

# 植物细根功能性状的权衡关系研究进展

孙佳慧 史海兰 陈科宇 纪宝明 张 静\*

北京林业大学草业与草原学院, 北京 100083

**摘 要** 植物功能性状的权衡关系反映不同植物在资源投资和收益上的权衡策略, 对于深入理解植物对环境的生态适应机制具有重要意义。但由于土壤环境的异质性和技术手段的局限性, 目前地下根系功能性状及其相互关系的研究相对滞后于地上功能性状的研究。细根通常指直径 $\leq 2$  mm的根, 植物对土壤资源的获取与利用依赖于细根构型、形态、化学和生物等一系列功能属性, 其中包括细根通过与菌根真菌共生来获取土壤资源。最近提出的根系经济空间(root economics space)表明植物在资源获取效率与维持成本之间的权衡策略存在多样性, 除传统的快速(高氮含量和代谢率)和缓慢(高组织密度)投资回报之间的权衡维度外, 还存在以高比根长为特征的“自己动手”获取资源和将光合碳分配给菌根真菌的“外包”资源获取的权衡维度。具体到功能性状上则表现为细根表观性状与菌根真菌存在明显的功能互补关系, 大多数针对木本植物的研究发现细根直径小的物种主要通过增加比根长来提升获取土壤资源的能力, 而细根直径大的物种则主要依赖菌根真菌来获取资源, 然而迄今仍缺乏菌根真菌与宿主植物资源收益和构建成本之间权衡的直接量化研究。未来关于细根功能性状的研究应该加强以下几个方面的研究: 1)在研究方法上, 迫切需要建立一套统一的根系分类、取样、储存方法以及确定根系功能性状的定义及其研究方法; 2)在性状指标上, 增强对细根硬性性状(如根系分泌物、根系呼吸等生理属性)的研究; 3)在功能性状权衡关系的研究上, 需要继续深入探究植物根系和菌根真菌之间构建成本和资源收益的关系。

**关键词** 细根; 功能性状; 菌根; 权衡策略

孙佳慧, 史海兰, 陈科宇, 纪宝明, 张静 (2023). 植物细根功能性状的权衡关系研究进展. 植物生态学报, 47, 1055-1070. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0456

## Research advances on trade-off relationships of plant fine root functional traits

SUN Jia-Hui, SHI Hai-Lan, CHEN Ke-Yu, JI Bao-Ming, and ZHANG Jing \*

School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

### Abstract

Trade-offs among plant functional traits reflect the trade-off relationships between resource acquisition and conservation of different plants, which are of pivotal importance for understanding the mechanisms by which plants adapt to the environment. However, due to the heterogeneity of the soil environment and the limitations of technical means, the study of below-ground root functional traits and their interrelationships is currently lagging behind that of above-ground functional traits. Traditionally, fine roots have been defined as all roots  $\leq 2$  mm in diameter. The acquisition and utilization of soil resources by plants depends on architectural traits, morphological traits, chemical traits and biotic traits of fine roots and so on, including fine roots associations with mycorrhizal fungi. Recently, the root economics space has been proposed, which demonstrates the existence of trade-offs between the do-it-yourself strategy of plants increasing their own root surface area and the outsourcing strategy of investments into fungal symbionts for enhanced nutrient mobilization from hyphal expansion, in addition to the traditional trade-offs between fast (high nitrogen content and metabolic rate) and slow (high tissue density) investment return. It was found that thin-root species obtained soil resources mainly by increasing specific root length, whereas thick-root species relied more on mycorrhizal fungi. However, the carbon economy of resource acquisition through the root and mycorrhizal hyphal pathways remains unclear. In future research, the key issues of root functional traits were suggested as follows: 1) for research methods, it is urgent to establish a unified set of definitions and research methods for root classification, sampling, storage, functional traits and their research methods; 2) for research traits, the research of “hard” traits of fine roots should be strengthened; 3) for the trade-offs between functional traits of fine roots, it is of great significance to strengthen the study of the trade-offs

收稿日期Received: 2022-11-11 接受日期Accepted: 2023-03-13

基金项目: 第三次新疆综合科学考察项目(2022xjkk0403)和国家自然科学基金(31800380)。Supported by the Third Xinjiang Scientific Expedition Program (2022xjkk0403) and the National Natural Science Foundation of China (31800380).

\* 通信作者Corresponding author (zhangjing\_2019@bjfu.edu.cn)

between construction costs and resource benefits between plant roots and mycorrhizal fungi.

**Key words** fine root; functional trait; mycorrhizae; trade-off strategy

Sun JH, Shi HL, Chen KY, Ji BM, Zhang J (2023). Research advances on trade-off relationships of plant fine root functional traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 1055-1070. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0456

植物功能性状(plant functional trait)是植物个体在漫长的进化和发展过程中逐渐形成的与其生长、繁殖和存活紧密相关的一系列核心植物属性(Reich *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004; 孟婷婷等, 2007; Violle *et al.*, 2007), 主要包括根性状、茎性状、叶性状等。在陆地生态系统中, 植物经过长期进化形成一系列功能性状以适应外界环境的变化, 这些性状反映了植物在资源获取效率与维持成本之间的权衡(Wright *et al.*, 2004; Reich, 2014; Kong *et al.*, 2015)。随着全球环境变化与植被关系研究的不断深入, 植物功能性状是连接植物外在形态、内在生理活性和功能的重要桥梁, 被广泛地应用于定量研究和预测植物群落对不同环境的响应与适应性(Díaz & Cabido, 2001; Lienin & Kleyer, 2012; Zhang *et al.*, 2019; He *et al.*, 2020)。然而植物功能性状间是紧密联系的, 植物不是通过改变某个单一性状来响应环境变化, 而是通过一系列性状组合的权衡以适应外界环境的变化, 多个性状的组合决定了植物的生活史策略, 进而影响物种的共存和生态系统功能(Grime *et al.*, 1977; Reich *et al.*, 2003; Díaz *et al.*, 2004; Hodge *et al.*, 2004; Bardgett *et al.*, 2014; Shipley *et al.*, 2016)。通常植物可利用的资源总量是有限的, 植物对某一功能性状的资源投入较多, 就必然会减少对其他功能性状的资源投入, 也就是以牺牲其他功能性状的构建和功能维持为代价来投资某一功能性状。在有限的资源环境中, 植物会在不同功能性状之间进行资源优化配置, 即“此消彼长”的植物权衡策略(Stearns, 1992)。植物地上功能性状之间的“资源权衡策略”是近年来植物生理生态学的一个重要理论突破, 已成为解释不同植物的环境梯度分布格局和响应环境变化扰动的主要机制(Wright *et al.*, 2004, 2007; Díaz *et al.*, 2016), 但由于植物地下土壤环境的异质性与研究技术手段的局限性, 有关植物地下功能性状的研究相对滞后, 导致地上地下研究的不对称(Kattge *et al.*, 2011; Weemstra *et al.*, 2016; Laliberté, 2017; Freschet *et al.*, 2021), 严重限制了植物不同功能性状间相互关系以及植物对环境适应性的深入认识(Laliberté, 2017;

McCormack *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018; Asefa *et al.*, 2022)。

传统上, 研究者通常把直径 $\leq 2$  mm的根系定义为细根(fine root) (Hendrick & Pregitzer, 1992, 1993; Hendricks *et al.*, 1993), 细根在植物水分和养分吸收、土壤碳及养分循环中扮演着重要角色(Ostonen *et al.*, 2011; McCormack *et al.*, 2015)。因此, 细根的形态、结构、生理和生化特征在驱动从个体到生态系统的一系列不同水平的生理生态功能过程中发挥着至关重要的作用(Freschet & Roumet, 2017; Freschet *et al.*, 2021)。目前, 人们发现细根性状之间的权衡关系并不像叶片那样可以提炼为一个一维的“快-慢”经济谱, 而是有两个或更多独立的性状权衡维度(Weemstra *et al.*, 2016; McCormack & Iversen, 2019; Bergmann *et al.*, 2020)。Bergmann等(2020)最新提出的根系经济空间(root economics space)可以很好地描述植物养分获取策略的多样性, 研究结果显示植物功能性状之间除了获取与保守的权衡关系外, 还存在由共生菌根真菌参与的协作维度, 并在植物根系经济空间中起着主导作用。在众多的细根功能性状中, 细根与菌根真菌共生来获取土壤资源是细根区别于其他器官的关键特征, 菌根真菌侵染是细根执行吸收功能的重要策略(苗原等, 2013; Chaudhary *et al.*, 2022)。陆地上绝大部分植物根系会受到菌根真菌的侵染, 菌根真菌与宿主植物根系形成的菌根共生体不仅提高根系的吸收效率, 同时也深刻地影响了根系形态、结构和功能, 进而从根本上改变了植物获取土壤养分和水分的方式(Fitter, 2004; Smith *et al.*, 2004)。因此, 与吸收功能密切相关的菌根真菌和细根之间权衡关系的研究也是细根功能性状研究的一个重要方面(Weemstra *et al.*, 2016; Bergmann *et al.*, 2020), 这对于深入理解植物在资源投资和收益上的权衡关系, 进而预测植物在全球变化背景下植物的进化和适应机制等方面提供了重要参考价值。

