

DOI: 10.5846/stxb202104231074

张进如, 闫晓俊, 贾林巧, 范爱连, 王雪, 陈廷廷, 陈光水. 亚热带天然常绿阔叶林林下 9 种灌木细根形态和 C、N 化学计量特征. 生态学报, 2022, 42(9): 3716-3726.

Zhang J R, Yan X J, Jia L Q, Fan A L, Wang X, Chen T T, Chen G S. Morphology and C and N stoichiometry traits of fine roots of nine understory shrubs in subtropical natural evergreen broad-leaved forest. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3716-3726.

亚热带天然常绿阔叶林林下 9 种灌木细根形态和 C、N 化学计量特征

张进如^{1,2}, 闫晓俊^{1,2}, 贾林巧^{1,2}, 范爱连^{1,2}, 王雪^{1,2}, 陈廷廷^{1,2}, 陈光水^{1,2,*}

1 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

2 福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

摘要: 林下灌木是亚热带常绿阔叶林重要的组成部分, 但林下灌木细根功能性状变异规律及地下生态策略仍不清楚。以福建建瓯万木林自然保护区内 9 种灌木为研究对象, 对细根直径、根长、比根长、组织密度、碳浓度和氮浓度 6 个细根性状进行研究, 采用序级划分法, 分析不同树种细根性状序级间的变化特征、常绿和落叶灌木细根性状之间的差异、不同序级细根性状之间的关系以及细根性状变异维度。结果表明: 树种和序级对 9 种灌木细根形态和化学性质有显著影响。直径、根长、根组织密度随着序级的增加而逐渐增加, 比根长和氮浓度逐渐减小, 碳浓度在序级间的变化趋势不一, 未表现出明显的规律。落叶灌木细根直径、根长和氮浓度均显著高于常绿灌木, 碳浓度和组织密度显著低于常绿灌木, 表明与常绿灌木相比落叶灌木更偏向于资源获取型生态策略, 常绿灌木则更偏向于保守型策略。灌木细根在不同序级间的直径与比根长、组织密度、氮浓度与组织密度有较强的相关性, 细根其他性状间的关系并不密切或因序级而异。主成分分析结果表明灌木细根性状变异沿一个主成分轴发生变异, 该轴表示灌木细根的资源获取和保守的权衡策略。

关键词: 灌木; 细根功能性状; 序级; 常绿阔叶林; 常绿灌木; 落叶灌木

Morphology and C and N stoichiometry traits of fine roots of nine understory shrubs in subtropical natural evergreen broad-leaved forest

ZHANG Jinru^{1,2}, YAN Xiaojun^{1,2}, JIA Linqiao^{1,2}, FAN Ailian^{1,2}, WANG Xue^{1,2}, CHEN Tingting^{1,2}, CHEN Guangshui^{1,2,*}

1 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-Geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Undergrowth shrub is an important component of subtropical evergreen broad-leaved forest, but the variation of fine root functional traits and the underground ecological strategy of undergrowth shrubs are still unclear. In this study, the characteristics of fine root diameter, root length, specific root length, tissue density, carbon concentration and nitrogen concentration of nine shrubs in Wanmulin Nature Reserve of Jian 'ou, Fujian Province were studied. We analyzed the variation of the functional trait of fine roots in root orders, the difference between the root traits of evergreen and deciduous shrubs, and the correlation between the morphology and chemical characters of fine roots in different root orders. Then we used principal component analysis to explore the variation dimension of fine root functional traits. The results showed that tree species and orders had significant effects on the morphology and chemical properties of the fine roots of the nine shrubs. The root diameter, root length and tissue density increased gradually with the increase of the root order, the specific root

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (31830014); 国家自然科学基金优秀青年基金项目 (31422012)

收稿日期: 2021-04-23; **网络出版日期:** 2022-01-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gshuichen@163.com

length and nitrogen concentration decreased gradually. There is no consistent pattern of change in carbon concentration. The fine root diameter, root length and nitrogen concentration of the first order root of deciduous shrubs were higher than that of evergreen shrubs, and the carbon concentration and tissue density were lower than that of evergreen shrubs, indicating that deciduous shrubs were more inclined to resource acquisition strategy than evergreen shrubs, while evergreen shrubs were more inclined to conservative strategy. In this study, there was a strong correlation between root diameter, specific root length and tissue density. The relationship of nitrogen concentration and tissue density of fine root was also strong. The relationships between other characters of fine root were not close or differed between root orders. The principal component analysis results showed that the variation of shrub root traits varies along a principal component axis, which represents the trade-off between resource acquisition and conservation strategy of shrub roots.

Key Words: shrub; fine root functional trait; root order; evergreen broad-leaved forest; evergreen shrub; deciduous shrub

细根是植物根系最活跃的动态和代谢组织,在植物和生态系统功能中起着重要的作用,包括吸收土壤水分和养分、物理固定、资源储存、营养物质生产等^[1]。细根对植物生长和生态系统过程的影响在很大程度上是由一系列细根功能性状决定,包括根系形态如:根直径(AD)、比根长(SRL)、根长(RL)和根组织密度(RTD),根化学物质如:根组织碳(RCC)、根氮浓度(RNC)和根磷浓度(RPC),根结构(如分枝强度和分枝比)以及菌根组合^[2]。细根功能性状是植物在进化过程中与环境相互作用所形成的,既响应外界环境的变化,也影响生态系统过程,决定细根养分吸收、生长与存活,反应了进化史、地理环境和生态系统过程之间的权衡^[3]。越来越多的研究分析细根功能性状特征,并进而探究地下根系的生理生态特征^[4-8]。木本植物根系在发育过程中形成了不同的分支结构,是由各个根序构成的复杂分枝系统,细根形态和功能在不同序级之间存在明显的变异。传统的生态学研究将直径为 1—2mm 的根认为是寿命短的吸收根,而很少考虑细根内部功能的异质性^[9-11]。根据根的分支顺序来表征根的特征已被认为一种识别根系功能差异的有用方法^[12-13],越来越多的学者采用序级划分的方法开展细根功能性状的研究^[14-16]。

目前关于森林植物细根功能性状的研究国内外已有较多的开展,但几乎都集中于冠层树种^[17-19],而对于林下弱光环境中的灌木植物细根对环境的适应性的研究尚且不足。灌木是森林生态系统中不可或缺的一个重要层次,其根系在森林生态系统碳循环、养分循环、群落动态,以及土壤的形成和结构稳定性等方面发挥巨大的作用^[20]。目前对森林生态系统中灌木在环境中的适应和性状表现已有研究,但人们对森林灌木地上特征关注较多,如 Palmroth 等^[21]对氮添加对瑞典北部针叶林灌木叶功能性状影响的研究,Luo 等、曹嘉瑜等、路兴慧等^[22-24]对中国不同森林生态系统中灌木地上部功能性状及生物量分布的研究。而在已有的基于灌木细根的研究中,大多数是针对灌木细根对氮沉降、光照、二氧化碳等的响应^[25-27]、沙生灌木细根生物量分布和细根动态^[28]、以及高原、河谷灌木细根特征及分布等方面研究^[29-32],缺乏针对于亚热带森林生态系统中灌木细根基本特征的研究。

