



DOI: 10.20103/j.stxb.202403060458

李斌,高晓东,何娜娜,葛东,赵西宁.基于 Meta 分析的温带植被复合系统种间水分竞争研究.生态学报,2024,44(20):9434-9441.

基于 Meta 分析的温带植被复合系统种间水分竞争研究

李斌¹,高晓东^{2,3,*},何娜娜¹,葛东¹,赵西宁^{2,3}

1 西北农林科技大学水利与建筑工程学院,杨凌 712100

2 西北农林科技大学水土保持科学与工程学院(水土保持研究所),杨凌 712100

3 中国科学院水利部水土保持研究所,杨凌 712100

摘要: 植被复合系统是提高生物多样性和实现生态系统可持续发展的重要途径,明晰种间水分关系对于其健康发展至关重要。基于 189 个观测数据,整合分析了 24 篇公开发表文献,探讨了温带植被复合系统各组分的水分利用策略及其与不同层次土壤水分的相关性,并评估了种间水分竞争强度(CI)。结果表明:复合系统中,草本植物对浅层土壤水分的吸收比例显著($P < 0.001$)高于木本植物,达到 46.9%;而木本植物对中层和深层土壤水分的吸收比例则显著($P < 0.001$)高于草本植物,分别为 35.3%和 37.2%。相比于旱季,草本植物在雨季增大了中层(+1.8%)和深层(+5.0%)的水分吸收比例,降低了浅层(-6.7%)的水分吸收比例,木本植物在雨季增大了浅层(+4.3%)和中层(+2.1%)的水分吸收比例,降低了深层的水分吸收比例(-6.4%)。旱季时植被复合系统各组分水分生态位分离更明显,导致其种间水分竞争强度在旱季(CI=0.66)低于雨季(CI=0.76),这可能是其适应季节性干旱的重要机制。木本-木本的 CI 最大(0.88),其次为草本-草本(0.71),木本-草本的 CI 最小(0.62),因此建议在温带复合系统中优先使用木本和草本的组合以优化种间水分关系。可为温带植被复合系统物种配置提供依据。

关键词: 稳定同位素;水分利用策略;种间水分关系;整合分析

当今世界面临人口数量增加、气候变化和与生态系统退化等挑战^[1],而单作农业存在水土流失、土壤质量下降等方面的问题^[2]。研究发现构建植被复合系统开展复合经营能够有效提高表层土壤的生物多样性、土壤质量、固碳能力和保水能力以及对气候变化的抗性和恢复力^[3],被视为缓解和适应气候变化的重要解决方案^[4],近年来在温带地区得到广泛应用^[5]。植被复合系统是由不同植物按照一定方式种植在同一土地单元,当系统中存在不同的组分时,必然会对同一区域资源产生竞争或互补。土壤水分是植物吸水的直接来源,作为土壤养分循环和流动的载体,也是植被复合系统中不同植物竞争的直接对象。在干旱半干旱地区或无灌溉条件的区域,种间水分关系对植被复合系统生产力具有决定性的影响。因此,明确植被复合系统的种间水分关系,对于合理选择和配置植被复合系统具有重要意义。

众多学者从根系分布、土壤含水量、水分利用效率(Water use efficiency, WUE)、水分利用策略等角度评估了植被复合系统的种间水分关系。植物根系的分布及根深是决定植物水分利用来源的一个重要因素,通过对比共存植被在土壤剖面的根系分布能够间接反映两者的种间水分竞争情况^[6],但并不是所有的根都具有吸收水分和养分的功能,且传统的根系挖掘法费时费力且对植被破坏较大。通过对比复合系统与相应的单作系统的土壤含水量差异能够间接反映种间水分关系^[7],土壤含水量测试便捷,但该方法无法排除植被水分吸

基金项目:国家重点研发计划项目(2021YFD1900700);陕西省自然科学基金基础研究计划项目(2021JC-19);唐仲英基金

收稿日期:2024-03-06; 网络出版日期:2024-07-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gao_xiaodong@nwafu.edu.cn

收差异等因素的影响。植物稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)整合了其生长过程的水分状况,与 WUE 成正比,能指示其长期水分状况,对比不同组植物的 WUE 能够反映植被的种间水分关系^[8],但该方式只可定性判断无法量化种间水分关系。氢氧稳定同位素技术能够量化共存物种的水分利用策略,通过共存植被的水分生态位重叠程度能够反映其种间水分竞争情况^[9]。研究表明,生态系统水循环过程中水同位素的分馏效应导致不同水源的氢和氧稳定同位素比值存在差异^[10]。此外,除少数植物外,植物根系在吸水过程中没有发生稳定同位素分馏^[11],植物木质部水分的稳定同位素代表了不同水源的混合物。因此,利用贝叶斯混合模型分析植物木质部和水源的氢氧同位素特征就能计算出植物吸收的各水源的比例^[12],该技术已被广泛应用于确定复合系统中共存植物的水分来源^[13]。计算共存物种同位素信号的重叠程度可以用来衡量物种之间的生态位重叠^[14]。也可采用生态位重叠公式描述共存植被水分利用策略的相似性^[15],该方法原理清晰计算简便,这有利于准确理解复合系统种间水分竞争状况。当前,该方法仅在个别站点应用,若将该方法应用于广泛的区域和植被类型有助于形成对于间作和农林复合系统的种间水分竞争情况的全面认识。

