

树木吸收利用深层土壤水的特征与机制：对人工林培育的启示

席本野^{1*} 邸楠^{1*} 曹治国^{1,4*} 刘金强¹ 李豆豆¹ 王 烨^{1,2} 李广德³ 段 劼¹
贾黎明¹ 张瑞娜¹

¹北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; ²北京市农林科学院林业果树研究所, 北京 100093; ³国家开放大学农林医学教育部, 北京 100039; ⁴河南师范大学环境学院, 黄淮水环境污染防治省部共建教育部重点实验室, 河南新乡 453007

摘 要 根系吸水是树木水分关系的重要环节, 在树木生理活动中发挥着至关重要的作用。深层土壤中的水资源含量一般相对较高, 常可为树木生长供给大量水分, 并在旱季保障其生存与正常生长。因此, 了解树木对深层土壤水的吸收利用特征与机制, 可帮助深入认识树木与环境的互作机制、树木的生长与生存策略、物种间的共存与竞争机制等内容, 同时还可帮助构建既能降低外部水资源投入, 又能避免水分生态环境负面效应的人工林绿色栽培制度。基于已有研究, 该文对树木吸收利用深层土壤水的特征与机制进行了综述。首先, 探讨了深层根系和深层土壤的界定, 指出对于除寒温带针叶林以外的其他主要森林植被类型, 可以1 m作为树木深根系和深土层的平均划分(参考)标准, 并明确了全球范围内树木深根系的成因。其次, 对已有研究中观察到的树木对深层土壤水的吸收利用特征及其影响因素进行了归纳与总结, 并从深根系性状调节、整株水力特性协调两方面探讨了树木高效吸收利用深层土壤水的机制, 如可通过深根系的空间、时间和效率调节策略来促进对深层水分的吸收。最后, 提出了树木利用深土层水分对人工林培育的几点启示, 包括水分管理中应使林木适度利用深层土壤水, 选用合适的灌水频率、合理的树种混交能促进深层土壤水分储库“缓冲”作用的发挥, 基于树木土壤水分利用深度的间伐木选择技术等, 并指出了该领域现有研究的不足以及今后的发展方向。

关键词 深根系; 深土层; 根系吸水; 水力提升; 细根; 人工林

席本野, 邸楠, 曹治国, 刘金强, 李豆豆, 王 烨, 李广德, 段劼, 贾黎明, 张瑞娜 (2018). 树木吸收利用深层土壤水的特征与机制: 对人工林培育的启示. 植物生态学报, 42, 885–905. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0083

Characteristics and underlying mechanisms of plant deep soil water uptake and utilization: Implication for the cultivation of plantation trees

XI Ben-Ye^{1*}, DI Nan^{1*}, CAO Zhi-Guo^{1,4*}, LIU Jin-Qiang¹, LI Dou-Dou¹, WANG Ye^{1,2}, LI Guang-De³, DUAN Jie¹, JIA Li-Ming¹, and ZHANG Rui-Na¹

¹Ministry of Education Key Laboratory of Silviculture and Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Institute of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing Academy of Forestry and Pomology, Beijing 100093, China; ³Faculty of Agriculture, Forestry and Medicine, The Open University of China, Beijing 100039, China; and ⁴Key Laboratory for Yellow River and Huaihe River Water Environmental and Pollution Control, Ministry of Education, School of Environment, Henan Normal University, Xinxiang, Henan 453007, China

Abstract

Root water uptake is an essential part of tree water relations and plays a crucial role in tree physiological activities. Water resource in deep soil is relatively abundant and can provide plenty of water to trees to guarantee their survival and healthy growth during dry seasons. Thus, a good comprehension of the characteristics and underlying mechanisms of deep soil water uptake and utilization by trees will deepen the understanding of the interaction between trees and the environment, tree survival and growth strategies, coexistence and competition among different species, etc. This knowledge is important in establishing green cultivation schemes for plantations, which depend less on the external water resources input and avoid the adverse effects on the water ecological environment. From existing studies, the characteristics and underlying mechanisms of deep water uptake and utilization by trees are reviewed. Firstly, the definition of deep roots and deep soil is discussed, and 1 m

收稿日期Received: 2018-04-11 接受日期Accepted: 2018-09-10

基金项目: 国家自然科学基金(31872702、31670625和31400532)、国家重点研发计划课题(2016YFD0600403)和“十二五”国家科技支撑计划(2015BAD09B02)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31872702, 31670625 and 31400532), the National Key Research and Development Program of China (2016YFD0600403), and the Key Technologies R&D Program of China (2015BAD09B02).

* 同等贡献 Contributed equally to this work.
E-mail: benyexi@bjfu.edu.cn

depth is recommended as the average (reference) definition standard in main forest vegetation types except the boreal forest. The reasons for the formation of deep tree roots around the globe were also determined. Secondly, the observed deep soil water uptake characteristics of trees and their influencing factors are summarized. Then, from the aspects of the adjustment of deep root traits and the coordination of hydraulic traits of different organs, the mechanisms of deep water uptake by trees are discussed. For example, the spatial, temporal and efficiency adjustment strategies of deep roots can be used to facilitate the absorption of deep soil water. Finally, some implications of deep soil water uptake for the cultivation of plantations are proposed, such as “for water management in plantations, trees should be induced to moderately utilize some deep soil water and an appropriate irrigation frequency should be selected”, “appropriate mixed planting of different tree species can facilitate the buffering effect of deep soil water storage”, “developing techniques of selecting trees for thinning based on the water uptake depths of different species”, etc. Deficiencies of existing studies and some future research directions were also pointed out.

Key words deep root; deep soil; root water uptake; hydraulic lift; fine root; plantation

Xi BY, Di N, Cao ZG, Liu JQ, Li DD, Wang Y, Li GD, Duan J, Jia LM, Zhang RN (2018). Characteristics and underlying mechanisms of plant deep soil water uptake and utilization: Implication for the cultivation of plantation trees. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 885–905. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0083

我国木材资源对外依存度超过50%，木材安全问题严重，营造和培育速生丰产林缓解木材短缺势在必行。目前，我国人工林面积已达6 933万hm²，位居世界首位，但人工林的质量和产量还较低，远不能满足我国日益增长的木材需求，亟须采取高效的定向集约培育措施来促进人工林生长。水分是树木生长的重要限制因子(Xi *et al.*, 2016)，因此，系统了解树木和水分的关系，有助于制定出既能快速提高林木生长又能使水分利用效率最大化的高效集约栽培措施，同时还能避免对水生态环境造成负面影响。

根系吸水在树木生理活动中发挥着至关重要的作用，是树木水分来源的主要途径。因此，构建基于树木水分关系的人工林高效集约栽培措施，需充分摸清树木对土壤水尤其是深层土壤水的吸收利用特征，因为大多情况下深层土壤中的水资源含量相对较高，作为水分“储备库”与“缓冲库”，常可为树木生长供给大量水分，且在旱季保障树木的生存与正常生长(Nepstad *et al.*, 1994; Barbeta & Peñuelas, 2017; Qi *et al.*, 2018)。此外，了解树木对深层土壤水的吸收利用特征还可帮助深入认识树木对于干旱和气候变化的响应与适应机制(Nepstad *et al.*, 1994; Broedel *et al.*, 2017; Christina *et al.*, 2017)、树木与环境的互作机制(Nepstad *et al.*, 1994; 刘晓丽等, 2014)、树木的生长与生存策略(Xu & Li, 2008; Pinheiro *et al.*, 2016; Zunzunegui *et al.*, 2017)、物种间的共存与竞争机制(Barron-Gafford *et al.*, 2017; Chitra-Tarak *et al.*, 2018; de Deurwaerder *et al.*, 2018;

Guderle *et al.*, 2018)，并进而为林地水分管理策略的制定(Adriano *et al.*, 2017; Christina *et al.*, 2017)、植被恢复(陈亚宁等, 2016; Sun *et al.*, 2018)、生物多样性保护(Lindh *et al.*, 2014)、林分结构配置与优化(Germon *et al.*, 2017; 苗博等, 2017)、林木遗传育种(Pinheiro *et al.*, 2016)、现有森林抚育措施优化(如间伐木的选择等)(Hardanto *et al.*, 2017)、林地水文模型的优化和构建(Pinheiro *et al.*, 2016; Fan *et al.*, 2017)等提供依据。因此，随着同位素、根系液流监测、土壤水分测定等技术的发展，树木对深层土壤水分吸收利用的研究在近年来逐渐被广泛关注，有必要对相关研究进行系统归纳与总结。

深层根系是植物借以吸收深层土壤水的唯一工具，其在树木水分关系中的重要性早在近一个世纪以前就被人们所关注(Hayes & Stoeckler, 1935)，其对深层土壤养分吸收、土壤物理化学风化、碳地球化学循环、土壤动物和微生物群落等的影响也逐渐被了解(McCulley *et al.*, 2004; Maeght *et al.*, 2013; Billings *et al.*, 2018)。但受限于研究工具和方法，同时由于大家长期以来比较关注浅土层中的生物与非生物过程，认为只通过研究浅土层中的根系即可对生态系统水平上根系系统的结构和功能作用有较好的了解，而且浅土层中的各类数据资料较多亦较容易获取，因此，一直以来关于树木浅层根系的研究较多，而对深层根系的研究则相对偏少(Stone & Kalisz, 1991; Canadell *et al.*, 1996; Pierret *et al.*, 2016)。Maeght等(2013)和Pierret等(2016)曾对深根系的研究方法、重要性及其功能进行了详细阐述，但

关于树木对深层土壤水的吸收利用特征与机制, 目前还未有对相关工作的系统综述。

因此, 本文拟依托现有研究, 对树木吸收利用深层土壤水的特征与机制进行综述。首先, 探讨深根系和深层土壤的界定, 并明确全球范围内树木深根系的成因。其次, 就现有研究中所观察到的树木对深土层水分的吸收利用特征及其影响因素进行归纳与总结, 并从深根系性状调节、整株水力特性协调两方面探讨树木对深层土壤水的高效吸收利用机制。最后, 基于上述总结, 探讨树木利用深层土壤水的特征对人工林培育的启示, 并指出现有研究的不足之处和今后的发展方向。

1 深根系和深层土壤的定义

了解树木对深层土壤水的吸收利用特征, 需首先对深层土壤进行界定, 但深层土壤并非严格的科学概念, 而且全球不同地区土壤厚度差异很大(如土石山区与黄土高原)(Shangguan *et al.*, 2017), 所以不同研究、不同领域对其界定不同, 无统一、明确的标准。已有的研究中深土层的界定通常比较经验化, 缺乏严格依据, 如林业上一般将50或60 cm以下定为深土层; 何春霞等(2016)在华北低丘山区将30–80 cm土层归为深层土壤; Brum等(2017)将巴西中部热带雨林中60–90 cm土层划为深土层; 袁国富等(2012)在黑河中游风沙侵蚀区的多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)人工林中则将2.7 m以下土层定为深土层。还有一部分研究是根据降水的入渗深度来进行定义, 如刘晓丽等(2013, 2014)根据降水入渗深度, 将黄土丘陵区密植枣林中2 m以下的土层划为深层土壤, 因为该土层不受降水影响, 只受根系吸水作用的影响。

土壤是植物生长的介质, 故而深层土壤应是相对于植物而定义的概念, Schenk和Jackson (2005)也曾提出“深层土壤出现的地区”可类同于“深根系出现的地区”。因此, 从植物研究的角度考虑, 一种较合理的定义方法是将深根系分布的土层定义为深土层, 但这种方法需首先定义植物的深根系。然而, 自然界中的物种多种多样, 植株个体大小也在不断变化, 因此准确定义深根系非常困难, 长期以来难以达成共识(Maeght *et al.*, 2013; Pierret *et al.*, 2016)。Schenk和Jackson (2005)提出, 一个土壤剖面的2 m以下土层中如果包含有大量(至少5%)的根系, 则可

认为该剖面具有深根系特征, 但并未明确给出深根系的定义和划分标准。基于全球475个根系剖面数据, Schenk和Jackson (2002a)估算得到15个陆地植被类型累积95%根系的平均分布深度(d_{95})为102 cm (29–171 cm)(表1), 同时也发现, 所有根系剖面的取样深度中值为0.88 m。基于该结果, Maeght等(2013)首次明确提出: 一般而言, 可将生长在至少1 m以下土层中的根系定义为深层根系。目前, 关于1 m以下土层中根系动态的研究还很薄弱(Germon *et al.*, 2016), 大家对其知之甚少; 然而, 这部分根系却具有非常重要的生态功能, 如从全球尺度来讲, 如果根系能够吸收1 m以下土层中的水分, 则植被的光合和蒸腾速率能分别提高16%和18% (Kleidon & Heimann, 1998); 因此, 从这个角度来看, 将1 m以下土层中的根系定义为深层根系具备一定合理性。Pierret等(2016)认为该定义虽过于简化, 但考虑到其简单、实用, 且兼顾了根系功能的生态意义, 因此建议仍以1 m为界来定义深根系。该划分标准在很多研究中也得到认可和应用(McCulley *et al.*, 2004; Oliveira *et al.*, 2005; Yang *et al.*, 2017; Zunzunegui *et al.*, 2017; Qi *et al.*, 2018)。Fan等(2017)对全球不同气候、土壤和排水条件下超过1 000个植物物种的2 200个根系研究数据进行了分析, 发现目前观测到的根系最大分布深度为1 m左右的情况最多, 该结果对上述深根系划分方法在全球尺度上、针对所有陆地植被类型的一般适用性提供了一定支撑。Pierret等(2016)曾提出如果根据累积一定比例根系(长度或生物量)的分布深度来划分深根系, 则更加合理。该方法虽能针对不同地区的不同植物分别确定深根系划分标准, 但由于需要获取完整的根系剖面数据资料(取样至根系分布下限), 而且植物的根系分布深度又处在不断变化之中, 所以应用起来也存在较大困难; 而且如果划分标准不同, 各地区和植物间的深根系数据也很难统一起来进行对比分析。

