



40种常见药用草本植物根系解剖特征研究

万春燕, 余俊瑞, 朱师丹

引用本文:

万春燕,余俊瑞,朱师丹. 40种常见药用草本植物根系解剖特征研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(3): 409-416.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4762>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

系统发育多样性与系统发育结构在岛屿植物群落保护中的意义——以蜈支洲岛为例

Significance of Phylogenetic Diversity and Phylogenetic Structure in Conservation of Island Plant Communities: A Case of Wuzhizhou Island

热带亚热带植物学报. 2017, 25(5): 419-428 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3712>

大陆性海岛野生植物功能性状特征及其演变趋势——以平潭岛为例

Functional Traits and Evolution Trend of Wild Plants in Continental Island: A Case Study of Pingtan Island

热带亚热带植物学报. 2017, 25(5): 429-437 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3725>

黔中喀斯特9种木质藤本叶功能性状研究

Studies on Leaf Functional Traits of Nine Woody Lianas in the Karst Area of Central Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 455-464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4328>

全球气候变暖胁迫下的雅鲁藏布江流域植被覆盖度变化驱动机制探讨

Driving Mechanism of Vegetation Coverage Change in the Yarlung Zangbo River Basin under the Stress of Global Warming

热带亚热带植物学报. 2017, 25(3): 209-217 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3685>

广西中部7种典型灌丛群落的物种多样性特征

Species Biodiversity of Seven Typical Shrub Communities in the Middle of Guangxi Zhuang Autonomous Region

热带亚热带植物学报. 2018, 26(2): 157-163 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3841>

向下翻页，浏览PDF全文

40 种常见药用草本植物根系解剖特征研究

万春燕, 余俊瑞, 朱师丹*

(广西大学林学院, 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004)

摘要: 植物的根系具有水分吸收和运输的功能, 部分还有重要的药用价值。该研究观察了 40 种药用草本植物粗根的解剖特征, 比较了不同功能类群的差异性并分析了性状的相关性, 同时结合系统发育和自然分布区气候因子解释了根系性状的种间变异性。结果表明, 草本植物根系解剖特征种间差异显著; 与双子叶植物相比, 单子叶植物的根皮层占比更高, 而中柱占比更小, 揭示了两类根系吸收和运输策略的差异性。性状网络分析表明, 木质部面积占比具有高的度和紧密度, 是其中的中心性状, 木质部面积占比与韧皮部面积占比正相关但与皮层占比负相关。除导管频度和皮层占比外, 其他特征均未显示出显著的系统发育信号, 说明根系性状受系统发育的影响较少。在单子叶草本植物中, 年平均降水量与皮层占比呈正相关; 而在双子叶草本中, 年平均气温与导管直径正相关。该研究进一步揭示了药用草本植物根系结构的多样性和适应性。

关键词: 根解剖; 气候因子; 系统发育; 性状网络; 草本植物

doi: 10.11926/jtsb.4762

Root Anatomical Traits of 40 Medicinal Herbs

WAN Chunyan, YU Junrui, ZHU Shidan*

(State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: The roots of plants have the function of water absorption and transport, and some of them also have important medical value. The anatomical characteristics of coarse roots of 40 medicinal herbs were observed, the differences among functional groups were compared, the correlations of traits were analyzed, and the interspecific variability of root traits was explained in combination with phylogenetic and natural climate factors. The results showed that the root anatomical characteristics of herbaceous plants were significantly different among species. Compared with dicotyledonous plants, the proportion of root cortex in monocotyledonous plants was higher, while the proportion of median column was smaller, which revealed the differences in root absorption and transport strategies between the two plants. Traits network analysis showed that xylem area ratio (XAR) was the central trait with the highest degree and tightness. XAR was positively correlated with phloem area ratio but negatively correlated with cortex fraction (CF). Except for vessel frequency and CF, other traits showed no significant phylogenetic signals, indicating that root characters were less affected by phylogeny. In monocotyledon herbaceous species, mean annual precipitation was positively correlated with CF, while in dicotyledon herbaceous species, mean annual temperature was positively correlated with average vessel diameter. These would further reveal the diversity and adaptability of the root structure of medicinal herbs.

Key words: Root anatomy; Climate factor; Phylogeny; Trait network; Herb

根系是植物与土壤环境进行物质交换的主要场所, 在生态系统的能量流动和物质循环中起重要

作用^[1]。植物通常通过改变自身根系的形态结构来应对环境的变化^[2-3]。按照根直径大小, 根系分为 2

收稿日期: 2022-12-07 接受日期: 2023-04-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171502)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32171502).

