

菌根真菌与吸收根功能性状的关系: 研究进展与评述

苗 原¹ 吴会芳¹ 马承恩² 孔德良^{3,1*}

¹河南大学生命科学学院, 棉花生物学国家重点实验室, 河南开封 475004; ²北京大学生态学系, 北京 100871; ³中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303

摘 要 吸收根(absorption root)一般是指根枝系统末端少数几级具有初生结构、负责物质吸收的根。吸收根功能性状被广泛用于评价和预测植物个体到生态系统水平上的一系列功能和过程。菌根真菌侵染是吸收根的一个关键性状, 它可以深刻影响吸收根的形态、结构, 以及功能性状之间的关系。该文针对与吸收功能密切相关的菌根真菌与根毛和根直径之间的关系进行了研究综述, 提出了真菌侵染、根毛和化学防御之间关系的一个假说; 探讨了温带和热带不同类型的吸收根如何通过菌根真菌影响根的功能性状, 从而适应不同的水热条件、养分状况和能量消耗; 提出一些需要关注的议题和研究方向, 以期菌根真菌与吸收根功能性状之间关系的研究提供借鉴。

关键词 吸收根, 功能性状, 菌根真菌

Relationship between mycorrhizal fungi and functional traits in absorption roots: research progress and synthesis

MIAO Yuan¹, WU Hui-Fang¹, MA Cheng-En², and KONG De-Liang^{3,1*}

¹State Key Laboratory of Cotton Biology, College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng, Henan 475004, China; ²Department of Ecology, Peking University, Beijing 100871, China; and ³Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China

Abstract

Absorption roots usually refer to several terminal branch orders in a root branch that are comprised of primary tissues and are responsible for resource uptake. Functional traits of absorption roots have been widely used to assess and predict a range of functions and processes from individual to ecosystem scale. Mycorrhizal fungi colonization is one of the key traits exerting significant influence on root morphology, structure, and the inter-relationships among root traits. In this paper, we first review the relationships of mycorrhizal fungi with two traits closely related to resource uptake: root hair and root diameter; a hypothesis is proposed to describe relationships among mycorrhizal fungi, root hair and chemical defense. Then, we review how functional traits in different absorption roots are altered by mycorrhizal fungi adapting to environments differing in precipitation, temperature, soil fertility, and energy consumption. Finally, we identify several topics and research outlooks for guiding future studies to facilitate studies on the relationship between mycorrhizal fungi and root functional traits.

Key words absorption root, functional trait, mycorrhizal fungi

根系最主要的功能是物质吸收。根中与吸收功能相关的一系列形态、结构和生理生化等方面的性状特征不但决定着植物对资源的吸收, 而且影响到植物从个体到生态系统水平上的诸多功能和过程。例如, 根系决定着植物水分和养分的吸收(Guo *et al.*, 2008), 影响植物的光合作用(Tjoelker *et al.*, 2005), 并与植株高度、生长速率、个体存活率等生活史性状密切相关(Wahl & Ryser, 2000; Poorter *et al.*, 2010; Fan *et al.*, 2012), 进而影响群落的物种组

成和种间关系(Freschet *et al.*, 2010; 银森录等, 2011), 以及生物量生产和凋落物分解等生态系统过程(Cornelissen *et al.*, 2001; Fan & Guo, 2010)。根系作为一个复杂的分支系统(branch system), 不同根级的结构和功能具有高度的异质性。在此系统中, 吸收功能往往由末端的少数几个根级(root order)来承担, 称之为吸收根, 而高级根则主要负责运输储存等功能(Guo *et al.*, 2008; Kong *et al.*, 2010; Long *et al.*, 2013)。吸收根的这种定义有结构和形态上的依

据: 这少数的几个根级部分或者完全是初生结构, 真菌侵染强烈, 完全适合物质的吸收(Guo *et al.*, 2008; Xia *et al.*, 2010); 另外, 相比高级根, 它们数量众多, 吸收面积占绝对优势, 从而对吸收功能的贡献最大(Pregitzer *et al.*, 2002)。