综上所述, 就所有陆地植被类型平均而言, 可将1 m以下土层中的根系定义为深根系, 而该土层即为深土层。虽然其在特定气候、土壤和植被类型下的适用性有限, 但基于 d_{95} 数据(表1; Schenk & Jackson, 2002a), 对于除寒温带针叶林以外的其他主要森林植被类型(寒温带森林(含人工林)、暖温带森林(含人工林)、热带半落叶和落叶林、热带常绿林), 仍建议以1 m作为树木深根系和深土层的平均

表1 全球不同植被类型累积95%根系的分布深度(d_{95}) (数据源自Schenk & Jackson, 2002a)

Table 1 The estimated depths of 95% cumulative roots (d_{95}) for global vegetation types (data from Schenk & Jackson, 2002a)

植被类型 Vegetation type	d_{95} (cm)*
苔原 Tundra	29
寒温带针叶林 Boreal forest	58
寒温带森林(含人工林) Cool-temperate forest (including plantations)	104
暖温带森林(含人工林) Warm-temperate forest (including plantations)	121
森林草甸 Meadows in the forest zone	40
草原 Prairie	91
半荒漠草地 Semi-desert steppe	120
温带稀树草原 Temperate savanna	140
地中海灌丛/林地 Mediterranean shrubland/woodland	171
半荒漠灌丛 Semi-desert shrubland	131
荒漠 Desert	112
干旱热带稀树草原 Dry tropical savannas	144
湿润热带稀树草原 Humid tropical savannas	94
热带半落叶和落叶林 Tropical semi-deciduous and deciduous forest	95
热带常绿林 Tropical evergreen forest	91

*, 针对0–3 m土层的估算值。

*, Estimated values for the 0–3 m soil profile.

划分(参考)标准, 以便于对树木的深根系研究进行标准化, 而且也有利于不同研究之间的横向对比。实际应用中, 如果这些森林植被类型所在地区(如山区)的土壤厚度小于1 m, 一般可认为树木在该地区较难产生深根系, 而且也不存在相对于树木而言的深土层。但需注意的是, 在很多地区, 即使土层较薄, 树木根系还是可以借助裂缝和缝隙直接生长至很深的风化或破碎的岩石层中, 吸收其中的水分(Schenk & Jackson, 2005; Fan *et al.*, 2017; Rempe & Dietrich, 2018)。

2 树木深根系的成因

根系是树木吸收和传输土壤水分和养分资源的重要功能器官(Jackson *et al.* 1997; 王政权和郭大立, 2008; Ma *et al.*, 2018), 其在深土层中的结构决定了树木对深层土壤资源的“觅取”范围和效率, 并进而对区域甚至全球水、碳、养分循环和气候产生重要影响(Nepstad *et al.*, 1994; Jackson *et al.*, 1997; Schenk & Jackson, 2002b; Lee *et al.*, 2005; Fan *et al.*, 2017)。然而, 深层根系虽然是一个全球普遍存在的重要植物功能性状(除了南极洲以外的其他大洲均有记载) (Canadell *et al.*, 1996; Schenk & Jackson,

2005; Fan *et al.*, 2017), 且能对树木功能的发挥产生重要影响, 但受限于研究方法和手段, 目前对深层根系及其功能与生态重要性的了解还十分有限(Pierret *et al.*, 2016)。

现有研究表明, 影响树木深根系产生的因子很多, 但归纳起来可分为植被因子(树种、生活型、植被类型、林龄、个体发育、物种竞争)、气候因子(降水量、潜在蒸散量)、土壤因子(土层厚度、土壤质地、土壤有机层厚度、土壤水分、土壤养分)和水文因子(地下水位), 且不同空间尺度上主要影响因子不同(Canadell *et al.*, 1996; Schenk & Jackson, 2002a, 2002b, 2005; Fan *et al.*, 2017)。

2.1 植被因子

树木根系的分布深度本质上由基因决定, 所以不同树种间的根系分布深度差异很大。例如, 对于金合欢属(*Acacia*, (12.85 ± 17.99) m)、桉属(*Eucalyptus*, (8.71 ± 8.75) m)、栎属(*Quercus*, (5.23 ± 5.79) m)、杨属(*Populus*, (3.00 ± 4.75) m)、松属(*Pinus*, (2.45 ± 3.92) m)、刺柏属(*Juniperus*, (2.41 ± 2.40) m)、槭属(*Acer*, (1.75 ± 1.26) m)、柳属(*Salix*, (1.35 ± 1.53) m)、冷杉属(*Abies*, (1.30 ± 0.67) m)、黄杉属(*Pseudotsuga*, (1.03 ± 0.37) m)、落叶松属(*Larix*, (0.90 ± 0.67) m)、水青冈属(*Fagus*, (0.83 ± 0.46) m)和云杉属(*Picea*, (0.74 ± 0.47) m)等主要人工林树种, 目前观测到的其平均根系深度最大可相差16倍(Fan *et al.*, 2017)。

全球范围内, 不同生活型和植被类型间, 树木根系分布深度也存在很大差异。平均而言, 常绿阔叶树((6.30 ± 10.17) m) > 落叶阔叶树((3.71 ± 6.99) m) > 常绿针叶树((1.79 ± 2.79) m) > 落叶针叶树((0.78 ± 0.57) m) (Fan *et al.*, 2017); 热带常绿林((7.3 ± 2.8) m) > 温带针叶林((3.9 ± 0.4) m) > 热带落叶林((3.7 ± 0.5) m) > 温带落叶林((2.9 ± 0.2) m) > 寒温带针叶林((2.0 ± 0.3) m) (Canadell *et al.*, 1996)。

植物根系系统的大小(分布深度、水平延伸距离)与其地上部分的大小间存在显著正相关关系(Schenk & Jackson, 2002b), 因此, 在个体尺度上, 不同林龄和发育程度下树木的根系分布深度存在明显差异。一般而言, 随林龄增加, 根系分布逐渐加深(Christina *et al.*, 2011; Laclau *et al.*, 2013; Christina *et al.*, 2017)。树木根系的发展在很大程度上也受个体发育控制, 生长速度越快, 越可能发展出深根系。如Christina等(2011)在巨尾桉(*Eucalyptus grandis*)纯林中观察

到林木向上(树高)和向下(根深)的生长速度几乎相近, 林木栽植1.5年后, 树高和根深分别达到10.4和9.2 m, 而3.5年之后, 则达19.2和15.8 m。

在林分等小尺度上, 物种竞争能明显影响根系的向下生长。如果种内(如密度增大、树木个体增大等造成)和种间(如农林间作、树种混交等造成)竞争增强, 一般会促进树木深根系的发生和发展。如, Xi等(2013)发现, 在宽窄行栽植模式下的毛白杨(*Populus tomentosa*)人工林中, 随距树距离增加, 林木种内地下竞争会逐渐减弱, 从而可能引起根系分布的逐渐变浅; Mulia和Dupraz (2006)在法国南部胡桃(*Juglans regia*)纯林中观察到林木累积90%根系的分布深度为0.87 m, 但其与农作物间作后则达2 m以下。

2.2 气候因子

现有研究显示, 在全球大尺度上, 年降水量(MAP)和年潜在蒸散量(PET)可能是影响树木根系分布的两个重要气候因子(Schenk & Jackson, 2002a, 2005), 但对不同的地区、植被类型以及根系分布表征指标(d_{95} 、根系最大深度(d_{\max})), 二者的作用规律会发生变化。对于温带森林和寒温带针叶林, MAP和PET越大, 根系分布越深(d_{95} 变大), 且不受旱季长度影响; 对于热带森林, PET越大, 旱季越长, 根系分布越深, 而MAP越大则根系越浅(d_{95} 变小)(Schenk & Jackson, 2002a)。Schenk和Jackson (2002b)的统计数据显示, 在水分限制性生态系统中($\text{MAP} \leq 1\,000\text{ mm}$, $\text{MAP}:\text{PET} < 1$), 树木 d_{\max} 不受MAP的影响, 但会随PET减小有轻微的增加趋势。Fan等(2017)针对云杉属、松属、栎属、杨属、桉属和金合欢属树种的分析也发现, 树木 d_{\max} 不受MAP影响。由此可见, 全球尺度上, MAP和PET能对根系分布深度产生明显影响, 但对根系最大深度 d_{\max} 的决定作用较弱。

基于Schenk和Jackson (2005)利用包含MAP和PET的植物深根系概率预测气候模型的预测结果, 全球树木深根系出现概率最高的地区, 可能为赤道潮湿热带雨林附近具有季节性热带气候的区域, 如中美洲、巴西东南部、非洲刚果盆地北部和南部、印度大部、东南亚和澳大利亚北部。出现概率最低的区域可能是从北极圈到寒温带, 以及干旱地区和赤道热带雨林地区。

2.3 土壤因子

全球尺度上, 土壤是仅次于气候的树木根系分

布深度的另一重要影响因子(Schenk & Jackson, 2002a)。根系对土壤环境非常敏感, 所以在小尺度上, 根系分布深度也受到土壤因子的较大影响。但由于详细土壤信息的获取非常困难, 因此, 已有的研究主要分析了土壤厚度、土壤质地、土壤有机层厚度和土壤水分对树木根系分布深度的影响。

土壤厚度是树木以及其他植物最大根系分布深度的重要影响因子, 但很多情况下其并不能制约根系的最终分布深度(Fan *et al.*, 2017), 已有很多研究发现根系可以借助岩石层中的缝隙扎根很深, 以吸收其中的水分和养分(Barbeta & Peñuelas, 2017; Hasenmueller *et al.*, 2017; Rempe & Dietrich, 2018)。例如, Rempe和Dietrich (2018)在加利福尼亚北部海岸山脉上的针阔常绿混交林中发现, 虽然土壤厚度只有30–75 cm, 但树木却能扎根至风化岩石层中(深度达16 m), 来吸收其中较土壤水更加丰富的稳定岩石水(rock moisture); Barbeta和Peñuelas (2017)基于已有文献的统计, 估算出岩石层中水分对植物蒸腾的平均贡献达到约41%。

一般而言, 土壤质地因影响水分入渗深度和毛管水上升高度而能对树木及其他植物根系分布深度产生影响(Fan *et al.*, 2017)。从暖温带到热带, 与中等质地土壤相比, 粗质地和细质地土壤上出现深根系($d_{95} > 2\text{ m}$)的概率更大(Schenk & Jackson, 2005)。例如, Xu和Li (2008)在新疆古尔班通沙漠南缘, 发现粉壤土上梭梭(*Haloxylon ammodendron*)根系的深度为3 m, 但在相距8 km的壤砂土上则达到10 m。然而, 依据Fan等(2017)对多种植物共计1 426个根系样本数据的分析结果, 可以看出土壤质地在全球尺度上对树木最大根系分布深度的影响可能较小。这主要是因为较粗质地土壤上的水分入渗虽然较深, 但质地较细土壤上的毛管上升水高度却较大, 而这二者的作用均会诱导深根系的产生(Fan *et al.*, 2017)。

当土壤有机层较厚时, 土壤养分充足, 一般而言, 树木可能不需扎根很深便可获取充足的土壤养分。现有数据表明, 在寒温带针叶林、温带和热带森林中, d_{95} 均会随着土壤有机层厚度的减小而变深(Schenk & Jackson, 2002a)。然而, 在巴西南部, Christina等(2011)发现, 虽然对巨尾桉纯林进行了足量施肥, 但林木在栽植18个月后根系仍能长至9 m深。由此表明, 表层土壤养分的相对亏缺或胁迫并不是树木深根系产生的决定性因素。与此相似,

也有研究发现, 在干旱和半干旱地区, 即使浅土层养分状况较好, 但如果深土层中存在丰富的养分资源时(如可吸收的P、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等), 也会促使树木发展出较深的根系来吸收这些深层养分元素(McCulley *et al.*, 2004)。

浅土层干旱虽不会决定深根系的发生, 但会促进深根系的发展。如Holloway等(2017)在意大利以黑杨(*Populus nigra*)为优势种的河岸林中发现, 湿润区域根系的分布深度约为1.75 m, 但在较干旱地点则可达2.35 m。同样, 深土层中的水分含量也会对树木深根系的发展产生一定的促进作用。Schenk和Jackson (2005)预测, 在全球尺度上, 如果2 m以下土层中的年水分储量超过 $0.15 \text{ m} \cdot \text{a}^{-1}$, 则出现深根系分布($d_{95} > 2 \text{ m}$)的概率会显著增大。

