

DOI: 10.20103/j.stxb.202503190620

韦柳端, 于森, 林建, 杨智慧, 董天心, 户佐佑, 姜文珊, 徐程扬. 石质山地主要树种根序功能性状分异的生态适应策略. 生态学报, 2026, 46(4): 2024-2035.

Wei L D, Yu M, Lin J, Yang Z H, Dong T X, Hu Z Y, Jiang W S, Xu C Y. Ecological adaptations of functional trait differentiation among root orders in major tree species of rocky mountainous areas. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(4): 2024-2035.

石质山地主要树种根序功能性状分异的生态适应策略

韦柳端¹, 于森¹, 林建², 杨智慧¹, 董天心¹, 户佐佑¹, 姜文珊², 徐程扬^{1,*}

1 北京林业大学城市林业研究中心, 林木高效培育国家重点开放实验室, 森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083

2 南宁树木园, 南宁 530033

摘要: 测量两组根序(1—3级根和4—5级根)的7个功能性状,分析其在不同石砾含量梯度下的变化,以探讨观赏树种在石质山地环境中,细根性状的变异及其适应策略。结果表明:(1)随着石砾含量的增加,1—3级根的比根表面积(SRA)和比根长(SRL)随石砾含量增加显著减少,而根直径(RD)、根组织密度(RTD)和根碳含量(RCC)显著增加。4—5级根序则相反,即随石砾含量增加4—5级根的资源吸收能力增强;(2)不同根序在石砾含量梯度上表现为两个维度:PC1(占总变异的49.04%)由“协作”梯度(与RD和SRA相关)解释;PC2(占总变异的18.08%)代表了一个资源获取梯度,与RTD和根氮含量(RNC)相关,即获取-保守策略。1—3级根序主要与PC2有关,而4—5级根序在PC1上得分更高。(3)根系性状网络结构也随着石砾环境梯度也相应发生变化,土壤石砾越多性状之间的相关性和连接性越强,同时1—3级根序性状的网络结构比4—5级根序复杂;总体而言,不同根序承担的功能不同,1—3级根倾向于“自己做”的资源获取策略,而4—5级根则更倾向于与菌根真菌合作的资源保守策略。在石质环境中根序发生功能转变,观赏树种利用低级根粗化而高级根细化的特殊根系性状可能更具有优势。这些发现有助于更好地理解植物在石质土壤中的生存策略和机制,并为树木在石质山地区域的持续生存提供了理论依据。

关键词: 石质山地; 根序; 根系功能性状; 根系经济谱; 适应策略

Ecological adaptations of functional trait differentiation among root orders in major tree species of rocky mountainous areas

WEI Liudian¹, YU Miao¹, LIN Jian², YANG Zhihui¹, DONG Tianxin¹, HU Zuoyou¹, JIANG Wenshan², XU Chengyang^{1,*}

1 Research Center for Urban Forestry of Beijing Forestry University, State Key Laboratory of Efficient Cultivation of Forest Trees, Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing 100083, China

2 Nanning Arboretum, Nanning 530033, China

Abstract: Seven functional traits across two groups of root orders (first- to third-order and fourth- to fifth-order roots) were measured in this study to analyze their variations along different rock-fragment-content (RFC) gradients. The objective was to explore fine-root trait plasticity and adaptive strategies of ornamental tree species in rocky mountainous environments. The results showed that: (1) With increasing RFC, the specific root surface area (SRA) and specific root length (SRL) of first- to third-order roots significantly decreased, while root diameter (RD), root tissue density (RTD), and root carbon content (RCC) significantly increased. In contrast, fourth- to fifth-order roots exhibited the opposite trend—their resource absorption capacity improved with higher gravel content. (2) Across the rock-fragment content gradient, root traits diverged along two dimensional axes: PC1 (accounting for 49.04% of total variation) represented a “collaborative” gradient (associated with RD and SRA), while PC2 (18.08% of variation) reflected a resource acquisition-conservation trade-off,

基金项目: 国家自然科学基金(32271832);北京林业大学“5·5工程”科研创新团队项目(BLRC2023B06)

收稿日期: 2025-03-19; **网络出版日期:** 2025-11-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cyxu@bjfu.edu.cn

linked to RTD and root nitrogen content (RNC). 1st—3rd order roots were primarily correlated with PC2, while 4th—5th order roots showed higher loadings on PC1. (3) Trait network complexity increased with RFC, characterized by stronger inter-trait correlations and connectivity in high-gravel environments. Additionally, the trait network of 1st—3rd order roots was more complex than that of 4th—5th order roots. Overall, these findings highlight divergent functional strategies: 1st—3rd order roots adopt a “do-it-yourself” resource acquisition strategy, while 4th—5th order roots favor an “outsource” strategy involving collaboration with mycorrhizal fungi. In rocky environments, functional shifts occur across root orders, and ornamental trees may gain an advantage by developing thicker lower-order roots and finer higher-order roots. These findings enhance our understanding of plant survival strategies in rocky soils and provide a theoretical basis for the sustained growth of trees in gravel-rich mountainous regions.

Key Words: rocky mountainous areas; root orders; root functional traits; root economic spectrum; adaptive strategies

土壤中广泛存在石砾(RFs,直径大于2 mm的颗粒),这一现象在山区尤为普遍^[1]。石砾含量(RFC)对土壤性质具有重要影响,例如土壤物理结构^[2-3]、水分和养分有效性^[4]以及微生物组成^[5]。这种影响进一步塑造了植物根系的形态构建策略和资源觅食行为^[6-7]。研究表明,石砾形成的孔隙结构可降低土壤机械阻力,促进根系延伸,但可能导致根系聚集生长^[3];另一方面,RFC通过改变土壤水文过程^[1]直接影响根系生长动态^[8]。值得注意的是,作为植物吸收水分和养分的关键器官,细根(直径<2 mm)在响应RFC变化时表现出显著的可塑性^[7],是根系中最活跃最敏感的部位^[9]。但是根系的分支结构、比根长、生理机能和菌根等细根功能性状在不同土壤石砾条件下的变化,及其相关关系的认知还相当匮乏。特别是关于不同根序功能性状沿RFC的响应机制,现有研究仍存在显著空白。

细根执行多种重要功能,包括土壤资源的获取和储存^[10]。近年来,细根功能性状的变异已成为研究热点,旨在增强我们对植物地下吸收策略多样性的理解^[11]。根系功能性状的变异通常反映了植物对不同环境条件的适应策略,并在生长和生存之间表现出权衡^[12]。以往的研究多基于直径临界值(根直径<1 mm或2 mm)来探讨环境胁迫对细根性状的影响。然而,最近的研究表明,直径<1 mm或2 mm的根包含多个具有不同性状和功能的根序^[13]。重要的是,不同根序的细根在形态、结构和生理上存在显著差异。通常,前1—3级具有较高的比根长和氮浓度,以及较低的根组织密度,被划分为吸收根,而较高等级的运输根则主要用于储存和运输^[14-16]。根序和功能方法已被证明是根功能的最佳代理指标。因此,为了更好地理解根的形态功能关系,有必要量化和整合不同根序的生理和形态特征。近年来,吸收根(如1—3级根)和运输根(较高等级根)的觅食策略已在纬度梯度、不同林分和物种间进行了分析^[17-18],低等级和高等级根的功能特征可能依赖于环境因素^[19]。因此,理解不同根序性状在环境梯度上的分布模式可能为植物在环境胁迫下的适应过程提供见解。