作者简介: 万春燕(1997 年生), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: nuyeah1997119@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhushidan@gxu.edu.cn

个部分^[4]: (1) 直径小于 2 mm 的细根, 起吸收水分和养分的功能, 其周转过程快; (2) 直径大于 2 mm 的粗根, 即具备支撑、固着、运输和储存营养物质功能的多年生根^[5-6]。随着根直径的增加, 皮层逐渐减少或消失, 中柱直径逐渐增加^[7], 根系功能经历从吸收到运输功能的转变。根性状的种间变异主要受环境因子和系统发育的影响^[8]。前期研究表明大多数根性状对气候因子的响应不明显^[9], 具有系统发育保守性^[10]。但也有部分研究结果相反, 干旱胁迫可显著改变根系形态结构, 提高根系死亡率, 诱导根系生物量的减少^[11]。因此研究环境因子和系统发育对根系解剖特征的影响, 可以帮助理解植物演化过程中对环境的适应策略^[12]。前期研究大多集中在细根解剖学、根系对周围环境的响应^[13]和影响细根根系形态的驱动机制^[14], 但是对植物粗根结构的研究较少^[15]。

热带亚热带森林的林下草本植物多样性高, 是群落的重要组成部分, 且在生态系统的结构和功能方面发挥重要作用^[16]。根据种子的胚中子叶数量又可分为单子叶和双子叶植物, 二者根系发育模式和解剖结构差异显著^[17-18]。单子叶植物的根系没有次生生长, 缺乏次级结构, 在整个根系中具有完整的皮层; 而双子叶植物根系在生长进程中发生次生生长, 随着次生木质部的生长, 中柱在根横截面中的比例增加, 在后期, 皮层会受到破坏或消失^[7]。许多林下草本植物的根(主要是粗根), 如丹参(*Salvia miltiorrhiza*)、当归(*Angelica sinensis*)、麦冬(*Ophiopogon japonicus*)等, 还具有重要的药用价值^[6,19-20]。目前关于药用草本植物根系的研究大多集中在形态特征^[21]和化合物成分(例如酚类化合物、类黄酮和抗氧化化合物等)分析方面^[22], 对根系解剖结构的了解相对较少^[9,23]。

本研究选取热带亚热带 40 种常见的药用草本植物粗根为材料, 观测根系解剖特征, 同时结合这些植物的系统发育关系和自然分布区域的气象数据, 比较不同类群药用草本植物根系解剖特征的差异; 分析根解剖性状的相关性网络; 探讨根解剖特征的系统发育信号及其与气候因子的相关关系, 为了解气候变化下植物适应策略及分布动态提供参考, 并为人工栽培与保育工作提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

本研究基于第一、二次全国中药资源普查成

果, 选取具有代表性的 40 种药用草本植物, 隶属 18 科, 31 属(附录 I; 中国植物志 <http://www.iplant.cn>), 采集地区包括四川、贵州、云南、重庆、广西、广东等地区的热带、亚热带森林的林下灌草层。在生长季节, 每种选择 3~5 株健康成熟个体进行取样。

1.2 方法

首先制备根系横切的石蜡切片, 将采集的根冲洗干净后, 选取直径大于 2 mm 粗根(2~8 mm)^[5], 采用徒手切片法获取 2 mm 厚的小圆片, 置于 FAA 固定液中固定 1 周后取出, 用乙醇进行脱水处理、配合甲苯进行材料的透明处理; 在 65 °C 恒温下, 材料浸蜡处理后用包埋机包埋; 将石蜡包埋的材料修成矩形放在切片机上切片后制片; 之后用二甲苯对切片脱蜡处理后分别用番红、固绿以及番红-固绿染液对切片进行染色, 最后再用光学树胶封固, 盖上盖玻片。

每物种选取 3~5 个根系石蜡切片在 5、20 和 40 倍光学显微镜(Leica DM 3000, Wetzlar, Germany)下观察, 每切片分别随机选择 10 个视野进行观察并拍照。参照药用草本植物组织区分标准^[24], 用 ImageJ (www.imagej.nih.gov, USA)软件对切片图(图 1)进行根解剖特征相关指标的测定(表 1)。

1.3 数据收集和分析

本研究 40 种草本植物的分布数据主要通过全球生物多样性信息平台(GBIF, <http://www.gbif.org>)和中国数字标本馆(Chinese Virtual Herbarium, CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>)获取。其中在 GBIF 数据平台获取去除了无准确经纬度记录的无效分布点后的分布数据, 在 CVH 数据平台获取去除了无县级以下地点记录、同一标本被不同标本馆收集以及同一时间地点采集的同一批标本数据, 再使用 Google Earth 得到有效分布点的经纬度坐标。分布点的气象数据下载自 WorldClim version 2 (<http://www.worldclim.org>), 包括 1970—2000 年全球各地气象站的 19 个环境图层, 图层分辨率为 30 s, 利用 R 4.1.2 软件的 raster 安装包提取物种分布点对应的气象数据包括年平均气温(mean annual temperature, MAT)和年平均降水量(mean annual precipitation, MAP), 取平均值后作为该物种分布区的气候指标^[25]。