2.4 水文因子

虽然气候因子能对全球尺度上树木根系的分布深度产生明显影响, 但相同气候下却常出现较浅与较深根系分布的同时存在。这种现象可能由树种、林龄、土壤质地、种间竞争等因素引起(Mulia & Dupraz, 2006; Xu & Li, 2008; Fan *et al.*, 2017), 但这些因素却不能解释在相同气候和土壤质地下, 为何林龄相同或相近的同一树种的纯林间根系分布仍可能会出现极大差异(Wagg, 1967; Sprackling & Read, 1979)。Fan等(2017)认为这种现象主要是由地下水位的差异引起, 因为501组根系剖面 and 地下水位数据显示, 植物根系的分布深度与地下水位间存在较强的线性相关关系, 而且具体到多个属的树种上这种规律也表现明显。

地下水位之所以对根系最大分布深度起较强的控制作用, 主要是因为缺氧会限制根系的生长。但也有研究发现, 当地下水中有较多的溶解氧和养分时, 根系也会突破地下水的限制, 在地下水位以下生存(Naumburg *et al.*, 2005; Pierret & Lacombe, 2018)。此外, 如果地下水位存在较大的季节性波动, 也常会出现根系分布在地下水位以下的情况, 而且也会促进深根系的产生, 如Di等(2018)在山东黄泛平原地下水位平均年变化为48–411 cm的立地上, 发现毛白杨根系分布深度仍可达到2.7 m。由此可见, 地下水位对根系分布深度的控制作用可能主要仅限于地下水位较稳定或变幅不大的情形, 而对于地下水位存在剧烈季节性波动的情形(全球广泛存在), 根系最大分布深度的决定因子目前尚不明确(Xi

et al., 2018)。

较大的土壤机械阻力(如土壤容重、土壤硬盘等造成)、较低的氧气浓度和水分含量会限制根系的向下生长; 在寒冷地区, 较低的土壤温度和永久冻土层也会成为根系垂向延伸的限制因素(Stone & Kalisz, 1991)。因此, 为避开这些不利因素, 同时为降低在构建和维持根系以及吸收水分和养分资源时的能量消耗, 根系会尽可能在浅土层生长(Schenk, 2008)。但当气候干旱、物种土壤资源竞争等造成浅土层水分资源的相对亏缺, 林龄增大、大气蒸发潜力增加等造成蒸腾作用增强, 树木依靠浅层土壤中的水分吸收已不能满足自身蒸腾需求时, 其根系便会尽可能地向深土层生长来吸收更多的深层水分(Schenk, 2008)。因此, 觅取水资源以尽量满足自身蒸腾需求是树木根系选择向深土层生长的主要原动力。同时, 值得注意的是, 对深土层可能存在的丰富营养元素的需求也会促使深层根系的产生与发展(McCulley *et al.*, 2004)。

综上所述, 基因决定了树木根系的潜在分布深度, 而气候(降水)、土壤(质地、土层厚度)、植被(物种地下竞争)和水文(地下水位)因子共同塑造的土壤水分剖面特征, 以及植被(林龄、个体发育)和气候(潜在蒸散量)因子共同影响的树木潜在蒸腾需求, 则主要决定了全球不同地区树木根系的实际分布深度。

全球范围内, 整体而言, 当地下水位较深, 远远超出根系可达范围时, 在干旱气候区, 降水较少且入渗较浅, 受降水入渗深度的限制, 根系分布也较浅; 在过湿气候区, 降水多而频繁, 浅土层始终持有充足水分, 树木不需产生深根便可获取足够的蒸腾用水, 因此根系分布也相对较浅; 但在季节性干旱气候区, 湿润季节较深的降水入渗会诱导深土层根系的增殖, 促进形成相对较深的根系分布。当地下水位相对较浅时, 在过湿气候区, 树木仍不需产生较深根系便可获取充足水分; 但在干旱和季节性干旱气候区, 毛管上升水会诱使树木形成较深根系, 以吸收深层土壤水和地下水来满足旱季较高的蒸腾所需(Fan *et al.*, 2017)。

3 树木吸收利用深层土壤水的特征

3.1 树木对深层土壤水的直接吸收利用

从深层土壤中吸收水分运输至地上部分器官供给蒸腾和生长, 是树木对深层土壤水的最直接利用

方式(Stone & Kalisz, 1991)。具备深根系是树木能够吸收利用深层土壤水的先决条件(Naumburg *et al.*, 2005; Brum *et al.*, 2017; Fan *et al.*, 2017), 但其实际吸收利用特征则受到气候、土壤、地下水、植株生理活动等多种因子的影响和制约。

潜在蒸散量和降水是影响树木深层根系吸水的重要气候因子。当潜在蒸散量增大时, 林木蒸腾量会相应变大, 其根系吸水范围会向更深的土层发展(Schenk, 2008; Nadezhkina *et al.*, 2014; Guderle *et al.*, 2018)。降水特征的变化能对深层根系吸水产生明显影响, 降水量减少一般会促进树木从深土层中觅取水分以满足蒸腾(Song *et al.*, 2016; Broedel *et al.*, 2017; Christina *et al.*, 2018), 但树木若已对深层土壤水形成长期稳定的依赖性, 则其深层根系吸水特征对降水量的变化不敏感(Liu *et al.*, 2018b)。如果降水量的季节分配发生变化, 树木的深层根系吸水量可能发生改变, 如数值模拟结果显示, 当更高比例的夏季降水量分配于冬季时, 美国东南部一火炬松(*Pinus taeda*)林分从1 m以下深土层的吸水量会更大(Qi *et al.*, 2018)。降水频率对深层根系吸水比例的调控作用较弱, 但随降水频率降低(单次降水强度相应增大), 深层根系和深层土壤的树木干旱缓解能力会变弱(Qi *et al.*, 2018)。

一般而言, 浅土层含水量较少而出现土壤干旱时, 会迫使树木转向吸收更多的深层土壤水并降低浅土层的快速干旱程度(Xi *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2016)。但当树木蒸腾较大, 浅层根系吸水不能及时满足蒸腾需求时, 即使浅土层水分状况较好, 深层吸水比例仍会增加。土壤养分状况虽不能直接影响土壤水分吸收, 但可能会通过促进深根系的发育来影响树木深层吸水, 如Christina等(2018)发现如果对桉树人工林施钾肥, 则会提高林木对深层土壤水的吸收量。

地下水位变化会影响树木的深层根系吸水特征, 但不同树种响应不同。对于根系分布较深和依赖地下水的树种, 其根系吸水深度一般会随地下水位的降低而逐渐下移(Si *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2016), 且在干旱的季节和地区更为明显(Barbeta & Peñuelas, 2017; Antunes *et al.*, 2018), 这可能是下降的地下水位诱导了根系分布的变深而引起(Naumburg *et al.*, 2005)。但对于根系分布较浅和不依赖地下水的树种, 这种根系吸水可塑性变化则较少发生(Antunes *et al.*,

2018)。此外, 如果地下水含盐量过高或酸性过强, 则会抑制树木对地下水的吸收利用(Steggles *et al.*, 2016)。

树木根系吸水特征会因树体大小、健康状况以及根区位置的不同而发生改变。其中, 关于树体大小(个体发育)与根系吸水深度间的关系目前存在不一致的结果: 多数研究发现树体越大, 深层土壤水吸收比例会越大(Dawson & Ehleringer, 1991; Christina *et al.*, 2017); 但也有研究发现较大的树木趋于在表土层吸收水分(Hardanto *et al.*, 2017); 同时还有学者在南美洲法属圭亚那的热带雨林中, 发现树木尺寸(胸径、树高)与平均根系吸水深度间的相关关系非常弱(Stahl *et al.*, 2013)。随着树龄的增加、健康状况的恶化, 如果树体出现退化、老化, 则其主要水分来源会从深土层向浅土层转移, 且退化程度越高, 这种趋势越明显(Sun *et al.*, 2018; 张欢等, 2018)。如在我国张北地区, 未退化的小叶杨(*Populus simonii*)林分主要利用320–400 cm土层中的水分, 而轻度、中度和重度退化林分的主要水源深度则分别在120–320、20–80和0–20 cm(张欢等, 2018)。此外, 在树木根区范围内, 距离树体越近, 根系可能分布越深(Xi *et al.*, 2013), 所以深层土壤水的消耗量也会越多(Cubera & Moreno, 2007)。

同一树种对深层土壤水的吸收利用存在很强的时空变异性。具备深根系虽能保证树木同时利用不同土层的水分和(或)地下水, 但却存在明显的季节和年际变化: 湿润季节为高效利用降水会优先从浅土层吸收水分, 而干旱季节则会转向吸收更多的深层土壤水和(或)地下水(Xi *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2016; Sun *et al.*, 2018); 随林龄增长, 根系分布变深, 树木对深层水的消耗量一般会逐渐增加(刘晓丽等, 2014; Christina *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2018a)。不同地区的同一树种, 由于气候、土壤、林分特征、根系分布等诸多因子的差异, 往往具有不同的深层水分利用策略。例如, 旱季, 位于柬埔寨中部地区的橡胶树(*Hevea brasiliensis*)人工林的水分来源深度大于泰国东北部地区(更加湿润)(Kumagai *et al.*, 2015); 在黑河下游额济纳三角洲地区相同地下水位下, 河边低地的胡杨(*Populus euphratica*)主要利用地下水和深层土壤水, 而沙丘和戈壁滩上胡杨的主要水源则为地下水和多个土层的水分(Si *et al.*, 2014)。

同一地区不同树种对深层土壤水的吸收利用策

略在时间和空间上常存在较大差异, 该现象在干旱(Chen *et al.*, 2016)、半干旱(Liu *et al.*, 2018a)、季节性干旱(Antunes *et al.*, 2018)和湿润气候(Yang *et al.*, 2017)条件下均存在。树木物候、耐旱性、资源空间大小、根系分布深度以及地下水位等的不同, 是造成这种差异的主要原因(Stratton *et al.*, 2000; Stahl *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2018a)。

林分结构的差异和改变能引起树木根系吸水的可塑性变化。与纯林相比, 不同树种混交时, 会促使根系吸水模式可塑性较强的树种在旱季转向主要利用深层土壤水(Hardanto *et al.*, 2017; Amazonas *et al.*, 2018), 而且树种组成、混交方法的差异也会对深土层的水分消耗产生影响。例如, Amazonas等(2018)的数据显示, 与桉树(*E. grandis* × *E. urophylla*)纯林相比, 桉树与30个乡土树种的混交林中, 1 m以下土层的水分消耗量明显变小, 但桉树与30个乡土树种的混交林的深土层水分消耗量却略高于10个乡土先锋树种和30个乡土树种的混交林。林分密度对深层水分吸收利用的影响目前研究结果不一致。大多数研究显示, 随林分密度增大, 深土层含水率会降低, 即树木深层吸水量增加(Oliveira *et al.*, 2005; Adane & Gates, 2015)。但在美国内布拉斯加州中南部, Adane和Gates (2015)却发现北美圆柏(*Juniperus virginiana*)纯林在间伐一半林木4年后, 1–3 m土层的含水率明显降低, 出现这种现象的原因可能是间伐后林冠降水截获减少和林下透光增强促进了林下植被生长和土壤蒸发, 从而导致土壤水分消耗量变大。

树木对深层土壤水的吸收利用, 从本质上讲, 主要是受到土壤水分垂直分布和植株蒸腾耗水的共同驱动, 因为二者分别决定了土壤中的水分供给能力和树木对水分的需求大小(Schenk, 2008; Fan *et al.*, 2017)。因此, 上述因子之所以能对树木对深层土壤水的吸收利用产生影响, 主要源于能引起土壤水分分布和树木蒸腾耗水时空动态的改变。

综上所述, 整体而言, 与树木吸收利用浅土层水分的研究相比, 目前关于树木吸收利用深层水的研究还相对较少, 现有相关研究主要集中在我国西北、西非、美国西部、澳大利亚西部、伊比利亚半岛、巴西中部等干旱、半干旱、季节性干旱地区。此外, 现有的研究在测定树木对深层土壤水的利用时, 很少有直接测定至树木根区的下限, 即大多数研究对树木深层吸水模式和特征的了解并不“完

整”。同时, 这些研究也大多是在1个生长季内的1个或几个时期开展, 而针对较长的时间尺度, 类似的试验研究极少, 目前只有Christina等(2017)在巴西研究了一个轮伐期内桉树人工林的深层吸水特征。

3.2 根系水力提升

水力提升(HL)是树木实现深层土壤水吸收利用的另一种方式, 同时也是除深根系和气孔调节之外的另一重要抗旱机制。该现象是指在浅土层与深土层存在水势梯度的情况下, 植物深层根系借助水势差在夜间将深土层中的水分运输至表层根系, 然后再释放至浅土层中以供白天蒸腾所需(Caldwell *et al.*, 1998)。该现象最早发现于20世纪30年代, 但直到1987年才由Richards和Caldwell (1987)首次提出HL这一概念。据笔者统计, 水力提升现象目前已在全球40多个乔灌木树种中出现, 其发生区域覆盖干旱、半干旱、季节性干旱以及湿润气候区。

