

共生条件下三种荒漠灌木的根系分布特征 及其对降水的响应

徐贵青^{1,2}, 李彦^{1,*}

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 阜康荒漠生态站, 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 以全根系挖掘法, 对共生于原始盐生荒漠生境中的多枝柽柳 [*Tamarix ramosissima* (Ledeb.)]、梭梭 [*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge]、琵琶柴 [*Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim.] 的根系分布特征进行了研究; 对降水引发的湿润-干旱周期中植物同化枝水势、蒸腾速率的变化过程进行了跟踪观测, 并据此计算 3 种植物的水分胁迫效应指数和土壤-植物系统导水度, 以最终确定 3 种植物用水策略和其对降水的响应特征。研究结果表明, 多枝柽柳的吸收根系分布范围从地下 50cm 到 310cm, 单株平均总吸收根表面积为 30249.2 cm^2 ; 梭梭的根系分布范围 0 ~ 250cm, 单株平均总吸收根表面积 12847.3 cm^2 ; 琵琶柴的根系分布范围 0 ~ 80cm, 单株平均总吸收根表面积 361.8 cm^2 。多枝柽柳为深根植物, 主要利用地下水和深层土壤水, 在降水引发的湿润-干旱周期中, 其植物水分生理参数对降水无响应。琵琶柴为浅根植物, 对降水响应极为显著。梭梭的根系分布特征介于多枝柽柳和琵琶柴之间, 对地下水和降水都有利用, 对降水响应显著。3 种荒漠灌木对降水的响应差异显然与其根系分布、水分利用策略密切相关, 在未来降水发生变化的情景下, 根系分布特征的差异将决定着植物在水分资源竞争中的地位。具有较强根系形态可塑性的物种, 如梭梭, 将具有明显的竞争优势。

关键词: 土壤含水量; 根系分布特征; 同化枝水势; 蒸腾速率; 单位同化枝导水度

文章编号: 1000-0933(2009)01-0130-08 中图分类号: Q142, Q948 文献标识码: A

Roots distribution of three desert shrubs and their response to precipitation under co-occurring conditions

XU Gui-Qing^{1,2}, LI Yan^{1,*}

1 Fukang Station of Desert Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0130 ~ 0137.

Abstract: Root distribution of three desert shrubs, *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge and *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. were investigated under co-occurring conditions using whole root system excavation method. Assimilation shoot water potential and transpiration rate were monitored during the wet-dry circle induced by rain events. Leaf-specific apparent hydraulic conductance and the index of water stress impact for the three species were calculated from shoot water potential and transpiration rate. The results showed that the root system of *T. ramosissima* mainly distributed at 50 to 310cm below soil surface, with average total absorbing root surface area at 30249.2 cm^2 per plant; The root system of *H. ammodendron* distributed at 0 to 250cm below soil surface with average total absorbing root surface area at 12847.3 cm^2 per plant; The root system of *R. soongorica* distributed at 0 ~ 80cm, with average total absorbing root surface area at 361.8 cm^2 . The root distribution shows that, *T. ramosissima* uses the ground water as the main water resource; *H. ammodendron* uses both ground water and rain water; *R. soongorica* uses rain water only. During the wet-dry cycle induced by raining events, hydraulic parameters of *T. ramosissima* showed no responses to

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30570286)

收稿日期: 2007-10-15; 修订日期: 2008-04-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyan@ms.xjb.ac.cn

precipitation. *R. soongorica* responded most significantly, the responses of *H. ammodendron* were in between. In conclusion, the plant responses towards rain events closely related to their root distribution and plant water-use strategy. Under the scenario of the predicted precipitation changes in the future, the discrepancy of root distribution will partially determine the position of the studied species in water resource competition. Species that have the superior root morphological plasticity, such as *H. ammodendron*, will have significant advantage in competing for water resources.

