中国科学: 地球科学 2014 年 第 44 卷 第 4 期: 693 ~ 705
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

论 文

中国黑河下游荒漠河岸林植物群落水分利用策略研究

付爱红*, 陈亚宁†, 李卫红

荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011
* 联系人, E-mail: fuah@ms.xjb.ac.cn
† 联系人, E-mail: chenyn@ms.xjb.ac.cn

收稿日期: 2013-04-07; 接受日期: 2013-09-20; 网络版发表日期: 2014-02-28
国家自然科学基金重点项目(批准号: 91025025)和国家重点基础研究发展计划(编号: 2010CB951003)资助

摘要 以中国黑河下游额济纳荒漠河岸林为研究对象, 结合对典型植物群落内地下水埋深、土壤含水率、植物水势、叶片相对含水率和水分利用效率的野外实地监测和调查, 研究了群落土壤水分和植物生态对地下水埋深的响应, 揭示了不同植物群落的水分利用策略. 结果发现: (1) 随着地下水埋深的增大, 除了红砂外, 植物黎明前和午间水势均无显著降低, 说明在地下水埋深 3 m 以内时, 距河道 4 km 范围内的植物群落未遭受或遭受较轻的水分胁迫. (2) 0~3 m 内土层土壤含水率较大值所在位置与植物吸水根系分布深度相一致, 说明在与过熟胡杨或柽柳共存的群落中, 过熟胡杨或柽柳具有供给水分的作用, 当与其共存的其他灌木或草本植物缺水时, 过熟胡杨或柽柳可将体内多余的水分释放到该土层, 供给这些浅根系植物生长所需; 而红砂可借助其深根系特征, 吸收利用深层土壤水分维持自身生存, 苦豆子、花花柴、柽柳和过熟胡杨是恢复黑河下游受损生态环境的最佳植物种组合方式. (3) 植物叶片相对含水率由高到低排序为: 花花柴>苦豆子>幼龄胡杨>过熟胡杨>成熟胡杨 = 与其他物种共存的柽柳>单一红砂>单一柽柳. 水分利用效率由高到低排序为: 单一柽柳>单一红砂>与其他物种共生的柽柳>苦豆子 = 幼龄胡杨>成熟胡杨>过熟胡杨>花花柴. 由此可知, 当土壤水分较充足时, 该区植物群落趋向于促进水分含量较小的柽柳、幼龄胡杨和红砂的快速生长, 它们不具有储水以备水分亏缺时使用的功能, 抗旱性较强; 而减缓水分条件较好的苦豆子和花花柴的生长, 它们具有储水功能, 抗旱性较差. 总体来看, 黑河下游荒漠河岸林植物群落趋向于促进水分利用效率较高物种的生存.

关键词
水势
土壤含水率
水分利用效率
水分利用策略
荒漠河岸林
黑河

以胡杨为优势种的荒漠河岸林是在强大陆性气候的干旱区形成的葱郁的绿洲, 是典型的潜在旱中生至中生植物(内蒙古森林编辑委员会, 1984), 分布在河流两岸, 大都临近水源. 荒漠河岸林主要分布在30°~50°N 之间的亚洲中西部、北非和欧洲南部, 在我国主要分布于新疆塔里木盆地、准噶尔盆地、青海柴

中文引用格式: 付爱红, 陈亚宁, 李卫红. 2014. 中国黑河下游荒漠河岸林植物群落水分利用策略研究. 中国科学: 地球科学, 44: 693–705
英文引用格式: Fu A H, Chen Y N, Li W H. 2014. Water use strategies of the desert riparian forest plant community in the lower reaches of Heihe River Basin, China. Science China: Earth Sciences, 57: 1293–1305, doi: 10.1007/s11430-013-4680-8

达木盆地、甘肃河西走廊和内蒙古西部额济纳地区(刘瑛心, 1985). 荒漠河岸林降水稀少, 水资源短缺, 植被稀疏, 环境脆弱. 黑河是我国第二大内陆河, 过去几十年来随着中上游用水量的增加, 下游额济纳地区来水量逐年减少, 额济纳以天然植被为主体的生态系统和生态过程因人为对自然水资源时空格局的改变而受到严重影响, 生态环境严重退化, 河道断流, 湖泊干涸, 地下水位大幅度下降, 以胡杨林为代表的荒漠河岸林开始退化, 沙漠化过程加剧发展, 生物多样性严重受损, 额济纳已成为中国生态环境问题的热点地区之一, 因此保护和重建黑河下游生态环境将是一项长期而艰巨的任务. 而随着近几年国家对黑河下游进行调水以及人为保护措施的实施, 额济纳旗荒漠河岸林处于一定的恢复期, 生态退化被遏止. 在许多影响因子中, 地下水资源是维持荒漠河岸林最重要的因子. 因此, 研究地下水埋深对不同植物群落水分状况的影响及植物群落的水分利用策略对提高黑河流域生态环境、协调用水矛盾、合理配置水资源、保护和恢复受损的脆弱生态系统意义重大.

荒漠地区降水极其稀少, 植物受干旱胁迫严重, 在这种情况下, 植物采取何种水分利用策略来获取生存所必需的水分呢? 就这个问题, 国内外学者开展了大量研究. 在研究荒漠植物个体的水分利用策略方面, Ohte 等(2003)研究发现毛乌素沙地中沙地柏和旱柳主要依靠深层土壤水和地下水生存, 油蒿主要依靠浅层土壤水生存; 在黑河下游沙拐枣、白刺和梭梭夏季时分别主要利用深层土壤水、浅层土壤水和较深层土壤水生存, 春季则主要依靠浅层土壤水生存; 同种物种在不同的水分条件下利用土壤水的深度不同, 油蒿和白刺在降水量高的地方主要依靠浅层土壤水生存, 而在降水量较低的地方主要利用深层土壤水和地下水生存(周雅聃等, 2011). 在研究荒漠植物种群的水分利用策略方面, Ehleringer 等(1991)研究发现美国犹他州南部沙漠肉质植物主要利用夏季降水, 木本植物主要利用夏季和冬春季降水, 草本植物主要利用夏季降水. Donovan 等(1994)研究发现犹他州干旱灌丛在幼年时主要利用夏季降水. Flanagan 等(1992)研究发现侧根多的荒漠植物主要利用夏季降水, 深根系荒漠植物主要利用地下水. Dodd 等(1998)研究发现在矮草草原植物群落中, 乔木、灌木和草本植物的水分利用方式不同, 灌木和草本主要使用春和夏季的地表降水, 而乔木主要使用地下水. Villagra 等(2011)研究了阿根廷南部沙漠植物乔木、灌木和多年生草本植物的水分利用策略, 发现乔木和灌木可利用其深根系吸收利用深层土壤水分, 草本植物根系较浅, 主要利用降雨维持其生存. 有关荒漠植物群落的水分利用策略研究较少, Jacobsen 等(2009)研究发现干旱区丛林、河岸林和沙漠群落的建群种对土壤水分的利用能力不同, 河岸林群落中物种最能很好地利用土壤水分, 而且, 允许半干旱灌木入侵. 以往研究多借助于稳定同位素技术从水分来源角度探讨单一物种或种群对降水、土壤水或地下水的利用策略, 从群落角度, 聚焦于群落内不同物种间对水分的协同竞争关系研究较少, 更未揭示不同植物群落对土壤水分的使用策略. 本文研究黑河下游典型植物群落的水分利用策略, 可为恢复黑河下游严重受损的生态环境提供最佳植物种组合方式.

本研究以黑河下游额济纳荒漠河岸林为研究对象, 选择典型的植物群落类型, 分析不同植物群落内各植物种个体叶水势、叶片水分含量和水分利用效率(WUE)及群落土壤水分含量对不同地下水埋深的响应, 探讨植物生理生态对不同土壤水分的响应特征, 揭示植物群落的水分利用策略, 提出不同水分状况下恢复受损生态环境的最佳植物种组合方式.

