半附生榕树和非附生榕树的细根性状

牛 山[1,2] 夏尚文[1*] 王 刚[1] 杨效东[1]

([1]中国科学院西双版纳热带植物园, 热带森林生态学重点实验室, 云南勐仑 666303; [2]中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要 榕树作为热带雨林生态系统中的一个关键类群,在维持生物多样性方面发挥着重要作用。本研究以中国科学院西双版纳热带植物园内的榕树专类园区的10种榕属树种(5种半附生,5种非附生)为对象,采用根序法对其细根直径、根长、比根长、比表面积、分枝密度、组织密度、氮含量、碳含量和碳氮比等9个细根功能性状进行了研究,分析了半附生榕树和非附生榕树的细根性状差异;同时结合其原始分布生境,从植物的细根形态功能性状角度阐释其生存策略。结果表明:半附生榕的细根根长、细根直径显著高于非附生榕树($P<0.01$),而其比根长和分枝密度显著低于非附生榕树,其余性状之间无显著差异($P>0.05$);10种榕树的细根形态特征与养分特征呈微弱或无相关关系,细根的直径与分枝密度、比根长和比表面积呈显著的负相关。研究认为,不同生活型榕树的根系结构和性状特征差异是对环境的适应表现,分布于山脊干旱环境的半附生榕树细根具有直径较粗、根系长、分枝密度和比根长低的特性,使其具有较好的水分吸收能力,并可能与菌根真菌有更紧密的互利共生关系,从而能适应相对干旱的山脊环境。

关键词 半附生榕; 非附生榕; 一级细根; 细根形态

Fine root traits of hemiepiphytic and non-epiphytic *Ficus* tree species.

NIU Shan[1,2], XIA Shang-wen[1*], WANG Gang[1], YANG Xiao-dong[1] ([1]*Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla* 666303, *Yunnan, China*; [2] *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*).

Abstract: *Ficus* trees, as a key group in the tropical rainforest ecosystem, play an important role in biodiversity maintenance. In this study, we investigated nine functional traits of fine root of ten *Ficus* species (5 hemiepiphytic species and 5 non-epiphytic species) grown in the *Ficus* collection garden of the Xishuangbanna Tropical Botanical Garden of Chinese Academy of Sciences, including root diameter, root length, specific root length, specific surface area, branching intensity, root tissue density, nitrogen content, carbon content and carbon to nitrogen ratio. To explain the role of fine root traits in determining the survival strategy of *Ficus* species, we analyzed the difference in fine root traits between hemiepiphytic and non-epiphytic *Ficus* species by comparing the natural habitats of the species. The results showed that root length and root diameter of the hemiepiphytic species were significantly higher than that of the non-epiphytic species ($P<0.01$). Specific root length and branching intensity were significantly lower in hemiepiphytic species than in non-epiphytic species, while no significant difference was found for other traits ($P>0.05$). Moreover, morphological traits of fine roots in ten *Ficus* species showed weak relationships with their nutrient traits. Branching intensity, specific root length, and specific surface area of fine roots showed significant negative correlation with root diameter. Our findings suggest that the differences of structure and functional traits of fine roots between two different life forms of *Ficus* species are adaptive to the environment. The hemiepiphytic *Ficus* species that were distributed on mountain ridge with dry environment exhibited thick and long fine root, but lower specific root length and branching intensity as compared to non-epiphytic species. These characteristics of

国家自然科学基金(41271278)和中国科学院135项目(2017XTBG-F01)资助。
收稿日期: 2019-07-23 接受日期: 2019-11-27
*通讯作者 E-mail: xsw@xtbg.org.cn

hemiepiphytic species may contribute to their strong water absorption. These species might have a close symbiotic relationship with mycorrhizal fungi, allowing their adaptation to relatively dry environment.

Key words: hemiepiphytic *Ficus* species; non-epiphytic *Ficus* species; first-order fine root; fine root morphology.

根系作为植物与环境的活跃界面,在资源获取和物种相互作用中起着至关重要的作用(Valverde-Barrantes *et al.*,2017)。植物根系在结构和功能上具有一定的分化,使得植物根系形成一个结构复杂和功能多样的分支系统,并以最大程度获取地下养分资源(Comas *et al.*,2009;Mou *et al.*,2013)。细根是植物根系最活跃和敏感的部分(Hendrick *et al.*,1993;Nadelhoffer,2000;蔡飞等,2014),有着巨大的表面积和生产量,是维持植物营养吸收的主要器官(闫小莉等,2015)。物种间细根性状(形态、解剖和养分含量等)的差异被认为是代表植物进化历史以及对生物和非生物因子的适应性表现(Comas *et al.*,2012)。以往较多研究在基于细根功能特性具有较高相似性的前提下,统一将直径≤2 mm 的根系定义为细根进行功能作用的研究(直径法)。然而,这种方法忽略了不同树种细根内部结构变异带来的功能性状差异(Pregitzer *et al.*,2002;Guo *et al.*,2008;McCormack *et al.*,2015)。采用根序法对不同树种的细根相关指标(McCormack *et al.*,2015),如比根长、细根直径、比表面积、根幅、根深分布等进行比较,可为认知不同树种细根的内部结构和功能的相关性提供更为全面的知识。

