

# 植物根系水力再分配模型参数分析与尺度转换

王 昆<sup>1 2 3</sup> 刘颖慧<sup>1</sup> 高 琼<sup>1\*</sup> 莫兴国<sup>2</sup>

(1 北京师范大学资源学院 环境演变与自然灾害教育部重点实验室 北京 100875)

(2 中国科学院地理科学与资源研究所 北京 100101) (3 中国科学院研究生院 北京 100049)

**摘 要** 植物根系水力再分配(Hydraulic redistribution)是近几年提出的对植物根系水力提升现象一种更准确的描述。Ryel等(2002)建立的根系水力再分配模型(以下简称Ryel模型)模拟结果表明根系水力再分配是土壤水分动态的一个重要组成部分。该文基于Ryel模型,对模型中涉及的重要参数进行敏感性分析,更准确地阐述参数变化下根系水力再分配模型的行为动态,从而定量分析环境及植物自身等因素对根系水力再分配的影响。Ryel模型时间尺度和土层厚度的设定限制了模型的应用,该文通过参数调整,将模型从时间尺度为小时、土层厚度均一转换到时间尺度为天、土层厚度不等,并应用到内蒙古皇甫川流域。

**关键词** 根系水力再分配 蒸腾 根系分布 尺度转换

## PARAMETER ANALYSIS AND SCALING OF PLANT ROOT HYDRAULIC REDISTRIBUTION MODEL

WANG Kun<sup>1 2 3</sup> LIU Ying-Hui<sup>1</sup> GAO Qiong<sup>1\*</sup> and MO Xing-Guo<sup>2</sup>

(1 MOE Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster, College of Resource Science & Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

(2 Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract Background and Aims** Hydraulic redistribution (HR) is an extension of hydraulic lift. The simulation of hydraulic redistribution done by Ryel *et al.* (2002) indicated that HR is beneficial for transpiration.

**Methods** Based on the Ryel Model, we first conducted a sensitivity analysis by varying critical parameters of the model. We scaled the model for time steps of 1 hour to 1 day and soil from 10 cm to greater thicknesses by adjusting the necessary parameters. The scaled model was then applied to field observations of *Caragana intermedia* in Huangfuchuan Watershed of Inner Mongolia to simulate transpiration with and without HR. Daily changes in transpiration were simulated from April to October in 1998 and 1999.

**Key Results and Conclusions** The ratio of water redistributed by root to transpiration was strongly negative to soil hydraulic conductivity. The ratio also increased when root hydraulic conductivity increased, but gradually approached a limit. Total transpiration with HR increased when root hydraulic conductivity increased  $< 1 \text{ cm} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  and decreased when it increased  $> 1 \text{ cm} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . The result of the scaling indicates that it provides a useful approach to incorporating HR into larger models of soil processes. Total transpiration with HR increased 4.4% more than without HR in 1998, in contrast to total transpiration without HR having increased 2.1% more than with HR. This may be related to high precipitation in 1998.

**Key words** Hydraulic redistribution, Transpiration, Root distribution, Scaling

植物根系水力再分配(Hydraulic redistribution, 简称HR)是近几年提出的对植物根系水力提升(Hydraulic lift)含义的拓展,是对植物根系特殊生理作用的一种更准确的描述。Horton和Har(1998)指出:如果根系水力再分配是普遍存在的,它应当并入竞争作用模型、生态系统过程模型和水分收支中,因为水

力再分配能够影响到个体、群落甚至是生态系统的季节性水分平衡(Caldwell *et al.*, 1998)。已有研究表明即使是去掉地上组织的植物和衰老植物,只要根系保持完整且水合态,水力再分配也是存在的(Leffler *et al.*, 2005)。而这一现象的存在对于植物水分利用、矿物质营养吸收、根系寿命和植物生存竞