植物根系功能性状的变异反映了不同环境适应策略之间的权衡^[11],这些策略直接影响植物的生长和生存^[20]。这种权衡表现为植物在资源分配上的优化,即在资源获取效率与组织寿命之间寻求平衡,形成所谓的“快-慢”经济谱^[20-21]。虽然这一框架在叶片水平已得到充分验证^[21],但其在根系中的适用性仍存在争议^[11]。一些研究支持单维经济谱的研究认为,根系性状沿“获取-保守”轴呈现连续变异^[22-23],而另一些主张多维性的研究,强调根系策略的复杂性^[24-25]。最近,研究提出了“根系经济空间”的二维空间^[10-11,26]。在这个二维空间中,第1条变异轴反映经典的“快-慢”资源利用权衡,而第2条轴被定义为“协作”梯度,从不依赖菌根真菌吸收水分和养分的高比根长和短寿命物种(“自己做”策略)到单位根长投资质量更高的根系(低比根长),通过与菌根真菌的共生关系外包资源吸收,以此作为增强养分吸收的一种手段。这种“协作”策略对根系具有形态和功能影响,因为直径较大的植物更依赖菌根真菌来获得有效的资源^[26]。尽管这些观点并不相互排斥,但之前的研究主要集中在单一或吸收根上,因此可再生资源中不同根序的资源获取策略仍然不清楚或未被探索。

中国北方浅山丘陵地区的生态保护和绿化建设是未来发展的重要方向。然而,该区域土壤类型以沙壤土为主,土层浅且石砾含量高,加之降水量少,土壤保水能力差,导致土壤干旱、贫瘠,对林木生长极为不利。元

宝枫 (*Acer truncatum*)、黄栌 (*Cotinus coggygria*)、栾树 (*Koelreuteria paniculata*)、栓皮栎 (*Quercus variabilis*)、山杏 (*Prunus sibirica*) 和山桃 (*Prunus davidiana*) 等观赏树种是该区域主要的园林绿化优势树种,在北京周边浅山区的生态功能和美学功能中发挥了重要作用^[27]。然而,关于这些树种根系如何适应石质土壤的研究尚不充分,特别是在不同根序水平上。在本研究中,以北京典型浅山区石质山地观赏树种为研究对象,分析其根系对石质山地的适应对策。通过设置不同石砾含量梯度(10%—25%、25%—40%、>40%),观察不同根系性状的变化。为了比较具有相似功能的细根,本文将细根分为两个根序组(1—3级根和4—5级根)。本文的研究目标是:(1)探讨不同根序是否采取不同策略应对环境胁迫;(2)细根的性状网络结构是否在不同石砾含量环境中随根序变化而发生转变;(3)在富含石砾的贫瘠环境中,不同根序是否存在多维根经济谱。

1 材料与方法

1.1 试验材料

研究区域位于北京鹫峰国家森林公园(40°02′56″—40°04′17.53″N, 116°03′33″E—116°06′25″E),海拔范围为100—1153 m。研究区域气候属于温带湿润季风气候区,年平均气温为12.5℃,年平均日照时数为2662 h,年平均降水量为628.9 mm,无霜期为每年211 d。该地区岩石层从低到高依次交错分布,主要有花岗岩、石灰岩、凝灰岩、砂岩及砾岩等,鹫峰国家森林公园中上部自然灌丛下土壤和下部人工混交林下土壤颗粒组成以及土壤骨骼颗粒均相似,土壤质地均为粉砂壤土,骨骼颗粒均以石英为主^[28],不同植被群落土壤石砾含量、土壤孔隙度、土壤饱和导水率等差异较大^[29]。

基于树种在区域内的相对丰富度及其对环境胁迫的耐受性特征,研究主要选择了北京市浅山区使用频率较高、观赏价值较高的元宝枫、黄栌、栾树、栓皮栎、山桃和山杏作为研究对象。元宝枫耐旱性强,适应多种土壤条件,在低海拔至中海拔石质山地均有分布;黄栌秋季叶色艳丽,耐贫瘠,常见于阳坡和半阳坡;栾树树冠开展,抗逆性强,在干旱石质山地仍能正常生长,但更倾向分布于山脚等土壤相对肥沃;栓皮栎深根性树种,耐旱、耐寒,在中海拔山地形成稳定群落;山桃和山杏早春开花,适应性强,在石质坡地及林缘广泛分布。这些树种在区域内占据较高的种群密度,能够较好地代表该地区观赏树种的总体分布特征。

1.2 方法

1.2.1 采样方法

考虑到不同区域土壤石砾含量的差异,本研究采用微立地空间采样方法,选择具有不同裸岩比例、坡向、坡度和坡位,但林龄和林分密度相对一致的样地。所有样地均为中龄林,林分郁闭度保持在0.6—0.8之间。在每个样点同种树种选择3株生长健壮、无病虫害的标准平均木进行根系采样。从树冠垂直投影的外缘向树干方向采集,并尽可能保持根系完整(包括5—7级根序)。根据颜色和与粗根的连接情况,识别目标树种的根系。同时,在根系取样点采集3份0—50 cm的混合土壤样品。最终,共挖掘了198个样方,研究树种树木特征和样地量见表1。挖取的根系样品存放于自封袋中,土壤样品则放入密封袋中,随后带回实验室进行进一步处理。

表1 研究树种树木特征统计

Table 1 Statistics of tree characteristics for the studied species

树种 Tree species	树高 Height/m	胸径 Diameter/cm	冠幅 Crown/cm	样地数量 Plots number/m
元宝枫 <i>Acer truncatum</i>	12.6±2.7	10.8±1.5	6.5±1.7	37
黄栌 <i>Cotinus coggygria</i>	5.6±0.8	9.5±2.0	3.4±0.9	35
栾树 <i>Koelreuteria paniculata</i>	11.4±1.5	15.5±3.2	7.5±2.6	35
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	14.0±3.7	16.8±1.8	5.0±1.6	38
山桃 <i>Prunus davidiana</i>	5.6±1.5	8.5±1.5	2.5±0.8	34
山杏 <i>Prunus sibirica</i>	6.5±1.0	8.0±2.0	3.7±1.0	19

1.2.2 石砾含量梯度的划分

石砾是指粒径在 2—76 mm 之间的粗颗粒^[3]。土壤样品经自然风干后,通过 2 mm 筛网筛分,采用称重法测定石砾含量(RFC)。石砾含量梯度设置基于样地调查结果,样地 RFC 范围为 10%—60%。本研究设置了 3 个石砾含量梯度:R1(石砾含量 10%—25%)、R2(石砾含量 25%—40%)和 R3(石砾含量>40%)。