Key Words: soil water content; root distribution; assimilation shoot water potential; transpiration rate; leaf-specific apparent hydraulic conductance

在广大的中亚干旱荒漠区,人类活动和气候变化正在对原生植被的生境产生着剧烈的影响^[1~3],从而导致该地区植物群落组成及其分布的深刻变化,使该区植被的不确定性增加。在准噶尔盆地,存在于天山北麓、古尔班通古特沙漠南缘的原生植被是该区绿洲的天然屏障,在遏制沙漠对绿洲的入侵中发挥着不可替代的作用。该区植被主要优势种包括多枝柽柳[*Tamarix ramosissima* (Ledeb.)]、梭梭[*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge]和琵琶柴[*Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim.]等,在人类活动^[1]和气候变化^[4]的双重影响下,这些物种的生境已经并且正在发生着剧烈的改变。干旱区植被的特点决定了这些物种在其群落占有据着绝对优势的地位(就生物量或生产力而言),它们如何应对生境的改变,在很大程度上决定着该区原生植被的未来,从而也决定了受其保护的绿洲区的生态安全。

在干旱环境中,水是生态系统主要限制因子,决定着荒漠植物的数量和种类^[5]。而荒漠区植物根系分布范围和深度在决定其水分获取途径和水分生理响应和适应特性上起着决定性的作用。荒漠地区灌木根系表现型或空间结构特征是用来划分根系功能型的重要依据^[6,7]。前期对多枝柽柳、梭梭和琵琶柴根系研究表明,3种植物分别属于两种功能型,即深根系地下水湿生(或中生)植物和非深根系植物,前者主要利用地下水,后两者主要依靠降水转化而来的浅层土壤水^[8]。但最新研究成果显示,植物根系形态或功能型并不是恒定的,当外界条件改变时,可以表现出一定的可塑性^[9]。据此,对共生条件下的多枝柽柳、梭梭和琵琶柴根系形态特征及其对降水的响应进行研究,以期为预测该区原生植被的演替趋势提供相应的科学依据。

1 材料与方法

1.1 自然条件与实验对象

研究区位于天山北坡冲积洪积扇下部、古尔班通古特沙漠南缘的原始盐生旱生荒漠($44^{\circ}12' \sim 44^{\circ}21'N$, $87^{\circ}50' \sim 87^{\circ}54'E$)。该区属于典型的温带大陆性干旱气候,海拔 $475 \sim 500\text{ m}$,年均温 $6.6\text{ }^{\circ}\text{C}$,年降水量 164 mm ,年水面蒸发量 2000 mm 左右。当地原始盐生、旱生植被主要以梭梭、多枝柽柳和琵琶柴3种灌木为优势种,群落可以是这3种植物的混生或单生群落。地带性土壤为干旱土纲的盐化碱化灰漠土类。地下水位一般在 $3 \sim 5\text{ m}$,并正在发生着显著变化,受毗邻绿洲灌溉取水与排水的影响可以表现为上升或下降。实验于2004~2005年完成,选择远离人为直接干扰、地表未受破坏的原始生境上的多枝柽柳、梭梭和琵琶柴共生生境为实验点($44^{\circ}17'N, 87^{\circ}54'E$)。多枝柽柳平均高度($1.75 \pm 0.13\text{ m}$),平均冠幅($1.55 \pm 0.17\text{ m}$);梭梭平均高度($1.70 \pm 0.10\text{ m}$),平均冠幅($1.05 \pm 0.11\text{ m}$);琵琶柴平均高度($0.55 \pm 0.08\text{ m}$),平均冠幅($0.35 \pm 0.05\text{ m}$),地表基本无其它伴生草本或木本植物。在植物生长季节(5~9月份)追踪自然降水过程,每种植物随机选取株龄一致,冠幅和高度相近的成年植株,取植株顶端长势良好的具同化枝枝条或同化枝(统称为同化枝),进行同化枝水势和蒸腾速率观测。在实验末期完整挖取植物根系,进行植物根系分布和根系功能型研究,确定植物地上、地下部分生物量分配。

1.2 实验方法

土壤含水量的测定。在植物根系挖取前,用土钻在 $0 \sim 20$, $20 \sim 40$, $40 \sim 60$, $60 \sim 80$, $80 \sim 100$, $100 \sim 120$, $120 \sim 140$, $140 \sim 180$, $180 \sim 220$, $220 \sim 260$, $260 \sim 300\text{ cm}$ 深度采取土样,每个深度5个重复,用烘干法确定 $0 \sim 300\text{ cm}$ 的土壤含水随土壤深度分布状况。

根系分布与生物量的测定。多枝柽柳、梭梭和琵琶柴的根系挖掘于生长末期(2004年8月至9月)进行。每个物种选取高度和冠幅相近的5株,记录主根深度、各级侧根数量、长度及分布深度范围、根直径。将每一吸收根近似为圆柱体,通过测得的直径和长度计算其表面积,将每种的5次重复取平均处理。以0.1 m为一个深度区间,计算区间内植物根系吸收面积,绘制植物根系吸收面积随土壤深度分布图。与此同时,用精确的电子秤称量地上、地下部分生物量,计算根冠比。