争等都有极为明显的意义(Richards & Caldwell, 1987; Caldwell & Richards, 1989; Schulze *et al.*, 1998; Dawson, 1993; 樊小林等, 1995, 1996; Smart *et al.*, 2005)。HR 的数量和作用受多个因子的控制, 包括土根系统中各点的土壤水势梯度、植物体中水流相对阻力、土壤水分导度以及根系空间分布等(Meinzer *et al.*, 2004; Zou *et al.*, 2005)。迄今为止, 有关根系水力再分配的实验研究开展较多, 且已经从多方面证实根系水力再分配在植物中是普遍存在的, 但模型方面研究较少。迄今为止, 较为典型的根系水力再分配模型是 Ryel 等(2002)建立的, Brooks 等(2006)通过模型模拟研究了 HR 的季节性变化, 出现时间和数量显著地受到土壤水势差异变化和植物地上部分水分需求的限制。Lee 等(2005)在大气环流模型中增加了根系水力再分配, 将植物根系功能和气候因素建立了直接联系。目前应用模型研究根系水力再分配在生态水文过程、大气环流模型等中的作用很重要。我们以 Ryel 等(2002)建立的模型为基础, 对模型中涉及的部分土壤物理属性和根系等方面的参数进行了敏感性分析, 对根系水力再分配的作用机制有了更进一步认识, 模型的尺度转换对大尺度上的生态水文以及农业、种植业等学科研究有重要意义。

### 1 模型简介

Ryel 等建立了模拟土壤水分含量垂直变化的一维模型(简称 Ryel 模型)(Ryel *et al.*, 2002)。模型假定土层的水分含量变化主要由垂直不饱和水流、根系水力再分配、植物蒸腾引起, 土柱由具有一致厚度的土层组成, 水分沿不同土层间运动, 每一层中水分含量变化如公式(1)所示:

$$\frac{dW_i}{dt} = F_i + H_i - E_i \quad (1)$$

式中:  $W_i$  是第  $i$  层的储水量,  $t$  是时间,  $F_i$  是进入第  $i$  层的净不饱和水流量,  $H_i$  是根系再分配到第  $i$  层的净水量,  $E_i$  是第  $i$  层的蒸腾失水量, 降水只在地表一层中考虑。

不饱和水流量计算遵循达西定律修订公式(2), 其中土壤非饱和导水率和土壤水分特征曲线根据 van Genuchten(1980)的计算公式(3)(4)(5)。

$$F_i = K(\theta_i) \left[ \frac{d\theta_i}{dz} + 1 \right] \quad (2)$$

$$K(\theta_i) = K_s S_i^{0.5} \left[ 1 - (1 - S_i^{1/m})^m \right] \quad (3)$$

$$S_i = \frac{\theta_i - \theta_r}{\theta_s - \theta_r} \quad (4)$$

$$\theta_i = \frac{\theta_s - \theta_r}{[1 + |\alpha\phi_i|^n]^m} \quad (5)$$

式中:  $K(\theta_i)$  是第  $i$  层土壤的非饱和导水率,  $z$  是垂直厚度,  $K_s$  是土壤饱和导水率,  $S_i$  是第  $i$  层的相对饱和度,  $\theta_s$  和  $\theta_r$  分别是饱和容积含水量和残余容积含水量,  $\theta_i$  和  $\phi_i$  分别是第  $i$  层土壤容积含水量和土壤水势,  $\alpha$  和  $n$  是基于土壤属性的参数,  $m = 1 - 1/n$ 。

土层间根系水力再分配水量是基于土壤水势的差异来计算的, 假定水分总是从土壤较湿的一层移至较干的一层且根系水力再分配现象只发生在植物蒸腾微弱时(主要是夜间), 再分配到第  $i$  层的水量可以表示为公式(6):

$$H_i = C_{RT} \sum_j (\phi_j - \phi_i) \max(c_i, c_j) \frac{R_i R_j}{1 - R_x} D_{tran} \quad (6)$$

$$R_x = \begin{cases} R_i & \text{when } \theta_i > \theta_j \\ R_j & \text{when } \theta_j > \theta_i \end{cases} \quad (7)$$

式中:  $C_{RT}$  是整个活跃根系的最大径向根际导度;  $Q_j$  和  $\phi_j$  分别是第  $j$  层土壤容积含水量和土壤水势;  $c_i$ 、 $c_j$  分别是第  $i$  和  $j$  层的基于土壤水势而影响根基导度的一个因子;  $R_i$  和  $R_j$  分别是第  $i$  和  $j$  层的活性根系比例(所有  $R_i$ 、 $R_j$  均小于 0.5);  $D_{tran}$  是植物蒸腾时调控根系水力再分配的一个因子, 在夜间蒸腾较小时取做 1, 反之白天取做 0, 如果考虑白天蒸腾受到气孔导度限制的情况下会发生根系水力再分配, 这一取值可以修订。