1.2.3 林木根系性状的测定与计算

在实验室中,细根保存在去离子水中。使用镊子小心地将较大的完整根从土壤中取出,并用刷子清除根上残留的土壤,随后按照 Pregitzer 等^[30]的方法进行分级。细根被分为五个根序(1—5 级)。最远端没有分支的根尖被定义为一根,两个一级根相交的根为二级根,三级至五级根依次类推,即两个 N 级根交汇形成的根段定义为(N+1)级根。例如,两个二级根交汇形成三级根,两个三级根交汇形成四级根,以此类推。此外,由于根断裂后难以确定根序,采用形态相似性原则进行根序划分,即通过比较断裂根段的直径和长度特征与完整根系中已确定根序的对应部位进行匹配^[16]。

随后,对根进行扫描,使用 WinRHIZO 2017a 版软件分析捕获的图像,以确定根的根面积(RA)、根直径(RD)、根长(RL)和根体积(RV)。扫描后,将特定根序的单个根在 65℃ 下烘干 48 h,称重,以获得每个根序的生物量(RB)。根氮含量(RNC)、根磷含量(RPC)和根碳含量(RCC)使用 CHNOS 元素分析仪(Elemental Analyzer Vario EL III)进行分析,相关性状测量、计算方法见表 2。

表 2 细根功能性状(及其缩写)、计算和单位

Table 2 Functional traits (and their abbreviations) of fine roots, their strategies, and units

	根系性状 Root trait	缩写 Acronym	计算方法 Computational method	单位 Unit
形态性状 Morphology traits	根直径	RD	扫描	mm
	比根长	SRL	RL/RB	cm/g
	比根表面积	SRA	RA/RB	cm ² /g
	根组织密度	RTD	RB/RV	g/cm ³
化学性状 Chemical traits	根系碳含量	RCC	元素分析仪	mg/g
	根系氮含量	RNC	元素分析仪	mg/g
	根系磷含量	RPC	元素分析仪	mg/g

1.3 数据处理

为了避免物种遗传因素引起的差异和维度差异引起的干扰,分别计算每个树种各性状的算术平均值,将该树种每个个体的性状实测值除以其对应性状的均值,来进行标准化^[31]。使用 SPSS 23.0 中的 ANOVA 检验分析 3 个石砾含量梯度之间根序性状的显著性差异,使用 Origin 2021 软件拟合根系性状与石砾含量的线性回归模型并绘制拟合线。

为了表征环境间和根序间的性状网络结构,使用 R-4.3.3 软件中的 IGRAPH 包计算 Pearson 相关系数并绘制性状网络图。使用 R-4.3.3 软件中的 psych 包进行主成分分析(PCA),此外,使用多重比较计算不同根序在 PC1 和 PC2 轴上的差异,并通过 ggplot 包进行可视化^[13]。

2 结果与分析

2.1 根系性状随根序和石砾含量的变异

石砾含量、根序及其交互作用对根系形态和化学性状有显著影响($P < 0.05$) (表 3)。随着根序的增加,细根的形态和化学性状表现出不同的变异模式(图 1)。SRL、SRA、RNC 和 RPC 随根序增加而减少,而 RD、RTD 和 RCC 随根序增加而增加。在两组根序中,1—3 级根的 SRA 和 SRL 随石砾含量增加显著减少,而 RD、RTD 和 RCC 显著增加。然而,4—5 级根的这些性状与 1—3 级根相比,随石砾含量增加呈现相反的变化趋势。对于 RNC 和 RPC,两组根序表现出相同的变化趋势,即随石砾含量增加逐渐增加。

表 3 根序和石砾含量对根功能性状影响的方差分析(ANOVA)

Table 3 ANOVA on the influences of root order and RFC on the root functional traits

变异来源 Source of variation	df	根系直径 RD		比根长 SRL		比根表面积 SRA		根系组织密度 RTD	
		F	P	F	P	F	P	F	P
根序 Root order	1	1048.976	<0.001	1095.828	<0.001	1091.094	<0.001	60.429	<0.001
石砾含量 RFC	2	2.450	0.088	4.206	0.016	6.342	0.002	1.323	0.268
根序×石砾含量 Root order×RFC	2	3.509	0.031	4.153	0.017	6.701	0.001	1.137	0.322

变异来源 Source of variation	df	根系碳含量 RCC		根系氮含量 RNC		根系磷含量 RPC	
		F	P	F	P	F	P
根序 Root order	1	9.527	0.002	6.904	0.009	31.607	<0.001
石砾含量 RFC	2	3.093	0.047	3.618	0.028	1.802	0.167
根序×石砾含量 Root order×RFC	2	1.105	0.332	0.168	0.846	1.773	0.172