1 研究区和方法

1.1 研究区

黑河流域地处中国西部, 全长 821 km, 跨青海、甘肃和内蒙古 3 省(区), 总面积 13×10^4 km^2, 高山、河流、农田、牧场、荒漠、沙漠等生态类型齐全, 还保存着大批珍稀野生动植物资源, 是我国及全球物种资源库的一个重要组成部分. 黑河流域是我国西北干旱地区最大的内陆河流域之一, 位居黑河下游的内蒙古自治区额济纳旗(40°20′~42°41′N, 97°36′~102°08′E), 地处内蒙古自治区最西部, 南与甘肃省为邻, 北部与蒙古国接壤, 东部为巴丹吉林沙漠, 属干旱、极干旱荒漠区, 总土地面积 11.46×10^4 km^2, 黑河是境内唯一的河流. 黑河下游处于阿拉善高原与北山荒漠的交接带, 为中新生代沉积盆地, 地表积淀了数百米厚的冲洪积松散沉积物, 额济纳天然林草植被既是阻挡风沙侵蚀、保护生态的屏障, 也是当地人民繁衍生息、国防科研和边防建设的重要依托, 及时掌握植被的变化趋势关系到广大牧民的生计甚至影

响到国家的相关政策.

黑河下游气候极端干旱, 据额济纳旗气象站1957~2002 年资料: 该区多年平均气温、降水量、蒸发皿蒸发量分别为 8.57℃, 38.49 mm, 3467.56 mm. 研究区属典型荒漠地带, 植物种类贫乏, 据有关调查和统计, 本区植物共 49 科 151 属 268 种, 在 49 科中, 含 30 种以上的有菊科(Compositae)81 种、藜科(Chenopodiaceae)47 种、禾本科(Poaceae)33 种, 其他较大的科有豆科(Leguminosae)15 种、蓼科(Polygonaceae)11 种、莎草科(Cyperaceae)11 种、柽柳科(Tamaricaceae)10 种, 这 7 科共有 208 种植物, 占本区总种数的 72%, 是本区植物的优势种. 由于降水稀少, 额济纳旗绿洲主要接受黑河的下泄补给, 植被多沿河流及湖岸分布, 植被主要以乔、灌、草为主, 天然乔木以胡杨、梭梭(*Haloxylom ammodendron*)和沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)为主; 灌木以柽柳(*Tamarix chinensis*)为主, 其次是黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*); 草类植物主要以苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、芦苇(*Phragmites communis*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、骆驼蓬(*Peganum harmala*)为主.

由于黑河上中游拦蓄河流水源, 工农业用水大量增加, 以及区内不合理的土地利用, 1961 和 1992 年黑河尾闾——西居延海和东居延海相继干涸. 随着下游河道断流, 地下水位不断下降, 荒漠河岸林因逐渐升级的干旱胁迫而不断萎缩, 植被生长衰败, 生态环境十分脆弱. 为挽救荒漠河岸林, 我国于 1999 年对黑河下游实施了生态应急输水工程, 每年从上游调水抬升下游地下水位, 供植被生长发育使用. 根据历年调水量发现, 黑河下游 2000~2009 年 10 年间共输水 100.03×10^8 m^3, 在地表水的补给下, 下游的地下水位不断提高, 额济纳绿洲的地下水埋深基本维持在 3 m 左右, 年际波动较小(蒋晓辉和刘昌明, 2009). 黑河下游(乌兰图格)年内地下水埋深平均为 2.75 m, 最大埋深为 3.96 m, 最小埋深为 1.05 m(周洪华等, 2012).

1.2 方法

1.2.1 断面和样方的设置

2010 年, 在黑河下游额济纳旗达来呼布镇乌兰图格嘎查, 依据地表植被生长状况和分布类型, 垂直于河道布设有典型监测断面 7 个, 距离河道分别为 50, 300, 1700, 2200, 2700, 3200 和 3800 m(图 1). 2012 年 7~8 月份, 在以上 7 个断面进行了植物调查. 调查指标包括植物种类、株高、冠幅、乔木胸径/灌木基径等. 在每个断面上打地下水埋深监测井 1 眼, 共 7 眼井(约 15 m 深). 在每个井上安装地下水埋深自动监测设备各 1 台, 共 7 台, 用于定时采集地下水埋深数据. 这 7 个断面植被生长类型和状况各异, 在 1 号井位处根据植被类型的不同, 选择了 2 个样地进行实验, 分别记为 1A 和 1B 样地, 植物种类分别由胡杨(*Populus euphratica*)(过熟胡杨和幼龄胡杨)-苦豆子(*Sophora alopecuroides*)-多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)和胡杨(幼龄胡杨和成熟胡杨)-苦豆子组成, 其中, 过熟胡杨胸径大于 48 cm, 成熟胡杨胸径介于 16~36 cm 之间, 幼龄胡杨胸径小于 4 cm(王金山等, 2008). 2 号样地由苦豆子和多枝柽柳构成, 3 号样地主要是骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*), 4 号样地由多枝柽柳单一物种构成, 5 和 6 号样地均由多枝柽柳和花花柴(*Karelinia caspia*)组成, 7 号样地是单一的红砂(*Reaumuria soongorica*)群落. 红砂虽非荒漠河岸林建群种, 但在整个黑河下游的局部沙土区域有大量红砂分布, 可见红砂是沙土区域优势种. 研究红砂的水分利用策略可反映特定区域的水分状况. 由于实验期间 2 号和 3 号样地被水淹没, 故选择 1A, 1B, 4, 6 和 7 号样地植物群落进行分析. 在每个样地以井位为中心, 方圆 500 m 范围内以东、南、西、北以及中心 5 个方位上选择 5 个 5 m×5 m 的小样方进行植物水分状况的重复测量和土壤样品的取样工作. 测量得到, 2012 年 7 月份各典型样地地下水埋深分别为: 1A 样地(2.0 m)、1B 样地(2.2 m)、4 号样地(2.6 m)、6 号样地(2.8 m)和 7 号样地(2.2 m), 8 月份分别为 1A 样地(2.6 m)、1B 样地(2.6 m)、4 号样地(2.2 m)、6 号样地(2.2 m)和 7 号样地(2 m).

1.2.2 土壤含水率的测定

试验于 2012 年 7 月份和 8 月份的每个月月初(7 月份 1~2 日)、月中(7 月份和 8 月份 15~16 日)和月末(7 月份和 8 月份 29~30 日), 在所选 5 个断面的井附近的 5 个 5 m×5 m 的小样方内, 采用土钻法采集地下 0~5, 5~10, 10~15, 15~20, 20~25, 25~30, 30~40, 40~50, 50~60, 60~70, 70~80, 80~100, 100~120, 120~140,

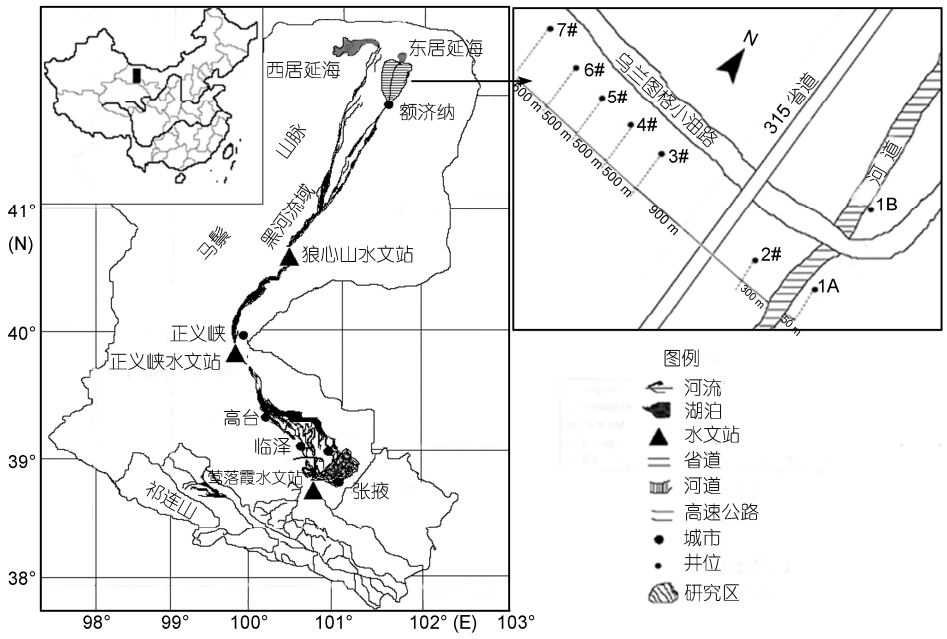

图 1　黑河下游监测断面示意图

140~160, 160~180 和 180~200 cm 土层土样, 直至取到地下水为止. 使用铝盒收集每层鲜土样, 现场称鲜重, 带回实验室, 将土样烘干后, 称其干重, 进而计算得出土壤含水率数据.

