

川西亚高山3个优势树种细根形态特征*

庄丽燕^{1,2} 唐仕姍^{1,2} 杨万勤^{1,2} 涂利华³ 尹华军⁴ 谭波³ 徐振锋^{1,2**}

¹四川农业大学生态林业研究所, 四川省林业生态工程重点实验室 成都 611130

²四川农业大学高山森林生态系统定位研究站, 长江上游生态安全协同创新中心 成都 611130

³四川农业大学林学院 成都 611130

⁴中国科学院成都生物研究所 成都 610041

摘要 林木细根(直径<2 mm)拥有庞大而复杂的分枝系统,在森林生态系统养分循环过程中发挥重要作用,因此研究不同树种细根构型形态对树种地下生态位分离、共存和森林生态系统功能过程具有重要意义。选取川西亚高山3个优势树种——岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、粗枝云杉(*Picea asperate*)和红桦(*Butula albosinensis*),采用挖掘法采集完整的细根根系,依据根序分级方法,测定细根形态参数(直径、根长、比根长和比表面积)。结果表明:细根形态在不同根序间差异显著,3个树种细根直径、根长随根序的升高而升高,比根长和比表面积随序级的升高而降低。不同树种间细根形态也表现出极显著差异,岷江冷杉、粗枝云杉和红桦细根直径变化范围分别为0.31-0.85 mm、0.29-0.65 mm和0.23-0.55 mm,两个针叶树种(岷江冷杉和粗枝云杉)直径与根长均大于红桦。红桦的比根长和比表面积则高于两个针叶树种。综上所述,低级别根吸收能力更强而构建消耗更低;红桦比岷江冷杉和粗枝云杉根系吸收能力更强。(图4表2 参28)

关键词 根序;比根长;比表面积;岷江冷杉;粗枝云杉;红桦

CLC S718.55 (271)

Fine root morphology of different branch orders of three dominant subalpine tree species in western Sichuan*

ZHUANG Liyan^{1,2}, TANG Shishan^{1,2}, YANG Wanqin^{1,2}, TU Lihua³, YIN Huajun⁴, Bo Tan³ & XU Zhenfeng^{1,2**}

¹Key laboratory of Ecological Forestry Engineering of Sichuan Province, Institute of Ecology & Forest, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

²Long-term Research Station of Alpine Forest Ecosystems and Collaborative Innovation Center of Ecological Security in the Upper Reaches of Yangtze River, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

³Forestry College, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

⁴Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract Forest fine roots (diameter < 2 mm) have large and complicated branch systems, which play an important role in nutrient cycling of forest ecosystem. Therefore, exploring root morphology of different tree species is helpful for understanding belowground processes of forest ecosystems. The fine roots of three dominant subalpine tree species (*Abies faxoniana*, *Picea asperate* and *Betula albosinensis*) were collected in western Sichuan. Fine root branch order was classified according to Pregitzer's method. Fine root samples were scanned by Win-RHIZO system to analyze root morphology parameters, including diameter, length, specific root length (SRL) and specific root area (SRA). The results showed significant differences in root morphology among branch orders. From the 1st to the 5th order of each tree species, root diameter and length became ever greater but SRL and SRA smaller. Regardless of the root order, significant differences in morphology were also observed among species. The diameter of *A. faxoniana*, *P. asperate* and *B. albosinensis* ranged from 0.31 mm to 0.85 mm, from 0.29 mm to 0.65 mm and from 0.23 mm to 0.55 mm, respectively. The diameters of two conifers were significantly greater than that of *B. albosinensis*. Similar performance was observed in root length. On the contrary, the SRL and SRA of *B. albosinensis* were obviously higher than those of other two coniferous species. Compared to higher root orders, lower root orders had stronger absorption capacity and lower construct cost. Additionally, compared to the roots of coniferous tree species, the roots of *B. albosinensis* had stronger absorption capacity.

Keywords root order; specific root length; specific root area; *Abies faxoniana*; *Picea asperate*; *Butula albosinensis*

收稿日期 Received: 2015-11-10 接受日期 Accepted: 2015-12-18

*国家自然科学基金项目(31570445, 31570601, 31300522)和中国博士后科学基金项目(2013M540714, 2014T70880)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31570445, 31570601, 31300522) and the Post-doc Foundation Program of China (2013M540714, 2014T70880).