利用 V.PhyloMaker 包(版本 0.1.0)基于 megatree GBOTB.extended.tre, 生成 40 种草本植物的系统发育树, 并使用 picante 包(版本 1.8.2)计算草本植物不同根解剖性状的 Blomberg's K 值, 进行系统发育信

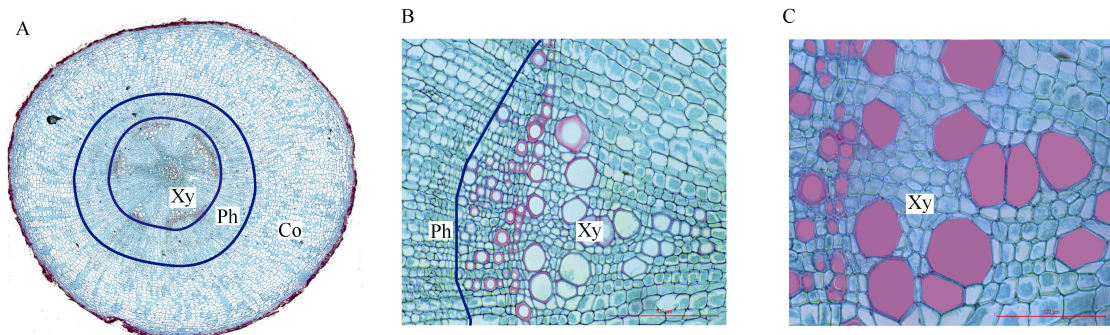


图1 丹参的根系横切染色切片。紫色: 导管管腔; Xy: 木质部; Ph: 韧皮部; Co: 皮层; A: $\times 5$; B: $\times 20$; C: $\times 40$

Fig. 1 Cross section of *Salvia miltiorrhiza* root. Purple: Vessel lumen; Xy: Xylem; Ph: Phloem; Co: Cortex. A: $\times 5$; B: $\times 20$; C: $\times 40$

表1 根解剖性状的缩写和定义

Table 1 Abbreviation and definition of root anatomical traits

性状 Trait	缩写 Abbreviation	定义 Definition
平均导管直径 Average vessel diameter (μm)	AVD	横截面所有导管的平均直径大小, 与水分运输有关
导管频度 Vessel frequency (mm^2)	VF	横截面所有导管的数量与横截面的面积之比, 与水分运输有关
导管面积占比 Vessel area ratio	VAR	所有导管面积与根横截面积之比, 与水分运输有关
木质部面积占比 Xylem area ratio	XAR	木质部面积与根横截面积之比, 负责将根吸收的水分及溶解于水里面的离子往上运输
韧皮部面积占比 Phloem area ratio	PAR	韧皮部面积与根横截面积之比, 具有运输同化产物、贮藏和支持功能
皮层占比 Cortex fraction	CF	皮层厚度与中柱直径之比, 与营养物质储存有关
根直径 Root diameter (mm)	RD	根横截面的直径

号的检测^[26]。采用 Pearson 检验分析根解剖特征之间的相关性, 显著性阈值为 $P < 0.05$, 将所有指标均进行标准化后使用 vegan 包(版本 2.5.7)进行主成分分析(PCA)对不同分类群草本植物根系解剖性状进行主成分排序分析。分析根解剖特征的性状网络, 该网络将所有叶性状指定为节点, 将性状之间的相关关系描绘为边^[27], 首先, 计算两两叶性状的 Pearson 相关系数矩阵, 显著性阈值为 $P < 0.05$ 。若性状间显著相关, 用 Pearson 相关系数绝对值($|r|$)来表示其相关性强弱; 若无显著相关性, 则相关关系设置为零。然后, 使用 R 4.1.2 软件中“igraph”包生成网络的邻接矩阵, 将其导入 Gephi-0.9.7 软件中完成相关性网络的可视化。本研究考虑了节点的 3 种特征: 度、紧密度和介数。其中度最大的性状代表该性状与其他性状连接最多, 被认为是网络中的“中心性状”, 紧密度高的性状是与其他性状密切相关的性状, 介数大的性状是连接功能模块的“中介”。使用 R 4.1.2 软件中“igraph”包计算网络的节点特征, 为了获得这些节点特征的不确定性分布范围, 对根解剖特征进行了 9999 次随机重抽样, 并为每个自举抽样建立了一个性状网络^[28], 计算每个重抽样网络的节点特征, 由此获得这些节点特征的平均值和标准误

差。最后, 采用 multcomp 包的 Tukey 检验进行多重比较, 探讨不同节点特征的配对均值差异。所有统计分析及绘图均在 R 4.1.2 中完成。

2 结果和分析

2.1 草本植物根解剖特征的主成分分析

本研究 40 种草本植物的根解剖特征的种间差异显著(附录 I), 皮层占比(CF)的种间变异系数最大, 为 123.95%。根直径(RD)的种间变异系数最小, 为 39.54%。