陆地上绝大部分植物的根系受菌根真菌侵染(Smith & Read, 2008)。借助于共生的菌根真菌是根系执行吸收功能的一个重要策略, 也是根区别于其他器官的一个关键性状。植物通过为真菌提供C源, 从而获取来自共生真菌提供的养分(Kiers *et al.*, 2011; Fellbaum *et al.*, 2012), 而真菌类型和侵染程度影响根的吸收效率(Cornelissen *et al.*, 2001; Guo *et al.*, 2008; Smith & Read, 2008; Comas & Eissenstat, 2009), 以及根寿命等功能性状(Espeleta *et al.*, 2009)。菌根真菌的这种作用也可能会影响吸收根功能性状之间的关系, 使之呈现与叶不同的性状关系格局。例如, 菌根真菌侵染可能提高根的吸收效率, 延长根的寿命(Espeleta *et al.*, 2009), 进而可能改变根吸收效率(efficiency)和持续时间(persistence, 即根寿命)之间的权衡(trade-off)关系。这种关系在叶中已被广泛研究和报道, 并被称为叶经济谱(leaf economic spectrum)。这种性状谱的揭示, 对于植物的进化和适应, 以及全球变化背景下生态系统响应的预测等方面具有重要价值(Wright *et al.*, 2004; Freschet *et al.*, 2010), 但是根中的相关研究十分有限(Chen *et al.*, 2013)。如前所述, 要弄清楚根是否存在这种经济谱, 则离不开对菌根真菌与吸收根功能性状之间关系的研究。

从空间分布来看, 植物的菌根侵染类型随气候带的不同而不同(Read, 1991; Smith & Read, 2008)。例如, 内生菌根(arbuscular mycorrhizas, AM)和外生菌根(ectomycorrhizas, EM)是两类最主要的菌根类型, 热带树种的菌根以AM为主, 而温带树种EM较多(Brundrett, 2002; Read & Perez-Moreno, 2003)。尽管如此, 我们仍可发现不同类型的菌根可以共存于同一气候带和生态系统内。揭示不同系统间以及不同系统内的菌根真菌与吸收根功能性状之间关系的格局和内在机制具有重要的生态和应用价值。本文主要从真菌侵染的角度认识吸收根功能性状的变异格局, 并探讨在不同生态系统, 即热带和温带之间的差异。最后, 我们就需要关注的一些议题和研究方向做了展望, 以期对菌根真菌与吸收根功能性状

之间的关系研究提供有益的借鉴和启示。

1 菌根真菌侵染与吸收根功能性状

1.1 菌根真菌与吸收根功能性状

菌根真菌是植物获取养分的重要策略。不同菌根真菌的侵染过程和侵染形态差异较大(Brundrett, 2002, 2009; Smith & Read, 2008), 但往往与吸收根的一些形态和结构性状, 如根直径、分枝状况和根毛有关(Baylis, 1975; Reinhardt & Miller, 1990; Schweiger *et al.*, 1995; Fitter, 2004; Jakobsen *et al.*, 2005; Long *et al.*, 2013)。例如, Seifert等(2009)研究发现, 欧洲的一种杂草*Hypericum perforatum*引入北美时, 伴随着根系结构的变化, 如分枝变多、直径变小, 真菌侵染率明显降低(Seifert *et al.*, 2009)。不仅草本植物如此, 木本植物中也存在这种格局。在被子植物中, 从吸收根较粗的木兰目植物到一些进化的树种, 随着吸收根直径减小, 根长变短, 分枝强度增大, 根毛变得密而长, 而此时菌根真菌的侵染率也降低(Baylis, 1975; St John, 1980; Fitter, 2004)。

另一方面, 菌根真菌也能够改变吸收根的一系列性状。首先, 真菌侵染可以提高菌根的吸收效率, 这在吸收根较粗的木兰目植物中表现尤为突出。这类吸收根往往没有根毛, 依靠根本身的吸收面来获取养分显然是不足的, 而共生真菌由于其吸收面积和吸收范围较大, 可极大地提高吸收效率, 充分满足这类植物的物质需求(St John, 1980)。此外, 菌根真菌能够改变根的形态结构。例如, 在EM菌根中, 由于菌丝的侵染和包裹, 吸收根往往呈短缩的棒状, 而未被EM菌丝侵染的根则较为细长(Comas & Eissenstat, 2009)。由于真菌的化学组成与根不同, 菌根真菌的侵染显然可以改变根的化学组成和生态功能(Langley *et al.*, 2006; Koide *et al.*, 2011; Fernandez & Koide, 2012)。例如, 菌根真菌的细胞壁含有较多的几丁质, 这类物质往往N浓度很高(7%, 质量浓度)但难以分解, 这可能导致受其侵染的根虽然N浓度较高却不易分解(Langley *et al.*, 2006)。再有, 根的寿命也会因真菌的侵染而改变, 但这种改变的方向和程度随物种而异。例如, 受EM真菌菌丝套致密包裹的根可能具有较长的寿命, 但是也有相反的报道(Espeleta *et al.*, 2009)。

