

植物根部水分再分配研究的区域特征及生态意义^{*}

李 鹏菊^{1,2}, 刘文杰¹, 王平元^{1,2}, 李金涛^{1,2}
(1. 中国科学院 西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院 研究生院, 北京 100039)

摘要: 在一些干旱、半干旱或季节性干旱地区, 当植物的一部分根系处于较湿润的土壤层中, 且土壤水势梯度合适的条件下, 植物便会利用水分再分配来合理调配水分以缓解植物的干旱状况. 植物根部水分再分配研究主要在有干湿季节交替或出现一段时间干旱的地区进行, 这些地区包括萨瓦纳地区、具有热带或温带季风气候的地区以及具有地中海气候的地区. 除此之外, 在一些温带大陆性气候区也有部分研究. 水分再分配现象使各土壤层中水分合理分配, 上下运送的水分能够使植物根系保持湿润, 从而延长和增强根系的活动性. 再分配水分可提供植物白天蒸腾作用需要的部分水源, 通过土壤- 根系- 大气系统促进水分运动, 且释放到上层土壤中的水分还可以为周围邻近植物提供水分. 由于养分一般储存在土壤的上层, 水分的上下运动可以促进土壤中养分的循环以增强养分吸收、微生物过程, 并提高养分的利用率. 目前, 水分再分配的研究区域越来越广泛, 研究方法也趋于多样化和成熟.

关键词: 水分再分配; 水力提升; 区域特征; 生态学意义

中图分类号: Q 948 文献标识码: A 文章编号: 0258- 7971(2007 S1- 0267- 09)

植物根部水分再分配能够使植物度过干旱的艰难时期, 增强植物的耐受性, 促进植物的蒸腾作用^[1]. 同时, 水分再分配能够惠及邻近植物, 促进下层植物的蒸腾作用和养分吸收^[2]. 但是, 上下层植物之间的促进作用和竞争作用可能是同时存在的, 只是在植物不同的生长阶段, 水分再分配所起的作用不同而已^[3,4]. 随着对水分再分配研究的深入, 研究所涉及的地域也越来越广, 但一般来说主要是在有干季或有短暂干旱出现的地区进行^[5,6]. 我国陆地面积广阔, 具有较大面积的温带、亚热带、热带季风气候区, 以及北部相当面积的温带大陆性气候区, 但是关于这些区域内植物根部水分再分配的研究则少见报道, 本文主要对水分重新分配的研究区域及其生态学意义进行探讨, 以期推动国内的水分再分配研究.

1 水分再分配的定义

水分再分配, 是指在低蒸腾条件下(主要在夜间, 由于植物根系不同部位土壤的水势的分布存在差异, 根系可从深层较湿润土壤中吸取水分后通

过侧根运输到表层较干燥的土壤中; 或侧根从表层湿润土壤中吸收水分由主根向下运输到深层较干燥土壤中, 从而改善表层土壤水分状况或将水分贮存在深层土壤中, 这一运动现象称为水分再分配^[7,8]. 自从 Magistad 和 Breazeal(1929 发现水分再分配的现象以来, 引起很多生理生态学家、生态水文学家的兴趣和重视, 并取得了一系列研究进展^[9].

Caldwell 和 Richard(1989 在野外通过对三齿蒿(*Artemisia. tridentata* 的研究发现, 当夜间蒸腾降低后, 根系将深层土壤水分向干燥土壤上层提升^[10]. 由于水分通常是向表层的干燥土层运动, 他们首次用 Hydraulic lift (水力提升 这个词来形容水分的运动状态. 在试验过程中, Richard 和 Caldwell 测定了三齿蒿根系附近土壤水势的昼夜变化, 即在白天蒸腾作用强烈、土壤水势降低, 而在晚上蒸腾作用降低, 此时土壤水势上升以有利于植物根系的水分吸收^[10,11]. 但是随着研究的进一步深入, 有很多研究发现水分不仅仅是从湿润的下层运输到干燥的上层; 在十分干旱的地区(例如沙漠及萨

^{*} 收稿日期: 2007- 05- 10
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30570308 ; 云南省自然科学基金资助项目(2006C0057M .
作者简介: 李鹏菊(1983- , 女, 硕士生, 主要从事植物水分利用、森林水文方面的研究.

瓦纳生境中,植物的根系很深,小降雨几乎不能到达深层根系,对一些乔灌木的研究发现,在一定的深度下土壤是十分干燥的,经过短暂降雨后表层土壤较湿润,表层土壤中的水分经根系传输到深层土壤中,以供底层根系的生长和生存^[12~15].因此,水分在植物根系中的运动是存在往上和往下运动两种情况.鉴于此,Burgess 等提出用水分再分配(Hydraulic redistribution, HR 来代替水力提升(Hydraulic lift, HL,这更能恰当的描述水分的运动状态^[16].

越来越多的研究数据表明,根系提水是根系统的普遍现象,遍布于不同的植物种类及不同的生态系统中^[17,18],到目前为止经研究发现具有此现象的植物有 30 种左右^[19].如果活跃的根处在合适的土壤水势中,可能会发生水分再分配^[20].水分再分配具有重要的生态意义^[1,21],包括促进相邻植物养分吸收、影响养分循环过程、促进根的生长以及增强根系在干燥土壤中的耐受性^[22].

2 水分再分配的研究区域

水分再分配的研究地点大多数是在干旱或者季节性干旱的地区进行^[23~26],这些地方的相同之处是它们基本上都经历干季和雨季.干季降雨极少、气温偏高,白天植物蒸腾作用比较强烈,此时植物经受水分胁迫较严重,因此深层根系将水分传输到上层干燥土壤中,以缓解植物的水分胁迫^[12,27].随着研究的不断深入,发现水力提升现象的区域也越来越广泛.这些区域包括:热带草原(萨瓦纳气候区^[4,28]、季风气候区^[13,29,30]、具有地中海气候的区域以及温带大陆性气候区^[2,31].除此之外,对不同生活型、不同植物类型也有研究^[15].水分再分配不仅是发生在以上地区,在一些沙漠中具有深根系的地下水湿生植物也有水分再分配的现象^[13,32].只要在生长过程中有短暂的干季出现,土壤中偶尔或者是规律地出现合适的土壤水势梯度,则植物根部水分再分配现象将会可能发生.