基于此, 本文针对植物细根的分类方法、根系功能性状指标进行了总结与分析, 并基于前人研究结果重点总结分析了目前有关植物细根功能性状之

间的权衡关系以及菌根真菌与细根功能性状的权衡关系, 以此来认识植物进化过程中在资源投资与收益上采取的生态策略。最后, 就未来细根功能性状相关研究进行了展望, 以期对地下根系功能性状的研究提供有益的参考和启示。

## 1 细根的分类方法

细根是植物根系最前端直径 $\leq 2$  mm的根(Hendrick & Pregitzer, 1992, 1993; Hendricks *et al.*, 1993), 是根系中最活跃、最敏感的部分(Burton *et al.*, 2000; Nadelhoffer, 2000)。细根在植物生理生态功能中起着关键作用, 细根能够吸收水分, 获取氮、磷、钾等多种养分元素, 呼吸以及分泌一系列有机物质(分泌物)等, 其生长、死亡、分解等周转过程直接影响着陆地生态系统碳和氮的生物地球化学循环(Gill & Jackson, 2000; Norby & Jackson, 2000; Matamala *et al.*, 2003; Meier & Leuschner, 2010)。细根还影响植物对地下和地上病原体的防御能力、植物竞争能力、植物在地下与微生物共生等不同功能过程以及土壤稳定性、地下生产力、地上植被动态等多种生态系统功能(Strand *et al.*, 2008; Hodge *et al.*, 2009; Bardgett *et al.*, 2014; Bardgett, 2017; Freschet *et al.*, 2021)。此外, 在植物的整个生命周期中, 根系的形态、解剖和生理特征在空间和时间上都有所不同, 并执行多种功能(Freschet *et al.*, 2021)。因此, 充分描述根系功能需要一定的经验知识, 例如取样时间(如沿着季节循环、日循环)、取样位置(如不同土层)、采样根系类型(如根系顺序)、性状类型(如结构、形

态)等(Freschet *et al.*, 2021)。鉴于植物根系的复杂性, 研究人员长期以来一直都在寻找更为合理的根系分类方法, 截止到目前有3种常用的方法用于细根的分类(表1)。

早期对细根功能性状的分析, 多倾向于将细根作为一个功能整体, 隐含的假设是相同粗细的细根(直径 $\leq 2$  mm)具有相似的结构和功能(Jackson *et al.*, 1996; Wells & Eissenstat, 2001)。随着研究的不断深入, 研究者们发现这种简单的分类会将形态和生理功能存在差异的根段归属于同一直径级, 不利于不同物种的细根形态、生理之间的比较(Pregitzer *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2008), 即没有考虑到不同植物细根可能表现出不同的分支结构和功能, 并不能很好地阐释细根结构与功能等相关研究结果(McCormack *et al.*, 2015)。随后, Pregitzer (2002)根据河流分支提出根序分级法, 基于根序分支系统对细根进行划分, 将位于根系最末端即植物体最远端且没有分叉点的根定义为一级根, 两个一级根交汇形成二级根, 两个二级根交汇形成三级根, 依次类推。自此, 大量关于细根功能性状的研究都以根序为主要划分依据进行展开(Hajek *et al.*, 2014; Xiong *et al.*, 2017; McCormack *et al.*, 2020), 并证实不同根序的细根结构与功能不同(Wang *et al.*, 2006; Valenzuela-Estrada *et al.*, 2008; Cochavi *et al.*, 2020; 张进如等, 2022)。例如, Wang等(2006)对中国温带2个树种的细根构型和形态性状研究发现, 根的直径随着根序的升高而增大, 比根长和根长密度随着根序的升高而降低, 根组织密度随着根序的升高而增大。Cochavi

表1 细根分类方法的优缺点(引自McCormack *et al.*, 2015)

Table 1 Advantages and disadvantages of fine-root classification approaches (referred from McCormack *et al.*, 2015)

分类方法 Approach	描述 Description	优点 Advantage	缺点 Disadvantage
传统分类方法 Traditional classification	直径 $\leq 2$ mm的细根集合 Roots $\leq 2$ mm in diameter grouped together	快速, 不需要事先了解采样地点和物种 Fast, requires no prior knowledge of site or species	根系性状和生物量数据很难跨物种和地点进行解释和比较, 不适用于多物种相同直径的根系比较 Root trait and biomass data are difficult to interpret and compare across species and sites, it is not applicable to the comparison of root systems with the same diameter of multiple species
根序分类方法 Order-based classification	直径 $\leq 2$ mm的根按根序分类 Roots $\leq 2$ mm in diameter separated into individual root orders	可以跨越物种和地点比较根性状 Consistent and accurate comparisons of root traits across species and sites	工作量较大且耗时 Labor-intensive and time-consuming
功能分类方法 Functional classification	根据根系分级与解剖特征, 将直径 $\leq 2$ mm的细根分为具有吸收和运输作用的根 Roots $\leq 2$ mm in diameter were separated into absorptive and transport fine roots according to root orders and anatomical traits	适用于功能相似的根之间进行比较, 比顺序分类方法快速 Enables comparisons among functionally similar roots, faster than order-based	需要事先了解根系解剖特征, 根据解剖特征来确定分支层次中的功能划分 Might require a prior assessment of root anatomical traits to determine functional divisions within branching hierarchy

等(2020)对番茄(*Lycopersicon esculentum*)植株1–3级根系的解剖和生理结构的研究发现,随着根序升高,根系面积、皮层宽度以及木质部直径增加,根系对矿物质的吸收能力和根系呼吸速率降低。Zhang等(2022)对亚热带常绿阔叶林林下9种灌木细根形态和化学性状的研究发现,随着根序的增加,直径、根长和组织密度增加,比根长和根氮含量降低。虽然根序分类法能够有效区分不同物种之间根系的形态、解剖、化学等属性间的差异,在揭示细根形态和生理功能差异方面优于直径分级法,比如基于根序分级理论的细根寿命、细根周转速率、根呼吸等细根功能属性相对基于直径分级理论获取的参数更可靠(Liu *et al.*, 2018; Han *et al.*, 2022),但是在实际操作过程中,根序法比较费时费力,工作量较大。Guo等(2008)通过对中国23个温带树种细根的解剖特征和菌根侵染方面的研究发现,树根系统的不同部位发挥着不同的功能,一级根、绝大多数二级根和少数三级根为初生根,具有皮层、较高的菌根侵染率和吸收能力,而到了第四级以及更高级的根主要为次生根,没有皮层和菌根真菌侵染,因此吸收作用有限,形成两个显著不同的功能模块。在此基础上,研究人员又根据功能模块将细根分为吸收根和运输根,即功能分类法(Kong *et al.*, 2010; McCormack *et al.*, 2015)。具体来说,大多数木本植物和双子叶草本植物吸收根一般指的是根系末端的一、二级根以及少数三级根,这部分根系完全或部分为初生结构,根皮层细胞比较厚,生理活性高,根系寿命短,且容易被菌根真菌所侵染,主要执行土壤资源获取和吸收的功能。相反,运输根主要包含四级及以上的根,这部分根系木质化程度比较高,生理活性低,根系寿命较长,主要执行资源运输、根结构支撑和保护根抵御不良环境压力的功能(Kong *et al.*, 2010; Long *et al.*, 2013; Zhou *et al.*, 2022)。

细根功能分类方法综合了直径法和根序法的优点,提高了木本植物和草本植物等细根属性研究的准确性和可行性(McCormack *et al.*, 2015)。然而,参与吸收的根和参与运输的根之间的根序划分在不同物种之间也会有所不同(McCormack *et al.*, 2012)。例如,Long等(2013)研究证实,根直径较粗的合果木(*Paramichelia baillonii*)中1–5级根均存在完整的皮层组织并具有菌根侵染特征。Zhou等(2022)针对草本植物研究发现,单子叶植物根系的所有根级都存

在皮层和菌根侵染,而随着根级的升高,内皮层的细胞壁加厚程度和中柱的比例升高,这表明单子叶植物整个根系都具有吸收功能,且随着根级升高,根系的吸收功能减弱而传输功能逐渐提高。而双子叶植物的根系功能在高级根由吸收转变为传输,根系随着根级升高,皮层厚度和菌根侵染率显著下降,中柱比例显著升高。因此,关于木本植物和草本植物等细根性状的研究采用何种分类方法时,还需综合考虑具体物种才能够更准确地测量细根的功能属性。