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: sicauxzf@163.com)

细根(直径 $<2\text{ mm}$)具有巨大的吸收表面积,是植物吸收水分和养分并维持植物生长的主要器官^[1]。据估计,森林生态系统中地下部分(主要是细根)的年净初级生产力要大于地上部分,且研究表明,虽然细根占林木根系总生物量的比例不足30%,但由于细根周转迅速,每年通过枯死细根向土壤归还碳、养分和能量甚至超过地上部分枯落物^[2]。过去研究多以“直径法”对细根进行分类讨论,实验数据缺乏统一性,且同为 2 mm 直径范围内的细根,其形态和功能存在很大的差异^[3-4]。目前越来越多的研究表明,以根序(Root order)为单位的分类方式能更好地统计与分析细根在形态、生理、化学等方面的特征^[5-7]。相对于地上部分而言,细根研究在深度和广度上都很缺乏,特别是对细根结构与功能的研究较少^[8]。

川西亚高山森林作为我国第二大林区(西南林区)的主体,在我国国民经济建设、生物多样性保育和水源涵养等方面具有举足轻重的作用^[9]。岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、粗枝云杉(*Picea asperate*)和红桦(*Butula albosinensis*)是川西亚高山森林最为重要的3个优势林木树种。已有的研究主要关注了川西亚高山优势林木细根生物量分布特征、分解过程和细根养分特征等^[10-12],而并未对川西亚高山森林主要优势林木细根构型形态开展相应的工作。为此,本研究以川西亚高山3种优势树种(岷江冷杉、粗枝云杉和红桦)细根为对象,采用挖掘法采集完整的细根根系,参考Pregitzer细根分级方法^[4]对细根分级,用Win-RHIZO根系分析系统对细根形态参数(直径、根长、比根长和比表面积)进行测定,比较分析细根形态参数在物种和根序上的变异特征,以期为进一步认识川西亚高山森林细根功能及地下生态系统物质循环提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝州理县毕棚沟自然保护区($31^{\circ}14'-31^{\circ}19'N$, $102^{\circ}53'-102^{\circ}57'E$),地处青藏高原—四川盆地的过渡地带,四姑娘山北麓,海拔 $2\,458-4\,619\text{ m}$ 。气候属丹巴—松潘半湿润气候,年均温 $2-4\text{ }^{\circ}\text{C}$,最高气温 $23.7\text{ }^{\circ}\text{C}$,最低气温 $-18.1\text{ }^{\circ}\text{C}$,年均降水量 850 mm ,降雨主要分布在生长季。该区地表起伏巨大,相对高差达 $1\,000\text{ m}$ 以上。受复杂的生物、气候、土壤等自然条件的影响,形成了多样的森林植物群落类型。主要植被类型为针阔混交林和针叶林,岷江冷杉、粗枝云杉和红桦是川西地区3种典型的优势树种,本研究选取岷江冷杉原始林、红桦—云杉混交林2个林分。两个林分表层土壤基本概况差异不显著。岷江冷杉原始林表层土壤($0-15\text{ cm}$)有机碳 161.40 g/kg ,全氮 9.50 g/kg ,全磷 1.20 g/kg ,pH值为 6.2 ;红桦—云杉混交林土壤有机碳 175.22 g/kg ,全氮 8.05 g/kg ,全磷 0.94 ,pH值 6.6 。两林分中植被主要有高山杜鹃(*Rhododendron delavayi*)、三颗针(*Serberis sargentiana*)、扁刺蔷薇(*Rosa weginzowii*)、蟹甲草(*Cacalia spp.*)、高山冷蕨(*Cystopteris montana*)、苔草科和莎草科多属等。

