

DOI: 10.3724/SP.J.1011.2011.01080

# 根土系统中的根系水力提升研究综述\*

邵立威 孙宏勇 陈素英 张喜英\*\*

(中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心 石家庄 050022)

**摘要** 根土系统可看作是土壤-植物-大气连续体(SPAC)系统的子系统,根土间存在着内在优化协调的动态机制以更大限度地为 SPAC 过程提供水分和养分。植物根系的水力提升现象是根土系统对水分分异的根土环境中土壤水资源优化利用的过程,是植物根系所具有的一种普遍现象。植物根系的水力提升作用利于植物对土壤水分利用最大化,同时也促进了对土壤养分的吸收利用及对土壤环境的改善。可以从系统优化的观点对这一现象的存在进行理论解释,其发生受一定的条件制约,是必然中的偶然。根系水力提升量不容忽视,在一些环境的植物中,水力提升提供了很大比例的蒸腾水分,不仅对植物蒸腾耗水有利,更存在广泛的生理生态意义。研究根系提水的应用对于干旱区农业发展和生态修复有着潜在的价值,具有广泛的研究前景。

**关键词** SPAC 根土系统 水力提升 植物根系 土壤水

中图分类号: Q945.17 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2011)05-1080-06

## An overview of root hydraulic lift in root-soil systems

SHAO Li-Wei, SUN Hong-Yong, CHEN Su-Ying, ZHANG Xi-Ying

(Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China)

**Abstract** Root-soil system may be considered as a subsystem of the soil-plant-atmosphere continuum (SPAC). Synchronously, dynamic mechanisms in root-soil systems improve water and nutrient supply in the brother SPAC system. Plant root hydraulic lift is a process of root-soil systems that optimizes the homogeneous distribution and use of soil water. This phenomenon is a normal in plant root systems. Plant hydraulic lift processes make it easy to the most use of soil water and to facilitate soil nutrient utilization. Systemic optimization explains the mechanism of root hydraulic lift, which occurrence is restricted by environmental conditions and other inevitable factors. Root hydraulic lift water volume is a non-negligible element of plant growth, which provides a larger portion of water needed for transpiration. Hydraulic lift is not only a transpiration factor, but also a physiological and ecological element of plants. Applied root hydraulic lift research has the potential to improve agricultural development and ecological restoration in draught regions.

**Key words** Soil-plant-atmosphere continuum (SPAC), Root-soil system, Hydraulic lift, Plant root, Soil water

(Received Mar. 25, 2011; accepted Jun. 29, 2011)

水分通过大气降水或灌溉等形式下渗成为土壤水,土壤水被作物根系吸收后通过蒸散进入大气,水分传输经过土壤层、作物层和大气层 3 个层次两两交界面(根土、植气、土气)的入渗、吸收、蒸发和蒸腾等一系列转化形成了 SPAC 系统。各种类型和不同分布的水只有转化为土壤水才能通过根系为植物所吸收和利用。土壤水的运动、分布和存储受土

壤本身物理、化学、生物性质和地表水、地下水等各种因素的影响而表现出时空动态特征。当植物遇到土壤水分的空间分异时,植物的根系可以将湿润部分的土壤水运输并释放到干燥部分的土壤,植物的这一过程称为根系“水力提升”或“水分再分配”<sup>[1-3]</sup>。这部分水既为植物本身所利用也为相邻植物所共享,通过这种植物根系的“灌溉”作用缓解了

\* 中国科学院知识创新工程方向性项目(KZCX2-EW-415, KSCX2-EW-J-5)资助

\*\* 通讯作者: 张喜英(1965~), 女, 博士, 研究员, 主要从事农田节水机理与技术研究。E-mail: xyzhang@sjziam.ac.cn

邵立威(1974~), 男, 博士, 助理研究员, 主要从事作物水分高效利用研究。E-mail: liwishao@sjziam.ac.cn

收稿日期: 2011-03-25 接受日期: 2011-06-29

干旱土壤植物的水分胁迫,提高了植物对土壤水的利用效率。根土间的这种内在机制是 SPAC 系统的组成部分,更是其中的一个极为重要的子系统,需要从根土系统的角度对其进行具体全面的认识。

