量为 4.21%)时,表层含水量才增高明显? 在此之前,Richards 和 Caldwell 报道<sup>[1]</sup>,当土壤基质势低于 -0.5MPa 时,三齿蒿才发生水力提升;Baker 等人报道<sup>[38]</sup>,当土壤基质势处于 -0.5MPa ~ -1.3MPa 之间时,才能测到水力提升;Vetterlein 等人报道<sup>[39,40]</sup>,当土壤基质势小于 -10MPa 时,才可观测到谷子水力提升。这种现象有待于今后深入地研究。

### 3 水力提升的研究方法

目前,测定水力提升的方法有 3 种,一是测定根系周围土壤含水量的日变化动态<sup>[19]</sup>,即用微型张力计测定根系周围的水势<sup>[1,38~40]</sup>,或根箱法<sup>[11~13]</sup>用烘干法测定土壤含水量,或用 TDR<sup>[41,42]</sup>直接测定土壤含水量;二是利用氘同位素测定植株根幅区不同空间潜水和土壤水的氘稳定同位素的比率<sup>[17,21,43]</sup>;三是利

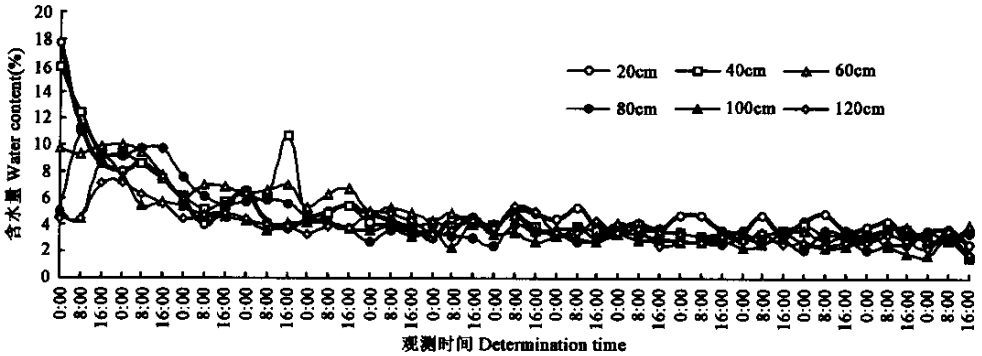


图1 头状沙拐枣畦灌条件下沙层水分变化(1997-07-05-0:00~07-19-16:00 测定)

Fig. 1 Water content in the soil planted *Calligonum caput-medusae* with basin irrigation (Determined on the 1997-07-05-0:00~07-19-16:00)

用微气象能量平衡法测定植株的水力提升<sup>[19]</sup>。第1种方法中,用TDR或微型张力计测定时,有两个问题,一是由于太靠近植物根系,测定的水分可能为植物根系水分,并非释出水分<sup>[42]</sup>;二是瞬时测定,测定水分可能是根系伤流液。第2种和第3种方法,无法准确区分水力提升水量和毛管上升水量。当然,在利用和改进上述方法研究水力提升的同时,建议采用一种新的方法,即用 $0.5\text{m}^3$ 左右的带口圆形玻璃器皿(据不同植物选择相应大小的器皿),套在有水力提升功能植物的近地层侧根上,然后内装干沙,密封瓶口,待2~3个月后取出,测定沙子中含水量,一年测定2~3次。如果有一定量的释出水量,再换算可润湿多大体积的土体。所以要待2~3个月后取出,是因为根系和其附着的土壤每分离一次,根系需要10~20d的缓息时间,然后才能进行正常的水分吸收代谢。如果3~5d或5~10d观测1次,根系和土壤尚未密切接触,器皿中的含水量很难保证是植物水力提升在根系外的释出水量(可能是根系伤流液)。如果水力提升有一定量的释出水量,然后再讨论水力提升有多大的生态学作用。

总之,将水力提升作为一种植物生理生态现象去研究是毫无疑问的,但水力提升具有多大的生态学作用有待于深入研究。由于目前发现具有水力提升功能的植物不多,且观测到具有水力提升功能的植物多与潜水有关联,而恢复生态主要研究的是显域性植被的恢复问题,显域性植被主要受控于当地的降水量,因此水力提升对于干旱区生态系统恢复与重建的生态作用是有限的。

