

植物水分利用策略研究进展

王平元^{1,2}, 刘文杰^{1*}, 李鹏菊^{1,2}, 李金涛^{1,2}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 水分是影响植物生长发育的重要因子之一。地球上大多数生态系统中的植物都会经历一个降水相对稀少的干旱季节, 植物在不同的季节与不同的生态系统中究竟如何利用水分, 利用哪些水分去获得生存, 成为一个人们关注的问题。在过去的 20 年, 稳定同位素技术在植物生态学中的应用得到了稳定长足的发展。因为陆地植物(少数排盐种类除外)在水分吸收过程中不发生同位素分馏, 因此可以利用 δD 与 $\delta^{18}O$ 数据进行水分获取方式的研究。对植物木质部水分以及其潜在水源的稳定同位素进行分析, 并参考土壤水势、叶片水势、土壤含水量等数据, 同时运用二元或三元混合模型, 可以定量确定植物的水分利用来源。大量的研究表明, 不同功能型、生长阶段、季节的植物以及不同物种往往具有不同的水分利用策略。

关键词: 水分利用策略; 稳定同位素; 水分来源; 水分再分配; 植物功能型; 二元或三元线性混合模型
中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2010)01-0082-07

Advances in studies on plant water use strategy

WANG Ping-Yuan^{1,2}, LIU Wen-Jie^{1*}, LI Peng-Ju^{1,2}, LI Jin-Tao^{1,2}

(1. *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;*
2. *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: Water is one of the most important factors for plants' growth. Plant would undergo a dry season which precipitation was less than wet reason in almost ecosystems in the world. How to use water and what water to use for plants to survive in different seasons and ecosystems became a matter of people concerns. The use of stable isotope techniques in plant ecological research had grown steadily during the past decades. It was easy to apply δD and $\delta^{18}O$ data to water acquisition studies because there was no isotopic fractionation during water uptake by terrestrial plants except some salt-excluding plant species. By analyzing hydrogen and oxygen isotope composition of plant xylem water and available plant water sources, the contributions of the sources to plant could be determined quantitatively using two-or three-compartment linear mixing model. Applying isotope techniques, coupled with other ecological or physiological measurements became a useful way to link the water sources used by plants to other aspects of their water relation. Mixing model had many disadvantages when the sources were more than three. Recently, a set of papers had provided guidelines for the issue. For many species, the water sources varied with seasons, and plants with different functional types and life stages had different water use strategies. Also, different species had different water use strategies.

Key words: water use strategy; stable isotope; water resource; hydraulic redistribution; plant functional type; two-or three-compartment linear mixing model

收稿日期: 2008-09-10 修回日期: 2009-07-15

基金项目: 中科院“西部之光”人才计划项目; 国家自然科学基金(30770368, 30570308); 云南省自然科学基金(2006C0057M)[Supported by the Personnel Training Plan of West Light Foundation of Chinese Academy of Sciences; National Natural Science Foundation of China(30770368, 30570308); Natural Science Foundation of Yunnan(2006C0057M)]

作者简介: 王平元(1985-), 男, 山东省临沂市人, 硕士研究生, 主要从事植物水分利用研究。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: lwj@xtbg.org.cn)

水分是限制植物分布和生长的最主要因素,在地球上的生态系统中,干旱与半干旱生态系统大约覆盖了地球表面的 50%(Bailey, 1996)。一般来说,世界上大多数的生态系统中,植物都要经历和承受一个降雨减少,土壤含水量急剧降低的阶段。比如在热带的一些生态系统中,植物要经历一个干季和一个雨季,干季降雨量稀少,浅层土壤水的含量急剧下降(Wright 等, 1992),植物生长受到降雨量减少的胁迫,不管是在热带稀树草原还是在季风气候区的热带雨林(Le Roux 等, 1995; Drake & Franks, 2003; Zou 等, 2005),这一现象都十分明显。由此可见,明确植物水分来源和利用方式对于弄清植物在艰难环境条件下的生长状况是必不可少的。

国内外有很多学者对植物的水分利用策略进行了研究,主要研究区域为干旱半干旱地区或季节性干旱地区(Ehleringer 等, 1991; Bonal 等, 2000)。本文将就植物功能型、季节性、不同生长阶段、不同物种等几个方面对植物水分利用策略的影响展开论述,揭示各方面与水分利用的关联,以期对国内植物水分利用策略的研究提供一些参考。

1 不同区域生态系统中的植物水分利用研究概况

目前进行植物水分利用研究的主要生态系统可大致分为以下几种:

1.1 荒漠生态系统

荒漠地区由于降水极其稀少,植物受水分胁迫严重,因此,在这种情况下,植物采取何种水分利用策略获取生存所必需的水分,就成为许多生态学家关心的问题。Ehleringer 等(1991)对美国犹他州南部沙漠植物的研究发现,一年生与多年生的肉质植物生长完全依赖夏季降雨,而草本和多年生木本植物同时利用夏季降雨与冬春季降雨,且草本植物对夏季降水的依赖性更大。

利用稳定同位素技术对干旱地区生态系统物种的水分利用方式进行研究,可以推断植物之间是否存在水分竞争,从而对沙漠化地区植被恢复的物种选择、种植策略提供重要的理论依据。Ohte 等(2003)在毛乌素沙地,对两种本地针叶树种沙地柏(*Sabina vulgaris*)、落叶灌木油蒿(*Artemisia ordosica*)以及一种进行造林的外来树种旱柳(*Salix matsudana*)的水分利用来源进行了研究,发现沙地

柏和旱柳利用相似深度的土壤水,也利用地下水,而油蒿只利用浅层土壤水;水分利用效率数据表明,旱柳可以较容易地利用地下水,而本地物种更倾向于保存水分。因此,如果将旱柳作为本地的造林树种,可能会造成地下水亏缺。

另外,Donovan 等(1994)对犹他州的干旱灌丛的研究发现,幼年植物更多的依赖夏季水分。Flanagan 等(1992)对荒漠 Pinyon-Juniper 群落的研究表明,侧根多的种类较多地吸收夏季降水,深根系种类几乎完全依赖地下水,这是植物根据其各自生理特征发展的适应环境的方式。

1.2 半干旱地区与季节性干旱区

在世界上的一些地区,根据降水量,一年可以分为明显的干(旱)季与雨(湿)季,由于降水在时间上分布不均,干(旱)季降水稀少,因此植物在干(旱)季必然会采取特殊的水分利用策略,以应对水分胁迫。

大量的研究发现,水分再分配现象(Hydraulic redistribution, HR)在热带草原气候区、季风气候区、地中海气候区以及温带大陆性气候区(Burgess 等, 1998; Hultine 等, 2003; Zou 等, 2005)都存在。如 Midwood 等(1998)对田纳西地区的萨瓦纳草原的植物进行了研究,通过对植物水分的氢氧同位素分析发现,此地区的乔木与灌木获取的大多数水分来自 1.5 m 以下的土壤,植物的根通过水力提升作用将土壤深处的水提升到浅层土壤并加以利用。植物水分再分配现象的存在具有重要的生态学意义,它能够促进蒸腾作用,同时也能对下层植物的生长与养分吸收利用起到促进作用(Caldwell & Richards, 1989; Zou 等, 2005)。如 Hirota 等(2004)通过对比试验得出,在干旱末期树木对玉米的水分利用具有促进作用。

众多的学者对半干旱与季节性干旱区植物的水分利用状况进行了研究,如 Willams & Ehleringer (2000)在美国西南部犹他州到亚利桑那州的 Pinyon-Juniper 生态系统的三种优势树种的水分利用状况进行了研究,发现它们利用的是降水与土壤水的混合水,而非地下水。Li 等(2007)对蒙古东部寒冷半干旱地区的几个树种进行的研究发现,优势树种西伯利亚落叶松在生长季内仅利用降水与土壤浅层的水分。Querejeta 等(2007)对墨西哥北部的尤卡坦半岛生长在浅薄的喀斯特地区的植物进行了研究,此地区处于季节性干热气候区,每年有 4~6 个月处于干旱期,且土壤极其浅薄,生长在浅薄的喀斯特

土壤的本地植物很少使用或不使用地下水,而主要依赖土壤—基岩质地中的上层 2~3 m 的土壤水。

1.3 河岸生态系统

河岸植物有三种可利用的水源:土壤水、河水和地下水。在澳大利亚,*Eucalyptus* spp. 在不同季节按照不同的比例利用地下水、源于雨水的浅层土壤水以及河(溪)水(Thorburn & Walker, 1994; Jolly 等, 1996)。Snyder 等(2000)在对亚利桑那州的河岸植物进行研究时也发现,根据夏季降雨的可利用性,河岸树木利用地下水和河水的比例随季节而变化。