2012 年 7~8 月份共取样 5 次. 对同一群落 7 月份的 3 次测量结果和 8 月份的 2 次测量结果分别进行平均获得不同地下水埋深下该群落的土壤含水率值. 通过查阅相关文献(刘蔚等, 2005)发现, 在 1A 和 1B 的胡杨林地上, 由于洪水的多次灌溉, 表层土壤中粒径≤0.1 mm 的占 95.77%, 其中, ≤0.002 mm 的物理性黏粒最高, 达到 12.58%; 地下 0~2 m 内各层的粒径主要集中在 0.5~0.25 mm, 土壤属于壤土. 土壤发育程度低, 有机质含量仅为 0.1%~0.3%. 4 和 6 号样地为灌丛草地, 该土壤中砾石含量在距离地表 60~80 cm 处有 5.45%的>2 mm 的砾石. 各层粒径≤0.1 mm, 物理性黏粒含量较高, 土壤质地细, 发育良好, 土壤属于黏土. 7 号样地经过长时间的风蚀作用, 细粒物质少, 使表层土壤中>2 mm 的砾石含量可达 26.6%左右. 表层土壤中的 0.25~0.1 mm 粒径含量达 47.09%, 0.5~0.25 mm 为 25.65%, ≤0.1 mm 为 25%. 表层以下粒径粗化, 物理性黏粒含量不足 0.5%, 土壤发育处于初级阶段, 属于沙土. 沙土的有效水最大范围最小, 壤土的有效水最大范围最大, 黏土介于中间. 本研究未考虑土壤盐分的影响, 这是因为这 5 个断面土壤表层盐分含量相当高, 均达到约 6.81%~9.46%(刘蔚等, 2005), 表层以下逐渐减小. 因此, 可将土壤盐分看成一个常量, 不考虑土壤盐分对植物水势的影响.

1.2.3　植物根系特征测定

在每次取土样的同时, 进行不同植物群落内植物物种地下 0~2 m 以内根系挖掘工作, 挖掘时间与土壤样品收集时间一致, 2012 年 7~8 月份共挖 5 次. 每个植物种在 5 个小样方内共选择 5 棵样树进行研究. 对于胡杨和柽柳, 每棵样树先挖一个以树干为圆心, 径向半径为 2 m, 垂直深度为 1.5 m 的坑, 观察主根的大小和走向. 然后, 顺着大根继续挖一立方: 径向距离至 6 m, 垂直深度 1.5 m, 宽 1.5 m. 对于苦豆子和花花柴, 以植物主根为圆心, 挖径向半径和垂直深度均为 1 m 的坑. 对于红砂, 以植物主根为圆心, 挖径向半径为 1 m, 垂直深度为 2 m 的坑. 将根按直径分为 1~2, 2~5, 5~8 和>8 cm 四种情形. 观测不同直径下根的频数和走向. 依据根长密度计算公式(冯起等, 2008), 计算不同植物地下 0~5, 5~10, 10~15, 15~20, 20~25, 25~30, 30~40, 40~50, 50~60, 60~70, 70~80, 80~100, 100~120, 120~140, 140~160, 160~180 和 180~200 cm 处的根长密度并判断吸水根系的主要分

布范围. 对同一样地 5 次所挖同种植物的侧根的吸水根系主要分布范围取交集, 获得不同植物群落内各物种侧根的垂直分布特征.

1.2.4 植物水势测定

2012 年 7 月份和 8 月份的每个月月初(7 月份 1~2 日)、月中(7 月份和 8 月份 15~16 日)和月末(7 月份和 8 月份 29~30 日), 选取上述选定的植物群落, 采用 3115 便携式植物水势压力室测定所选 5 个样地 25 个小样方中不同植物种黎明前和午间茎水势, 测量中每个物种选择大小相差不大的 3 棵植物进行测定, 每棵植物上选择太阳直射处、生长发育正常的 3~5 个茎干进行茎水势测定. 2012 年 7~8 月份共测量 5 次. 对同一物种 7 月份的 3 次测量结果及 8 月份的 2 次测量结果分别进行平均获得不同地下水埋深下该群落内物种的最终水势值. 根据当地的气候状况, 确定黎明前为早晨 6: 00, 午间为中午 13: 00, 测量均选择在晴天进行.

1.2.5 植物叶片相对含水率的测定

在每个样地, 使用信封袋收集每种植物的叶片约 20 g 左右, 及时称所收集叶片的鲜重, 保持样品干燥不发霉, 带回实验室, 运用烘干法将叶片烘干后称其干重, 计算叶片相对含水率. 叶片采样时间与土样收集时间一致, 共收集 5 次, 将 7 月份的 3 次测量结果和 8 月份的 2 次测量结果分别进行平均, 获得不同地下水埋深下叶片相对含水率最终值.

1.2.6 植物叶片 WUE 的测定

运用稳定同位素技术测定以上所收集的已烘干的植物叶片的 ^{13}C 值, ^{13}C 判别值可有效反映 CO_2 和 H_2O 的扩散及羧化反应的过程, 与 WUE 呈显著的负相关关系, 可用以评价植物的 WUE(孟兆江等, 2006).

1.3 数据分析方法

运用 SigmaPlot 12.0 软件绘制不同地下水埋深下土壤含水率、植物水势的变化趋势图, 反映土壤和植物水分状况对地下水埋深的响应. 通过 SPSS13.0 软件, 运用 Pearson 相关分析法分析植物根长密度与土壤含水率之间的相关性; 运用单因变量方差分析法分析了不同地下水埋深下植物水势变化差异的显著性.

2 结果与分析

植物在生长过程中其水分状况的变化可从土壤含水率、叶水势、叶片相对含水率和叶片 WUE 等方面得到反映(司建华等, 2005).

2.1 不同植物群落土壤水分变化

通过对 1A 样地(过熟胡杨-幼龄胡杨-苦豆子-柽柳群落)、1B 样地(幼龄胡杨-成熟胡杨群落)、4 号样地(单一柽柳群落)、6 号样地(柽柳-花花柴群落)和 7 号样地(单一红砂群落)5 个典型样地地面以下不同深度土壤含水率对不同地下水埋深响应特征的分析(图 2)发现, 在 1A, 1B 和 4 号样地中最大土壤含水率可超过 20%, 6 号样地中最大土壤含水率超过 10%, 而 7 号样地则未超过 10%, 说明 7 号样地土壤水分含量最低, 土壤干燥程度最大, 6 号样地次之.

总体来看, 1A 和 1B 样地从土壤表层到深层土壤含水率呈明显的ε形状, 最大值位于靠近地下水的深层土壤中, 从 4 号样地到 7 号样地ε形状越来越不明显, 最大值分别位于土层中部、深层和中下层.

