

DOI: 10.13332/j.cnki.jbfu.2014.02.009

胡杨根系水力再分配的模式、大小及其影响因子

鱼腾飞^{1,2} 冯起^{1,2} 司建华^{1,2} 张小由¹

(1 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 2 甘肃省水文水资源工程研究中心)

摘要:作为一种重要的生态过程,阐明水力再分配的模式、大小和影响因子是理解其生态水文效应的前提。选取黑河下游荒漠河岸林主要建群种胡杨为研究对象,采用热比率法辨识胡杨根系水力再分配模式,量化水力再分配大小和影响因子。结果表明:胡杨不仅具有向上的水力提升,在降水条件下,也具有逆向水力提升,即水力下传或叶片吸收。同时,在河道灌水条件下也具有侧向再分配功能。胡杨单个根系水力再分配的大小在0.16~0.26 kg/d之间,平均为0.21 kg/d,占第2天蒸腾的比例为38.75%。相关分析和逐步回归分析表明:水力再分配大小与水汽压差、气温、土壤含水量呈显著正相关,而与相对湿度呈显著负相关,其中水汽压差与土壤含水量是影响胡杨根系水力再分配大小的主导因子。

关键词:水力再分配;水势梯度;热比率法;胡杨;黑河下游

中图分类号:S714.7 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-1522(2014)02-0022-08

YU Teng-fei^{1,2}; FENG Qi^{1,2}; SI Jian-hua^{1,2}; ZHANG Xiao-you¹. Patterns, magnitude and controlling factors of hydraulic redistribution by *Populus euphratica* roots. *Journal of Beijing Forestry University* (2014)36(2) 22-29 [Ch, 34 ref.]

1 Cold and Arid Region Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou, 730000, P. R. China;

2 Gansu Hydrology and Water Resources Engineering Research Center, Lanzhou, 730000, P. R. China.

As an important ecological process, it is fundamental for understanding the eco-hydrological consequences of hydraulic redistribution to illuminate its patterns, magnitude and controlling factors. We selected *Populus euphratica*, which of constructive species located at the lower reaches of Heihe River in northwestern China, to identify patterns and quantize the magnitude and controlling factors of hydraulic redistribution by the heat ratio method. We not only confirmed the previous knowledge on hydraulic lift, in which rates of flow in lateral roots of *P. euphratica* were negative during the night, but also demonstrated that water can transport from moist topsoil to dry subsoil after rain, i. e. hydraulic descent. In addition, water also moved from lateral moist soil layer to opposite dry soil layer after lateral irrigation, i. e. lateral redistribution. The magnitude of hydraulic redistribution of *P. euphratica* roots based on negative sap flow in lateral roots ranged from 0.16 to 0.26 kg/day with an average of 0.21 kg/day, which can accounts for 38.75% of transpiration of the next day. The correlation and stepwise regression analysis demonstrated that hydraulic redistribution was significantly positive correlated with vapor pressure deficit, air temperature and soil moisture content, instead negative correlation with relative humidity, in which vapor pressure deficit and soil moisture content were main controlling factors of hydraulic redistribution.

Key words hydraulic redistribution; water potential gradients; heat ratio method; *Populus euphratica*; lower reaches of Heihe River

收稿日期: 2013-05-21 修回日期: 2013-09-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370466, 41271037)、中国科学院重点项目(KZZD-EW-04-05)、中国科学院内陆河流域生态水文重点实验室项目(90Y290F41)。

第一作者: 鱼腾飞, 博士, 助理研究员。主要研究方向: 干旱区生态水文学。Email:yutf@lzb.ac.cn 地址: 730000 甘肃省兰州市城关区东岗西路320号中国科学院寒区旱区环境与工程研究所。

责任作者: 冯起, 博士, 研究员。主要研究方向: 干旱区水文水资源。Email:qifeng@lzb.ac.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://journal.bjfu.edu.cn>

在正常生理状况下, 根-土界面的水分传输是从土壤流向根系, 这是人所共知的。但是, 在某些特定的情况下也会发生反向的流动, 即从根系流向土壤^[1]。最初这一现象被定义为“水力提升(hydraulic lift, HL)^[2]”。之后大量研究表明: 根系不仅具有向上的水力提升, 而且在降水后垂直水势梯度驱动下发生逆向水力提升(inverse hydraulic lift, IHL)^[3-5]或水力下传(hydraulic descent, HD)^[6]。不仅如此, 水平方向上水势梯度的存在也能使根系发生侧向再分配(lateral redistribute, LR)^[7-8]。因此, Burgess等^[3]建议用“水力再分配”(hydraulic redistribution, HR)代替“水力提升”以更好地描述这一现象。目前, 水力再分配作为一种普遍现象已在全球不同生态系统近60种植物中被发现^[9-10], 尤其在干旱、半干旱和季节性干旱地区具有水力再分配功能的植物更多^[6, 11-13]。