榕属植物是世界各地热带低地雨林中最重要的组成。由于它们与许多食果性动物和其他植物物种的相互作用,使得榕树具有重要的生态功能和价值,成为热带生态系统的"关键种"(Shanahan *et al.*,2001;Harrison,2005;魏作东等,2005)。在全球 800 余种榕树中,半附生榕树即绞杀榕树约有 500 种,而非附生榕树有大约 300 种(Putz *et al.*,1986;Harrison,2005)。虽有研究针对这两种不同生活型榕树的叶片功能性状开展了对其水分利用策略的研究,认为半附生榕树叶片的水分利用策略更为保守,具有一系列抗旱特性(Hao *et al.*,2010),但极少有研究探讨这两种生活型榕树的细根功能性状及其适应性综合征,也不清楚榕树的根系形态和元素含量之间的关系。

本研究以中国科学院西双版纳热带植物园内榕树同质园中的 10 种代表性榕树为材料,通过测定和比较它们的细根形态结构和养分含量等指标,探讨两种不同生活型榕树类群的细根功能性状是否存在差异? 所获结果有助于我们通过植物根系结构进一步了解榕树的环境适应机制;同时也可为我们保护榕树多样性和恢复热带雨林生态环境提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区和对象

研究地点位于中国科学院西双版纳热带植物园的榕树收集区,经纬度为 101°15′E,21°56′N,海拔约 560 m 左右。该地区地处东南亚热带北缘,属于北热带季风气候区,年平均气温 22.7 ℃,最热月平均气温 25.5 ℃,最冷月平均气温 14.8 ℃,终年无霜。全年干湿季分明,年平均降雨量 1557 mm,其中雨季(5—10 月)约为 1335 mm,占全年的 87%,干季(11—4 月)约 202.0 mm,仅占全年降雨量的 13%(Hao *et al.*,2010)。试验地榕树专类园始建于 1996 年,收集保存了榕属植物约 150 种,是国内外开展榕树研究的一个重要研究平台。

研究分别调查了半附生榕树和非附生榕树各 5 种,其中半附生榕为:高山榕(*Ficus altissima*)、垂叶榕(*Ficus benjamina*)、钝叶榕(*Ficus curtipes*)、大叶水榕(*Ficus glaberrima*)和心叶榕(*Ficus rumphii*);非附生榕为:木瓜榕(*Ficus auriculata*)、对叶榕(*Ficus hispida*)、苹果榕(*Ficus oligodon*)、聚果榕(*Ficus racemosa*)和青果榕(*Ficus variegata*)(表 1)。

1.2 研究方法

1.2.1 根系取样 2018 年 5 月,于雨季初期林木生长季节进行根系采样,每个树种选取 3 棵树。在确定取样树种后,首先清理树根周围的地表凋落物,然后在树干基部找到目标树的主根,沿主根仔细搜寻该树的细根,寻找过程中,根据根系的颜色和表皮等特征确保所要取根系是来自目标树种。搜寻完后清理根系周围的土壤,挖取根系并保存于自封袋,同时将清理过程中掉入土壤的植物根系一同收集存

表 1　10 种榕树的自然生境状况

Table 1　Native habitat of five hemiephytic (H) and five non-epiphytic (NH) *Ficus* tree species sampled