## References:

- [1] Richards J H, Caldwell M M. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentate* roots. *Oecologia*, 1987, **73**: 486~489.
- [2] Caldwell M M, Richards J H. Hydraulic lift: Water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, 1989, **79**: 1~5.
- [3] Magistad O C, Breazeale J F. Plant and soil relations at and below the wilting percentage. *Ariz. Agric. Exp. Stri. Tech. Bull.*, 1929, 25.
- [4] Breazeale J F. Maintenance of moisture-equilibrium and nutrition of plants at and below the wilting percentage. *Ariz. Agric. Exp. Stri. Tech. Bull.*, 1930, **29**: 137~177.
- [5] Breazeale J F, Crider F J. Plant association and survival and the build-up of moisture in semiarid soils. *Ariz. Agric. Exp. Stri. Tech. Bull.*, 1934, **53**: 95~123.
- [6] Mooney H A, et al. Further observation on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the Northern Atacama Desert. *Oecologia*, 1980, **44**: 177~180.
- [7] Jensen R D, Taylor S A, Wiebe H H. Negative transport and resistance to water flow through plant. *Plant Physiol.*, 1961, **36**: 633~638.
- [8] Molz F J, Gairola M. Water transport from root to soil. *Agron. J.*, 1976, **68**: 901~904.
- [9] Fan X L, Li S X. Hydraulic lift of plant root system. *Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalis*, 1997, **25**: 75~81.



- [10] Fan X L, Zhang F S. Application of micro-tensiometer technique to study hydraulic lift and nutrient availability. In: Zhang F S, Fan X L, Li X L. *Research approach of soil and plant nutrient* (Vol. 2). Beijing: Beijing Agriculture University Press, 1995.
- [11] Fan X L, Shi W G, Cao X H, *et al.* Hydraulic lift (HL) and its effect on soil water potential and nutrient availability I. Hydraulic lift of millet and the effect of HL and root absorption on soil water content. *J. of Soil and Water Conserv.*, 1995, **9**:36~42.
- [12] Fan X L, Cao X H, Guo L B, *et al.* Hydraulic lift (HL) and its effect on soil water potential and nutrient availability II. Effect of the interaction of soil water and nutrient and hydraulic lift on the plant growth. *J. of Soil Erosion and Soil and Water Conserv.*, 1996, **2**:71~76.
- [13] Fan X L, Li L, Zhang L G. Hydraulic lift (HL) and its effect on soil water potential and nutrient availability. III. Effect of the interlayer in soil profile to prevent capillary transport of soil water on plant growth and nutrient uptake and nutrient availability in the soil. *J. of South Chin. Agric. Univ.*, 1998, **19**:72~77.
- [14] Guan X J, Zhao S W. The evidence and significance of hydraulic lift in plant roots. *Acta Bot. Boreal-Occident. Sin.*, 1999, **19**:746~754.
- [15] Baird A J, Wilby R L. Translated by Zhao W Z, Wang G X. *Eco-hydrology-Plant and water in terrestrial and aquatic environment*. Beijing: Ocean Press, 2002.
- [16] Zhao W Z, Cheng G D. Review of several problems on the study of eco-hydrological process in arid zones. *Chin. Sci. Bull.*, 2002, **47**:353~360.
- [17] Cao Y L, Lu Q, Lin G H. Review and perspective on hydrogen stable isotopes techniques in tracing plant water sources researches. *Acta Ecologica Sinica*, **22**:111~117.
- [18] Landsberg J J, Fowkes N D. Water movement through plant roots. *Ann. Bot.*, 1978, **42**:493~508.
- [19] Horton J L, Hart S C. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecol. & Evol.*, 1998, **13**: 232~235.
- [20] Caldwell M M, Dawson T E, Richards J H. Hydraulic lift; consequence of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 1998, **113**:151~161.
- [21] Dawson T E. Hydraulic lift and water use by plants; implications for water balance, performance, and plant-plant interactions. *Oecologia*, 1993, **95**: 565~574.
- [22] Schulze E D, Caldwell M M, Caldwell M M, *et al.* Downward flux of water through root (i. e. inverses hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia*, 1998, **115**:460~462.
- [23] Gao Y B. Adaptive response of plants to water stress and their ecological significance. In: Li B. *Modern Ecological Issues*. Beijing: Science Press, 1995. 10~23.
- [24] Ishikawa C M, Bledsoe C S. Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift. *Oecologia*, 2000, **125**:459~465.
- [25] Huang B. Water relations and root activities of buffalo zoysiagrass in relation to localized soil drying. *Plant and Soil*, 1990, **208**:179~186.
- [26] Baker J M, Bavel C H M van. Resistance of plant roots to water loss. *Agronomy Journal*, 1986, **78**:641~644.
- [27] Huang B, Nobel P. Hydraulic conductivity and anatomy along lateral roots of cacti; Changes with soil water status. *New Physiologist*, 1993, **123**:499~507.
- [28] He W M, Zhang X S. Water sharing in the roots of four shrubs of the Mu Us Sandy Desert. *Acta Phytocool. Sin.*, 2001, **25**:630~633.
- [29] Burgess S S O, Adams M A, Turner N C, *et al.* Tree roots; conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia*, 2001, **126**:158~165.
- [30] Emerman S H, Dawson T E. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: an example from sugar maple, *Acer saccharum*. *Oecologia*, 1996, **108**:273~278.
- [31] Wraith J M, Baker J M. High resolution measurement of root water uptake using automated time-domain reflectometry. *Soil Sciences Society of American J.*, 1991, **55**:928~932.
- [32] van Kleunen M, Stuefer J F. Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling. *Oikos*, 1999, **85**:135~145.
- [33] He X D. Study on natural vegetation in the hinterland of Taklimakan Desert. *J. of Desert Res.*, 1997, **17**:144~148. 万方数据
- [34] Dong M, Alatang B, Xing X R, *et al.* Genet features and ramet population features in the rhizomatous grass species

*Psammochloa villosa*. *Acta Phytocol. Sin.*, 1999, **23**:302~310.