2.1 热带草原(萨瓦纳气候区) 热带稀树草原气候又称萨瓦纳气候,是具有明显季节性干旱的一种气候类型.萨瓦纳分布于非洲、南美洲和部分澳大利亚、亚洲的热带雨林两侧.气候特点为温度较高、降水较多、干湿季分明,每年的 11 月到次年 4 月,形成干旱少雨的干季,最干月降水量 $< 60\text{ mm}$,5 月到 10 月,形成闷热多雨的雨季,最高气温出现在雨

季来临之前.

在这种环境条件下,同一个群落中的乔木和灌木之间存在着相互影响的关系.Zou 等在美国得克萨斯州的研究发现,水力提升在乔木灌木群落中起到一定的促进作用.如果去除上层植物蜜牧豆树(*Prosopis glandulosa*,则在水力提升过程中,下层灌木叶片水势和净 CO_2 交换量就会降低;去除下层灌木加纳花椒(*Zanthoxylum fagara*,则增加上层树种 *Prosopis glandulosa* 的 CO_2 交换量^[28].在干湿季交替过程中,水力提升在乔木灌木群落中是很普遍的现象^[33].但是也有很多因素影响水力提升,例如,上下层土壤的发育、根的类型以及土壤中水分的分配等^[34~38].Ludwig 等通过测定土壤水势的昼夜变化,发现在东非萨瓦纳的树木草本群落的水力提升现象相当明显,尤其是在 1998 年的干季.在 2000 年,因为这一年过于干旱,水力提升现象基本消失.Ludwig 等的研究则表明,在旋扭相思树(*Acacia tortilis* 树冠范围以内的土壤水势要明显地比在树冠范围以外的低,这可能是由于白天树草吸收的水分要比夜晚树草释放的水分多的缘故,这在一定程度上限制了下层植物对水力提升水分的利用.这也说明了水力提升在萨瓦纳中既有利它作用,又有竞争作用,同时又取决于特定地点和年份的干湿状况^[4].在新热带地区的研究发现,水力提升的水分确实惠及到周边植物.但是,采用稳定性同位素技术和热脉冲法的测定表明:植物通过主根吸收的水分只占总供水的少部分,相邻植物利用很少量的提升水分,这可能是因为在同位素标记时切断主根导致根内出现空穴化,从而降低水分传导^[14].Scholz 等研究了南美新热带萨瓦纳 8 种主要植物的根系传导水分状况,共发现了 3 种水分传导方式:根系水分在白天正向流动(从土壤到根系中,夜晚则反向流动(从根系到土壤中;也有一些种类在白天和夜晚水分都是正向流动的,说明水分提升在白天和夜晚持续发生;在干季末期一场大雨之后,主根中的水分流向是反向的,水分先从浅层土壤中进入浅层根,然后进入主根,最后再由主根进入深层较干燥土壤中^[33].Meinzer 等对 3 种巴西萨瓦纳树种和 3 种松树的研究表明,水分再分配主要发生在土壤 60 cm 深处.水分再分配的发生需要不同的土壤水势(Ψ_{soil} 阈值: 60 cm, Ψ_{soil} 在 0.2~0.4 MPa 以下时; 100 cm, Ψ_{soil} 在 -0.1~0.4 MPa 以下时,土壤含水量才有显著变化.在 60 cm 处,当

Ψ_{soil} 在 $-1.5 \sim -1.2$ MPa 时, 土壤含水量达到最高值 (80% ~ 90%^[39]). Jackson 等采用稳定性同位素技术对巴西萨瓦纳 4 种常绿植物和一种落叶植物的研究表明, 它们主要利用上层土壤水, 然而在干旱季节却趋向于利用深层土壤水以保持较高的水分利用效率^[40].

2.2 热带、温带季风气候区 热带季风区主要分布于亚洲的中南半岛、印度半岛和菲律宾群岛. 夏季盛行夏季风, 降水量多, 形成雨季; 冬季盛冬季风, 降水量少, 形成干季. 温带季风气候一般分布 $40^{\circ} \sim 60^{\circ}$ N 的大陆东岸, 夏季温热多雨、冬季寒冷干燥.

季风气候条件下, 通常有几个月的干旱时期, 由于降雨较少, 这个时期植物大多数处在休眠期. 但是, 在休眠期内的植物侧根与主根中也测到了水分的反向流动, 表明这些植物也存在水分再分配或者水力提升现象^[15, 32]. Kume 等在泰国北部 Kogema 进行 2 个阶段的试验, 选取 2 种高大乔木黄樟 (*Cinnamomum porrectum*) 和石栎 (*Lithocarpus elegans*) 以及 2 种小的乔木 (*L. elegans* 和 *C. porrectum*) 作为研究对象, 研究在季风条件下山地常绿树木在降雨量减少的干季初期和干季末期的水分利用状况. A 阶段是 2002 年 11 月至 2003 年 5 月的干季初期到干季末期, B 阶段是 2003 年 9 月至 2004 年 5 月的干季初期到干季末期. 为了验证干旱是否对茎干液流 (Sap flow) 和土壤水势产生影响, 试验过程中专门对小树苗 (*C. porrectum*) 进行复水试验, 试验后树苗的水势和茎干液流恢复到了正常水平, 说明小树的白天平均液流速度 (J_s) 和植物茎干水势 (Ψ_{stem}) 的降低是由于干旱造成的. 在干季, 浅根系导致小树苗的水分利用降低, 而大树对干旱的耐性要强一些^[41]. Williams 和 Ehleringer (2000) 采用稳定性同位素技术对北美亚利桑那州的美国可食松 (*Pinus edulis*) 和栎属植物 (*Quercus gambelii*) 的研究发现, 在季风季节两树种利用夏季雨水的策略具有不同之处, 前者主要利用浅层土壤水, 而后者主要利用深层土壤水, 这是因为 *Pinus edulis* 的浅根系在夏季中期受高温影响基本失去活性^[42]. 美国犹他州受亚利桑那季风气候影响较大, 气候较干旱, 很多学者对此地区的植物水分利用状况进行了研究. Lin 等分别在 7 月和 9 月利用重水标记的模拟降雨研究科罗拉多高原上优势植物水分利用状况, 结果表明四翅滨藜 (*A.*