本文以植被复合系统(间作和农林复合)为对象,运用 Meta 分析方法,评估了温带复合系统中不同植被类型的水分利用策略,分析了植物水分吸收比例与土壤含水量的相关关系,采用种间水分竞争强度指数量化种间水分竞争,为植被复合系统的植被筛选提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 文献来源及筛选原则

分别在中国知网(<https://www.cnki.net/>)、Sciencedirect(<https://www.sciencedirect.com/>)和 Web of Science(<https://webofscience.clarivate.cn/>)进行文献检索,并选取“农林复合系统”或“间作”(“agroforestry” OR “intercropping”),“氢氧稳定同位素”(“isotopes” OR “water isotopes” OR “ $^2\text{H}^{18}\text{O}$ ”),“土壤水分或土壤含水量”(“soil water” OR “soil moisture” OR “soil water content”)为中英文检索关键词,搜集 2008—2023 年国内外公开发表的关于利用氢氧稳定同位素技术研究间作或农林复合系统中植被水分利用的文献。筛选标准如下:(1)研究区域为温带,即研究区域的纬度在 $23^{\circ}26'$ 和 $66^{\circ}34'$ 范围内。(2)土地利用类型为间作或农林复合系统。(3)利用氢氧稳定同位素技术分析得出植被从不同土层吸收水分的比例;(4)需同时包含所有植被的水分吸收比例或一种植被的水分吸收比例及土壤含水量。经筛选,共有 24 项研究符合要求。原始论文中报告的数据获取方式包括:(1)直接从表格、文本、或数字存储库中获得;(2)当所选研究的数据仅以图形形式报告时,使用 GetData 提取(v.2.22;<http://www.getdata-graph-digitizer.com/>);(3)当图片中的数据无法提取时联系论文作者获取。

对于每篇文章记录以下数据:水分吸收比例及相应土壤深度、土壤水分、采样时间、采样地点(经纬度)、采样方法、取样土壤深度、植被类型(物种名称)、气候数据(降雨量、温度)等,并据此划分了土壤层次、植被组合、季节。基于植被的根系分布情况将土壤层次划分为浅层、中层和深层三个层次,浅层为 0—20cm 左右,中层为 20—60cm 左右,深层为 >60cm。植被根系分布的最大深度决定了深层的下边界,为统一比较,浅根系植被的深层下边界与深根系植被的深层下边界相同,浅根系植被无根系分布的深层土壤区域无水分吸收,即其水分吸收比例为 0。如果文中划分的层次多于三个,则将其合并为三个层次,如果划分少于三个层次则舍弃不用。根据世界植物在线数据库(<https://wfoplantlist.org/plant-list>)将植物划分为草本植物和木本植物,相应植被组合划分为木本-木本、木本-草本和草本-草本,纳入研究的样本数量分别为 67、80、42 个,详细物种组成信息及样本量见表 1。根据原文中的划分或论文中的气象数据将采样时段划分为旱季和雨季。

同时包含所有共存植被水分吸收比例的数据被用于评估复合系统植被种间水分竞争强度,共使用了 19 篇论文 189 对观测数据。在此基础上附加仅包含一种植被水分利用比例的数据用于分析复合系统植被的水分利用策略,共使用了 24 篇论文 300 组观测数据。同时包含植被水分吸收比例和土壤含水量的数据被用于分析复合系统植被水分吸收比例与土壤含水量的关系,共使用了 18 篇论文 690 条数据。研究样点在全球的

分布如图 1。

表 1 三种植被组合的物种及样本量

Table 1 Species and sample size of the three vegetation compositions

植被组合 Plant compositions	物种及样本量 Species and sample sizes
木本-木本(67) Wood-wood(67)	油松-沙棘(9)、油松-黄刺玫(9)、刺槐-六道木(7)、变色锥-木果石栎(6)、硬壳柯-变色锥(6)、硬壳柯-木果石栎(6)、沙棘-土庄绣线菊(5)、臭椿-山杏(5)、刺槐-臭椿(5)、刺槐-山杏(5)、侧柏-山桃(4)
木本-草本(80) Wood-herb(80)	枣树-萱草(15)、枣树-油菜(15)、杨树-玉米(5)、核桃-绿豆(5)、核桃-菘蓝(5)、核桃-决明(5)、黄荆-白莲蒿(5)、黄荆-长芒草(5)、苹果-白车轴草(4)、苹果-黑麦草(4)、侧柏-苜蓿(3)、山桃-苜蓿(3)、西黄松-巴塔哥尼亚草(3)、
草本-草本(42) Herb-herb(42)	大麦-豌豆(17)、玉米-大豆(6)、白莲蒿-长芒草(5)、大麦-小麦(1)、大麦-蚕豆(1)、大麦-亚麻(1)、大麦-油菜(1)、小麦-蚕豆(1)、小麦-豌豆(1)、小麦-亚麻(1)、小麦-油菜(1)、蚕豆-豌豆(1)、蚕豆-亚麻(1)、蚕豆-油菜(1)、豌豆-亚麻(1)、豌豆-油菜(1)、亚麻-油菜(1)