但河岸生态系统的植物并非全都利用河水,很多研究证明,许多河岸植物很少利用或几乎不利用河水。Dawson 等(1991)在美国犹他州中部的河岸植物研究发现,只有小树利用河水,河岸边成熟大树几乎不利用河水,而是依赖于地下水。同样,Busch 等(1992)对亚利桑那州西部的河岸植物研究发现,*Populus fremontii* 与 *Salix gooddingii* 这两种优势树种在整个生长季都在利用地下水而不是河流水。Smith 等(1991)的研究证明,植物存在水源利用的变化,在生长季的早期利用表层水,土壤变干旱后便转而利用地下水。有研究发现,澳大利亚的冲积平原上河水泛滥区的树木木质部同位素组成与附近未被泛滥区的树木相似,其主要水源并非河水。随着表层土壤干燥程度的上升,树木利用地下水的比例从 40% 上升到 63%(Thorburn & Walker, 1993)。

1.4 海岸生态系统

海岸植物是一个比较特殊的群落,尽管它们毗邻大量的水,但由于海水中含盐量很高,植物必须具有特殊的生理特性才能利用。Sternberg 等(1987)对佛罗里达南部的海岸植物进行了研究,发现热带和亚热带硬木种类(如 *Coccoloba*)主要利用淡水(降水径流),耐盐种类(如 *Slicornia*)几乎全部利用海水,而红树林对这两种水源都能利用。Sternberg 等(1991)对这 3 个群落的植物做了进一步的研究,结果表明,这些群落的植物大多是典型的只利用淡水或只利用海水,只有少数几个物种同时利用淡水与海水。

世界上很多海岸区常常被雾所覆盖,因此雾水也成为海岸植物可能利用的水源之一。Ingraham & Matthews(1995)对加利福尼亚半岛针叶林进行的研究表明,在海岸地点植物全年都在利用雾水,在稍远处植物仅在夏季利用雾水,而在其它地方植物仅仅利用地下水。另外,Dawson(1998)对加利福尼亚北海岸红杉(*Sequoia sempervirens*)林的研究结

果表明,整个夏季,森林林冠树种 19% 的水分获取来自雾水,而下层树种或浅根植物则高达 66%。Dawson 的研究还发现在降雨较少的年份,植物对雾水的依赖性更强。

此外,很多学者对其它一些生态系统,如热带森林(Meinzer 等, 1999)、温带森林生态系统(White 等, 1985)、温带稀树草原(Le Roux 等, 1995)、石灰山生态系统(李鹏菊等, 2008)、高原植物(McCole & Stern, 2007)等不同典型生态系统中植物的水分利用也进行了较多的研究。

2 水分利用策略的研究方法

目前国内外主要利用稳定性同位素²H、¹⁸O、¹³C 技术确定不同植物在不同生境条件下的水分利用方式和策略(Ehleringer 等, 1991; Dawson, 1998; Rietti-Shati 等, 2000; Drake 等, 2003)。由于同位素分馏过程的存在,自然界中的不同水源具有不同的同位素组成,而在植物体内,除了一些排盐植物外(Lin & Sternberg, 1993),在植物根系对土壤水分的吸收过程中,稳定氢氧同位素一般不发生分馏;水分在被植物根系吸收后沿木质部向上运输是通过液流方式进行的,不存在汽化现象,一般在植物体内不存在稳定氢氧同位素分馏现象(White 等, 1985)。因此,植物木质部水分的同位素组成能反映出植物利用的不同水源的稳定同位素信息。如果不同来源的同位素组成差异显著,即可以通过对比植物木质部水分与各种水源的同位素组成确定植物究竟利用哪些来源的水分(段德玉等, 2007)。

其次,通过测定树干液流(sapflow)来研究植物的水分利用情况,目前利用热技术研究树干液流是最常用的方法。具体可分为以下几种方法:热脉冲技术(heat pulse velocity recorder, HPVR)(Edwards & Becker, 1996),只用于测定树干直径大于 30 mm 的木本;热扩散法(thermal dissipation method, TDM),该方法由 Graier(1985)发明,是利用热扩散边材液流探针测定树干液流速率的方法;组织热平衡法(tissue heat balance method, TH-BM),包括茎部热量平衡法(SHB)(Wiltshire 等, 1995)和树干热平衡法(THB)(Kucera 等, 1977)。

再者,利用植物的各项生理参数,如光合速率、气孔导度、黎明前和中午叶片水势、土壤水势、土壤含水量与稳定同位素技术(D、¹⁸O、¹³C 等)相结合,

可以分析植物如何利用不同来源的水分及其区分利用策略(Ehleringer 等, 1991)。

通过比较植物茎木质部水分与植物可能利用的不同来源水分氢氧同位素值, 利用二项或三项分隔线性混合模型(two-or three-compartment linear mixing model), 可以估算出不同来源水分对植物的相对贡献(White 等, 1985; Gregg, 1998)。