canescens) 和沙生胶兔木 (*C. nauseosus*) 在实验期间内几乎没有吸收标记雨水; 冷蒿 (*A. filifolia*) 和假柱状胶草 (*V. stylosa*) 的木质部水分中有 50% 来自标记雨水; 黑灌木 (*C. ramosissima*) 木质部水分中有 > 50% 来自标记雨水. 此外, 发现在 9 月利用的雨水多于 7 月, 可能 7 月高温抑制了水分的吸收^[43]. Schwinning 等选取一年生浅根草本长毛落芒草 (*Oryzopsis hymenoides*)、具有二型根的小灌木蛇草 (*Gutierrezia sarothrae*)、具有深根的本灌木绵毛优若藜 (*Ceratoides lanata*), 通过对 3 种根型植物的研究发现, 夏季干旱比冬季干旱更能影响植物水分获取. 茎部水的稳定性同位素分析表明, 在干旱条件下, 3 种植物均吸收深层土壤水, 有降雨时则吸收浅层土壤水. 但是当经历长期严重干旱时, 只有深层根能继续吸收土壤水, 而浅层根植物枯死或进入休眠期^[6]. Ryel 等研究了犹他州山艾树 (*Artemisia tridentata*) 林根系的分布、土壤水力传导、根茎传导性对蒸腾速率和土壤水动态的影响, 结果表明, 100 天的干旱中, 通过水分再分配使得树冠蒸腾作用增加 3.5% ~ 20.5%^[29]. 同时, 他们的另一项研究也表明, 植物能够通过根系将降雨传输到地下 1.5 m 深处, 根系对降雨的再分配在 74% ~ 100% 之间, 可见根系在干旱时期对降雨分配的贡献^[44]. 季风气候下的沙漠地区中有一些植物根系很深, 能够达到潜水层, 这些地下水湿生植物也具有水分再分配的现象出现, 例如大核桃木 (*Juglans major*)、天鹅绒豆灌木 (*Prosopis velutina*)、绒毛白蜡 (*Fraxinus velutina*). 通过测定这些植物的液流, 发现以上几种植物在夜晚都具有不同程度的水分反向流动 (从根到土壤中), 说明有水分再分配的发生^[13, 30, 32], 且落叶能够改变 *Prosopis velutina* 的浅层根和深层根的水分提取状况^[5].

2.3 地中海气候区 地中海气候一般分布在 $40^{\circ} \sim 30^{\circ}$ N 的大陆西岸, 主要在地中海沿岸、美国加利福尼亚州沿岸、南美洲智利沿海、南非南部和澳大利亚西南部等地. 气候特点是冬季温暖湿润、夏季炎热干燥. 年降水量约 750 mm, 70% 以上集中于冬季. 有时沿岸有寒流经过, 所以夏季雾日较多. 在地中海气候中, 夏天要经历一个非常干旱的时期, 在这一时期, 植物产生相应的适应机制和策略来缓解降雨减少带来的水分胁迫, 例如对雾水的利用和适应^[45]. 北美草原上的一些一年生草本如加利福尼亚马唐 (*Danthonia californica*) 在夏季干旱多雾

环境下,大多数利用雾水,多至 60% ~ 80%, 少的低于 30%^[46]. 水力提升可能是植物在一定干旱条件下为了保证植物生存而产生的一种适应现象. Ishikawa 和 Bledose 对加利福尼亚的蓝橡树研究发现,在炎热的夏季,当土壤水势达到 -0.3 MPa 时,不同深度植物根围(Rhizosphere)附近的水势会有昼夜波动的现象发生,这是发生水力提升现象的有力证据^[47]. Peuelas 和 Filella 在西班牙采用同位素标记法研究了欧洲黑松(*Pinus nigra*)的水分利用状况,结果表明,在干旱的夏季不仅有深层根提水的现象发生,而且提升的水分还惠及到邻近的树、灌木及幼苗等^[2]. Besson 等在夏季通过测定西班牙栓皮栎(*Quercus suber* L. 的茎中液流、土壤水势昼夜变化,发现有明显的水力提升现象发生,而且在严重干旱时期提取的水分达到第 2 天植物蒸腾量的 17% ~ 81%^[25]. Burgess 等在澳大利亚西部对红橡胶(*E. camaldulensis*)和海岸马醉木(*E. platypus*)的研究表明,尽管通过根系传输到深层的水分不能有效的阻止干旱对植物造成的影响,但是对于植物根系的建立和减少在特定土壤层中根系水涝有重要作用^[37]. Yoder 和 Nowak 在 Mojave 沙漠首次研究了 CAM 循环植物丝兰(*Yucca schidigera*)的水分再分配情况,表明丝兰根围的土壤水势波动情况正好与 C_3 、 C_4 植物的相反,即丝兰根围土壤水势在白天上升,在晚上反而降低,这与 CAM 植物气孔的开关时间有关^[23].