相对根际导度  $c_i$  是土壤水势的一个经验关系函数(公式(8))。

$$c_i = \frac{1}{1 + (\frac{\phi_i}{\phi_{50}})^b} \quad (8)$$

式中:  $\phi_{50}$  是相对根际导度降至 50% 时的土壤水势,  $b$  是一个经验常数。

每一层的蒸腾损失量  $E_i$  为:

$$E_i = E_{RT, \max} c_i R_i \quad (9)$$

式中:  $E_{RT, \max}$  是整个冠层的最大蒸腾速率。

模型验证分析结果表明, Ryel 模型能够较好模拟考虑根系水力再分配与否对植物三齿蒿(*Artemisia tridentata*)蒸腾的影响, 合理评估根系水力再分配现象对植物生理、土壤水分动态的意义, 对生态水文研究有推动作用。

将 Ryel 模型实现, 模型中涉及的参数如表 1 所示, 根系分布采用当地实测数据, 方法是使用 MATLAB 软件将实际根系分布图像读入后提取有关数值, 将 160 cm 土层自上而下按 10 cm 一层进行划分,

得到每一层的根系分布密度,分别为 0.218、0.224、0.075、0.069、0.057、0.046、0.029、0.034、0.034、0.046、0.023、0.034、0.024、0.023、0.035 和 0.029。其中土壤水分特征曲线中两个参数和文献中提供的初始值不能吻合,故采用原文中有关容积含水量和土壤水势对应图中的数据重新拟合了参数  $\alpha$  与  $n_0$ 。模型实现模拟了 100 d 内日蒸腾速率的变化情况,实现结果与原模型结果对比如图 1。不考虑根系水力再分配时,总蒸腾量为 30.71 cm,考虑根系水力再

分配时,100 d 内总蒸腾量为 31.80 cm,增加了 3.5% (Ryel *et al.*, 2002) 相比之下模型实现结果是:不考虑根系水力再分配时,总蒸腾量为 29.03 cm,考虑根系水力再分配时,100 d 内总蒸腾量为 30.09 cm,增加了 3.65%。原文章结果是在第 187 d 时差异最大,考虑 HR 时要比不考虑 HR 多 20.5%,而模型实现的模拟结果是第 185 d 时差异最大,考虑 HR 时要比不考虑 HR 多 18.7%。从图中看到模型输出和原文章结果稍有差异,但大致相同。分析整个实现过

表 1 模型中的参数  
Table 1 Parameters of the model

参数名称 Parameters	符号 Symbol	数值 Value	单位 Unit
饱和容积含水量 Volumetric soil water content at saturation	$\theta_s$	0.5	$\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$
剩余容积含水量 Residual volumetric soil water content	$\theta_r$	0.02	$\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$
土壤饱和导水率 Soil hydraulic conductivity	$K_s$	0.247	$\text{cm} \cdot \text{h}^{-1}$
全部活跃根系的最大径向导度 Root conductivity for water for all roots	$C_{RT}$	0.097	$\text{cm} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$
根系导度降至 50% 时的土壤水势 Soil $\psi$ /water potential where root conductivity reduced by 50%	$\psi_{50}$	-1.0	MPa
最大蒸腾速率 Maximum transpiration rate	$E_{RT \max}$	1	$\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$
形状指数 Shaping parameter	$b$	3.22	
土壤水分特征曲线拟合参数 Fitting parameter for soil water retention curve	$a$	0.001 851	$\text{cm}^{-1}$
土壤水分特征曲线拟合参数 Fitting parameter for soil water retention curve	$n$	1.429 2	