胡杨(*Populus euphratica*)是我国干旱区主要的建群乔木种之一, 也是内陆河流域河岸林的优势植物种。已有证据表明: 塔里木河下游胡杨根系具有水力提升^[13], 但水力提升仅是水力再分配的一种模式^[14], 其是否具有其他的水力再分配模式(如水力下传或侧向再分配)还未见报道。另外, 如果水力再分配存在, 量化其大小和影响因子是进一步探讨水力再分配生态水文效应的前提。因此, 本文选取黑河下游荒漠河岸林优势乔木树种胡杨为试验对象, 利用能够测定低速和双向液流的热比率法(heat ratio method, HRM)^[15]辨识胡杨根系水力再分配的模式, 并定量水力再分配的大小和影响因子, 为进一步探讨根系水力再分配的生态水文效应提供依据, 为认识干旱区植物-水分关系提供新的思路。

1 材料与方法

1.1 试验区概况及材料

试验区位于黑河下游的阿拉善荒漠生态水文试验研究站(简称“阿拉善站”), 地理坐标为42°01'N、100°21'E, 海拔883.5 m。气候极端干旱, 据额济纳气象站1959—2011年数据, 年均降水量为37.4 mm, 且75%以上集中在6—8月; 年均蒸发量为3 390.3 mm, 约为降水量的90倍; 年均气温7月最高, 为27.0 °C, 1月最低, 为-11.7 °C^[16]。试验场设在距离研究站西南方向200 m处, 面积为100 m×100 m, 试验场内优势种为胡杨, 林下冠层内零星分布有灌木多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)和草本苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、花花柴(*Karelinia caspia*)等。试验场内胡杨密度为148株/hm², 平均高度为11.2 m, 平均胸径为45.9 cm, 平均冠幅为

5.9 m×6.0 m, 郁闭度为44%。受仪器数量限制, 本文选取人为影响小、个体大小基本一致、冠形匀称、无偏冠及严重枯枝现象的胡杨标准木2株作为试验对象, 采用热比率法测定树干和根系液流速率, 安装位置为树干胸径(1.3 m, 朝北)和垂直于河道的侧根(地下50 cm, 距树干30 cm, 朝东)。

1.2 热比率法

1) 热脉冲速率(V_h)测定

热比率法通过计算1次热脉冲释放后, 等距离点的温度探针增加值的比来计算热脉冲速率:

$$V_h = \frac{k}{x} \ln \frac{v_1}{v_2} \times 3600 \quad (1)$$

式中: k 为鲜材热扩散系数, 默认值为 0.0025 cm²/s, 具体值测定参见文献[15]; x 为加热器与其中任一温度探针的距离, cm; 2个温度探针相对于加热器的距离分别为 -0.6 cm 和 0.6 cm, 因此, $x = 0.6$; v_1 和 v_2 分别为上端和下端等距点(x cm)的温度(初始)增加值, °C。

此处, 计算 k 时需要测定的参数包括木材质量含水量(m_c , %)和水的密度(ρ_s , 1 g/m³)。其中, 木材质量含水量采用烘干法测定, 计算方法同土壤含水量。

2) 校准热脉冲速率(V_c)计算

从温度探针获得的 V_h 在用于液流速率计算之前, 还需要进行位置偏移校正和伤口校正。这里, x_2 假定为不正确的探针位置, x_1 假定为正确的探针位置; t 为脉冲时间, s。由于未知哪个探针存在位置偏移, 方程(2)同样用于求解 x_1 探针的位置。之后, 取两者的平均值为探针距离(cm)。

$$x_2 = \left(4kt \ln \frac{v_1}{v_2} + x_1^2 \right)^{0.5} \quad (2)$$

在仪器安装过程中, 对树木木质部的损伤是不可避免的。在此采用 Burgess等^[15]提出的有限元数值模拟方法进行伤口校准:

$$V_c = bV_h + cV_h^2 + dV_h^3 \quad (3)$$

式中: b 、 c 、 d 为校准常数。

3) 液流速率(V_s)计算

经过上述位置偏移校准和伤口校准的热脉冲速率(V_c)可用于液流速率(V_s , cm/h)的计算, 公式如下:

$$V_s = \frac{V_c \rho_b (c_w + m_c c_s)}{\rho_s c_s} \quad (4)$$

式中: ρ_b 为木材基本密度, g/cm³, 采用排水法测定; c_w 和 c_s 分别为鲜材比热容(1 200 J/(kg·°C), 20 °C)和水比热容(4 182 J/(kg·°C), 20 °C)。