亚热带常绿阔叶林物种多样性丰富,处于不同生态位的植物具有多样的适应性状,从而形成了复杂的群落结构。最近关于植物在林下层弱光环境中的适应已开展许多研究,如关于植物耐阴性状组合的碳获取和胁迫耐受假说^[33],生物量分配^[34],以及不同光环境的表型可塑性^[35]等方面研究,然而在上层常绿阔叶树种遮光的环境中灌木细根如何表现尚不清楚。细根直径是根系性状的重要指标,不同的细根直径具有不同的解剖结构和生理功能^[36],根长度是衡量养分和水分吸收能力的重要指标,总根长能反映细根的空间养分捕获能力。比根长是指单位干质量细根总长度,反应细根投入产出关系,比根长越大,细根对水分和养分的吸收效率越高。细根组织密度可表示木质化中柱与薄壁皮层组织之间比例^[37],影响细根的营养吸收速率。细根碳含量与细根周转有密切联系,细根木质化程度越高,碳含量越高,分解速率越慢。根氮浓度与细根呼吸有密切关系,反应细根的生理代谢能力。这些指标直接影响细根吸收和运输水分、养分的能力,是反应根系功能的重要特征,能够指示细根对环境的适应^[36]。因此本研究选取这 6 个指标,以亚热带常绿阔叶林林下 9 种常见灌木为研究对象(表 1),重点探究常绿阔叶林下灌木的细根形态和碳(C)、氮(N)含量特征及其相关关系。可为

了解常绿阔叶林灌木细根形态化学特征提供数据支撑、为理解灌木在维持森林生态系统多样性的重大作用以及不同植物的地下生态策略提供科学帮助。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于福建省北部,武夷山东南侧建瓯市房道镇的万木林自然保护区,地理位置处于北纬 27°03'N,东经 118°09'E,最高峰海拔 556 m,相对高差 322 m,面积 189 hm²。主山脊南北走向,山坡下陡上缓。气候为亚热带湿润季风气候,多年平均气温 18.8℃,多年平均降雨量 1663.8 mm,多年平均蒸发量 1466 mm,降水以 4 月至 6 月居多,相对湿度 81%,无霜期有 277 d。地貌类型为东南低山丘陵,地带性土壤为红壤和黄壤,土壤质地疏松、呈微酸性。植被类型为中亚热带常绿阔叶林,樟科(Luraceae)、木兰科(Magnoliaceae)、壳斗科(Fagaceae)、杜英科(Elaeocarpaceae)、山茶科(Theaceae)、冬青科(Aquifoliaceae)、山矾科(Symplocaceae)和金缕梅科(Hamamelidaceae)等为该地区主要科。

1.2 细根采样与形态化学指标测定

2018 年 7 月,在万木林自然保护区天然常绿阔叶林内的典型地段选择 9 种灌木树种(见表 1),进行细根采样。该常绿阔叶林群落乔木层优势显著,林分郁闭度较高,平均树高 13.4 m,平均胸径 14.6 cm,主要优势树种有木荷、罗浮栲、虎皮楠等^[38]。采样时每种灌木选取地径和株高相近的 3 棵,根据 Guo 等^[14]的根系取样方法,在贴近灌木基茎一侧挖取一个长、宽、高分别是 20 cm、20 cm 和 20 cm 的土块,挑选土块里所有的根段,放入自封袋中,快速回到实验室冷藏。依据 Pregitzer 等^[12]的根序分级方法进行细根分级与处理,对于一个完整根系,根尖为一级根,分叉成两个一级根的根被认为是二级根,以此类推到 5 级根。处理好的根系做好标记并放入冷藏箱中保存,用于后续的形态和化学分析。

用数字化扫描仪 Espon scanner 对各个序级的细根进行 3 次重复扫描,扫描后的细根样品在 65℃ 下烘干后称重。使用 Win RHIZO (Pro 2005b) 软件分析细根形态指标,确定根系直径、体积、总根长、根数量,比根长、组织密度、平均根长通过以下公式计算得出,细根烘干后研磨成细粉,取 8—10 mg 包样并用元素分析仪 Elemental Varietal III 测定 1—5 序级根的碳氮含量。

细根形态指标计算公式如下^[39]:

$$\text{细根比根长 (m/g)} = \text{根长 (m)} / \text{细根干重 (g)}$$

$$\text{细根组织密度 (g/cm}^3\text{)} = \text{细根干重 (g)} / \text{细根体积 (cm}^3\text{)}$$

$$\text{平均根长 (cm)} = \text{总根长 (cm)} / \text{细根数量}$$

表 1 万木林自然保护区内 9 种灌木的树种名称、科和生活型

Table 1 Nine shrub tree species, family and life form studied in Wanmulin Nature Reserve

编号 Number	树种名称 Species	科 Family	生活型 Life form
1	刺毛杜鹃 <i>Rhododendron championiae</i>	杜鹃花科 Ericaceae	常绿灌木
2	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	常绿灌木
3	短尾越桔 <i>Vaccinium carlesii</i>	杜鹃花科 Ericaceae	常绿灌木
4	蝴蝶戏珠 <i>Viburnum plicatum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	落叶灌木
5	乌饭 <i>Vaccinium bracteatum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	常绿灌木
6	矩圆叶鼠刺 <i>Itea oblonga</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	常绿灌木
7	毛冬青 <i>Ilex pubescens</i>	冬青科 Aquifoliaceae	常绿灌木
8	青灰叶下珠 <i>Phyllanthus glaucus</i>	大戟科 Euphorbiaceae	落叶灌木
9	长叶荚蒾 <i>Viburnum lancifolium</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	落叶灌木

1.3 数据处理

采用混合线性模型分析树种、序级、生活型以及树种和序级、生活型和序级之间的交互作用对细根形态功能性状的影响,并用 Bonferroni 检验常绿灌木和落叶灌木对细根功能性状影响的差异性。利用 Pearson 相关分析方法分析不同序级细根形态功能性状和灌木细根 C、N 分布格局之间的相关性,在 SPSS 软件中对总序级的各功能性状做主成分分析。图中数据为平均值 $\pm$ 标准差。数据统计分析使用 SPSS 24.0 软件,并在 Origin 2018 中进行绘图。