功能性状的缩写定义见表 2; RFC: Rock fragment content

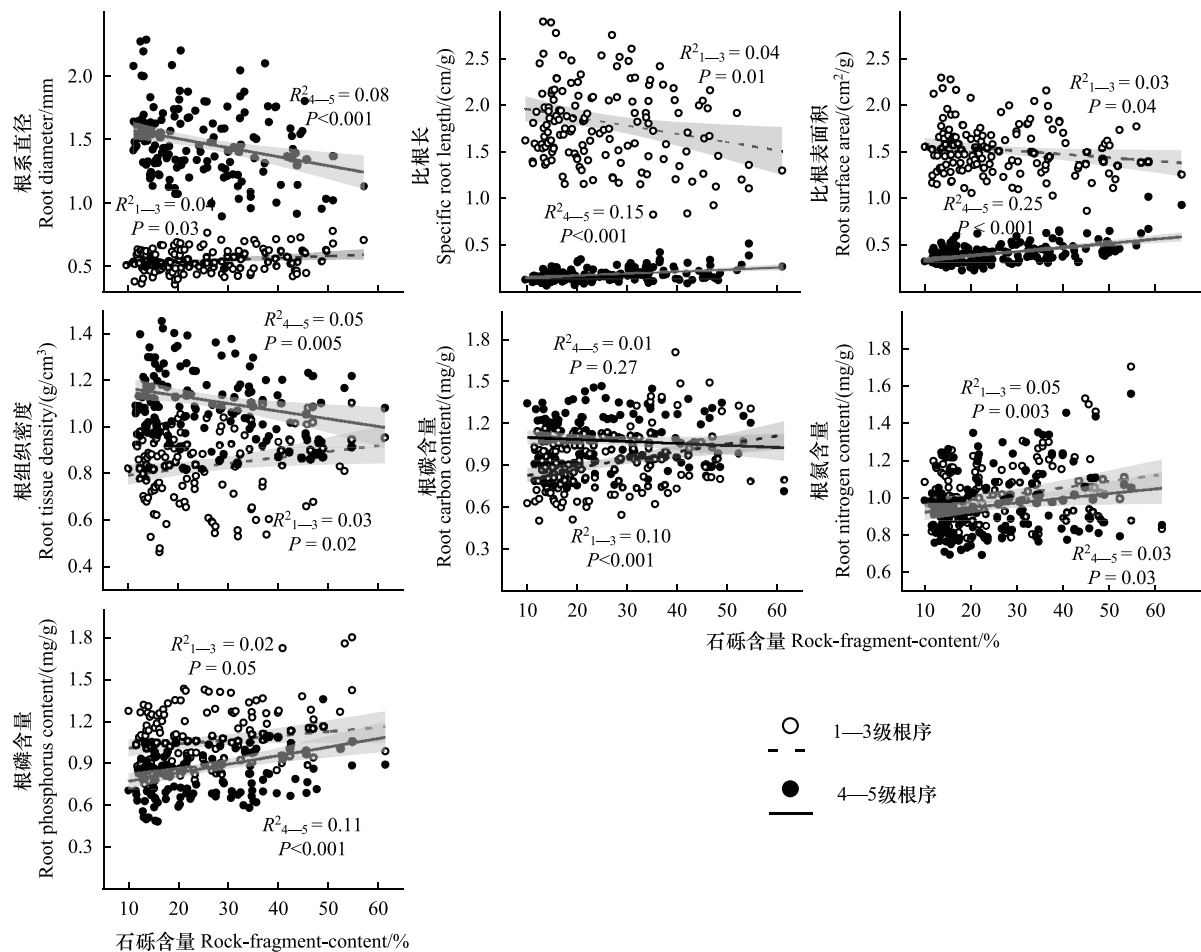


图 1 1—3 级根和 4—5 级根功能性状沿石砾含量梯度的变异

Fig. 1 Variation in functional traits of 1st–3rd and 4th–5th order roots along the RFC gradient

R^2 和 P 值分别表示线性回归的决定系数和显著性水平; 灰色阴影部分表示拟合线的 95% 置信区间

2.2 不同根序的根经济谱特征

主成分分析(PCA)揭示了两种不同根序在不同石砾含量梯度性状值的资源利用策略(图 2)。PC1 和 PC2 分别解释了性状变异的 49.04% 和 18.08% (图 2)。根性状对 PC1 和 PC2 轴均有显著贡献(表 4)。具体而言, RD 和 SRA 对 PC1 轴有显著影响, 表明存在 RD - SRA 权衡轴(图 3; 表 3)。代表“自己做”策略的性状值

(如 SRA 和 SRL)随根序增加而减少,而代表“协作”策略的性状值(如 *RD* 和 *RTD*)则增加(图 2;表 4)。*RTD* 和 *RNC* 对 *PC2* 轴有显著影响,表明存在 *RTD*-*RNC* 权衡轴(图 2)。代表资源获取的性状值(如 *RNC*)随根序增加而减少,而代表保守策略的性状值(如 *RTD*)则增加(图 2;表 4)。

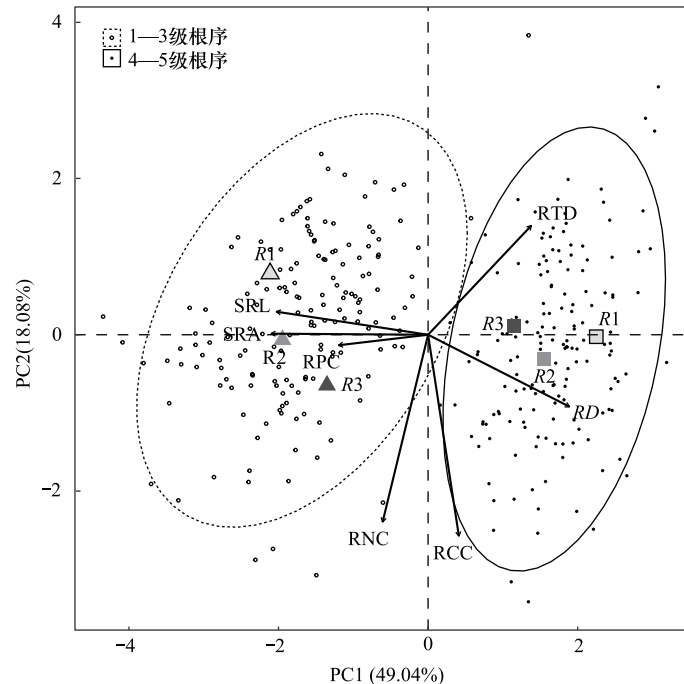


图 2 根系功能性状的主成分分析 (PCA)

Fig.2 Principal component analysis of root functional traits.

表 4 单个性状与 *PC1* 和 *PC2* 得分的双变量关系

Table 4 Bivariate relationships between individual traits and the scores of the *PC1* and *PC2* in root economics spectrum

	<i>RD</i>	<i>SRL</i>	<i>SRA</i>	<i>RTD</i>	<i>RCC</i>	<i>RNC</i>	<i>RPC</i>
<i>PC1</i>	0.877 **	-0.940 **	-0.973 **	0.637 **	0.187 **	-0.280 **	-0.553 **
<i>PC2</i>	-0.262 **	0.084	-0.023	0.401 **	-0.725 **	-0.748 **	-0.073

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

不同根序在 *PC1* 和 *PC2* 轴上的得分存在显著差异 ($P < 0.05$) (图 3)。4—5 级根在 *PC1* 轴上得分较高,而 1—3 级根在 *PC2* 轴上得分较高。两组根序的分布逐渐从一侧向另一侧移动(图 2)。不同根序(种间变异)沿 *RD*-*SRA* 轴的分布呈现东南-西北趋势。每个根序的分布(种内变异)沿 *RTD*-*RNC* 轴呈现西南-东北方向,且两种分布之间存在正交性。另外,1—3 级根序性状沿 *R1*、*R2*、*R3* 梯度逐渐向高 *RD*、*RTD* 一侧移动,4—5 级根则随石砾含量增加的梯度逐渐向高 *SRA*、*SRL* 一侧移动(图 2)。

2.3 不同根序性状网络结构随石砾含量的变化

在 3 个石砾含量梯度之间,不同根序的形态和化学性状均存在显著相关性 ($P < 0.05$),但它们具有不同的网络结构(图 4、表 5)。具体而言,随着 *RFC* 的增加,无论是细根还是粗根,性状连接性及其相关性逐渐增强。根序形态和化学性状之间的网络结构在第 3 个 *RFC* 梯度 (*R3*) 中最为复杂,其次是第 2 个梯度 (*R2*),而第 1 个 *RFC* 梯度 (*R1*) 的相关性结构最为简单。

在两组根序中,在相同环境下 1—3 级根显著相关性大于 4—5 级根,同时较低等级根性状间具有更强的相关性,在不同环境间其相关性强度依次为 *R3*、*R2* 和 *R1*(图 2、表 4)。例如,无论是低级根还是高级根,性状 *SRL* 和 *SRA* 的连接性网络指标逐渐增大,在 *R3* 中的连接性和中心性达到最大,同样其他指标也随着石