主成分分析表明(图 2), 根解剖特征之间的协变由 2 个独立的维度表示, 共同解释了所有根解剖性状变异的 64.1%。第一轴解释了总变异的 35.73%, 与皮层占比(CF)、木质部面积占比(XAR)、韧皮部面积占比(PAR)以及导管面积占比(VAR)相关; 第二轴解释了总变异的 28.37%, 与根直径(RD)、平均导管直径(AVD)和导管频度(VF)相关。沿主成分分析的第一轴, 单子叶和双子叶草本显著分为 2 个类群 ($P < 0.05$)。

比较单子叶和双子叶草本根解剖性状的平均值(图 3), 双子叶草本的导管面积占比(平均值为

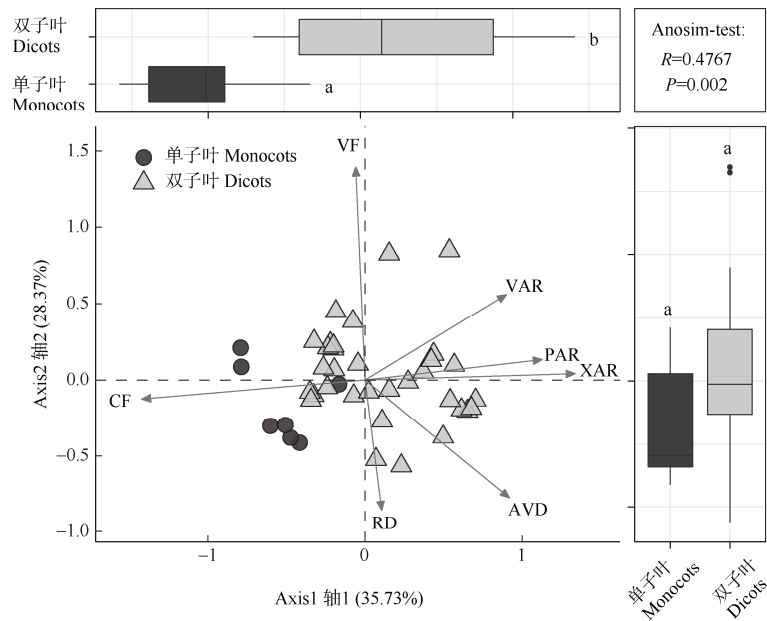


图 2 40 种草本植物和根解剖特征之间的主成分分析。上方的箱线图为第一轴上 2 个子叶类型之间的独立样本 t 检验(双侧); 右方的箱线图为第二个轴上 2 个子叶类型之间的独立样本 t 检验(双侧); 右上方的文字为基于 2 个子叶类型根解剖性状之间欧式距离的 Anosim 检验结果; 不同小写字母代表显著性差异($P<0.05$); 性状缩写见表 1。

Fig. 2 Principal component analysis for 40 herb species and root anatomical traits. The box line plot at the top left and right show the independent samples t -test (bilateral) between two cotyledon types along the first and second axis, respectively. The text at the top right shows the results of the Anosim-test based on the Euclidean distance between two cotyledon types root anatomy traits. Different lowercase letters indicated significant difference ($P<0.05$). Traits abbreviations see Table 1.

0.14)、木质部面积占比(平均值为 0.27)和韧皮部面积占比(平均值为 0.11)均显著高于单子叶草本(平均值分别是: 0.08、0.05 和 0.01), 单子叶草本的皮层占比(平均值为 4.08)显著高于双子叶草本(平均值为 0.70)。其余 3 个根解剖特征在这 2 个子叶类型中无显著差异(附录 II)。

2.2 相关性分析

根解剖性状网络相关性分析结果表明(图 4: A; 附录 III), 草本植物根解剖特征间存在部分显著的相关关系。木质部面积占比(XAR)与韧皮部面积占比(PAR)呈正相关关系且均与皮层占比(CF)存在显著的负相关关系。在节点特征中(图 4: B), XAR 表现出最高的度和紧密度, 平均导管直径(AVD)表现出最高的介数, 根直径(RD)与其他性状的连接最少, 度和紧密度最低。

2.3 根解剖特征的系统发育信号

对 7 个解剖特征进行系统发育信号和显著性检验, 不同解剖特征受系统发育的影响程度不同(表 2)。皮层占比的 Blomberg's K 值为 0.17 ($P=0.02$), 导管频度的 K 值为 0.07 ($P=0.03$), 表现出弱系统发育

保守性, 表明这 2 个解剖性状受演化因素的影响。其余 5 个解剖特征均未表现出显著的系统发育信号($P>0.05$)。

不同子叶类型根解剖特征与气象因子的一元线性回归的结果不同(图 5), 在单子叶草本植物中, 年平均降水量与皮层占比具有显著的正相关关系($P<0.05$); 而在双子叶草本中, 年平均气温与平均导管直径具有显著的正相关关系($P<0.01$)。其他根系解剖特征未表现出对气象因子的响应。