括号内的数字表示样本量,单位为个

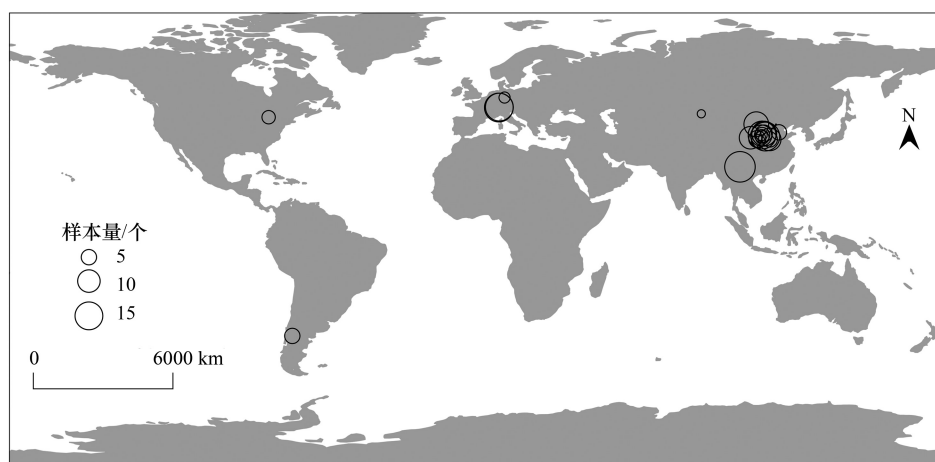


图 1 研究样点在全球的分布图

Fig.1 Global map showing the distribution of observations

1.2 种间水分竞争强度量化方法

采用种间水分竞争强度指数(Competition intensity, CI)来量化共存植被水分利用模式的相似性。 CI 是物种间生态位重叠的指标^[16]。其基本原理是通过计算水分吸收比例的差异并均一化,之后使用总和 1 减去差异即为相似性。 CI 的范围是从 0 到 1,两种植物间水分利用策略的相似性越高则 CI 值越接近于 1,表明种间水分竞争强度越大。

$$CI = 1 - 0.5 \sum_{i=1}^n |P_{1i} - P_{2i}| \quad (1)$$

式中, P_{1i} 和 P_{2i} 分别为物种 1 和物种 2 在三个土层的第 i 层中吸收的土壤水的比例。

为了排除土层厚度划分的差异反映植被在不同土层的水分吸收情况,使用水分吸收比例除以相应土层的土壤厚度计算了单位厚度水分吸收比例(Proportion of water uptake per unit thickness, %/cm)。

$$P/T = P_i/T_i \quad (2)$$

式中, P_i 和 T_i 分别为植被在第 i 土层中的水分吸收比例和第 i 土层的厚度。

为了分析水分吸收比例与土壤含水量的关系,对不同文献中的土壤含水量数据进行了标准化以排除土壤质地等因素的影响。首先根据试验地点经纬度坐标在 WoSIS 数据库(<https://soilgrids.org/>)查询相近站点土壤质地,之后输入 Rosette3 模型(<https://www.handbook60.org/rosetta/>)计算土壤的凋萎湿度和饱和含水量,最

后使用以下公式对土壤水分标准化:

$$\theta_h = (\theta - \theta_r) / (\theta_s - \theta_r) \quad (3)$$

式中, θ_h 表示标准化后的含水量, θ_r 表示凋萎含水量, θ_s 表示饱和含水量。

1.3 统计检验

相关分析及绘图在 Excel 2021 和 R (第 4.2.3 版) 等软件中进行。使用 Pearson 相关性分析检验了水分吸收比例与土壤含水量的关系, 植被的土壤水分吸收比例差异采用最小显著差异法 (Least Significant Difference) 进行分析。

2 结果与分析

2.1 温带植被复合系统各组分的水分利用策略

草本植物主要依赖于浅层土壤水, 而木本植物主要利用深层土壤水 (图 2)。草本植物从浅层、中层和深层土壤的水分吸收比例均值分别为 46.9%、30.2% 和 22.4%, 木本植物从浅层、中层和深层土壤的水分吸收比例均值分别为 27.5%、35.3% 和 37.2%。在浅层, 草本植物的水分吸收比例显著高于木本植物 ($P < 0.001$); 在中层和深层, 草本植物的水分吸收比例均显著低于木本植物 ($P < 0.001$)。木本植物和草本植物旱季和雨季的水分利用策略变化不显著 (图 3, $P > 0.05$)。从旱季进入雨季, 草本植物减少了浅层 (-6.7%) 的水分吸收比例, 增大了中层 (+1.8%) 和深层 (+5.0%) 的水分吸收比例。从旱季进入雨季, 木本植物增大了浅层 (+4.3%) 和深层 (+2.1%) 的水分吸收比例, 减少了中层 (-6.4%) 的水分吸收比例。旱季时, 草本植物与木本植物在浅层、中层和深层的水分吸收比例差值的绝对值分别为 24.4%、0.7% 和 25.4%, 雨季时浅层、中层和深层的水分吸收比例差异的绝对值分别降低至 13.4%、0.4% 和 14%。草本植物与木本植物的水分吸收比例差值的绝对值之和旱季比雨季高 22.7%。