序号 No.	树种 Species	拉丁名缩写 Abbreviation	生活型 Growth form	原始生境* Native habitat
1	高山榕 *F. altissima*	Fial	半附生绞杀 H	生于海拔 100~2000 m 的山地或平原 Growing at an elevation of 100-2000 m in the mountains or plains
2	垂叶榕 *F. benjamina*	Fibe	半附生绞杀 H	多分布在海拔 500~800 m 湿润的杂木林中 More distributed in the mixed wood forest at 500-800 m above sea level or near village
3	钝叶榕 *F. curtipes*	Ficu	半附生绞杀 H	常生于海拔 530~1350 m,石灰岩山地 Always growing at an elevation of 530-1350 m, limestone mountains
4	大叶水榕 *F. glaberrima*	Figl	半附生绞杀 H	多分布在海拔 550~2800 m 山谷及平原疏林中 More distributed in the valleys of 550-2800 m above sea level and plain forests
5	心叶榕 *F. rumphii*	Firu	半附生绞杀 H	云南西部,海拔 650 m,多出现于路边和山脊 Western Yunnan, 650 m above sea level, mostly on the roadside and ridge
6	木瓜榕 *F. auriculata*	Fiau	非附生乔木 NH	分布于海拔 130~2100 m,喜生于低山沟谷潮湿雨林 It is distributed at an elevation of 130-2100 m, and it is born in the humid rain forest of low valleys
7	对叶榕 *F. hispida*	Fihi	非附生乔木 NH	分布在海拔 120~1600 m 的地区,喜生于沟谷潮湿地带 Mainly distributed at an elevation of 120-1600 m above sea level, likely in the damp valley
8	苹果榕 *F. oligodon*	Fiol	非附生乔木 NH	分布于海拔 200~2100 m,喜生于低海拔山谷湿润地区 Distributed at an elevation of 200-2100 m, especially in low-elevation valleys, ditch and wet soil areas
9	聚果榕 *F. racemosa*	Fira	非附生乔木 NH	分布在海拔 130~1700 m 地区,常见于河畔、溪边 Distributed at an elevation of 130-1700 m, common alongside rivers, streams
10	青果榕 *F. variegata*	Fiva	非附生乔木 NH	多见于低海拔和沟谷地区分布 More common in low elevation and gully regions

注:原生境描述见中国植物表。

Note: Native habitats were followed the flora of China (http://frps.iplant.cn/).

储,样品取回后放入冷储箱保存。

1.2.2　根系样品处理和测定分析　在实验室中,将所采集的根系拿出来放入盆中进行清洗,分拣出比较完整的活细根(包含前五级根序)进行裁剪后放在培养皿中标记(Kong *et al.*,2014),并使用扫描仪(Epson Proselection GT-X980)进行形态结构的扫描分析。在电脑上对获取的根系形态结构测量,计算出细根直径(mm)、根长(cm)、表面积(cm^2)和体积(cm^3);此外,针对每一树种,将挑选足够量的前三级根生物量样品进行养分含量的测定。

需要说明的是,本研究中扫描的根系图像在 WinRHIZO 中进行形态特征分析,所涉及的细根形态主要针对一级根的细根直径(root diameter,diameter)、根长(length)、比根长(specific root length,SRL)、组织密度(root tissue density,RTD)和比表面积(specific surface area,SSA),其中针对细根分枝密度(branching intensity,Brintensity)的计算也用到二级根的测定数据,具体计算方法如下:

分枝密度($n \cdot cm^{-1}$)= 一级根数量(n)/二级根长度(cm)

比根长($m \cdot g^{-1}$)= 总长度(m)/生物量(g)

组织密度($g \cdot cm^{-3}$)= 生物量(g)/根体积(cm^3)

比表面积($cm^2 \cdot g^{-1}$)= 细根表面积(cm^2)/生物量(g)

根系养分含量的测定指标包括了细根氮含量(RN),细根碳含量(RC),细根碳氮比(C∶N)。由于榕树细根细小而密集,样本量少,因此将所获取的每一树种根系样品的前三级细根视为吸收根(McCormack *et al.*,2015),并混合进行养分测定。根系先在 60 ℃下烘干至恒重,再用研磨仪(Tissuelyser MM400,德国)粉碎。制好的样品采用元素分析仪(IsoPrime 100,英国)进行 C、N 含量分析。

1.3　数据分析

首先将原始数据用 Excel 软件进行整理和初步分析,计算每个树种的一级根性状,包括平均直径、根长、比根长、组织密度、比表面积以及吸收根的总氮、总碳、碳氮比的平均值;对于不同生活型榕树根系的形态指标和养分含量的比较,采用单因素方差分析在 R-3.5.0 中进行,显著性水平 $P=0.05$;然后将数据进行以 10 为底的对数转换,使其符合正态分布,采样 Pearson 法在 SPSS 24 软件中分析细根不同功能性状间的相关性;最后,对于所测的细根功能性状在 R-3.5.0 中进行主成分分析(PCA)。