国外对HL的研究较多, 已从简单的现象描述发展到定量评价、系统机理解释乃至与全球气候等结合探讨HL对气候变化以及森林动态的影响。国内对HL的研究起步较晚, 20世纪90年代中期开始至今, 相关的中文研究性论文仅有20多篇; 这些研究主要集中在西北干旱、半干旱地区和华北低丘山区的少数树种上, 如胡杨、多枝桤柳、胡桃等(袁国富等, 2012; 鱼腾飞等, 2014, 2017; 陈亚宁等, 2016; 何春霞等, 2016)。

现有研究证实, HL能对各类植物生态系统的水分循环产生重要影响。对于不同地区的不同生态系统, 通过HL作用可在干燥的浅土层中每天平均释放0.04–1.30 mm的水分, 从而使其水分含量平均提高28%–102%, 并供给2%–80%的蒸腾耗水(Neumann & Cardon, 2012; 苏华等, 2014)。虽然某些情况下HL的蒸腾贡献比例较小, 但若其发生在一些关键时期, 则会通过减缓表层根系空穴化的发生、避免表层根系死亡等方式, 对树木的水分关系产生重要影响。

HL的大小受多种环境因素影响。根系能触及地下水或毛管边缘水时, 会促进HL的发生或提高其水分提升量, 尤其是在深层土壤质地较粗、持水力较弱的情况下, 如Ryel等(2002)发现生长于粉壤立地上的*Artemisia tridentata*如果能触及地下水, 则在100 d的模拟干旱周期中, 其HL量平均每天可提高0.2 mm。土壤质地能明显影响HL的发生, 大田观察、室内控制试验以及模拟研究均表明当土壤砂性

更强(质地变粗)时, HL发生的频率或大小会下降(Schippers *et al.*, 1967; Yoder & Nowak, 1999; Siqueira *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2009)。其原因可能是当土壤逐渐干旱时, 砂性更强的立地上的土壤、根系以及根-土界面导水率会下降得更快或更难维持(Ryel *et al.*, 2002)。土壤垂直剖面上水势梯度的存在是HL发生的必要条件, 因而土壤水分状况能对HL的大小产生影响。一般而言, 表层土壤较湿时, 表土层与深土层间的水势梯度较小, 不会诱发HL; 表层土壤过于干燥时, 由于对根系和土壤导水率影响较大, 因而也会限制HL的发生或降低其幅度; 只有当表土层干燥至较为适中的状态(约-0.4到-0.8 Mpa (Ishikawa & Bledsoe, 2000; Domec *et al.*, 2004; Meinzer *et al.*, 2004))而能与植物地上部分“竞争”水分时, HL才会发生并保持在较高的水平。此外, 在表层土壤较干旱时, 如果大气蒸发潜力较小, 树木蒸腾需求较弱, HL也会在白天发生; 但当夜间发生HL时, 树木夜间蒸腾和树体充水会对其水力提升产生抑制作用, 且后者的抑制作用高于前者(Yu *et al.*, 2018)。

4 树木吸收利用深层土壤水的机制

树木根系主要分布于浅土层, 深层土壤中根系一般较少(Jackson *et al.*, 1997; Schenk & Jackson, 2002a), 但其却在树木水分关系中发挥着非常重要的功能作用。因而, 长期以来, “为何少量的深根系却能在关键时期给树木供给大量的水分”成为众多学者关注的科学问题。其中可能涉及很多机制, 本文主要从深根系性状调节和整株水力特性协调两方面进行论述。

4.1 深根系性状调节

根系结构特征决定根系功能发挥, 树木实现对深层土壤水的直接利用首先需要在深土层中生长根系。但若想进一步通过水力提升来利用深层土壤水, 则还需在浅土层中分布根系, 使整个根系系统覆盖具有较大水分梯度差异的土壤区域(Neumann & Cardon, 2012)。

根系具有很强的可塑性, 对土壤环境非常敏感(Prieto *et al.*, 2015; Fan *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018)。深土层的环境条件(氧气浓度、养分含量、碳氮比、温度变异性一般较低, 土壤容重和强度一般较大)与浅土层存在明显差异, 尤其是其中的水分含量一

般较高且相对稳定。因此, 深根系经历水分亏缺或胁迫的概率相对较小, 故而其功能会与浅层根系出现分异, 可能会更加注重水分供给(Prieto *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015)。所以, 在具备深根系的情况下, 树木为高效吸收利用深层土壤水, 会及时对其深层根系的结构、解剖、生理、化学、动态或形态等性状进行调节, 以充分发挥其水分供给功能。但对于自然界树木而言, 这种调节绝非只有一个方向或一条路径, 而是在不同气候、树种、土壤等条件下存在多种形式(图1), 即调节策略多样化。归纳起来, 这些调节大致集中于以下方面。

4.1.1 单位土体内深根系吸收面积

该方式是通过在单位土体内生长更多的根系, 增大根系吸水面积, 以提高树木深土层中的水分吸收量。土壤水分充足时, 根系吸收面积与吸水量成正比, 因此通过在单位体积土壤内增加吸收根的根长密度、根表面积密度、根系体积等, 来扩大根系在土壤中的吸水面积, 是提高深土层水分吸收的重要方式(McElrone *et al.*, 2007)。为此, 树木可能会通过提高深土层中的根系分配比例(Adriano *et al.*, 2017), 提高深根系生长速度或降低其周转速率(Germon *et al.*, 2016; Lambais *et al.*, 2017; Weemstra *et al.*, 2017)来达到增大或维持较大深根系吸收面积的目的。由于深根系构建成本较高, 为实现“经济”平衡, 树木会通过减少深根系碳、氮含量, 降低其呼吸速率, 提高其木质素、纤维素含量, 延长根系寿命等方式降低其维持成本(Baddeley & Watson 2005; Prieto *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015; Germon *et al.*, 2016; Pierret *et al.*, 2016)。

4.1.2 深根系分布范围

该方式是使根系在更大区域内吸收水分, 来提高深根系吸水量。扩大深层根系的分布深度, 不仅可增大其水养资源觅取范围, 而且也能减小根系个体间的资源竞争压力, 所以是树木提高深层水分吸收的最重要和最常见的一种方式。对于同一树种, 这种调节一般在较为干旱的地区比较明显(Ma *et al.*, 2013), 而降水充足时则可能很弱(Laclau & Laclau 2009; Adriano *et al.*, 2017)。此外, 深根系为拓展水分吸收范围, 也可能开采浅土层。如, Di等(2018)发现毛白杨垂直生长的骨骼根在扎至1 m以下土层后, 又突然斜向上生长到38 cm深的浅土层, 实现了对深层和浅层土壤水的同时吸收。

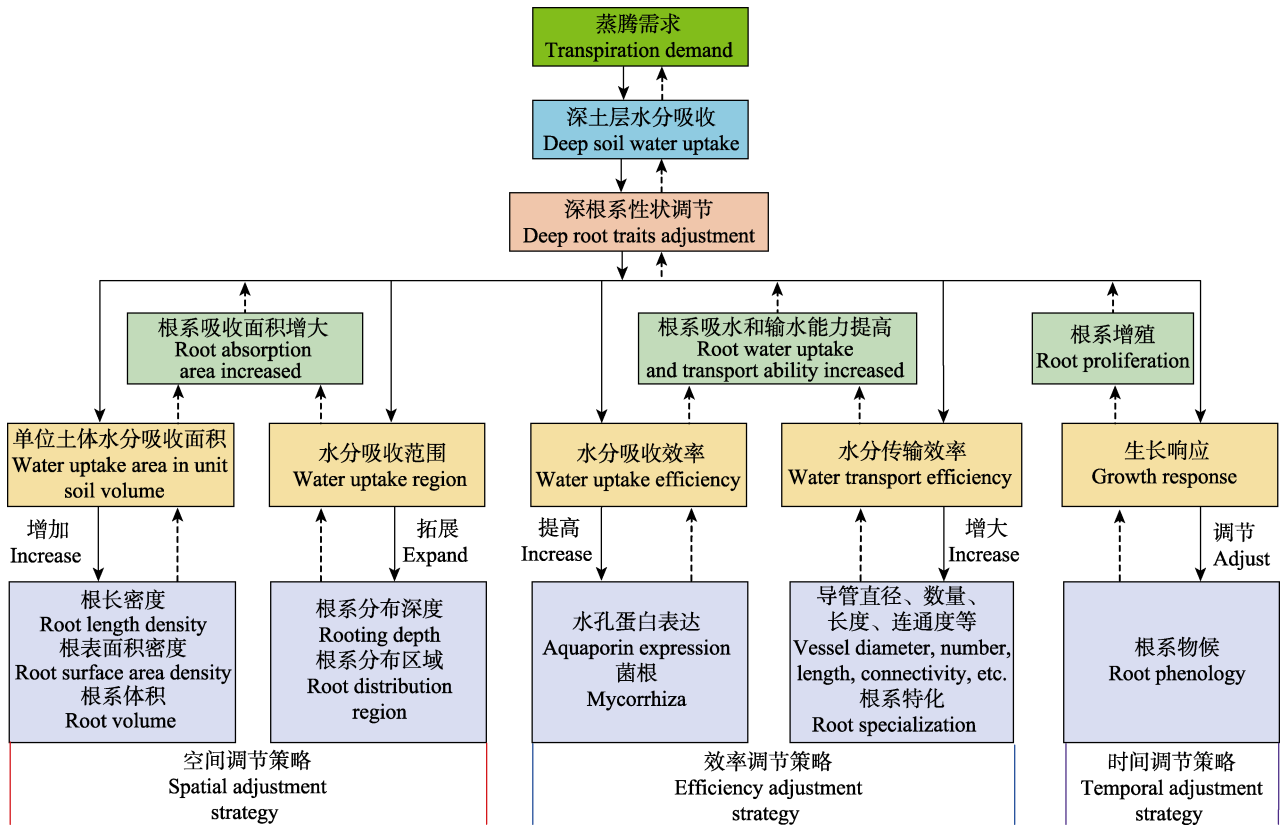


图1 树木深根系为吸收深层土壤水而可能采取的潜在性状调节策略。

Fig. 1 Potential deep tree root trait adjustment strategies for absorbing deep soil water.

4.1.3 深根系水分吸收效率

该方式是通过提高单位长度或面积根系的水分吸收效率(或能力),来增加根系从深土层吸收的水量,而且其与增加单位土体根系吸收面积和根系分布范围相比,可减少根系构建的碳成本投入。由于可缩短水分从土壤进入根系木质部的径向传输距离,因而减小细根直径可能增大其水分吸收速度和效率,并同时扩大其水分吸收范围(根系组织密度变化不大的情况下,比根长增大)(Dhiman *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018)。但很多研究发现深层细根的直径和比根长与浅层根系相比并未有显著差异(Adriano *et al.*, 2017; Pinheiro *et al.*, 2016; Kirfel *et al.*, 2017),可见树木可能较少通过调节根系形态来调控深根系吸水效率。

根系吸水过程中,水分从根系表皮穿过皮层,然后跨过内皮层进入木质部导管过程中,可以通过共质体、质外体和跨膜等3种途径进行运输,其中均涉及水分的跨膜运输(主要是跨膜途径),而细胞膜上的水孔蛋白在水分子的跨膜中起主要控制作用(Gambetta *et al.*, 2017)。因此,调控深层根系水孔蛋

白基因的表达,增加或改变水孔蛋白的数量、状态(开闭)和传导率,是提高深根系水分吸收效率和能力的重要途径,其还可弥补根系表面积下降和缺氧对深层根系吸水的影响(McElrone *et al.*, 2007; Comas *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2014a; Gambetta *et al.*, 2017)。例如,Johnson等(2014a)在美国德克萨斯州发现,当干旱增强时,*Quercus fusiformis*深根系(约20 m深)中的水孔蛋白活性会上调,使根系水力导度增加2.6倍,从而保障林木旱季时吸收更多的深层土壤水。此外,通过形成更多的菌根来扩大根系的吸收面积,可能也是树木提高深根系水分吸收能力的一种方式(Børja *et al.*, 2017)。

4.1.4 深根系水分传输能力

根系系统水分供给量由其水分吸收和传输能力共同决定。为提高深层水吸收利用效率,树木常提高深根系水分传输能力(轴向导水率),将吸收进来的水分高效、快速地运至地上部分器官。如Pate等(1995)发现,*Banksia prionotes*垂直根位于深土层(130 cm)部分的比导水率较其浅土层(30 cm)部分高18倍。

为提高深根系水分传输能力, 树木会对其粗根以及细根(≤ 2 mm)中传输根(木质化、主要起传输和储藏作用的根系)(McCormack *et al.*, 2015)的木质部结构进行调节。例如, 通过增大木质部平均导管直径、大径级导管数量、导管密度、导管长度、疏导组织占中柱面积的比例等来提高深根系导水率(Pate *et al.*, 1995; McElrone *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2014b; Kirfel *et al.*, 2017)。这是因为根据泊肃叶定律, 水分传输管道(导管)中的水流量对管道半径极其敏感, 在驱动力压力梯度和液体黏度不变的情况下, 当管道半径加倍时, 其中的水体积流速将增加16倍。深根系中还可能特化出一些因具有较大直径导管而具有超高导度的根系(high conductivity roots), 这种根系的导水率可较同径级根系的平均导水率高出50%以上(Kirfel *et al.*, 2017)。此外, 树木还可通过增加深根系中具有相互连通性的导管的比例以及导管上纹孔的平均尺寸或数量, 来提高不同导管之间的水分传输, 从而增大根系导水率(Johnson *et al.*, 2014b)。