1.2 菌根真菌与根的吸收策略

菌根真菌与根毛作为根系资源获取的两种策

略,彼此关系密切。一般认为这两种吸收策略是互补关系,即菌根真菌的作用可以被根毛替代,反之亦然(Schweiger *et al.*, 1995)。菌根真菌和根毛的这种关系可能源于两者在吸收机制上的差异(图1)。相对于根毛,真菌菌丝较细,吸收面积大(Raven & Edwards, 2001),而且能够扩散到距离根1–2 m远的地方,可以高效地利用较大空间范围的养分。而根毛较粗且伸展距离有限,一般不超过1 cm,根毛对根际养分的利用容易在根际形成养分亏缺区(nutrient-depleted zone)(Jakobsen *et al.*, 2005),这将严重制约植物的生长。

真菌侵染和根毛的关系可能受遗传机制的调控。Jakobsen等(2005)发现,高磷(P)环境中大麦(*Hordeum vulgare*)根毛突变体(根毛缺失)与野生型在P吸收上没有差异,但是在低P情况下,突变体的真菌侵染增加,并提高了对P的吸收(Jakobsen *et al.*, 2005)。如果我们把没有根毛的木兰类根看作是根毛缺失的突变体,那么就更容易理解这类吸收根为什么会选择菌根真菌而不是根毛。因为对于木兰类根而言,其较粗和较长的吸收根往往伴随着较长的寿命和较高的构建和维持成本(Wells & Eissenstat, 2001; McCormack *et al.*, 2012),这类投资成本较高的根生长速率往往较低,响应环境改变的可塑性也较差(Eissenstat & Yanai, 1997)。这种情况下依靠根毛获取养分就更易于形成养分亏缺斑块,尤其是对于移动较差的养分如P,从而加剧P限制。真菌相对于根毛可远距离散布的特点使得依赖真菌的策略能获取较多的养分,减少P限制。事实上,具有木兰类根的树种多生长在水热充足的热带和亚热带地区(Baylis, 1975),通常认为P是这些生态系统的主要限制因子(Vitousek & Howarth, 1991)。基于此我们推测,选择共生真菌而非根毛来获取养分是木兰类根适应P限制的一种策略。菌根真菌与根毛关系的研究主要在AM物种中,对于其他菌根类型我们知之甚少。

1.3 菌根真菌与根的防御策略

与前人的研究相反,我们最近的研究也发现一些具有较粗吸收根的物种也具备明显的根毛,如大戟科的黄桐(*Endospermum chinense*)和夹竹桃科的灯架(*Alstonia scholaris*)(未发表资料)等。野外观测中发现这两个热带树种的根可分泌乳汁。乳汁中所含的植物次生代谢物质,例如生物碱、单宁等一般

被认为起化学防御作用(图1)。基于此,我们提出一个假说来解释这类根产生根毛的原因:乳汁的产生和真菌的侵染都位于根的皮层部分。我们推测,作为防御物质的乳汁可能对菌根真菌的侵染有某种抑制作用。如果是这种情况,那么根毛的发生就可作为一种补偿机制来弥补真菌侵染率的降低所带来的吸收能力的下降。尽管这个假说还有待于验证,但是它所展示的吸收根在不同功能(吸收vs.防御)和资源(能量vs. P)之间的权衡(图1)比较有趣,对未来相关的工作很有启发,值得深入探究。

2 不同生态系统中菌根真菌与吸收根功能性状

不同的菌根类型有不同的生态适应范围。对于两类最常见的菌根类型来说,AM菌根主要发生于富N缺P的环境,如热带;EM菌根主要存在于凋落物积累较多、分解较慢,且资源供应有明显季节性的生态系统,如温带和寒带(Read, 1991; Read & Perez-Moreno, 2003; Smith & Read, 2008)。菌根类型在空间分布上的这种差异在一定程度上反映了不同的菌根真菌对不同环境的适应(Read & Perez-Moreno, 2003; Talbot *et al.*, 2008)。但是事实上,不同的菌根类型也可共存于同一生态系统中,如热带虽然大部分是AM的物种,但是其中某些植物如豆科也有EM类型的菌根(Smith *et al.*, 2011)。下面分别对温带和热带生态系统内和系统间不同菌根类型的性状做对比,以此来评述不同系统中菌根真菌与吸收根性状的关系。