2　结果与分析

2.1　10 种榕树细根形态特征

从图 1 可以看出,10 种榕树的细根形态特征差异不大,普遍呈现出主根不发达、且长而细的结构,并且其根系的分枝强度高,每一级细根的长度均比

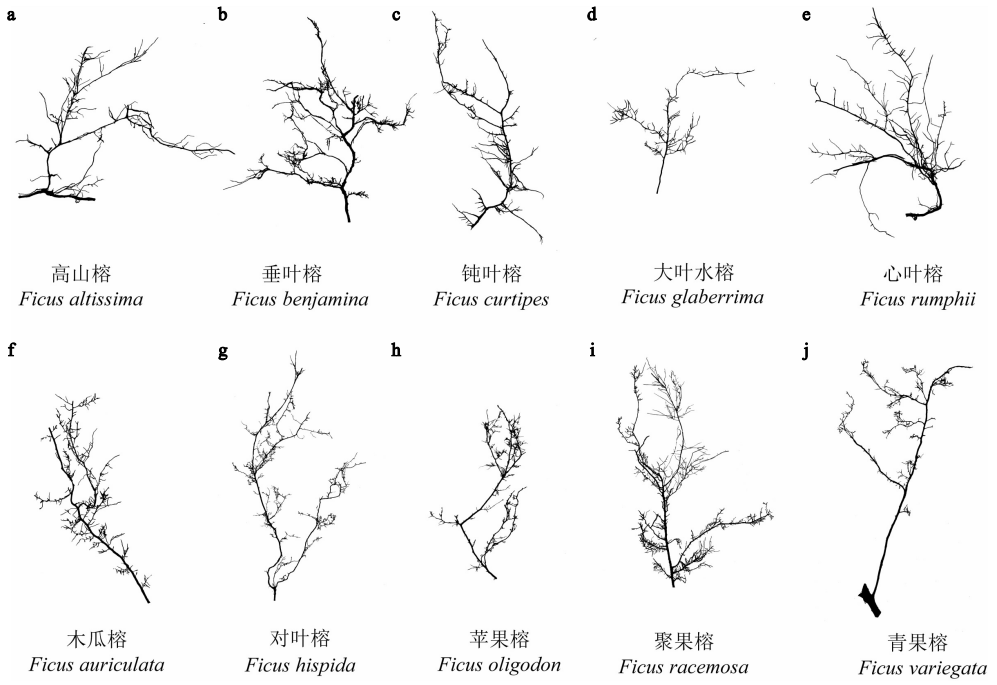


图 1 10 种榕树的细根形态特征

Fig.1 Morphological characteristics of the fine roots of ten *Ficus* species

注：图 a-e 为半附生榕树；图 f-j 为非附生榕树。

Note: a-e are hemiephytic; f-j are non-hemiepiphytic.

较短，密度较大，特别是位于末端的前 3 级根尤为突出。所调查的 10 种榕树的一级根根长大多分布在 1~2 cm，组织密度约为 0.5 g cm^{-3}；总体来看，半附生榕树（第一排的 5 个树种）细根的末端根相对较长，非附生榕树的末端根系分枝密度高而且短，结构上呈现出“人”字形排列。由此表明，半附生榕树和非附生榕树虽同属榕属植物，但是其根系形态结构仍然有一定的差异。

2.2 半附生榕树和非附生榕树的细根性状比较

统计结果显示，半附生榕树和非附生榕树的一级根的组织密度（RTD）、比表面积（SSA）、总氮（N）、总碳（C）和碳氮比（C：N）等性状上均无显著差异；但是半附生榕树的根长（Length）和直径（Diameter）要显著高于非附生榕树，而其比根长（SRL）和分枝密度（BrIntensity）却显著低于非附生榕树（表 2 和图 2）。

半附生榕树和非附生榕树的细根功能性状有一定差异（图 2）。平均根长和平均直径最大的分别是半附生榕树中的心叶榕（2.37 ±0.59 cm）和大叶水榕（0.20 ±0.04 mm），而非附生榕树中的对叶榕的平均根长（仅 0.94 ±0.06 cm）和平均直径（0.10 ±0.01 mm）最小；非附生榕树中的苹果榕的平均比根长（3.22 ±3.01 m · g^{-1}）和平均分枝密度（1.06 ±0.62 n · cm^{-1}）最高，半附生榕树中的大叶水榕（0.38 ± 0.28 m · g^{-1}）和心叶榕（0.58 ±0.09 n · cm^{-1}）最小；细根的平均组织密度则以半附生榕树中的大叶水榕（0.63 ±0.13 g · cm^{-3}）为最高，半附生榕树中的心叶榕最小（0.39 ±0.09 g · cm^{-3}）；对于比表面积而言，最大的体现在半附生榕树中的对叶榕（5.71 ±0.63 cm^2 · g^{-1}），最小的则也是半附生榕树中的大叶水榕（2.89 ±1.18 cm^2 · g^{-1}）；从养分含量看，根系 N 含量最高的是非附生榕树中的聚果榕（18.42 ±0.51 g · kg^{-1}），碳含量最高的是半附生榕树中的钝叶榕（459.33 ±6.23 g · kg^{-1}），C：N 则是以半附生榕树中的钝叶榕（33.77 ±1.12）为最高。