同化枝水势的测定。2005年6~9月,选择晴朗无风天气,用压力室(PMS, Instrument Co. Model 1000, USA)测定植物同化枝水势日变化。测定从日出前(6:00)开始至日落(21:30),在同化枝水势下降(6:00~12:00)和恢复比较迅速的阶段(17:00~21:00),间隔0.5 h 观测1次;同化枝水势相对稳定的阶段(12:00~17:00),间隔1 h 观测1次。每次观测每种植物取5个重复。选取长势良好的同化枝,长度40~100 mm,剪切后迅速用压力室测定,记录水势值。

梭梭和多枝柽柳的蒸腾速率使用补偿型热脉冲茎流计测定^[10]。20个热脉冲探头安装在直径为10~20 mm枝条上,每0.5 h 测定枝条液流速度并自动记录。为了克服枝条大小的影响,依据同化枝表面积对蒸腾速率标准化。为确定每个枝条的同化枝表面积,在每个实验日,使用 6×10^8 像素数码相机(佳能,300D,佳能公司,日本),对每个枝条上的同化枝拍照。梭梭枝条具3~5同化枝,枝条下部木质化;多枝柽柳枝条具6~10同化枝,枝条下部木质化。通过CI-400 CIAS(计算图像分析软件 CIDC., Logan, UT, USA)对图像进行处理,根据颜色剔除木质化部分,从而得到同化枝表面积。最后,依据同化枝表面积将单位枝条的蒸腾速率转化为单位同化枝表面积的蒸腾速率。由于琵琶柴枝条太小,热脉冲探头无法安装,其蒸腾量没做测定。

植物导水度的计算。液态水传输从土壤经由根表面、木质部到同化枝,最后经过同化枝气孔蒸发到大气。水势梯度是液态水传输过程的动力,整个水分传输系统可以被看作是电路中的电阻网络。根据在植物水分关系研究中通用的欧姆电流类比模拟,水势差可以视为电压差、水流可视为电流,导水度由水势与水流的线性相关关系的斜率来确定^[11]。具体做法是将蒸腾速率和同化枝水势值做散点图,通过线性回归获得植物体导水度。将回归结果用SAS8.0对斜率和截距之间是否有显著性差异进行检验。

2 结果和分析

2.1 土壤剖面水分状况和降雨对其影响

大气降水的有效转化和土壤水分的有效供给决定了植物根系可以利用的水分数量。前者同降水型式(频度、降水量、持续时间等)、地表特征(地形和地表覆盖)以及土壤物理性质有关^[12,13],后者则同植物根系分布及单位土体根系密度相关^[14,15]。如图1所示,土壤水分含量随土壤深度存在两个峰值区,分别位于40~80 cm和180~260 cm。上层土壤水峰值区显然是由降水直接转化而来,下层土壤水峰值区主要由地下水毛管上升作用形成。

2.2 根系分布和土壤水分利用分异

根系调查结果表明,3种植物根系的吸收根表面积的垂直分布差异非常显著(图2)。多枝柽柳的根系分布范围是50~310 cm,总吸收根表面积为30249.2 cm²;在0~60 cm,根系分布较少,吸收根表面积不到其总吸收根表面积的5%;在地表以下200~310 cm的深度范围内分布了其70%的总吸收根表面积。梭梭的根系分布范围是0~250 cm,总吸收根表面积12847.3