在 SPAC 的 3 个界面和 3 个层次统一的系统中,根土和植气是 2 个核心部分。从水分传输与转换角度来看,根土系统是 SPAC 系统水分和养分供给的源,是极为重要的一个界面。根土系统有其自身特有的水分存储、调控及分配机制,作为提高作物水分利用效率的重要调控界面,目前还未受到足够的重视和广泛应用。

## 1 根与土之间相互作用和竞争的系统动态机制

根土系统是一个以水为媒介,受基因调控的根系-植物生理代谢过程与多种环境因素相互作用的动态复杂系统。目前这方面研究多数是基于某种特定环境条件,体现了对该系统研究的学科倾向性与综合性趋势。植物根系的主要功能是吸收养分和水分供植物体本身利用,根系的生理、形态及生态特征除了受植物遗传背景决定外,还受土壤环境、地上部分生长的生理生态变化的影响而表现出很大的可塑性<sup>[4]</sup>。这种可塑性决定了植物对外来胁迫影响的抗干扰和适应能力,有助于根系对养分和水分的有效吸收<sup>[5]</sup>。在限制根系生长的逆境条件下,作物根系并非被动地忍受逆境胁迫,而是主动地调节生理代谢过程,增强对养分和水分的吸收能力,减少逆境的伤害<sup>[6]</sup>。以往研究更关注土壤环境对根系的影响,如植物适应干旱环境条件的重要策略之一就是具有发达的深层根系<sup>[7]</sup>,许多作物对水分胁迫的抵抗性与其深层根长密度呈正相关<sup>[8-10]</sup>。然而植物根系对与其接触的土壤产生很深的影响<sup>[11-21]</sup>,这些影响包括物理挤压力、局部干燥与湿润、pH 与氧化还原潜力、矿化度、养分耗损以及种类广泛的有机混合体等,根土之间表现出相互作用的动态过程。

地下根土环境中水分和养分资源分布的时空变异,根系系统内部和根系系统之间普遍存在对资源利用的竞争。植物地下根系间的竞争要比地上冠层间竞争复杂的多,这一竞争过程既包括植物局部或个体生理代谢对水分和养分等资源高效吸收的机制,也包括植物个体和群体之间的整体平衡机制<sup>[22]</sup>。而且关系到这种竞争能力的指标有根长密度、根表面积、根系生长弹性以及养分吸收酶类的性质等。其中不同部分间的信息传递在各部分相互作用中有着重要意义,传递到地上部分的根信号脱落酸、细胞分裂素、硝酸盐等,调控植物的整个生长过程,包括

叶片扩张、气孔开关和光合酶生物合成等,这种信号传递是根系对土壤水分、养分、机械特性等变化的反应<sup>[23]</sup>。在适应环境变化的相互作用中,植物作为一个整体系统对地上和地下环境时空变化的影响作出调整,这一系统适应过程是多因素、不同尺度水平相互作用形成的,各尺度水平表现出很高的非线性性<sup>[24]</sup>。

## 2 植物根系水力提升是根系对根土水分空间分异的优化现象

根系是植物从环境中获取水分和养分的主要器官,根系对土壤水的吸收是作物与土壤环境在不同时空尺度下相互作用的结果,在单条根尺度根系的吸水主要是由根系分布的土壤水势和根系的生理代谢过程调控;在根的整体系统尺度,这一过程主要受根土系统的水力过程和作物的蒸腾耗水过程控制<sup>[25]</sup>。然而,根系不仅仅单向地从土壤中吸收水分,大量研究结果表明在一定的根土环境条件下根系也可以向土壤释放水分。假如不考虑根土间导水性降低和根土间水势梯度的存在,SPAC 水动力模型结果显示了水力提升 1 d 的周期变化<sup>[26-28]</sup>。Breazeale<sup>[29]</sup>最早对这一现象予以关注和研究,他们在实验室通过根箱分割,使苗期小麦一部分根系处于充足供水状态,另一部分处于低于凋萎点状态,罩住地上部分从而抑制蒸腾耗水,结果发现低于凋萎点的土壤中湿度增加了。他们还用类似的方法对玉米进行了田间试验研究,将土壤中一部分玉米不定支柱根放进一个存有干土的容器中,容器干土中的根可以存活、生长并湿润了土壤<sup>[30]</sup>。通过许多试验结果,Breazeale 等<sup>[30-33]</sup>将根系称作调解土壤湿度的“平衡器”。这表明在低蒸腾条件下,由于植物根系不同部位所处的土壤存在条件差异,处于土壤湿润区的根系可以吸收水分并运输到土壤干燥区,受根土间水势梯度影响,根系将传输过来的一部分水分释放到干燥的土壤里,所以根系也被称为土壤水分的“重要搬运工”<sup>[34]</sup>。自从这一现象被发现,受到了植物生理学、农学和生态学等各领域的广泛重视。不论在温室实验室还是在野外田间,对这一现象的研究都取得重要进展,研究方法和手段也越来越定量化<sup>[2,35]</sup>。早期,对这一现象有根水倒流<sup>[32-33]</sup>和负向运输<sup>[36-37]</sup>等不同表述。因为这一水分过程是液态水被根系传输到经常干燥的上边浅层土,所以 1987 年 Richard 和 Caldwell<sup>[36]</sup>在总结前人研究的基础上正式将这一现象定义为水力提升(hydraulic lift)。现在研究证实这一根系调水过程可以将任何根系在湿润区吸收的水分传输到任何方向的干燥土层<sup>[37]</sup>,因此,也有人将