表 2 半附生榕树和非附生榕树细根性状的方差分析

Table 2 Variance analysis of fine root traits between hemiephytic (H) and nonepiphytic (NH) *Ficus* species

项目 Item	*df*	*F*	*P* 值
根长 Length	1	16.3	**<0.01****
直径 Diameter	1	12.64	**<0.01****
组织密度 RTD	1	3.463	0.073
比根长 SRL	1	9.528	**<0.01****
比表面积 SSA	1	2.109	0.158
分枝密度 BrIntensity	1	11.32	**<0.01****
碳 C	1	2.837	0.103
氮 N	1	1.771	0.194
碳氮比 C：N	1	3.659	0.066

** $P<0.01$。

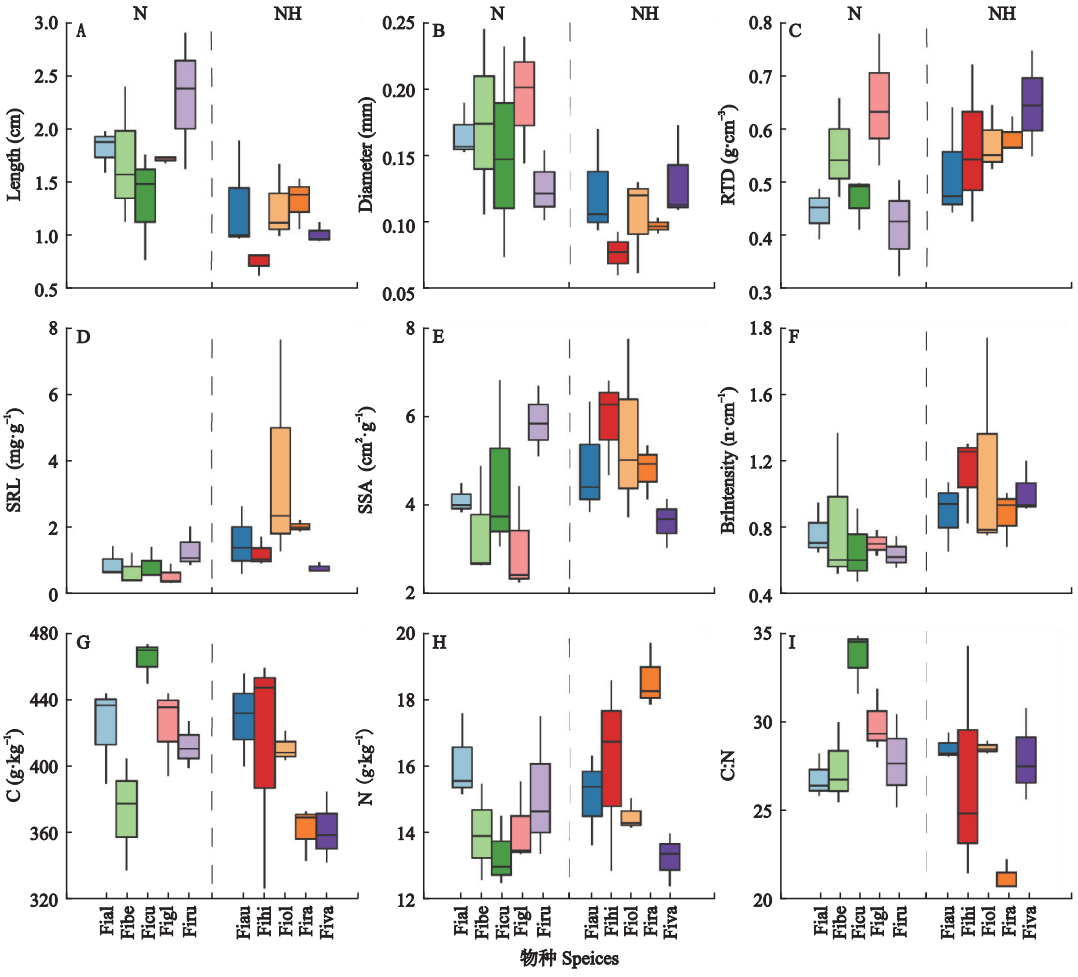


图 2　10 种榕树细根功能性状比较

Fig.2　Functional traits of fine roots within ten *Ficus* species

注: H,半附生榕树; NH,非附生榕树; N,氮含量; C,碳含量; Diameter, 直径; Length, 根长; SRL,比根长; RTD,组织密度; BrIntensity, 分枝密度; SSA, 比表面积。下同。

Note: H, hemiephytic; NH, nonepiphytic; N, Root nitrogen content; C, Root carbon content; Diameter, Root average diameter; Length, Root average length; SRL, Specific root length; RTD, Root tissue density; BrIntensity, Branching intensity; SSA, Specific surface area. The same below.