2.1 温带生态系统的吸收根与真菌侵染

温带树种中EM类型的菌根较多,例如温带常见的壳斗科、桦木科、胡桃科中吸收根多以EM为主(Brundrett, 2002);而另外一些常见的科,如榆科、木犀科中也有不少树种是AM类型的菌根(师伟等, 2008)。温带这两类主要菌根类型的一个显著规律是EM吸收根直径普遍小于AM吸收根直径。例如,师伟等(2008)对我国帽儿山20个温带树种的研究表明,EM吸收根的平均直径(0.22 mm)显著小于AM(0.26 mm)。同样的格局也出现在Guo等(2008)对我国23个温带树种解剖结构的研究中;类似的研究结果也出现在北美的温带树种中(Comas & Eissenstat, 2009)。研究还表明,由具AM到EM菌根的树种,吸收根变细的同时也伴随着其他性状的改变,如皮层

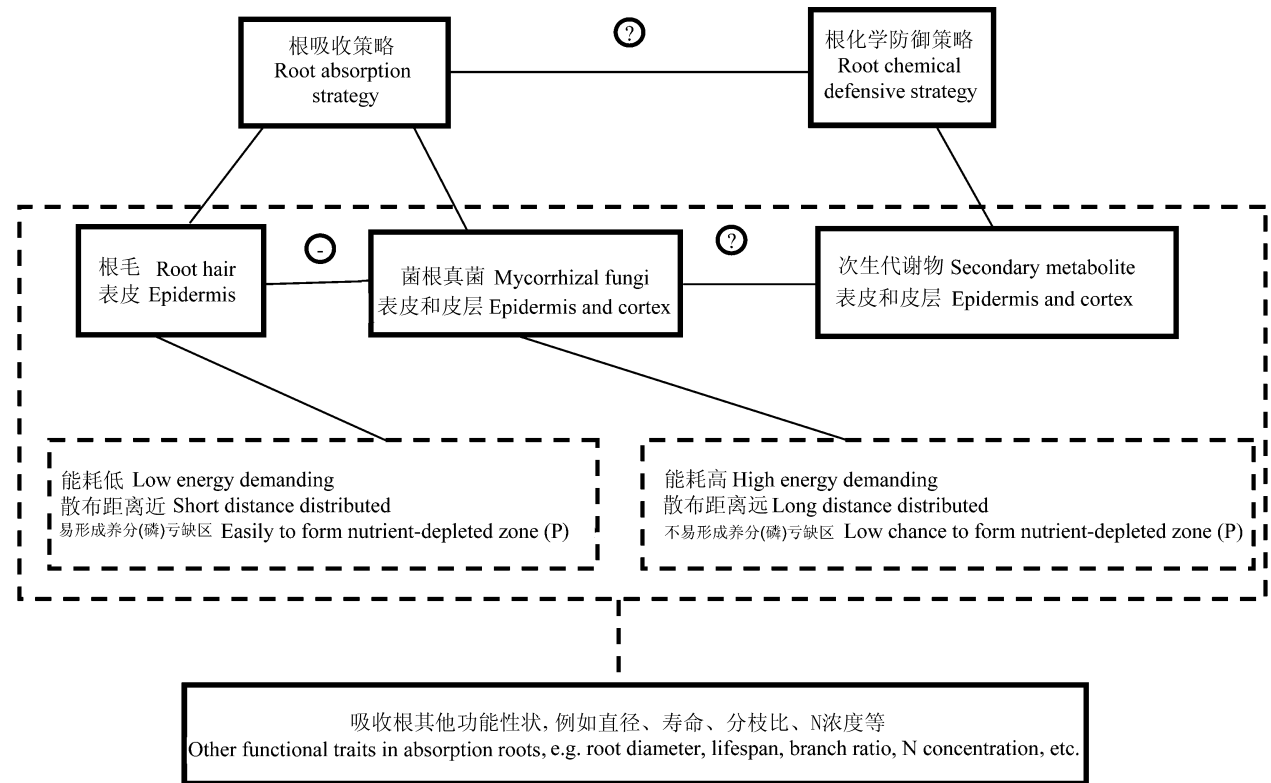


图1 AM树种吸收根菌根真菌与根毛以及根防御性状之间关系的概念图。“-”表示负相关;“?”表示关系有待确定。

Fig. 1 The hypothesized relationships among mycorrhizal fungi, root hair and root defense traits in AM tree species. The symbol “-” stands for negative correlation; “?” indicates the uncertain relationship.