- [35] Zhao W Z, Liu Z M. Responses of growth and reproduction of *Sophora moorcroftiana* to altitude and sand-burying in Tibet. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**:134~138.
- [36] He X D, Duan Z H, Zhao A G, et al. *Engineering on establishing sand-binding plantation in the hinterland of Taklimakan Desert*. Beijing: Ocean Press, 2001.
- [37] Zhao H L, Zhao X L. *English-Chinese dictionary of desert and desertification*. Beijing: Ocean Press, 2001. 25, 85.
- [38] Baker J M, Bavel C H M van. Water transfer through cotton plants connecting soil regions of differing water potential. *Agron. J.*, 1988, **80**:993~997.
- [39] Vetterlein D, Marschner H, Hom R. Microtensiometer technique for in situ measurement of soil matric potential and root water extraction from a sandy soil. *Plant and Soil*, 1993, **149**:263~274.
- [40] Vetterlein D, Marschner H. Use of microtensiometer technique to study hydraulic lift in a sandy soil planted with pearl millet. *Plant and Soil*, 1993, **149**:275~282.
- [41] Topp G C, Watt M, Hayhoe H N. Point specific measurement and monitoring of soil water content with an emphasis on TDR. *Can. J. Soil Sci.*, 1996, **76**:307~316.
- [42] Dawson T E, Pate J S. Seasonal water uptake and movement in root system of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia*, 1996, **107**:13~20.
- [43] Corak S J, Blevins D G & Pallardy S G. Water transfer in an alfalfa/ maize association; survival of maize drought. *Plant Physiol.*, 1987, **84**:582~586.

#### 参考文献:

- [9] 樊小林, 李生秀. 植物根系的提水作用. *西北农业大学学报*, 1997, **25**:75~81.
- [10] 樊小林, 张福锁. 微型张力计在植物根系提水作用及养分效应研究中的应用. 见: 张福锁, 樊小林, 李小林. *土壤与植物营养研究新动态(第2卷)*. 北京: 北京农业大学出版社, 1995.
- [11] 樊小林, 石卫国, 曹新华, 等. 根系提水作用的土壤水分变异及养分有效性 I. 谷子根系提水作用及根系吸收对土壤水分变异的影响. *水土保持学报*, 1995, **9**:36~42.
- [12] 樊小林, 曹新华, 郭力彬, 等. 根系提水作用的土壤水分变异及养分有效性 II. 黄土性土壤水肥交互和根系提水作用与作物生长效应. *土壤侵蚀与水土保持学报*, 1996, **2**:71~76.
- [13] 樊小林, 李林, 张林刚. 根系提水作用的土壤水分变异及养分有效性 III. 土壤剖面中隔水层对作物吸收养分和养分有效性的效应. *华南农业大学学报*, 1998, **19**:72~77.
- [14] 管秀娟, 赵世伟. 植物根水倒流的证据及意义. *西北植物学报*, 1999, **19**:746~754.
- [15] Baird A J, Wilby R L. 赵文智, 王根绪译. *生态水文学*. 北京: 海洋出版社, 2002.
- [17] 曹燕丽, 卢琦, 林光辉. 氢稳定同位素确定植物水源的应用与前景. *生态学报*, **22**:111~117.
- [23] 高玉葆. 植物对水分胁迫的适应性反应及其生态学意义. 见: 李博. *现代生态学讲座*. 北京: 科学出版社, 1995.
- [28] 何维明, 张新时. 水分共享在毛乌素沙地 4 种灌木根系中的存在状况. *植物生态学报*, 2001, **25**:630~633.
- [33] 何兴东. 塔克拉玛干沙漠腹地天然植被研究. *中国沙漠*, 1997, **17**:144~148.
- [34] 董鸣, 阿拉腾宝, 邢雪荣, 等. 根茎禾草沙鞭的克隆基株及分株种群特征. *植物生态学报*, 1999, **23**:302~310.
- [35] 赵文智, 刘志民. 西藏特有灌木砂生槐繁殖生长对海拔和沙埋的响应. *生态学报*, 2002, **22**:134~138.
- [36] 何兴东, 段争虎, 赵爱国, 等. *塔克拉玛干沙漠腹地植物固沙工程*. 北京: 海洋出版社, 2001.
- [37] 赵哈林, 赵兴梁. *英汉荒漠与荒漠化词典*. 北京: 海洋出版社, 2001. 25, 85.