2.3　10 种榕树细根形态和养分含量的比较及相关分析

本研究所调查的 10 种榕树的细根直径与根长间有显著的相关关系($r=0.584$, $P<0.01$;表 3),表现为一级根直径越粗,其细根根长会更长;同时比根长越短($r=-0.745$, $P<0.01$)、比表面积($r=-0.747$, $P<0.01$)和分枝密度越小($r=-0.555$, $P<0.01$)。

PCA 分析结果表明,所调查的榕树根系养分特征与形态结构呈现相互独立的关系(图 3),二者的 Pearson 相关分析结果表现为微弱或无相关关系(表 2)。根据所测根系的 C、N、C∶N 结果显示,N 含量高的根系,其 C∶N 较低($r=-0.827$, $P<0.01$),而 C 含量高的根系,其 C∶N 则较高($r=0.65$, $P<0.01$)。

同时,PCA 的结果也表明细根直径与分枝密度、比根长和比表面积三者之间存在着显著的负相关关系,然而细根根长只与细根的分枝密度存在着

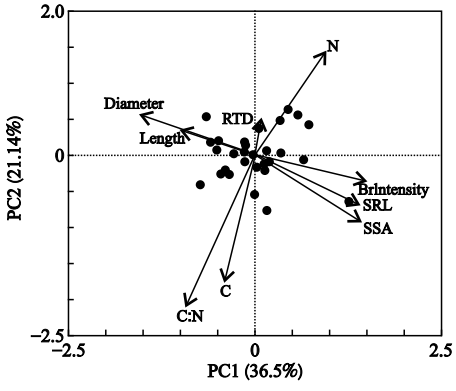


图 3　10 种榕树细根功能性状的主成分分析

Fig.3　Principal component analysis (PCA) for root traits of ten *Ficus* species using original data

表 3 榕树细根性状间的 Pearson 相关系数
Table 3 Correlations of fine root traits within ten *Ficus* species in this study

项目 Item	根长 length	直径 Diametr	组织密度 RTD	比根长 SRL	比表面积 SSA	分枝密度 Brinteny	总碳 C	总氮 N
直径 Diameter	0.584**							
组织密度 RTD	−0.393*							
比根长 SRL	−0.241	−0.745**	−0.155					
比表面积 SSA	−0.246	−0.747**	−0.460*	0.823**				
分枝密度 Brintensity	−0.704**	−0.555**	0.250	0.510**	0.420*			
总碳 C	0.130	−0.028	−0.157	−0.005	0.107	−0.231		
总氮 N	0.005	−0.289	−0.026	0.392*	0.287	0.145	−0.111	
碳氮比 C∶N	0.070	0.205	−0.069	−0.302	−0.159	−0.242	0.650**	−0.827**

*, $P<0.05$; **, $P<0.01$。

显著的负相关关系;相对于其他变量而言,根系组织密度的变异较小(图 3),其变异与根系比表面积呈负相关,即根系比表面积越大,其对应的细根组织密度越低($r=-0.460$, $P<0.01$)。

3 讨 论

3.1 半附生榕树与非附生榕树的细根功能性状差异与环境适应策略

本研究从细根的角度,发现以心叶榕、垂叶榕等半附生榕树一级根直径和根长显著高于对叶榕、聚果榕等非附生榕树,同时半附生榕树的分枝密度和比根长均显著低于非附生榕树。根据植物抗逆综合征理论,适应逆境(指光温水养分的不足及欠佳状况及重金属胁迫等环境污染因素)的物种代谢缓慢,而适应良好环境条件的物种则代谢旺盛,生长迅速,且不能适应逆境环境(Chapin *et al.*, 1993)。粗长、低分枝密度的一级根具有寿命长、代谢速率低的特征(Xia *et al.*, 2010; Kong *et al.*, 2014),且其对逆境有更好的抗性(Kong *et al.*, 2014);而代谢旺盛、吸收能力强的一级根,其抗逆性较差,它们在细根性状上表现为细长根、比表面积大、比根长增加、分枝密度大(Comas *et al.*, 2004, 2009; Chen *et al.*, 2013; Kong *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2018)。因而推断心叶榕、垂叶榕等半附生榕树的细根有更长的寿命和相对较低的代谢速率、对逆境有更好的抗性。而对叶榕、聚果榕等非附生榕树则可能吸收能力强、代谢旺盛、抗逆性差。结合它们在自然生境的分布状况看,对叶榕、聚果榕等非附生榕树普遍都偏向沟谷潮湿地带,环境湿润,水分充足的生境(表 1),而心叶榕、垂叶榕等半附生榕树分布的生境大多处在相对干旱的山脊地带。因此两类不同生活型榕树根系在形态结构上的差异,反应了它们对于不同生存环境的一种适应策略。