1.2 研究方法

1.2.1 细根采集 2013年8月,在采样林分中分别采集长势相近的岷江冷杉、粗枝云杉和红桦3个树种细根,每个树种各

选择3株目的树种。根据Guo等的完整土块法^[7],在每棵树的树干基部 $1-1.5\text{ m}$ 范围内用平板利铲挖取 $5\text{个}20\text{ cm}\times20\text{ cm}\times10\text{ cm}$ 大小的土块,从与主根相连的侧根上判断取样树种的根系特征,然后将包含5个以上根序的完整根段取出,清理掉根表面土壤和杂质,装进贴有标签的封口袋中,放入保温箱($4\text{ }^{\circ}\text{C}$)带回实验室。取样过程尽量避免末端低级根的损失,以保证根系构型的完整性。

1.2.2 细根分级 将采回的根系从冷冻箱中取出,放在常温下解冻后,在含有冰块的去离子水($1-2\text{ }^{\circ}\text{C}$)中按照Pregitzer等的方法^[4]进行根系分级处理。最先端的根尖定为1级根,两个1级根交汇后的根定为2级根,两个2级根交汇后的根定为3级根,依此类推至,不同序级的根系分别装入已标记好的样品袋中,并放入冷藏箱保存。

1.2.3 细根形态指标测定 用Espon数字化扫描仪对分别对各级根系进行扫描,扫描完成后运用Win RHIZO(Pro 2005b)根系图像分析软件对扫描后的细根图像进行形态指标的测定。每个树种各序列根系测定的数量约为:1级200-300根,2级150-200根,3级50-80个根,4级15-30根,5级10根左右。然后按照细根分级的标记顺序用滤纸包好分别放入 $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的烘箱,48 h烘至恒重,用电子天平($\pm 0.0001\text{ g}$)称量各个序级的干重,之后计算获得比根长和比表面积。比根长和根系比表面积分别为单位重量根系长度和面积。

1.2.4 数据处理 采用Excel 2010和SPSS 19.0软件对数据进行统计分析。通过单因素方差分析(One-way ANOVA)检验测定参数在根序或树种间的差异,采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验树种、根序及其交互作用对细根形态指标的影响;运用Pearson相关分析方法对3种树种不同根序之间直径、根长、比根长等形态指标进行相关性分析。显著性水平设为 $\alpha=0.05$,图表中数据为平均数 $\pm$ 标准差。

2 结果与分析

2.1 单根长度

川西亚高山3个林木细根长度均随根序的升高而增加;3个林木表现为红桦1级根根长最短(平均 0.35 cm),岷江冷杉5级根根长最长(平均 10.08 cm);岷江冷杉、粗枝云杉和红桦细根根长变化范围分别为 $0.35-10.08$ 、 $0.48-8.97$ 和 $0.40-5.8\text{ cm}$ (图1)。方差分析(表1)表明,根长在不同序级差异明显($P<0.01$),而林木物种影响不显著($P>0.05$)。树种和根序的交互作用对细根根长的影响同样未达到显著水平($P>0.05$)。

2.2 单根直径

川西亚高山3个林木细根直径均随根序的升高而增加;3个林木表现为红桦1级根直径最细(平均 0.23 mm),岷江冷杉5级根直径最粗(平均 0.85 mm);岷江冷杉、粗枝云杉和红桦细根直径变化范围分别为 $0.31-0.85$ 、 $0.29-0.65$ 和 $0.23-0.55\text{ mm}$ (图2)。3个树种前5级根直径均小于 1 mm 。方差分析(表1)表明,直径在不同序级间差异明显($P<0.05$),同时受树种影响显著($P<0.05$),表现为红桦 $<$ 粗枝云杉 $<$ 岷江冷杉。树种和根序的交互作用对细根直径的影响未达到显著水平。

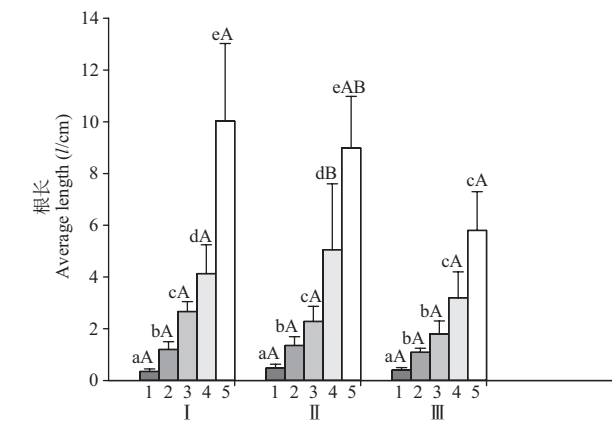


图1 川西亚高山3种优势树种细根根长随根序的变化. I: 岷江冷杉; II: 粗枝云杉; III: 红桦. 数据=平均值±标准差. 大写字母表示同一根序不同物种之间差异显著 ($P < 0.05$); 小写字母表示同一树种不同根序之间差异显著 ($P < 0.05$).