深土层细根中的吸收根(非木质化、吸收水养资源的根系)(McCormack *et al.*, 2015)在解剖结构上的变化目前还了解很少。但根据现有针对深土层中较细根系(如0.5–2 mm、1–2 mm)(Johnson *et al.*, 2014b; Kirfel *et al.*, 2017)以及浅土层不同深度(如0–10和20–30 cm)一级根(位于根系分支最末端的根系)(Wang *et al.*, 2015)的研究结果, 可以推断深层吸收型细根很可能也会和粗根一样调节解剖结构(增大导管平均直径、大径级导管比例、中柱直径等), 来提高其导水率。

4.1.5 深根系物候

为保证深层根系能在旱季或表土层干燥时为地上部分器官及时供给充足水分, 树木会对深层根系的物候(存在明显季节性)进行调节, 以使其能适时、及时地激活和发挥水分供给功能: 在旱季树木对深层土壤水有较强需求时, 会快速启动深层根系的生长去觅取和吸收深层水源, 或进入休眠季地上部分器官不再生长时, 将更多的碳水化合物用于深根系生长, 以为次年吸收利用深层水做“材料准备”(Maeght *et al.*, 2015; Germon *et al.*, 2016; Lambais *et al.*, 2017)。这可能是树木在平衡资源分配、协调各器官生长的同时, 为能高效利用深层水而采取的一种时间上的生态策略。例如, 在巴西桉树人工林中,

当干旱导致浅土层水分较少而浅层根系产量明显降低时, 4 m以下土层中的根系生长速度大幅快速升高(Lambais *et al.*, 2017)。在法国杂交胡桃(*Juglans regia* × *nigra*)-小麦(*Triticum turgidum* subsp. *durum*)复合系统中, 从春季至夏初, 胡桃深层根系(深>2.5 m)生长的启动时间滞后于表层根系, 且在冬季落叶后, 深层根系出现第二个生长高峰(Germon *et al.*, 2016)。

综上所述, 为提高对深层土壤水的吸收和利用, 树木可能存在多种类型的深根系性状调节策略。这些策略可简单归纳为: 在树木有深层土壤水需求的时间(调节深根系物候、动态), 从水资源更多的地方(调节深根系密度和分布范围), 将水分快速吸收(调节深根系吸收效率), 并高效运输(调节深根系传输能力)至地上部分器官(图1)。对于不同树种, 其在不同环境下可能采取其中的一种或多种策略来达到提高深土层水分吸收的目的。

然而, 需要注意的是, 真菌的侵染(形成菌根)可能会降低深根系性状可塑性的程度, 而且根系类型定义的不同(如以直径<0.5、1或2 mm等来定义细根)也可能使这种变化难以被发觉(Weemstra *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018)。此外, 近年来, 有研究发现树木深根系与浅根系在营养元素的吸收上存在功能特化现象(da Silva *et al.*, 2011; Bordron *et al.*, 2018), 但在水分吸收上, 除已发现的“具有超高水力导度的特化根系”外(Kirfel *et al.*, 2017), 是否还存在其他类似现象, 以及其对树木吸收深层土壤水的作用目前还尚不清楚。

4.2 整株水力特性协调

根系、茎干、枝条、叶片四个水力器官组成了植物的水分传输系统, 四者在保障整株水力路径中水分的传输上是功能统一的, 其中任一器官(尤其是叶片和根系)木质部水力导度下降或水力失调都会直接影响整株植物的水分传输效率, 从而影响叶片气体交换以及植物生存和生长(潘莹萍和陈亚鹏, 2014; Johnson *et al.*, 2016; Brum *et al.*, 2017; Wason *et al.*, 2018)。因此, 为保障植株体内水分的高效运输和利用, 并防止空穴化引起的水力失败, 树木在吸收利用深层土壤水时, 必然要对地上与地下部分各器官的水力特性进行综合协调和权衡(Pate *et al.*, 1995; McElrone *et al.*, 2004, 2007)。然而, 目前单独研究根、茎、枝或叶水力性状的较多, 但运用联系

的观点来综合研究四者水力特性间协调与权衡关系的还极少(Choat *et al.*, 2012; 金鹰和王传宽, 2015; Johnson *et al.*, 2016; Wason *et al.*, 2018)。

现有的少数研究结果显示, 树木在发展出较深的根系而能获取相对稳定的水源后, 为实现深层土壤水利用最大化, 会对叶片水力性状进行调节。例如, 会使树木的单位叶面积(“水分散失”面积)具有更大的根系表面积(“水分供给”面积), 从而使其在生长季维持相对稳定且更高的水分状况(较高的黎明前叶水势)和气孔导度, 以保持较大的蒸腾速率, 并使叶片相应具有较高的光合速率(Xu & Li, 2008; Bucci *et al.*, 2009; Pinheiro *et al.*, 2016; Brum *et al.*, 2017)。由于深根系树木水分来源相对充足, 其叶片可能会暂时采取非等水调节策略(anisohydry), 降低气孔对叶片水分散失和传导的调控作用, 以使叶片能持续维持较高的气体交换, 但这也可能导致其叶水势在一天内出现更大变幅(Xu & Li, 2008; 罗丹丹等, 2017)。此外, 有研究发现深根系树种的叶片失膨点水势高于(绝对值更小)浅根系树种(Brum *et al.*, 2017), 由此表明, 树木在发展出深根系后, 虽然水分来源更加充足和稳定, 但却可能面临更高的水力失败潜在风险, 即削弱叶片对水分胁迫的抵抗能力(Choat *et al.*, 2012)。

树木通过深根系获取充足水分供给后, 其叶片与根系间的协调度可能也会提高, 从而保障叶片的水分需求信息能及时反馈和传递至根系, 然后使根系根据蒸腾需求通过生理调节策略来调控其水分吸收和供给量。例如, Xu和Li (2008)在新疆古尔班通古特沙漠南缘发现, 根深达10 m的梭梭的比叶导水率和最大蒸腾速率与根土界面的平均土壤水势(用黎明前叶水势表征)间有极高的显著相关关系, 而对于根深为3 m的梭梭, 这种关系非常弱。McElrone等(2007)在美国德克萨斯州爱德华兹高原针对两个树种均发现, 深层根系(20 m深)在树冠蒸腾发生变化时, 能快速地做出生理响应, 通过调控细根上水孔蛋白的活性, 来调节细根和粗根水力导度的大小, 实施“按需供水”。

各器官木质部的解剖结构及其相对变化特征, 决定了树木体内的水分传输效率(Schenk, 2008; Johnson *et al.*, 2016)。当生长环境发生变化, 为维持生长和生存, 树木可能会改变其木质部结构以利于

充足的水分供给, 但同时会尽可能降低其水力失败风险, 即在木质部水分传输效率与水力安全之间维持一种权衡(Schenk, 2008; Choat *et al.*, 2012)。基于目前较少的研究结果, 可以推断, 不同树种的水力通路中(深根—浅根—茎干—枝条—叶片), 从下至上各器官木质部结构及其水力性状不存在统一的变化规律。如Kirfel等(2017)发现0–200 cm土层内, *Fagus sylvatica*根系木质部解剖结构(木质部空腔占比、导管密度、平均和最大导管直径等)和比导水率基本不受土层影响。但Pate等(1995)、McElrone等(2004)、Johnson等(2014b)和Wason等(2018)的研究却表明, 对于有些树种, 从其深根至浅根再到茎干和枝条, 木质部导管会逐渐变窄、变短, 其间的连通比例可能更小, 从而导致比导水率逐渐降低; 但导管结构的这种变化也使从下至上各器官木质部的导水率损失50%时对应的木质部水势(Ψ_{50})和导管纹孔进气压力值可能逐渐降低(绝对值更大), 从而致使导管抗空穴化的能力逐渐增强。此外, 对于不同树种, 根系深浅的不同会使其茎干(密度、导水率)和叶片(比叶面积)的水力结构产生差异(Bucci *et al.*, 2009); 但对于同一树种, 根系变深而能持续获取稳定深层水后, 其茎干新生木质部的解剖结构可能会发生变化, 因为茎干支撑的蒸腾水流最大, 所以对生长环境的变化可能更敏感(Choat *et al.*, 2012; Jasińska *et al.*, 2015)。

5 树木吸收深层土壤水对人工林培育的启示

由上可知, 关于树木对深层土壤水的吸收利用特征, 目前在人工林和天然林中均已有一定研究, 但由于学科背景和关注点的不同, 将现有该领域的相关知识和信息应用于人工林(主要针对以生产纤维材、大径材等为目的的工业用材林)培育实践的工作却相对较少。因此, 基于现有研究成果, 针对从林木栽植到收获过程中涉及的水肥管理、间作、树体管理、林分结构调控、抚育采伐、低质低效林改造等主要培育技术环节, 从影响树木水分生理和深土层水分利用的角度出发, 提出以下几点可能会对人工林培育产生影响的启示(本文重点旨在提出相关理念, 而非制定具体技术措施; 此外, 一些众所周知的理念, 此处也不再赘述, 如树种选择技术中深根系树种可用于抗旱造林、提高造林成活率等)。

5.1 水分管理中应使林木适度利用深层土壤水和选用合适的灌水频率

在干旱、半干旱和季节性干旱地区, 水分管理是人工林培育常采用的集约经营措施。现有的人工林水分管理模式大致分为从不灌溉(模式I)、栽植前几年灌溉(模式II)、持续灌溉(模式III)等几类。

模式I和II很难使人工林达到较高的生产力水平(Xi *et al.*, 2014; 贺勇等, 2015; Zhu *et al.*, 2017), 而且因为不灌溉和较少灌溉, 所以表面上最为“节水”。然而, 如前述, 由于这两种模式下浅层土壤长期比较干燥, 会促进深层根系生长, 因而可能会吸收和消耗大量的、“更加珍贵”的深层土壤水资源甚至地下水。所以, 可能会对深层土壤水分环境造成严重的负面影响(如土壤干层(Liu *et al.*, 2018a)), 尤其是当降水不能对深层水资源进行有效补充时(Christina *et al.*, 2017)。此外, 由于模式I和II下的林分可能对深层土壤水或地下水产生了长期的、较高的依赖性, 其水分胁迫抵抗能力会减弱, 因此一旦出现地下水位的剧烈下降或发生极端干旱事件, 则林分可能会更加脆弱, 死亡率更高(Xi *et al.*, 2017; Chitra-Tarak *et al.*, 2018; Sun *et al.*, 2018)。模式III虽然能明显提高林木生长(Xi *et al.*, 2014; 贺勇等, 2015; Zhu *et al.*, 2017), 但会消耗大量的灌溉水资源, 并需要较高的成本投入。同时, 模式III还有可能造成林木根系分布深度较浅和范围较窄, 从而不利于林分的抗风性; 而且在一旦出现灌溉水资源短缺而不能及时供给水分时, 相对较小的根区范围可能会使林木遭受较大的死亡和枯梢风险。

因此, 如果对林木进行适当“亏缺”灌溉, 会促进土壤表层根系生长, 并能激发林木深层根系的适当发育, 使林木不仅能适度利用深层土壤水, 而且可充分利用降水资源。从而能有效地实现灌溉水资源的节约、降水水资源的高效利用与保存以及深层水资源的可持续利用, 并在大幅提高林木生长的同时, 降低对深土层水生态环境的负面影响。

如前所述, 降低降水频率而单次降水强度相应增大, 会减弱深层根系吸水对林木干旱的缓冲能力。因此, 对于漫灌、沟灌和畦灌等单次灌水定额较大而灌溉间隔期较长的灌溉方式, 应寻求最佳的灌水频率, 否则不仅会消耗大量灌溉水资源, 还可能使林分的抗旱能力减弱且长势不尽人意。在笔者团队的灌溉研究中, 就曾观察到在低频率和高灌水

定额下, 树木的长势和水分状况反而相对较差。

5.2 施肥策略制定应考虑林木和深土层水分间的关系

施肥策略的差异会对林木的水分利用以及林木与深土层水分间的关系产生影响(Christina *et al.*, 2018), 如果在制定具体施肥制度时能对相关信息予以充分考虑, 则有助于提高林木对干旱的抗性和应对气候变化的韧性。如Christina等(2018)在巴西桉树人工林研究中发现, 年降水量的下降会增加林木的吸水深度, 降低深土层中的储水量并造成地下水位下降, 但是不施钾肥的林分中的这种负面效应低于施钾肥林分; 由此表明, 制定合理的施肥制度, 有可能通过在雨季增加深层土壤储水量的方式, 在气候变化造成旱季延长时, 降低林木水分胁迫风险。