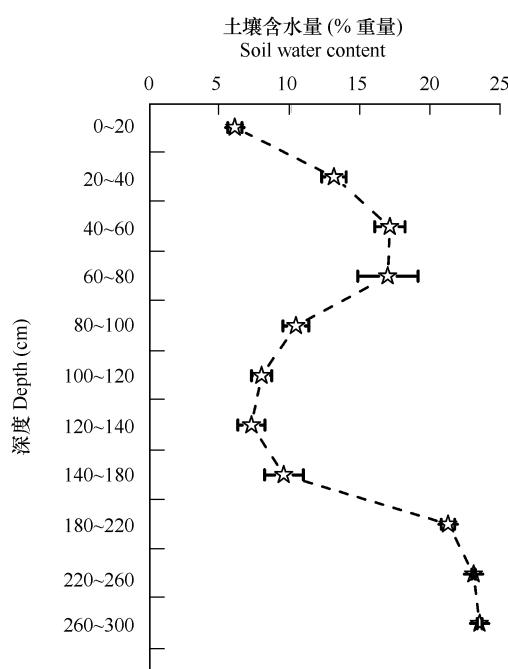
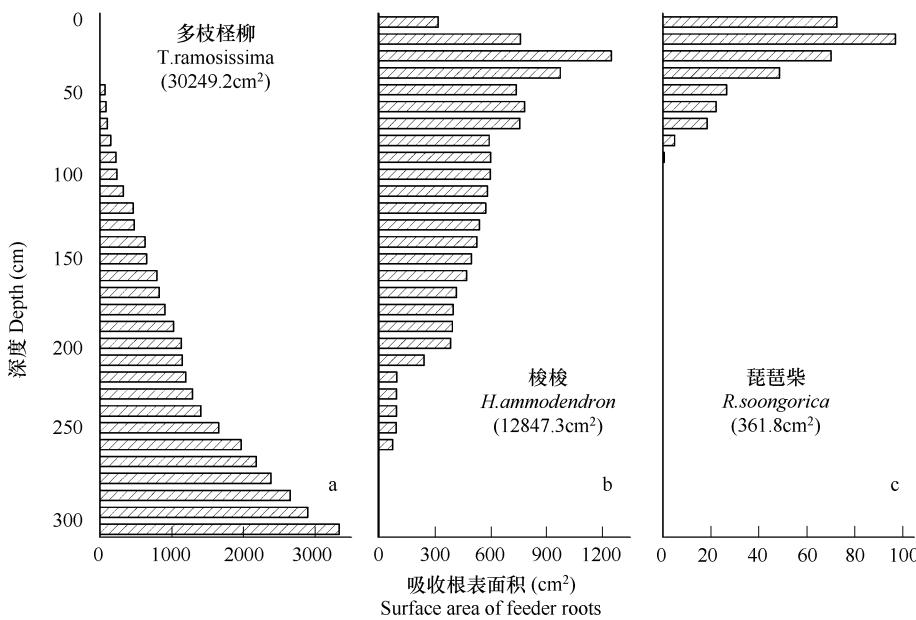


图1 0~300 cm 土壤含水量垂直分布,横向误差棒为标准差

Fig. 1 Vertical distribution of soil water content, horizontal bars represent standard error (SD)

cm^2 ; 在 0~60 cm 深度, 分布其 35% 的总吸收根表面积。琵琶柴的根系分布范围为 0~80 cm, 总吸收根表面积 361.8 cm^2 , 在 0~60 cm 的深度, 分布其 93% 的根系。根据 3 种荒漠灌木的根系分布以及土壤含水量的垂直分布, 可以看出, 由于琵琶柴的根系主要位于第 1 个土壤含水量的峰值区, 它显然只能利用降水。梭梭的穿过了两个土壤水的峰值区, 可以同时利用地下水和降水。多枝柽柳则显然以地下水为主要水源。



柽柳同化枝水势保持稳定并始终高于其它两个物种。在该地区,大于20mm的降水事件很少发生,占植物生长季节降水事件的1%,小于10mm的降水事件占植物生长季节降水事件的85%。因此,观测到大于20mm降水事件下植物水分生理响应特征属于个例,在该区生态系统中不具典型性。在其它小于10mm降水事件中观测到的植物水分生理响应过程中,3种植物受干旱胁迫程度排序为:琵琶柴>梭梭>多枝柽柳。

利用 Mishio 和 Yokoi 提出的积分形式来表示这种胁迫强度^[17,18]。即:

$$WSIS = \int_{t_0}^{t_x} \psi_L \cdot dt$$

WSIS 是给定物种受水分胁迫的效用,dt 是测量同化枝水势值 ψ_L 的时间间隔。通常 t_0 对应黎明前同化枝水势观测时间, t_x 为日落前同化枝水势观测时间。由于同化枝水势和蒸腾速率日变化过程表明,在 12:00 以后,水势值和蒸腾速率值出现紊乱,推测植物可能存在其它的调控方式,如渗透调节或气孔调节,因此此处 t_x 设定为 12:00。积分结果如图 4 所示,除去大于 20mm 降水的影响,所有观测日干旱胁迫指数多枝柽柳最小,梭梭次之,琵琶柴最大。多枝柽柳干旱胁迫指数对降水无响应。梭梭在大于 20mm 降水发生时的特殊响应(图 4a),推测可能和根区盐分运移有关,需要进一步确认。