2 结果与分析

2.1 不同树种细根形态和 C、N 浓度随序级变化特征

如图 1,本研究中 9 种灌木细根直径、单根长均随序级的增加而增加,比根长则逐渐降低。除刺毛杜鹃、杜茎山外、蝴蝶戏珠和青灰下叶珠二级根组织密度最低外,其他树种细根组织密度基本上呈现随着序级增加而增加。细根碳浓度在序级间的变化不一,未表现出明显的规律。除毛冬青 4、5 序级氮浓度高于 3 级根外,其余灌木细根氮浓度随序级的增加而呈减少。9 种灌木细根平均直径的变化范围在 0.324—2.156 mm,平均根长为 0.460—25.351 cm,比根长为 0.439—73.494 m/g,根组织密度为 0.255—0.768 g/cm³,根碳浓度为 406.497—451.918 g/kg,根氮浓度为 5.598—13.280 g/kg。混合线性分析结果(表 2)表明树种、序级以及树种和序级的交互作用对细根 6 个性状均具有极显著的影响($P<0.01$)。

表 2 树种、序级、生活型及其交互作用对灌木细根功能性状的影响

Table 2 Effects of tree species, root order, life form and their interaction on functional traits of shrub fine roots

变异来源 Source of variation	平均根直径 Average root diameter		根长 Root length		比根长 Specific root length		根组织密度 Root tissue density		碳浓度 C concentration		氮浓度 N concentration	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
S	31.51	<0.01	28.12	<0.01	233.46	<0.01	50.71	<0.01	21.49	<0.01	71.35	<0.01
O	637.4	<0.01	486.83	<0.01	1629.36	<0.01	114.23	<0.01	10.62	<0.01	92.95	<0.01
S×O	5.86	<0.01	9.59	<0.01	108.24	<0.01	3.92	<0.01	5.89	<0.01	2.99	<0.01
LF	12.95	<0.01	9.18	<0.01	0.01	0.935	20.34	<0.01	8.68	0.014	21.86	<0.01
LF×O	1.05	0.386	3.44	0.011	1.55	0.193	2.36	0.058	13.85	<0.01	1.21	0.311

S: 树种 Tree species; O: 序级 Root order; LF: 生活型 Life form

2.2 不同生活型灌木细根形态和 C、N 浓度的差异

分析图 2 可得,常绿灌木细根直径在 1—3 序级中显著小于落叶灌木($P<0.05$);落叶灌木根长大于常绿灌木,且在 4、5 序级中差异显著($P<0.05$);细根比根长在常绿灌木和落叶灌木之间无显著差异($P>0.05$);常绿灌木组织密度高于落叶灌木且在 1—4 序级上差异显著($P<0.05$);常绿灌木细根碳浓度在 1、2 序级显著高于落叶灌木($P<0.05$),其他序级差异不显著($P>0.05$);常绿灌木氮浓度低于落叶灌木,且在 1—4 序级中差异显著($P<0.05$)。由表 2 可得生活型的差异对细根直径、根长、组织密度、碳浓度和氮浓度具有显著的影响($P<0.05$),对比根长没有显著影响($P>0.05$)。生活型和序级的交互作用仅对细根根长和碳浓度有显著的影响($P<0.05$)。

2.3 不同根序细根性状之间的相关性

灌木细根直径与比根长在 1—5 序级中为显著或极显著负相关关系;直径与组织密度在 2—5 序级中显著或极显著负相关;比根长与组织密度仅在 2 序级中极显著负相关(表 3)。本研究中直径与根碳浓度在 1、4 序级中呈现极显著负相关关系,与根氮浓度的关系在 4 序级中极显著正相关(表 4);比根长与氮浓度在 2 序级中显著正相关;根组织密度与根氮浓度序级间的相关性显著而与根碳浓度没有显著关系;碳氮比与碳浓度在 1、2、4 序级中极显著正相关,与氮浓度在 1—5 序级中均为极显著负相关。