4) 液流通量(V_f)计算

$$V_f = A_s V_s \quad (5)$$

式中: A_s 为边材(横截)面积,cm²。

1.3 环境因子测定

试验区内安装自动气象站一套用于环境因子测定,主要测定指标包括光合有效辐射(PAR, mmol/(m²·s))、空气温湿度(t_a , °C 和 RH, %)、降水量(P , mm)等,水汽压差(VPD, kPa)根据空气温度和湿度参照文献[17]计算得到。所有观测项目的传感器以电缆同数据采集器相连,自动数据采集器(Zeno3200-A-D, USA)对以上项目每30 min记录1次。同时,每月中旬采用压力室(WP4C, Decagon devices Inc., USA)测定0~160 cm土壤水势(ψ_s , MPa),取样间隔为20 cm,每层重复取样3次。同时采用称重法测定土壤质量含水量(ω , %),并乘以土壤密度得到体积含水量(θ , cm³/cm³)。另外,采用挖掘法测定0~160 cm吸收根根长密度(RLD, cm/cm³)。

2 结果与分析

2.1 土壤水分状况及根系垂直分布

水力再分配发生的条件之一是土壤水势梯度($\Delta\psi$)的存在,既包括垂直方向的^[18],也包括水平方向的^[3, 14, 19]。如图1所示,在0~160 cm土壤剖面内,40 cm以上的浅层土壤较为干燥, ψ_s 为(-28.4±4.9) MPa;40 cm以下深层土壤则较为湿润, ψ_s 为(-2.8±0.8) MPa;两层间 $\Delta\psi$ 高达-25.6 MPa。 ψ_s 的高低会影响 θ 的垂直分布:在0~100 cm范围内 θ 呈先增加后减小,40~80 cm明显较高,100 cm以下呈迅速上升趋势。 θ 的垂直分布除受土壤性质、土壤质地等因素影响外,根系分布也会对其产生一定影响。如图2所示,RLD在0~60 cm范围内相对较高,在60 cm处达到最大值,这一结果与 θ 的垂直分布较为一致。在100~120 cm范围内,由于其土壤类型为砂土,持水力较小, θ 明显偏低,RLD也相对较低。说明土壤水分垂直分布与根系密切相关,很有可能存在根系水力再分配。

2.2 液流速率变化

液流速率测定是辨识水力再分配存在的主要方法之一^[3]。如图3a所示,2012年生长季胡杨树干的液流速率变化大致可划分为5个时段:A. 花期, V_s 稳定维持在-2 cm/h左右,其时间大致从4月初到5月初,持续约1个月;B. 展叶期, V_s 从最低迅速上升至稳定,大小在0~18 cm/h之间,大致从5月初至月中,持续约15 d;C. 成熟期, V_s 稳定维持在15~18 cm/h,大致从5月中旬至9月初,持续约100 d;D. 叶变色和脱落期, V_s 从稳定到迅速下降,大致从9月初至11月初;E. 休眠期, V_s 基本稳定

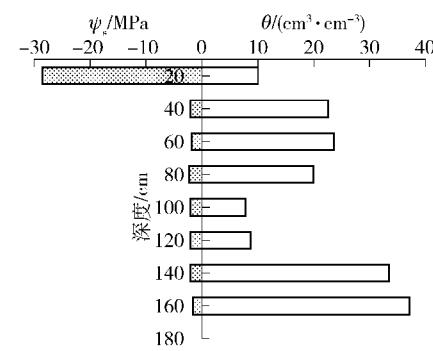


图1 土壤水势(ψ_s)及含水量(θ)的垂直变化

Fig. 1 Vertical variations of water potential (ψ_s) and water content (θ) of soil for *P. euphratica*