变薄(Guo *et al.*, 2008), 分枝强度增加(Comas & Eissenstat, 2009), 非结构性碳水化合物(TNC)减少(Fan & Guo, 2010)。

由于受水热的限制, 温带树种的吸收根直径整体上比热带细(常文静和郭大立, 2008)。但是它们之中吸收根更细的物种倾向于形成EM菌根。一般认为较细的吸收根比较粗的吸收根更适应干旱的环境, 因为它们具有较高的环境可塑性和较高的抗水分运输中水柱断裂的能力(Wells & Eissenstat, 2001; Sperry *et al.*, 2008; McCormack *et al.*, 2012)。EM吸收根比AM更细, 除了表明前者的干旱适应能力可能强于后者外, 同时也反映了两类菌根真菌在对温带养分利用上的差异。这表现在: (1)相对于热带, 温带水热条件不足, 凋落物分解缓慢, 养分主要以有机态存在于凋落物和土壤有机质中, 而AM真菌对有机态的养分如N、P的获取能力明显不如EM真菌(Read, 1991; Smith & Read, 2008); (2) EM真菌还可通过其他途径来获取养分, 如它包裹在根的外周形

成致密的一层菌丝套(mantel), 可抵御环境胁迫, 延长根的使用寿命(Espeleta *et al.*, 2009), 进而增加养分获取。此外, 相对于AM菌根, EM菌根中真菌生物量占根生物量的比例更大(Hobbie & Hobbie, 2006), 根外菌丝可能更多, 因而资源获取的范围更广。但是, EM菌根可能由此带来较高的能量成本, 因为真菌周转快, 代谢活动强(Peng *et al.*, 1993; Druebert *et al.*, 2009), 而这一点也可以从EM菌根的TNC低于AM菌根(Fan & Guo, 2010)看出。尽管如此, 我们推测: 由于温带温度较低, 可能使得真菌的能量消耗并不至于太高, 从而可以维持根中能量的消耗和供应之间的平衡。由此可以看出, 温带中不同类型的菌根真菌由于自身的特点, 通过对根功能性状的影响来实现对不同水热和养分生境的适应。

2.2 热带生态系统的吸收根与真菌侵染

相比于温带树种, 热带树种吸收根的直径向两个方向发展: 有的比温带的更粗, 也有的比温带的更细(表1)。热带中吸收根较粗的树种一般是进化上

表1 温带和热带树种吸收根直径比较(数据引自常文静和郭大立, 2008)**Table 1** Comparisons of absorption root diameter for tree species in temperate and tropical ecosystems (Data are cited from Chang & Guo, 2008)

	平均直径 Average diameter	直径变异 Variation in diameter
温带生态系统 Temperate ecosystems	0.24 mm	0.11–0.42 mm
热带生态系统 Tropical ecosystems	0.38 mm	0.07–0.89 mm

较为古老的木兰目的植物, 它们的吸收根直径甚至可以超过1.5 mm (Baylis, 1975; Pregitzer *et al.*, 2002; Long *et al.*, 2013)。如前所述, 这类根往往没有根毛或者仅有有限且短小的根毛(Baylis, 1975), 其吸收功能的发挥依赖于其强烈的真菌侵染(St John, 1980)。另一方面, 这类粗的吸收根寿命可能较长。尽管我们没有相关树种的实测寿命数据, 但是这种推测有如下证据支持: (1)从根构建的投资收益(cost-benefit)理论(Eissenstat *et al.*, 2000)上讲, 这种高投资的粗吸收根如果寿命很短(也即吸收持续时间短), 对植物来说是一种很不经济的策略; (2)已有研究表明, 不论从根级之间(Wells & Eissenstat, 2001)还是从物种之间(McCormack *et al.*, 2012)来看, 较粗的根寿命较长。由此我们可以得出如下推论: 根中可能不存在与叶中类似的反映吸收能力和寿命之间权衡的经济谱, 因为对于这些直径较粗的吸收根来说, 它们可以同时具有长的寿命和较高的(至少来说不会很低的)吸收效率。最近的一个研究支持我们上述的推论(Chen *et al.*, 2013)。未来研究中若能得到更多的证据支持, 则将更加突出菌根真菌在吸收根功能性状格局、根叶关系格局, 以及众多生态系统过程中(Cheng *et al.*, 2012; Clemmensen *et al.*, 2013)的重要作用。