其表述为水分再分配(hydraulic redistribution)<sup>[38]</sup>。

### 3 植物根系水力提升存在的普遍性证实与机理释解

Jackson等<sup>[39]</sup>、Millikin等<sup>[40]</sup>和Espeleta等<sup>[41]</sup>总结发现被研究证实具有水力提升现象的植物有近60种,其中43种木本植物,16种草本植物,这些不同生活型的植物分属于不同科属,分布于不同气候区(其中包括热带)。随后的研究实例表明,野外或田间具有水力提升植物种类分布于地中海气候区、干旱区及寒温带区、热带季节性干旱区、亚热带以及热带雨林地区<sup>[39,42]</sup>,从湿润森林到北方森林<sup>[43-44]</sup>。具有水力提升的植物远远超过人们的预期<sup>[42]</sup>,近些年来对具有水力提升的植物种类和分布区域方面的研究又有了更多的发现和进展<sup>[41-42,45-47]</sup>,越来越多的证据表明水力提升是植物所具有的一种普遍的土壤水吸收利用模式,此现象的发生有其内在机理,并受一定条件的约束。

对根土系统水力提升现象的解释,得到普遍认同的是基于水势梯度的水分运移过程在根土作用的空间范围内受不同部位土壤间和根土间水势梯度的驱动。这种水势梯度受根本身特性的径向阻力影响是有限的<sup>[2]</sup>,例如,植物体内以及根系与土壤之间的大量水分传输明显受水孔通道蛋白介导,这是一个膜蛋白通道,其可以使水分子延水势梯度被动运移变得更为便利<sup>[39]</sup>。水孔蛋白受多基因控制,随着植物生长发育和干旱胁迫的进行而具有时空调节机制<sup>[48]</sup>。人们也试图从根系本身的生理特性对这一现象作进一步的解释,目前还未得到满意实证的支持。以上论证可知,目前的研究对水力提升这一现象存在的普遍性和内在机理存在分歧,就是对于同一植物的研究也存在截然不同的结论。那么水力提升现象产生的根源在哪里?为什么并不是只要不同部位土壤间和根土间存在水势差条件都会发生水力提升?一般通过最优理论来解释这一现象,即:植物能够通过水力提升将自己付出成本获得的水分无偿地传输给周围干旱土层,供蒸发和其他植物蒸腾消耗,这种水力提升过程也必将为植物本身带来利益。目前得到的普遍认为是:通过在夜间为干旱土层输送并储存水分供第2 d白天植物体本身的蒸腾需要,促进了SPAC系统的水分传输过程;干旱土层水分的获取提高较高根长密度的上层根系对上层丰富土壤养分的吸收效率,同时也便于根系延伸及其生物化学过程,促进了SPAC的养分传输。因此,从整个SPAC的系统过程来看,可以从系统的观点来看待根土系统的这一特殊现象,以获得更好的理论认

识。根土系统作为SPAC系统的一个子系统,其主要功能是最大地实现根系的活性和活力以提高自身的生存能力,更好地保证根系对SPAC过程水分和养分的供应。根土之间形成了适应植物不同生长阶段与不同土壤时空变异环境下内在的协调和调控机制,是土壤与根系间水分过程、养分过程和能量过程与根系本身的生理生态过程相偶联的机制。与气孔不会只允许CO<sub>2</sub>的进入而阻止水气的蒸腾现象相类似,根表膜层也存在着类似的水分输入输出机制。水力提升是植物根系面临水分胁迫根土系统实现其功能的表现之一,是在土壤持水导水特征、根系分布格局、植物体内水流导度、冠层气孔蒸腾以及植物生理生化过程等因素相互作用中,气孔、根系活性和水势梯度环节的协同过程。