3 讨论和结论

3.1 单子叶和双子叶草本植物的根解剖特征差异性

药用草本植物的根解剖特征不仅在种间的变异较大, 在子叶类型之间也表现出不同的根系特征。主成分分析的结果表明单子叶和双子叶草本的解剖特征差异显著。单子叶草本拥有更大的皮层占比, 而双子叶草本导管面积占比、木质部面积占比和韧皮部面积占比更大, 这种差别可能与单子叶和双子叶植物的木质部结构发育特征有关: 单子叶

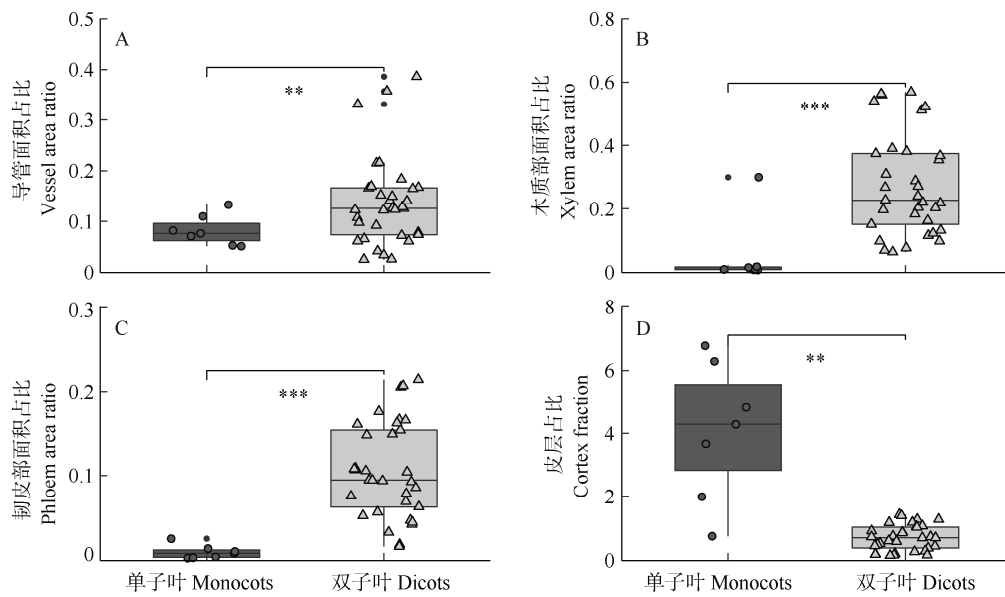


图 3 单子叶和双子叶草本植物根系解剖特征的差异。**: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$ 。

Fig. 3 Differences in root anatomical traits between monocotyledonous and dicotyledonous herbs. **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

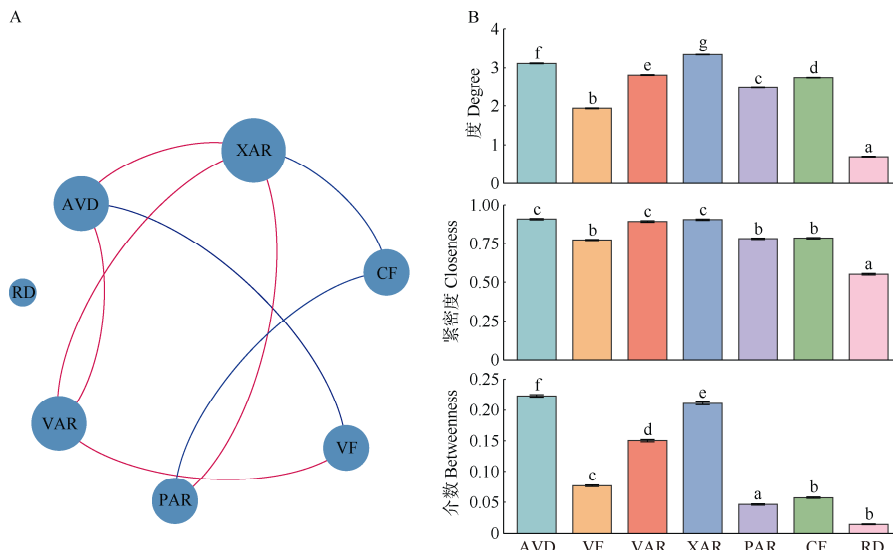


图 4 40 种药用草本植物根系解剖特征相关性网络。红线: 正相关关系; 蓝色线: 负相关关系; A: 根解剖性状网络; B: 节点特征; 柱上不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 4 Correlation network of root anatomical characteristics of 40 medicinal herbs. Red line: Positive correlation; Blue line: Negative correlation; A: Root anatomical trait network; B: Node traits. Different letters upon column indicate significant difference at 0.05 level.