Fig. 1 Variations in average fine root length among three dominant subalpine tree species. I: *A. faxoniana*; II: *P. aspirate*; III: *B. albosinensis*. Bars indicate standard deviation. Data are mean ± standard deviation. Uppercase letters indicate significant differences between tree species in the same root order; lowercase letters indicate significant differences between root orders in the same tree species.

表1 树种 (T) 和根序 (R) 对细根根长、直径、比根长及比表面积的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA for length, diameter, specific root length (SRL), specific root surface area(SRA) in tree species and fine root branch order

参数 Variable	变异源 Source of variation	自由度 d_f	F	P
根长 Length	树种 Species	2	0.989	0.384
	序级 Order	4	30.123	< 0.001
	树种×序级 Species × Order	8	1.787	0.119
直径 Diameter	树种 Species	2	32.105	< 0.001
	序级 Order	4	45.277	< 0.001
	树种×序级 Species × Order	8	2.071	0.071
比根长 SRL	树种 Species	2	40.775	< 0.001
	序级 Order	4	45.578	< 0.001
	树种×序级 Species × Order	8	3.339	0.008
比表面积 SRA	树种 Species	2	27.439	< 0.001
	序级 Order	4	33.303	< 0.001
	树种×序级 Species × Order	8	0.73	0.644

2.3 单根比根长

川西亚高山3个林木细根比根长均随根序的升高而降低; 3个林木表现为红桦1级根比根长最大 (平均88.60 m/g), 粗枝云杉5级根最小 (平均8.69 m/g); 岷江冷杉、粗枝云杉和红桦细根比根长变化范围为38.90-8.95、45.70-5.69和88.60-13.65 m/g (图3). 方差分析 (表1) 表明, 比根长在不同序级间差异明显 ($P < 0.01$), 同时受林木物种影响显著 ($P < 0.01$), 两个针叶树种比根长均小于红桦, 且各级根序间比根长差异在2-3倍. 树种和根序的交互作用对细根比根长的影响达到显著水平.

2.4 单根比表面积

川西亚高山3个林木细根比表面积均随根序的升高而减小; 3个林木表现为红桦1级根最大 (平均575.11 cm^2/g), 粗枝云杉5级根最小 (平均135.43 cm^2/g); 岷江冷杉、粗枝云杉和红桦细根比表面积变化范围为455.84-185.44、398.18-135.44和

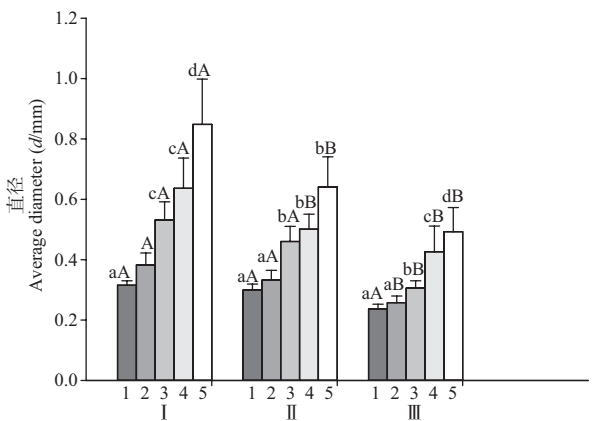


图2 川西亚高山3种优势树种细根直径随根序的变化. I: 岷江冷杉; II: 粗枝云杉; III: 红桦. 数据=平均值±标准差. 大写字母表示同一根序不同物种之间差异显著 ($P < 0.05$); 小写字母表示同一树种不同根序之间差异显著 ($P < 0.05$).