根据最优理论,根土水力提升是一种自利行为,其首先满足根系系统本身生存需水;其次,有了健康的根系,通过根的延伸和根系直接吸水与输送过程,满足植物体生理生态耗水的需求;再次,当根系直接供水远远满足不了整个植物体生理生态耗水的需要时,根土之间通过水力提升机制的夜间储水,来更大满足植物体生理生态需水。土层中大部分根系分布于土壤表层<sup>[44]</sup>,根系在湿润土层吸收的水分对根长密度较高土层的湿润,使根系对根土环境土壤水利用最大化。因此,从系统优化的观点来看,水力提升是根土系统供水机制的表现之一。根系水力提升发生并不简单地归类为某些品种所具有的特性,这种现象的发生不但与品种特性有关,更关系到植物的生理生态过程和周期,及其与土壤水分和养分时空分异过程的偶联,是植物、根系和土壤之间的时空耦合过程,是必然中的偶然现象,发生有其一定的时空背景条件。

### 4 根系水力提升便利植物水分利用及其潜在价值

通过各种试验方法和技术手段(分根法、分层法、同位素示踪、中子仪、张力计和TDR等)进行的试验研究提供了植物根系水力提升存在的证据<sup>[2,49]</sup>。然而,对这一现象研究的目的不仅仅证实其存在的事实,而是根系提升水量的生理生态学意义以及在农业生产等方面的应用前景。根系水力提升直接关系到蒸腾耗水,对水力提升量的计算主要有2种方法<sup>[2]</sup>:一是直接根据土壤含水量(或者将水势转化成含水量)的变化和根土系统的深度、广度进行外推而得出;二是根据水力提升便利的植物蒸腾耗水,间接得出水力提升的水量。水力提升揭示了根土系统中根土间一种水分吸收利用最大化路径,丰富和细化了SPAC水

分传输过程内容和机制, 根据植物水分传输与消耗过程模拟可以计算出水力提升的水量<sup>[25,50]</sup>。

Wan等<sup>[51]</sup>发现半灌木 *Gutierrezia sarothrae* 每天水力提升水量占全天蒸散量的14%, Richard和Caldwell<sup>[36]</sup>发现灌木 *Artemisia tridentata* 水力提升水量却占到蒸散量的1/3。Emerman<sup>[52]</sup>发现成熟糖槭 (*Acer saccharum*) 夜间平均提升的水量是102±54 L, 相当于其日总吸收水量的25%。Brooks等<sup>[43]</sup>在北美用氢同位素法测得一种冷杉 [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] 和一种重松 (*Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws) 2 m 深土壤范围内根系提升的水量占其日总利用水量的比例分别是35%和28%(8月份数据)。不同的植物种类和不同的时间和地区, 水力提升水量的差异很大, 有结果表明水力提升水量可占到蒸散量的50%<sup>[53]</sup>和100%<sup>[37,54]</sup>。Jackson等<sup>[39]</sup>模拟糖枫林的年耗水量时加进了水力提升过程, 结果比不包含水力提升的林地耗水量高19%~40%, 由于水力提升的水源于地下含水层, 造成地下水位下降约为16%~33%, 在蒸腾旺盛林地的需水高峰期(7月), 当月流入河流的水量要减少3%~6%。

以上对水力提升水量的结果差异很大, 但大部分结果还是趋于蒸散耗水20%~30%左右, 其意义不仅仅是提高了根土系统水分供给效率, 促进了SPAC水分传输过程, 还有着更为深远的生理生态学意义及应用实践前景。根系水力提升促进根际活性和土壤养分的吸收、干旱区群落建成和根系的可塑性发育等<sup>[2,55-57]</sup>。也就是说根系提升的水分是满足了提水植物或与其相邻浅层植物蒸腾耗水, 对植物个体、群体以及生态过程产生积极作用。在缓解植物干旱胁迫的同时, 具有改善根土微生物环境, 促进根系生长及对养分的吸收, 利于植物的生长发育和生物量、产量的形成等方面的综合效应。因此, 水力提升的“地下灌溉过程”, 对干旱缺水地区节水农业发展和土地植物修复等方面具有重要意义<sup>[58]</sup>。