表 2 40 种药用草本植物根系解剖特征的系统发育信号

Table 2 Phylogenetic signals of root anatomic traits in 40 medicinal herbs

解剖特征	Anatomical trait	Blomberg's <i>K</i>	<i>P</i>	解剖特征	Anatomical trait	Blomberg's <i>K</i>	<i>P</i>
AVD	AVD	0.04	0.14	PAR	PAR	0.01	0.79
VF	VF	0.07	0.03	CF	CF	0.17	0.02
VAR	VAR	0.04	0.26	RD	RD	0.05	0.08
XAR	XAR	0.03	0.22				

粗体表示有显著的系统发育信号。

The bold indicate significant phylogenetic signal.

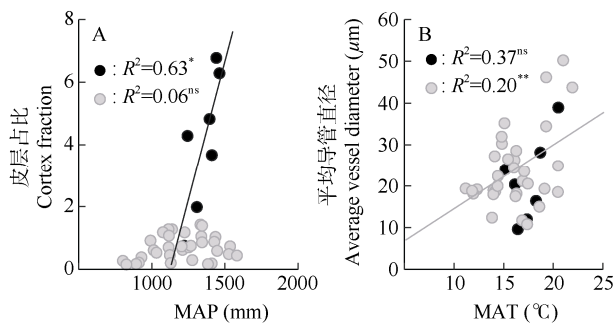


图 5 40 种草本植物根解剖特征与自然分布区气候因子的相关关系。●: 单子叶; ●: 双子叶; MAP: 年平均降水量; MAT: 年平均气温; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。

Fig. 5 Relationships between root anatomical traits and climate variables of native distribution range. ●: Monocotyledon; ●: Dicotyledon; MAP: Mean annual precipitation; MAT: Mean annual temperature; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。

草本植物拥有较完整的内皮层^[29],但是根系缺乏次生生生长,不能生成次级结构。相反,双子叶草本随着根径级的增加,产生次生生生长,发育出能提高更高阶根运输能力的组织(中柱)^[30],导致木质部面积占比和韧皮部面积占比更大,根系功能更加完善和多样化。另外,本研究大部分双子叶草本植物为广布种,如乌头(*Aconitum carmichaelii*)、当归(*Angelica sinensis*)、芍药(*Paeonia lactiflora*)等,其适生生境差异较大,一些居群可能会遭遇干旱胁迫的影响。在水分亏缺的条件下,广布种具有更高的导管面积占比、木质部面积占比和韧皮部面积占比,为它们能够广泛分布、适应不同的生境奠定结构基础。这揭示了单子叶和双子叶草本在协调吸收和运输功能方面的演化差异,反映出这两个植物群的适应性策略。

3.2 根解剖特征相关性网络

木质部面积占比具有高的度和紧密度,是药用草本植物根解剖性状网络的“中心性状”^[27],说明在该相关性网络中,这些性状与其他性状连接最多且关系最为密切。因此,药用草本植物在适应外界环境的过程中,这些性状的改变会导致其他性状随之改变,从而改变植物表型^[31]。木质部面积占比、韧皮部面积占比和皮层占比之间存在显著的相关关系,表明这些相互关联的性状之间具有高的协调性。先前关于亚热带地区 96 种被子植物根系解剖的研究也有类似结论,与细根相比,粗根通常具有较厚的皮层和中柱,二者之间的紧密联系有助于预

测该类性状在其他被子植物不同根径级的变化情况^[30]。因此,根系性状之间的紧密相关性有助于预测并揭示根系的生态策略。与细根的研究结果不同^[32],本研究粗根的根直径与其他性状均无显著相关关系,这可能是由于本研究所选取的植物根系发展到粗根阶段时趋于稳定,根直径并不随根系各组织的变化而变化。

3.3 系统发育和气候因子对根解剖特征的影响

本研究导管频度和皮层占比表现出弱的系统发育信号,其他性状均未表现出显著的系统发育信号,说明系统发育对药用草本植物吸收根结构特征变异性的影响较弱。在性状演化的布朗运动模型下,亲缘关系密切的物种与性状的相关性实际上比预期的要小。降水变化是驱动草本植物根系结构和功能变化的最相关的全球变化因素之一^[33],与双子叶结果不同,单子叶草本植物随着降水量减少,皮层占比变小,大白茅(*Imperata cylindrica*)作为本研究中皮层占比最小的单子叶草本,在疏松沙质土地生长最多,具有喜光、耐高温及干旱的特点,其皮层厚度的减小有利于缩短水分在其根系中横向运输的距离及阻力,提升水分的运输效率^[10]。而对双子叶草本而言,平均导管直径随着气温的升高而增大,先前的研究表明相对较大的导管直径与植物对水分的利用策略有关^[34],草本植物多为浅根系,在气温升高、降水量减少的全球变化背景下,植物根系可以通过增大导管直径和中柱直径占比、减小皮层厚度的方式增强对土壤中水分的吸收能力。本研究表明粗根系大部分解剖特征与气象因子无显著相关关系,与先前对不同根径级的研究结果相同,即根直径越粗(即粗根),对土壤有效资源以及环境因子的反应越不敏感^[35]。