Fig. 2 Variations in average fine root diameter among three dominant subalpine tree species. I: *A. faxoniana*; II: *P. aspirate*; III: *B. albosinensis*. Bars indicate standard deviation. Data are mean ± standard deviation. Uppercase letters indicate significant differences between tree species in the same root order; lowercase letters indicate significant differences between root orders in the same tree species.

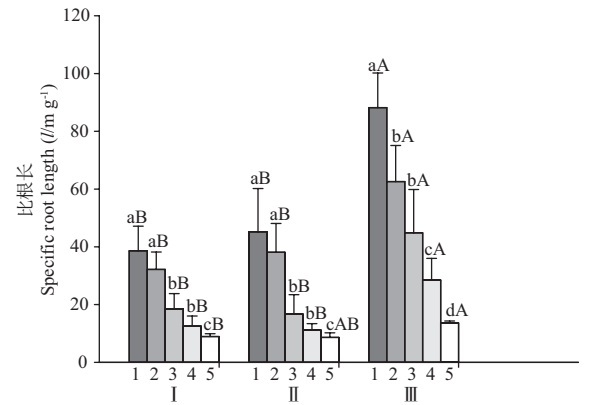


图3 川西亚高山3种优势树种细根比根长随根序的变化. I: 岷江冷杉; II: 粗枝云杉; III: 红桦. 数据=平均值±标准差. 大写字母表示同一根序不同物种之间差异显著 ($P < 0.05$); 小写字母表示同一树种不同根序之间差异显著 ($P < 0.05$).

Fig. 3 Variations in average specific root length among three dominant subalpine tree species. I: *A. faxoniana*; II: *P. aspirate*; III: *B. albosinensis*. Bars indicate standard deviation. Data are mean ± standard deviation. Uppercase letters indicate significant differences between tree species in the same root order; lowercase letters indicate significant differences between root orders in the same tree species.

575.11-233.60 cm^2/g (图4). 方差分析 (表1) 表明, 比表面积在不同序级和树种间存在极显著差异 ($P < 0.01$), 而序级和树种间的交互作用其影响不显著 ($P > 0.05$).

2.5 3个优势树种细根形态相关性

由表2可以看出, 3个优势树种细根根序各形态指标间存在显著的相关关系. 根序与平均根长、平均直径呈显著正相关, 平均根长与平均直径之间也呈显著正相关. 比根长与根序、平均根长、平均直径呈显著负相关. 比表面积与根序、平均根长、平均直径呈显著负相关, 与比根长呈显著正相关, 而与根密度未表现出明显相关性. 根密度与细根各形态参数相

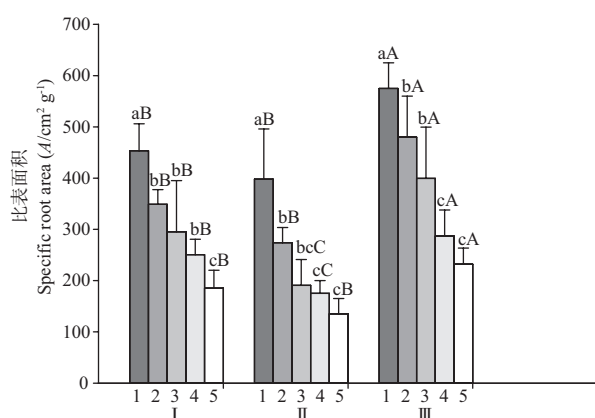


图4 川西亚高山3种优势树种细根比表面积随根序的变化。I: 岷江冷杉; II: 粗枝云杉; III: 红桦。数据=平均值±标准差。大写字母表示同一根序不同物种之间差异显著 ($P < 0.05$); 小写字母表示同一树种不同根序之间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 4 Variations in average specific root area among three dominant subalpine tree species. I: *A. faxoniana*; II: *P. asiprate*; III: *B. albosinensis*. Bars indicate standard deviation. Data are mean±standard deviation. Uppercase letters indicate significant differences between tree species in the same root order; lowercase letters indicate significant differences between root orders in the same tree species.