## 2 根系功能性状指标

根系功能性状反映了植物适应环境的过程中表现出的一系列形态和生理等方面的可塑性响应,体现了植物的基本功能特征(Hodge *et al.*, 2009)。Bardgett等(2014)将根系性状分为构型、形态、生理以及与土壤生物有着密切关系的生物性状(表2)。构型性状是指植物个体整个根系的空間结构,包括根长密度、根系分支强度、根系分布深度等。根长密度(root length density per unit volume, RLD<sub>v</sub>)是根系长度与单位体积土壤质量的比值,反映细根的空间养分捕获能力,是衡量植物获取资源的重要指标之一(Gregory *et al.*, 1978)。根系分支强度(root branching intensity, RBI)、根系分布深度(root depth, RD)也是衡量植物获取资源的重要指标,体现了植物占用空间和利用资源的状况,直接决定了植物吸收与利用土壤资源的能力,其变化显著影响植物的地下竞争力(Manschadi *et al.*, 2008; 王珺等, 2008; Cheng *et al.*, 2009)。形态性状是指植物单个根的特征,如根直径、比根长、比根面积、根组织密度、根系干物质含量等。根直径(diameter)是根系最重要的形态指标之一,其粗细反映不同的解剖结构和生理功能(Fitter, 1996; Guo *et al.*, 2008),影响根系获取土壤资源的能力。单位质量下直径较细的根具有更大的表面积,获取土壤养分和水分能力更强。比根长(specific root length, SRL)是单位质量的根长度,能够反映根系吸收水分和养分的能力,衡量根系的消耗与效益,与根直径和根碳氮比密切相关,能够全面反映根系对环境变化的生理状况和动态响应(Roumet *et al.*, 2016; Miyatani *et al.*, 2018)。研究表明,高的比根长会提高植物单位生物量投资的资源吸收效率,增加根系的吸收能力,带来的负面结果是根

系寿命降低(Ostonen *et al.*, 2007)。比根面积(specific root area, SRA)是单位质量的根面积, 同样反映根系对土壤资源的获取能力(Löhmus *et al.*, 1989)。根组织密度(root tissue density, RTD)是单位体积的根质量, 反映根系资源获取和防御能力(Eissenstat & Caldwell, 1988; Craine *et al.*, 2001)。研究证明, 根组织密度随着养分有效性的增加而降低, 即在土壤贫瘠时根组织密度较高(Holdaway *et al.*, 2011; Kramer-Walter *et al.*, 2016)。根干物质含量(root dry matter content, RDMC)体现了植物对地下物质和能量的投资, 在贫瘠的土壤中, 植物一般会增加地下干物质含量投资来提高自身对环境的适应能力(Díaz *et al.*, 2016)。生理性状则由根系养分吸收动力、根系分泌物特征、根呼吸、根寿命等来表征。根寿命(root lifespan)是准确评估细根周转的关键, 其长短决定了被分配到土壤中的碳和养分的含量(于水强等, 2020)。根系呼吸(root respiration)作为植物根系的一个基础代谢过程, 为其生长、维持及离子吸收与转运等提供能量(Atkin *et al.*, 2015; O'Leary *et al.*, 2019), 是决定细根养分获取的一个关键生理性状(Clement *et al.*, 1978; Lynch, 2015)。根系分泌物(root exudation)通过刺激微生物分解来提高植物对养分的可利用能力(Sun *et al.*, 2021), 根系磷酸酶活性(root phosphatase activity, RPA)也是反映植物磷获取能力的重要生理属性指标(Turner, 2008; Han *et al.*, 2022)。生物性状则包括根系和土壤生物群落之间密切相关的性状, 直接影响根系对养分的获取, 例如菌根、根瘤等, 也包括根系与病原体的相互作用。

此外, 人们还习惯将根系性状分为化学性状和解剖性状(表2)。根系的化学性状与根系的生长发育紧密相关, 根组织中化学组成的浓度对细根呼吸速率、周转速率具有显著影响, 进而对整个生态系统的碳、氮循环产生强烈影响(Ruffel *et al.*, 2011)。因此, 根化学性状(尤其氮含量)也受到很多科研人员的关注。氮作为植物生长所必需的养分, 根氮含量(root nitrogen content, RN)与细根代谢和呼吸活动紧密相关, 氮浓度越高, 细根呼吸速率越高, 细根周转越快(Makita *et al.*, 2009; Ruffel *et al.*, 2011; Xiao *et al.*, 2022)。根碳含量(root carbon content, RC)也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(Guo *et al.*, 2008)。根系解剖结构可以直观地体现根系的生长发育水平, 与生理

代谢活动具有密切联系(Guo *et al.*, 2008)。例如皮层的厚度(cortical thickness, CT)体现了根系吸收养分和水分的能力, 而中柱(维管束)直径(stele diameter, SD)的大小决定了根系的运输能力(Peterson *et al.*, 1999; Guo *et al.*, 2008)。因此, 常用根系的解剖结构特征(软性状(soft traits))来指征根系的生理属性(硬性状(hard traits))。软性状通常指相对容易获得和快速测量的性状, 例如根系直径、根系长度等; 而硬性状指相比软性状更能准确反映植物对外界环境变化的响应, 却很难直接大量测量的一类性状(Cornelissen *et al.*, 2003), 例如根系呼吸、根系分泌物等一些生理性状指标。由于细根的构型、形态和化学这些软性状与根系的功能密切相关且较容易测量(Bardgett *et al.*, 2014; Valverde-Barrantes *et al.*, 2017), 所以以往关于根系性状的研究更多地关注这3类性状。

### 3 细根功能性状间的权衡关系

植物的功能性状间存在着各种各样的联系, 其中最普遍的是权衡关系(Bernard-Verdie *et al.*, 2012; 刘晓娟和马克平, 2015)。这种权衡关系是经过自然筛选后形成的性状组合, 也称“生态策略”。植物有效地获取所需资源, 同时将有限的可利用资源优化配置的方式被称为植物资源权衡策略(Ordoñez *et al.*, 2009; Wright *et al.*, 2017)。研究植物功能性状间的权衡关系不仅能够了解植物生态策略在不同环境内和环境间的差异, 更可以深入探索生态位分化和物种共存的内在机制, 从而有助于深入理解生态系统中的物质循环与能量流动(Butler *et al.*, 2017)。鉴于植物功能性状重要的理论和应用价值, 国内外开展了大量相关研究和总结工作。研究发现叶片中一些关键形态、解剖和生理性状间存在显著的相关关系, 即著名的“叶经济谱(leaf economics spectrum, LES)”概念。在叶经济谱的一端, 植物个体的生长趋向资源快速获取的策略, 为“快速投资-收益”型物种, 具体表现为叶片构造成本较低、叶片的生产力较高, 植物表现为快速增长、资源利用和组织代谢率较高; 而在叶经济谱另一端, 植物个体的生长趋向资源获取与利用保守的策略, 为“缓慢投资-收益”型物种, 表现为叶片构造成本高、叶片的生产力较低、缓慢的生长和组织代谢率(Hallik *et al.*, 2009; Reich, 2014; Mason & Donovan, 2015)。鉴于叶片主要性状间存在

表2 根系功能性状指标  
Table 2 Indexes of root functional traits

性状类型 Type of trait	性状指标 Trait index	缩写(单位) Abbreviation (unit)	描述 Description
构型性状 Architectural trait	根长密度 Root length density	RLD ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ )	单位体积土壤中的根长, 反映根系对养分获取的能力 The length of roots per unit soil volume, reflects the ability of the roots to acquire nutrients
	根分支强度 Root branching intensity	RBI ( $\text{cm}^{-1}$ )	单位2级根长度上的1级根数量, 反映根系从土壤中获取水分和养分的能力 The number of laterals on a given length unit of parent root, reflects the ability of the root to explore the soil for water and nutrients
	根分布深度 Root depth	RD (cm)	反映植物吸收与利用土壤资源的能力 Reflects the ability of the plant to acquire soil resources
形态性状 Morphological trait	根直径 Root diameter	<i>D</i> (mm)	影响根资源获取、生理功能 Affects the root resource acquisition and physiological function
	比根长 Specific root length	SRL ( $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$ )	单位生物量的根长度, 反映根系吸收水分和养分的能力, 衡量根系的消耗与效益 The length of root per unit dry mass, reflects the potential extent of soil exploration (for nutrients and water) per unit cost (in terms of plant biomass allocation) and measures the root consumption and benefits
	比根面积 Specific root area	SRA ( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ )	单位生物量的根面积, 反映根系对土壤资源的获取能力 The area of root per unit dry mass, reflects the ability of the root to acquire soil resources
	根组织密度 Root tissue density	RTD ( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ )	单位体积的根质量, 反映根系资源获取和防御能力 Root mass per unit volume, reflects the root resource acquisition and defense capability
	根干物质含量 Root dry matter content	RDMC ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	单位鲜质量的根干质量, 反映根系的资源获取能力 The dry mass of root per unit fresh root mass, reflects the ability of root system to acquire soil resources
生理性状 Physiological trait	根寿命 Root lifespan	(d)	单位生物量的根系组织存活的时间, 决定根系养分和碳消耗与循环的速率, 属于硬性状 The survival time of root tissue per unit of biomass, determines the rate at which root nutrients and carbon are consumed and recycled, hard trait
	根系呼吸速率 Root respiration rate	Rr ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	单位根质量和时间内CO <sub>2</sub> 通量, 属于硬性状 The flux rate of CO <sub>2</sub> per unit root mass and time, hard trait
	根系分泌速率 Root exudation rate	RER ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	单位根质量和时间内根系分泌碳通量, 属于硬性状 The flux rate of root exudates was calculated by dividing the total carbon content by incubation time and root dry mass, hard trait
	根系磷酸酶活性 Root phosphatase activity	RPA ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	单位根质量和时间内磷酸单酯酶含量 The content of phosphomonoesterase in per unit root dry mass and time
生物性状 Biotic trait	菌根侵染率 Mycorrhizal fungal colonization	RLC (%)	菌根真菌的侵染比例 The proportion of mycorrhizal colonization
	菌丝密度 Hyphal length density	HLD ( $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$ )	单位土干质量的菌丝长度 The length of fungal hypha per unit of dry soil mass
化学性状 Chemical trait	根碳含量 Root carbon content	RC ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	单位根干质量的碳含量, 影响根资源获取及代谢速率 The mass of carbon content per root dry mass, affects the root resource acquisition and metabolic rate
	根氮含量 Root nitrogen content	RN ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	单位根干质量的氮含量, 影响根资源获取及代谢速率 The mass of nitrogen content per root dry mass, affects the root resource acquisition and metabolic rate
解剖性状 Anatomical trait	皮层厚度 Cortical thickness	CT (mm)	反映根系对土壤资源的获取能力 Reflects the ability of the root to acquire soil resources
	中柱直径 Stele diameter	SD (mm)	反映根系对土壤养分的运输能力 Reflects the ability of the root to transport soil resources