图 5 是在一个干旱周期的不同时段,多枝柽柳和梭梭的蒸腾日变化。雨后不同时间多枝柽柳蒸腾速率日变化显示,该种植物未受到降水事件的影响。雨后第 1 天蒸腾速率观测值,比雨后第 5 天和第 10 天的观测值略小,可能是雨后大气湿度较高所致。梭梭雨后第 1 天的低蒸腾,可能不仅是大气蒸发力低所致。总体看来,多枝柽柳的单位同化枝表面积蒸腾速率大于梭梭。

对蒸腾速率和同化枝水势日过程做散点图线性拟合,斜率为导水度,横轴截距表征根-土界面土壤水势变化,可以分析植物导水系统在干旱胁迫下的响应特点。依据降雨后对同化枝水势和蒸腾量的观测记录,求算多枝柽柳和梭梭的单位同化枝表面积导水度,结果如图 6 和表 2 所示。导水度指示了植物导水系统的水分供给能力,多枝柽柳的导水度大于梭梭的导水度,说明多枝柽柳的根系供水能力较梭梭强。在降水后由湿润到干旱的过程中,多枝柽柳的导水度基本上没有变化,3条直线呈平行分布;梭梭则受到降水事件的影响,导水度发生了变化,表现为降雨刚刚结束后导水度下降,随后干旱增加导水度升高并趋于稳定。拟合直线截距不同程度向右发生偏移,梭梭偏移量要远远大于多枝柽柳,可见梭梭根系感受到的土壤水势经历着更为迅速的下降过程。由于琵琶柴的同化枝狭小,蒸腾速率测量困难,没有办法计算叶导水度,但是可以推测其叶导水度对降水引发的湿润-干旱周期响应更为明显。对两种植物导水度拟合方程的斜率进行显著性检验,结果表明多枝柽柳导水度在降雨形成的湿润-干旱过程中没有发生显著变化。梭梭的导水度在降雨后先减小后增大并有趋于稳定的态势。通过以蒸腾速率为自变量,同化枝水势为因变量线性拟合求得植物根系和土壤接触面的土壤水势值(表 2, Ψ_s)。结果表明多枝柽柳根系感受到的土壤水势值存在着一个下降的过程,但是这个下降的过程不显著;相比之下,梭梭感受到的土壤水势下降明显,在雨后的观测序列中梭梭土壤水势值依次下降,差异显著。表明梭梭根际土壤水分状况在雨后迅速趋于恶化。

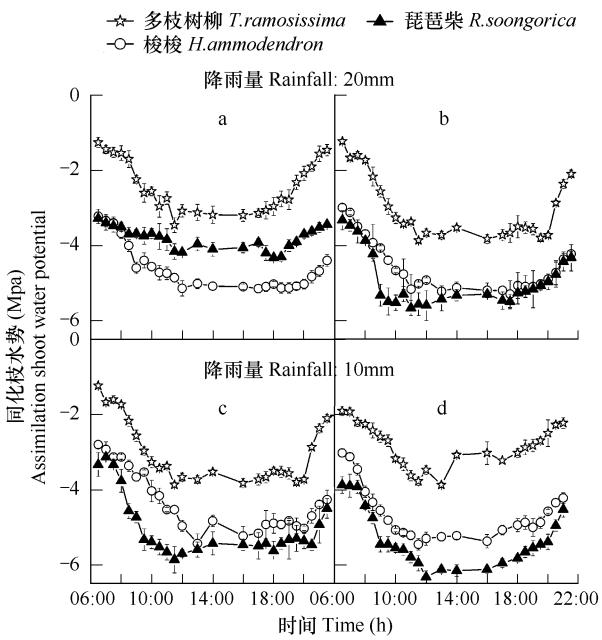


图 3 3 种植物在 20mm 和 10mm 降水后同化枝水势日过程
Fig. 3 Diurnal course of assimilation shoot water potential for *T. ramosissima*, *H. ammodendron* and *R. soongorica*
20mm 降水量:(a) 降雨后第 1 天;(b) 降雨 10d 后 10mm 降水量:
(c) 降雨后第 1 天;(d) 降雨后第 10 天 Rainfall 20mm: (a) one day after rain (b) 10 days after rain. Rainfall 10mm: (a) one day after rain (b) 10 days after rain