目前, 对水力提升内在机理的深入研究还不是很多<sup>[59-62]</sup>, 水力提升的“地下灌溉过程”应用研究更少。Sekiya和Yano<sup>[63]</sup>证实深根豆科牧草提取深层水分作为邻作的作物所利用; Skinner<sup>[64]</sup>将多年生黑麦草 (*Lolium perenne*)、果园草 (*Dactylis glomerata*)、白三叶 (*Trifolium repens*) 等牧草, 通过豆科牧草/其他草, 两两对应种植在田间, 其中保证每个种植小区都有一半空间为多年生非禾本植物 (chicory; *Cichorium intybus*), 研究并讨论了湿润温和草地系统发生的水力提升作用。最近Sekiya等<sup>[65]</sup>通过室内分根试验和大田试验, 在水分短缺的环境下, 切除了地上部分的深根植物起到了“灌溉工具”的作用, 提高了相邻作

物的产量。在森林群落, 深根植物的水力提升有助于缓解干旱环境下的水分胁迫, 然而这种作用效果在不同的干旱尺度影响效果也不同。亚马孙森林干旱长时间持续时, 水力提升作用增加了水分蒸腾, 土壤水分会更快地进入凋萎点, 引起干旱落叶树增多、常绿树减少<sup>[66]</sup>。

植物根系水力提升是一种普遍存在的现象, 其发生过程是与植物特性、土壤水分条件、光照以及时间尺度等多因素相关的动态过程。对这一现象发生的内在机制、在不同时空尺度的水分过程及效果, 仍然是进一步研究的重点和难点。水力提升改善干旱胁迫下植物水分状况的生理生态学意义得到了广泛的认可和关注, 实现用“生物灌溉”替代或部分替代“工程灌溉”在农业生产及生态建设中的应用, 还有待深入研究。

## 参考文献

- [1] Caldwell M M. Plant root systems and competition[M]//Greuter W, Zimmer B, eds. Proceedings of the XIV international botanical congress. Koeltz: Konigstein/Taunus, 1988: 385-404
- [2] Caldwell M M, Dawson T E, Richards J H. Hydraulic lift: Consequences of water efflux from the roots of plants[J]. Oecologia, 1998, 113(2): 151-161
- [3] Burgess S S O, Adams M A, Turner N C, et al. The redistribution of soil water by tree rootsystems[J]. Oecologia, 1998, 115: 306-311
- [4] Osmont K S, Sibout R, Hardtke C S, et al. Hidden branches: Developments in root system architecture[J]. Annual Review of Plant Biology, 2007, 58: 93-113
- [5] Fitter A H. An architecture approach to the comparative ecology of plant root system[J]. New Phytologist, 1987, 106: 61-77
- [6] 宋海星, 李生秀. 玉米生长空间对根系吸收特性的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(8): 899-904
- [7] Huang B. Role of root morphological and physiological characteristics in draught resistance of plants[M]//Wilkinson R E. Plant-environment interactions. New York: Marcel Dekker, 2000: 39-64
- [8] Sharp R E, Davies W J. Root growth and water uptake by maize plants in drying soil[J]. Journal of Experimental Botany, 1985, 36: 1441-1456
- [9] Hirasawa T, Tanaka K, Miyamoto D, et al. Effects of pre-flowering soil moisture deficits on dry matter production and ecophysiological characteristics in soybean plants under drought conditions during grain filling[J]. Japanese Journal of Crop Science, 1994, 63(4): 721-730
- [10] Lilley J M, Fukai S. Effect of timing and severity of water