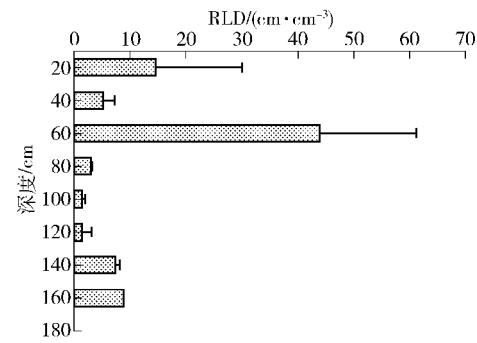


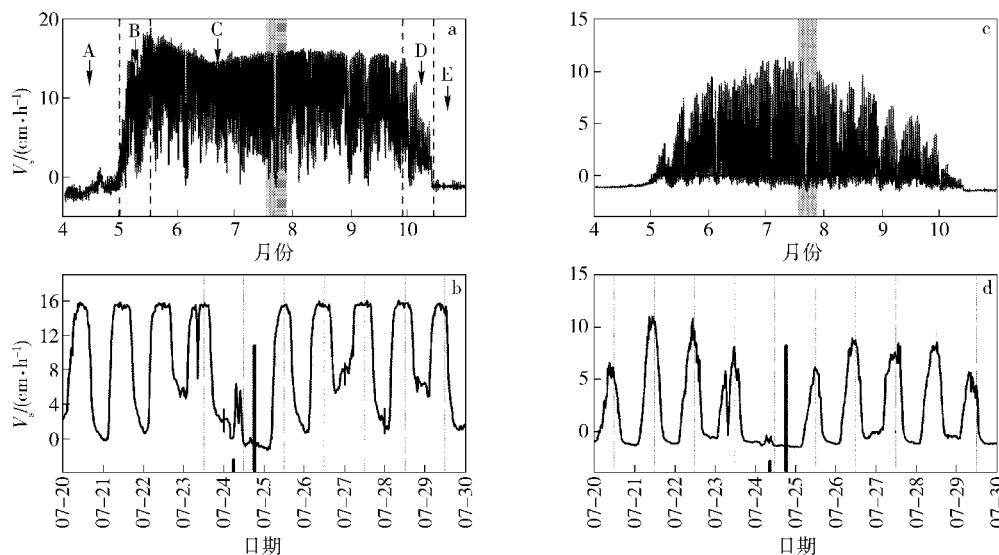
图2 胡杨根长密度(RLD)的垂直变化

Fig. 2 Vertical variations of RLD for *P. euphratica*

在-1 cm/h左右,从11月初至次年3月中旬。整个生长季内,除降水日外,树干液流基本为正,即液流从根部到叶片向上运输,历时约173 d。典型降雨日(图3b)无论在白天还是夜间,树干液流均出现了负值,表明存在向下的水分运移,可能是叶片吸收或树干吸水过程。

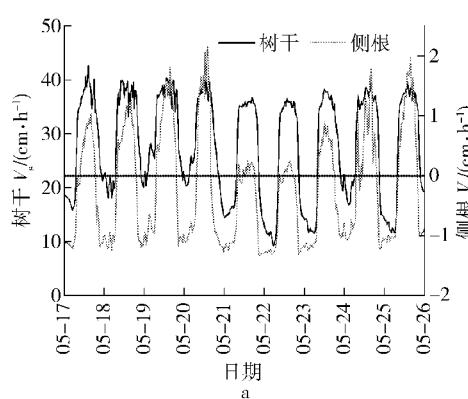
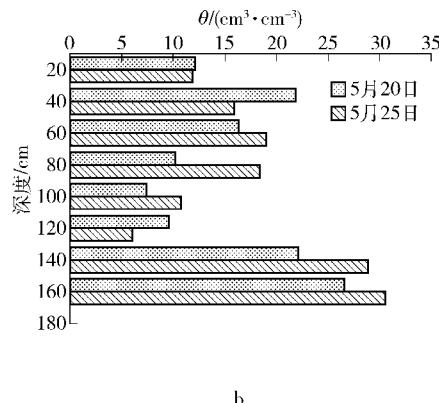
本试验中胡杨侧根的液流启动时间为2012年5月4日,要比树干晚3 d,之后迅速增加,在7月13日前后达到最大值,后持续减小至10月8日后变为负值并趋于稳定,比树干液流提前近7 d(图3c),说明胡杨木质部具有一定的储水功能。在典型晴天(7月20—23日),日间(07:00—20:30) V_s 为正,夜间的(21:00—06:00) V_s 为负(图3d)。在7月24日,降水14.4 mm,降水期间树干 V_s 在日间偶尔出现负值,而侧根 V_s 在白天和夜间均为负值,在某一特定时刻(7月24日15:30和25日08:00)二者均为负值(图3d),且夜间根系 V_s 的变化要较树干稳定。

在局部灌溉或河道灌水(一侧根系接近河水)的情况下,植物根系可能存在侧向再分配。5月20—21日,在胡杨树干东侧的河道灌水,并观测灌水前后树干西侧土壤含水量的变化(图4)。结果表明:灌水前,树干木质部 V_s 均为正,侧根 V_s 白天为正,夜极为负,即存在水力提升。灌水后,树干和侧

图3 胡杨主干(a,b)和侧根(c,d)液流速率(V_s)的季节变化和日变化Fig. 3 Seasonal and daily variations of sap flow velocity (V_s) of stem (a, b) and lateral roots (c, d) for *P. euphratica*

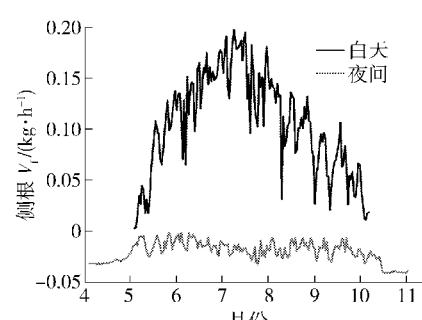
根木质部 V_s 在日间均有不同程度的降低,而侧根表现尤为明显。而在夜间,树干木质部 V_s 明显降低,而侧根木质部 V_s 增加,说明水力提升在加强,但提升的水分并没有使得树干木质部 V_s 增加,反而减小