3 讨论

植物根系分布特点决定植物的水分利用策略,植物对水分匮乏的生理响应与植物水分利用策略密切相关,并且和根系功能型一起决定着植物对限制其生存的环境因子的响应与适应特性。已有研究表明不同植物功能型(如生活型)可以从不同的土壤层获取水分(利用不同的水分来源),表现出对水资源分割特性^[19~21]。在植物可以利用的土壤水分来源中,地下水及其毛细作用上升的深层土壤水,在地下水埋深变化不大的情况下,可以满足深根系植物对水分的需求。但研究结果显示,深根植物根-冠比大,相应的吸收根表面积也大,也就是说,更多的光合产物被分配于根系。这可能是植物利用深层土壤水的一种必要投资。

根系形态可塑性对植物适应异质性环境起到非常重要作用^[22]。植物根系分布特点取决于土壤水在水平和垂直方向的分布和根系形态可塑性。植物根系本身具有感知土壤水分梯度的能力并且有向土壤湿润区域发展的向水性^[23,24]。Schwinning 等认为在降水驱动的干旱区生态系统中,植物的表现型同植物所依存的主要环境水资源存在密切关系,如植物以深层土壤水为主要水源,植物表现型为深根系,大根冠比;若以不定的降水为主要水分来源,则为浅根系,小根冠比^[25]。显然,所研究的3种植物中,多枝柽柳是典型深根植物,琵琶柴具有典型的浅根系,而梭梭根系则具有明显的过渡性质。这与传统上,把梭梭归为仅利用降水的浅根植物的观点有所不同。

表2 一次降水后多枝柽柳和梭梭同化枝水势同蒸腾速率的关系

Table 2 Relationships between assimilation shoot water potential and transpiration rate for *T. ramosissima* and *H. ammodendron* after one raining event

时间 Time (d)	多枝柽柳 <i>T. ramosissima</i>			时间 Time (d)	梭梭 <i>H. ammodendron</i>		
	Ψ_s (MPa)	k ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	R^2		Ψ_s (MPa)	k ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	R^2
1	$-0.86^a \pm 0.12$	$5.005^a \pm 0.11$	0.92	1	$-1.73^a \pm 0.15$	$1.259^a \pm 0.12$	0.86
5	$-1.04^a \pm 0.08$	$5.195^a \pm 0.10$	0.91	5	$-3.42^b \pm 0.10$	$3.411^b \pm 0.10$	0.86
10	$-1.20^a \pm 0.12$	$5.164^a \pm 0.10$	0.90	10	$-3.98^c \pm 0.12$	$3.754^c \pm 0.15$	0.82

$Tr = k \times (\Psi_s - \psi_L)$, 其中 Tr 为蒸腾速率, k 为从根际土壤到同化枝水分传输系统导水度, Ψ_s 为根土界面土壤水势值, ψ_L 为植物同化枝水势。利用 $\psi_s = Tr \times R + \psi_L$ 求算 ψ_s , 其中 $R = 1/k$, 为系统阻抗; 不同字母标记为每列数据显著性差异 (F 检验, $p \leq 0.05$)

$Tr = k \times (\Psi_s - \psi_L)$, where Tr was transpiration rate, k was the leaf-specific apparent hydraulic conductance, Ψ_s was the root-soil interface soil water potential, ψ_L was the plant species assimilation shoot water potential; Through $\psi_s = Tr \times R + \psi_L$, ψ_s was calculated, and $R = 1/k$, was the hydraulic system resistance. Difference letter of each column presented the significance difference by F -test ($p \leq 0.05$)

3种灌木的水分响应特征也表明,琵琶柴对降水事件响应最显著,多枝柽柳的生理活动对降水响应不明显,而梭梭则处于两者之间。如果未来降水频度和强度增加,地下水位相对稳定,以不定的降水为主要水分来

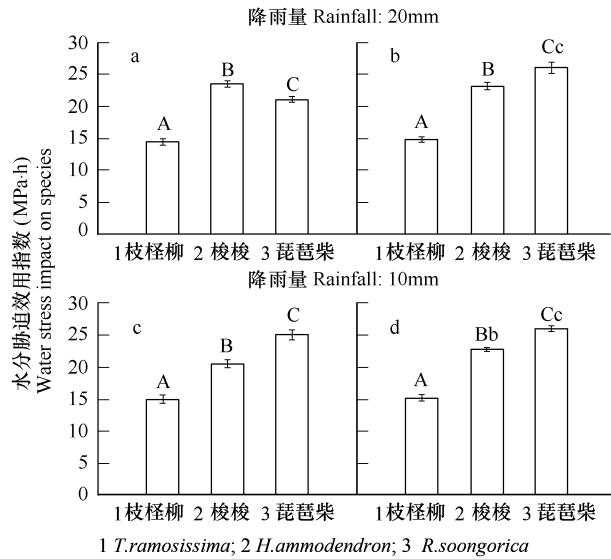


图4 3种荒漠植物在大于20mm和小于10mm降水诱发湿润-干旱周期中水分胁迫指数(WSIS)