砾含量的增多而增大。另一方面, SRA 是所有性状中中心性最高的性状, 其次是 SRL。这两个性状彼此呈正相关, 并与 RTD 和 *RD* 紧密相关。令人惊讶的是, RTD 和 *RD* 呈负相关。

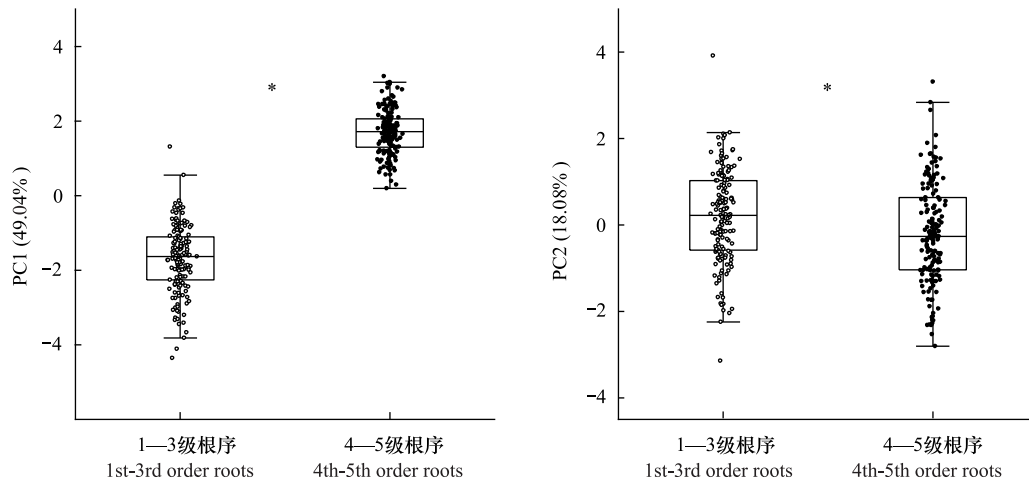


图 3 不同根序在 PC1 和 PC2 轴上的差异

Fig.3 Differences among different root orders on the PC1 and PC2 axes

* :表示两组根序之间存在显著差异($P < 0.05$)

表 5 不同根序在石砾含量梯度下的性状连接性网络指标比较

Table 5 Comparison of trait connectivity network metrics between root orders across gravel content gradients

根序 Root order	性状 Trait	R1			R2			R3		
		度数中心 Degree	加权中心 Strength	接近中心 Closeness	度数中心 Degree	加权中心 Strength	接近中心 Closeness	度数中心 Degree	加权中心 Strength	接近中心 Closeness
1—3 级根 1st—3rd order roots	<i>RD</i>	3	2.98	1.73	2	2.79	0.28	3	2.72	0.29
	SRL	2	2.92	1.94	3	3.89	0.33	5	4.63	0.39
	SRA	4	3.54	1.85	6	5.70	0.42	5	4.88	0.40
	RTD	3	2.48	1.55	3	2.20	0.25	3	3.15	0.33
	RCC	2	0.89	0.77	3	2.16	0.24	3	1.56	0.21
	RNC	0	0.00	0.00	1	0.78	0.22	4	2.52	0.26
	RPC	0	0.00	0.00	4	2.62	0.28	3	1.84	0.22
4—5 级根 4th—5th order roots	<i>RD</i>	3	3.32	1.93	5	3.96	0.29	3	3.45	0.30
	SRL	2	3.16	2.18	3	3.50	0.29	5	5.49	0.38
	SRA	4	4.13	2.18	4	3.89	0.28	6	5.36	0.34
	RTD	3	2.23	1.55	4	3.03	0.28	3	1.65	0.23
	RCC	1	0.43	0.65	3	1.53	0.17	5	3.44	0.29
	RNC	3	1.52	1.13	3	1.80	0.20	4	2.82	0.27
	RPC	0	0.00	0.00	2	0.89	0.15	6	4.14	0.34

3 讨论

3.1 根序异质性与石砾含量梯度下的性状变异

植物根系构成一个高度分支的层级系统, 从低等级的细根到高等级的粗根, 在结构和功能上呈现显著的异质性^[15]。直径小于 2 mm 的细根寿命存在显著差异, 这是由于根序的不同^[32]。研究表明, *RD* 和 RTD 在高级根序中较高(图 1)。*RD* 作为构建成本的关键指标, 细根直径大一般与资源利用慢^[22]、储存和水分运输能力强^[33]和高度依赖菌根获取土壤资源有关^[26]; RTD 作为机械强度与防御能力的表征^[34]; 而 SRL 和 SRA 作