根据 Brunel 等(1995)建立的同位素质量平衡模型, 当植物有两种水分来源时:

$$\delta D = x_1 \delta D_1 + x_2 \delta D_2 \quad (1)$$

$$\delta^{18} O = x_1 \delta^{18} O_1 + \delta^{18} O_2 \quad (2)$$

$$x_1 + x_2 = 1 \quad (3)$$

当存在 3 个水分来源时, 计算公式为:

$$\delta D = x_1 \delta D_1 + x_2 \delta D_2 + x_3 \delta D_3 \quad (4)$$

$$\delta^{18} O = x_1 \delta^{18} O_1 + x_2 \delta^{18} O_2 + x_3 \delta^{18} O_3 \quad (5)$$

$$x_1 + x_2 + x_3 = 1 \quad (6)$$

其中, δD ($\delta^{18} O$) 为植物茎木质部水分的稳定氢(氧)同位素组成, δD_1 ($\delta^{18} O_1$)、 δD_2 ($\delta^{18} O_2$)、 δD_3 ($\delta^{18} O_3$) 为水源 1、2、3 的稳定氢(氧)同位素组成, x_1 、 x_2 、 x_3 为水源 1、2、3 对植物所利用的水分总量的贡献率。

二元或三元线性混合模型存在一些明显的缺陷, 当水源达到 3 个以上时, 线性混合模型便不能使用。许多学者对此模型的发展应用做出了很大的贡献, 有学者(Phillips, 2001; Phillips & Gregg, 2001) 在应用这个模型时进行了一些显著的改进, 如利用稳定同位素数据 de-convoluting 多源的利用取得了进步, 使其能够对多源的同位素数据进行分析, 更重要的是对混合模型在应用中可能产生的统计误差分析做了一些补充; Schwinning 等(2002) 根据同位素示踪物标记法提出动态混合模型, 可以较为精确的估计出具有不同生活史策略植物对水分的相对利用, 从而可以更好的推断出植物群落水分分配的格局。

3 影响植物水分利用策略的相关因素

3.1 植物功能型与水分利用

植物随环境的变化而产生形态、生理以及其它特性上的一系列相应变化, 形成相应的适应对策, 表现出一定的功能策略。把这些在生态系统中扮演着相似角色, 并且对环境条件表现出相似响应的一组具有相似特征(形态和生理特征)的植物称为植物功能型(plant functional types)。不同功能型类群的植物水分利用方式往往不同。Walter(1979)提出的

两层模型(two-layer model)指出草本植物与木本植物从土壤的不同层获取水分, 浅根植物利用表层土壤水, 而深根木本植物可以利用更深的土壤水分。许皓等(2005)对新疆古尔班通古特沙漠南缘原始盐生旱生荒漠的 3 种建群灌木多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和琵琶柴(*Reaumuria soongorica*)的水分利用策略进行了研究, 这 3 种植物属于两个功能型类群, 多枝怪柳属于深根型, 生存和生理活动的维持主要依赖于地下水; 而梭梭和琵琶柴为非深根型植物, 主要水源是降水形成的浅层土壤水, 其用水策略是根据水分条件有效调节根系和冠层生长, 从而维持正常的光合作用, 即荒漠灌木在长期适应的过程中, 已形成不同的根系功能型和用水策略, 研究的结果支持了两层模型。

草本植物、禾本科植物及仙人掌类植物往往利用来源于近期降水补充的浅层土壤水, 而灌木一般利用多种水源, 乔木与深根灌木利用地下水。许多学者在不同地区进行了研究, 如巴塔哥尼亚草原(Sala 等, 1989), 非洲萨瓦纳地区(Knoop 等, 1985), 加利福尼亚橡树林(Gordon 等, 1989), 北美矮禾草原(Dodd & Lauenroth, 1997)的研究都支持这个概念性模型。不同功能型的植物具有不同的水分利用策略, 可能是因为时间因素, 如草本植物有更多的机会利用土壤上层的短期可利用水分, 而灌木更依赖长期的稳定的深层土壤水(Soriano & Sala, 1983)。Dodd 等(1998)的研究发现, 草本植物主要利用来自春夏季降水补充的土壤最上层水分, 灌木主要利用来源于春夏季降水的表面下层水分, 乔木则利用地下水, 同样验证上述模型的广泛适用性, 只是灌木在水分利用上采取了一种相对灵活的策略。