了,3 d 后(5月 24 日)树干和根系的 V_s 基本恢复到灌溉前(图 4a)。土壤含水量测定结果表明:灌水后,树干西侧 60~80 cm 土壤水分显著增加($P = 0.05$)(图 4b)。

图4 灌水前后胡杨主干和侧根 V_s 日变化(a)Fig. 4 Daily variations of V_s of stem and lateral roots for *P. euphratica* (a) and the changes of soil moisture content (b) before and after later irrigation

2.3 水力再分配大小及影响因子

胡杨根系白天和夜间(按 V_f 正负划分,除降水日外)液流通量日均值变化如图 5 所示。整个生长季,根系夜间 V_f 一直存在,且呈逐渐减小的趋势,其大小在 0~0.05 kg/h 之间,平均为 0.02 kg/h,其变化要比白天 V_f 变化平稳;白天平均 V_f 在 0~0.20 kg/h,平均为 0.11 kg/h。由于胡杨侧根较多,未能测定所有侧根的液流速率,因此以不同根系的平均负向液流速率乘以根系的边材面积作为水力再分配的大小,以平均日间正向 V_f 乘以边材面积作为次日的蒸腾速率,以 2 者的比例作为水力再分配大小对蒸腾速率的贡献率,生长季不同

图5 胡杨侧根 V_f 白天和夜间均值的季节变化Fig. 5 Seasonal variations of daytime and nighttime mean of lateral root V_f for *P. euphratica*

月份的计算结果见表1。由表1可见,胡杨单个根系的水力再分配大小在0.16~0.26 kg/d之间,10月最大,8月最小,平均为0.21 kg/d。而单个根系的蒸腾速率在0.23~1.37 kg/d之间,7月最大,10月最小,平均为0.82 kg/d。10月的蒸腾速率甚至

小于水力再分配大小,主要是10月的蒸腾速率基本停止,而水力再分配仍然存在。水力再分配大小对蒸腾速率的贡献率在14.60%~113.04%之间,随着时间的推移呈先减小后增加的趋势,7月最低,平均为38.75%。

表1 胡杨根系水力再分配大小和蒸腾速率的月变化及其水力再分配大小与蒸腾速率的比例

Tab. 1 Monthly variations of hydraulic redistribution and transpiration rate, and the ratio of hydraulic redistribution to transpiration rate during the growing season for *P. euphratica*

指标	月份						
	5	6	7	8	9	10	平均
水力再分配值/(kg·d ⁻¹)	0.23 ± 0.05	0.21 ± 0.05	0.20 ± 0.04	0.16 ± 0.05	0.18 ± 0.05	0.26 ± 0.05	0.21 ± 0.07
蒸腾速率/(kg·d ⁻¹)	0.60 ± 0.36	1.20 ± 0.24	1.37 ± 0.26	0.98 ± 0.24	0.55 ± 0.19	0.23 ± 0.16	0.82 ± 0.43
比例/%	38.33	17.50	14.60	16.33	32.73	113.04	38.75

根系水力再分配值除受植物生理影响外,还与气候因子和土壤水分有效性显著相关(表2):在小时尺度上,影响水力再分配大小的主要因子包括水汽压差、相对湿度、气温和土壤含水量,其中,水力再分配大小与水汽压差、气温、土壤含水量呈显著的正相关,与相对湿度呈显著的负相关。逐步回归分析表明:相对湿度、水汽压差与土壤含水量是影响水力再分配大小的主要因子。日尺度上,同样水力再分配大小与水汽压差、气温、土壤含水量呈显著正相关,而与相对湿度呈显著负相

关。逐步回归分析表明:水汽压差与土壤含水量依然是影响水力再分配大小的主要因子。总体上,气候因子(相对湿度与水汽压差)和土壤因子(土壤含水量)可以解释至少52%和39%的水力再分配大小在小时尺度和日尺度上的变化。因此,可以认为气候因子(水汽压差、相对湿度、气温)与土壤因子(土壤含水量)共同影响胡杨根系水力再分配大小。由于水汽压差是由相对湿度和气温计算得到,因此水汽压差是影响根系水力再分配大小最主要的气候因子。

表2 生长期不同时间尺度上胡杨根系水力再分配大小(因变量)与主要环境因子的相关分析与逐步回归分析结果

Tab. 2 Statistical summary of measured hydraulic redistribution (dependent variable) with different time scales (hourly and daily) to environmental and climate parameters during the growing season for roots of *P. euphratica*

时间尺度	样本数	相关分析				回归分析		
		<i>t_a</i>	RH	VPD	SWC	模型参数	F	R ²
h	203	0.49 **	-0.63 **	0.65 **	0.37 **	RH, VPD, θ	72.42	0.52
d	156	0.56 **	-0.28 **	0.60 **	0.41 **	VPD, θ	60.07	0.39