着明显的经济谱, 研究人员开始考虑是否根系关键功能性状间也存在着类似的“经济”策略和权衡关系。

3.1 细根功能性状间的权衡关系

由于植物根系的研究受到采样方法的限制, 许多功能性状, 如根系寿命和根系呼吸等, 难以直接观测(Eissenstat & Yanai, 1997)。在直接观测资料不足的情况下, 往往基于功能平衡和类比的方法, 根据地上功能性状来预测根系功能性状和行为。类比

于叶经济谱, 许多学者对能够反映根系资源获取和维持的主要功能性状(形态性状与化学性状)进行测量, 发现植物根遵循资源获取-利用保守权衡的策略(图1), 即一维根系经济谱(one-dimensional root economics spectrum) (Reich, 2014)。在根经济谱假设下, 根的性质表现为从快速觅食和短寿命(即获取策略)到缓慢觅食和长寿命(即保守策略)的梯度变化(Zhou *et al.*, 2022)。在物种水平上, 根经济谱反映了根在养分获取效率与资源维持成本两者之间的权衡,



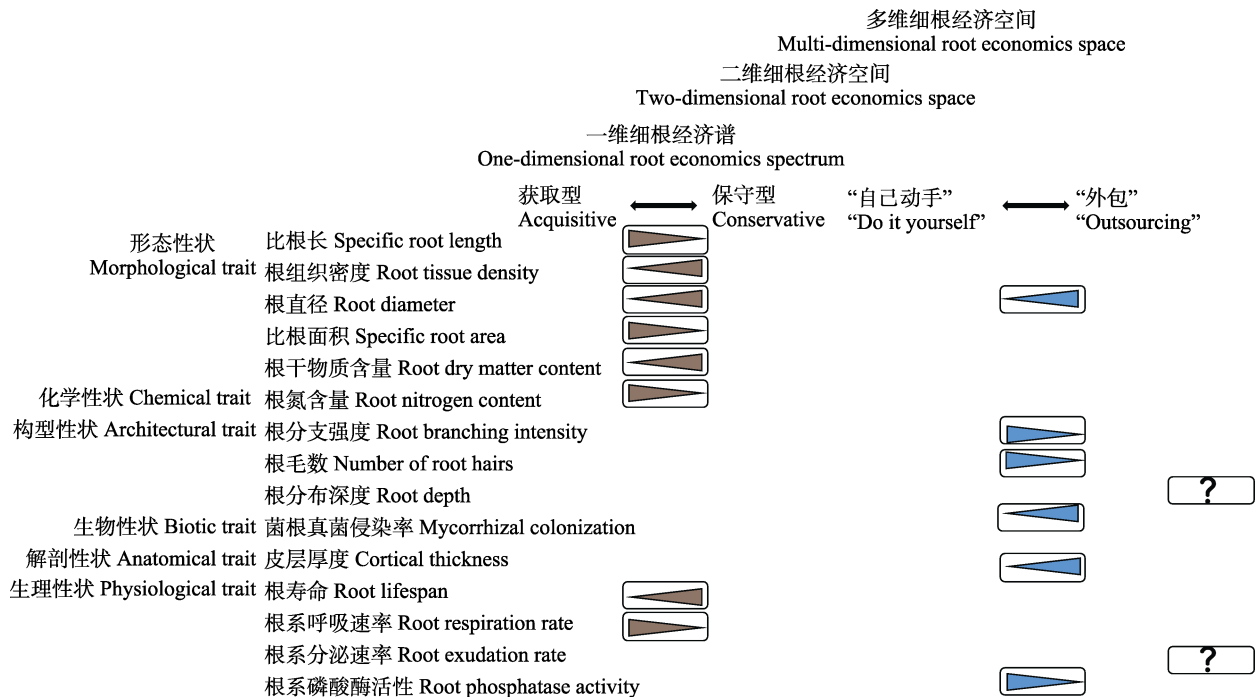


图1 细根性状间权衡关系。

Fig. 1 Trade-offs among fine root traits.

吸收能力强的根一般比较细,根系比根长和含氮量也较高,但个体生命周期较短。相对而言,在养分吸收、资源利用方面保守的根系一般为粗根,其比根长和含氮量则较低,寿命也比较长(McCormack *et al.*, 2012)。Roumet等(2016)和de la Riva等(2018)的研究结果都证明一维根系经济谱的存在。Roumet等(2016)对3个植物群落(地中海、温带、热带)的74种植物(主要是草本和矮灌木)的细根形态、化学性状等功能性状的研究结果发现,细根形态、化学性状以及根呼吸速率和分解速率显著相关,根系呼吸速率与比根长和氮含量存在正相关关系,但与木质素/氮含量、根干物质含量呈负相关关系。对74种植物细根性状进行主成分分析发现,草本植物和灌木根系遵循资源获取-保守权衡的策略,环境干扰强度高的草本植物具有较高的代谢活性(高呼吸速率)、高根氮含量和比根长以及高觅食能力,具有获取策略的根系特征;在细根经济谱的另一端,生长较慢的灌木则采取了更保守的策略,其根直径更粗,根干物质含量高,木质素/氮含量高,具有较低的根系分解速率,其寿命更长。de la Riva等(2018)在西班牙南部大区域尺度(地中海森林到灌丛)下选取18个不同植物群落中534种木本植物的细根样本,对关键根系功能性状(比根长、根直径、根组织密度以及根

干物质含量)的研究发现,总体而言,大部分根系形态性状之间存在较强的相关性,细根性状的变异主要沿着资源获取与保守的权衡维度,根组织密度较高的植物,也具有较高的干物质含量和较低的比根面积,表现为保守策略;而另一端对应“快速投资-收益型”的获取策略,具有相反的特征,根组织密度和干物质含量较低,但是比根面积较高。但是,de la Riva等(2018)的研究还发现根直径并没有完全沿细根经济谱轴线排列,因此认为根系经济谱可能包含多个维度。

### 3.2 细根经济谱的争议与挑战

细根形态性状、生理性状与寿命的关系在不同的土壤环境中存在很大差异,由于土壤资源的异质性、菌根侵染类型和侵染程度的差异,细根功能性状受到多重因素的共同影响,导致细根功能性状间的关联不像叶性状一样显著,单一的获取-保守轴无法全面地描述细根的权衡关系(McCormack *et al.*, 2012; Kong *et al.*, 2014; Eissenstat *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015; Weemstra *et al.*, 2016),于是关于是否存在类似叶经济谱的一维细根经济谱近几年来引起很大的争议。例如,Holdaway等(2011)和Kong等(2019)的研究结果并不支持细根经济谱的存在。在细根经济谱假设下,根直径与组织密度之间存在正相关关系,

与根氮含量之间存在负相关关系。而Holdaway等(2011)的研究结果显示细根直径与细根组织密度两个功能性状存在显著的负相关关系, 细根直径和细根氮含量之间存在正相关关系, 这两种情况都与细根经济谱假设相反。同时由于研究尺度(例如物种库相对较小和地理范围有限)限制了性状变异的范围, 这也可能掩盖了细根功能性状权衡关系的普遍性。

Kong等(2019)分析了800多种植物吸收根的解剖、形态和化学性状, 首次在全球尺度上试图验证根经济谱的普遍性。研究结果发现由于解剖性状(皮层厚度与中柱直径)之间的异速生长关系导致物种之间根系功能性状的关系大多数是非线性的, 也不支持根经济谱假说。除此之外, Kong等(2014, 2015)将细根(直径 $\leq 2$  mm)进一步划分为细吸收根( $< 247$   $\mu\text{m}$ )与粗吸收根, 结果发现, 相较于吸收根直径小的植物, 吸收根直径大的植物在获取养分时更多借助于菌根, 同时获取养分的速度更快, 寿命也 longer, 并能够将更多的养分储存于根皮层中, 因此吸收根直径大的植物其部分功能性状间的关系也不支持细根经济谱中的资源权衡策略。