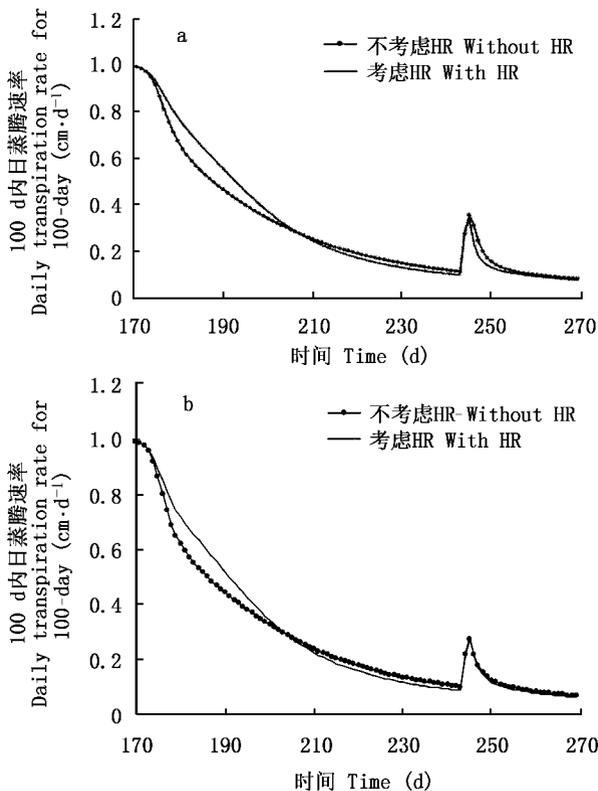


图 1 100 d 内日蒸腾变化模拟

Fig.1 Daily transpiration simulated for 100-day

a 图摘自 Ryel 等(2002), b 图是本文的结果 a cited from Ryel *et al.* (2002), b is the results of paper

程,出现差异的原因有两个:一是自己拟合的参数存在误差,二是根系分布图的读取有误差。但是整体来看,模型实现结果与原模型结果非常接近,研究工作可以此为基础进行。

## 2 模型参数分析

模型涉及了土壤物理和植物自身等方面的大量参数(表 1),Ryel 等已经将根系分布对 HR 的影响作了分析,本文分别针对土壤饱和导水率( $\text{cm} \cdot \text{h}^{-1}$ )和根系导水率( $\text{cm} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )设置梯度 0.097、0.2、0.5、0.8、1、1.5、2、2.5、3、3.5、5 和 0.247、0.5、1、2、4、6、8、10 进行敏感性分析。根系导水率主要受土壤阻力、根-土界面阻力和根阻力等的影响,而任何影响土壤孔隙大小和形状的因素都会影响土壤饱和导水率。模拟 100 d 内总蒸腾量(图 2a,图 3a)和再分配水量与总蒸腾量的比值(图 2b,图 3b)。

100 d 内考虑根系水力再分配时总蒸腾量在活跃根系导水率小于  $1 \text{ cm} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  的范围内随着根系导水率的增加而增大,但当根系导水率大于  $1 \text{ cm} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  时,随着活跃根系导水率的增加而减小(图 2a),这是因为根系导水率较小时,根系水力再分配的考虑能够弥补水分吸收和传输的速度,但导水率一旦较大,水分吸收和传输都很快,使得土壤

水分分布比较均匀,根系水力再分配受到限制,同时土壤水较快被利用,但土壤水分含量有限,植物蒸腾便受到限制,总蒸腾量在一段时间内减小。正如图 2b,再分配水分与蒸腾量的比值随着根系导水率的增加逐渐增大,一旦根系导水率增大到一定值,二者的比值就趋于平缓,因为蒸腾和水力再分配同时都受到了土壤水分的限制。

100 d 内考虑根系水力再分配时总蒸腾量与不考虑时的值都是随着饱和导水率的增加而增大,总蒸腾量与饱和导水率成正相关关系,且二者变化率非常相近(图 3a),说明根系水力再分配考虑与否时蒸腾受土壤导水率影响相似。图 3b 揭示了水力再分配水量与蒸腾量比值与土壤导水率有较强的负相关关系,饱和导水率的增大导致土壤水分运动中不饱和水流部分在增加,从而使得土壤各层水分分布相对更加均匀,减小了根系水力再分配的影响。

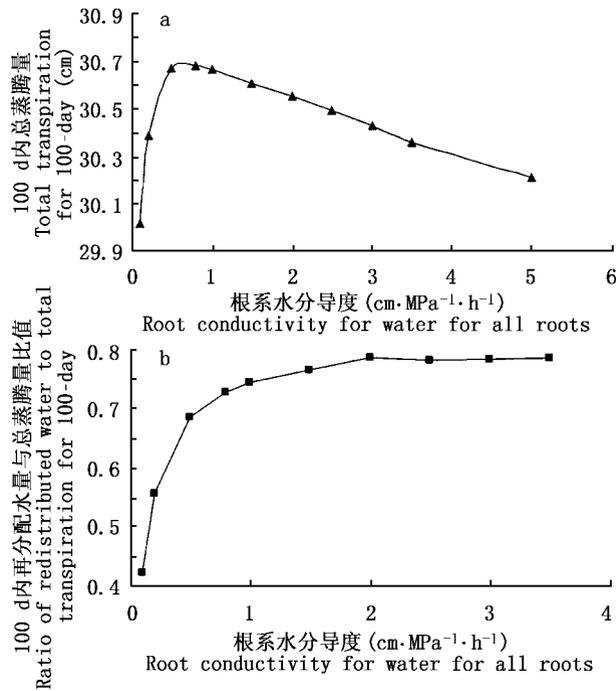


图 2 100 d 内总蒸腾量以及水力再分配水量与总蒸腾量比值随根系导水率的变化

Fig.2 Total transpiration and ratio of water redistributed by roots to total transpiration for 100-day with root water conductance