3.2 植物生长阶段与水分利用

植物在不同生长阶段具有发育程度不同的根系, 具有不同的生理特征, 因此植物的水分利用策略也往往不同。半附生植物 *Didymopanax pittieri* 具有特殊的生态习性, 它的生活史可以分为 3 个不同的阶段: 完全附生阶段、半附生阶段与乔木阶段, 该植物在其不同生长阶段采取了不同的水分获取策略, 即: 完全附生阶段从雾水和附生苔藓层中获取水分, 乔木阶段从土壤中获取水分, 而半附生阶段则采取以上两种方式同时进行(Field & Dawson, 1998)。同一树种在不同大小对水分的获取策略也不同(Dawson, 1996)。在生长季节, 小树在蒸腾

方面变化较大,而且小树对环境的变化,如土壤水分缺失与蒸发需求增加,表现出更大的敏感性。小树多利用浅层土壤水和同期雨水,而大树趋于利用深层土壤水。但 Meinzer 等(1999)却得出相反的结果:在热带季节干旱森林中,林下小树为了适应干旱、减少死亡率,采取深根获取深层土壤水的策略(当浅层土壤水不可用时);而大树则显示出更为机会主义的对策,它的浅根充分利用干季的每一次降雨和其它水源。

此外,国内的研究中,孙双峰等(2006)对三峡库区木鱼岛上马尾松(*Pinus massoniana*)、槲栎(*Quercus aliena*)和栓皮栎(*Q. variabilis*)组成的阔混交林成林和幼林的光合速率、气孔导度、清晨和中午水势以及叶片稳定碳同位素进行了测定,发现幼树具有比成年树更高的气孔导度,而成年树则具有更高的水分利用效率,因此,幼树属于挥霍型水分利用策略,成年树属于保守型水分利用策略。

3.3 季节变化与水分利用

植物在不同的季节由于遭受不同程度的水分胁迫,因此会采取不同的水分利用方式。McCole & Stern(2007)对爱德华高原的 *Juniperus ashei* 在不同季节的水分利用方式进行了研究,结果表明,在干热的夏季植物主要利用地下水,而在湿凉的冬季植物主要利用 10 cm 以下的土壤水。Ewe & Sternberg(2002)对佛罗里达州的本地物种在不同季节的水分利用状况进行了研究,发现几乎所有的本地物种对水分的利用具有明显的季节变化,在干季植物主要利用地下水;在湿季则主要利用土壤水。Li 等(2006)在对蒙古北部的一片落叶松森林进行研究时发现,在生长季节内,在降水量较大的季节,落叶松林利用 30 cm 以上的表层土壤水,而在降水量有限的季节,落叶松林则会从深层土壤中吸收水分。

此外的一些研究(Smith, 1991; Dawson, 1998; Lin 等, 1996)同样证明了许多植物在不同的季节具有不同的水分来源与水分利用策略。Dawson & Pate(1996)在对西澳大利亚南部的地中海型生态系统的二态性根系植物进行的研究中发现,此地区的植物在湿润的冬季利用来源于近期降雨的浅层土壤水,而在干旱的夏季利用来源于近期降雨的土壤水减少,而地下水增加。世界上大多数的生态系统都大致可分为一个相对干旱的季节与一个相对湿润的季节。在干旱季节,受水分胁迫比较严重(Wright 等, 1992),为了获得生存,很多植物会倾向于利用更

加稳定的水源,如深层土壤水或地下水(Dawson & Ehleringer, 1991)。

3.4 物种与水分利用

同一物种在不同的生境中可能有不同的水分利用策略。在犹他北部,成熟的 *Acer negundo* 树木仅利用地下水,而不利用河水与浅层土壤水(Dawson & Ehleringer, 1991),相反,它在亚利桑那地区却利用源于降水的土壤水与河(溪)水(Kolb 等, 1997)。再如, Ewe & Sternberg(2002)在佛罗里达州的研究揭示了入侵植物 *Schinus* 在被干扰的和未被干扰的群落中的水分利用方式。通过木质部水分稳定性同位素分析得知,在两种不同生境中的本土植物在利用水分方面有明显的季节变化,而 *Schinus* 在未被干扰的群落中水分利用没有季节变化。