注:**表示在置信度(双侧)为0.01时,相关性是显著的。h尺度为2012年7月12日至7月21日,d尺度为2012年5月4日至10月7日(排除降雨日)。

3 结论与讨论

3.1 水力再分配模式

胡杨是我国干旱区主要的建群乔木树种之一。已有研究表明:在干旱季节,胡杨叶片能够维持稳定的生理活动,如叶片水势^[20-21]、气孔导度^[22]、蒸腾速率^[23-24],并受环境因子的影响。在众多环境因子中,水分是最主要的限制因子,而地下水是其最主要的水分来源,因此胡杨被认为是强制性地下水湿生植物(*obligate phreatophyte*)^[25]。但也有研究表明:在地下水埋深1.8 m条件下,胡杨木质部δ¹⁸O与地下水和40~60 cm土壤水δ¹⁸O较为接近,说明胡杨

除利用地下水外,还可能利用一部分的土壤水^[26]。那么40~60 cm的土壤水究竟从何而来?结合本文的研究结果,笔者认为:由于胡杨根系具有水力提升,因此胡杨利用的40~60 cm土壤水可能来自于水力提升的地下水而非大气降水。

值得注意的是,根系液流速率负向变化也可能是根系的再填充作用^[3],但实际上这种情况不存在。理由是:如果根系液流只是补充白天蒸腾损失的水分,其值变化应该是在日落后先迅速增加而黎明前缓慢减小,但实际的情况是夜间液流速率变化相对平稳(图3d),表现为稳定的输送过程,唯一的可能是直接向土壤输送水分。同时,在降水或接近

饱和水汽压条件下,部分的水分也可能被叶片或树干吸收向下运输至深层根系,并释放于土壤中,即逆向水力提升(图3d)。对于胡杨而言,由于无明显的主根,但在其根茎处存在大量的毛细根,因此很有可能是浅层土壤中的毛细根将土壤中的水分吸收后经由侧根向下运移,即水力下传。从已有结果来看,究竟是哪种过程还不得而知,但可以肯定的是确实发生了逆向水力提升。目前,由于缺乏可靠的稳定同位素示踪证据,对于降水后树干液流的负向变化究竟是叶片吸收还是树干吸水过程还有待深入研究。

另外,在河道灌水条件下,胡杨根系具有侧向再分配功能。夜间侧根木质部液流速率增加,而树干木质部液流速率降低,可能的解释是由于土壤不同部位间的水势差增大,甚至超过根-叶之间的水势差,进而导致这部分水分被运输到水势更低的另一侧根系,从而抑制了向树干木质部的运移,即距离河道较近的根系将吸收的水分运移至距离河道较远的一侧(图4a)并释放于土壤中,这在树干西侧的土壤水分观测结果中得到了印证(图4b)。值得注意的是,土壤水分的增加也有可能是水分侧向运移的结

果。但经测算,砂壤土的水分扩散速率(约0.54 cm/h)远小于根系的液流速率。所以,可以认为60~80 cm土壤水分增加是根系侧向再分配,而不是水分侧向运移。由此可见,河道灌水可引起土壤水分的空间异质性,进而促使土壤水分通过根系发生侧向再分配。

综上所述,胡杨根系具有如图6所示的水力再分配模式。晴天:日间树干和侧根液流速率为正,即液流从土壤经由根系流向木质部,再经木质部运送到叶片以供蒸腾消耗;夜间树干液流速率为正,而侧根液流速率为负,说明除了木质部再填充作用外,还有一部分水分从深层湿润土壤经由根系运输到浅层干燥土壤中,即水力提升。降水后,白天树干液流速率为正,而侧根液流速率为负,即白天也存在水力提升;夜间树干和侧根液流速率为负,即根系从浅层湿润土壤或叶片或树干从空气中吸收的水分经由根系运输到深层较干土壤中,即水力下传或叶片吸收。灌溉前与降水前类似,为典型的水力提升;灌溉后,液流速率的方向未发生改变,但树干液流速率减小而根系液流速率增加,即侧向再分配。