McCormack和Iversen (2019)利用全球最大的细根性状数据库(Fine Root Ecology Database, FRED)针对一级细根的比根长、根组织密度、根直径和根系侵染率指标来建立细根性状经济模型, 该模型表明细根性状经济空间要将与细根共生的菌根真菌的作用考虑在内, 不应该局限于传统的从获取到保守的一维权衡维度。基于根系物理结构以及与根系获取土壤资源能力有关的功能共同限制了细根的二维性状空间。此外, 由于细根具有多种获取土壤资源的策略, 如根系分泌物可以促进土壤矿物质中的物质释放, 或刺激土壤微生物的活性, 并增加细根对营养物质的获取(Gardner *et al.*, 1983; Lopez-Bucio *et al.*, 2000; Dakora & Phillips, 2002; Phillips *et al.*, 2011; Bengtson *et al.*, 2012)。因此, 他们认为细根经济空间还存在多种维度。Bergmann等(2020)利用全球尺度细根性状GRooT数据库(Fine Root Ecology Database和TRY Plant Trait Database)对细根比根长、根组织密度、根直径、根氮含量以及根系侵染率和皮层厚度这些性状的权衡关系进行分析, 并提出最新的二维根系性状经济空间(two-dimensional root economics space)。研究发现根组织密度和根氮含量之间存在负相关关系, 代表了传统的快速和缓慢投

资回报之间的权衡, 即“保守维度” - “自己动手(do it yourself)”, 具体为从具有高根组织密度、低代谢率的缓慢根系资源投资回报到具有高氮含量和代谢速率的快速根系资源投资回报的权衡维度。细根比根长和根直径之间的负相关关系, 代表了从“自己动手”到外包(outsourcing)给菌根真菌获取资源的“协作维度”。Weigelt等(2021)试图在二维根系经济空间的基础上结合地上叶经济谱建立一个完整的植物性状经济空间, 他们发现除了经典的保守维度和协作维度外, 根系深度也能形成植物性状经济空间中额外的权衡维度。细根的功能性状组合受到内在结构和外在环境等多重因素的共同驱动, 植物细根在长期进化过程中衍生出了一系列以多种性状组合表征的养分获取策略, 即多维根系性状经济空间(multi-dimensional root economics space) (Kramer-Walter *et al.*, 2016; Weemstra *et al.*, 2016; Han *et al.*, 2022)。

以往的根系性状权衡关系研究更多基于细根形态性状与化学性状, 对细根生理性状的关注较少, 而细根生理性状在多维细根经济空间中表征如何也不得而知。近年来, 研究人员针对细根呼吸和根系分泌物等生理性状发表了一些重要研究成果。Makita等(2015)对3种不同肥力下的日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa*)林细根呼吸速率、细根氮含量、比根长和根组织密度进行分析, 发现根系呼吸速率随根系氮含量和比根长的增加而增大; 随根系组织密度的增加而降低, 当土壤中氮含量较低时, 植物会采取增加根系组织密度, 降低根系氮含量和细根呼吸速率的权衡策略。Han和Zhu (2020)针对245种植物物种细根性状进行研究, 结果同样发现细根呼吸与细根氮含量正相关, 与细根组织密度负相关, 并且发现木本植物的细根呼吸在多维细根经济空间中与传统的根经济谱相关性更强。Sun等(2021)与Williams等(2022)对单位质量下细根分泌物的分泌速率的研究结果均显示根系分泌速率与细根组织密度(保守型性状)负相关, Sun等(2021)研究结果还显示根系分泌速率与根系呼吸速率、氮含量正相关, 主成分分析表明根系分泌速率与形态性状分布在两个垂直轴上, 根系分泌速率是多维细根经济空间中的一种获取型特征, 说明植物通过根系分泌物增加养分有效性可能是养分获取的一种补充策略。Han等(2022)以中国云南普洱亚热带季风常绿阔



叶林20个树种为研究对象,探究根系生理性状(磷酸酶活性)与形态和化学性状之间的关系,首次揭示了细根磷酸酶活性位于细根经济空间中的协作维度,是植物获取土壤磷的一种主动策略。尽管对细根的一些生理性状的研究有了很大的进步,但由于研究方法的局限性等原因,目前对细根生理性状的认知仍十分有限,未来应继续加强对与细根养分吸收相关的其他生理性状与细根形态和化学等性状的权衡关系研究,对于更加全面、深入探究根系多维经济空间乃至全株植物经济谱以及植物地下养分获取和资源维持的权衡机制具有重要意义。

### 3.3 菌根真菌与细根的权衡关系

当前,植物根系功能性状及其内在关系的研究相对滞后于地上功能性状的研究,极大地制约了我们对植物环境适应性的整体理解和生态系统功能过程的深入认识(Hodge, 2004; Bardgett *et al.*, 2014; Bardgett, 2017)。地下功能性状研究相对滞后的一个重要原因是陆地上绝大多数植物根系会与菌根真菌共生来获取土壤资源,菌根真菌与根系形成的共生体深刻影响到根系的形态、构型以及功能性状之间的关系,尤其是对植物土壤资源获取的影响至关重要(Brundrett, 2002; Laliberté, 2017)。也正因为如此,要了解根系功能性状及其相互间的关系,就离不开对与其共生的菌根真菌的研究。虽然有许多研究探讨了不同植物获取土壤资源的策略,但它们要么只关注根系自身的作用(Adams *et al.*, 2013; Padilla *et al.*, 2013; Caplan *et al.*, 2017),要么只关注菌根真菌获取土壤养分或水分的能力(Liu *et al.*, 2012; Wu *et al.*, 2013a, 2013b; Zheng *et al.*, 2014; Augé *et al.*, 2015),仅有个别研究同时涉及吸收根和菌根真菌之间的权衡关系,但对两者之间的权衡机制仍缺乏定量研究(Kong *et al.*, 2014; Mason & Donovan, 2015)。菌根作为植物根系和土壤真菌相互作用的共生体,同时考虑根系和菌根真菌之间的关系及其对土壤资源的获取方式,不仅可以扩展对植物获取土壤资源策略多样性的理解,也有助于加强对根系的生态、生理和进化以及植物自身进化和适应机制,乃至对全球变化过程中生态系统地上地下生态过程的深入理解(Chen *et al.*, 2013; Roumet *et al.*, 2016)。

如前所述,要深入了解细根多维经济空间,则离不开对菌根真菌与细根功能性状之间关系的研究(苗原等, 2013)。目前大多数研究主要针对细根构型

性状(根分支强度)和形态性状(根长、根直径、根组织密度)与菌根真菌的权衡关系开展的,并且这种权衡关系研究主要集中在木本植物和少量的草本植物。Eissenstat等(2015)测量了6种温带树种在施肥和不施肥时的根系构型性状和结构性状与菌根真菌的关系,发现根直径大的植物菌根真菌侵染率高,根直径小的植物菌根真菌侵染率低(Zheng *et al.*, 2014; Eissenstat *et al.*, 2015)。Liu等(2015)对14种亚热带树种在根系修剪和养分添加处理后的根系构型和结构性状以及菌根真菌侵染率进行了测量,同样发现吸收细根与菌根真菌在地下资源获取中存在明显的互补性,细吸收根物种主要利用细根获取养分和水分,而粗吸收根的物种更多地依赖菌根真菌。越来越多的证据表明,植物的根系功能性状和菌根真菌之间存在权衡关系(Ma *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2021; Xia *et al.*, 2021)。表现为根直径大的植物根系分支强度低,根毛数量少,但菌根真菌侵染强度高;相反,根直径小的植物根系分支强度高,根毛数量多,但菌根真菌侵染强度低(图2) (Brundrett, 2002; Guo *et al.*, 2008; Kong *et al.*, 2014; McCormack *et al.*, 2015; Eissenstat *et al.*, 2015)。这意味着植物吸收根和菌根真菌在功能性状上存在明显的互补性,即吸收根直径小的植物主要通过增加根长度来获取土壤资源,而吸收根直径大的植物主要依赖菌根真菌来获取资源(Liu *et al.*, 2015; Cheng *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2017)。

自然条件下,植物的一个重要投资就是增加根系吸收表面积来获取土壤水分和养分。根系和菌根真菌作为植物获取土壤资源的两个途径,植物采取哪种方式主要依赖于成本-收益的权衡,两者之间关系密切,受环境的强烈影响。最成功的植物通常以最小的投资成本使吸收根和菌根真菌资源获取收益最大化(Eissenstat & Yanai, 1997; Brundrett, 2002; Kong *et al.*, 2016)。在土壤水分或者可利用养分充足的情形下,根系量增大是一个非常普遍的现象,并且比根长大的植物根系干物质含量增长速度要远远高于比根长小的植物根系(Hodge, 2004),但是真菌侵染率和根外菌丝密度通常会降低(Treseder & Allen, 2002; Liu *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2013),二者响应趋势的不同很可能是由于当土壤可利用资源更充足且不受限制时,相对于单位长度细根的构建成本而言,菌根真菌的侵染、维持

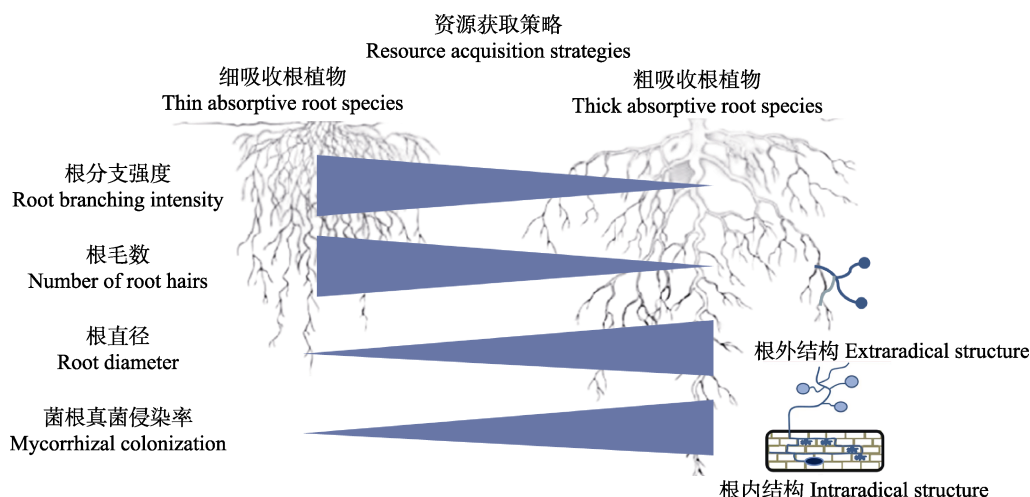


图2 菌根真菌与细根性状的权衡关系。

Fig. 2 Trade-offs between mycorrhizal fungi and fine root traits.