此外, Christina等(2018)的研究表明, 采用较高施肥量的一个不利影响是在干旱时期可能会增加林分的水分胁迫程度, 因为高施肥量可能促进深根系生长, 加速深层水分消耗。因而, 在保证林木正常养分需求的情况下, 通过降低施肥量, 可以帮助缓解旱季树木的水分胁迫程度, 以及气候变化带来的干旱天气对林分生长的影响。这也为我们看待人工林培育中过量施肥可能带来的负面环境效应提供了除减小养分深层渗漏和地下水污染之外的新视角。

5.3 利用间作可实现生物灌溉

Sekiya等(2011)基于水力提升的原理, 设计了*Brassica rapa* var. *peruviridis*与多年生饲料植物(大黍(*Panicum maximum*)、高羊茅(*Festuca arundinacea*))间作的复合种植系统, 发现在将饲料植物地上部分割除后, 其根系系统能通过水力提升作用将深土层中的水分供给浅根系的*B. rapa* var. *peruviridis*利用, 使其保持正常的水分状况和产量。由此表明, 针对人工林, 或许也可采取类似的设计, 将浅根系树种与多年生饲料植物混交, 这样不仅可收获饲料, 而且还能将饲料植物的根系系统作为“灌溉工具”为目标树种供给水分, 实现“生物灌溉”, 降低人工灌溉成本。

5.4 合理的修枝技术可改善深土层水分状况

如前所述, 树冠大小与根系分布深度间存在正相关关系, 蒸腾需求增大会促使林木吸收深土层水分, 这意味着对树冠尺寸进行控制, 可通过降低蒸腾来减缓深土层水分资源消耗。例如, 魏新光等(2014)在黄土丘陵区提出的节水型修剪技术, 通过

控制树冠大小,明显降低了枣树蒸腾量,同时也使深土层水分消耗量相应降低。由此可见,在人工林中,进行适时、适量的修枝,除了具有改良林木干形和材质等常规作用外,还有可能改善深层水分状况,从而提高林木抗旱能力,促进其生长。

5.5 合理的树种混交能促进深层土壤水分储库“缓冲”作用的发挥

合理的树种混交可促进林木对深层水资源的开采能力,而且还可能通过水力提升作用将深土层中的水分转移至浅土层供混交的浅根系树种利用,从而提高气候变化条件下混交林生态系统的稳定性和抗性。如,在巴西的桉树与相思(*Acacia mangium*)混交林中,0–17 m土层内单位面积土壤上的细根生物量远高于两个树种的纯林,其细根比根长和比根表面积比相思纯林高110%–150%,比桉树纯林高34%;且混交林9–17 m土层内的相思和桉树细根比根长和比根表面积都显著高于各自纯林,表明混交林深土层水资源的吸收利用能力远高于纯林,从而使干旱条件下混交林中的深土层能更好地发挥其“水分缓冲库”的作用(Germon *et al.*, 2017)。

然而,需要注意的是,树种混交的这种作用是相对的。因为混交方式或树种不同,深土层的水分消耗状态会存在很大差异,这意味着树种混交后,对于一部分树种,深层水分状况可能较其纯林变好,但对另一部分树种来讲,却可能变差。例如,Amazonas等(2018)发现,与和桉树混交相比(模式I),30个乡土树种在与10个乡土先锋树种混交后(模式II),1 m以下深土层中的水分略高,但模式I的深土层水分却明显高于桉树纯林(模式III),所以,对于桉树而言,模式I能改善深土层水分,但对于30个乡土树种,模式I却会加剧深土层水分消耗。因此,在营造一些混交林时,有必要考虑混交不同的伴生树种可能会对目标树种深土层水分环境造成的作用,否则可能会给目标树种带来不利影响。

5.6 基于树木土壤水分利用深度的间伐木选择技术

在人工林进行林分结构调控时(如抚育间伐、树种调控等),间伐木的选择是关键。虽然多个研究表明,个体较大的林木会更多地吸收深层土壤水(Dawson & Ehleringer, 1991; Christina *et al.*, 2017),但Hardanto等(2017)却在橡胶树(*Hevea brasiliensis*)纯林和混交林中发现,个体较大的林木则更趋向于利用表土层水分。这表明,除了能对林地地上空间

环境因子(光照、温度、湿度等)产生影响外,针对不同树种的林分,间伐不同类型的林木还可能会对林地不同土层的水分产生明显作用,进而影响保留木的根系吸水和林地水分循环。因此,可考虑基于不同树种的土壤水分利用深度特征,调整和完善现有的间伐木选择技术。

此外,虽然一般而言密度较大林分的深土层水分消耗会更多,但Adane和Gates (2015)却发现北美圆柏纯林在间伐一半林木4年后,深土层(1–3 m)的水分却反而更低,且地下水的降水补给量只有微弱变化。虽然这种情况可能为个例,但却反映出在通过间伐调控林分密度时,间伐强度的确定需要将深土层水分的潜在变化方向考虑在内,不然可能会使保留木的土壤水分环境恶化。

5.7 基于深土层水分状况改善的低质低效林改造技术

我国有许多低质低效人工林,其中比较典型的是三北地区退化的杨树防护林。基于稳定同位素技术,Sun等(2018)和张欢等(2018)均研究发现,张北地区的杨树防护林退化越严重,其主要水分来源土层就越浅。那么是林分退化导致深土层水分利用减少,还是深土层水分不足造成林木深层根系吸水变少,从而加剧了林分退化,目前尚不能完全确定。但可以肯定的是,地下水位下降与张北地区杨树林的退化有相关关系(Sun *et al.*, 2018)。这也间接反映出如果能对林分深土层的水分状况进行改善,则很有可能避免或减缓类似的退化现象发生,而且也有可能对已经退化的林分以不通过树种更换的方式实现改造和复壮。今后有必要探索一些低成本、可操作性强的深土层水分改良技术,如通过整地或深层根系灌水器等技术实现。

综上,在人工林培育过程中,应充分利用好“林木吸收利用深层土壤水分”这把“双刃剑”,以制定出既能降低外部水资源投入,又能避免水分生态环境负面效应,同时还能提高气候变化下人工林生态系统抗性与韧性的绿色栽培制度。

6 现有研究的不足及今后的发展方向

目前关于树木吸收利用深层土壤水的特征与机制已有一定研究,但总体而言,该领域的相关工作还较少,且存在诸多不足之处和待解决的问题,今后应针对这些不足和问题加强相关研究,具体包括

以下方面。

关于树木深根系成因。地理尺度上根系分布深度的水文调控理论尚不完善, 应加强植物根系分布深度数据搜集, 填补现有数据库中较多的地理空白区域(如我国华北平原等), 同时研究大幅变化的地下水位条件下根系分布深度的决定因子, 以完善相关理论。

关于树木对深层土壤水的吸收利用特征。1) 缺乏对树木深层水长期利用规律的了解, 考虑到气候变化效应和人工林经营周期的长期性, 今后应采取定位连续观测或空间代时间的方法, 在更长的时间尺度上(如整个轮伐期)开展相关研究。2) 缺少涵盖整个树木根系分布深度的“完整”水分利用数据资料, 不利于全面了解不同地区不同类型森林的深层水分关系, 今后应研发便于极深土层水分监测的工具和方法, 使土壤水分测定深度能容易地达到树木根区下限。3) 浅土层资源有效性长期存在差异时, 对树木对深层水分利用的可塑性特征缺乏深入了解, 今后可通过人为调控浅土层水分、养分含量的方法开展研究, 相关知识将有助于优化人工林培育技术。

关于树木对深层土壤水的吸收利用机制。1) 对树木深层根系系统的结构和动态缺乏全面、系统、深入的了解, 限制了对树木吸收利用深层水分特征和机理的深化认识与预测。今后应在不同类型深层根系(粗根、传输型和吸收型细根)的木质部解剖结构、共生菌依赖特性、功能性状间的异速变化关系、物候特征、功能与形态特化和可塑性等方面加强研究。2) 对提高深层土壤水吸收利用效率, 树木不同器官间水力特性的相互协调策略还缺乏深入认识。今后应针对从深层细根至叶片整个水力通路, 系统研究木质部水分传输效率和水力安全性状的时空变化特征以及二者间的权衡关系。3) 现有研究大多是利用根系深度存在自然差异的不同树种, 来间接了解“根系分布深度改变”时树木各器官水力特性的可塑性变化, 这无疑将无法排除树种因素的影响。因而, 今后可针对相同气候、立地和林龄下的同一树种, 通过人为调控根系深度来研究该科学问题。

由于研究难度大且在森林生理生态过程中扮演重要角色, 上层林冠被喻为“地球的第八大洲”(吴毅等, 2016)。根系作为植物“隐藏在地下的另一半”, 其深层部分的重要性虽早已被人知晓, 但其结构与功能却远未被探知, 考虑到其更大的研究难度, 深

层根区完全可视作为待被人类探索的“地球第九大洲”。基于全球森林资源保护与生产的需要, 建议今后加强对树木深层根系及其生理生态过程与机制的研究, 并更多地关注如何将相关知识成果有效地应用在人工林培育、生物多样性保护、植被恢复等领域。

参考文献

- Adane ZA, Gates JB (2015). Determining the impacts of experimental forest plantation on groundwater recharge in the Nebraska Sand Hills (USA) using chloride and sulfate. *Hydrogeology Journal*, 23, 81–94.
- Adriano E, Laclau JP, Rodrigues JD (2017). Deep rooting of rainfed and irrigated orange trees in Brazil. *Trees*, 31, 285–297.
- Amazonas NT, Forrester DI, Oliveira RS, Brancalion PHS (2018). Combining *Eucalyptus* wood production with the recovery of native tree diversity in mixed plantings: Implications for water use and availability. *Forest Ecology and Management*, 418, 34–40.
- Antunes C, Barradas MCD, Zunzunegui M, Vieira S, Pereira A, Anjos A, Correia O, Pereira MJ, Máguas C (2018). Contrasting plant water-use responses to groundwater depth in coastal dune ecosystems. *Functional Ecology*, 32, 1931–1943.
- Baddeley JA, Watson CA (2005). Influences of root diameter, tree age, soil depth and season on fine root survivorship in *Prunus avium*. *Plant and Soil*, 276, 15–22.
- Barbeta A, Peñuelas J (2017). Relative contribution of groundwater to plant transpiration estimated with stable isotopes. *Scientific Reports*, 7, 10580. DOI: 10.1038/s41598-017-09643-x.
- Barron-Gafford GA, Sanchezcañete EP, Minor RL, Hendryx SM, Lee E, Sutter L, Tran N, Parra E, Colella T, Murphy P, Hamerlynck E, Kumar P, Scott R (2017). Impacts of hydraulic redistribution on grass-tree competition vs facilitation in a semi-arid savanna. *New Phytologist*, 215, 1451–1461.
- Billings SA, Hirmas D, Sullivan PL, Lehmeier CA, Bagchi S, Min K, Brecheisen Z, Hauser E, Stair R, Flournoy R, Richter D (2018). Loss of deep roots limits biogenic agents of soil development that are only partially restored by decades of forest regeneration. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 6, 34. DOI: 10.1525/elementa.287.
- Bordron B, Robin A, Oliveira IR, Guillemot J, Laclau JP, Jourdan C, Nouvellon Y, Abreu-Junior CH, Trivelin PCO, Gonçalves JLM, Plassard C, Bouillet JP (2018). Fertilization increases the functional specialization of fine roots in deep soil layers for young *Eucalyptus grandis* trees. *Forest Ecology and Management*, (in press). DOI: 10.1016/j.foreco.2018.03.018.