木本植物和草本植物均是在浅层的单位厚度水分吸收比例 (P/T) 最大 (图 2)。草本植物浅层、中层和深层的 P/T 均值分别为 2.88%/cm、1.14%/cm、0.46%/cm。木本植物在浅层、中层和深层的 P/T 均值分别为 1.09%/cm、0.99%/cm、0.58%/cm。随着土壤深度增加, 草本植物和木本植物的 P/T 降低。在浅层, 草本植物的 P/T 显著高于木本植物 ($P < 0.001$); 中层, 草本植物和木本植物的 P/T 接近 ($P > 0.05$); 深层, 草本植物的

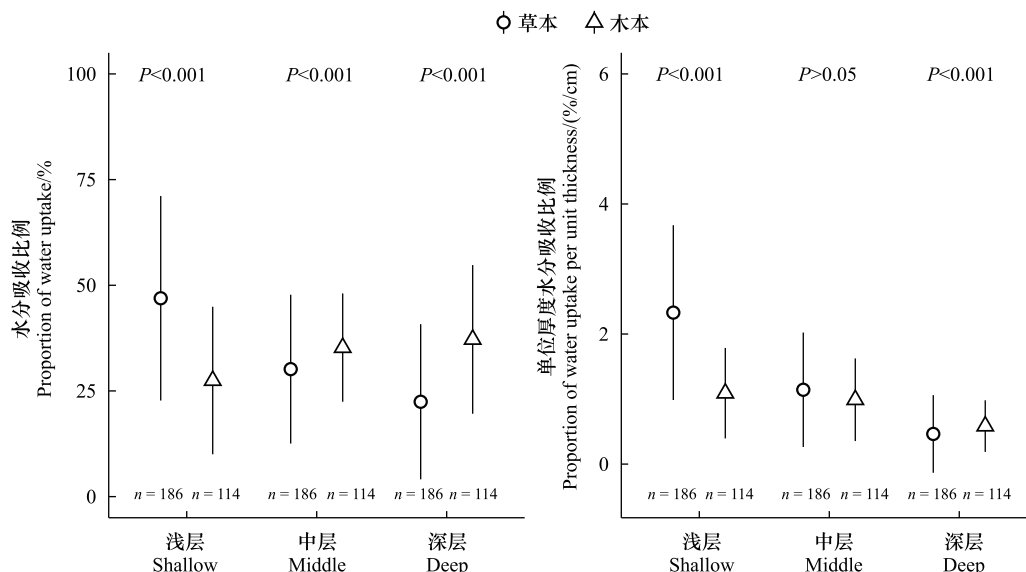


图 2 草本植物和木本植物在不同土层的水分利用情况

Fig.2 Water use of herbaceous and woody plants in different soil layers

n 表示样本量

P/T 显著低于木本植物 ($P < 0.001$)。

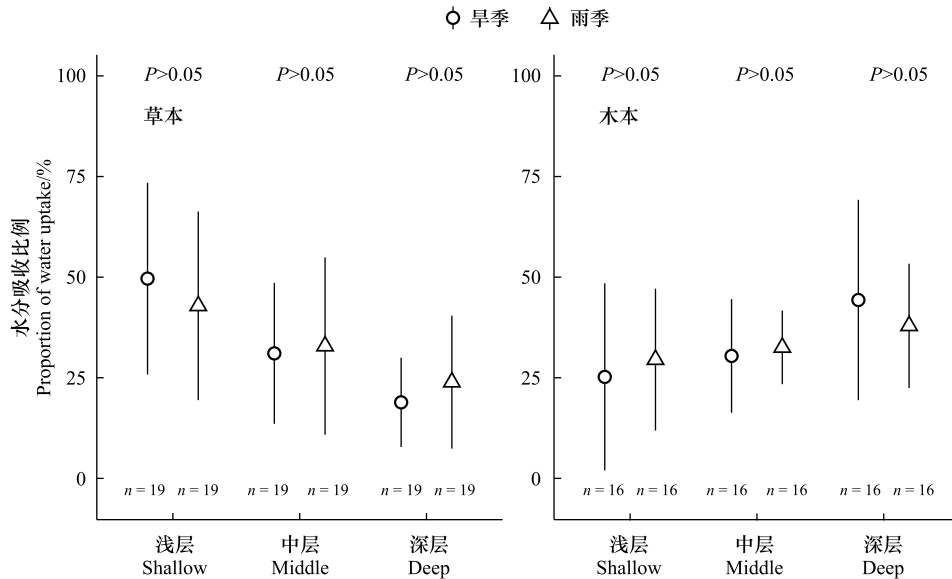


图3 草本植物和木本植物水分利用策略的季节变化

Fig.3 Seasonal changes in water use strategies of herbaceous and woody plants

n 表示样本量

2.2 温带植被复合系统各组分水分吸收比例与土壤含水量的关系

如图4所示,在浅层,草本植物 ($r = -0.01, P > 0.05$) 的水分吸收比例与土壤含水量呈负相关关系,而木本植物的水分吸收比例与土壤含水量均呈显著正相关关系 ($r = 0.3, P < 0.01$);在中层,草本植物 ($r = -0.28, P < 0.05$) 和木本植物 ($r = -0.21, P > 0.05$) 的水分吸收比例与土壤含水量均呈负相关关系;在深层,草本植物的水分吸收比例与土壤含水量呈显著正相关关系 ($r = 0.5, P < 0.001$),而木本植物的水分吸收比例与土壤含水量呈负相关关系 ($r = -0.02, P > 0.05$)。