和增殖菌丝需要消耗更多的碳,导致植物的相对收益降低。尽管植物根系对养分富集斑块的响应优于菌根真菌侵染,但是随着资源类型及其受限程度的不同,二者响应的程度和强度也会不同。例如,对移动性强的养分(如 $\text{NO}_3^-$ )和水的吸收,植物倾向于提高根系比根长或者自身的生长能力,而对于移动性差的磷养分,植物则主要依赖菌根真菌侵染来增加根系养分吸收的有效性(Comas *et al.*, 2012; Lynch, 2013)。但在磷极度匮乏的生境中,由于菌丝的周转更快,植物依靠菌根真菌侵染获取磷的能量代价会更高,此时植物可能转向利用能耗更低的细根或者根毛(Staddon *et al.*, 2003; Holdaway *et al.*, 2011)。这意味着在自然生态系统中,特别是在资源有限的条件下,植物物种资源获取策略的多样化可能是由根系和菌根真菌之间的权衡所导致的。但是,目前关于吸收根和菌根真菌吸收策略的研究主要集中在木本植物(Chen *et al.*, 2018)和少量的草本植物(Li *et al.*, 2017),而且这些野外研究大都局限于菌根真菌和吸收根表观性状(如干物质含量、长度、比根长等)对环境的响应,尚缺乏对二者的具体养分吸收功能(尤其是帮助宿主植物获取的氮、磷收益)的定量研究以证实两者之间的权衡关系。

#### 4 总结和展望

植物功能性状及其相互关系方面的研究,不仅可以客观地体现植物个体对外部环境的适应能力,以及植物个体内部不同功能之间的进化与平衡,更有助于准确预测植物群落和生态系统的功能或过程

变化(Díaz *et al.*, 2004, 2016; Lienin & Kleyer, 2012; 雷铃洁等, 2016)。植物的地下部分尤其是细根在植物的功能表现中发挥着关键作用,并影响着许多生态系统过程(Hodge, 2004; Bardgett *et al.*, 2014; Bardgett, 2017)。近年来,根系功能性状的研究引起了人们的广泛关注,虽然对植物地下部分的综合研究也日益增多,但是目前来看,植物功能性状的研究还存在极其不平衡的现象。人们对植物地下部分根系功能性状的研究仍远远小于地上部分,严重制约着我们对生态系统碳、氮、磷等养分循环过程,地上地下生态系统相互作用的认识。因此,本文建议在未来的根系功能性状研究中可以重点关注以下几方面:

1)随着时间和空间的变化,植物根系在整个生命周期中,其解剖学、形态学和生理学特征都有显著变化(McCormack *et al.*, 2017; Freschet *et al.*, 2021)。因此,亟待增强根系功能性状研究方法的一致性和稳定性,提高根系功能性状测量的可靠性和再现性,迫切需要建立一套准确和统一的根系功能性状指标定义,根系的分类、取样、储存以及性状测量的核心方法,应考虑各种根系取样标准,并考虑各种相关因素,包括取样地点和植被类型等,设计出合适的方法以便减少由于根系的时空异质性而导致的方法偏差。

2)细根硬性状与植物生长和存活直接相关,通常认为硬性状相比软性状更能准确表征植物对外界环境的响应。近年来,研究人员针对细根呼吸和根系分泌速率等生理性状发表了一些研究成果。但是

目前关于细根硬性状的研究仍然是一个短板, 未来应继续在不同生态系统持续开展细根硬性状(例如与养分吸收动力相关的生理属性)的调查研究, 才能更加深入地揭示地上地下生态系统养分循环及其权衡机制。

3)如前所述, 绝大多数的陆生植物与菌根真菌形成共生关系, 利用菌根真菌获取土壤中的养分和水分也是植物资源获取的重要途径。外部环境会强烈影响植物对资源的分配, 植物采取哪种方式主要依赖于资源收益和构建成本间的权衡(Chapin III *et al.*, 1987; Koide, 1991; Ma *et al.*, 2018), 但是, 迄今仍缺乏植物构建成本和资源收益之间权衡的直接量化研究, 植物吸收根的资源获取策略及其与菌根真菌的成本-收益的权衡机制依然模糊, 迫切需要从植物碳投资菌根真菌和根系、菌根真菌和根系养分获取角度明晰两者之间的权衡关系及内在机制。

## 参考文献

- Adams TS, McCormack ML, Eissenstat DM (2013). Foraging strategies in trees of different root morphology: the role of root lifespan. *Tree Physiology*, 33, 940-948.
- Asefa M, Worthy SJ, Cao M, Song XY, Lozano YM, Yang J (2022). Above- and below-ground plant traits are not consistent in response to drought and competition treatments. *Annals of Botany*, 130, 939-950.
- Atkin OK, Bloomfield KJ, Reich PB, Tjoelker MG, Asner GP, Bonal D, Bönisch G, Bradford MG, Cernusak LA, Cosio EG, Creek D, Crous KY, Domingues TF, Dukes JS, Egerton JJG, *et al.* (2015). Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 206, 614-636.
- Augé RM, Toler HD, Saxton AM (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, 25, 13-24.
- Bardgett RD (2017). Plant trait-based approaches for interrogating belowground function. *Biology and Environment*, 117B, 1. DOI: 10.3318/BIOE.2017.03.
- Bardgett RD, Mommer L, de Vries FT (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 692-699.
- Bergmann J, Weigelt A, van der Plas F, Laughlin DC, Kuyper TW, Guerrero-Ramirez N, Valverde-Barrantes OJ, Bruehlheide H, Freschet GT, Iversen CM, Kattge J, McCormack ML, Meier IC, Rillig MC, Roumet C, *et al.* (2020). The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 6, eaba3756. DOI: 10.1126/sciadv.aba3756.
- Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E (2012). Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100, 1422-1433.
- Brundrett MC (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154, 275-304.
- Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL (2000). Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 125, 389-399.
- Butler EE, Datta A, Flores-Moreno H, Chen M, Wythers KR, Fazayeli F, Banerjee A, Atkin OK, Kattge J, Amiaud B, Blonder B, Boenisch G, Bond-Lamberty B, Brown KA, Byun C, *et al.* (2017). Mapping local and global variability in plant trait distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, E10937-E10946.
- Caplan JS, Stone BWG, Faillace CA, Lafond JJ, Baumgarten JM, Mozdzer TJ, Dighton J, Meiners SJ, Grabosky JC, Ehrenfeld JG (2017). Nutrient foraging strategies are associated with productivity and population growth in forest shrubs. *Annals of Botany*, 119, 977-988.
- Chapin III FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987). Plant responses to multiple environmental factors: physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth. *BioScience*, 37, 49-57.
- Chaudhary VB, Holland EP, Charman-Anderson S, Guzman A, Bell-Dereske L, Cheeke TE, Corrales A, Duchicela J, Egan C, Gupta MM, Hannula SE, Hestrin R, Hoosein S, Kumar A, Mhretu G, *et al.* (2022). What are mycorrhizal traits? *Trends in Ecology & Evolution*, 37, 573-581.
- Chen WL, Koide RT, Eissenstat DM (2018). Nutrient foraging by mycorrhizas: from species functional traits to ecosystem processes. *Functional Ecology*, 32, 858-869.
- 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, Chen WL, Adams TS, Wei X, Li L, McCormack ML, DeForest JL, Koide RT, Eissenstat DM (2016). Mycorrhizal fungi and roots are complementary in foraging within nutrient patches. *Ecology*, 97, 2815-2823.
- Cheng XR, Huang MB, Shao MG, Warrington DN (2009). A comparison of fine root distribution and water consumption of mature *Caragana korshinskii* Kom grown in two soils in a semiarid region, China. *Plant and Soil*, 315, 149-161.
- Clement CR, Hopper MJ, Jones LHP, Leafe EL (1978). The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution: II. Effect of light, defoliation, and relationship to CO<sub>2</sub> flux. *Journal of Experimental Botany*, 29, 1173-1183.