同样,同一生境中的不同物种水分利用方式往往也不相同。Williams & Ehleringer(2000)通过稳定性同位素技术研究发现在北美亚利桑那州的 *Pinus edulis* 和 *Quercus gambelii* 利用夏季雨水的不同之处,前者主要利用浅层土壤水,而后者主要利用深层土壤水。同样, Bonal 等(2000)对南美法属圭亚那地区森林的两种乔木的水分利用方式进行研究后发现, *Eperua falcata* 可以利用深达 3 m 处的土壤水,而另一树种 *Dicorynia guianensis* 则主要利用表面土壤层的水分。Duan 等(2008)对青藏高原地区的 3 个生态系统(森林、灌木、沙漠)中的 4 个优势种(*Quercus aquifolioides*, *Pinus tabulaeformis*, *Salix rehderiana* 与 *Nitraria tangutorum*)进行研究,发现它们都能利用雨水与土壤水,但同一个生态系统中的阔叶树种与针叶树种利用的主要水源不同,如阔叶树 *Quercus aquifolioides* 主要利用深层土壤的水分,而针叶树 *Pinus tabulaeformis* 主要依赖雨水。另外, Stratton 等(2000)对夏威夷低地干燥林的 8 个树种进行研究,发现不同树种利用土壤水的深度不同,常绿树种 *Metrosideros polymorpha* 与落叶树种 *Reynoldsia sandwicensis* 主要利用深层土壤水,而另外六个树种主要从较浅的土壤层中获取水分。

4 结语

目前国内利用稳定氢氧同位素技术对植物的水分利用策略进行的研究较少。使用稳定同位素对植物水源的研究,应该结合植物的生理特性,这样更能反映植物水分利用的真实情况。同时,为减小实验

误差,应进行长期的观测研究,以便有充足的数据来说明植物的水分利用策略。目前同位素分析技术已经非常成熟,因此在采样环节如何减小误差是值得注意的一个问题。利用稳定性同位素技术与二元或三元混合模型可以方便的定量计算不同来源水分对植物的贡献,但当水分来源超过 3 个时,用这种方法往往难以定量计算出植物的水分来源,因此混合模型具有一定的局限性,Phillips(2001)对混合模型的应用进行了一些改进,能够利用多源的同位素数据计算植物的水分来源。稳定同位素技术可以与其它一些技术结合使用,如若利用热技术测定树干液流与利用稳定同位素技术测定水分来源同时进行,就可以完整清楚地了解树木根部水分吸收、树干传导、叶部散逸等树木生理自身调节机制及与外界环境因子的关系,解释复杂多变的树木生理过程(孙艺珍等,2004)。

参考文献:

- Bailey RG. 1996. Ecosystem geography [M]. Springer; Berlin Heidelberg New York
- Bonal D, Atger CA, Barigah TS, et al. 2000. Water acquisition patterns of two wet tropical canopy tree species of French Guiana as inferred from $H_2^{18}O$ extraction profiles[J]. *Ann Fore Sci*, **57**:717—724
- Brunel JP, Walker GR, Kennett-Smith AK. 1995. Field validation of isotopic procedures for determining source water used by plants in a semi-arid environment[J]. *J Hydrol*, **167**:351—368
- Burgess SSO, Adams MA, Turner NC, et al. 1998. Redistribution of soil water by tree root systems[J]. *Oecologia*, **115**:306—311
- Busch DE, Ingraham NL, Smith SD. 1992. Water uptake in woody riparian phreatophytes of the southwestern United States; a stable isotope study[J]. *Ecol Appl*, **2**:450—459
- Caldwell MM, Richards JH. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots[J]. *Oecologia*, **79**:1—5
- Dawson TE, Ehleringer JR. 1991. Streamside trees that do not use stream water[J]. *Nature*, **350**:335—337
- Dawson TE. 1996. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses—the roles of tree size and hydraulic lift[J]. *Tree Physiol*, **16**:263—272
- Dawson TE, Pate JS. 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of phreatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation[J]. *Oecologia*, **107**:13—20
- Dawson TE. 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants[J]. *Oecologia*, **117**:476—485
- Dodd MB, Lauenroth WK. 1997. The influence of soil texture on the soil water dynamics and vegetation structure of a shortgrass steppe ecosystem[J]. *Plant Ecology*, **133**:13—28
- Dodd MB, Lauenroth WK, Welker JM. 1998. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community[J]. *Oecologia*, **117**:504—512
- Donovan LA, Ehleringer JR. 1994. Water stress and use of summer precipitation in a Great Basin shrub community[J]. *Functional Ecology*, **8**:289—297
- Drake PL, Franks PJ. 2003. Water resource partitioning, stem xylem hydraulic properties, and plant water use strategies in a seasonally dry riparian tropical rainforest[J]. *Oecologia*, **137**:321—329
- Duan DY(段德玉), Ou-Yang H(欧阳华). 2007. Application of stable hydrogen and oxygen isotope in analyzing plant water use sources(稳定氢氧同位素在定量区分植物水分利用来源中的应用)[J]. *Ecol Environ(生态环境)*, **16**(2):655—660
- Duan DY, Ou-Yang H, Song MH, et al. 2008. Water sources of dominant species in three alpine ecosystems on the Tibetan Plateau, China[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, **50**(3):257—264
- Edwards WRN, Becker P. 1996. A unified nomenclature for sap flow measurements[J]. *Tree Physiol*, **17**:65—67
- Ehleringer JR, Phillips SL, Schuster WSF, et al. 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants: implication for competition and climate change[J]. *Oecologia*, **88**:430—434
- Ewe SML, Sternberg LdSL. 2002. Seasonal water-use by the invasive exotic, *Schinus terebinthifolius*, in native and disturbed communities[J]. *Oecologia*, **133**:441—448
- Field TS, Dawson TE. 1998. Water sources used by *Didymopanax pittieri* at different life stages in a tropical cloud forest[J]. *Ecology*, **79**:1448—1452
- Flanagan LB, Ehleringer JR, Marshall JD. 1992. Differential uptake of summer precipitation and groundwater among co-occurring trees and shrubs in the southwestern United States[J]. *Plant Cell Environ*, **15**:831—836
- Gordon DR, Welker JM, Menke JW, et al. 1989. Competition for soil water between annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings[J]. *Oecologia*, **79**:533—541
- Granier A. 1985. A new method for measure sap flow[J]. *Ann Sci Fore*, **42**:193—200
- Gregg J. 1991. The differential occurrence of the mistletoe, *Phoradendron juniperinum*, on its host, *Juniperus osteosperma* in the Western United States[D]. Salt Lake City, USA: University of Utah, 78
- Hirota I, Sakuratani T, Sato T, et al. 2004. A split-root apparatus for examining the effects of hydraulic lift by trees on the water status of neighbouring crops[J]. *Agroforestry Systems*, **60**:181—187
- Hultine KR, Williams DG, Burgess SSO, et al. 2003. Contrasting patterns of hydraulic redistribution in three desert phreatophytes[J]. *Oecologia*, **135**:167—175
- Ingraham NL, Matthews RA. 1995. The importance of fog-drip water to vegetation: Point Reyes Peninsula, California [J]. *J Hydrology*, **164**:269—285
- Jolly ID, Walker GR. 1996. Is the field water use of *Eucalyptus largiflorens* F. Muell. affected by short-term flooding[J]. *Aust J Ecol*, **21**:173—183
- Knoop WT, Walker BH. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna[J]. *J Ecol*, **73**:235—253
- Kolb TE, Hart SC, Amundson R. 1997. Boxelder water source and