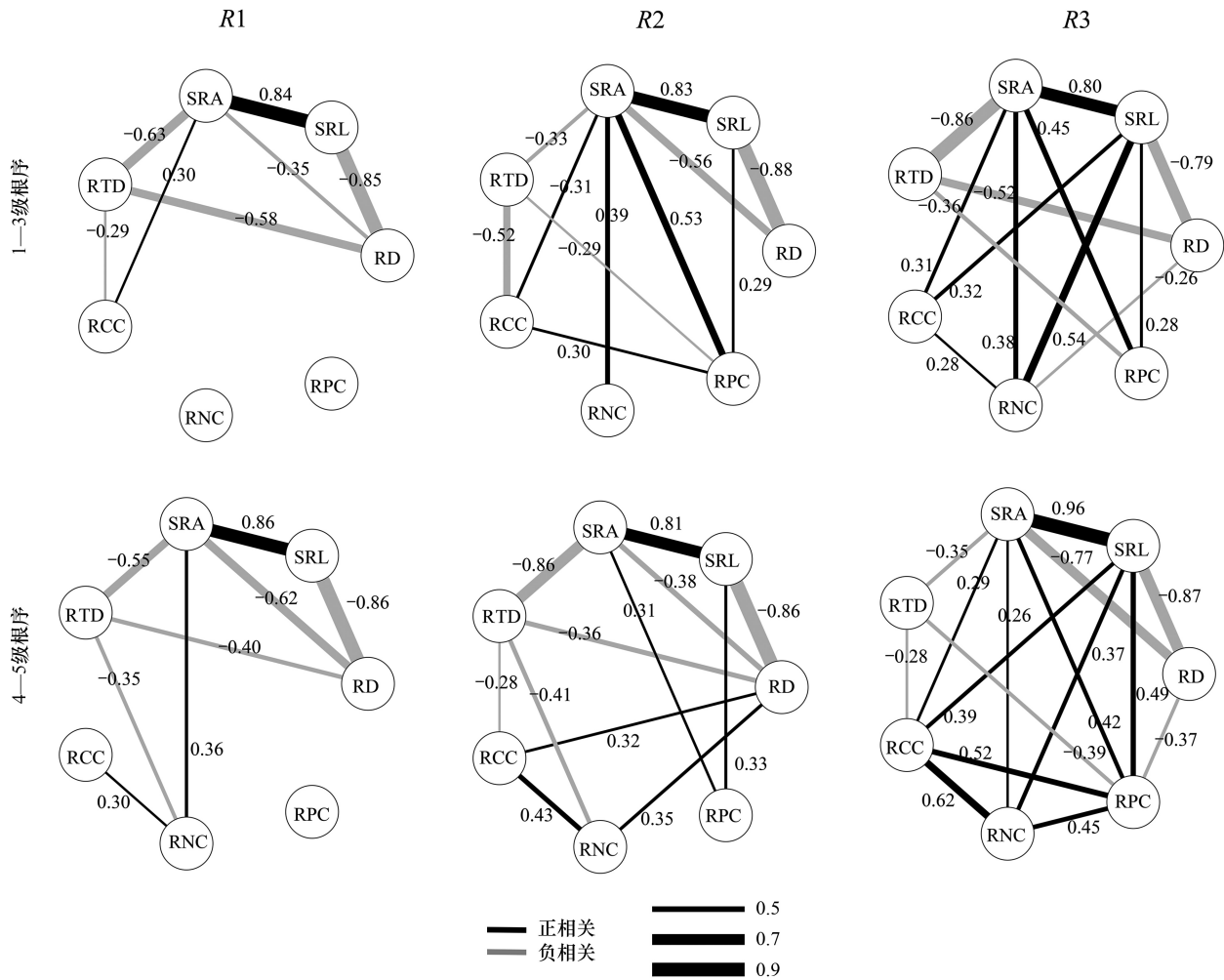


图 4 1—3 级根和 4—5 级根在 3 个石砾含量梯度下的性状相关性网络

Fig.4 Trait correlation networks of 1st—3rd and 4th—5th order roots between the three RFC gradients

为资源获取效率的典型指标^[27],在低级根中较大(图 1)。这种模式表明,高等级根在分配资源时需要更多的干物质投资以提高 RTD,以储存和运输养分^[34]。随着根序的增加,RPC 和 RNC 含量减少,而 RCC 含量增加(图 1)。低 RNC 和 RPC 含量通常与保守资源利用策略相关,反映较低的代谢活性和较长的寿命;而高氮磷含量则指示快速养分周转和短期投资策略。RCC 含量的增加与结构化合物(如木质素、纤维素)的积累相关,增强根的持久性和抗分解能力^[35]。另一方面,与较细的吸收根相比,较粗的吸收根具有更高的活性碳,这些活性成分可以储存在其厚根皮层中,因为这些化合物更多地用于构建结构组织,导致根系活性降低和寿命延长^[36]。显然,细根形态和功能的差异主要由根系直径和根序的差异引起^[37]。

种植于贫瘠生境中的植物群落表现出与土壤稀缺耐受策略相关的根系性状,例如较高的 RTD 和 RCC^[27],这种变化可能与周转率较低或根系寿命较长有关^[38]。研究发现,为了最大化资源利用,具有较高 SRL 的植物通常具有较大的根表面积、更多的细根和较低的 RTD。然而,这可能导致根系对环境胁迫的防御能力下降^[39]。在本研究中,随着石砾含量的增加,1—3 级根倾向于具有较大的 RD 和较少的 SRA 和 SRL(图 1),这阻碍了根系在紧实土壤中的延伸和资源获取^[8,40],从而导致在贫瘠土壤中的觅食性状降低。增加细根通常被认为是扩大根系表面积和增强土壤资源获取能力的有效策略。然而,当土壤结构不利(如紧实土壤)阻碍细根形成时,低等级根可能无法穿透土壤,导致细根发育受限^[41]。在富含石砾的土壤中,由于水分可用性较低,低等级根的粗化可能更有利于穿透紧实土壤并具有较强的防御能力^[42]。同时,为了弥补低等级细

根减少导致的资源获取效益降低,高等级根会在土壤资源稀缺的情况下增加其根长和根面积(图 1;图 2),从而在单位碳投资下探索更大的土壤体积^[43]。此外,在石砾含量多的土壤环境中,高根序根系具有较低 RCC 和较高的 RNC 及 RPC,以增加根系活力并增强获取土壤资源的能力。同时,较大的根直径能够刺激菌根共生,较粗的根通常通过真菌菌丝获取高土壤资源相关^[44]。因此,这种低等级根粗化而高等级根细化的特殊根性状在石质环境条件下更具有优势。

3.2 在石质环境中的不同根序存在策略分化

根经济谱反映了根系对环境胁迫和资源可用性变化的权衡^[23]。与地上环境相比,根系必须在更复杂的地下环境和资源分布模式中发挥作用,这可能导致多维根经济谱的形成,从而实现资源和养分的快速运输与储存^[45-46]。地下部分的多维特征可能源于根系在植物功能中扮演的多重关键角色^[47]。总体而言,不同根序根系存在多维根经济谱。

根据根系经济谱理论,植物通过协调形态-化学性状的多维变异来适应不同的资源策略,其中种间变异通常反映系统发育约束下的长期适应,而种内变异则体现个体对异质环境的短期可塑性响应^[20,25]。在多维根经济谱中,种间变异(1—3 级根到 4—5 级根)和种内变异(根序内)表现出不同的模式(图 2)。根直径和比根面积的变异在不同根序间的性状变异中起主导作用。具体而言,根序变异在 PCA 空间中主要沿“菌根协作-自主获取”梯度(*RD-SRA* 轴)呈现“东南-西北”方向分布(图 2)。高级根(4—5 级)位于高 *RD* 一端,表现出较大的直径和较低的表面积,这种结构特征与其依赖菌根共生体获取养分的协作策略相一致^[26]。粗根通过增加碳投入构建稳定的皮层结构,为菌根定殖提供物理空间,实现“外包式”的养分获取^[48]。相反,低级根(1—3 级)位于高 *SRA* 一端,具有更小的 *RD* 和更大的 *SRA*,反映了其通过自主增生吸收根毛和表皮细胞来直接探索土壤养分的策略^[24]。这种“自己做”的策略虽然碳投入较低,但需要承担更高的表皮细胞周转成本^[15]。相比之下,种内变异主要沿“代谢快慢”梯度(*RNC-RTD* 轴)呈现“西南-东北”方向分布(图 2)。这一梯度符合经典的经济谱系预测,即根系通过权衡快速资源获取(高 *RNC*)与持久性投资(高 *RTD*)来适应不同的生境需求,从而反映其生长和生存策略^[49]。这也意味着,资源获取策略的差异是导致种间变异模式的关键因素。

3.3 根序性状相关性对环境的依赖性

不同根序的形态和化学性状之间存在显著相关性,结合主成分分析(PCA)轴上的多性状变异,共同决定了资源分配模式的权衡(图 2;图 4)。功能性状之间紧密协调,这与功能相似性假说一致^[13]。研究表明,由于环境约束的变化,性状之间的关系可能增强、减弱或解耦,从而导致器官内性状的调整^[50-51]。