热带中有一些物种的吸收根比温带细, 例如, 尖叶茜树(*Randia oxyodonta*) (常文静和郭大立, 2008)和桑科榕属植物(野外观测)的吸收根直径都在0.1 mm以下。但这些树种的菌根往往是AM类型(Wang & Qiu, 2006), 而温带中吸收根更细的树种往往是EM类型。热带树种的这种格局可能是对土壤P十分缺乏环境的适应。在P极度匮乏的系统中, 植物依靠真菌获取P的能量代价会很高, 此时植物可能通过减小细根直径来降低真菌侵染几率(Reinhardt & Miller, 1990; Brundrett, 2002), 并转向利用能耗较低的根毛(Jakobson *et al.*, 2005)。我们上述的推论得到Holdaway等(2011)最近研究的支持, 他们发现,

在P极度匮乏的生境中, 根的直径变得更细。按照之前的认识, 在P缺乏的环境可能需要较粗的吸收根来增加真菌侵染率(Reinhardt & Miller, 1990; Brundrett, 2002)来获取P。但是当土壤中的P低到某个阈值, 依靠这种途径得到的效益(P的获取)超过投资(能量消耗), 从而采用较细的吸收根和根毛的策略来降低能耗。事实上, 热带也有不少EM物种。EM真菌在这些吸收根性状变异中的作用, 以及热带与温带系统中的格局有何异同还未见报道。

3 问题与展望

尽管吸收根功能性状的研究已得到重视, 并开展了不少研究, 但是相对于地上部分尤其是叶片功能性状的研究, 仍显得相当滞后。这主要表现在目前研究的树种还十分有限, 而且多以温带树种为主(Pregitzer *et al.*, 2002; Withington *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2008; 师伟等, 2008; Comas & Eissenstat, 2009; Freschet *et al.*, 2010; Xia *et al.*, 2010; Holdaway *et al.*, 2011), 对物种多样性高、根系变异式样复杂的热带和亚热带地区的研究较少(许旻等, 2011; 银森录等, 2011; 马承恩等, 2012; Wang *et al.*, 2012; Long *et al.*, 2013)。

其次, 目前研究中调查的吸收根功能性状有限。多数研究往往只涉及根的形态和养分性状, 而对于更能准确地刻画根功能的解剖结构, 尤其是涉及真菌侵染方面的性状关注较少。限于实验手段和技术条件, 目前仅有真菌侵染类型和侵染率等少数性状来描述真菌侵染状况, 还缺乏更为有效的量化指标。此外, 还缺乏大规模的物种吸收根寿命的测定研究(郭大立和王政权, 2008; Gu *et al.*, 2011; Long *et al.*, 2013)。有限的根寿命数据是我们对菌根真菌与吸收根功能性状之间关系认识不足的重要原因。

再次, 对于真菌侵染与吸收功能之外的其他功能的关系还知之甚少。例如, 通过真菌和根毛吸收进入根的水分和养分, 最终要通过维管系统运输到

地上器官中, 此时吸收功能和运输功能之间如何配合? 真菌侵染和未被侵染的吸收根在吸收结构和疏导结构上有何不同? 皮层除了作为物质吸收的通道, 还有可能承担防御、储存等功能(图1; Long *et al.*, 2013), 这些功能之间如何权衡和协调? 这些问题都需要深入研究。

最后, 物种的系统发育背景也是影响吸收根功能性状格局的重要因素。从被子植物原始树种到进化树种, 吸收根直径和真菌侵染率一般呈降低趋势(Chen *et al.*, 2013), 但是仍有“反常”格局: 一些进化树种的吸收根也具有较粗的直径, 并伴随着强烈的真菌侵染(卫星等, 2008; Holdaway *et al.*, 2011)。这可能涉及系统发育信息之外的因素。因此, 我们也需要关注系统发育历史中, 真菌侵染如何与其他因素共同影响吸收根的功能性状。

基金项目 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林重点实验室开放基金、国家自然科学基金青年基金(31200344)、中国博士后基金(2013M530333)、棉花生物学国家重点实验室开放课题基金(CB2013A26)。