同时,Hao 等(2010)从叶片和枝条功能性状角度比较了西双版纳热带植物园内榕树园种的半附生榕树和非附生榕树的差异,发现非附生榕树的导管管腔直径要比半附生榕树高约 30%,前者的木质部理论水导力大约是后者的 1.04 倍,且半附生榕树的边材密度和固水效率要高于非附生榕树,从而更加适应干旱的山脊环境。

有较多研究表明,随着植物细根直径的增加,其根系中柱的直径也随之上升,导致树种具有相对较高的水分运输能力(Guo *et al.*, 2008; Gu *et al.*, 2014; McCormack *et al.*, 2015)。另外,一级根的皮层厚度随着细根直径的增粗而变厚,进而其丛枝菌根真菌侵染率也逐步上升(Kong *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2015; Ma *et al.*, 2018)。从本研究的数据看,半附生榕树的细根直径显著高于非附生榕树,我们推断半附生榕树根系具有较好的水分吸收能力,并与菌根真菌有更紧密的互利共生关系,使这类榕树能更容易生存于山脊干旱环境(Todzia, 1986; Hao *et al.*, 2011)。

3.2 榕树细根功能性状间的关系

植物的功能性状是植物长期进化过程中对于不同环境适应的表型体现(Mclntyre *et al.*, 1999;孟婷婷等,2007),功能性状间存在着各种复杂的联系,这种关系是经过自然选择后形成的性状组合,有助于我们揭示植物的生态策略,以便我们更好地理解物种分布和生态系统过程(刘晓娟等,2015)。本研究发现,所查 10 种榕树的细根不同形态功能性状间普遍存在着相关性,即直径较粗的细根通常其根长较长,但分枝密度低、比根长短、比表面积小,这与前人研究结果一致(Comas *et al.*, 2004, 2009; Chen *et al.*, 2013)。有研究表明,细根的直径越细其比根

长就越长(Comas *et al.*, 2009),其单位生物量根的长度就越长,投资了更多的碳水化合物,其比表面积就倾向于越大,那么通常情况下就会越有利于植物获取水分和养分。

有研究指出,细根的 C∶N 受根组织 N 浓度的影响要更大,而受 C 浓度的影响较小(许旸等,2011),本研究结果的细根 C∶N 与 N 浓度的相关系数要大于 C 浓度的相关系数,佐证了以上的观点。此外,数据显示仅细根总 N 含量与比根长之间有微弱的正相关关系外,C 含量与细根形态属性间无相关关系,总体呈现出化学属性与形态属性是两个相互解耦的维度趋势,结果与前人研究基本一致(Comas *et al.*,2009;Chen *et al.*,2013)。同时,由于我们所测的养分含量数据是吸收根的混合样品(前三级根)而所测量的形态指标仅仅集中在一级根,二级和三级根中的养分或许会抵消许多差异,可能是导致细根的化学特性与形态特性之间没有明显相关关系的重要原因,因此还需要更多的树种测定和精确的分析予以验证。

4　结　论

榕树为什么有如此之高的物种多样性,前人研究主要从榕树和榕小蜂间协同进化促进榕树分化及多样性维持的角度来进行回答(Michaloud *et al.*, 1996;Compton *et al.*,2010)。Hao 等(2010)从植物地上部分功能特征的角度解读了半附生型榕树和非附生榕树的生存策略的分化。本研究则从地下根系功能性状角度进一步对两类榕树的生存策略进行探究,发现相比较于非附生榕树而言,半附生榕树的一级根直径相对较粗、根长较长,却有着相对较低的分枝密度和比根长,这样的根系功能特征可能也是半附生榕树主要分布于山脊干旱环境,而非附生榕树主要分布于沟谷潮湿地带的重要原因。

参考文献

蔡　飞, 邹　斌, 郑景明, 等. 2014. 亚热带常绿阔叶林 11 个树种的细根形态及碳氮含量研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), **42**(5): 45-54. [Cai F, Zou B, Zhang JM, *et al*. 2014. Fine root morphology and carbon and nitrogen contents of 11tree species in subtropical evergreen forest. *Journal of Northwest A&F University*: *Natural Science Edition*, **42**(5): 45-54.]