2.3 温带植被复合系统的种间水分竞争强度

如图5所示,植被复合系统雨季的 CI 均值为 0.76,而旱季的 CI 均值为 0.66,雨季显著高于旱季 ($P < 0.01$),表明复合系统各组分在雨季的竞争强度更高。植被的 CI 与植被组合相关。木本-木本的 CI 最大(均值为 0.88),其次为草本-草本(均值为 0.71),木本-草本的 CI 最小(均值为 0.62)。木本-草本组合的 CI 显著低于草本-草本组合植被 ($P < 0.05$),草本-草本与木本-草本组合的 CI 均显著低于木本-木本组合植被 ($P < 0.001$)。

3 讨论

3.1 温带草本植物和木本植物的土壤水分利用策略差异

本研究揭示了温带复合系统中草本植物和木本植物水分利用策略在不同土层深度上的差异,一方面,木本植物往往比草本植物利用更深的土壤水分(图2),这与 Case 等^[17]的研究结果一致。草本植物和木本植物的主要水分来源差异可能与它们的根系分布模式差异相关。草本植物的大部分根系分布在浅层土壤中,而在中深层分布相对较少^[18],这导致草本植物主要依赖浅层土壤水分。相比之下,木本植物的根系分布深度较大^[19],深层木本植物的 P/T 显著 ($P < 0.001$) 高于草本植物说明木本植物的深根系分布支持了其水分吸收(图2),因此,木本植物主要依赖深层土壤水分(图2)。

另一方面,木本植物和草本植物水分利用策略的季节变化不同,这主要与土壤水分的季节变化有关。相比于草本植物,木本植物生长季节内根系分布相对稳定^[20],其水分吸收策略主要受土壤水分的影响。木本植

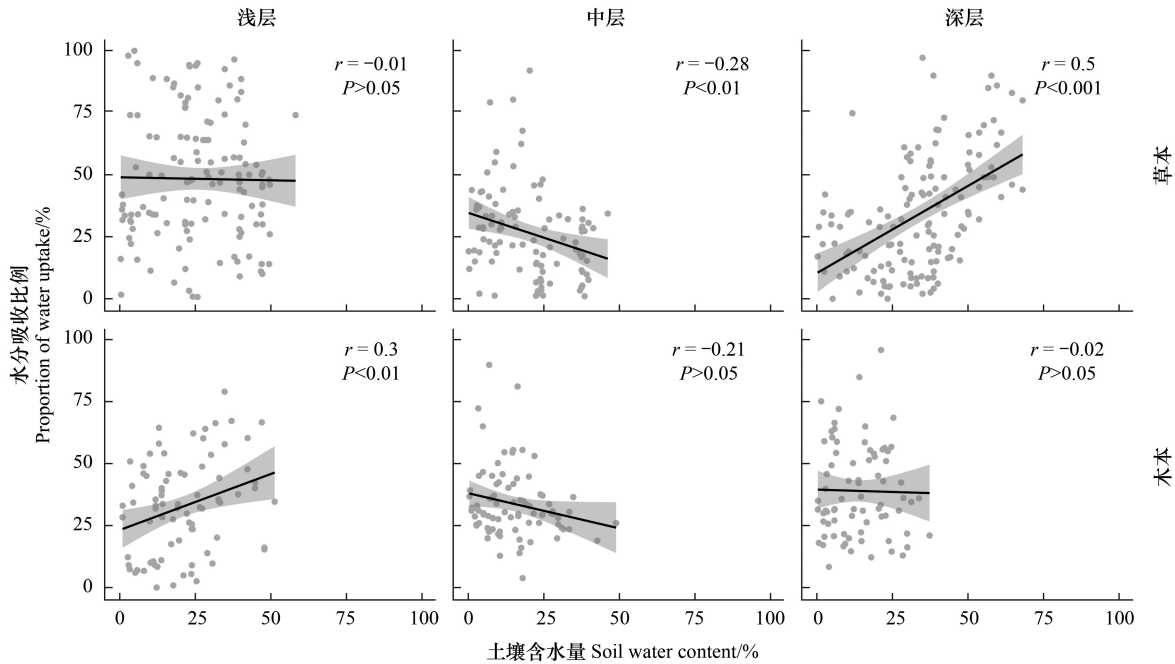


图 4 草本植物和木本植物水分吸收比例与土壤含水量的关系

Fig.4 The relationship between the proportion of water uptake and the soil water content of herbaceous and woody plants