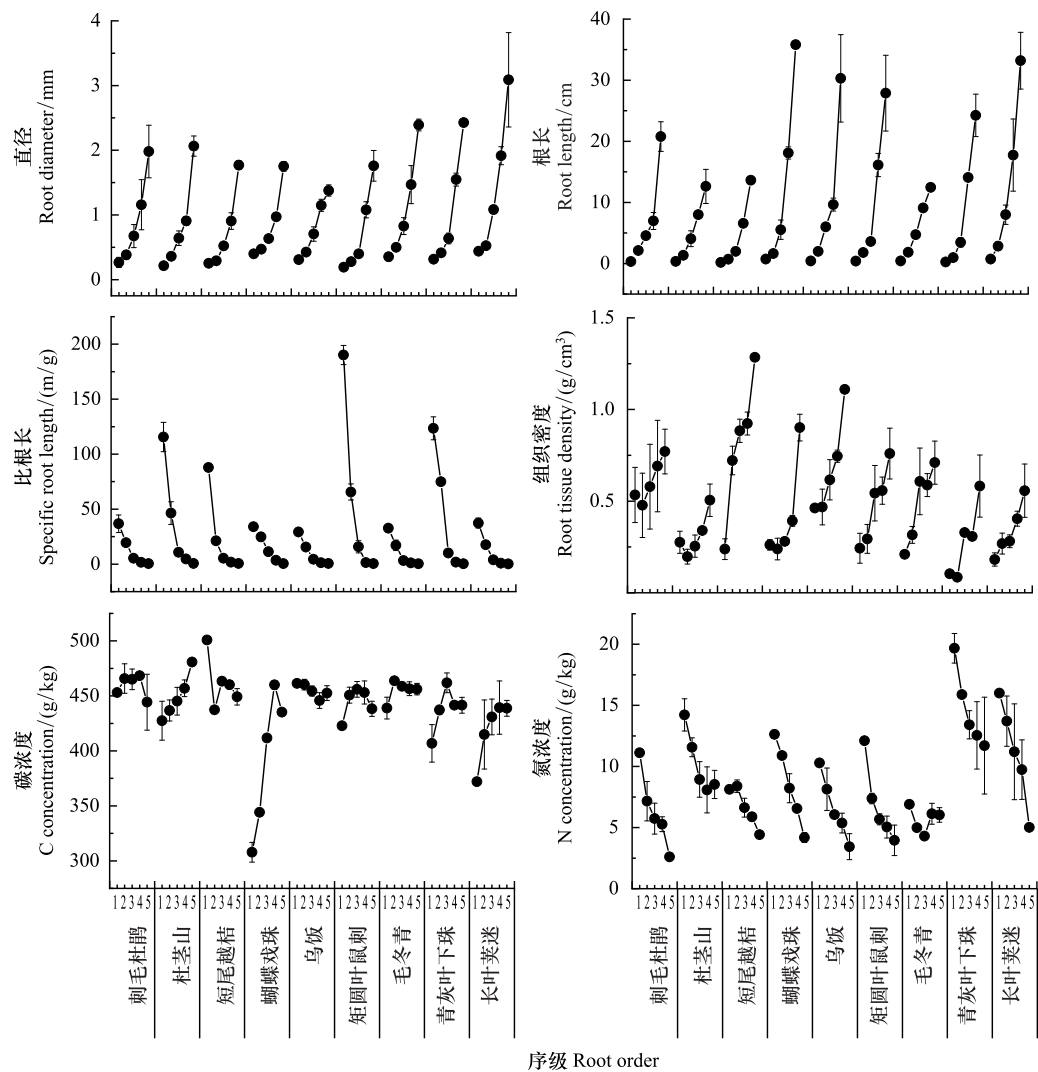


图1 9种灌木1—5序级细根直径、根长、比根长、组织密度、碳浓度和氮浓度的均值

Fig.1 Average diameter, length, specific root length, tissue density, nitrogen concentration and carbon concentration of the first-five root branch orders for the nine shrub species

表3 9种灌木同一序级细根形态性状之间的相关性

Table 3 Correlation between morphological traits of fine roots in the same order of the nine shrubs							
序级 Root order	根直径× 比根长 AD×SRL	根直径× 根组织密度 AD×RTD	比根长× 根组织密度 SRL×RTD	序级 Root order	根直径× 比根长 AD×SRL	根直径× 根组织密度 AD×RTD	比根长× 根组织密度 SRL×RTD
1	-0.661 **	-0.301	-0.355	4	-0.612 **	-0.420 *	-0.307
2	-0.418 *	-0.424 *	-0.576 **	5	-0.641 **	-0.649 **	0.302
3	-0.652 **	-0.408 *	-0.336				

AD: 平均根直径 Average root diameter; SRL: 比根长 Specific root length; RTD: 根组织密度 Root tissue density; * 表示相关性达到显著水平 ($P<0.05$); ** 表示相关性达到极显著水平 ($P<0.01$)

2.4 灌木细根所有序级功能性状的主成分分析

对9种灌木所有序级细根性状做主成分分析发现,灌木根系沿一个主成分轴发生变异(表5),该主成分能解释细根性状变异的63.3%。直径、比根长、根组织密度、根氮浓度在该轴上的载荷较高,分别为0.837、

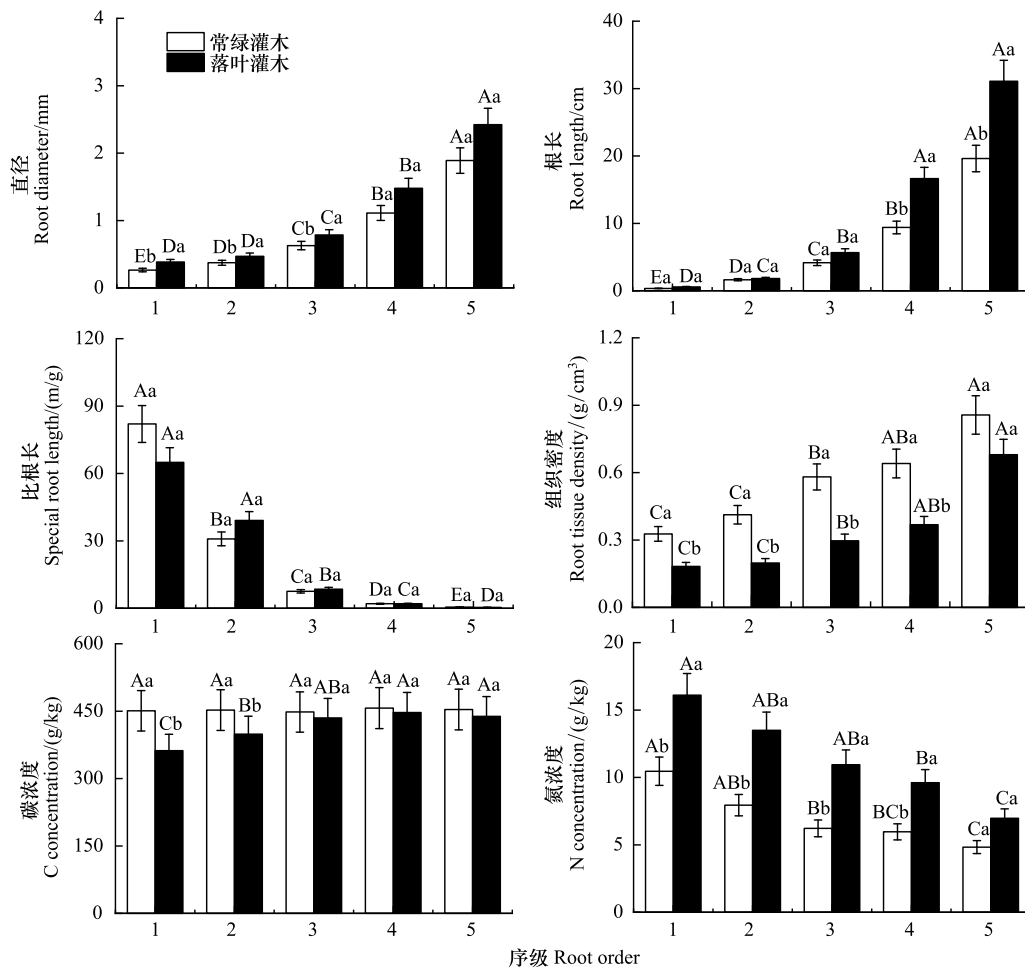


图2 常绿和落叶灌木 1—5 序级细根直径、根长、比根长、组织密度、碳浓度和氮浓度

Fig.2 Average diameter, root length, specific root length, tissue density, carbon concentration and nitrogen concentration of the first-five root orders for evergreen and deciduous shrubs

同一序级不同小写字母表示不同生活型间差异显著 ($P < 0.05$), 相同生活型不同大写字母表示不同序级间差异显著 ($P < 0.05$)。图中数据为平均值 $\pm$ 标准差

-0.943、0.855、-0.811。直径和根组织密度与该主成分呈较强的正相关, 而比根长和根氮浓度则与该主成分呈较强负相关。

表4 9 种灌木同一序级细根形态和化学性状之间的相关性

Table 4 Correlation between morphology and chemical traits of fine roots in the same order of the nine shrubs