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**(4): 325-339. [Liu XJ, Ma KP. 2015. Plant functional traits: Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, **45**(4): 325-339.]

孟婷婷, 倪　健, 王国宏. 2007. 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, **31**(1): 150-165. [Meng TT, Ni J, Wang GH. 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology*, **31**(1): 150-165.]

魏作东, 杨大荣, 彭艳琼, 等. 2005 榕树在西双版纳热带雨林生态系统中的作用. 生态学杂志, **24**(3): 233-237. [Wei ZD, Yang DR, Peng YQ, *et al*. 2005. Function of Ficus in tropical rainforest ecosystem in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Ecology*, **24**(3): 233-237.]

许　旸, 谷加存, 董雪云, 等. 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**(9): 955-964. [Xu Y, Gu JC, Dong XY, *et al*. 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**(9): 955-964.]

闫小莉, 戴腾飞, 邢长山, 等. 2015. 水肥耦合对欧美 108 杨幼林表土层细根形态及分布的影响. 生态学报, **35**(11): 3692-3701. [Yan XL, Dai TF, Xing CS, *et al*. 2015. Coupling effect of water and nitrogen on the morphology and distribution of fine root in surface soil layer of young *Populus* × *euramericana* plantation. *Acta Ecologica Sinica*, **35**(11): 3692-3701.]

Chen WL, Zeng H, Eissenstat DM, *et al*. 2013. Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 846-856.

Comas LH, Eissenstat DM. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, **18**: 388-397.

Comas LH, Eissenstat DM. 2009. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytologist*, **182**: 919-928.

Comas LH, Mueller KE, Taylor LL, *et al*. 2012. Evolutionary patterns and biogeochemical significance of angiosperm root traits. *International Journal of Plant Sciences*, **173**: 584-595.

Compton SG, Ball AD, Collinson ME, *et al*. 2010. Ancient fig wasps indicate at least 34 Myr of stasis in their mutualism with fig trees. *Biology Letters*, **6**: 838-842.

Chapin III FS, Autumn K, Pugnaire F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, **142**: S78-S92.

Gu JC, Xu Y, Dong XY, *et al*. 2014. Root diameter variations explained by anatomy and phylogeny of 50 tropical and temperate tree species. *Tree Physiology*, **34**: 415-425.

Guo DL, Xia MX, Wei X, *et al*. 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.

Hao GY, Sack L, Wang AY, *et al*. 2010. Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and

non-hemiepiphytic Ficus tree species. *Functional Ecology*, **24**: 731-740.

Hao GY, Wang AY, Liu ZH, *et al*. 2011. Differentiation in light energy dissipation between hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species with contrasting xylem hydraulic conductivity. *Tree Physiology*, **31**: 626-636.

Harrison D. 2005. The figs and diversity tropical rainforests. *BioScience*, **55**: 1053-1064.

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.

Kong DL, Ma CG, Zhang Q, *et al*. 2014. Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, **203**: 863-872.

Liu BT, Li HB, Zhu B, *et al*. 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.

Ma ZQ, Guo DI, Xu XL, *et al*. 2018. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, **555**: 94-97.

McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, *et al*. 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, **207**: 505-518.

McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, *et al*. 1999. Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of vegetation Science*, **10**: 621-630.

Mou P, Jones RH, Tan Z, *et al*. 2013. Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous. *Plant and Soil*, **364**: 373-384.

Michaloud G, Carriere S, Kobbi M. 1996. Exceptions to the one: One relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: Possible evolutionary scenarios. *Journal of Biogeography*, **23**: 513-520.

Nadelhoffer KJ. 2000. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, **147**: 131-139.

Pregitzer KS, DeForest J, Burton AJ, *et al*. 2002. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, **72**: 293-309.

Putz FE, Holbrook NM. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana*, **9**: 61-69.

Shanahan M, So S, Gompton SG, *et al*. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review. *Biological Reviews*, **76**: 529-572.

Todzia C. 1986. Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, **18**: 22-27.

Valverde-Barrantes OJ, Freschet GT, Roumet C, *et al*. 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.

Wang Rl, Wang QF, Zhao N, *et al*. 2018. Different phylogenetic and environmental controls of first-order root morphological and nutrient traits: Evidence of multidimensional root traits. *Functional Ecology*, **32**: 29-39.

Xia MX, Guo DL, Pregitzer KS. 2010. Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica*. *New Phytologist*, **188**: 1065-1074.

作者简介 牛 山,男,1993 年生,硕士研究生,主要从事根系生态学研究。E-mail: niushan@xtbg.ac.cn

责任编辑 张 敏