表2 3个优势树种细根形态特征的相关性分析

Table 2 Correlation coefficient among fine root morphological characteristics in three dominant subalpine tree species

形态特征 Morphological Characteristics	根序 Root order	根长 Length	直径 Diameter	比根长 SRL	根密度 Density
根长 Length	0.898**				
直径 Diameter	0.843**	0.913**			
比根长 SRL	-0.784**	-0.713**	-0.824**		
根密度 Density	0.699**	0.53*	0.282	-0.287	
比表面积 SRA	-0.791**	-0.739**	-0.775**	0.922**	-0.439

** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.

关性相对较弱于其他各参数: 根密度与根序呈显著正相关, 与平均根长呈正相关, 与平均直径和比根长则未表现出明显相关性。

3 结论与讨论

3.1 川西亚高山3种优势林木细根形态在根序间的变异

树木根系在长期进化过程中形成分支结构, 这种结构可以使根系分工明确, 提高水分和养分的吸收效率, 避免不良环境下个别根死亡殃及整个根系^[13]。本研究测定的形态指标随序级呈现有规律的变化, 即1级根直径细、根长短、比根长和比表面积大; 随序级升高, 细根直径和根长增加, 比根长和比表面积减小; 5级根直径和根长达到最大值, 比根长和比表面积降到最低。这与其它气候带森林树木根系研究结果类似。比如, 北美4个阔叶树种和5个针叶树种^[14]、我国6个亚热带树种^[15]和日本落叶松^[16]等细根形态参数(直径、长度、比根长和比表面积)随根序有着相同的变化趋势。大量研究结果表明, 树种类型、气候类型、外界生态条件以及人为干扰等因素均不能改变细根分支结构规律, 这表明细根生物学结构主要由植物的遗传因素决定, 且能稳定遗传。研究细根结构的异质性是认识细根周转、了解细根功能的必要前提。

细根直径是反映细根结构和功能的重要参数^[17]。本研究中, 细根直径在细根根序之间差异极大。1、2级根直径较细, 而4、5级根直径较粗, 不同根序细根构型的变化使得相应序级细根内理化性质随之改变。如随根序升高, 直径变大, 细根木质化程度加深^[18], C浓度增大^[19], 这直接导致木质素和纤维素含量的升高^[20], 并可能潜在影响细根的分解速率^[21]。此外, 直径小的根系, 比根长和比表面积往往更大, 吸收能力更强, 因此低级根往往担负着吸收功能^[5]。另外, 低级别根系与土壤生物接触机会增大, 更容易被微生物分解利用^[22]。因此, 细根形态特征在根序上的分异可能导致细根功能差异。

3.2 川西亚高山3种优势林木细根形态在树种间的变异

川西亚高山3个优势林木细根形态特征呈现显著不同。细根直径和单根长度总体表现为阔叶树木(红桦)低于针叶树木(粗枝云杉和岷江冷杉)。这种差异的形成, 可能是由于生物的遗传和进化, 使同一气候区域森林生态系统中的不同物种形成不同的适应特征, 有利于形成生态系统的稳定结构。比根长作为细根最重要的形态指标之一, 是衡量根系吸收能力与构建消耗的比较效益的重要形态指标^[23]。邓仁菊等对川西亚高山森林土壤有机层养分特征的研究发现, 土壤全氮储量以桦木林最高, 冷杉林均低于桦木林^[24]。本研究发现细根比根长和比根面积也呈现类似规律, 这可能是由于阔叶树种具有更大的叶比表面积, 吸收能力更强^[25-26]。另外, 相同气候区域, 阔叶树种凋落物分解通常明显高于针叶树种^[27], 这使得阔叶林生态系统中的养分循环相对较快, 从而也有利于根系对氮磷等养分的吸收和富集。比表面积能反映投入到细根生物量中用于吸收养分的效率^[28]。从实验结果看, 比表面积与直径和根长都呈负相关, 与比根长呈正相关, 由此推测比表面积与比根长在测算细根吸收效率方面有一定的相似性, 即其值越大, 表明投入相同的成本有较高的养分利用效率。同一根序川西亚高山3个优势物种间比根长和比表面积也呈现明显差异, 红桦比根长和比表面积明显高于岷江冷杉和粗枝云杉。根系通过主动运输从土壤中吸收水分和养分的过程, 需要消耗大量ATP, ATP的合成与利用则以N、P为主要原料。唐仕嫻等对川西亚高山红桦、岷江冷杉和粗枝云杉细根N、P浓度的研究结果发现, 红桦细根的N浓度最高, 岷江冷杉次之, 粗枝云杉最低; 同时, 红桦和岷江冷杉P浓度相近, 粗枝云杉P浓度偏小^[12]。这也在一定程度上佐证了阔叶树种吸收效率高于针叶树种。