综上,本研究表明单子叶和双子叶草本根系解剖特征差异显著,与双子叶相比,单子叶植物皮层占比更高,而中柱占比较小。药用草本植物大部分根解剖特征不受系统发育的影响;部分指标与自然分布区域气候因子紧密相关,即单子叶草本植物皮层占比随降水量减少而减小,双子叶草本植物平均导管直径随气温升高而增大。通过分析药用草本植物根解剖特征,有助于认识植物根系对生境的生理生态适应性。下一步应扩大样本量和取样点进行大尺度的分析,探讨同一物种在不同生境下根系特征的可塑性,有助于更为全面地了解药用草本植物粗根结构和功能对环境改变的响应机制。

参考文献

- [1] HUANG B R, EISSENSTAT D M. Linking hydraulic conductivity to anatomy in plants that vary in specific root length [J]. *J Am Soc Hort Sci*, 2000, 125(2): 260–264. doi: 10.21273/JASHS.125.2.260.
- [2] SCHENK H J, JACKSON R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems [J]. *J Ecol*, 2002, 90(3): 480–494. doi: 10.1046/j.1365-2745.2002.00682.x.
- [3] SOBRADO M A. Relationship of water transport to anatomical features in the mangrove *Laguncularia racemosa* grown under contrasting salinities [J]. *New Phytol*, 2007, 173(3): 584–591. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01927.x.
- [4] JACKSON R B, MOONEY H A, SCHULZE E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94(14): 7362–7366. doi: 10.1073/pnas.94.14.7362.
- [5] PREGITZER K S. Fine roots of trees: A new perspective [J]. *New Phytol*, 2002, 154(2): 267–270. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00413_1.x.
- [6] TANG Y C, LIU Y J, LUO K, et al. Potential applications of *Lilium* plants in cosmetics: A comprehensive review based on research papers and patents [J]. *Antioxidants (Basel)*, 2022, 11(8): 1458. doi: 10.3390/antiox11081458.
- [7] GUO D L, XIA M X, WEI X, et al. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species [J]. *New Phytol*, 2008, 180(3): 673–683. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x.
- [8] NICOTRA A B, ATKIN O K, BONSER S P, et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(12): 684–692. doi: 10.1016/j.tplants.2010.09.008.
- [9] ZHOU M, WANG J, BAI W M, et al. The response of root traits to precipitation change of herbaceous species in temperate steppes [J]. *Funct Ecol*, 2019, 33(10): 2030–2041. doi: 10.1111/1365-2435.13420.
- [10] KONG D L, WANG J J, ZENG H, et al. The nutrient absorption-transportation hypothesis: Optimizing structural traits in absorptive roots [J]. *New Phytol*, 2017, 213: 1569–1572. doi: 10.1111/nph.14344.
- [11] ZHOU G Y, ZHOU X H, NIE Y Y, et al. Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: Evidence from a synthesis of global field trials [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41(11): 2589–2599. doi: 10.1111/pce.13356.
- [12] JOSWIG J S, WIRTH C, SCHUMAN M C, et al. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation [J]. *Nat Ecol Evol*, 2022, 6(1): 36–50. doi: 10.1038/s41559-021-01616-8.
- [13] LI T Y, REN J J, HE W C, et al. Anatomical structure interpretation of the effect of soil environment on fine root function [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 993127. doi: 10.3389/fpls.2022.993127.
- [14] DUAN M C, LI L, DING G G, et al. Leading nutrient foraging strategies shaping by root system characteristics along the elevations in rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations [J]. *Tree Physiol*, 2022, 42(12): 2468–2479. doi: 10.1093/treephys/tpac081.
- [15] RAINER-LETHAUS G, OBERHUBER W. Phloem girdling of Norway spruce alters quantity and quality of wood formation in roots particularly under drought [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 392. doi: 10.3389/fpls.2018.00392.
- [16] TIAN K, CHAI P T, WANG Y Q, et al. Species diversity pattern and its drivers of the understory herbaceous plants in a Chinese subtropical forest [J]. *Front Ecol Evol*, 2023, 10: 1113742. doi: 10.3389/fevo.2022.1113742.
- [17] LYNCH J P, STROCK C F, SCHNEIDER H M, et al. Root anatomy and soil resource capture [J]. *Plant Soil*, 2021, 466(1): 21–63. doi: 10.1007/s11104-021-05010-y.
- [18] ZHOU M, BAI W M, LI Q M, et al. Root anatomical traits determined leaf-level physiology and responses to precipitation change of herbaceous species in a temperate steppe [J]. *New Phytol*, 2021, 229(3): 1481–1491. doi: 10.1111/nph.16797.
- [19] KHADKA D, DHAMALA M K, LI F F, et al. The use of medicinal plants to prevent COVID-19 in Nepal [J]. *J Ethnobiol Ethnomed*, 2021, 17(1): 26. doi: 10.1186/s13002-021-00449-w.
- [20] SEDIGHI M, SEWELL R D E, NAZARI A, et al. A review on the most important medicinal plants effective in cardiac ischemia-reperfusion injury [J]. *Curr Pharm Design*, 2019, 25(3): 352–358. doi: 10.2174/1381612825666190329144016.
- [21] GAO J, LIU R, LUO M, et al. The clonal growth in *Aconitum carmichaelii* Debx [J]. *Plant Signal Behav*, 2022, 17(1): 2083818. doi: 10.1080/15592324.2022.2083818.
- [22] YAO Y, GU J J, LUO Y J, et al. Genome-wide analysis of *UGT* gene family identified key gene for the biosynthesis of bioactive flavonol glycosides in *Epimedium pubescens* maxim [J]. *Synth Syst Biotechnol*, 2022, 7(4): 1095–1107. doi: 10.1016/j.synbio.2022.07.003.
- [23] FRESCHET G T, ROUMET C. Sampling roots to capture plant and soil functions [J]. *Funct Ecol*, 2017, 31(8): 1506–1518. doi: 10.1111/1365-2435.12883.
- [24] WANG W H, YANG J, PENG H S, et al. Study on morphological characteristics and microscopic structure of medicinal organs of *Pulsatilla chinensis* (Bunge) regel [J]. *Microsc Res Techniq*, 2017, 80(8): 950–958. doi: 10.1002/jemt.22888.
- [25] MCCORMACK M L, KAPROTH M A, CAVENDER-BARES J, et al.