Fig. 4 Water stress impact on species (WSIS) as the integration of the diurnal courses of assimilation shoot water potential

(a)、(b)、(c)、(d)同图3;柱状图不同大写字母为同一观测日3种植物水分胁迫指数的显著性差异,柱状图不同的大小写字母组合为同一植物在同一降水量的湿润和干旱阶段的显著性差异(t 检验, $a = 0.05$) bar chart with different capital letter showed the significance difference of WSIS of three plant species in the same trial day, bar chart with different small and capital letter combination showed the significance difference of WSIS of the same plant species at wet and dry phase(t -test, $a = 0.05$)

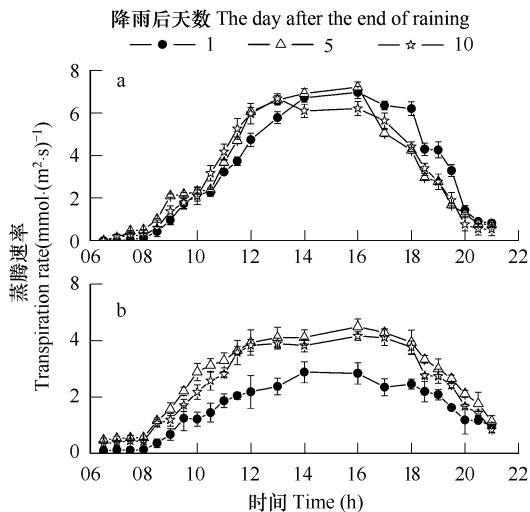


图5 蒸腾速率日变化过程曲线

Fig. 5 Diurnal course of transpiration rate

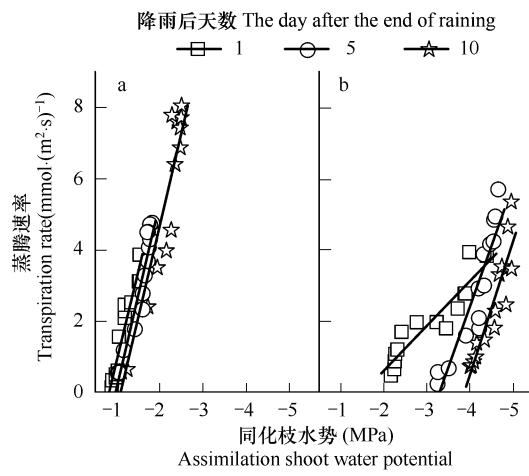
(a) 多枝柽柳 *T. ramosissima*; (b) 梭梭 *H. ammodendron*

图6 一次降水引发干湿周期植物(a)多枝柽柳和(b)梭梭单位同化枝表面导水度的变化

Fig. 6 Leaf-specific apparent hydraulic conductance of *T. ramosissima* (a) and *H. ammodendron* (b) during one pulse-reserve process

源的浅根系植物琵琶柴将会从中获益,处于竞争优势;而依赖地下水的多枝柽柳则能维持其种群的稳定;梭梭将通过根系形态的可塑性调整来适应由于种间竞争和极端降水事件带来的负面影响,从而可以最大限度地利用两类水分来源。在降水频度和强度增加,地下水位下降的情况下,多枝柽柳的存活取决于地下水位下降的速度和植物根系向下延伸的速度之比,当地下水位下降的速度超过根系适应性调整向下延伸的速度,多枝柽柳生存将受到威胁,反之,则可以存活;梭梭则可以通过根系调整转而利用表层土壤水。荒漠植物为适应这两种可能的水分环境变化,在长期为争夺水分而展开的竞争过程中,通过根系形态调整,将可能发生植物根系功能型的改变,最终建立起适宜的植物水分生态位重叠比例和新的水分平衡。

References:

- [1] Yan J F, Chen X, et al. Temporal and spatial variability response of groundwater level to land use/land cover change in oases of arid areas. Chinese Science Bulletin, 2006, 51: 151–159.
- [2] Qian W H, Zhu Y F. Climate change in China from 1880 to 1998 and its impact on the environmental condition. Climatic Change, 2001, 50: 419–449.
- [3] Sala O E, Chapin F S, et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science, 2000, 287: 1770–1774.
- [4] Yang Y H, Wei W S, et al. Analysis on the climate change in the mountainous region and plain in the sangong river basin, Xinjiang. Arid Land Geo., 2005, 28 (3): 320–324.
- [5] Dube O P, Pickup G. Effects of rainfall variability and communal and semi-commercial grazing on land cover in southern African rangelands. Climate Res., 2001, 17 (2): 195–208.
- [6] Rundell P W, Nobel P S. Structure and function of desert root systems. In: D Atkinson ed. Plant Root Growth. An Ecological Perspective. Blackwell, Oxford. 1991: 349–378.
- [7] Nobel P S. Ecophysiology of roots of desert plants, with special emphasis on Agaves and Cactai. In: Y Waisel, A Eshel and U Kafkafi, eds. Plant Roots: The Hidden Half. Marcel Dekker, New York, 1996. 823–844.
- [8] Xu H and Li Y. Water-use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events. Plant and Soil, 2006, 285: 5–17.
- [9] Xu H, Li Y, Xu G Q, et al. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation. Plant, Cell and Environment, 2007, 30: 399–409.
- [10] Cohen Y, Fuchs M & Cohen S. Resistance to water uptake in a mature citrus tree. Journal of Experimental Botany, 1983, 34: 451–560.
- [11] Li Y, Xu H, et al. Long term hydraulic acclimation to soil texture and radiation load in cotton. Plant, Cell and Environment, 2005, 28: 492–499.

- [12] Dunkerley D I. Infiltration rates and soil moisture in a groved mulga community near Alice Springs, arid central Australia: evidence for complex internal rainwater redistribution in a runoff-runon landscape. *Journal of Arid Environments*, 2002, 51: 199—219.
- [13] Eric W Bhark, et al. Association between plant canopies and the spatial patterns of infiltration in shrubland and grassland of the Chihuahua Desert, New Mexico. *Ecosystem*, 2003, 6: 185—196.
- [14] Breshears D D, Myers O B, Johnson S R, et al. Differential use of spatially heterogeneous soil moisture by two semiarid woody species: *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma*. *Ecol*, 1997, 85: 289—299.
- [15] Breshears D D, Barnes F J. Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model. *Landsc Ecol*, 1999, 14: 465—478.
- [16] Chesson P, Gebauer R L E, Schwinning S, et al. Resource pulses, species interaction, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 2004, 141: 236—253.
- [17] Mishio M, Yokoi Y. A model for estimation of water flow resistance in soil-leaf pathway under dynamic conditions, *J Exp Bot*, 1991, 42: 541—546.
- [18] Vertovec M, et al. Diagnosing plant water status as a tool for quantifying water stress on a regional basis in Mediterranean drylands. *Annals of Forest Science*, 2001, 58 (2): 113—125.
- [19] Jake F Weltzin, Guy R. Mcpherson Spatial and temporal soil moisture resource partitioning by trees and grasses in a temperate savanna, Arizona, USA. *Oecologia*, 1997, 112 (2): 156—164.
- [20] Dodd M B, Lauenroth W K, Welker J M. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. *Oecologia*, 1998, 117: 504—512.
- [21] Cheng X L, An S Q, et al. Summer rain pulse size and rainwater uptake by three dominant desert plants in a desertified grassland ecosystem in northwestern China. *Plant Ecology*, 2005, 184: 1—12.
- [22] Michael J Hutchings. Differential foraging for resources, and structural plasticity in plants. *Trends Ecol Evol*, 1988, 3: 200—204.
- [23] Simonneau T and Habib R. Water uptake regulation in peach trees with split-root systems. *Plant Cell Environment*, 1994, 17: 379—388.
- [24] Van den Boogaard R, Veneklaas E J, Peacock J, Lambers H. Yield and water use of wheat environment: Effects of water availability and sowing density. *Plant Soil*, 1996, 181: 251—262.
- [25] Schwinning S, Ehleringer J R. Water use trade-off and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystem. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 464—480.

参考文献:

- [1] 闫金凤, 陈曦, 罗格平, 等. 干旱区绿洲地下水水位时空变异性对土地覆被变化的响应. *科学通报*, 2006, 51 (S1): 31~35.
- [4] 杨余辉, 魏文寿, 杨青, 等. 新疆三工河流域山地、平原区气候变化特征对比分析. *干旱区地理*, 2005, 28(6): 320~324.