具体来看, 在 1A 和 1B 样地, 当地下水埋深在 2.0~2.6 m 范围内时, 随着地下水埋深的增大, 土壤含水率变化规律相同, 均表现为在 10~15, 80~100 和 180~260 cm 处土壤含水率明显增大. 地下水埋深达 2.6 m 时, 1A 和 1B 样地土壤含水率在 220~240 cm 时出现一个较大的峰值, 分别为 28.6%和 29%; 在 5~10 和 100~120 cm 处出现一个较小的峰值, 分别为 1A 样地的 3.40%和 5.84%及 1B 样地的 3.43%和 6.34%.

在 4 号样地, 随着地下水埋深的增大, 不同土层土壤含水率变化趋势无显著变化, 均表现为在 25~80 cm 土层范围内土壤含水率最高, 显著高于其他土层土壤含水率. 当地下水埋深为 2.2 m 时, 25~80 cm 土层之间土壤含水率相差不大, 而当地下水埋深增加到 2.6 m 时, 该土层间土壤含水率有所减少, 尤其是 25~70 cm 范围明显减少, 最高值位于 70~80 cm 处.

在 6 号样地, 地下水埋深在 2.2 和 2.8 m 时, 不同土层土壤含水率变化趋势相同, 在 30~80 cm 处出现一个小峰值, 分别达到 2.77%和 2.99%. 地下水埋深 2.2 m 时, 在 180~200 cm 处存在一个较大的峰值, 为 5.88%; 地下水埋深为 2.8 m 时, 在 260~280 cm 处出现一个较大的峰值, 为 13.6%.

在 7 号样地, 随着地下水埋深的增大, 土壤含水

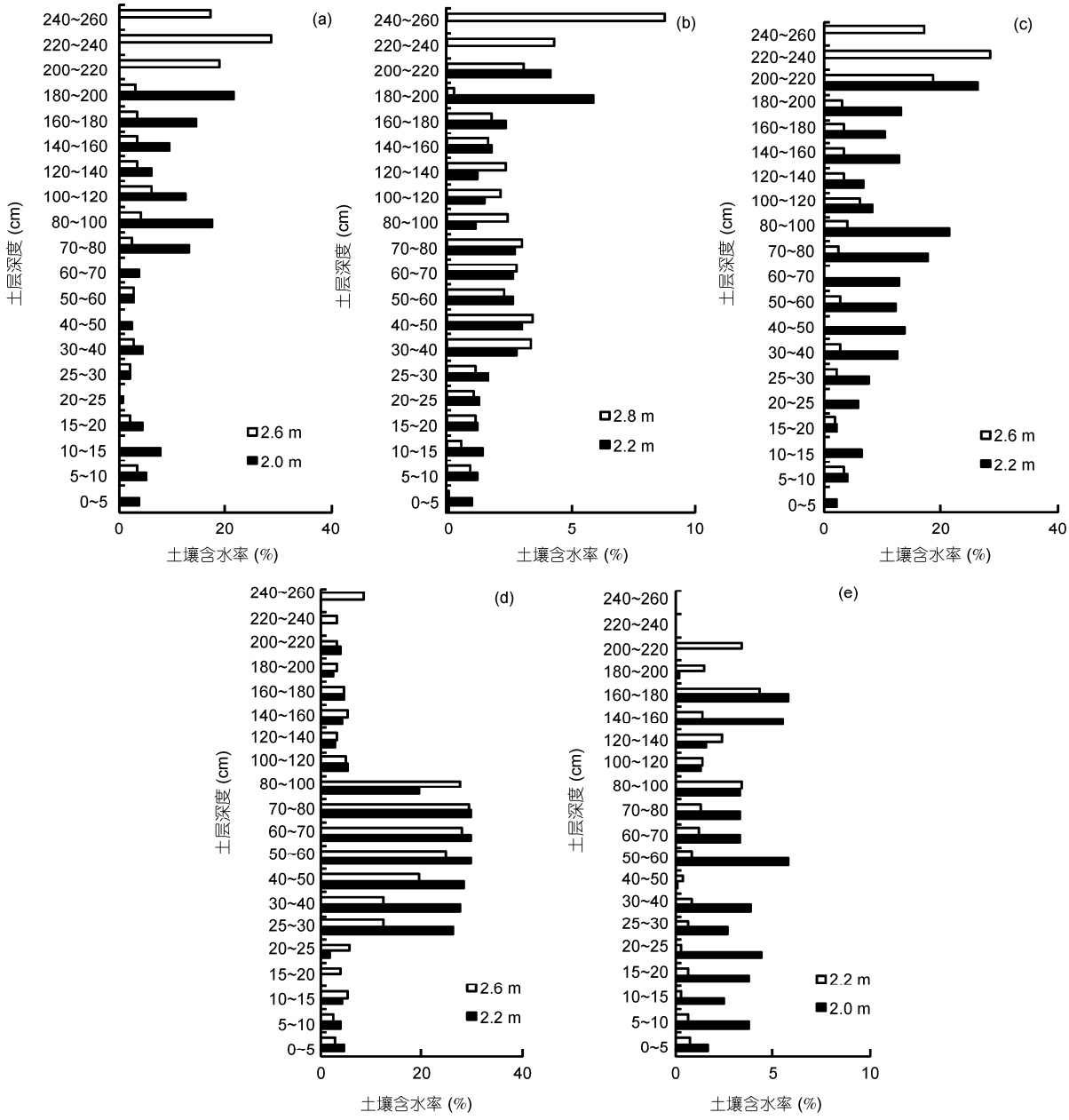

图 2　黑河下游荒漠河岸林典型样地土壤含水率变化

(a) 过熟胡杨-幼龄胡杨-柽柳-苦豆子群落; (b) 柽柳-花花柴群落; (c) 成熟胡杨-幼龄胡杨群落; (d) 单一柽柳群落; (e) 单一红砂群落

率明显减少, 0~220 cm 深度平均土壤含水率从 3.14% 减少到了 1.47%. 在地下水埋深 2.0 和 2.2 m 时, 土壤含水率均出现两个峰值, 分别位于 50~60 cm(5.80%), 160~180 cm(5.79%)和 80~100 cm(3.41%), 160~180 cm(4.36%)深度处. 在地下水埋深 2.0 m 时, 土壤含水率明显高于地下水埋深 2.2 m 时, 而且, 此时与 6 号样地相差不大, 这不是由地下水埋深变浅导致, 更有可能与短期降雨有关.

2.2　吸水根系分布范围及其与土壤水分的关系

根系是植物吸收水分的重要器官, 其形态和分布直接反映植被对立地的利用状况, 对植物生长具

有决定作用. 通过整理分析不同植物群落植物侧根频数、走向和吸水根系分布范围(表 1)发现, 在 1A 和 1B 样地中, 过熟胡杨的吸水根密度分布最高区域在地下 80~100 cm 范围内, 占 0~200 cm 范围的 78%, 其次是 180~200 cm 范围, 其他深度处几乎没有吸水根系; 幼龄胡杨和成熟胡杨吸水根系主要分布在地下 0~80 cm 土层内, 占 0~150 cm 土层总量的 98%, 80~150 cm 明显减少. 柽柳的吸水根密度分布最高区域在地下 50~150 cm 处, 苦豆子和花花柴的吸水根根量主要分别分布在 10~30 和 6~30 cm 范围内, 红砂的吸水根系主要分布在 90 cm 处. 通过将植物吸水根系分布范围与土壤水分峰值范围相对比发现, 吸水根系分布深度位于土壤水分峰值范围内, 即吸水根系分布区域土壤水分含量高. 运用 Pearson 相关分析法, 分析地下 0~1.5 或 2 m 内各植物根长密度与土壤含水率之间的相关性(表 1)发现, 它们之间均呈显著的相关性.