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0456

- Cochavi A, Cohen IH, Rachmilevitch S (2020). The role of different root orders in nutrient uptake. *Environmental and Experimental Botany*, 179, 104212. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2020.104212.
- Comas LH, Mueller KE, Taylor LL, Midford PE, Callahan HS, Beerling DJ (2012). Evolutionary patterns and biogeochemical significance of angiosperm root traits. *International Journal of Plant Sciences*, 173, 584-595.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Craire JM, Froehle J, Tilman DG, Wedin DA, Chapin FS (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93, 274-285.
- Dakora FD, Phillips DA (2002). Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*, 245, 35-47.
- de la Riva EG, Marañón T, Pérez-Ramos IM, Navarro-Fernández CM, Olmo M, Villar R (2018). Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: Are they aligned along the root economics spectrum? *Plant and Soil*, 424, 35-48.
- Diaz S, Cabido M (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646-655.
- Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, *et al.* (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295-304.
- Diaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, *et al.* (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167-171.
- Eissenstat DM, Caldwell MM (1988). Competitive ability is linked to rates of water extraction. *Oecologia*, 75, 1-7.
- Eissenstat DM, Kucharski JM, Zadworny M, Adams TS, Koide RT (2015). Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 208, 114-124.
- Eissenstat DM, Yanai RD (1997). The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 27, 1-60.
- Fitter AH (1996). Characteristics and functions of root systems//Waisel Y, Eshel E, Kafkafi U. *Plant Roots: the Hidden Half*. 2nd ed. Marcel Dekker, New York, 1-20.
- Fitter AH (2004). Magnolioid roots-hairs, architecture and mycorrhizal dependency. *New Phytologist*, 164, 15-16.
- Freschet GT, Roumet C (2017). Sampling roots to capture plant and soil functions. *Functional Ecology*, 31, 1506-1518.
- Freschet GT, Roumet C, Comas LH, Weemstra M, Bengough AG, Rewald B, Bardgett RD, de Deyn GB, Johnson D, Klimešová J, Lukac M, McCormack ML, Meier IC, Pagès L, Poorter H, *et al.* (2021). Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytologist*, 232, 1123-1158.
- Gardner WK, Barber DG, Parbery DA (1983). The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. *Plant and Soil*, 68, 107-124.
- Gill RA, Jackson RB (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 147, 13-31.
- Gregory PJ, McGowan M, Biscoe PV (1978). Water relations of winter wheat: 2. Soil water relations. *The Journal of Agricultural Science*, 91, 103-116.
- Grime JP (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- 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.
- Hajek P, Hertel D, Leuschner C (2014). Root order- and root age-dependent response of two poplar species to belowground competition. *Plant and Soil*, 377, 337-355.
- Hallik L, Niinemets Ü, Wright IJ (2009). Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? *New Phytologist*, 184, 257-274.
- Han MG, Chen Y, Li R, Yu M, Fu LC, Li SF, Su JR, Zhu B (2022). Root phosphatase activity aligns with the collaboration gradient of the root economics space. *New Phytologist*, 234, 837-849.
- Han MG, Zhu B (2020). Linking root respiration to chemistry and morphology across species. *Global Change Biology*, 27, 190-201.
- He NP, Li Y, Liu CC, Xu L, Li MX, Zhang JH, He JS, Tang ZY, Han XG, Ye Q, Xiao CW, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, *et al.* (2020). Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 908-918.
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1992). The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology*, 73, 1094-1104.
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1993). The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of Forest*

- Research*, 23, 2507-2520.
- Hendricks JJ, Nadelhoffer KJ, Aber JD (1993). Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 174-178.
- Hodge A (2004). The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162, 9-24.
- Hodge A, Berta G, Doussan C, Merchan F, Crespi M (2009). Plant root growth, architecture and function. *Plant and Soil*, 321, 153-187.
- Holdaway RJ, Richardson SJ, Dickie IA, Peltzer DA, Coomes DA (2011). Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99, 954-963.
- Hu YJ, Rillig MC, Xiang D, Hao ZP, Chen BD (2013). Changes of AM fungal abundance along environmental gradients in the arid and semi-arid grasslands of northern China. *PLoS ONE*, 8, e57593. DOI: 10.1371/journal.pone.0057593.
- Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108, 389-411.
- Johnson NC, Angelard C, Sanders IR, Kiers ET (2013). Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. *Ecology Letters*, 16, 140-153.
- Kattge J, Diaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönsch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, Cornelissen JHC, Violle C, Harrison SP, van Bodegom PM, Reichstein M, *et al.* (2011). TRY—A global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 5078. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x.
- Koide RT (1991). Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist*, 117, 365-386.
- Kong DL, Ma CG, Zhang Q, Li L, Chen XY, Zeng H, Guo DL (2014). Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 203, 863-872.
- Kong DL, Wang JJ, Kardol P, Wu H, Zeng H, Deng X, Deng Y (2015). The root economics spectrum: divergence of absorptive root strategies with root diameter. *Biogeosciences Discussions*, 12, 13041-13067.
- Kong DL, Wang JJ, Kardol P, Wu HF, Zeng H, Deng XB, Deng Y (2016). Economic strategies of plant absorptive roots vary with root diameter. *Biogeosciences*, 13, 415-424.
- Kong DL, Wang JJ, Wu HF, Valverde-Barrantes OJ, Wang RL, Zeng H, Kardol P, Zhang HY, Feng YL (2019). Nonlinearity of root trait relationships and the root economics spectrum. *Nature Communications*, 10, 2203. DOI: 10.1038/s41467-019-10245-6.
- Kong DL, Wu HF, Wang M, Simmons M, Lü 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.
- Kramer-Walter KR, Bellingham PJ, Millar TR, Smissen RD, Richardson SJ, Laughlin DC (2016). Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*, 104, 1299-1310.
- Laliberté E (2017). Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. *New Phytologist*, 213, 1597-1603.
- Lei LJ, Kong DL, Li XM, Zhou ZX, Li GY (2016). Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 922-931. [雷玲洁, 孔德良, 李晓明, 周振兴, 李国勇 (2016). 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望. 生物多样性, 24, 922-931.]
- Li HB, Liu BT, McCormack ML, Ma ZQ, Guo DL (2017). Diverse belowground resource strategies underlie plant species coexistence and spatial distribution in three grasslands along a precipitation gradient. *New Phytologist*, 216, 1140-1150.
- Lienin P, Kleyer M (2012). Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties. *Basic and Applied Ecology*, 13, 301-311.
- Liu BT, Li HB, Zhu B, Koide RT, Eissenstat DM, Guo DL (2015). Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. *New Phytologist*, 208, 125-136.
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica (Vita)*, 45, 325-339. [刘晓娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325-339.]
- Liu Y, Wang GL, Yu KX, Li P, Xiao L, Liu GB (2018). A new method to optimize root order classification based on the diameter interval of fine root. *Scientific Reports*, 8, 2960. DOI: 10.1038/s41598-018-21248-6.
- Liu YJ, Shi GX, Mao L, Cheng G, Jiang SJ, Ma XJ, An LZ, Du GZ, Collins Johnson N, Feng HY (2012). Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist*, 194, 523-535.
- Löhman K, Oja T, Lasn R (1989). Specific root area: a soil characteristic. *Plant and Soil*, 119, 245-249.
- Long YQ, Kong DL, Chen ZX, Zeng H (2013). Variation of the linkage of root function with root branch order. *PLoS ONE*, 8, e57153. DOI: 10.1371/journal.pone.0057153.
- Lynch JP (2013). Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*, 112, 347-357.