序级 Root order	直径×根碳浓度 AD×RCC	直径× 根氮浓度 AD×RNC	比根长× 根碳浓度 SRL×RCC	比根长× 根氮浓度 SRL×RNC	组织密度× 根碳浓度 RTD×RCC	组织密度× 根氮浓度 RTD×RNC	根碳浓度× 根碳浓度氮比 RCC×C:N	根氮浓度× 根碳浓度氮比 RNC×C:N
1	-0.575 **	0.098	0.173	0.405	0.339	-0.427 *	0.709 **	-0.886 **
2	-0.309	0.261	0.056	0.424 *	0.272	-0.576 **	0.603 **	-0.903 **
3	-0.238	0.208	0.067	0.130	0.165	-0.488 *	0.224	-0.901 **
4	-0.502 **	0.513 **	0.296	0.020	0.324	-0.603 *	0.563 **	-0.936 **
5	-0.143	0.362	0.282	-0.175	0.074	-0.402 *	-0.255	-0.841 **

RCC: 根碳浓度 Root carbon concentration; RNC: 根氮浓度 Root nitrogen concentration; * 表示相关性达到显著水平 ($P < 0.05$); ** 表示相关性达到极显著水平 ($P < 0.01$)

表 5 9 种灌木细根功能性状的主成分载荷及其解释率

Table 5 Principal component loads and their explained rates of root functional traits for the nine shrubs

功能性状 Functional trait	第一主成分 PC1	功能性状 Functional trait	第一主成分 PC1
直径 RD	0.837	根氮浓度 RNC	-0.811
比根长 SRL	-0.943	方差解释率 Proportion of Variance/%	63.329
根组织密度 RTD	0.855	累计解释率 Cumulative proportion/%	63.329
根碳浓度 RCC	0.433		

3 讨论

3.1 亚热带常绿阔叶林下灌木细根形态和 C、N 浓度的序级变化特征

本研究中,亚热带常绿阔叶林下灌木树种细根呈现随着序级的增加,直径、根长和组织密度增加,比根长降低的一般规律,其他相关的研究也有类似的结果,如许旸^[40]与廖乐平^[41]对亚热带树种的研究,Pregitzer 等^[12]对北美 4 个阔叶树种和 5 个针叶树种前 3 级根的研究,Valenzuela-Estrada^[42]对菊科植物越桔细根形态、解剖结构和寿命的研究。本研究灌木细根氮含量随序级的升高而降低,而碳浓度在序级间的变化没有统一规律,与许旸^[40]、童芳^[43]及于立忠等^[44]的结论相一致。氮浓度在序级上的差异与细根的生理代谢有关^[36]。熊德成等^[45]认为碳浓度在序级上的差异是由于可溶性糖组分和贮存组分随序级的变化规律可能不一,从而导致 C 含量随序级变化的不同规律。Guo 等^[36]认为细根中化学成分的不同主要与细根生长发育特征有关,低级根主要是皮层细胞占比较高的初生组织,细胞代谢能力强,氮浓度大,随着根序的增加,木质化的次生组织增多,纤维素和木质素浓度高,使得碳浓度增加,氮浓度减小^[36, 14]。混合线性模型结果表明树种及其与序级交互作用对所研究的灌木细根各功能性状都有极显著的影响。此外细根性状的变异还会受菌根菌类型^[46]、土壤养分的有效性^[47]、土壤结构化学组分^[48–50]、系统发育等潜在因素影响^[51]。

通过与在相同的常绿阔叶林中乔木树种细根的研究相比发现^[45, 52–54](表 6),与乔木树种相比,灌木细根直径、根长、组织密度和氮浓度较小,比根长较大。王钊颖等^[55]对武夷山落叶林的研究结果也发现灌木细根比根长显著高于乔木。Valverde-Barrantes 等^[56]对不同生活型的研究发现乔木细根直径最大,比根长最低,细根氮含量最高。这种差异反应了植物应对环境的策略,灌木由于长期生长在林下低光环境当中,受到光资源的限制,其细根可能相对于乔木更容易受碳供应的限制,倾向于增大比根长,依靠自身的吸收细根来获取养分,并且通过降低直径、根长和组织密度来减少构建成本。根组织氮与细根代谢(如呼吸)和寿命等密切相关^[51],较低的氮浓度表明灌木细根的代谢能力较弱,资源获取较慢。有研究表示直径粗、SRL 小、组织密度高的细根能够通过与菌根共生有效地吸收养分^[57],乔木因其碳输入较高,可负担起菌根菌的碳消耗,因此乔木相对来说可能更多的通过菌根菌来获取养分,进而具有较粗的根直径^[58]。由于本研究仅分析了灌木细根形态化学指标,因此乔木和灌木与菌根菌共生关系的差异有待进一步验证。

3.2 常绿阔叶林林下不同生活型灌木细根性状差异

之前的研究表明,不同生活型地上部分功能性状间存在显著差异,通常来说常绿树种相对于落叶树种叶厚度较大,比叶面积较小^[59],植物氮分配给光合器官的比例较小,光合利用能力较低^[60–61],用于构建防御组织的物质较多^[23]。本研究发现落叶灌木细根直径、根长和氮含量均显著高于常绿灌木,表明落叶灌木细根较粗,根长较长,有比较大的土壤空间开发能力,生理代谢活性高,更偏向于资源获取型的养分获取策略。常绿灌木碳浓度和组织密度相对于落叶灌木较高,表明常绿灌木细根有较强防御储备能力,能够应对较长的生长期带来的碳供应压力,以保证更长的根寿命,资源保守性更强。其他对不同生活型细根的研究也得出较为一致的结论,如周永姣等^[62]也发现常绿树种细根氮磷含量较低,采取较慢的生长策略;Alvarez-Uria 等^[63]对阿尔卑斯山高低海拔树木细根性状研究发现常绿针叶树的比根长显著低于落叶树种。于水强等^[64]对不同生活型细根寿命的研究发现常绿树种的细根寿命高于落叶树种。由此可知,不同生活型地上地下资源获取策略存在协调性。

表 6 本研究中灌木与同一常绿阔叶林其他研究中冠层树种的一级根功能性状比较

Table 6 Comparison of first-order root functional traits between shrubs in this study and canopy tree species in the same evergreen broad-leaved forest in other studies