与大多数研究结果一致,*SRA* 与 *SRL* 呈正相关,但与 *RTD* 和 *RD* 呈负相关,*SRL* 与 *RD* 也呈负相关(图 4),表明根系资源获取、物质储存和防御能力之间存在协调关系^[34,52]。木本物种中的非线性关系可以调和当前关于 *RTD* 与 *RD* 关系的争议^[53],即这两个性状之间存在负相关。*SRL* 可能与 *RTD* 无关,这是因为随着根直径的增加,根直径对 *SRL* 的负面影响可能被 *RTD* 对 *SRL* 的潜在正面影响所抵消^[53]。总体而言,*RTD* 与 *RD* 之间的非线性关系可以解释 *SRL* 与 *RTD* 之间整体较弱的相关性,以及 *SRL* 与 *RNC* 之间的弱相关性。此外,*SRL* 与 *RNC* 之间的弱相关性以及 *SRL* 与 *RD* 之间的强耦合也可以解释 *RD* 与 *RNC* 之间相对较弱的相关性。

在本研究中,两组根序的中心性状排序存在差异,细根的中心性状在不同根序间发生转变(图 4、表 5)。低等级根相关性较强的原因可能是吸收根同时执行多种功能(如分泌、水分和养分吸收以及与固氮细菌或菌根真菌的共生)^[35],这些功能可能导致性状之间存在较强联系。此外,植物功能性状之间的关系容易受到环境因素的影响^[52,54]。值得注意的是,在石砾含量高的胁迫环境中,根系性状相关性显著增强(图 4)。根性状的相关性可能在不同环境约束下发生变化,因为性状沿环境梯度变化^[3]。这可能源于物理限制效应,石砾基质增加机械阻力,迫使根系在形态构建上采取更协调的策略^[41];石砾土壤通常伴随着更低的水分和养分有效性,强化了“获取-保守”性状间的权衡压力^[7];其次,胁迫环境充当强选择过滤器,淘汰性状组合不协调的个体,导致存活的植物表现出趋同的性状关联模式^[55]。类似地,Dwyer 等^[56]和 Zeballos 等^[19]的多元分析发现,

植物性状之间的相关性具有环境依赖性,胁迫条件会加强这种关系。这种环境依赖的性状相关性具有重要生态意义,表明在胁迫条件下植物必须通过更精确的性状协调来维持适合度,同时也为理解环境梯度下植物适应性策略提供了新视角。总体而言,本文的研究表明了根系性状关系在局部尺度上的环境依赖性。

4 结论

本研究分析了观赏树种在石质土壤中不同根序的形态和化学特征,以阐明不同根序对贫瘠环境的适应策略。结果揭示了石质山地观赏树种根系在形态和功能上的可塑性,以及不同根序在适应石质环境中的策略分化。1—3 级根通过增加防御和物质储存能力来适应石砾含量增加带来的挑战,而 4—5 级根则通过增强资源吸收能力来应对资源匮乏。因此,在石质环境条件下,观赏树种利用低等级根粗化而高等级根细化的特殊根系性状可能更具有优势。这种策略分化通过多维根经济谱来实现,帮助植物权衡资源获取和储存,从而在石质山地环境中生存。两组根序分别位于二维经济谱的两侧。1—3 级根倾向于“自力更生”的资源获取策略,而 4—5 级根则更倾向于与菌根真菌合作的资源保守策略。石质土壤中根形态-功能的转变对性状权衡具有重要影响,这些发现有助于我们更好地理解植物在石质山地环境中的生存策略和机制,并为该区域植被恢复和生态建设提供理论依据。

参考文献 (References):

- [1] Zhang Y H, Zhang M X, Niu J Z, Li H L, Xiao R, Zheng H J, Bech J M. Rock fragments and soil hydrological processes: Significance and progress. *Catena*, 2016, 147: 153-166.
- [2] Gargiulo L, Mele G, Terribile F. Effect of rock fragments on soil porosity: a laboratory experiment with two physically degraded soils. *European Journal of Soil Science*, 2016, 67(5): 597-604.
- [3] 胡慧, 包维楷, 张强, 李芳兰. 土壤石砾含量变化对根系及植物生长的影响研究进展. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(2): 303-308.
- [4] Ceacero C J, Díaz-Hernández J L, del Campo A D D, Navarro-Cerrillo R M. Soil rock fragment is stronger driver of spatio-temporal soil water dynamics and efficiency of water use than cultural management in holm oak plantations. *Soil and Tillage Research*, 2020, 197: 104495.
- [5] Huang L, Bao W K, Hu H, Eissenstat D M, Li F L. Influences of rock fragment content and vegetation on soil microbial communities. *Catena*, 2023, 225: 107018.
- [6] Hu H, Bao W K, Eissenstat D M, Huang L, Liu J, Li F L. Rock fragment content in soils shift root foraging behavior in xerophytic species. *Plant and Soil*, 2022, 478(1-2): 671-688.
- [7] 刘天凤, 谢川, 郭松, 李在留. 土壤石砾含量对掌叶木幼苗生长和根系特征的影响. *广西植物*, 2022, 42(7): 1240-1247.
- [8] Alameda D, Villar R. Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl seedlings under soil compaction conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 79: 49-57.
- [9] Wang S Y, Comas L H, Reich P B, McCormack M L, Phillips R P, Gu J C, Sun T. Variation of root resource acquisition and conservation strategies in a temperate forest is linked with plant growth forms. *Tree Physiology*, 2025, 45(4): tpaf027.
- [10] McCormack M L, Iversen C M. Physical and functional constraints on viable belowground acquisition strategies. *frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1215.
- [11] Freschet G T, Roumet C, Comas L H, Weemstra M, Bengough A G, Rewald B, Bardgett R D, De Deyn G B, Johnson D, Klimešová J, Lukac M, McCormack M L, Meier I C, Pagès L, Poorter H, Prieto I, Wurzbürger N, Zadworny M, Bagniewska-Zadworna A, Blancaflor E B, Brunner I, Gessler A, Hobbie S E, Iversen C M, Mommer L, Picon-Cochard C, Postma J A, Rose L, Ryser P, Scherer-Lorenzen M, Soudzilovskaia N A, Sun T, Valverde-Barrantes O J, Weigelt A, York L M, Stokes A. Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytologist*, 2021, 232(3): 1123-1158.
- [12] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2015, 529(7585): 167-171.
- [13] Li J L, Le X G, Chen X P, Reich P B, Niklas K J, Li X Q, Wu P P, Zhou Y J, Zhong Q L, Hu D D, Cheng D L. Divergent intra-and interspecific root order variability identifies a two-dimensional root economics spectrum. *Plant and Soil*, 2024, 499(1-2): 473-490.
- [14] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B,