- Climate and phylogenetic history structure morphological and architectural trait variation among fine-root orders [J]. *New Phytol*, 2020, 228(6): 1824–1834. doi: 10.1111/nph.16804.
- [26] BLOMBERG S P, GARLAND T JR, IVES A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile [J]. *Evolution*, 2003, 57(4): 717–745. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x.
- [27] KLEYER M, TRINOOGGA J, CEBRIÁN-PIQUERAS M A, et al. Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants [J]. *J Ecol*, 2019, 107(2): 829–842. doi: 10.1111/1365-2745.13066.
- [28] HE N P, LI Y, LIU C C, et al. Plant trait networks: Improved resolution of the dimensionality of adaptation [J]. *Trends Ecol Evol*, 2020, 35(10): 908–918. doi: 10.1016/j.tree.2020.06.003.
- [29] BOUDA M, BRODERSEN C, SAIERS J. Whole root system water conductance responds to both axial and radial traits and network topology over natural range of trait variation [J]. *J Theor Biol*, 2018, 456: 49–61. doi: 10.1016/j.jtbi.2018.07.033.
- [30] ZHOU M, GUO Y M, SHENG J, et al. Using anatomical traits to understand root functions across root orders of herbaceous species in a temperate steppe [J]. *New Phytol*, 2022, 234(2): 422–434. doi: 10.1111/nph.17978.
- [31] KOSCHÜTZKI D, SCHREIBER F. Centrality analysis methods for biological networks and their application to gene regulatory networks [J]. *Gene Regul Syst Biol*, 2008, 2: 193–201. doi: 10.4137/GRSB.S702.
- [32] GU J C, ZHAO Y L, WANG W N, et al. Effects of cortical thickness and stele diameter on variations of root diameter in *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* [J]. *Sci Silv Sin*, 2014, 50(10): 59–66. [谷加存, 赵妍丽, 王文娜, 等. 皮层和中柱对水曲柳和落叶松吸收根直径变异的影响 [J]. *林业科学*, 2014, 50(10): 59–66. doi: 10.11707/j.1001-7488.20141008.]
- [33] WANG P, HUANG K L, HU S J. Distinct fine-root responses to precipitation changes in herbaceous and woody plants: A meta-analysis [J]. *New Phytol*, 2020, 225(4): 1491–1499. doi: 10.1111/nph.16266.
- [34] PINEDA-GARCÍA F, PAZ H, MEINZER F C, et al. Exploiting water versus tolerating drought: Water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest [J]. *Tree Physiol*, 2015, 36(2): 208–217. doi: 10.1093/treephys/tpv124.
- [35] YANG X Y, HAN Y Z. Spatial distribution and seasonal change of fine root biomass of *Larix principis-rupprechtii* plantation in Guandi Mountain [J]. *J Plant Resour Environ*, 2008, 17(4): 37–40. [杨秀云, 韩有志. 关帝山华北落叶松人工林细根生物量空间分布及季节变化 [J]. *植物资源与环境学报*, 2008, 17(4): 37–40. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2008.04.007.]
- 附录 I** 40 种药用草本植物基本信息及解剖性状
- 附录 II** 单子叶草本和双子叶草本根解剖特征的差异
- 附录 III** 根解剖特征相关性分析
- http://jtsb.ijournals.cn/ajax/common/download_attache_file.aspx?seq_id=20230508224216001&file_no