除了上述地区外,在温带大陆性气候区、高山气候区、热带海洋性气候区对水分再分配现象也有研究^[48~51]. Dawson 在纽约州研究了糖枫(*Acer saccharum*)的水力提升及其邻近植物利用提升水分的状况,结果表明,糖枫水势呈现昼夜波动,而距离树干越近,下层植物水势波动越明显;相反,距离树干越远,下层植物水势波动越不明显,说明离树近的下层植物利用提升水分较多^[52]. 在亚马逊流域,热带雨林大约要经历 3~5 个月的干旱时期. Oliveira 等选取了上层树种垂花紫荆(*Coussarea racemosa*)、中层树种桉叶槭(*Protium robustum*)、上层树种铁线子(*Manilkara huberi*) 3 种不同层次的树木作为研究对象,发现在干旱时期 3 种植物的侧根都有水分反向流动(由根系到土壤)发生,在主根中则依然保持正向流动(由土壤到根系),这进一步证明了在夜晚有水力提升现象发生^[50].

3 水分再分配的生态学意义

3.1 促进蒸腾作用 一般水分再分配发生的地区都有干湿季节交替,或者经历一段时间的干旱^[5, 6, 36, 49, 53]. 在此期间,降雨减少、白天温度高,植物蒸腾作用强烈,用于蒸腾作用的水分增多^[54, 1, 55],通过 HL 或 HR 将储存在不同土壤层中的水分由下到上沿着土壤水势梯度向上运动,用于补充蒸腾作用所需的水分^[1, 10, 13, 39]. 在农田中对玉米的试验表明,经过水力提升之后,蒸腾作用达到了最大值^[24]. Emerman 和 Dawson 研究得出,在一个 5 d 为周期的试验中,一棵成熟的枫树一晚上能提升水分 $102 \pm 54 \text{ L}$,在试验期间内,枫树白天蒸腾的水量是 400~475 L. 因此,水力提升能够暂时复充上层土壤 1 d 用水量的 25%^[56]. 晚上气孔关闭、蒸腾作用减弱时,提取水分供第 2 天的蒸腾作用所需,这很大程度上能够缓解干旱造成的压力,使植物度过艰难时期^[1, 12, 57].

3.2 促进养分吸收 在水分再分配的过程中,营养元素(如氮元素等)随之转移,使其在不同的植物当中达到合理分配和利用^[58~60]. 随着水分的运动,可以将深层土壤中的养分带到上层或者是表层养分带到深层,促进植物养分吸收^[61~63]. 上层土壤养分循环过程中的分解作用、矿化作用和硝化作用活跃,并且都是依靠土壤水分进行的^[22]. Caldwell 和 Manwaring 尝试测定水力提升的水分能够降低上层干旱土壤中养分的异质性,但是,在进行晚上光照以抑制水力提升发生的试验时,在土壤中却没有观察到养分异质性的降低^[64]. 如果植物的一部分根系仍处在湿润土壤中,植物在干燥土壤中也能够吸取养分^[65, 66]. Matzner 和 Richards 的研究表明,即使在非常严重的水分胁迫下,植物 *A. tridentata* 仍然具有持续吸取养分的能力,也许这也伴随着水力提升,尽管在这个实验中没有很明显的观测到水力提升现象^[67].

3.3 促进下层植物生长和养分利用 持续进行的水力提升对于建立根围和养分的吸收有很多益处,其中包括延长完好根系的活力和寿命以及根毛和微环境中微生物的活性和寿命,从而提高养分的空间异质性和养分的有效性^[11, 68]. 养分一般在上层土壤中,当上层土壤变得十分干燥时,养分的运动性就大大降低,因此,根系从深层土壤中提升上来的水分能够促进上层养分的运动和分布^[69]. 然而,

植物养分分布是受到土壤深度限制的, 深层湿润土壤层中的养分含量较少. 夜晚再分配的水分对植物群落和生态系统尤其是对森林下层植物生长和养分利用产生重要影响^[2, 28]. 再分配的水分一部分用于白天蒸腾作用, 一部分被周围的植物利用^[52, 70]. 通常, 上下层植物之间的互助作用和竞争作用是并存的, 在不同的生长阶段作用类型也不一样^[3]. 很多地区的研究验证了大树对不同种类的小树有促进作用, 如沙漠、萨瓦纳、人工林地^[71]、热带雨林、地中海气候区的灌木林^[47, 72]、盐碱地^[73]及草地^[23]等. 但是也有研究显示, 树木和草本在地下的竞争可能抑制水力提升水分的促进作用^[74]. Hirota 等通过对照试验得出, 在干旱初期树木与玉米存在水分竞争作用, 但是到干旱末期, 树木则促进玉米的水分利用^[38].

3.4 缓冲作用 夜间再分配的水分储存在一定的土壤层中, 当白天蒸腾作用强烈时, 储存的这部分水分又用于蒸腾, 这在一定程度上能够缓解干旱对植物造成的胁迫作用^[52, 70]. 环境因子(如有云或遮荫) 也能减少水分丧失, 以缓解植物的蒸腾压力^[57]. 在干旱时期, 水分再分配对干旱造成的木质部栓塞化也有一定的缓解作用, 对维持浅层根系的活性有重要作用^[75]. 这种缓冲作用不仅体现在主体植物上, 对于周围下层植物或者真菌类生物的生存和生长都有一定的缓冲作用, 有利于这些生物度过降雨极少的干旱时期^[62, 76].

4 水分再分配的研究方法

到目前为止, 随着研究的不断深入, 用于水分再分配研究的方法较多且趋于成熟. 其中主要有以下几种方法:

(1 观测根系附近土壤水势的昼夜变化, 通常利用热电偶干湿球温度计 (Thermocouple Psychrometer 测定土壤水势. 这种方法只能定性的描述某种植物是否有水分再分配现象的发生, 而不能准确的测定水分再分配的范围和水量^[19, 28].