灰色的阴影区域表示拟合曲线的 95%置信区间

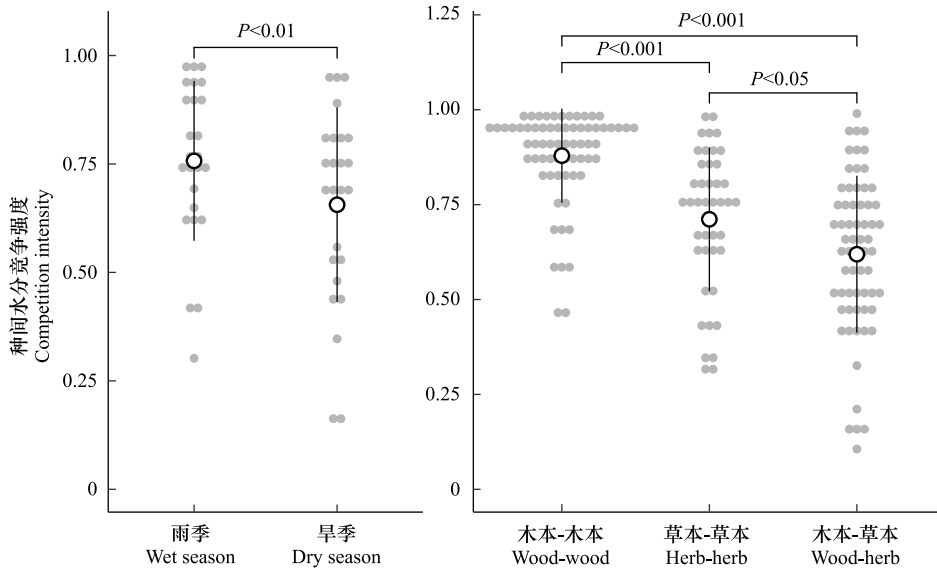


图 5 不同季节和植被组合植被复合系统的种间水分竞争强度

Fig.5 Interspecific water competition intensity of vegetation composite systems in different seasons and vegetation combinations

物能根据土壤水分的变化灵活调整在不同土壤深度的水分吸收比例,且木本植物的水分吸收比例与土壤含水量在浅层呈显著 ($P<0.01$) 正相关关系,因此当雨季土壤水分得到补给时,木本植物会优先从能量消耗较少的浅层吸收水分,增大浅层的和中层的水分吸收比例,降低在深层的水分吸收比例(图 3),这与何春霞等^[21]、Qian 等^[22]的研究结果一致。草本植物,特别是一年生草本植物根系分布在生长季节内的变化较大^[23],其水分吸收策略的季节变化受根系分布变化、土壤水分等因素的综合影响。本研究纳入的草本植物为一年生,早

季处于生长季节的早期阶段,草本植物的根系分布较浅,而雨季处于生长季节的后期阶段,此时草本植物的根系分布深度增加,且随着生物量增加其水分需求增大,草本植物会扩大在中层和深层的水分吸收比例以满足水分需求(图3)。因此,草本植物的深层水分吸收比例与土壤含水量呈显著($P < 0.001$)正相关关系是生长季内根系生长和土壤水分动态共同作用的结果。这与 Liu 等^[24]的研究结果一致,说明草本植物不同生长阶段根系分布的变化是其水分利用策略的重要影响因素^[25]。而与常恩浩等^[26]的研究结果相悖,这可能是因为其研究对象为多年生草本植物白羊草,取样时期白羊草的根系分布已较为稳定,水分吸收策略主要受土壤水分的影响。

3.2 温带植被复合系统的种间水分竞争强度及影响因素

植被复合系统的种间水分竞争在旱季弱于雨季(图5),这与 Schwendenmann 等^[27]、Gao 等^[28]的研究结果一致。对于草本植物和木本植物水分利用策略差异的分析表明,草本植物与木本植物的水分吸收比例差异的绝对值之和在旱季比雨季高 22.7%(图3),旱季时草本植被和木本植被呈现出更明显的水分生态位分离,因此,本研究支持了旱季时复合系统能够通过水分生态位分离减小种间水分竞争^[29],这可能是复合系统适应季节性干旱实现稳定共存的重要机制^[30]。此外,在低资源供给条件下,共存植被呈现出更强的协同作用从而提高了资源的利用效率^[31],例如,何春霞^[21]研究表明,旱季时深根系木本植物能通过“水力提升”作用,将深层土壤水分提升并释放到浅层土壤而被浅根系草本植物吸收利用。