### 3 模型尺度转换

生态学研究常常涉及不同的时空尺度,而且现代遥感及地理信息系统技术的发展也使得多尺度问题得以解决。其中尺度转换(Scaling,也称尺度推绎)是解决跨尺度问题的一个重要途径(韩文轩和方

精云,2003)。尺度转换就是跨越不同尺度的辨识、推断、预测或推绎(吕一河和傅伯杰,2001),包括尺度上推(Scaling-up)和尺度下推(Scaling-down),可以通过控制模型的粒度和幅度来实现(King,1990)。

在一个尺度上重要的参数和过程在另一个尺度上往往会变得不重要或不确定,并且在更大的分辨率下考虑时空数据时经常会丢掉一定的信息。所以在一个尺度上获得的参数或者研究结论,在应用到不同尺度的同一问题时,需要谨慎使用并在必要时进行尺度转换。事实上,Ryel模型的尺度在应用到较大的生态系统时,会产生两方面的问题:一方面土层厚度的分配与实际研究选取不一致,太多的土层分布和较小的时间尺度会导致计算量大、浪费时间;另一方面气象站提供的气象数据一般以天为时间尺度,增加了模型验证的难度。

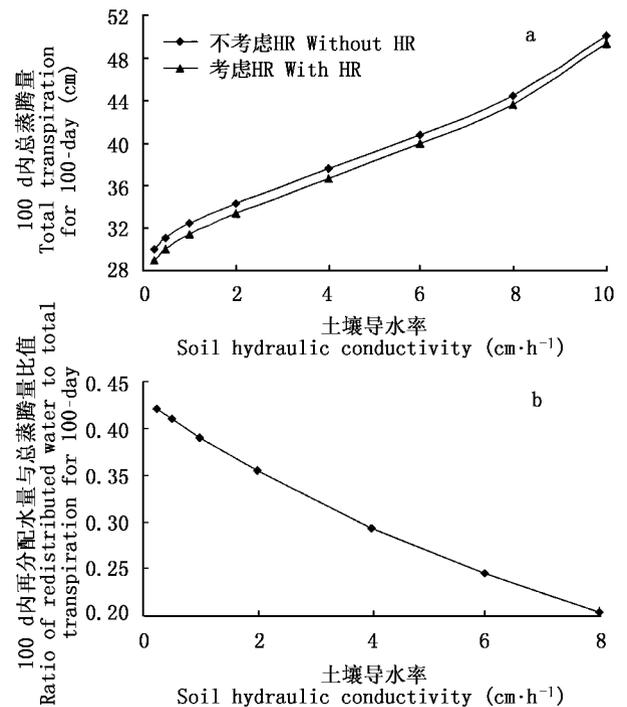


图 3 100 d 内总蒸腾量以及水力再分配水量与总蒸腾量比值随根系导水率的变化

Fig.3 Total transpiration and ratio of water redistributed by roots to total transpiration for 100-day with root water conductance

#### 3.1 模型尺度转换

根据模型中参数的意义,针对模型尺度的变化对模型中参数进行了以下调整:

将经过尺度转换后模型输出的 4 层土壤容积含水量、土壤水势和蒸腾量与观测值比较(图 4)。从图形看,大部分点均匀分布在直线  $x = y$  两侧,但是还存在个别点偏离了直线  $x = y$ ,例如土壤水势和日

表2 模型尺度转换时参数变化  
Table 2 Parameter changes when scaling

参数名称 Parameters	原模型 Model	尺度转换后 Scaling
饱和水分导度 Soil hydraulic conductivity	0.247 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$	$0.247 \times 24 \text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$
根系的最大水分导度 Root conductivity for water for all roots	0.097 $\text{cm}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$	$0.097 \times 24 \text{ cm}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$
最大蒸腾速率 Maximum transpiration rate	1/24 $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$	1 $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$
根系水力再分配调节系数 Multiplier for day (1) or night (0)	$K(10 \text{ h})\sim\alpha(14 \text{ h})$	10/24