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0083

- Børja I, Godbold DL, Světlík J, Nagy NE, Gebauer R, Urban J, Volařík D, Lange H, Krokene P, Čermák P, Eldhuset TD (2017). Norway spruce fine roots and fungal hyphae grow deeper in forest soils after extended drought. In: Lukac M, Grenni P, Gamboni M eds. *Soil Biological Communities and Ecosystem Resilience*. Springer International Publishing, Berlin. 123–142.
- Broedel E, Tomasella J, Cândido LA, von Randow C (2017). Deep soil water dynamics in an undisturbed primary forest in central Amazonia: Differences between normal years, and the 2005 drought. *Hydrological Processes*, 31, 1749–1759.
- Brum M, Teodoro GS, Abrahão A, Oliveira RS (2017). Coordination of rooting depth and leaf hydraulic traits defines drought-related strategies in the campos rupestres, a tropical montane biodiversity hotspot. *Plant and Soil*, 420, 467–480.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Arce ME (2009). Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. *Oecologia*, 160, 631–641.
- Caldwell MM, Dawson TE, Richards JH (1998). Hydraulic lift: Consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 113, 151–161.
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996). Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108, 583–595.
- Chen YN, Li WH, Zhou HH, Chen YP, Hao XM, Fu AH, Ma JX (2016). Field experiment on water transport in desert riparian forests downstream of the Heihe River. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 52, 271–276. [陈亚宁, 李卫红, 周洪华, 陈亚鹏, 郝兴明, 付爱红, 马建新 (2016). 黑河下游荒漠河岸林植物水分传输观测试验研究. 北京师范大学学报(自然科学版), 52, 271–276.]
- Chen YP, Chen YN, Xu CC, Li WH (2016). The effects of groundwater depth on water uptake of *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* in the hyperarid region of Northwestern China. *Environmental Science and Pollution Research*, 23, 17404–17412.
- Chitra-Tarak R, Ruiz L, Dattaraja HS, Kumar MSM, Riotte J, Suresh HS, McMahon SM, Sukumar R (2018). The roots of the drought: Hydrology and water uptake strategies mediate forest-wide demographic response to precipitation. *Journal of Ecology*, 106, 1495–1507.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Field TS, Gleason SM, Hacke UG, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martinez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell PJ, Nardini A, Pittermann J, Pratt RB, Sperry JS, Westoby M, Wright IJ, Zanne AE (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752–755.
- Christina M, Laclau JP, Goncalves LM, Jourdan C, Nouvellon Y, Bouillet JP (2011). Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecoshpere*, 2, 1–10.
- Christina M, le Maire G, Nouvellon Y, Vezy R, Bordon B, Battie-Laclau P, Goncalves JLM, Delgado-Rojas JS, Bouillet JP, Laclau JP (2018). Simulating the effects of different potassium and water supply regimes on soil water content and water table depth over a rotation of a tropical *Eucalyptus grandis* plantation. *Forest Ecology and Management*, 418, 4–14.
- Christina M, Nouvellon Y, Laclau JP, Stape JL, Bouillet JP, Lambais GR, le Maire G (2017). Importance of deep water uptake in tropical eucalypt forest. *Functional Ecology*, 31, 509–519.
- Comas LH, Becker SR, Cruz VMV, Byrne PF, Dierig DA (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1–16.
- Cubera E, Moreno G (2007). Effects of single *Quercus ilex* trees upon spatial and seasonal changes in soil water content in dehesas of central western Spain. *Annals of Forest Science*, 64, 355–364.
- da Silva EV, Bouillet JP, de Moraes GJL, Junior CHA, Trivelin PCO, Hinsinger P, Jourdan C, Nouvellon Y, Stape JL, Laclau JP (2011). Functional specialization of *Eucalyptus* fine roots: Contrasting potential uptake rates for nitrogen, potassium and calcium tracers at varying soil depths. *Functional Ecology*, 25, 996–1006.
- Dawson TE, Ehleringer JR (1991). Streamside trees that do not use stream water. *Nature*, 350, 335–337.
- de Deurwaerder H, Hervé-Fernández P, Stahl C, Burban B, Petronelli P, Hoffman B, Bonal D, Boeckx P, Vercecek H (2018). Liana and tree below-ground water competition—Evidence for water resource partitioning during the dry season. *Tree Physiology*, 38, 1071–1083.
- Dhiman I, Bilheux H, DeCarlo K, Painter SL, Santodonato L, Warren JM (2017). Quantifying root water extraction after drought recovery using sub-mm in situ empirical data. *Plant and Soil*, 424, 73–89.
- Di N, Liu Y, Mead DJ, Xie YQ, Jia LM, Xi BY (2018). Root-system characteristics of plantation-grown *Populus tomentosa* adapted to seasonal fluctuation in the groundwater table. *Trees*, 32, 137–149.
- Domec JC, Warren JM, Meinzer FC, Brooks JR, Coulombe R (2004). Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: Mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, 141, 7–16.
- Fan Y, Miguez-Macho G, Jobbágy EG, Jackson RB, Oterocasal C (2017). Hydrologic regulation of plant rooting depth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 10572–10577.
- Gambetta GA, Knipfer T, Fricke W, McElrone AJ (2017).

- Aquaporin and root water uptake. In: François C, Stephen DT eds. *Plant Aquaporins*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland. 133–153.
- Germon A, Cardinael R, Prieto I, Mao Z, Kim J, Stokes A, Dupraz C, Laclau JP, Jourdan C (2016). Unexpected phenology and lifespan of shallow and deep fine roots of walnut trees grown in a silvoarable Mediterranean agroforestry system. *Plant and Soil*, 401, 409–426.
- Germon A, Guerrini IA, Bordron B, Bouillet JP, Nouvellon Y, de Moraes Gonçalves JL, Jourdan C, Paula RR, Laclau JP (2017). Consequences of mixing *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* on soil exploration by fine-roots down to a depth of 17 m. *Plant and Soil*, 424, 203–220.
- Guderle M, Bachmann D, Milcu A, Gockele A, Bechmann M, Fisher C, Roscher C, Landais D, Ravel O, Devidal S, Roy J, Gessler A, Buchmann N, Weigelt A, Hildebrandt A (2018). Dynamic niche partitioning in root water uptake facilitates efficient water use in more diverse grassland plant communities. *Functional Ecology*, 32, 214–227.
- Hardanto A, Röhl A, Hendrayanto, Hölscher D (2017). Tree soil water uptake and transpiration in mono-cultural and jungle rubber stands of Sumatra. *Forest Ecology and Management*, 397, 67–77.
- Hasenmueller EA, Gu X, Weitzman JN, Adams TS, Stinchcomb GE, Eissenstat DM, Drohan PJ, Brantley SL, Kaye JP (2017). Weathering of rock to regolith: The activity of deep roots in bedrock fractures. *Geoderma*, 300, 11–31.
- Hayes FA, Stoeckler JH (1935). *Possibilities of Shelterbelt Planting in the Plains Regions*. US Forest Service, Washington. 111–155.
- He CX, Chen P, Meng P, Zhang JS, Yang HG (2016). Inter-specific water use strategies of a *Juglans regia* and *Isatis tinctoria*/Senna tora agroforestry system in a hilly area of Northern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 151–164. [何春霞, 陈平, 孟平, 张劲松, 杨洪国 (2016). 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, 40, 151–164.]
- He Y, Lan ZP, Sun SW, Liu JQ (2015). Effects of drip irrigation on the growth and use efficiency of water and fertilizer of Young ‘107’ poplar plantation. *Journal of Northeast Forestry University*, 43(11), 37–41. [贺勇, 兰再平, 孙尚伟, 刘俊琴 (2015). 地面滴灌对107杨幼林生长和水肥利用的影响. 东北林业大学学报, 43(11), 37–41.]
- Holloway JV, Rillig MC, Gurnell AM (2017). Physical environmental controls on riparian root profiles associated with black poplar (*Populus nigra* L.) along the Tagliamento River, Italy. *Earth Surface Processes and Landforms*, 42, 1262–1273.
- Ishikawa CM, Bledsoe CS (2000). Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: Evidence for hydraulic lift. *Oecologia*, 125, 459–465.
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Ecology*, 94, 7362–7366.
- Jasińska AK, Alber M, Tullus A, Rahi M, Sellin A (2015). Impact of elevated atmospheric humidity on anatomical and hydraulic traits of xylem in hybrid aspen. *Functional Plant Biology*, 42, 565–578.
- Jin Y, Wang CK (2015). Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1021–1032. [金鹰, 王传宽 (2015). 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 39, 1021–1032.]
- Johnson DM, Brodersen CR, Reed M, Domec JC, Jackson RB (2014a). Role of aquaporin activity in regulating deep and shallow root hydraulic conductance during extreme drought. *Trees*, 28, 1323–1331.
- Johnson DM, Brodersen CR, Reed M, Domec JC, Jackson RB (2014b). Contrasting hydraulic architecture and function in deep and shallow roots of tree species from a semi-arid habitat. *Annals of Botany*, 113, 617–627.
- Johnson DM, Wortemann R, McCulloh KA, Meille LJ, Ward E, Warren JM, Palmroth S, Domec JC (2016). A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. *Tree Physiology*, 36, 983. DOI: 10.1093/treephys/tpw031.
- Kirfel K, Leuschner C, Hertel D, Schuldt B (2017). Influence of root diameter and soil depth on the xylem anatomy of fine- to medium-sized roots of mature beech trees in the top- and subsoil. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1194. DOI: 10.3389/fpls.2017.01194.
- Kleidon A, Heimann M (1998). A method of determining rooting depth from a terrestrial biosphere model and its impacts on the global water and carbon cycle. *Global Change Biology*, 4, 275–286.
- Kumagai T, Mudd RG, Giambelluca TW, Kobayashi N, Miyazawa Y, Lim TK, Liu W, Huang MY, Fox JM, Ziegler AD, Yin S, Mak SV, Kasemas P (2015). How do rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations behave under seasonal water stress in northeastern Thailand and central Cambodia? *Agricultural and Forest Meteorology*, 213, 10–22.
- Laclau JP, da Silva EA, Lambais GR, Bernoux M, Maire GI, Stape JL, Bouillet JP, de Moraes Gonçalves JL, Jourdan C, Nouvellon Y (2013). Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in *Eucalyptus grandis* plantations. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1–12.
- Laclau PB, Laclau JP (2009). Growth of the whole root system for a plant crop of sugarcane under rainfed and irrigated environments in Brazil. *Field Crops Research*, 114, 351–360.
- Lambais GR, Jourdan C, de Cássia Piccolo M, Germon A, Pinheiro RC, Nouvellon Y, Stape JL, Campoe OC, Robin A, Bouillet JP, le Maire G, Laclau JP (2017). Contrasting

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0083

- phenology of *Eucalyptus grandis* fine roots in upper and very deep soil layers in Brazil. *Plant and Soil*, 421, 301–318.
- Lee JE, Oliveira RS, Dawson TE, Fung I (2005). Root functioning modifies seasonal climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 17576–17581.
- Lindh M, Zhang L, Falster D, Franklin O, Brännström Å (2014). Plant diversity and drought: The role of deep roots. *Ecological Modelling*, 290, 85–93.
- Liu XL, Ma LH, Yang RH, Wu PT, Wang YK (2014). Deep soil water depletion characteristic of jujube plantation in loess semiarid region. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 45, 139–145. [刘晓丽, 马理辉, 杨荣慧, 吴普特, 汪有科 (2014). 黄土半干旱区枣林深层土壤水分消耗特征. 农业机械学报, 45, 139–145.]
- Liu XL, Wang YK, Ma LH, Liang Y (2013). Relationship between deep soil water vertical variation and root distribution in dense jujube plantation. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Machinery*, 44, 90–97. [刘晓丽, 汪有科, 马理辉, 梁宇 (2013). 密植枣林地深层土壤水分垂直变化与根系分布关系. 农业机械学报, 44, 90–97.]
- Liu Y, Miao HT, Huang Z, Cui Z, He HH, Zheng JY, Han FP, Chang XF, Wu GL (2018a). Soil water depletion patterns of artificial forest species and ages on the Loess Plateau (China). *Forest Ecology and Management*, 417, 137–143.
- Liu ZQ, Jia GD, Yu XX, Lu WW, Zhang JM (2018b). Water use by broadleaved tree species in response to changes in precipitation in a mountainous area of Beijing. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 251, 132–140.
- Luo DD, Wang CK, Jin Y (2017). Plant water-regulation strategies: Isohydic versus anisohydric behavior. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1020–1032. [罗丹丹, 王传宽, 金鹰 (2017). 植物水分调节对策: 等水与非等水行为. 植物生态学报, 41, 1020–1032.]
- Ma LH, Liu XL, Wang YK, Wu PT (2013). Effects of drip irrigation on the deep root distribution, rooting depth, and soil water profile of jujube in a semiarid region. *Plant and Soil*, 373, 995–1006.
- Ma ZQ, Guo DL, Xu XL, Lu MZ, Bardgett RD, McCormack ML, Hedin LO (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional roots. *Nature*, 555, 48–56.
- Maeght JL, Gonkhamdee S, Clément C, Ayutthaya SIN, Stokes A, Pierret A (2015). Seasonal patterns of fine root production and turnover in a mature rubber tree (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) stand—Differentiation with soil depth and implications for soil carbon stocks. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1022. DOI: 10.3389/fpls.2015.01022.
- Maeght JL, Rewald B, Pierret A (2013). How to study deep roots and why it matters. *Frontiers in Plant Science*, 4, 299. DOI: 10.3389/fpls.2013.00299.
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo DL, Helmisaari HS, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälammil-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505–518.
- McCulley RL, Jobbágy EG, Pockman WT, Jackson RB (2004). Nutrient uptake as a contributing explanation for deep rooting in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141, 620–628.
- McElrone AJ, Bichler J, Pockman WT, Addington RN, Linder CR, Jackson RB (2007). Aquaporin-mediated changes in hydraulic conductivity of deep tree roots accessed via caves. *Plant, Cell & Environment*, 30, 1411–1421.
- McElrone AJ, Pockman WT, Martínez-Vilalta J, Jackson RB (2004). Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist*, 163, 507–517.
- Meinzer FC, Brooks JR, Bucci S, Goldstein G, Scholz FG, Warren JM (2004). Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types. *Tree Physiology*, 24, 919–928.
- Miao B, Meng P, Zhang JS, He FJ, Sun SJ (2017). Difference of water relationships of poplar trees in Zhangbei County, Hebei, China based on stable isotope and thermal dissipation method. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 2111–2118. [苗博, 孟平, 张劲松, 何方杰, 孙守家 (2017). 基于稳定同位素和热扩散技术的张北杨树水分关系差异. 应用生态学报, 28, 2111–2118.]
- Mulia R, Dupraz C (2006). Unusual fine root distributions of two deciduous tree species in southern France: What consequences for modeling of tree root dynamics? *Plant and Soil*, 281, 71–85.
- Nadezhkina N, Ferreira MI, Conceição N, Pacheco CA, Häusler M, David TS (2014). Water uptake and hydraulic redistribution under a seasonal climate: Long-term study in a rainfed olive orchard. *Ecohydrology*, 8, 387–397.
- Naumburg E, Mata-Gonzalez R, Hunter RG, McLendon T, Martin DW (2005). Phreatophytic vegetation and groundwater fluctuations: A review of current research and application of ecosystem response modeling with an emphasis on great basin vegetation. *Environmental Management*, 35, 726–740.
- Nepstad DC, de Carvalho CR, Davidson EA, Jipp PH, Lefebvre PA, Negreiros GH, da Silva ED, Stone TA, Trumbore SE, Vieira S (1994). The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature*, 372, 666–669.
- Neumann RB, Cardon ZG (2012). The magnitude of hydraulic