植被组合的种间水分竞争可能与其功能性状差异有关。当功能性状相近时,植被往往采用相似的水分利用策略^[32],从而加剧了种间水分竞争。在木本-木本和草本-草本组合中,共存植被在植株高度、根系分布等功能性状上相似,因此其水分利用策略趋同,导致这两种组合的种间水分竞争强度较大(图5)。相比之下,木本-草本组合中,草本植物和木本植物在浅层和深层水分吸收比例存在显著差异(图2),形成了水分生态位分离,因此,木本-草本组合的种间竞争强度最小(图5)。这与 Han 等^[33]、Yang 等^[34]的研究结果一致,他们发现深根系木本植物与一年生草本植物互作时,由于根系生长模式差异会产生垂直生态位互补,进而展现出更高的资源互补性。综上所述,由于木本-草本组合功能性状差异大,其水分利用策略互补,能够实现水分生态位分离,从而有效减小种间竞争。因此,建议在温带复合系统的物种配置中优先考虑木本和草本的组合,这为优化温带植被复合系统的种间水分关系提供了重要参考。

4 结论

(1) 复合系统中草本植物在浅层土壤的水分吸收比例均值为 46.9%,显著($P < 0.001$)高于木本植物;而木本植物在中层和深层土壤的水分吸收比例均值分别为 35.3%和 37.2%,均显著($P < 0.001$)高于草本植物。相比于旱季,雨季时木本植物对浅层和中层土壤水分的吸收比例增加,减少了对深层土壤水分的吸收比例,而草本植物减少了浅层的土壤水分吸收比例,增大了中层和深层的土壤水分吸收比例。这揭示了温带复合系统中草本植物和木本植物的土壤水分利用策略差异。

(2) 植被复合系统在旱季时能够通过水分生态位分离缓解种间水分竞争,因此其种间水分竞争强度在旱季(0.66)小于雨季(0.76),这可能是复合系统适应季节性干旱的重要机制。木本-草本组合(0.62)的种间水分竞争强度小于草本-草本(0.71)和木本-木本(0.88)组合,因此,建议在温带复合系统的物种配置中优先考虑木本和草本的组合,以优化种间水分关系。

参考文献(References):

- [1] Bayala J, Prieto I. Water acquisition, sharing and redistribution by roots: applications to agroforestry systems. *Plant and Soil*, 2020, 453(1): 17-28.
- [2] Gao X D, Zhao X N, Wu P T, Yang M, Ye M T, Tian L, Zou Y F, Wu Y, Zhang F S, Siddique K H M. The economic-environmental trade-off of growing apple trees in the drylands of China: a conceptual framework for sustainable intensification. *Journal of Cleaner Production*, 2021, 296: 126497.
- [3] Gao X D, He N N, Jia R H, Hu P, Zhao X N. Redesign of dryland apple orchards by intercropping the bioenergy crop canola (*Brassica napus*