2.3 不同植物群落植物水分变化

2.3.1 植物水势变化

通过分析黑河下游荒漠河岸林典型植物群落内植物黎明前和午间茎水势(图 3)发现, 除了 7 号样地(单一红砂群落)外, 其他植物群落内所有物种午间水势均低于黎明前水势, 这可能与气候状况有关, 黎明前气温较低, 植物蒸腾较弱, 失水较少, 水势较高; 而午间气温达到一天中最高值, 植物蒸腾加剧, 失水较多, 水势较低(Cutchan 和 Sehackel, 1992). 而对于单一红砂群落, 在地下水埋深 2.2 m 时, 黎明前和午间水势将存在正常的变化关系; 当地下水埋深降低到 2 m 时, 黎明前水势略低于午间水势. 黎明前水势反映当时的土壤水分状况(Atklnson 等, 2000; Drake 和 Franks, 2003), 黎明前水势降低说明土壤水分状况较差, 这是因为 7 号样地土壤质地以砂质土为主, 毛管上升力很差, 地下水无法及时将水分输送至土壤中上层, 红砂只有依靠其少量的深根系获得地下水来维持生存. 午间随着蒸腾拉力和水势差的增大, 提高了红砂的吸水能力, 故表现出午间水势略高于黎明前水势的现象.

通过比较分析不同地下水埋深下植物水势变化(图 3)发现, 在过熟胡杨-幼龄胡杨-苦豆子-柽柳群落中, 过熟胡杨和幼龄胡杨黎明前和午间茎水势均表现出随着地下水埋深的增大水势值增高的趋势, 但黎明前水势增高显著, 据调查在监测植物水势的前几天内曾出现短暂的降水, 黎明前水势增高显著可能和地表存在的降水有关. 总体来看, 在 3 m 的地下水埋深范围内, 土壤水分能满足该群落胡杨生长对水分的需求, 胡杨未遭受干旱胁迫; 随着地下水埋深的增大苦豆子黎明前茎水势降低不显著, 午间茎水势增高显著, 说明在气温增高、蒸腾拉力增大时, 土壤水分能满足苦豆子生长所需, 苦豆子未遭受水分胁迫; 柽柳黎明前水势增高显著, 这可能也和监测水势前短期内存在降水有关, 午间水势降低不显著, 说明柽柳无需降低水势来增强从土壤中吸收水分的能力, 柽柳未遭受水分胁迫.

在成熟胡杨-幼龄胡杨群落中, 随着地下水埋深的增大, 成熟胡杨黎明前和午间水势无显著的增减趋势, 说明地下水埋深从 2.2 m 增大到 2.6 m 的过程中, 地下水埋深变化对成熟胡杨影响不大; 幼龄胡

表 1 不同植物群落植物吸水根系分布范围与土壤水分关系

样地代码	群落类型	植物种	吸水根系分布深度(cm)	土壤水分峰值范围(cm)	相关关系 R^2 (P<0.05)
1A	过熟胡杨-幼龄胡杨-苦豆子-柽柳群落	过熟胡杨	80~100	10~15, 80~100 180~220	0.875
		幼龄胡杨	0~80		0.552
		成熟胡杨			0.498
1B	成熟胡杨-幼龄胡杨群落	苦豆子	10~30	5~15, 80~120 180~240	0.673
		柽柳	50~150		0.789
4 号	单一柽柳群落	柽柳	50~150	25~80	0.412
6 号	柽柳-花花柴群落	柽柳	50~150	30~80, 180~200 260~280	0.376
		花花柴	6~30		
7 号	单一红砂群落	红砂	>90	50~60, 80~100 160~180	0.839

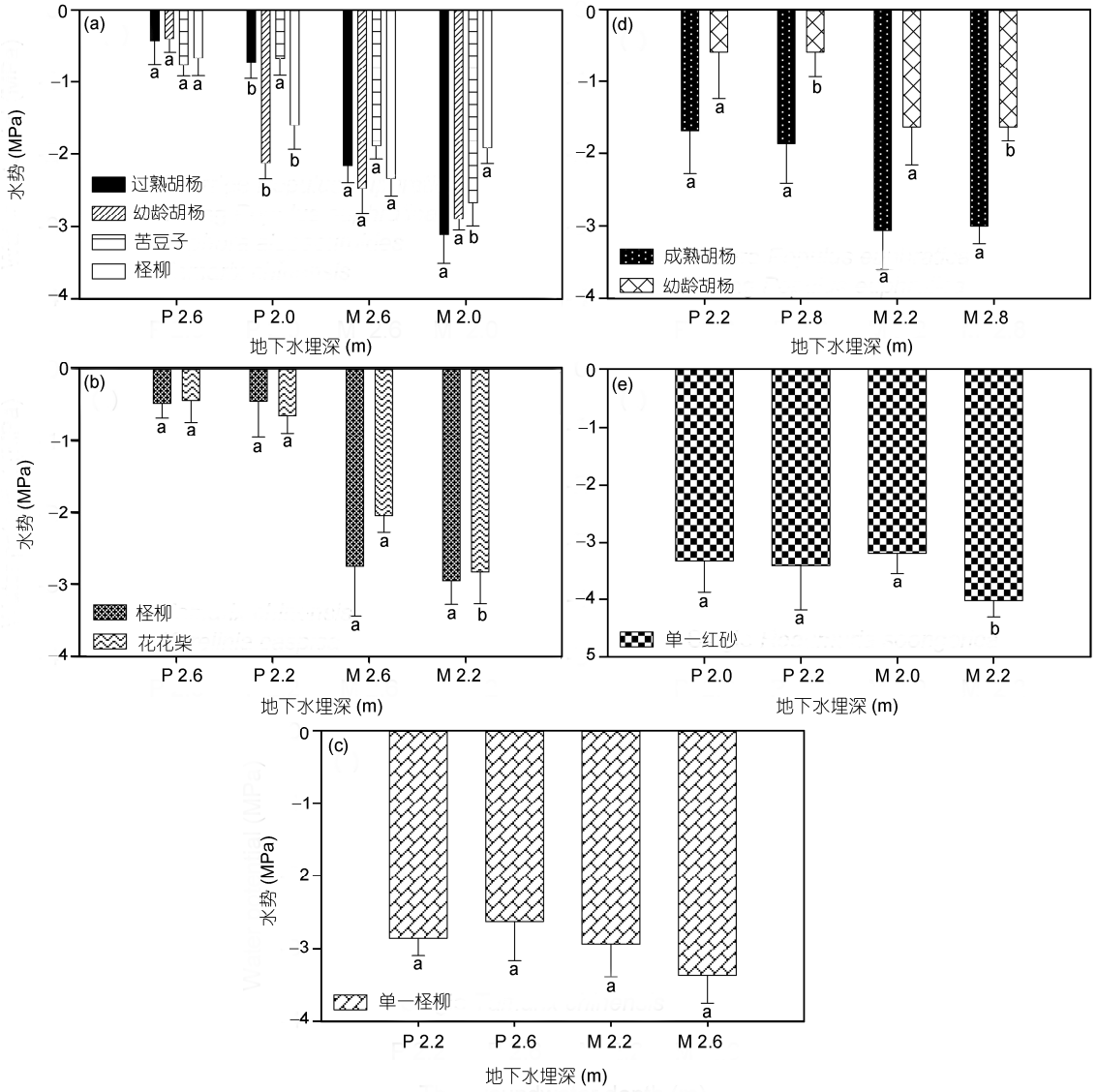

图 3　黑河下游不同植物群落茎水势

P: 黎明前水势; M: 午间水势

杨黎明前和午间水势增高显著, 这可能也和监测水势前短期内存在降水有关, 总体来看, 成熟胡杨和幼龄胡杨均未遭受水分胁迫.

在单一柽柳群落中, 随着地下水埋深的增大, 柽柳黎明前和午间水势均无显著的增减变化, 说明地下水埋深从 2.2 m 增大到 2.6 m 的过程中, 地下水埋深变化对柽柳影响不大, 土壤水分能满足柽柳生长所需, 柽柳未遭受水分胁迫.