- deficit on four diverse rice cultivars I. Rooting pattern and soil water extraction[J]. *Field Crop Research*, 1994, 37: 205–213
- [11] Curl E A, Truelove B. The rhizosphere[M]. Berlin: Springer, 1986: 288
- [12] Bowen G D, Rovira A D. The rhizosphere. The hidden half of the hidden half[A]//Waisel Y, Eshel A, Kafkaf U, ed. *Plant roots. The hidden half*[M]. New York: Marcel Dekker, 1991: 641–669
- [13] Errede L A. Correlation of water uptake and root exudation[J]. *Ann Bot*, 1983, 52(3): 373–780
- [14] Fischer W R, Flessa H, Schaller G. pH values and redox potentials in microsites of the rhizosphere[J]. *Z Pflanzenernähr Bodenk*, 1989, 152(2): 191–195
- [15] Kodama H, Nelson S, Yang A F, et al. Mineralogy of rhizospheric and non-rhizospheric soils in corn fields[J]. *Clay Miner*, 1994, 42(6): 755–763
- [16] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants[M]. New York: Academic, 1995
- [17] Marschner H, Römhild V, Horst W J, et al. Root-induced changes in the rhizosphere: Importance for the mineral nutrition of plants[J]. *Z Pflanzenernähr Bodenk*, 1986, 149(4): 441–456
- [18] Schaller G, Fischer W R. pH-Änderungen in der rhizosphäre von mais-und erdnußwurzeln[J]. *Z Pflanzenernähr Bodenk*, 1985, 148(3): 306–320
- [19] Uren N C, Reisenauer H M. The role of root exudates in nutrient acquisition[J]. *Advance in Plant Nutrition*, 1988, 3: 79–114
- [20] Watt M, McCully M E, Canny M J. Formation and stabilization of rhizosheaths in *Zea mays* L. Effect of soil water content[J]. *Plant Physiol*, 1994, 106(1): 179–186
- [21] Young I M. Biophysical interactions at the root-soil interface: A review[J]. *The Journal of Agricultural Science*, 1998, 130(1): 1–7
- [22] Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28: 545–570
- [23] Aiken R M, Smucker A J M. Root system regulation of whole plant growth[J]. *Annual Review of Phytopathol*, 1996, 34: 325–346
- [24] Walter A, Silk W K, Schurr U. Environmental effects on spatial and temporal patterns of leaf and root growth[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2009, 60(1): 279–304
- [25] Garrigues E, Doussan C, Pierret A. Water uptake by plant roots: I -Formation and propagation of a water extraction front in mature root systems as evidenced by 2D light transmission imaging[J]. *Plant and Soil*, 2006, 283(1/2): 83–98
- [26] Landsberg J J, Fowkes N D. Water movement through plant roots[J]. *Ann Bot*, 1978, 42(3): 493–508
- [27] Kirkham M B. Physical model of water in a split-root system[J]. *Plant and Soil*, 1983, 75(2): 153–168
- [28] Campbell G S. Soil physics with basic: Transport models for soil-plant systems[M]. New York: Elsevier, 1985
- [29] Breazeale J F. Maintenance of moisture-equilibrium and nutrition of plants at and below the wilting percentage[J]. *Ariz Agric Exp Stn Tech Bull*, 1930, 29: 137–177
- [30] Breazeale J F, Crider F J. Plant association and survival, and the build-up of moisture in semi-arid soils[J]. *Ariz Agric Exp Stn Tech Bull*, 1934, 53: 95–123
- [31] Breazeale E L, McGeorge W T. Exudation pressure in roots of tomato plants under humid conditions[J]. *Soil Science*, 1953, 75(4): 293–298
- [32] Breazeale E L, McGeorge W T, Breazeale J F. Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity[J]. *Plant Physiology*, 1950, 25(3): 413–419
- [33] Breazeale E L, McGeorge W T, Breazeale J F. Water absorption and transpiration by leaves[J]. *Soil Sci*, 1951, 72(3): 239–244
- [34] Clothier B E, Green S R. Roots: The big movers of water and chemical in soil[J]. *Soil Science*, 1997, 162(8): 534–543
- [35] Smith M, Burgess S S O, Suprayogo D, et al. Uptake, partitioning, and redistribution of water by roots in mixed-species agroecosystems[M]//van Noordwijk M, Cadisch G, Ong C K, eds. *Below-ground interactions in tropical agroecosystems-concepts and models with multiple plant components*. Oxfordshire: CABI, 2004: 157–170
- [36] Richard J H, Caldwell M M. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots[J]. *Oecologia*, 73: 486–489
- [37] Molz F J, Peierse C M. Water transport from root to soil[J]. *Agronomy Journal*, 1976, 62: 901–904
- [38] 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
- [39] Jackson R B, Sperry J S, Dawson T E. Root water uptake and transport: Using physiological processes in global predictions[J]. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(11): 482–488
- [40] Millikin I C, 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
- [41] 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
- [42] 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