- Lynch JP (2015). Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. *Plant, Cell & Environment*, 38, 1775-1784.
- Ma ZQ, Guo DL, Xu XL, Lu MZ, Bardgett RD, Eissenstat DM, McCormack ML, Hedin LO (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555, 94-97.
- Makita N, Hirano Y, Dannoura M, Kominami Y, Mizoguchi T, Ishii H, Kanazawa Y (2009). Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata*. *Tree Physiology*, 29, 579-585.
- Makita N, Hirano Y, Sugimoto T, Tanikawa T, Ishii H (2015). Intraspecific variation in fine root respiration and morphology in response to *in situ* soil nitrogen fertility in a 100-year-old *Chamaecyparis obtusa* forest. *Oecologia*, 179, 959-967.
- Manschadi AM, Hammer GL, Christopher JT, de Voil P (2008). Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil*, 303, 115-129.
- Mason CM, Donovan LA (2015). Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: evidence from environmental divergences in leaf physiology across *Helianthus* (Asteraceae). *Evolution*, 69, 2705-2720.
- Matamala R, González-Meler MA, Jastrow JD, Norby RJ, Schlesinger WH (2003). Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science*, 302, 1385-1387.
- McCormack ML, Adams TS, Smithwick EAH, Eissenstat DM (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 195, 823-831.
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo DL, Helmisaari HS, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälammil-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, *et al.* (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505-518.
- McCormack ML, Guo DL, Iversen CM, Chen WL, Eissenstat DM, Fernandez CW, Li L, Ma CG, Ma ZQ, Poorter H, Reich PB, Zadworny M, Zanne A (2017). Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. *New Phytologist*, 215, 27-37.
- McCormack ML, Iversen CM (2019). Physical and functional constraints on viable belowground acquisition strategies. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1215. DOI: 10.3389/fpls.2019.01215.
- McCormack ML, Kaproth MA, Cavender-Bares J, Carlson E, Hipp AL, Han Y, Kennedy PG (2020). Climate and phylogenetic history structure morphological and architectural trait variation among fine-root orders. *New Phytologist*, 228, 1824-1834.
- Meier IC, Leuschner C (2010). Variation of soil and biomass carbon pools in beech forests across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, 16, 1035-1045.
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007). Plant functional traits environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 150-165. [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007). 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 31, 150-165.]
- Miao Y, Wu HF, Ma CE, Kong DL (2013). Relationship between mycorrhizal fungi and functional traits in absorption roots: research progress and synthesis. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 1035-1042. [苗原, 吴会芳, 马承恩, 孔德良 (2013). 菌根真菌与吸收根功能性状的关系: 研究进展与评述. 植物生态学报, 37, 1035-1042.]
- Miyatani K, Tanikawa T, Makita N, Hirano Y (2018). Relationships between specific root length and respiration rate of fine roots across stands and seasons in *Chamaecyparis obtusa*. *Plant and Soil*, 423, 215-227.
- Nadelhoffer KJ (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 147, 131-139.
- Norby RJ, Jackson RB (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 147, 3-12.
- O'Leary BM, Asao S, Millar AH, Atkin OK (2019). Core principles which explain variation in respiration across biological scales. *New Phytologist*, 222, 670-686.
- Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137-149.
- Ostonen I, Helmisaari HS, Borken W, Tedersoo L, Kukumägi M, Bahram M, Lindroos AJ, Nöjd P, Uri V, Merilä P, Asi E, Lohmus K (2011). Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. *Global Change Biology*, 17, 3620-3632.
- Ostonen I, Püttsepp Ü, Biel C, Alberton O, Bakker MR, Lohmus K, Majdi H, Metcalfe D, Olsthoorn AFM, Pronk A, Vanguelova E, Weih M, Brunner I (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems*, 141, 426-442.
- Padilla FM, Aarts BHJ, Roijendijk YOA, de Caluwe H, Mommer L, Visser EJW, de Kroon H (2013). Root plasticity maintains growth of temperate grassland species under pulsed water supply. *Plant and Soil*, 369, 377-386.
- Pregitzer KS (2002). Fine roots of trees—A new perspective. *New Phytologist*, 154, 267-270.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293-309.
- Reich PB (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics



- spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275-301.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143-S164.
- Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, Ghestem M, Osman N, Vrignon-Brenas S, Cao KF, Stokes A (2016). Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 210, 815-826.
- Ruffel S, Krouk G, Ristova D, Shasha D, Birnbaum KD, Coruzzi GM (2011). Nitrogen economics of root foraging: transitive closure of the nitrate-cytokinin relay and distinct systemic signaling for N supply vs. demand. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 18524-18529.
- Shipley B, de Bello F, Cornelissen JHC, Laliberté E, Laughlin DC, Reich PB (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923-931.
- Smith SE, Smith FA, Jakobsen I (2004). Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytologist*, 162, 511-524.
- Staddon PL, Ramsey CB, Ostle N, Ineson P, Fitter AH (2003). Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of  $^{14}\text{C}$ . *Science*, 300, 1138-1140.
- Stearns SC (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- Strand AE, Pritchard SG, McCormack ML, Davis MA, Oren R (2008). Irreconcilable differences: fine-root life spans and soil carbon persistence. *Science*, 319, 456-458.
- Sun LJ, Ataka M, Han MG, Han YF, Gan DY, Xu TL, Guo YP, Zhu B (2021). Root exudation as a major competitive fine-root functional trait of 18 coexisting species in a subtropical forest. *New Phytologist*, 229, 259-271.
- Treseder KK, Allen MF (2002). Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytologist*, 155, 507-515.
- Turner BL (2008). Resource partitioning for soil phosphorus: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 96, 698-702.
- Valenzuela-Estrada LR, Vera-Caraballo V, Ruth LE, Eissenstat DM (2008). Root anatomy, morphology, and longevity among root orders in *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 95, 1506-1514.
- Valverde-Barrantes OJ, Freschet GT, Roumet C, Blackwood CB (2017). 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*, 215, 1562-1573.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Wang J, Liu MS, Sheng S, Xu C, Liu XK, Wang HJ (2008). Spatial distributions of soil water, salts and roots in an arid arbor-herb community. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 4120-4127. [王珺, 刘茂松, 盛晟, 徐驰, 刘小恺, 王汉杰 (2008). 干旱区植物群落土壤水盐及根系生物量的空间分布格局. *生态学报*, 28, 4120-4127.]
- Wang RZ, Cavnaro TR, Jiang Y, Keitel C, Dijkstra FA (2021). Carbon allocation to the rhizosphere is affected by drought and nitrogen addition. *Journal of Ecology*, 109, 3699-3709.
- Wang ZQ, Guo DL, Wang XR, Gu JC, Mei L (2006). Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*, 288, 155-171.
- Weemstra M, Mommer L, Visser EJW, van Ruijven J, Kuyper TW, Mohren GMJ, Sterck FJ (2016). Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*, 211, 1159-1169.
- Weigelt A, Mommer L, Andrzejek K, Iversen CM, Bergmann J, Bruehlheide H, Fan Y, Freschet GT, Guerrero-Ramírez NR, Kattge J, Kuyper TW, Laughlin DC, Meier IC, van der Plas F, Poorter H, *et al.* (2021). An integrated framework of plant form and function: the belowground perspective. *New Phytologist*, 232, 42-59.
- Wells CE, Eissenstat DM (2001). Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology*, 82, 882-892.
- Williams A, Langridge H, Straathof AL, Muhamadali H, Hollywood KA, Goodacre R, de Vries FT (2022). Root functional traits explain root exudation rate and composition across a range of grassland species. *Journal of Ecology*, 110, 21-33.
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manríquez G, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NCA, Poorter L, Silman MR, Vriesendorp CF, Webb CO, Westoby M, *et al.* (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany*, 99, 1003-1015.
- Wright IJ, Dong N, Maire V, Prentice IC, Westoby M, Díaz S, Gallagher RV, Jacobs BF, Kooyman R, Law EA, Leishman MR, Niinemets Ü, Reich PB, Sack L, Villar R, *et al.* (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 357, 917-921.
- 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, *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Wu JR, Ma HC, Xu XL, Qiao N, Guo ST, Liu F, Zhang DH,

- Zhou LP (2013a). Mycorrhizas alter nitrogen acquisition by the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii*. *Annals of Botany*, 111, 1181-1187.
- Wu QS, Srivastava AK, Zou YN (2013b). AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: a review. *Scientia Horticulturae*, 164, 77-87.
- Xia MX, Valverde-Barrantes OJ, Suseela V, Blackwood CB, Tharayil N (2021). Coordination between compound-specific chemistry and morphology in plant roots aligns with ancestral mycorrhizal association in woody angiosperms. *New Phytologist*, 232, 1259-1271.
- Xiao HL, Sheng MY, Wang LJ, Guo C, Zhang SL (2022). Effects of short-term N addition on fine root morphological features and nutrient stoichiometric characteristics of *Zanthoxylum bungeanum* and *Medicago sativa* seedlings in southwest China karst area. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 22, 1805-1817.
- Xiong YM, Liu X, Guan W, Liao BW, Chen YJ, Li M, Zhong CR (2017). Fine root functional group based estimates of fine root production and turnover rate in natural mangrove forests. *Plant and Soil*, 413, 83-95.
- Yu SQ, Wang JB, Hao QW, Wang WF, Wang Q, Zhan LF (2020). Fine root lifespan and influencing factors of four tree species with different life forms. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 3040-3047. [于水强, 王静波, 郝倩葳, 王维枫, 王琪, 詹龙飞 (2020). 四种不同生活型树种细根寿命及影响因素. 生态学报, 40, 3040-3047.]
- Zhang DY, Peng YF, Li F, Yang GB, Wang J, Yu JC, Zhou GY, Yang YH (2019). Trait identity and functional diversity co-drive response of ecosystem productivity to nitrogen enrichment. *Journal of Ecology*, 107, 2402-2414.
- Zhang JR, Yan XJ, Jia LQ, Fan AL, Wang X, Chen TT, Chen GS (2022). Morphology and C and N stoichiometry traits of fine roots of nine understory shrubs in subtropical natural evergreen broad-leaved forest. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 3716-3726. [张进如, 闫晓俊, 贾林巧, 范爱连, 王雪, 陈廷廷, 陈光水 (2002). 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, 42, 3716-3726.]
- Zheng WS, Morris EK, Rillig MC (2014). Ectomycorrhizal fungi in association with *Pinus sylvestris* seedlings promote soil aggregation and soil water repellency. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 326-331.
- Zhou CW, Cui WJ, Yuan T, Cheng HY, Su Q, Wei HX, Guo P (2022). Root foraging behavior of two agronomical herbs subjected to heterogeneous P pattern and high Ca stress. *Agronomy*, 12, 624. DOI: 10.3390/agronomy12030624.
- Zhou M, Guo YM, Sheng J, Yuan YJ, Zhang WH, Bai WM (2022). Using anatomical traits to understand root functions across root orders of herbaceous species in a temperate steppe. *New Phytologist*, 234, 422-434.

责任编辑: 朱 彪 责任编辑: 乔鲜果