功能性状 Functional trait	参考文献 Reference	样本数 Numbers	平均值 Mean	最小值 Min	最大值 Max
平均根直径	本研究	9	0.324	0.186	0.472
AD/mm	Xiong ^[52]	6	0.448	0.36	0.51
	Zhuo ^[53]	8	0.38	0.26	0.5
根长	本研究	9	0.422	0.132	0.818
RL/cm	Xiong ^[52]	6	0.826	0.74	1.55
	Zhuo ^[53]	8	0.8	0.85	1.59
比根	本研究	9	73.494	27.366	198.808
SRL/(m/g)	Xiong ^[52]	6	23.773	13.12	31.86
	Zhuo ^[53]	8	37.44	21.20	47.49
组织密度	本研究	9	0.255	0.1	0.64
RTD/(g/cm ³)	Xiong ^[52]	6	0.400	0.208	0.537
	Zhuo ^[53]	8	0.31	0.12	0.5
氮浓度	本研究	9	13.280	6.8	20.879
RNC/(g/kg)	Xiong ^[45]	6	17.229	10.281	24.83
	Zhuo ^[54]	8	14.28	1.268	26.197

3.3 亚热带常绿阔叶林下灌木不同序级细根形态和 C、N 浓度之间的关系

本研究结果显示林下灌木不同序级中比根长与直径均显著负相关,这与刘颖等^[30]、杨雨等^[31]和 Kong 等^[65]研究中结论一致。其他细根形态性状间的关系因序级而异。本研究中除一级根外灌木细根直径与组织密度呈负相关关系,与 Kong 等^[66]研究结果一致。Bergmann 等^[46]认为这是由于皮层与中柱的异速增长关系以及两者碳含量和干物质不同所导致的。高级根中直径与组织密度之间的权衡可能与细根在构建成本上的权衡有关。本研究中细根比根长与组织密度仅在 2 级根中有显著的负相关关系,这可能是低序级中细根通过增加比根长,降低组织密度来获取养分获取的一种策略。目前的研究中比根长与组织密度的关系尚不明确,如 Craine 等^[67]研究表明比根长与组织密度无显著关系,Holdaway 等^[68]的研究中具有正相关关系,童芳^[43]的研究中则为显著的负相关关系。Kramer-Walter 等^[69]认为不同物种的比根长受细根组织密度、直径和长度等的影响而变化复杂,SRL 与 RTD 间无必然联系。这种差异一方面可能与不同研究所考虑的根序不同有关,执行不同功能的根系其 SRL 与 RTD 的关系也不同,另一方面可能与物种差异以及环境因子的影响有关。

本研究中不同序级细根氮浓度与组织密度均呈显著负相关关系,这种关系在 Kong 等^[66]、Kramer-Walter 等^[69]和 Ma 等^[70]众多研究中得到证实。其他形态与化学性状间的关系也因序级而异或没有关系,由直径与氮浓度的关系可知,在低级根中同一序级物种间的氮浓度并不受直径大小的影响,Kong 等^[66]和 Holdaway 等^[68]也发现一级根直径与氮浓度有较弱的正相关关系,这可能是因低级根负责养分吸收,代谢活跃,具有相似的内部解剖结构,相同根序在根系统中所承担的生理功能相同,根氮浓度相近^[40]。一般来讲比根长越大的细根需要较高的氮含量来完成呼吸代谢活动,然而 Valverde-Barrantes 等^[51]和王钊颖等^[55]发现比根长与氮浓度没有相关性,而本研究发现比根长与氮浓度仅在 2 序级中有显著的正相关性,这可能由于低级根负责养分和水分吸收,因此需要较大的比根长和氮浓度以维持较高的代谢速率。也有研究表明比根长和根氮浓度之间的相关性并没有比叶面积和叶氮浓度之间的关系强^[56],这是由于叶性状沿环境梯度变化,受系统发育影响较小,而根性状变异则受生物和非生物因素的复杂影响^[71]。本研究中低级根中 C/N 的变异同时受 C、N 的影响,高级根主要受 N 含量的影响,然而这与熊德成等^[45]的研究结果相反,可能与所研究的树木种类不同,细根代谢强度的不同有关。本研究中同一序级细根形态性状与 C、N 浓度的关系并不密切,许多研究也发现受进化的影响细根形态和化学性状之间存在独立性,如 Valverde-Barrantes 等^[51]发现细根形态和化学性状之间有

较弱的相关性,而部分形态和化学性状之间的相关性也可以通过耦合进化来解释。形态化学的分离表明根系可能有更多的性状组合,通过最大化提高收益,减少建设和维护成本^[58],以适应复杂的生物和非生物环境。

3.4 亚热带常绿阔叶林林下灌木细根性状的变异维度

主成分分析结果发现,总序级细根性状的变异可以用一维的资源经济策略来表示,该轴表示细根在资源获取与资源保存之间的权衡。在该轴的一端细根具有较高的比根长和氮浓度,这种性状能使细根快速获取养分和水分^[72-73],因此位于这一端的物种采取资源获取型策略,在该轴的另一端细根具有较大的直径、组织密度,细根获取资源缓慢,但防御能力较强,采取资源保守策略。在目前对细根的研究中还存在其他变异维度,如 Bergmann 等^[46]研究表明根系性状变异有两个维度,一是菌根共生 vs 根系自主觅食的养分获取维度,另一个为根氮 vs 组织密度的资源保存维度,Kong 等^[66]研究也发现与直径和分支结构相关的两个根系变异维度,Zhou 等^[74]发现与直径、比根长、氮浓度相关的多维性状变异。多种不同变异维度是由于根系性状往往受系统发育以及各种环境因素的制约,如土壤结构和土壤化学成分,资源的可用性等^[71]。主成分分析结果的中细根直径、组织密度、氮浓度和比根长的关系与讨论 3.3 中的结果存在差异,表明研究根系的序级范围不同会导致不同相关性结果,这是由于细根吸收根和运输根的功能不同,因此不同物种功能性状之间的关系会因序级而异,进一步说明对不同物种细根性状之间的关系分析需考虑序级因素。本研究仅对 9 种灌木细根性状变异进行了探究,在今后应增加灌木种类和数量,以便获取更普遍的规律,为了解亚热带常绿阔叶林灌木细根生态策略提供更科学的依据。

4 结论

研究结果表明亚热带常绿阔叶林下灌木细根性状变异与根序有紧密关系,树种、序级及两者的交互作用都对灌木细根功能性状都有显著影响。一般而言,常绿灌木细根采取相对保守的资源获取策略,而落叶灌木细根则倾向于获取型策略。细根性状之间的关系因序级而异,灌木细根性状主要沿资源保存-获取轴发生变异。本研究仅探究了林下灌木细根性状变化的一般规律,今后应将灌木与同一立地条件下的冠层树种结合起来,并引入细根生物量等指标,以进一步揭示灌木与冠层树种的生态策略差异。

参考文献 (References):