- Leppälampi-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [15] Kong D L, Wang J J, Valverde-Barrantes O J, Kardol P. A framework to assess the carbon supply-consumption balance in plant roots. *New Phytologist*, 2021, 229(2): 659-664.
- [16] 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.
- [17] Wang R L, Wang Q F, Zhao N, Xu Z W, Zhu X J, Jiao C C, Yu G R, He N P. Different phylogenetic and environmental controls of first-order root morphological and nutrient traits: Evidence of multidimensional root traits. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 29-39.
- [18] Yan H, Freschet G T, Wang H M, Hogan J A, Li S G, Valverde-Barrantes O J, Fu X L, Wang R L, Dai X Q, Jiang L, Meng S W, Yang F T, Zhang M M, Kou L. Mycorrhizal symbiosis pathway and edaphic fertility frame root economics space among tree species. *New Phytologist*, 2022, 234(5): 1639-1653.
- [19] Zadworny M, McCormack M L, Mucha J, Reich P B, Oleksyn J. Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient. *New Phytologist*, 2016, 212(2): 389-399.
- [20] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [21] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [22] Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, Ghestem M, Osman N, Vrignon-Brenas S, Cao K F, Stokes A. Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 2016, 210(3): 815-826.
- [23] de La Riva E G, Marañón T, Pérez-Ramos I M, Navarro-Fernández C M, Olmo M, Villar R. Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: are they aligned along the root economics spectrum? *Plant and Soil*, 2018, 424(1-2): 35-48.
- [24] Kong D L, Wang J J, Kardol P, Wu H F, Zeng H, Deng X B, Deng Y. Economic strategies of plant absorptive roots vary with root diameter. *Biogeosciences*, 2016, 13(2): 415-424.
- [25] 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): 1159-1169.
- [26] Bergmann J, Weigelt A, van der Plas F, Laughlin D C, Kuyper T W, Guerrero-Ramirez N, Valverde-Barrantes O J, Bruehlheide H, 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.
- [27] 韦柳端. 北京石质山地主要景观树种根系功能性状对于干瘠环境的适应[D]. 北京:北京林业大学, 2021.
- [28] 王勇, 乔永, 孙向阳. 鹫峰国家森林公园土壤系统分类研究. *北京林业大学学报*, 2010, 32(3): 217-220.
- [29] 孟晨, 牛健植, 骆紫藤, 杜晓晴, 武晓丽. 鹫峰地区不同植被群落土壤性质及饱和导水率特征. *水土保持学报*, 2015, 29(3): 156-160.
- [30] 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.
- [31] 徐程扬. 紫椴幼苗、幼树对光的响应与适应研究[D]. 北京:北京林业大学, 1999.
- [32] Wells C E, Glenn D M, Eissenstat D M. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 2002, 89(1): 79-87.
- [33] Fort F, Volaire F, Guilioni L, Barkaoui K, Navas M L, Roumet C. Root traits are related to plant water-use among rangeland Mediterranean species. *Functional Ecology*, 2017, 31(9): 1700-1709.
- [34] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. *生态学报*, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [35] 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.
- [36] Long Y Q, Kong D L, Chen Z X, Zeng H. Variation of the linkage of root function with root branch order. *PLoS One*, 2013, 8(2): e57153.
- [37] 王向荣, 王政权, 韩有志, 谷加存, 郭大立, 梅莉. 水曲柳和落叶松不同根序之间细根直径的变异研究. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 871-877.
- [38] Gill R A, Burke I C, Lauenroth W K, Milchunas D G. Longevity and turnover of roots in the shortgrass steppe: influence of diameter and depth. *Plant Ecology*, 2002, 159(2): 241-251.
- [39] Lozano Y M, Aguilar-Trigueros C A, Flaig I C, Rillig M C. Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses. *Functional Ecology*, 2020, 34(11): 2224-2235.

- [40] Clark L J, Price A H, Steele K A, Whalley W R. Evidence from near-isogenic lines that root penetration increases with root diameter and bending stiffness in rice. *Functional Plant Biology*, 2008, 35(11): 1163-1171.
- [41] Chapman N, Miller A J, Lindsey K, Whalley W R. Roots, water, and nutrient acquisition; let's get physical. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(12): 701-710.
- [42] 赵富王, 王宁, 苏雪萌, 李秋嘉. 黄土丘陵区主要植物根系对土壤有机质和团聚体的影响. *水土保持学报*, 2019, 33(5): 105-113.
- [43] 韦柳端, 朱济友, 李夏榕, 孙广鹏, 张新娜, 徐程扬. 根系功能性状对干瘠立地适应的种间差异——以北京石质山地主要观赏树种为例. *生态学报*, 2021, 41(23): 9492-9501.
- [44] 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): 1562-1573.
- [45] 周永姣. 江西常绿阔叶林常绿与落叶树种不同根序细根性状研究[D]. 福州:福建师范大学, 2020.
- [46] Yan H, Kou L, Wang H M, Fu X L, Dai X Q, Li S G. Contrasting root foraging strategies of two subtropical coniferous forests under an increased diversity of understory species. *Plant and Soil*, 2019, 436(1-2): 427-438.
- [47] Kramer-Walter K R, Bellingham P J, Millar T R, Smissen R D, Richardson S J, Laughlin D C, Mommer L. 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.
- [48] Carmona C P, Bueno C G, Toussaint A, Träger S, Díaz S, Moora M, Munson A D, Pärtel M, Zobel M, Tamme R. Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2021, 597(7878): 683-687.
- [49] Birouste M, Zamora-Ledeza E, Bossard C, Pérez-Ramos I M, Roumet C. Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content. *Plant and Soil*, 2014, 374(1-2): 299-313.
- [50] Weigelt A, Mommer L, Andraczek K, Iversen C M, Bergmann J, Bruelheide H, Fan Y, Freschet G T, Guerrero-Ramírez N R, Kattge J, Kuyper T W, Laughlin D C, Meier I C, Van der Plas F, Poorter H, Roumet C, Van Ruijven J, Sabatini F M, Semchenko M, Sweeney C J, Valverde-Barrantes O J, York L M, McCormack M L. An integrated framework of plant form and function: the belowground perspective. *New Phytologist*, 2021, 232(1): 42-59.
- [51] Kurze S, Engelbrecht B M J, Bilton M C, Tielbörger K, Álvarez-Cansino L. Rethinking the plant economics spectrum for annuals: a multi-species study. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 640862.
- [52] 李金航, 周玫, 朱济友, 徐程扬. 黄栌幼苗根系构型对土壤养分胁迫环境的适应性研究. *北京林业大学学报*, 2020, 42(3): 65-77.
- [53] 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.
- [54] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 2008, 44(4): 125-131.
- [55] Kaarlejärvi E, Itter M, Tonteri T, Hamberg L, Salemaa M, Merilä P, Vanhatalo J, Laine A L. Inferring ecological selection from multidimensional community trait distributions along environmental gradients. *Ecology*, 2024, 105(9): e4378.
- [56] Dwyer J M, Laughlin D C. Constraints on trait combinations explain climatic drivers of biodiversity: the importance of trait covariance in community assembly. *Ecology Letters*, 2017, 20(7): 872-882.