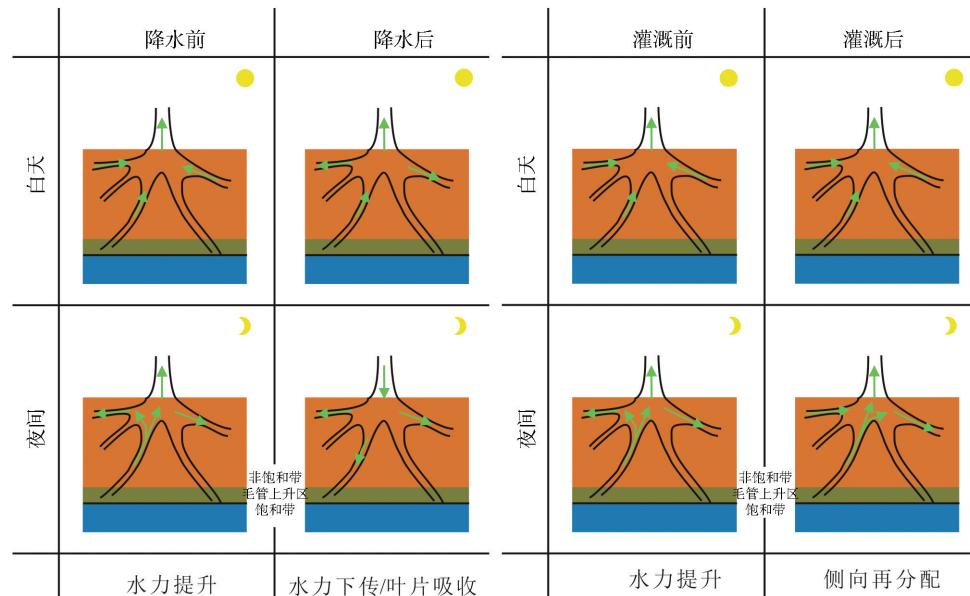


图6 胡杨根系水力再分配模式

Fig. 6 Pattern of hydraulic redistribution by roots of *P. euphratica*

3.2 水力再分配大小及影响因子

水力再分配大小可以用根系夜间负向液流通量表征^[3, 6-7, 27]。胡杨根系水力再分配在整个观测期内一直存在,且呈逐渐减小的趋势。生长季,胡杨单个根系水力再分配大小在0.16~0.26 kg/d之间,10月最大,8月最小,平均为0.21 kg/d。与已有报道结果相比^[28],由于本文只测定了胡杨的部分根系,其结果明显偏低。相比之下,胡杨根系水力再分

配对蒸腾速率的贡献相对较高,主要是在休眠期胡杨根系也存在水力再分配(图3b),这一结果与Hultine等^[29]对亚利桑那南部地下水湿生植物牧豆树(*Prosopis juliflora*)的观测结果一致,即在蒸腾需求不存在的休眠期(冬季),侧根负向的液流速率依然存在,这可能有助于荒漠河岸植物在冬季利用秋汛补充生长季浅层土壤水分的损耗,以满足第2年植物生长花期和展叶期对水分的需求(图3a),这可

能对于黑河间歇性分水条件下植物的生长具有重要意义。

影响根系水力再分配大小的因素是多方面的,包括方法差异、植物特征、环境状况等^[28],其中环境状况是影响根系水力再分配大小最主要的因子。首先,大气环境(尤其是水汽压差)可以通过控制蒸腾需求影响水力再分配大小。在雨天,植物的蒸腾需求较低,大气对水分的竞争比干土小,使得在白天和夜间均可能存在水力再分配,包括水力提升和水力下传^[3, 5, 9, 30]。其次,土壤水分状况也能影响水力再分配大小。例如,大量研究表明:只有当浅层土壤水势低于-0.4~-0.8 MPa时水力再分配才发生^[9, 31~32]。本文的结果显示:胡杨根系水力再分配大小与气候因子和土壤水分有效性显著相关,气候因子和土壤因子可以解释至少39%和52%的水力再分配大小在小时和日时间尺度上的变化。另外,夜间植物体内的水分除了通过根系水力再分配途径进入土壤外,还可能通过叶片进入大气中,即夜间蒸腾^[33~34],两者同时受水汽压差控制,胡杨是否存在夜间蒸腾及其是否限制根系水力再分配还需进一步探讨。