- [1] Ding J X, Kong D, Zhang Z, Cai Q, Xiao J, Liu Q, Yin H J. Climate and soil nutrients differentially drive multidimensional fine root traits in ectomycorrhizal-dominated alpine coniferous forests. *Journal of Ecology*, 2020, 108(6): 2544-2566.
- [2] McCormack M L, Guo D, Iversen C M, Chen W, Eissenstat D M, Fernandez C W, Li L, Ma Z Q, Poorter H, Reich P B, Zadworny M, Zanne A. Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. *New Phytologist*, 2017, 215(1): 27-37.
- [3] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(3): 143-164.
- [4] Rolhauser A G, Pucheta E. Annual plant functional traits explain shrub facilitation in a desert community. *Journal of Vegetation Science*, 2016, 27(1): 60-68.
- [5] Hodgson J G, Wilson P J, Hunt R, Grime J P, Thompson K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 1999, 85(2): 282-294.
- [6] Grime J P, Thompson K, Hunt R, Hodgson J G, Cornelissen J H C, Rorison I H, Hendry G A F, Ashenden T W, Askew A P, Band S R, Booth R E, Bossard C C, Campbell B D, Cooper J E L, Davison A W, Gupta P L, Hall W, Hand D W, Hannah M A, Hillier S H, Hodgkinson D J, Jalili A, Liu Z, Mackey J M L, Matthews N, Mowforth M A, Neal A M, Reader R J, Reiling K, RossFraser W, Spencer R E, Sutton F, Tasker D E, Thorpe P C, Whitehouse J. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 1997, 79(2): 259-281.
- [7] Saxe H, Cannell M G R, Johnsen O, Ryan M G, Vourlitis G. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 2001, 149(3): 369-399.
- [8] Conti L, Block S, Parepa M, Münkemüller T, Thuiller W, Acosta A T R, van Kleunen M, Dullinger S, Essl F, Dullinger I, Moser D, Klonner G, Bossdorf O, Carboni M. Functional trait differences and trait plasticity mediate biotic resistance to potential plant invaders. *Journal of Ecology*, 2017, 106(4): 1607-1620.
- [9] Kummerow J, Krause D, Jow W. Seasonal changes of fine root density in the Southern Californian chaparral. *Oecologia*, 1978, 37(2): 201-212.
- [10] Persson H. Spatial distribution of fine-root growth, mortality and decomposition in a young scots pine stand in central Sweden. *Oikos*, 1980, 34(1): 77-87.

- [11] Roberts J. A study of root distribution and growth in a *Pinus silvestris* L. (Scots pine) plantation in East Anglia. *Plant and Soil*, 1976, 44(3): 607-621.
- [12] Pregitzer K S, Deforest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine north American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [13] Fitter A H, Stickland T R. Architectural analysis of plant root systems III. Studies on plants under field conditions. *New Phytologist*, 1992, 121(2): 243-248.
- [14] Guo D L, Mitchell R J, Hendricks J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 2004, 140(3): 450-457.
- [15] Wang Z Q, Guo D L, Wang X R, Gu J C, Mei L. Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*, 2016, 288(1): 155-171.
- [16] Eissenstat D M, Wells C E, Yanai R D, Whitbeck J L. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 33-42.
- [17] Ostonen I, Helmisaari H S, Borken W, Tedersoo L, Kukumägi M, Bahram M, Lindroos A J, Nöjd P, Uri V, Merilä P, Asi E, Lohmus K. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. *Global Change Biology*, 2011, 17(12): 3620-3632.
- [18] Wang G L, Fahey T J, Xue S, Liu F. Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabuliformis*, west China. *Oecologia*, 2013, 171(2): 583-590.
- [19] Fort F. Intraspecific functional trait variation and performance of *Populus tremuloides*. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 527.
- [20] Kovalenko I N. Reproduction in plants of grass and subshrub layer as a factor of the forest ecosystem stabilization. *Ecology and Noospherology*, 2016, 27(1-2): 34-41.
- [21] Palmroth S, Bach L H, Nordin A, Palmqvist K. Nitrogen-addition effects on leaf traits and photosynthetic carbon gain of boreal forest understory shrubs. *Oecologia*, 2014, 175(2): 457-470.
- [22] Luo Y K, Hu H F, Zhao M Y, Li H, Liu S S, Fang J Y. Latitudinal pattern and the driving factors of leaf functional traits in 185 shrub species across eastern China. *Journal of Plant Ecology*, 2017, 12(1): 67-77.
- [23] 曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 徐德宇, 樊海东, 陈海燕, 谭斌, 刘立斌, 叶铎, 倪健. 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略. *植物生态学报*, 2020, 44(7): 715-729.
- [24] 路兴慧, 丁易, 臧润国, 邹正冲, 黄卢标. 海南岛热带低地雨林老龄林木本植物幼苗的功能性状分析. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1300-1309.
- [25] 洪梓明. 次生天然林优势灌木细根形态与解剖对氮沉降的响应[D]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2019.
- [26] 龙嘉翼. 观赏灌木树种功能性状对不同光照环境的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [27] Clark N M, Apple M E, Nowak R S. The effects of elevated CO₂ on root respiration rates of two Mojave Desert shrubs. *Global Change Biology*, 2010, 16(5): 1566-1575.
- [28] 赖宗锐. 四种典型沙生灌木细根动态及其对土壤有机碳的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- [29] 杨正业. 喀斯特高原灌木林根系分布特征及次生林生物量[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2018.
- [30] 刘颖, 贺静雯, 李松阳, 余杭, 吴建召, 崔羽, 林勇明, 王道杰, 李键. 干热河谷优势灌木种类的根系结构及碳氮磷元素含量特征. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(1): 31-39.
- [31] 杨雨, 李芳兰, 包维楷, 黄龙, 胡慧. 川西亚高山 11 种常见灌木细根形态特征. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(6): 1376.
- [32] 邱权, 潘昕, 李吉跃, 王军辉, 马建伟, 杜坤. 青藏高原 20 种灌木抗旱形态和生理特征. *植物生态学报*, 2014, 38(6): 562-575.
- [33] Ntawuhiganayo E B, Uwizeye F K, Zibera E, Dusenge M E, Ziegler C, Ntiruguliwa B, Nsabimana D, Wallin G, Uddling J. Traits controlling shade tolerance in tropical montane trees. *Tree Physiology*, 2019, 40(2): 183-197.
- [34] 汤景明, 翟明普. 木荷幼苗在林窗不同生境中的形态响应与生物量分配. *华中农业大学学报*, 2006, 25(5): 559-563.
- [35] King D A. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a panamanian forest. *Journal of Botany*, 1994, 81(8): 948-957.
- [36] Guo D L, Xia M X, Wei X, Chang W J, Liu Y, Wang Z Q. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 673-683.
- [37] Hummel I, Vile D, Violle C, Devaux J, Ricci B, Blanchard A, Garnier E, Roumet C. Relating root structure and anatomy to whole plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist*, 2007, 173(2): 313-321.
- [38] 范跃新. 中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤碳库和土壤呼吸[D]. 福州: 福建师范大学, 2011.
- [39] 闫晓俊. 中亚热带常绿阔叶林 89 种木本植物 1 级根功能性状研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2019.
- [40] 许旸. 中国热带 27 个阔叶树种不同根序细根的形态特征、解剖结构和碳氮研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.
- [41] 廖乐平. 亚热带木兰科、樟科 10 个树种细根形态与功能特性研究及其亲缘关系分析[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2016.
- [42] Valenzuela-Estrada L R. Above-and belowground physiology in *Vaccinium corymbosum* L. (northern highbush blueberry) in response to water stress and reproductive effort[D]. Commonwealth of Pennsylvania; The Pennsylvania State University, 2008.
- [43] 童芳. 八大公山亚热带常绿阔叶混交林主要树种细根形态及其空间分布[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [44] 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 张娜, 张小朋, 英慧. 施肥对日本落叶松不同根序细根养分浓度的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(4): 747-753.
- [45] 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 卢正立, 陈光水, 杨玉盛, 谢锦升. 亚热带六种天然林树种细根养分分异质性. *生态学报*, 2012, 32(14): 4343-4351.
- [46] Bergmann J, Weigelt A, van der Plas F, Laughlin D C, Kuyper T W, Guerrero-Ramirez N, Valverde-Barrantes O J, Bruehlheide H F, Freschet G T, Iversen C M, Kattge J, McCormack M L, Meier I C, Rillig M C, Roumet C, Semchenko M, Sweeney C J, van Ruijven J, York L M, Mommer