在柽柳-花花柴群落中, 随着地下水埋深的增大, 柽柳和花花柴黎明前和午间水势均无显著的增减变化, 说明地下水埋深从 2.2 m 增大到 2.8 m 的过程中, 地下水埋深变化对柽柳和花花柴影响不大, 柽柳和花花柴未遭受水分胁迫.

在单一红砂群落中, 随着地下水埋深的增大, 红砂黎明前水势降低不显著, 但午间降低显著, 说明当气温升高、蒸腾拉力增大时, 红砂只有降低水势才能增强从土壤中吸收水分的能力, 红砂已遭受水分胁迫.

2.3.2　植物叶片水分变化

通过对典型植物群落内植物叶片相对含水率(图

4)的分析发现, 6 号样地中生长的花花柴的叶片相对含水率最高, 超过 80%; 其次是苦豆子, 超过 65%; 对于胡杨, 林龄最小的幼龄胡杨叶片相对含水率最高, 林龄最大的过熟胡杨次之, 林龄居中的成熟胡杨的最低, 这可能和胡杨根系分布状况及过熟胡杨存在水力提升作用有关; 对于柽柳, 当柽柳与草本或乔木等物种共存时, 柽柳叶片相对含水率较单一柽柳群落中柽柳叶片含水率高; 在单一柽柳和红砂群落中, 柽柳和红砂的叶片相对含水率相差不大, 且均低于其他群落中物种叶片的相对含水率. 植物叶片相对含水率由高到低排序为: 花花柴>苦豆子>幼龄胡杨>过熟胡杨>成熟胡杨=与其他物种共存的柽柳>单一红砂>单一柽柳. 由此可推知, 借助于地表水或降水生存的草本植物, 其叶片水分含量最高, 主要依靠地下水或别的深根系物种提升的水分生存的物种, 其叶片水分含量也较高, 而自身根系不太深且无其他物种供给水分的物种, 其叶片水分含量较低.

2.3.3　植物 WUE 变化

WUE 为生产总干物量与蒸腾量的比率. 研究发现, WUE 测定值与 ^{13}C 值呈显著的正相关关系(孟兆江等, 2006).

通过分析黑河下游典型植物群落内植物叶片 ^{13}C 判别值含量(图 5)发现, WUE 最高的是单一柽柳群落中的柽柳, 其次是单一红砂群落中的红砂, 再次是与草本或乔木共同生存的群落中的柽柳, 幼龄胡杨的 WUE 大于成熟胡杨大于过熟胡杨的, 苦豆子 WUE 与幼龄胡杨的相差不大, 花花柴的 WUE 最低. WUE 由高到低排序为: 单一柽柳>单一红砂>与其他物种共生的柽柳>苦豆子=幼龄胡杨>成熟胡杨>过熟胡杨>花花柴. 由此可知, 植物 WUE 与叶片相对含水率的变化正好相反.

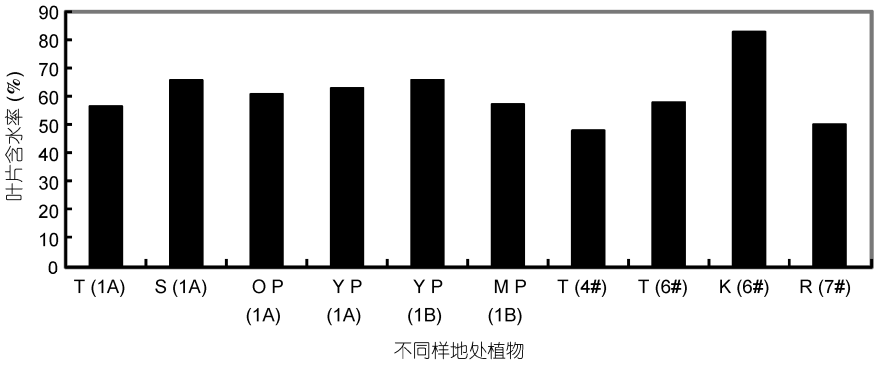

图 4　不同植物群落叶片含水率

T: 柽柳; S: 苦豆子; K: 花花柴; R: 红砂; OP: 过熟胡杨; MP: 成熟胡杨; YP: 幼龄胡杨

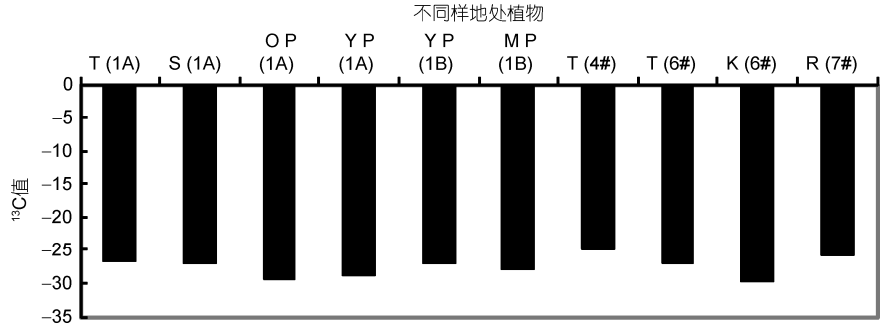

图 5　不同植物群落叶片 ^{13}C

T: 柽柳; S: 苦豆子; K: 花花柴; R: 红砂; OP: 过熟胡杨; MP: 成熟胡杨; YP: 幼龄胡杨

3 讨论

3.1 群落内植物受旱程度

植物水势是反映植物组织水分状况或植物水分亏缺的一个直接指标, 它与土壤水分和盐分的变化密切相关. 植物组织水势的大小, 能反映它对周围环境的吸水能力, 通常植物组织的水势愈低, 则吸水能力愈强, 反之吸水能力则较弱. 这种变化规律可用以确定植物的受旱程度和抗旱能力(Mrema 和 Granhall, 1997). 多数学者研究认为黎明前水势与土壤水势相平衡, 可反映当时的土壤水分状况(Atklnson 等, 2000; Drake 和 Franks, 2003), 午间水势是在全天气温最高时测量得到的水势值, 可反映高温时植物的水分状况和受旱程度(Xavier 等, 2001). 通过对不同植物群落内植物黎明前和午间水势随地下水埋深的变化响应的分析发现, 只有位于7号样地的红砂遭受水分胁迫, 其他样地植物均未遭受水分胁迫. 这可能与地下水埋深较浅及土壤质地有关. 多数学者已研究发现在极端干旱的新疆塔里木河下游, 地下水埋深为 2~4 m 时能够满足胡杨和柽柳生长对水分的需求, 随着地下水埋深的增大, 植被将受到水分胁迫(Chen 等, 2010). 额济纳荒漠河岸林地下水埋深较浅, 均小于 3 m, 这个地下水埋深最适宜胡杨和柽柳的生长, 它们均未遭受水分胁迫. 红砂之所以遭受水分胁迫可能与沙质土壤有关, 沙质土壤不利于地下水在毛管力作用下上升, 在降水不足的情况下, 地下水无法满足红砂生长所需, 故红砂遭受水分胁迫. 总体来看, 在黑河下游额济纳旗距离河道 4 km 范围内, 植物群落未遭受或遭受较轻的水分胁迫.