参考文献

- Baylis GTS (1975). The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB eds. *Endomycorrhizas*. Academic Press, New York. 373–389.
- Brundrett MC (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154, 275–304.
- Brundrett MC (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320, 37–77.
- Chang WJ, Guo DL (2008). Variation in root diameter among 45 common tree species in temperate, subtropical and tropical forests in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1248–1257. (in Chinese with English abstract) [常文静, 郭大立 (2008). 中国温带、亚热带和热带森林45个常见树种细根直径变异的研究. 植物生态学报, 32, 1248–1257.]
- Chen WL, Zeng H, Eissenstat DM, Guo DL (2013). Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 846–856.
- Cheng L, Booker FL, Tu C, Burkey KO, Zhou LS, Shew HD, Ruffy TW, Hu SJ (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO₂. *Science*, 337, 1084–1087.
- Clemmensen KE, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay RD, Wardle DA, Lindahl BD (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forests. *Science*, 1615–1618.
- Comas LH, Eissenstat DM (2009). Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytologist*, 182, 919–928.
- Cornelissen J, Aerts R, Cerabolini B, Werger M, van der Heijden M (2001). Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia*, 129, 611–619.
- Druebert C, Lang C, Valtanen K, Polle A (2009). Beech carbon productivity as driver of ectomycorrhizal abundance and diversity. *Plant, Cell & Environment*, 32, 992–1003.
- Eissenstat DM, Yanai RD (1997). The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 27, 1–60.
- Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, Whitbeck JL (2000). Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist*, 147, 33–42.
- Espeleta JF, West JB, Donovan LA (2009). Tree species fine-root demography parallels habitat specialization across a sandhill soil resource gradient. *Ecology*, 90, 1773–1787.
- Fan PP, Guo DL (2010). Slow decomposition of lower order roots: a key mechanism of root carbon and nutrient retention in the soil. *Oecologia*, 163, 509–515.
- Fan ZX, Zhang SB, Hao GY, Slik JWF, Cao KF (2012). Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *Journal of Ecology*, 100, 732–741.
- Fellbaum CR, Gachomo EW, Beesetty Y, Choudhari S, Strahan GD, Pfeffer PE, Kiers ET, Bücking H (2012). Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 2666–2671.
- Fernandez CW, Koide R (2012). The role of chitin in the decomposition of ectomycorrhizal fungal litter. *Ecology*, 93, 24–28.
- Fitter AH (2004). Magnolioid roots-hairs, architecture and mycorrhizal dependency. *New Phytologist*, 164, 15–16.
- Freschet JT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R (2010). Evidence of the plant economics spectrum in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98, 362–373.
- Gu JC, Yu SQ, Sun Y, Wang ZQ, Guo DL (2011). Influence of root structure on root survivorship: an analysis of 18 tree species using a minirhizotron method. *Ecological Research*, 26, 755–762.
- Guo DL, Wang ZQ (2008). Root ecology. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1213–1216. (in Chinese) [郭大立, 王政权 (2008). 根系生态学. 植物生态学报, 32, 1213–1216.]