(2 测定土壤体积分含水量的昼夜变化^[44, 49, 77]. 用时域反射仪 (TDR, Time-Domain Reflectometry 测定土壤体积分含水量. TDR 反映土壤体积分含水量昼夜变化的准确程度依赖于根系与 TDR 探头的接近程度是否在 TDR 的测量精度范围之内^[1]. 因此, 在安装 TDR 探头时要非常的小心, 以提高测定结果的可靠性. 但是由于过于靠近

根系, 测定的水分可能是植物本身的水分而不是根系释放的水分, 因此测得结果不够准确^[24].

(3 测定根系中液流 (Sap flow 的方向和流速来定性和定量的研究水分再分配状况^[16, 78]. 通常使用的方法有 HRM (Heat ratio method、热脉冲法 (Heat pulse 及热扩散法 (Heat dissipation^[8, 14, 33].

(4 同位素标记法^[2, 19, 36, 79~81], 即用已知丰度的重水 (富含²H 或¹⁸O 的水 浇灌植物的根系, 一定时间以后测定目标植物及周围植物根系、枝条或土壤中²H 或¹⁸O 丰度值 (δ_D 或 $\delta^{18}O$, 从而计算水分再分配的量. 这种方法目前应用的很广泛, 但是也有其缺点, 即不能准确区分水力提升水量和毛管上升水量^[82]. 在众多研究中, 同位素标记法通常和测定根系中液流相结合, 以提高结果的准确性和可靠性.

水分再分配的研究通常结合稳定性同位素技术, 通过分析植物各个部分 (枝条、根系、茎干、叶片等 以及环境中各种水源 (雨水、地下水、土壤水、雾水等 的氢氧稳定性同位素比率, 将更能明确植物利用了哪部分水分, 以及利用各部分水源的量^[2, 19, 40, 61, 83~86]. 此外, 在分析植物利用各种水源的同时, 结合叶片水势、土壤水势、土壤含水量的变化趋势, 将能更好的确定植物水分的利用状况和利用策略^[87, 88].

5 结 论

越来越多的研究数据表明, 水分再分配现象是植物对干旱或缺水环境的一种适应策略, 出现于许多植物种类和生态系统中. 在具有干湿季交替的生境中, 只要土壤各层中植物根系生长良好、有合适的土壤水势梯度, 水分再分配将会可能发生. 但是, 上层土壤干燥到什么程度才会有水力提升的发生? 在一昼夜周期中, 水分再分配何时开始、何时达到最大值、何时又被利用到第 2 天的蒸腾作用中? 发生时水分再分配的绝对水量有多少? 这些重要的问题鲜有报道^[89], 而且众学者研究的结果也有所差异, 要达到共识, 还需要进一步的研究求证. 水分再分配对植物群落以及生态系统的影响还不确定, 因此野外和室内实验应继续展开水分再分配现象对植物水分吸收、蒸腾作用、养分吸收转移以及对相邻植物影响方面的研究. 但是, 由于植物根系形态的不确定性, 会阻碍进一步的研究. 因此, 明确根系特征是研究水分再分配的前提, 这样能更好的从

宏观上认识植物,并在安装相关仪器时更准确把握位置,从而更精确的研究根系每年和每天再分配的水量以及对蒸腾作用的贡献.进一步研究的开展也有赖于合理科学的试验设计和实施,以期更明确根系水分再分配对农业灌溉、施肥以及间作的影响.

参考文献:

- [1] CALDWELL M M, DAWSON T E, RICHARDS J H. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants[J]. *Oecologia*, 1998, 113: 151-161.
- [2] PE? UELAS J, FILELLA I. Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a Mediterranean forest of NE Spain[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 49: 201-208.
- [3] CALLAWAY RM, WALKER LR. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities[J]. *Ecology*, 1997, 78: 1958-1965.
- [4] MIDWOOD AJ, BOUTTON TW, ARCHER SR, et al. Water use by woody plants on contrasting soils in a savanna parkland: assessment with $\delta^2\text{H}$ and $\delta^{18}\text{O}$ [J]. *Plant and Soil*, 1998, 205: 13-24.
- [5] SNYDER KA, WILLIAMS DG. Defoliation alters water uptake by deep and shallow roots of *Prosopis velutina* (Velvet Mesquite [J]. *Functional Ecology*, 2003, 17: 363-374.
- [6] SCHWINNING S, STARR B I, EHLENGER J R. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau part I : effects on soil water and plant water uptake[J]. *Journal of Arid Environments*, 2005, 60: 547-566.
- [7] 管秀娟,赵世伟. 植物根水倒流的证据及意义[J]. *西北植物学报*, 1999, 19(4): 746-754.
- [8] 刘美珍,孙建新,蒋高明,等. 植物-土壤系统中水分再分配作用研究进展[J]. *生态学报*, 2006, 26(5): 1550-1557.
- [9] MAGISTAD OC, BREAZEME JF. Plant and soil relations at and below the wilting percentage[J]. *Ariz Agric Exp Stri Tech Bull*, 1929, 25.
- [10] CALDWELL MM, RICHARDS JH. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots[J]. *Oecologia*, 1989, 79: 1-5.
- [11] RICHARDS JH, CALDWELL MM. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots[J]. *Oecologia*, 1987, 73: 486-489.
- [12] BURGESS SSO, PATE JS, ADAM MA, et al. Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*[J]. *Annals of Botany*, 2000, 85: 215-224.
- [13] HULTINE KR, CABLE WL, BURGESS SSO, et al. Hydraulic redistribution by deep roots of a Chihuahuan Desert phreatophyte[J]. *Tree Physiology*, 2003a, 23: 353-360.
- [14] MOREIRA MZ, SCHOLZ FG, BUCCI SJ, et al. Hydraulic lift in a neotropical savanna[J]. *Functional Ecology*, 2003, 17: 573-581.
- [15] OLIVEIRA RS, BEZERRA L, DAVIDSON EA, et al. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19: 574-581.
- [16] BURGESS SSO, ADAMS MA, TURNER NC, et al. The redistribution of soil water by tree root systems[J]. *Oecologia*, 1998, 115: 306-311.
- [17] WARREN JM, MEINZER FC, BROOKS JR, et al. Vertical stratification of soil water storage and release dynamics in Pacific Northwest coniferous forests[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 130: 39-58.
- [18] DOUSSAN C, PIERRET A, GARRIGUES E, et al. Water uptake by plant roots: II-Modelling of water transfer in the soil root-system with explicit account of flow within the root system-Comparison with experiments[J]. *Plant and Soil*, 2006, 283: 99-117.
- [19] LUDWIG F, DAWSON TE, KROON H, et al. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna[J]. *Oecologia*, 2003, 134: 293-300.
- [20] ESPELETA JF, WEST JB, DONOVAN LA. Species-specific patterns of hydraulic lift in co-occurring adult trees and grasses in a sandhill community[J]. *Oecologia*, 2004, 138: 341-349.
- [21] MEINZER FC, CLEARWATER MJ, GOLDSTEIN G. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 45: 239-262.
- [22] SCHLESINGER WH. Biogeochemistry: an analysis of global change[M]. San Diego: Academic Press, 1991.
- [23] YODER CK, NOEAK SR. Hydraulic lift among native plant species in the Mojave Desert[J]. *Plant and Soil*, 1999, 215: 93-102.
- [24] WAN CG, XU WW, SOSEBEE RE, et al. Hydraulic