3.2 群落内植物间的水分供给策略

在空间格局上, 各群落中的主要植物种多表现为丛聚分布(张程等, 2007), 且不同生活型的植物之间呈正空间关联(刘小恺等, 2009). 在干旱区, 水分为主要限制因子(Kizito 等, 2006; Simmons 等, 2008), 植物种内个体的丛聚分布和种间的正空间关联, 有利于群落在整体上适应生长季干热风的胁迫(张程等, 2007), 但可能会增加对土壤水分的竞争. 群落中种间存在复杂的根际关系(Martens 等, 1997; Meyer 等, 2007), 木本植物与草本植物的根系竞争强度取决于土壤上层与下层含水率之比(Callaway 等, 2003; Rodriguez 等, 2007). 已有研究表明, 成年胡杨夜间存在明显的水力提升效应, 可利用其深根系的特点将深层土壤中的水分带入浅层土壤(Hao 等, 2010), 从而有助于干旱土壤中浅根系植物的生长发育. 胡杨侧根发达, 成熟胡杨和过熟胡杨的吸水根主要分布在80~100和100~250 cm的范围内, 分别占23.71%和 48.91%(冯起等, 2008), 幼龄胡杨根系主要集中于80~100 cm土层中(杨丽等, 2006). 干旱区柽柳主根的垂直分布深度在 100 cm 左右, 侧根主要集中在50~150 cm范围内(杨小林等, 2008). 苦豆子的根系生物量主要分布在 10~30 cm 土层(晨乐木格等, 2009). 本文通过对 1A 和 1B 样地土壤含水率变化研究发现, 在10~15, 80~100和180~220 cm处土壤含水率明显增大, 这正好分别与苦豆子、幼龄胡杨、柽柳和成熟胡杨、过熟胡杨吸水根系的主要分布范围一致. 由此可知, 在过熟胡杨-幼龄胡杨-柽柳-苦豆子群落中, 地下 0~2 m 内土壤属于壤土, 土壤保水能力较强, 有效水分含量较大, 地下水通过毛管上升力后侵润范围较大, 可达到地下100 cm处(早在1998年就已研究发现, 在半干旱半湿润沙土地上, 沙土的毛管水上升高度为 73 cm, 壤土的毛管水上升高度为 92 cm(冯起, 1998)). 由于黏土的有效水最大范围介于沙土和壤土之间, 故可推知, 黏土的毛管水上升高度为 80 cm 左右. 本文研究区乌兰图格断面 1A 和 1B 样地的最小地下水埋深为 2.0 m, 地下水通过毛管上升力到达地下 100 cm 处, 毛管水上升高度为 100 cm, 略高于 92 cm, 这可能是因为毛管细, 毛管水长期缓慢上升导致(刘敏等, 2009). 在该深度处有大量的过熟胡杨吸水根系分布, 可满足过熟胡杨生长所需. 当幼龄胡杨、柽柳和苦豆子等植物生长急需水分而其根系附近土壤水分不足、土壤水势较低时, 过熟胡杨根系可能会感受到幼龄胡杨、柽柳和苦豆子根系对水分的渴求, 从而, 将体内多余的水分释放到该土层, 供给幼龄胡杨、柽柳和苦豆子生长所需, 这也符合水分的水势差原理(即水分总是从水势高处向水势低处运动). 长此以往, 过熟胡杨充当了供给水分的物种, 一部分水分供给幼龄胡杨和柽柳使用, 一部分供给苦豆子使用, 从而, 保证了这四个物种的共生. 对于单一柽柳群落, 地下水在土壤毛管水上升力作用下可达到地下 140 cm 处(该样地最小地下水埋深为 2.2 m, 地下水通过毛管上升力到达地下 140 cm 处, 毛管水上升高度为 80 cm, 在黏土的毛管水上升高度范围内(刘敏等, 2009)), 在该深度处有大量的柽柳吸水根系分布. 柽

柳可借助自身根系的吸水力, 依据土壤水势差原理将水分源源不断地供给到能被柽柳吸收利用的深度, 保证了柽柳的生存. 对于柽柳-花花柴群落, 花花柴的水平根茎分布在距离地面 6~30 cm 的土层中(张道远和王红玲, 2005), 柽柳便充当了供给土壤水分的物种, 满足花花柴生长所需水分. 在单一红砂群落中, 地下水通过毛管上升力可到达地下 150 cm 处(该样地最小地下水埋深为 2.0 m, 地下水通过毛管上升力到达地下 150 cm 处, 毛管水上升高度为 50 cm, 在沙土的毛管水上升高度范围内(刘敏等, 2009)), 红砂的根系发达, 主根可深达 90 cm 以下, 因此, 红砂可借助其深根系吸收利用深层土壤水分的方法来维持自身生存.

综上可看出, 在干旱区, 当降水稀少、地下水埋深较深或者土壤水分不稳定的情况下, 苦豆子和花花柴等草本植物需与过熟胡杨和柽柳等深根系植物共存, 借助深根系植物的水分供给作用满足自身生长对水分的需求. 苦豆子、花花柴、柽柳和过熟胡杨是恢复黑河下游受损生态环境的最佳植物种组合方式.

3.3 群落内植物间的水分利用策略

WUE 是指作物蒸散消耗单位重量水分所制造的干物质重量, 是反映植物抗旱性强弱的一个可遗传性状(陈雅君, 2011). WUE 与植物生理因子如叶水势、气孔导度、光合速率、蒸腾速率等有关(李荣生等, 2003). 叶水势对蒸腾速率和光合速率的影响程度不同, 从而影响 WUE. 气孔作为 CO_2 和水汽进出的共同通道, 调节着植物的碳固定和水分散失的平衡关系, 气孔对 CO_2 和水汽扩散不同步, 进而影响 WUE. 此外, WUE 还受环境因子的控制(李荣生等, 2003). 渠春梅等(2001)研究认为, 水分条件是植物 WUE 的主要决定因素. 通过对不同植物群落内植物叶片相对含水率和 WUE 的分析发现, 草本植物如花花柴和苦豆子的叶片相对含水率比胡杨和柽柳高, 但 WUE 低, 说明消耗一定量水分获得的干物质少, 植物的生产能力差, 抗旱性能差. 作为对干旱环境的一种适应, 草本植物会在水分充足时在叶片中储存一定的水分, 以备水分亏缺时使用, 这也反映出草本植物具有较低的抗旱性. 黄占斌等(2002)也已研究发现, 农田作物玉米和大豆在中水分处理下 WUE 分别比高水分处理高 59.1%和 29.7%, 同样说明高水分状况下作物产生的干物质量少, 作物生长缓慢. 胡杨的叶片相对含水率普遍低于花花柴和苦豆子, 但高于单一柽柳和红砂. 对于胡杨, 不同林龄胡杨的 WUE 不同, 胡杨林龄越小, 其水分状况和 WUE 越高, 生长速度越快; 胡杨林龄越大, 水分状况和 WUE 越低, 生长速度越慢. 这正好与李荣生等(2003)的研究结果相一致, 他认为抗旱植物的 WUE 不一定高, 不同生长发育期, 植物的 WUE 不同. 水分状况和 WUE 之间变化趋势的一致性说明在水分充足时胡杨无需储存水分供给水分亏缺时使用, 胡杨具有较强的抗旱性. 对于单一柽柳和红砂群落, 水分含量较低, 但 WUE 很高, 生长较快, 说明柽柳和红砂的生产能力和抗旱性能高. 与其他物种共生的柽柳的 WUE 略低于单一柽柳的. 可见, 在由过熟胡杨、幼龄胡杨、柽柳和苦豆子组成的群落中, 当土壤水分较充足时, 趋向于促进水分含量较小的幼龄胡杨和柽柳的快速生长, 而减缓成熟胡杨和苦豆子的生长; 在由柽柳和花花柴存在的群落中, 趋向于促进柽柳的快速生长, 而花花柴生长缓慢; 在有限的水分条件下, 单一柽柳或红砂趋向于快速生长. 总体来看, 黑河下游荒漠河岸林趋向于 WUE 较高物种的生存.