- physiology at perennial and ephemeral stream sites in Arizona [J]. *Tree Physiol*, **17**:151—160
- Kucera J, Cermak J, Penka M. 1977. Improved thermal method of continual recording the transpiration flow rate dynamics [J]. *Biologia Plantarum*, **19**:413—420
- Le Roux X, Bariac T, Mariotti A. 1995. Spatial partitioning of the water resource between grass and shrub components in a West African humid savanna [J]. *Oecologia*, **104**:147—155
- Li PJ(李鹏菊), Liu WJ(刘文杰), Wang PY(王平元), et al. 2008. Plant water use strategies in a limestone tropical seasonal moist rainforest in Xishuangbanna, SW China(西双版纳石灰山热带季节性湿润林内几种植物的水分利用策略) [J]. *Acta Bot Yunnan(云南植物研究)*, **30**(4):496—504
- Li SG, Tsujimura M, Sugimoto A, et al. 2006. Seasonal variation in oxygen isotope composition of waters for a montane larch forest in Mongolia [J]. *Trees*, **20**:122—130
- Li SG, Romero-Saltos H, Tsujimura M, et al. 2007. Plant water sources in the cold semiarid ecosystem of the upper Kherlen River catchment in Mongolia; A stable isotope approach [J]. *Journal of Hydrology*, **333**(1):109—117
- Lin GH, Sternberg L. 1993. Hydrogen isotopic fractionation by plant roots during water up take in coastal wetland plants [M]// Ehleringer J, Hall A, Farquhar G (eds). *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. Academic Press, Inc., 497—510
- Lin GH, Phillips SL, Ehleringer JR. 1996. Monsoonal precipitation responses of shrubs in a cold desert community on the Colorado Plateau [J]. *Oecologia*, **106**:8—17
- McCole AA, Stern LA. 2007. Seasonal water use patterns of *Juniperus ashei* on the Edwards Plateau, Texas, based on stable isotopes in water [J]. *J Hydrol*, **342**:238—248
- Meinzer FC, Andrade JL, Goldstein G, et al. 1999. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest [J]. *Oecologia*, **121**:293—301
- Midwood AJ, Boutton TW, Archer SR, et al. 1998. 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*, **205**:13—24
- Ohte N, Koba K, Yoshikawa K, et al. 2003. Water utilization of natural and planted trees in the semiarid desert of Inner Mongolia, China [J]. *Ecol Appl*, **13**(2):337—345
- Phillips DL. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes; a critique [J]. *Oecologia*, **127**:166—170
- Phillips DL, Gregg JW. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes [J]. *Oecologia*, **127**:171—179
- Querejeta JI, Estrada-Medina H, Allen MF, et al. 2007. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate [J]. *Oecologia*, **152**:26—36
- Riitti-Shati M, Yam R, Karlen W, et al. 2000. Stable isotope composition of tropical high-altitude fresh-waters on Mt. Kenya, Equatorial East Africa [J]. *Chemical Geology*, **166**:341—350.
- Sala OE, Golluscio RA, Lauenroth WK, et al. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe [J]. *Oecologia*, **81**:501—505
- Schwinning S, Davis K, Richardson L, et al. 2002. Deuterium enriched irrigation indicates different forms of rain use in shrub/grass species of Colorado Plateau [J]. *Oecologia*, **130**(3):345—355
- Smith SD, Wellington AB, Nachlinger JA, et al. 1991. Functional responses of riparian vegetation to streamflow diversions in the eastern Sierra Nevada [J]. *Ecological Applications*, **1**:89—97
- Snyder KA, Williams DG. 2000. Water sources used by riparian trees varies among stream types on the San Pedro River, Arizona [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, **105**:227—240
- Soriano A., Sala OE. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe [J]. *Vegetatio*, **56**:9—15
- Sternberg LdSL, Swart PK. 1987. Utilization of freshwater and ocean water by coastal plants of southern Florida [J]. *Ecology*, **68**:1 898—1 905
- Sternberg LdSL, Ish-Shalom-Gordon N, Ross M, et al. 1991. Water relations of coastal plant communities near the ocean/freshwater boundary [J]. *Oecologia*, **88**:305—310
- Stratton LC, Goldstein G, Meinzer FC. 2000. Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest [J]. *Oecologia*, **124**:309—317
- Sun SF(孙双峰), Huang JH(黄建辉), Lin GH(林光辉), et al. 2006. Contrasting water use strategy of co-occurring *Pinus-Quercus* trees in Three Gorges reservoir(三峡库区岸边共存松栎树种水分利用策略比较) [J]. *J Plant Ecol(植物生态学报)*, **30**(1):57—63
- Sun YZ(孙艺珍), Zhou XF(周晓峰), Kang SZ(康绍忠). 2004. Research advance in application of heat technique in studying stem sap flow(应用热技术研究树干液流进展) [J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **15**(6):1 074—1 078
- Thorburn PJ, Walker GR. 1993. The source of water transpired by *Eucalyptus camaldulensis*: soil, groundwater or streams [M]//Ehleringer JR (eds). *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Academic Press, CA, 511—528
- Thorburn PJ, Walker GR. 1994. Variations in stream water uptake by *Eucalyptus camaldulensis* with differing access to stream water [J]. *Oecologia*, **100**:293—301
- Walter H. 1979. *Vegetation of the Earth* [M]. 2nd ed. Springer: Berlin Heidelberg New York
- White JW, Cook ER, Lawrence JR. 1985. The D/H ratios of sap in trees; implications of water sources and tree ring D/H ratios [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **49**:237—246
- Williams DG, Ehleringer JR. 2000. Intra- and inter-specific variation for summer precipitation use in *Pinus-juniper* woodlands [J]. *Ecol Monographs*, **70**:517—537
- Wiltshire JJJ, Wright CJ, Colls JJ, et al. 1995. Effects of heat balance stem flow gauges and associated silicone compound on ash trees [J]. *Agric Fore Meteorol*, **73**:135—142
- Wright SJ, Machado JL, Mulkey SS, et al. 1992. Drought acclimation among tropical forest shrubs (*Psychotria Rubiaceae*) [J]. *Oecologia*, **89**:457—463
- Xu H(许皓), Li Y(李彦). 2005. Water use strategies and corresponding leaf physiological performance of three desert shrubs(3种荒漠灌木的用水策略及相关的叶片生理表现) [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin(西北植物学报)*, **25**(7):1 309—1 316
- Zou CB, Barnes PW, Archer S, et al. 2005. Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree shrub clusters [J]. *Oecologia*, **145**:32—40