- lift in drought-tolerant and -susceptible maize hybrids [J]. *Plant and Soil*, 2000, 219: 117-126.
- [25] BESSON C, OTIENO D, LOBO do VALE R, Siegwolf R, et al. Hydraulic lift in cork oak trees in a savanna-type Mediterranean ecosystem and its contribution to the local water balance [J]. *Plant and Soil*, 2006, 282: 361-378.
- [26] BROOKS JR, MEINZER FC, WARREN JM, et al. Hydraulic redistribution in a Douglas-fir forest: lessons from system manipulations [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29: 138-150.
- [27] QUEREJETA JI, MEDINA H, ALLEN MF, et al. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate [J/OL]. *Oecologia*. 2007a, <http://springer.lib.tsinghua.edu.cn/content/n25652271v804655/fulltext.html>.
- [28] ZOU CB, BARNES PW, ARCHER S, et al. Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree shrub clusters [J]. *Oecologia*, 2005, 145: 32-40.
- [29] RYEL RJ, CALDWELL MM, YODER CK, et al. Hydraulic redistribution in a stand of *Artemisia tridentata*: evaluation of benefits to transpiration assessed with a simulation model [J]. *Oecologia*, 2002, 130: 173-184.
- [30] HULTINE KR, WILLIAMS DG, BURGESS SSO, et al. Contrasting patterns of hydraulic redistribution in three desert phreatophytes [J]. *Oecologia*, 2003b, 135: 167-175.
- [31] GRIEU P, LUCERO DW, ARDIANI R, et al. The mean depth of soil water uptake by two temperate grassland species over time subjected to mild soil water deficit and competitive association [J]. *Plant and Soil*, 2001, 230: 197-209.
- [32] HULTINE KR, SCOTT RL, CABLE WL, et al. Hydraulic redistribution by a dominant, warm-desert phreatophyte: seasonal patterns and response to precipitation pulses [J]. *Functional Ecology*, 2004, 18: 530-538.
- [33] SCHOLZ FG, BUCCI SJ, GOLDSTEIN G, et al. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees [J]. *Tree Physiology*, 2002, 22: 603-612.
- [34] THOMAS JC, BROWN KW. Depth variations in hydraulic conductivity within a single lift of compacted clay [J]. *Water, Air, and Soil Pollution*, 1992, 65: 371-380.
- [35] CANADELL J, JACKSON RB, EHLENGER JR, et al. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale [J]. *Oecologia*, 1996, 108: 583-595.
- [36] SCHULZE ED, CALDWELL MM, CANADELL J, et al. Downward flux of water through roots (i.e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands [J]. *Oecologia*, 1998, 115: 460-462.
- [37] BURGESS SSO, MARK A, ADAMS MA, et al. Tree roots: conduits for deep recharge of soil water [J]. *Oecologia*, 2001, 126: 158-165.
- [38] HIROTA I, SAKURATANI T, SATO T, et al. A split-root apparatus for examining the effects of hydraulic lift by trees on the water status of neighbouring crops [J]. *Agroforestry Systems*, 2004, 60: 181-187.
- [39] MEINZER FC, BROOKS JR, BUCCI SJ, et al. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types [J]. *Tree Physiology*, 2004, 24: 919-928.
- [40] JACKSON PC, MEINZER FC, BUSTAMANTE M, et al. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem [J]. *Tree Physiology*, 1999, 19: 717-724.
- [41] KUME T, TAKIZAWA H, YOSHIFUJI N, et al. Impact of soil drought on sap flow and water status of evergreen trees in a tropical monsoon forest in northern Thailand [J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 238: 221-230.
- [42] WILLIAMS DG, EHLENGER JR. Intra- and inter-specific variation for summer precipitation use in Pinyon-Juniper woodland [J]. *Ecological Monographs*, 2000, 70: 517-537.
- [43] LIN GH, PHILLIPS SL, EHLENGER JR. Monsoonal precipitation responses of shrubs in a cold desert community on the Colorado Plateau [J]. *Oecologia*, 1996, 106: 8-17.
- [44] RYEL RJ, CALDWELL MM, LEFFLER AJ, et al. Rapid soil moisture recharge to depth by roots in a stand of *Artemisia tridentata* [J]. *Ecology*, 2003, 84: 757-764.
- [45] BURGESS SSO, DAWSON TE. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27: 1023-1034.
- [46] CORBIN JD, THOMSEN MA, DAWSON TE, et al. Summer water use by California coastal prairie grasses:

- fog, drought, and community composition [J]. *Oecologia*, 2005, 145: 511-521.
- [47] ISHIKAWA C M, BLEDSOE C S. Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift [J]. *Oecologia*, 2000, 125: 459-465.
- [48] JACKSON R C, CAVELIER J, GOLDSTEIN G, et al. Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest [J]. *Oecologia*, 1995, 101: 197-203.
- [49] STRATTON L C, GOLDSTEIN G, MEINZER F C. Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest [J]. *Oecologia*, 2000, 124: 309-317.
- [50] OLIVEIRA R S, DAWSON T E, BURGESS SSO, et al. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees [J]. *Oecologia*, 2005b, 145(3): 354-63.
- [51] FRITZSCHE F, ABATE A, FETENE, et al. Soil-plant hydraulics of indigenous and exotic trees in an Ethiopian montane forest [J]. *Tree Physiology*, 2006, 26: 1043-1054.
- [52] DAWSON T E. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions [J]. *Oecologia*, 1993, 95: 565-574.
- [53] BROOKS JR, MEINZER FC, COULOMBE R, et al. Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests [J]. *Tree Physiology*, 2002, 22: 1107-1117.
- [54] WAN C G, SOSEBEE R E, MCMICHAEL B L. Does hydraulic lift exist in shallow-rooted species? A quantitative examination with a half-shrub *Gutierrezia sarothrae* [J]. *Plant and Soil*, 1993, 153: 11-17.
- [55] HORTON J L, HART S C. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process [J]. *TREE*, 1998, 13: 232-235.
- [56] EMERMAN S H, DAWSON T E. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: an example from sugar maple [J]. *Oecologia*, 1996, 108: 273-278.
- [57] WILLIAMS K, CALDWELL M M, RICHARDS J H. The influence of shade and clouds on soil water potential: The buffered behavior of hydraulic lift [J]. *Plant and Soil*, 1993, 157: 83-95.
- [58] 樊小林, 曹新华, 郭立彬, 秦芳玲. 根系提水作用的土壤水分变异及养分有效性 [J]. *土壤侵蚀与水土保持学报*, 1996, 2(4): 71-76.
- [59] 樊小林, 李玲, 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土壤养分有效性的效应 [J]. *华南农业大学学报*, 1998, 19(3): 72-77.
- [60] DE KROON H, ZALM E van der, RHEENEN JWA van, et al. The interaction between water and nitrogen translocation in a rhizomatous sedge (*Carex flacca*) [J]. *Oecologia*, 1998, 116: 38-49.
- [61] DAWSON T E. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants [J]. *Oecologia*, 1998, 117: 476-485.
- [62] QUEREJETA J I, Warburton L M, Allen M F. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying [J]. *Oecologia*, 2003, 134: 55-64.
- [63] MCCULLEY R L, JOBBAG Y E G, POCKMAN W T, et al. Nutrient uptake as a contributing explanation for deep rooting in arid and semi-arid ecosystems [J]. *Oecologia*, 2004, 141: 620-628.
- [64] CALDWELL M M, MANWARING J H. Hydraulic lift and soil nutrient heterogeneity [J]. *Isr J Plant Sci*, 1995, 42: 321-330.
- [65] NAMBIAR EKS. Uptake of Zn^{65} from dry soil by plants [J]. *Plant and Soil*. 1976, 44: 267-271.
- [66] NAMBIAR EKS. The effects of water content of the topsoil on micronutrient availability and uptake in a siliceous sandy soil [J]. *Plant and Soil*. 1977, 46: 175-183.
- [67] MATZNER S L, RICHARDS J H. Sagebrush (*Artemisia tridentata* Nutt.) roots maintain nutrient uptake capacity under water stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47: 1045-1056.
- [68] HERMAN R P. Shrub invasion and bacterial community pattern in Swedish pasture soil [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1997, 24: 235-242.
- [69] VETTERLEIN D, MARSCHNER H. Use of a microtensiometer technique to study hydraulic lift in a sandy soil planted with pearl millet (*Pennisetum americanum* L.) [J]. *Plant and Soil*, 1993, 149: 275-282.
- [70] DAWSON T E. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift [J]. *Tree Physiology*, 1996, 16: 263-272.
- [71] CALLAWAY R M, DWLUCIA E H, Moore D, et al.

Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines[J]. *Ecology*, 1996, 77: 2 130-2 141.

[72] FILELLA I, PENUELAS J. Partitioning of water and nitrogen in co-occurring Mediterranean woody shrub species of different evolutionary history[J]. *Oecologia*, 2003, 137: 51-61.

[73] HACKER S D, BERTNESS M D. Morphological and physiological consequences of a positive plant interaction[J]. *Ecology*, 1995, 76: 2 165-2 175.

[74] LUDWIG F, DAWSON T E, Prins H H T, et al. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7: 623-631.

[75] DOMEK J C, WAREEN J M, MEINZER F C, et al. Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution [J]. *Oecologia*, 2004, 141: 7-16.

[76] QUEREJETA J I, Warburton L M, ALLEN M F. Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California Oak savanna [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007b, 39: 409-417.

[77] LEFFLER J A, IVANS C Y, RYEL R J, et al. Gas exchange and growth responses of the desert shrubs *Artemisia tridentata* and *Chrysothamnus nauseosus* to shallow-vs. deep-soil water in a glasshouse experiment [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 51: 9-19.

[78] LEE J E, OLIVEIRA R S, DAWSON T E, et al. Root functioning modifies seasonal climate[J]. *PNAS*, 2005, 102: 17 576-17 581.