- redistribution by plant roots: A review and synthesis of empirical and modeling studies. *New Phytologist*, 194, 337–352.
- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira AM (2005). Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology*, 19, 574–581.
- Pan YP, Chen YP (2014). Recent advances in leaf hydraulic traits. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 2834–2841. [潘莹萍, 陈亚鹏 (2014). 叶片水力性状研究进展. 生态学报, 33, 2834–2841.]
- Pate JS, Jeschke WD, Aylward MJ (1995). Hydraulic architecture and xylem structure of the dimorphic roots systems of South-West Australian species of Proteaceae. *Journal of Experimental Botany*, 46, 907–915.
- Pierret A, Lacombe G (2018). Hydrologic regulation of plant rooting depth: Breakthrough or observational conundrum? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 10572–10577.
- Pierret A, Maeght JL, Clément C, Montoroi JP, Hartmann C, Gonkhamdee S (2016). Understanding deep roots and their functions in ecosystems: An advocacy for more unconventional research. *Annals of Botany*, 118, 621–635.
- Pinheiro RC, de Deus Jr JC, Nouvellon Y, Campoe O, Stape JL, Aló LL, Guerrini IA, Jourdan C, Laclau JP (2016). A fast exploration of very deep soil layers by *Eucalyptus* seedlings and clones in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 366, 143–152.
- Prieto I, Roumet C, Cardinael R, Dupraz C, Jourdan C, Kim JH, Maeght JL, Mao Z, Pierret A, Portillo N, Rounsard O, Thammahacksa C, Stokes A (2015). Root functional parameters along a land-use gradient: Evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology*, 103, 361–373.
- Qi J, Markewitz D, Radcliffe D (2018). Modeling the effect of changing precipitation inputs on deep soil water utilization. *Hydrological Processes*, 32, 672–686.
- Rempe DM, Dietrich WE (2018). Direct observations of rock moisture, a hidden component of the hydrologic cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 2664–2669.
- Richards JH, Caldwell MM (1987). Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia*, 73, 486–489.
- Ryel RJ, Caldwell MM, Yoder CK, Or D, Leffler AJ (2002). Hydraulic redistribution in a stand of *Artemisia tridentata*: Evaluation of benefits to transpiration assessed with a simulation model. *Oecologia*, 130, 173–184.
- Schenk HJ (2008). The shallowest possible water extraction profile: A null model for global root distribution. *Vadose Zone Journal*, 7, 1119–1124.
- Schenk HJ, Jackson RB (2002a). The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 72, 311–328.
- Schenk HJ, Jackson RB (2002b). Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90, 480–494.
- Schenk HJ, Jackson RB (2005). Mapping the global distribution of deep roots in relation to climate and soil characteristics. *Geoderma*, 126, 129–140.
- Schippers B, Schroth MN, Hildebrand DC (1967). Emanation of water from underground plant parts. *Plant and Soil*, 27, 81–91.
- Sekiya N, Araki H, Yano K (2011). Applying hydraulic lift in an agroecosystem: Forage plants with shoots removed supply water to neighboring vegetable crops. *Plant and Soil*, 341, 39–50.
- Shangguan W, Hengl T, de Jesus JM, Yuan H, Dai YJ (2017). Mapping the global depth to bedrock for land surface modeling. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 9, 65–88.
- Si JH, Feng Q, Cao SK, Yu TF, Zhao CY (2014). Water sources of desert riparian *Populus euphratica* forests. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186, 5469–5477.
- Siqueira M, Katul G, Porporato A (2008). Onset of water stress, hysteresis in plant conductance, and hydraulic lift: Scaling soil water dynamics from millimeters to meters. *Water Resources Research*, 44, 358–366.
- Song LN, Zhu JJ, Li MC, Zhang JX, Lv LY (2016). Sources of water used by *Pinus sylvestris* var. *mongolica* trees based on stable isotope measurements in a semiarid sandy region of Northeast China. *Agricultural Water Management*, 164, 281–290.
- Sprackling JA, Read RA (1979). *Tree Root Systems in Eastern Nebraska*. The Conservation and Survey Division, Institute of Agriculture and Natural Resources, University of Nebraska-Lincoln, Lincoln, NE. Nebraska Conservation Bulletin 37.
- Stahl C, Hérault B, Rossi V, Burban B, Bréchet C, Bonal D (2013). Depth of soil water uptake by tropical rainforest trees during dry periods: Does tree dimension matter? *Oecologia*, 173, 1191–1201.
- Steggles EK, Holland KL, Chittleborough DJ, Doudle SL, Clarke LJ, Watling JR, Facelli JM (2016). The potential for deep groundwater use by *Acacia papyrocarpa* (Western myall) in a water-limited environment. *Ecohydrology*, 10, e1791. DOI: 10.1002/eco.1791.
- Stone EL, Kalisz PJ (1991). On the maximum extent of tree roots. *Forest Ecology and Management*, 46, 59–102.
- Stratton LC, Goldstein G, Meinzer FC (2000). Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest. *Oecologia*, 124, 309–317.
- Su H, Liu W, Li YG (2014). Ecological implications of hydraulic

- redistribution in nutrient cycling of soil-plant system. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1019–1028. [苏华, 刘伟, 李永庚 (2014). 水分再分配对土壤-植物系统养分循环的生态意义. 植物生态学报, 38, 1019–1028.]
- Sun SJ, He CX, Qiu LF, Li CY, Zhang JS, Meng P (2018). Stable isotope analysis reveals prolonged drought stress in poplar plantation mortality of the three-north shelter forest in Northern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 252, 39–48.
- Wagg JWB (1967). *Origin and Development of White Spruce Root-Forms*. Queen's Printer and Controller of Stationery, Ottawa, Ontario, Canada. Forestry Branch Departmental Publication No. 1192.
- Wang X, Tang C, Guppy CN, Sale PWG (2009). The role of hydraulic lift and subsoil P placement in P uptake of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Plant and Soil*, 325, 263–275.
- Wang Y, Dong XY, Wang HF, Wang ZQ, Gu JC (2015). Root tip morphology, anatomy, chemistry and potential hydraulic conductivity vary with soil depth in three temperate hardwood species. *Tree Physiology*, 36, 99–108. DOI: 10.1093/treephys/tpv094.
- Wang ZQ, Guo DL (2008). Root ecology. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1213–1216. [王政权, 郭大立 (2008). 根系生态学. 植物生态学报, 32, 1213–1216.]
- Wason JW, Anstreicher KS, Stephansky N, Huggett BA, Brodersen CR (2018). Hydraulic safety margins and air-seeding thresholds in roots, trunks, branches and petioles of four northern hardwood trees. *New Phytologist*, 219, 77–88.
- Weemstra M, Sterck FJ, Visser EJW, Kuyper TW, Goudzwaard L, Mommer L (2017). Fine-root trait plasticity of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) forests on two contrasting soils. *Plant and Soil*, 415, 175–188.
- Wei XG, Chen DY, Liu SY, Wang X, Gao ZY, Wang YK (2014). Effect of trim on jujube transpiration in Loess hilly region. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 45, 194–202. [魏新光, 陈滇豫, Liu Shouyang, 汪星, 高志永, 汪有科 (2014). 修剪对黄土丘陵区枣树蒸腾的调控作用. 农业机械学报, 45, 194–202.]
- Wu Y, Liu WY, Song L, Chen X, Lu HZ, Li S, Shi XM (2016). Advances in ecological studies of epiphytes using canopy cranes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 508–522. [吴毅, 刘文耀, 宋亮, 陈曦, 卢华正, 李苏, 石贤萌 (2016). 基于林冠塔吊的附生植物生态学研究进展. 植物生态学报, 40, 508–522.]
- Xi BY, Bloomberg M, Watt MS, Wang Y, Jia LM (2016). Modeling growth response to soil water availability simulated by HYDRUS for a mature triploid *Populus tomentosa* plantation located on the North China Plain. *Agricultural Water Management*, 176, 243–254.
- Xi BY, Di N, Liu JQ, Zhang RN, Cao ZG (2018). Hydrologic regulation of plant rooting depth: Pay attention to the widespread scenario with intense seasonal groundwater table fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115. DOI: 10.1073/pnas.1803987115.
- Xi BY, Di N, Wang Y, Duan J, Jia LM (2017). Modeling stand water use response to soil water availability and groundwater level for a mature *Populus tomentosa* plantation located on the North China Plain. *Forest Ecology and Management*, 391, 63–74.
- Xi BY, Li GD, Bloomberg M, Jia LM (2014). The effect of subsurface irrigation at different soil water potential thresholds on the growth and transpiration of *Populus tomentosa* in the North China Plain. *Australian Forestry*, 77, 159–167.
- Xi BY, Wang Y, Jia LM, Bloomberg M, Li GD, Di N (2013). Characteristics of fine root system and water uptake in a triploid *Populus tomentosa* plantation in the North China Plain: Implications for irrigation water management. *Agricultural Water Management*, 117, 83–92.
- Xu GQ, Li Y (2008). Rooting depth and leaf hydraulic conductance in the xeric tree *Haloxylon ammodendron* growing at sites of contrasting soil texture. *Functional Plant Biology*, 35, 1234–1242.
- Yang FT, Feng ZM, Wang HM, Dai XQ, Fu XL (2017). Deep soil water extraction helps to drought avoidance but shallow soil water uptake during dry season controls the inter-annual variation in tree growth in four subtropical plantations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234, 106–114.
- Yoder CK, Nowak RS (1999). Hydraulic lift among native plant species in the Mojave Desert. *Plant and Soil*, 215, 93–102.
- Yu TF, Feng Q, Si JH, Mitchell PJ, Forester MA, Zhang XY, Zhao CY (2018). Depressed hydraulic redistribution of roots more by stem refilling than by nocturnal transpiration for *Populus euphratica* Oliv. in situ measurement. *Ecology and Evolution*, 8, 2607–2616.
- Yu TF, Feng Q, Si JH, Zhang XY (2014). Patterns, magnitude and controlling factors of hydraulic redistribution by *Populus euphratica* roots. *Journal of Beijing Forestry University*, 36, 22–29. [鱼腾飞, 冯起, 司建华, 张小由 (2014). 胡杨根系水力再分配的模式、大小及其影响因素. 北京林业大学学报, 36, 22–29.]
- Yu TF, Feng Q, Si JH, Zhang XY, Zhao CY (2017). The contribution of hydraulic lift to evapotranspiration by *Tamarix ramosissima* Ledeb. in the lower Heihe River, China. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 6029–6037. [鱼腾飞, 冯起, 司建华, 张小由, 赵春彦 (2017). 黑河下游柽柳根系水力提升对林分蒸散的贡献. 生态学报, 37, 6029–6037.]
- Yuan GF, Zhang P, Xue SS, Zhuang W (2012). Change characteristics in soil water content in root zone and evidence of root hydraulic lift in *Tamarix ramosissima* thickets on

- sand dunes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1033–1042. [袁国富, 张佩, 薛沙沙, 庄伟 (2012). 沙丘多枝桠柳灌丛根层土壤含水量变化特征与根系水力提升证据. *植物生态学报*, 36, 1033–1042.]
- Zhang H, Cao J, Wang HB, Song B, Jia GD, Liu ZQ, Yu XX, Zeng J (2018). Water utilization characteristics of the degraded poplar shelterbelts in Zhangbei, Hebei, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 1381–1388. [张欢, 曹俊, 王化冰, 宋波, 贾国栋, 刘自强, 余新晓, 曾佳 (2018). 张北地区退化杨树防护林的水分利用特征. *应用生态学报*, 29, 1381–1388.]
- Zhu JL, Bo HJ, Li X, Song LJ, Wang J, Nie LS, Tian J (2017). Effects of soil water and nitrogen on the stand volume of four hybrid *Populus tomentosa* clones. *Forests*, 8, 250. DOI: 10.3390/f8070250.
- Zunzunegui M, Boutaleb S, Barradas DMC, Esquivias MP, Valera J, Jáuregui J, Tagma T, Ain-Lhout F (2017). Reliance on deep soil water in the tree species *Argania spinosa*. *Tree Physiology*, 38, 678–689.
- 责任编辑: 杜 盛 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答