- Guo DL, Xia MX, Wei X, Chang WJ, Liu Y, Wang ZQ (2008). Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 180, 673–683.
- Hobbie JE, Hobbie EA (2006). N-15 in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. *Ecology*, 87, 816–822.
- Holdaway RJ, Richardson SJ, Dickie IA, Peltzer DA, Coomes DA (2011). Species- and community-level patterns in fine root traits along a 12000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99, 954–963.
- Jakobson I, Chen B, Munkvold L, Lundsgaard T, Zhu YG (2005). Contrasting phosphate acquisition of mycorrhizal fungi with that of root hairs using the root hairless barley mutant. *Plant, Cell & Environment*, 28, 928–938.
- Kiers ET, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR, Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A, Palmer TM, West SA, Vandenkoornhuys P, Jansa J, Bücking H (2011). Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333, 880–882.
- Koide RT, Fernandez CW, Peoples MS (2011). Can ectomycorrhizal colonization of *Pinus resinosa* roots affect their decomposition? *New Phytologist*, 191, 508–514.
- Kong DL, Wu HF, Wang M, Simmons M, Lu XT, Yu Q, Han XG (2010). Structural and chemical differences between shoot- and root-derived roots of three perennial grasses in a typical steppe in Inner Mongolia China. *Plant and Soil*, 336, 209–217.
- Langley JA, Chapman SK, Hungate BA (2006). Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition: the post-mortem fungal legacy. *Ecology Letters*, 9, 955–959.
- Long YQ, Kong DL, Chen ZX, Zeng H (2013). Variation of the linkage of root function and root branch order. *PloS One*, 8, e57153.
- Ma CE, Kong DL, Chen ZX, Guo JF (2012). Root growth into litter layer and its impact on litter decomposition: a review. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1197–1204. (in Chinese with English abstract) [马承恩, 孔德良, 陈正侠, 郭俊飞 (2012). 根系在凋落物层中的生长行为及其对分解的影响. 植物生态学报, 36, 1197–1204.]
- McCormack ML, Adams TS, Smithwick EA, Eissenstat DM (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 195, 823–831.
- Peng SB, Eissenstat DM, Graham JH, Williams K, Hodge NC (1993). Growth depression in mycorrhizal citrus at high-phosphorus supply (analysis of carbon costs). *Plant Physiology*, 101, 1063–1071.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros MP, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen US (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rain forest tree species. *New Phytologist*, 185, 481–492.
- Pregitzer KS, de Forest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruger WR, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Raven JA, Edwards D (2001). Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *Journal of Experimental Botany*, 52, 381–401.
- Read DJ (1991). Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47, 376–391.
- Read DJ, Perez-Moreno J (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157, 475–492.
- Reinhardt DR, Miller RM (1990). Size classes of root diameter and mycorrhizal fungal colonization in two temperate grassland communities. *New Phytologist*, 116, 129–136.
- Schweiger PF, Robson AD, Barrow NJ (1995). Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytologist*, 131, 247–254.
- Seifert EK, Bever JD, Maron J (2009). Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. *Ecology*, 90, 1055–1062.
- Shi W, Wang ZQ, Liu JL, Gu JC, Guo DL (2008). Fine root morphology of twenty hardwood species in Maoershan natural secondary forest in northeastern China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1217–1226. (in Chinese with English abstract) [师伟, 王政权, 刘金梁, 谷加存, 郭大立 (2008). 帽儿山天然次生林20个阔叶树种细根形态. 植物生态学报, 32, 1217–1226.]
- Smith ME, Henkel TW, Aime MC, Fremier AK, Vilgalys R (2011). Ectomycorrhizal fungal diversity and community structure on three co-occurring leguminous canopy tree species in a Neotropical rainforest. *New Phytologist*, 192, 699–712.
- Smith S, Read D (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd edn. Academic Press, London.
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31, 632–645.
- St John TV (1980). Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. *New Phytologist*, 84, 483–487.
- Talbot JM, Allison SD, Treseder KK (2008). Decomposers in disguise- mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Functional Ecology*, 22, 955–963.
- Tjoelker MG, Craine JM, Wedin D, Reich PB, Tilman D (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 167, 493–508.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.

- Wahl S, Ryser P (2000). Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, 148, 459–471.
- Wang B, Qiu YL (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16, 299–363.
- Wang JJ, Guo YY, Guo DL, Yin SL, Kong DL, Liu YS, Zeng H (2012). Fine root mercury heterogeneity: metabolism of lower-order roots as an effective route for mercury removal. *Environmental Science and Technology*, 46, 769–777.
- Wei X, Liu X, Chen HB (2008). Anatomical and functional heterogeneity among different root orders of *Phellodendron amurense*. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1238–1247. (in Chinese with English abstract) [卫星, 刘颖, 陈海波 (2008). 黄波罗不同根序的解剖结构及其功能异质性. 植物生态学报, 32, 1238–1247.]
- Wells CE, Eissenstat DM (2001). Marked differences in survivorship among apple roots of different diameter. *Ecology*, 82, 882–892.
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM (2006). Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76, 381–397.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Xia MX, Guo DL, Pregitzer KS (2010). Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica*. *New Phytologist*, 188, 1065–1074.
- Xu Y, Gu JC, Dong XY, Liu Y, Wang ZQ (2011). Fine root morphology, anatomy and tissue nitrogen and carbon contents of the first five orders in four tropical hardwood species in Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 955–964. (in Chinese with English abstract) [许旸, 谷加存, 董雪云, 刘颖, 王政权 (2011). 海南岛4个热带阔叶树种前5级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量. 植物生态学报, 35, 955–964.]
- Yin SL, Kong DL, Guo DL (2011). Seasonal variation of fine root tissue N concentration of nine common tree species in Dinghushan, Guangdong, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1106–1116. (in Chinese with English abstract) [银森录, 孔德良, 郭大立 (2011). 鼎湖山九种常见树木细根组织N浓度的季节变化. 植物生态学报, 35, 1106–1116.]

责任编辑: 王政权 责任编辑: 王 葳