参考文献

- [1] 许旭旦,诸涵素.植物根部的水分倒流现象[J].植物生理学通讯,1995,31(4):241~245.
- [2] RICHARDS J H, CALDWELL M M. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots[J]. Oecologia, 1987, 73(4): 486~489.
- [3] BURGESS S S O, ADAMS M A, TURNER N C, et al. The redistribution of soil water by tree root systems[J]. Oecologia, 1998, 115(3): 306~311.
- [4] SCHULE E D, CALDWELL M M, CANADELL J, et al. Downward flux of water through roots (i. e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari Sands[J]. Oecologia, 1998, 115(4): 460~462.
- [5] SMITH D M, JACKSON N A, ROBERTS J M, et al. Reverse flow of sap in tree roots and downward siphoning of water by *Grevillea robusta* [J]. Functional Ecology, 1999, 13(2): 256~264.
- [6] HULTINE K R, CABLE W L, BURGESS S S O, et al. Hydraulic redistribution by deep roots of a Chihuahuan Desert phreatophyte [J]. Tree Physiology, 2003, 23(5): 353~360.
- [7] BROOKS J R, MEINZER F C, COULOMBE R, et al. Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests [J]. Tree Physiology, 2002, 22(15~16): 1107~1117.
- [8] SMART D R, CARLISLE E, GOEBEL M, et al. Transverse hydraulic redistribution by a grapevine [J]. Plant, Cell & Environment, 2005, 28(2): 157~166.
- [9] 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(4): 459~465.
- [10] ESPELETA J F, WEST J B, DONOVAN L A. Species-specific patterns of hydraulic lift in co-occurring adult trees and grasses in a sandhill community[J]. Oecologia, 2004, 138(3): 341~349.
- [11] PRIETO I, MARTÍNEZ-TILLERÍA K, MARTÍNEZ-MANCHEGO L, et al. Hydraulic lift through transpiration suppression in shrubs from two arid ecosystems: patterns and control mechanisms [J]. Oecologia, 2010, 163(4): 855~865.
- [12] 阿拉木萨,周丽芳.科尔沁沙地21种植物水分提升作用的实证检验[J].北京林业大学学报,2011,33(1):70~77.
- [13] HAO X M, CHEN Y N, LI W H, et al. Hydraulic lift in *Populus euphratica* Oliv. from the desert riparian vegetation of the Tarim River Basin[J]. Journal of Arid Environments, 2010, 74(8): 905~911.
- [14] NADEZHDINA N, DAVID T S, DAVID J S, et al. Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution [J]. Ecohydrology, 2010, 3(4): 431~444.
- [15] BURGESS S S O, ADAMS M A, TURNER N C, et al. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants[J]. Tree Physiology, 2001, 21(9): 589~598.
- [16] YU T F, FENG Q, SI J H, et al. Hydraulic redistribution of soil water by roots of two desert riparian phreatophytes in northwest China's extremely arid region [J]. Plant and Soil, 2013, 372(1~2): 297~308.
- [17] ALLEN R G, PEREIRA L S, RAES D. Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements [G] // FAO irrigation and drainage paper. Rome: FAO, 1998.
- [18] CALDWELL M M, RICHARDS J H. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots[J]. Oecologia, 1989, 79(1): 1~5.
- [19] BURGESS S S O, ADAMS M A, TURNER N C, et al. Tree roots: conduits for deep recharge of soil water [J]. Oecologia, 2001, 126(2): 158~165.
- [20] 司建华,冯起,张小由.极端干旱区胡杨水势及影响因子研究[J].中国沙漠,2005,25(4):505~510.
- [21] GRIES D, ZENG F J, FOETZKI A, et al. Growth and water relations of *Tamarix ramosissima* and *Populus euphratica* on Taklamakan Desert dunes in relation to depth to a permanent water table[J]. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(5): 725~736.
- [22] 司建华,常宗强,苏永红,等.胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应[J].西北植物学报,2008,28(1):125~130.
- [23] 张小由,龚家栋,周茂先,等.应用热脉冲技术对胡杨和柽柳树干液流的研究[J].冰川冻土,2003,25(5):585~590.
- [24] 司建华,冯起,张小由,等.极端干旱区荒漠河岸林胡杨生长季树干液流变化[J].中国沙漠,2007,27(3):442~447.
- [25] BUSCH D E, INGRAHAM N L, SMITH S D. Water uptake in woody riparian phreatophytes of the southwestern United States: a stable isotope study [J]. Ecological Applications, 1992, 2(4): 450~459.
- [26] ZHAO L J, XIAO H L, CHENG G D, et al. A preliminary study of water sources of riparian plants in the lower reaches of the Heihe Basin [J]. Acta Geoscientica Sinica, 2008, 29(6): 709~718.

- [27] HULTINE K R, WILLIAMS D G, BURGESS S S O, et al. Contrasting patterns of hydraulic redistribution in three desert phreatophytes[J]. *Oecologia*, 2003, 135(2): 167–175.
- [28] NEUMANN R B, CARDON Z G. The magnitude of hydraulic redistribution by plant roots: a review and synthesis of empirical and modeling studies [J]. *New Phytologist*, 2012, 194 (2): 337–352.
- [29] HULTINE K R, SCOTT R L, CABLE W L, et al. Hydraulic redistribution by a dominant, warm-desert phreatophyte: seasonal patterns and response to precipitation pulses [J]. *Functional Ecology*, 2004, 18(4): 530–538.
- [30] OLIVEIRA R S, DAWSON T E, BURGESS S S O, et al. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees[J]. *Oecologia*, 2005, 145(3): 354–363.
- [31] DOMEC J C, WARREN 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(1): 7–16.
- [32] MEINZER F C, BROOKS J R, BUCCI S, et al. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types[J]. *Tree Physiology*, 2004, 24 (8): 919–928.
- [33] DAWSON T E, BURGESS S S O, TU K P, et al. Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems[J]. *Tree Physiology*, 2007, 27(4): 561–575.
- [34] HOWARD A R, VAN IERSEL M W, RICHARDS J H, et al. Night-time transpiration can decrease hydraulic redistribution[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(8): 1060–1070.

(责任编辑 李 娴)