[79] PATE J S, DAWSON T E. Assessing the performance of woody plants in uptake and utilisation of carbon, water and nutrients[J]. *Agroforestry Systems*, 1999, 45: 245-275.

[80] SEKIYA N, YANO K. Do pigeon pea and sesbania supply groundwater to intercropped maize through hydraulic lift? Hydrogen stable isotope investigation of xylem waters[J]. *Field Crops Research*, 2004, 86: 167-173.

[81] MEINZER F C, BROOKS J R, DOMEK J C, et al. Dynamics of water transport and storage in conifers studied with deuterium and heat tracing techniques [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29: 105-114.

[82] 何兴东, 高玉葆. 干旱区水力提升的作用[J]. *生态学报*, 2003, 23(5): 996-1 002.

[83] FEILD T S, DAWSON T E. Water sources by *Didymopanax pittieri* at different life stage in a tropical cloud forest[J]. *Ecology*, 1998, 79(4): 1 448-1 452.

[84] EWE S M L, STERNBERG L S L. Seasonal water use by the invasive exotic, *Schinus terebinthifolius*, in native and disturbed communities [J]. *Oecologia*, 2002, 133: 441-448.

[85] CHENG X L, AN S Q, LI B, et al. Summer rain pulse size and rainwater uptake by three dominant desert plants in a desertified grassland ecosystem in north-western China[J]. *Plant Ecology*, 2005, 184(1): 1-12.

[86] 孙双峰, 黄建辉, 林光辉, 等. 稳定同位素技术在植物水分利用研究中的应用[J]. *生态学报*, 2005, 25(9): 2 362-2 371.

[87] 林植芳, 孙谷畴, 林桂珠, 等. 鼎湖山自然保护区不同林地植物叶片水势的变化[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1998, 110-118.

[88] 刘美珍, 蒋高明, 李永庚, 等. 浑善达克沙地三种生境中不同植物的水分生理生态特征[J]. *生态学报*, 2004, 24(7): 1 465-1 471.

[89] 许旭旦, 诸涵素. 植物根部水分的倒流现象[J]. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4): 241-245.

Regional character of plant roots hydraulic redistribution
and their ecological significance

LI Peng-ju^{1, 2}, LIU Wen-jie¹, WANG Ping-yuan^{1, 2}, LI Jin-tao^{1, 2}
(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Kunming 650223, China;
2. Graduate School of Chinese Academy of Science, Beijing 100039, China

(下转第 291 页

[2] 高锡芸,陆用海. 关于水体富营养化与洗涤剂禁(限)磷的思考[J]. 环境保护,1997(9):43-46.

[3] SUN X B. Toxic effect of domestic detergent on *Daphnia magna*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, 24(3):296-297.

[4] 孙晓白,吴国樵,陈加平,等. 家用洗涤剂对大型藻的毒性影响[J]. 水生生物学报,2000, 24(3):296-297.

[5] 杨扬,韩静磊,吴振斌,等. 家用洗涤剂磷对斜生栅藻生长的影响[J]. 水生生物学报,2003, 27:339-344.

[6] 徐仕国. 微生物的鉴别与图谱[M]. 北京:中国医药科技出版社,2005.

[7] 朱浩然. 中国淡水藻志——色球藻纲[M]. 北京:科学出版社,1991.

[8] 沈萍,范秀容,李广武,等. 微生物试验[M]. 第3版. 北京:高等教育出版社,1999.

[9] 赵传鹏,浦跃朴,尹立红,等. 溶微囊藻菌的分离与溶藻作用[J]. 东南大学学报,2005, 35(4):602-606.

The effects of “Haili” detergent on the growth of Algae from Dianchi Lake

WANG Hai-yu, LIN Yu-guo, LAI Yong-hong, PENG Qian
(Yunnan Institute of Microbiology, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract: The “Haili” detergent, made from natural sources, is manufactured by Haili Eco Environmental Protection Technology Co., Shanxi Province. The detergent was mixed at different ratios with five water samples picked from Daoshitou, Daba, Xihua Street, Huiwan Bay, and Haigeng of Dianchi Lake, respectively, and then incubated at room temperature. The growth of algae in the water samples was inhibited when the concentration of the detergent was 10^{-4} V/V. The algae were completely killed when the concentration of the detergent was equal to 10^{-4} V/V or higher. The growth of *Microcystis aeruginosa* was inhibited when cultivated in media that contained different concentrations of the detergent. The inhibitory effect of the detergent on the growth of algae might be related to *Halomonas* sp. existed in the detergent.

Key words: “Haili” non-phosphorus detergent; Dianchi Lake; *M. aeruginosa* Kt; growth inhibition

* * * * *
(上接第 275 页)

Abstract: In some arid, semiarid or seasonal arid areas, when part of ront is feat, hydraulic lift or reverse flow (viz. hydraulic redistribution) can distribute water rationally and alleviate water stress of plants. The study of hydraulic redistribution is mainly conducted in those areas where dry season and wet season take turns or the drought lasts for a long period in one year, including savannas, temperate or tropical monsoon region and Mediterranean climate region. In addition, some research was carried out in temperate continental climate region. Hydraulic redistribution utilizes soil water rationally and may also prolong or enhance fine-root activity by keeping roots hydrated. Hydraulic redistribution can supply water source for daily transpiration, facilitate water movement in the Soil-Plant-Atmosphere continuum, and the neighbors can use water that is released to the up soil layers by roots. Also, because soils tend to dry from the surface downward and nutrients are usually most plentiful in the up soil layers, redistributed water may provide moisture that facilitates favorable circle for the acquisition of nutrients, microbial process, enhancing mineral nutrient availability ratio. At present, hydraulic redistribution research area is more and more broad, and research method also tends to diversification and maturity.

Key words: hydraulic redistribution; hydraulic lift; regional characteristics; ecological significance