- [43] 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
- [44] Schenk H J, Jackson R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems[J]. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 480–494
- [45] Scholz F G, Bucci S J, Goldstein G, et al. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees[J]. *Tree Physiology*, 2002, 22: 603–612
- [46] Querejeta J I, Egerton-Warburton L M, Allen M F. Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California Oak savanna[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(2): 409–417
- [47] Muñoz M R, Squeo F A, León M F, et al. Hydraulic lift in three shrub species from the Chilean coastal desert[J]. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(5): 624–632
- [48] Kjellbom P, Larsson C, Johansson I, et al. Aquaporins and water homeostasis in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 1999, 4(8): 308–314
- [49] 李唯, 倪郁, 胡自治, 等. 植物根系提水作用研究述评[J]. *西北植物学报*, 2003, 23(6): 1056–1062
- [50] Claude D, Alain P, Emmanuelle G, et al. Water uptake by plant roots: II -Modelling of water transfer in the soil root-system with explicit account of flow within the root system-Comparison with experiments[J]. *Plant and Soil*, 2006, 283: 99–117
- [51] Wan C G, Sosebee R E, McMichael B L. Does hydraulic lift exist in shallow-rooted species? A quantitative examination with a half-shrub *Gutierrezia sarothrae*[J]. *Plant and Soil*, 1993, 153(1): 11–17
- [52] Emerman S H. Towards a theory of hydraulic lift in trees and shrubs[M]//Morel-Seytoux H J, ed. Sixteenth American Geo-physical Union hydrology days. Atherton: Hydrology Days Publications, 1996: 147–157
- [53] van Bavel C H M, Baker J M. Water transfer by plant roots from wet to dry soil[J]. *Naturwissenschaften*, 1985, 72(11): 606–607
- [54] Warren J M, Meinzer F C, Brooks J R, et al. Hydraulic redistribution of soil water in two old-growth coniferous forests: Quantifying patterns and controls[J]. *New Phytologist*, 2007, 173(4): 753–765
- [55] 陈亚明, 傅华, 张荣, 等. 根-土界面水分再分配研究现状与展望[J]. *生态学报*, 2004, 24(5): 1040–1047
- [56] 管秀娟, 赵世伟, 王俊振, 等. 不同生育期干旱对冬小麦根冠生长发育的影响[J]. *华北农学报*, 2001, 16(4): 71–76
- [57] 何兴东, 高玉葆. 干旱区水力提升的生态作用[J]. *生态学报*, 2003, 23(5): 996–1002
- [58] Liste H H, White J C. Plant hydraulic lift of soil water-implications for crop production and land restoration[J]. *Plant Soil*, 2008, 313: 1–17
- [59] Corak S J, Blevins D G, Pallardy S G. Water transfer in an alfalfa/maize association: Survival of maize during drought[J]. *Plant Physiol*, 1987, 84: 582–586
- [60] Vetterlein D, Marschner H. Use of a microtensiometer technique to study hydraulic lift in a sandy soil planted with pearl millet (*Pennisetum americanum* [L.] Leeke)[J]. *Plant and Soil*, 1993, 149(2): 275–282
- [61] Wan C G, Xu W W, Sosebee R E, et al. Hydraulic lift in drought-tolerant and-susceptible maize hybrids[J]. *Plant and Soil*, 2000, 219(1/2): 117–126
- [62] Sanderson M A, Skinner R H, Barker D J, et al. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems[J]. *Crop Science*, 2004, 44(4): 1132–1144
- [63] Sekiya N, Yano K. Do pigeon pea and sesbania supply groundwater to intercropped maize through hydraulic lift? Hydrogen stable isotope investigation of xylem waters[J]. *Field Crops Research*, 2004, 86(2/3): 167–173
- [64] Skinner R H. Hydraulic lift in humid-temperate pasture systems[Z]. *Agronomy Abstracts*, Paper No 3667, 2007
- [65] Sekiya N, Araki H, Yano K. Applying hydraulic lift in an agroecosystem: Forage plants with shoots removed supply water to neighboring vegetable crops[J]. *Plant and Soil*, 2011, 341(1/2): 39–50
- [66] Wang G L, Alo C, Mei R, et al. Droughts, hydraulic redistribution, and their impact on vegetation composition in the Amazon forest[J]. *Plant Ecology*, 2011, 212(4): 663–673