- L. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 2020, 6(27): eaba3756.
- [47] Eissenstat D M, Comas L H. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytologist*, 2009, 182(4): 919-928.
- [48] Lambers H, Shane M W, Cramer M D, Pearse S J, Veneklaas E J. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. *Annals of Botany*, 2006, 98(4): 693-713.
- [49] Hirano Y, Hijii N. Effects of low pH and aluminum on root morphology of Japanese red cedar saplings. *Environmental Pollution*, 1998, 101(3): 339-347.
- [50] Bejarano M D, Villar R, Murillo A M, Quero J L. Effects of soil compaction and light on growth of *Quercus pyrenaica* Willd. (Fagaceae) seedlings. *Soil and Tillage Research*, 2010, 110(1): 108-114.
- [51] Valverde-Barrantes O J, Smemo K A, Blackwood C B. Fine root morphology is phylogenetically structured, but nitrogen is related to the plant economics spectrum in temperate trees. *Functional Ecology*, 2014, 29(6): 796-807.
- [52] 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 卢正立, 陈光水, 杨玉盛. 亚热带 6 种树种细根序级结构和形态特征. *生态学报*, 2012, 32(6): 1888-1897.
- [53] 卓鸣秀, 闫晓俊, 熊德成, 黄锦学, 陈光水. 福建建瓯万木林自然保护区 8 种樟科树种的细根形态特征. *亚热带资源与环境学报*, 2018, 13(2): 22-27.
- [54] 卓鸣秀. 亚热带常绿阔叶林 8 种樟科树种细根化学计量特征. *亚热带资源与环境学报*, 2019, 14(1): 17-22.
- [55] 王钊颖, 程林, 王满堂, 孙俊, 钟全林, 李曼, 程栋梁. 武夷山落叶林木本植物细根性状研究. *生态学报*, 2018, 38(22): 8088-8097.
- [56] Valverde-Barrantes O J, Freschet G T, Roumet C, Blackwood C B. A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants. *New Phytologist*, 2017, 215(4): 1295-1297.
- [57] Chen W, Koide R T, Adams T S, DeForest J L, Cheng L, Eissenstat D M. Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of temperate trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(31): 8741-8746.
- [58] Donovan L A, Maherali H, Caruso C M, Huber H, de Kroon H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 2011, 26(2): 88-95.
- [59] 刘微, 李德志, 纪倩倩, 陈惠娟, 赖苏雯, 耿松, 负小涛, 陈青青. 两种生境常绿和落叶树种叶片氮素分配及与光合能力的关系. *生态科学*, 2015, 34(1): 1-8.
- [60] Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27(8): 1047-1054.
- [61] Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 2004, 18(3): 419-425.
- [62] 周永姣, 王满堂, 王钊颖, 朱国洁, 孙俊, 钟全林, 程栋梁. 亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征. *生态学报*, 2020, 40(14): 4975-4984.
- [63] Alvarez-Uria P, Körner C. Fine root traits in adult trees of evergreen and deciduous taxa from low and high elevation in the Alps. *Alpine Botany*, 2011, 121(2): 107-112.
- [64] 于水强, 王静波, 郝倩威, 王维枫, 王琪, 詹龙飞. 四种不同生活型树种细根寿命及影响因素. *生态学报*, 2020, 40(9): 3040-3047.
- [65] Kong D L, Wang J J, Wu H F, Valverde-Barrantes O J, Wang R L, Zeng H, Kardol P, Zhang H Y, Feng Y L. Nonlinearity of root trait relationships and the root economics spectrum. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 2203.
- [66] Kong D L, Ma C G, Zhang Q, Li L, Chen X Y, Zeng H, Guo D L. Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 2014, 203(3): 863-872.
- [67] Craine J M, Froehle J, Tilman D G, Wedin D A, Chapin F S. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 2001, 93(2): 274-285.
- [68] Holdaway R J, Richardson S J, Dickie I A, Peltzer D A, Coomes D A. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 2011, 99(4): 954-963.
- [69] Kramer-Walter K R, Bellingham P J, Millar T R, Smissen R D, Richardson S J, Laughlin D C. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*, 2016, 104(5): 1299-1310.
- [70] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, Lu M Z, Bardgett R D, Eissenstat D W, McCormack M L, Hedin L O. Evolutionary history resolves global organization. *Nature*, 2018, 555(7694): 94-97.
- [71] Weemstra M, Mommer L, Visser E J W, van Ruijven J, Kuyper T W, Mohren G M J, Sterck F J. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*, 2016, 211(4): 1159-1166.
- [72] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [73] Chen W, Zeng H, Eissenstat D M, Guo D. Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(7): 846-856.
- [74] Zhou M, Bai W, Zhang Y, Zhang W H. Multi-dimensional patterns of variation in root traits among coexisting herbaceous species in temperate steppes. *Journal of Ecology*, 2018, 106(6): 2320-2331.