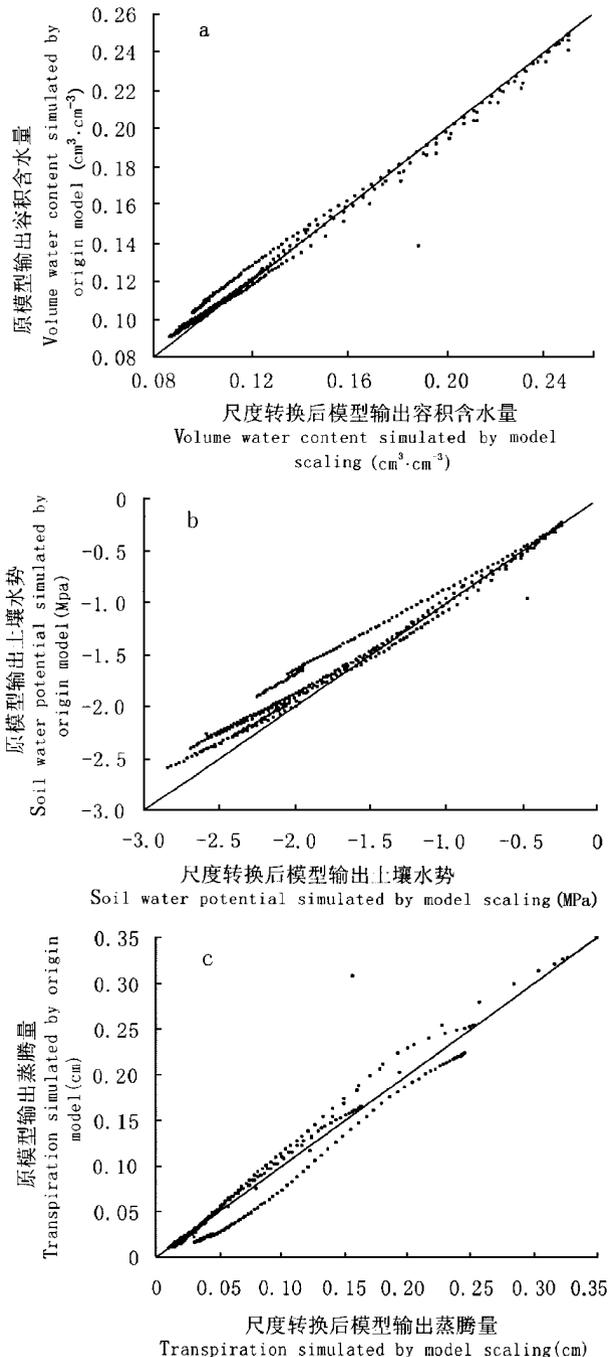


图4 以天为时间尺度、不同厚度4个土层100 d的容积含水量、土壤水势与日蒸腾对比

Fig.4 Daily volume water content, soil water potential and daily transpiration for four different thicknesses of soil layers

蒸腾变化值偏离的较多,这可能是因为模型中有关参数不存在明显的线性关系。同时模型自身机理是基于:一个小时内,一个土层内的水可以再分配到其它任何一层,只要存在水势梯度,当时间尺度变为一天时,模型的计算方程还有待于更为合理的改进。原模型不考虑根系水力再分配时100 d内总蒸腾量是29.03 cm,考虑根系水力再分配时是30.09 cm,增加3.65%;转换后不考虑根系水力再分配时总蒸腾量是27.95,考虑根系水力再分配时是28.97,增加3.65%;在SPSS软件中验证模型尺度转换前后输出的3个变量值是显著相关的,相关系数在置信度为0.01水平可达90%以上。

### 3.2 模型尺度转换后的应用

模型应用到内蒙古皇甫川流域五分地沟实验区,实验材料是柠条(*Caragana intermedia*)柠条林地的地上部分主要特征,平均高度142 cm(杨劭等,2002),气象数据为研究区内沙圪堵气象站1981到2000年连续20年的逐日气象数据,包括降水量、平均气温、最低气温、最高气温、平均风速和相对湿度等。植物叶面积指数、根系分布、气孔导度、土壤持水、导水等过程模拟采用贾海坤等(2005)的有关结果,图5中所示的分别是1998和1999年两年生长季月蒸腾量的模拟值和实测值(杨劭等,2002;高清竹,2003)结果较好。