4 结论

在黑河下游额济纳荒漠河岸林群落中, 基于对不同地下水埋深下植物水势变化的分析发现, 在地下水埋深 3 m 以内时, 距河道 4 km 范围内的植物群落未遭受或遭受较轻的水分胁迫. 0~3 m 内土层土壤含水率较大值所在位置与植物吸水根系分布深度相一致, 说明在与过熟胡杨或柽柳共存的群落中, 过熟胡杨或柽柳具有供给水分的作用, 可将深层水分带到浅表层供给其他灌木或草本植物使用, 而红砂可借助其深根系特征吸收利用深层土壤水分维持自身生存, 苦豆子、花花柴、柽柳和过熟胡杨是恢复黑河下游受损生态环境的最佳植物种组合方式. 植物叶片相对含水率由高到低排序为: 花花柴>苦豆子>幼龄胡杨>过熟胡杨>成熟胡杨=与其他物种共存的柽柳>单一红砂>单一柽柳. WUE 由高到低排序为: 单一柽柳>单一红砂>与其他物种共生的柽柳>苦豆子=幼龄胡杨>成熟胡杨>过熟胡杨>花花柴. 由此可知, 当土壤水分较充足时, 该区植物群落趋向于促进水分含量较小的柽柳、幼龄胡杨和红砂的快速生长, 它们不具有储水以备水分亏缺时使用的功能, 抗旱性

较强; 而减缓水分条件较好的苦豆子和花花柴的生长, 它们具有储水功能, 抗旱性较差. 总体来看, 黑河下游荒漠河岸林植物群落趋向于促进 WUE 较高物种的生存.

参考文献

陈雅君. 2011. 水分利用效率与草坪草抗旱性研究进展. 东北农业大学学报, 42: 1–5

晨乐木格, 刘茂松, 黄铮, 等. 2009. 我国西部地区芨芨草-苦豆子群落根系分布与种间关系. 植物生态学报, 33: 748–754

冯起. 1998. 半湿润地区改良风沙土土壤性质研究. 水土保持通报, 18: 1–4

冯起, 司建华, 李建林, 等. 2008. 胡杨根系分布特征与根系吸水模型建立. 地球科学进展, 23: 765–772

黄占斌, 吴雪萍, 方峰, 等. 2002. 干湿变化和保水剂对植物生长和水分利用效率的影响. 应用与环境生物学报, 8: 600–604

蒋晓辉, 刘昌明. 2009. 黑河下游植被对调水的响应. 地理学报, 64: 791–797

李荣生, 许煌灿, 尹光天, 等. 2003. 植物水分利用效率的研究进展. 林业科学研究, 16: 366–371

刘瑛心. 1985. 中国沙漠植物志, 第一卷. 北京: 科学出版社

刘蔚, 王涛, 苏永红, 等. 2005. 黑河下游土壤和地下水盐分特征分析. 冰川冻土, 27: 890–898

刘小恺, 刘茂松, 黄铮, 等. 2009. 宁夏沙湖 4 种干旱区群落中主要植物种间关系的格局分析. 植物生态学报, 33: 320–330

刘敏, 方如康, 李朝颐, 等. 2009. 现代地理科学词典. 北京: 科学出版社

孟兆江, 段爱旺, 刘祖贵, 等. 2006. 温室茄子茎直径微变化与作物水分状况的关系. 生态学报, 26: 2516–2522

内蒙古森林编辑委员会. 1984. 内蒙古森林. 北京: 中国林业科学出版社. 430

渠春梅, 韩兴国, 苏波, 等. 2001. 西双版纳片断化热带雨林常绿乔木幼树水分利用效率的边缘效应研究. 植物生态学报, 25: 1–5

司建华, 冯起, 张小由. 2005. 极端干旱区胡杨水势及影响因子研究. 中国沙漠, 25: 505–510

王金山, 哈力克·玉米提, Cyffka B, 等. 2008. 塔里木河下游胡杨林胸径结构及林木分布特征. 植物学通报, 25: 728–733

杨丽, 张秋良, 常金宝. 2006. 胡杨树根系空间分布特性.内蒙古农业大学学报(自然科学版), 27: 15–17

杨小林, 张希明, 单立山, 等. 2008. 塔克拉玛干沙漠腹地塔克拉玛干柽柳根系构筑型研究. 干旱区研究, 25: 659–667

张程, 张明娟, 徐驰, 等. 2007. 宁夏沙湖几种主要荒漠植物成丛性分析. 植物生态学报, 31: 32–39

张道远, 王红玲. 2005. 荒漠区几种克隆植物生长构型的初步研究. 干旱区研究, 22: 219–224

周洪华, 李卫红, 木巴热克·阿尤普, 等. 2012. 荒漠河岸林植物木质部导水与栓塞特征及其对干旱胁迫的响应. 植物生态学报, 36: 19–29

周雅聃, 陈世苹, 宋维民, 等. 2011. 不同降水条件下两种荒漠植物的水分利用策略. 植物生态学报, 35: 789–800

Atklnson C J, Policarpo, Webster M, et a1. 2000. Drought tolerance of clonal Malus determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential. Tree Physio1, 20: 557–563

Callaway R M, Pennings S C, Richards C L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. Ecology, 84: 1115–1128

Chen Y N, Chen Y P, Xu C C, et al. 2010. Effects of ecological of water conveyance on groundwater dynamics and riparian vegetation in the lower reaches of Tarim River, China. Hydrol Process, 24: 170–177

Cutchan M, Sehackel H K A. 1992. Stem water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees (*Prunus domesmtica* L.). J Am Soc Hort Sci, 117: 607–611

Dodd M B, Lauenroth W K, Welker J M. 1998. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. Oecologia, 117: 504–512

Donovan L A, Ehleringer J R. 1994. Water stress and use of summer precipitation in a Great Basin shrub community. Funct Ecol, 8: 289–297

Drake P L, Franks P J. 2003. Water resource partitioning, stem xylem hydraulic properties, and plant water use strategies in a seasonally dry riparian tropical rainforest. Oecologia, 137: 321–329

Ehleringer J R, Phillips S L, Schuster W S F, et al. 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants: Implication for competition and climate change. Oecologica, 88: 430–434

Flanagan L B, Ehleringer J R, Marshall J D. 1992. Differential uptake of summer precipitation and groundwater among occurring trees and shrubs in the southwestern United States. Plant Cell Environ, 15: 831–836

Hao X M, Chen Y N, Li W H, et al. 2010. Hydraulic lift in *Populus euphratica* Oliv from the desert riparian vegetation of the Tarim River Basin. J Arid Environ, 74: 905–911

Jacobsen A L, Brandon P R, Maynard M L, et al. 2009. Plant community water use and invisibility of semi-arid shrublands by woody species in Southern California. Madrono, 56: 213–220

Kizito F, Dragila M, Sene M, et al. 2006. Seasonal soil water variation and root patterns between two semi-arid shrubs co-existing with pearl millet in Senegal, West Africa. J Arid Environ, 67: 436–455

Martens S N, Breshears D D, Meyer C W, et al. 1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. J Veg Sci, 8: 655–664

Meyer K M, Ward D, Wiegand K, et al. 2007. Multi-proxy evidence for competition between savanna woody species. Perspect Plant Ecol, 10: 63–72

Mrema A F, Granhall U. 1997. Sennerby-Forsse plant growth, leaf water potential, nitrogenase activity and nodule anatomy in *Leucaena leucocephala* as affected by water stress and nitrogen availability. Trees-Struct Funct, 12: 42–48

Ohte N, Koba K, Yoshikawa K, et al. 2003. Water utilization of natural and planted trees in the semiarid desert of Inner Mongolia. China Ecol Appl, 13: 337–345

Rodriguez M V, Bertiller M B, Bisigato A. 2007. Are fine roots of both shrubs and perennial grasses able to occupy the upper soil layer? A case study in the arid Patagonian Monte with non-seasonal precipitation. Plant and Soil, 300: 281–288

Simmons M T, Archer S R, Teague W R, et al. 2008. Tree (*Prosopis glandulosa*) effects on grass growth: An experimental assessment of above and below ground interactions in a temperate savanna. J Arid Environ, 72: 314–325

Villagra P E, Giordano C, Alvarez J A, et al. 2011. To be a plant in the desert: Water use strategies and water stress resistance in the Central Monte desert from Argentina. Ecologia Austral, 21: 29–42

Xavier C, Cornelis V L, Denis D, et al. 2001. Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. Ann Bot, 87: 477–483