- L.): Achieving sustainable intensification. *Global Change Biology Bioenergy*, 2022, 14(3): 378-392.
- [4] Cardinael R, Cadisch G, Gosme M, Oelbermann M, van Noordwijk M. Climate change mitigation and adaptation in agriculture: why agroforestry should be part of the solution. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 319: 107555.
- [5] Dmichowski W, Baczevska-Dąbrowska A H, Gworek B. The role of temperate agroforestry in mitigating climate change: a review. *Forest Policy and Economics*, 2024, 159: 103136.
- [6] Sun Y B, Bi H X, Xu H S, Duan H Q, Peng R D, Wang J J. Below-Ground Interspecific Competition of Apple (*Malus pumila* M.)-Soybean (*Glycine max* L. Merr.) Intercropping Systems Based on Niche Overlap on the Loess Plateau of China. *Sustainability*, 2018, 10(9): 3022.
- [7] 黄伟, 张俊花, 李文红, 张立峰. 冀西北坝上半干旱区南瓜油葵间作的水分效应. *生态学报*, 2011, 31(14): 4072-4081.
- [8] 何春霞, 陈平, 张劲松, 孟平, 孙守家, 高峻. 太行山南麓核桃-菘蓝/决明复合系统种间水分关系. *林业科学研究*, 2021, 34(4): 22-31.
- [9] Bearhop S, Adams C E, Waldron S, Fuller R A, MacLeod H. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73(5): 1007-1012.
- [10] Ehleringer J R, Dawson T E. Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell & Environment*, 1992, 15(9): 1073-1082.
- [11] Dawson T E, Ehleringer J R. Streamside trees that do not use stream water. *Nature*, 1991, 350: 335-337.
- [12] Phillips D L, Gregg J W. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 2003, 136(2): 261-269.
- [13] Penna D, Geris J, Hopp L, Scandellari F. Water sources for root water uptake: using stable isotopes of hydrogen and oxygen as a research tool in agricultural and agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 291: 106790.
- [14] Swanson H K, Lysy M, Power M, Stasko A D, Johnson J D, Reist J D. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology*, 2015, 96(2): 318-324.
- [15] Chen Z X, Wang G H, Yang X L, Li Z F, Shen Y Y. Water competition among the coexisting *Platycladus orientalis*, *Prunus davidiana* and *Medicago sativa* in a semi-arid agroforestry system. *Agricultural Water Management*, 2023, 279: 108206.
- [16] Colwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1971, 52(4): 567-576.
- [17] Case M F, Nippert J B, Holdo R M, Staver A C. Root-niche separation between savanna trees and grasses is greater on sandier soils. *Journal of Ecology*, 2020, 108(6): 2298-2308.
- [18] Wei W W, Liu T T, Zhang S, Shen L, Wang X Y, Li L H, Zhu Y, Zhang W. Root spatial distribution and belowground competition in an apple/ryegrass agroforestry system. *Agricultural Systems*, 2024, 215: 103869.
- [19] 霍高鹏, 赵西宁, 高晓东, 王绍飞, 潘燕辉. 黄土丘陵区枣农复合系统土壤水分利用与竞争. *自然资源学报*, 2017, 32(12): 2043-2054.
- [20] 王来, 高鹏翔, 仲崇高, 刘滨, 侯琳, 赵玉健, 张硕新, 张远迎. 核桃-小麦复合系统中细根生长动态及竞争策略. *生态学报*, 2018, 38(21): 7762-7771.
- [21] 何春霞, 陈平, 孟平, 张劲松, 杨洪国. 华北低丘山区果药复合系统种间水分利用策略. *植物生态学报*, 2016, 40(2): 151-164.
- [22] Qian J, Zheng H, Wang P F, Liao X L, Wang C, Hou J, Ao Y H, Shen M M, Liu J J, Li K. Assessing the ecohydrological separation hypothesis and seasonal variations in water use by *Ginkgo biloba* L. in a subtropical riparian area. *Journal of Hydrology*, 2017, 553: 486-500.
- [23] 席璐璐, 蔡倩倩, 王国华, 宋冰. 荒漠绿洲过渡带一年生草本植物对干旱胁迫的响应. *生态学报*, 2021, 41(13): 5425-5434.
- [24] Liu Z Q, Jia G D, Yu X X. Water uptake and WUE of Apple tree-Corn Agroforestry in the Loess hilly region of China. *Agricultural Water Management*, 2020, 234: 106138.
- [25] Liu Z Q, Yu X X, Jia G D, Zhang J M, Zhang Z Y. Water consumption by an agroecosystem with shelter forests of corn and *Populus* in the North China Plain. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 265: 178-189.
- [26] 常恩浩, 李鹏, 张铁钢, 肖列, 徐国策, 赵宾华, 张祎. 旱季雨季对黄土丘陵退耕区植被根系分布及水分利用的影响. *农业工程学报*, 2016, 32(24): 129-138.
- [27] Schwendenmann L, Pendall E, Sanchez-Bragado R, Kunert N, Hölscher D. Tree water uptake in a tropical plantation varying in tree diversity: interspecific differences, seasonal shifts and complementarity. *Ecohydrology*, 2015, 8(1): 1-12.
- [28] Gao X D, Liu Z P, Zhao X N, Ling Q, Huo G P, Wu P T. Extreme natural drought enhances interspecific facilitation in semiarid agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 265: 444-453.
- [29] Schwendenmann L, Veldkamp E, Moser G, Hlscher D, Khler M, Clough Y, Anas I, Djajakirana G, Erasmi S, Hertel D, Leitner D, Leuschner C, Michalzik B, Propastin P, Tjoa A, Tschamke T, Van Straaten O. Effects of an experimental drought on the functioning of a cacao agroforestry system, Sulawesi, Indonesia. *Global Change Biology*, 2010, 16(5): 1515-1530.
- [30] 孙守家, 孟平, 张劲松, 黄辉, 万贤崇. 华北石质山区核桃-绿豆复合系统氮同位素变化及其水分利用. *生态学报*, 2010, 30(14): 3717-3726.
- [31] Zhu S G, Zhu H, Zhou R, Zhang W, Wang W, Zhou Y N, Wang B Z, Yang Y M, Wang J, Tao H Y, Xiong Y C. Intercrop overyielding weakened by high inputs: Global meta-analysis with experimental validation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2023, 342: 108239.
- [32] Gardarin A, Celette F, Naudin C, Piva G, Valantin-Morison M, Vrignon-Brenas S, Verret V, Médiène S. Intercropping with service crops provides multiple services in temperate arable systems: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2022, 42(3): 39.
- [33] Han E, Czaban W, Dresbøll D B, Thorup-Kristensen K. Exploitation of neighbouring subsoil for nutrient acquisition under annual-perennial strip intercropping systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2022, 338: 108106.
- [34] Yang B, Meng X J, Singh A K, Wang P Y, Song L, Zakari S, Liu W J. Intercrops improve surface water availability in rubber-based agroforestry systems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2020, 298: 106937.