模型分别模拟了1998(图6a)和1999年(图6b)4到10月的柠条蒸腾日变化。根据叶面积指数的计算,研究区1998年从进入展叶期到落叶期结束时间要长于1999年,开始的时间早9天,结束的时间晚16天。对于1998年来说,全年总蒸腾量考虑比不考虑增加4.4%;1999年总蒸腾量不考虑比考虑增加2.1%;同样考虑根系水力再分配现象情况下,1998年柠条总蒸腾受水力再分配影响是正面的,但1999年却没有明显正面效应。总蒸腾量1998年要远远高于1999年,这是因为1998年是丰水年,而1999年是欠水年。从图6中变化趋势看,无论是1998年,还是1999年,考虑根系水力再分配与否时

日蒸腾量变化差异不是特别明显,但是1998年日蒸腾量变化波动很大,这与降雨量的不均匀性有关。

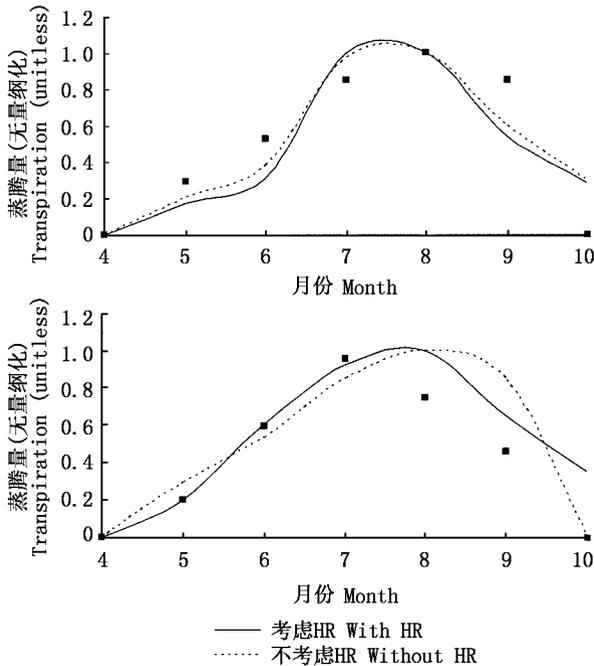


图5 1998和1999年生长季模拟与实测月蒸腾量  
Fig.5 Simulated monthly transpiration in 1998's and 1999's growing season

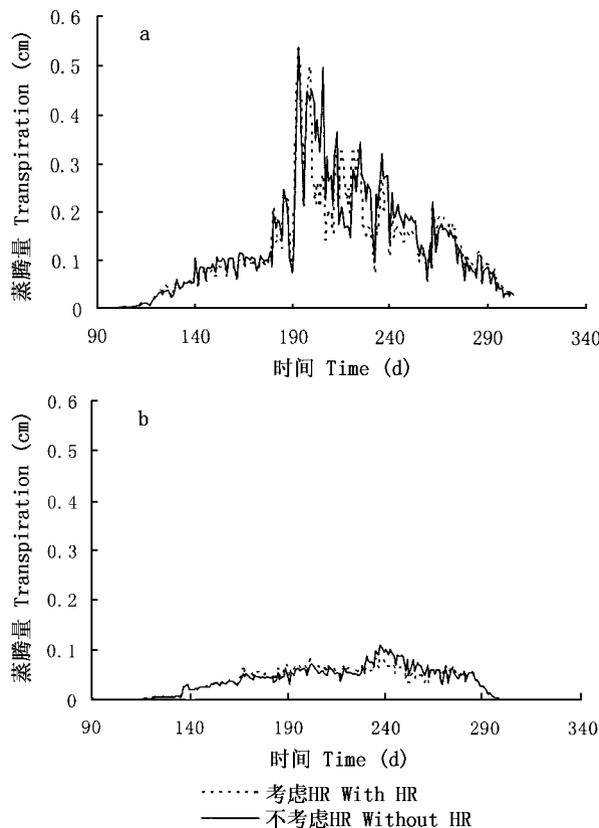


图6 模型模拟1998和1999年4到10月蒸腾日变化  
Fig.6 Simulated daily transpiration from April to October in 1998 and 1999

### 4 结论

对于根系水力再分配模型参数的敏感性分析较清楚地定量分析了几个参数对于根系水力再分配作用的影响:1)根系导水率的变化以1作为界限,小于1时总蒸腾量随着根系导水率的增加而增大,大于1则反之;2)根系水力再分配水量与蒸腾量的比值和土壤导水率有较明显的负相关关系。同时模型的尺度转换为应用到较大尺度的过程模型中提供了条件。本文还存在不足,模型尺度转换方法的线性处理对结果有一定影响,对根系水力再分配的机制及其模型机理性的探讨探究可以弥补这方面的缺陷。

### 参考文献

Brooks JR, Meinzer FC, Warren JM, Domec JC, Coulombe R (2006). Hydraulic redistribution in a Douglas-fir forest: lessons from system manipulations. *Plant, Cell and Environment*, 29, 138 – 150.

Caldwell MM, Dawson TE, Richards JH (1998). Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 113, 151 – 161.

Caldwell MM, Richards JH (1989). Hydraulic lift water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, 79, 1 – 5.

Dawson TE (1993). Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, 95, 565 – 574.

Fan XL (樊小林), Shi WG (石卫国), Cao XH (曹新华) (1995). Hydraulic lift and its effect on soil water potential and nutrient availability. I. Hydraulic lift of millet and the effect of HL and root absorption on soil water content. *Journal of Soil and Water Conservation (水土保持学报)*, 9(4), 36 – 42. (in Chinese with English abstract)

Fan XL (樊小林), Cao XH (曹新华), Guo LB (郭立斌), Qin FL (秦芳玲) (1996). Hydraulic lift and its effect on soil water potential and nutrient availability. II. Effect of the interaction of soil water and nutrient and hydraulic lift on the plant growth. *Journal of Soil Erosion and Soil and Water Conservation (土壤侵蚀与水土保持学报)*, 2(4), 71 – 76. (in Chinese with English abstract)

Gao QZ (高清竹) (2003). *Land Use Security Pattern for Farming-Pastoral Zone of North China, a Case Study at Changchuan Watershed (农牧交错带长川流域土地利用安全格局研究)*. PhD dissertation, Beijing Normal University, Beijing, 19 – 51. (in Chinese with English abstract)

Han WX (韩文轩), Fang JY (方精云) (2003). Allometry and its application in ecological scaling. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis (北京大学学报(自然科学版))*, 39, 583 – 593. (in Chinese with English abstract)

- Horton JL, Hart SC (1998). Hydraulic lift—a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 232 – 235.
- Jia HK (贾海坤), Liu YH (刘颖慧), Xu X (徐霞), Wang K (王昆), Gao Q (高琼) (2005). Intermedia woodland in Huangfuchuan watershed: relationships among slope, aspect, plant density and soil water content. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 910 – 917. (in Chinese with English abstract)
- King AW (1990). Translating models across scales in the landscape. In: Turner MG, Gardner RH eds. *Quantitative Methods in Landscape Ecology, Ecological Studies*. Springer, New York, 82, 479 – 517.
- Lee JE, Oliveira RS, Dawson TE, Fung I (2005). Root functioning modifies seasonal climate. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 17576 – 17581.
- Leffler AJ, Peek MS, Ryel RJ, Ivans CY, Caldwell MM (2005). Hydraulic redistribution through the root systems of senesced plants. *Ecology*, 86, 633 – 642.
- Lü YH (吕一河), Fu BJ (傅伯杰) (2001). Ecological scale and scaling. *Acta Ecologia Sinica* (生态学报), 21, 2096 – 2105. (in Chinese with English abstract)
- 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.
- 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.
- Schulze ED, Caldwell MM, Canadell J, Mooney HA, Jackson RB, Parson D, Scholes R, Sala OE, Trimbom P (1998). Downward flux of water through roots (i. e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia*, 115, 460 – 462.
- Smart DR, Carlisle E, Goebel M, Núñez BA (2005). Transverse hydraulic redistribution by a grapevine. *Plant, Cell and Environment*, 28, 157 – 166.
- van Genuchten MT (1980). A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soil. *Soil Science Society of America Journal*, 44, 892 – 898.
- Yang J (杨劭), Gao QZ (高清竹), Li GQ (李国强), He LH (何立环), Jin ZP (金争平), Wang ZW (王正文) (2002). A study on the water ecology of dominant artificial shrubs in Huangfuchuan watershed. *Journal of Natural Resources* (自然资源学报), 17, 87 – 94. (in Chinese with English abstract)
- Zou CB, Barnes PW, Archer S, McMurtry CR (2005). Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree-shrub clusters. *Oecologia*, 145, 32 – 40.