参考文献 [References]

- Gill RA, Jackson RB. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems [J]. *New Phytol*, 2000, **147** (1): 13-31
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ. Production turnover and nutrient dynamics of above and belowground detritus of world forests [J]. *Adv Ecol*, 1986, **15**: 303-377
- Hendrick RL, Pregitzer KS. The dynamics of fine root length, biomass and nitrogen content in two northern hardwoods ecosystems [J]. *Can J For Res*, 1993, **23**: 2507-2520
- Pregitzer KS. Fine roots of trees: a new perspective [J]. *New Phytol*, 2002, **154**: 267-270
- Pregitzer KS, Laskowski MJ, Burton AJ, Lessard VC, Zak DR. Variation

- in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth [J]. *Tree Physiol*, 1998, **18**: 665-670
- 6 Majdi HE, Damm ED, Nylund JE. Longevity of mycorrhizal roots depends on branching order and nutrient variability [J]. *New Phytol*, 2001, **150**: 195-202
 - 7 Guo DL, Mitchell RJ, Hendricks JJ. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest [J]. *Oecologia*, 2004, **140**: 450-457
 - 8 刘佳, 项文化, 徐晓, 陈瑞, 田大伦, 彭长辉, 方晰. 湖南会同5个亚热带树种的细根构型及功能特征分析[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (8): 938-945 [Liu J, Xiang WH, Xu X, Chen X, Tian DL, Peng CH, Fang X. Analysis of architecture and functions of fine roots of five subtropical tree species in Huitong, Hunan Province, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (8): 938-945]
 - 9 庞学勇, 胡泓, 乔永康, 潘开文, 刘世全, 陈庆恒, 刘庆. 川西亚高山云杉人工林与天然林养分分布和生物循环比较[J]. 应用与环境生物学报, 2002, **8** (1): 1-7 [Pang XY, Hu H, Qiao YK, Pang KW, Liu SQ, Cheng QH, Liu Q. Nutrient distribution and cycling of artificial and natural subalpine spruce forest in western Sichuan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2002, **8** (1): 1-7]
 - 10 刘利, 张健, 杨万勤, 汪明, 薛樵, 董生刚. 川西亚高山高山典型森林细根生物量及其碳储量特征[J]. 四川林业科技, 2008, **29** (1): 7-10 [Liu L, Zhang J, Yang WQ, Wang M, Xue Q, Dong SG. Biomass and carbon stock of fine roots in representative subalpine and alpine forests in western Sichuan [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 2008, **29** (1): 7-10]
 - 11 魏圆云, 武志超, 杨万勤, 吴福忠. 季节性冻融期亚高山/高山森林细根分解动态[J]. 林业科学, 2013, **49** (8): 21-27 [Wei YY, Wu ZC, Yang WQ, Wu FZ. Fine root decomposition dynamics during freeze-thaw season in the subalpine/alpine forests [J]. *Sci Silv Sin*, 2013, **49** (8): 21-27]
 - 12 唐仕姗, 杨万勤, 熊莉, 殷睿, 王海鹏, 张艳, 徐振锋. 川西亚高山三种优势树种不同根序碳氮磷化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2015, **26** (2): 363-369 [Tang SH, Yang WQ, Xiong L, Yin R, Wang HP, Zhang Y, Xu ZF. C, N and P stoichiometric characteristic of different root orders for three dominant tree species in subalpine forests of western Sichuan, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, **26** (2): 363-369]
 - 13 Kenrich P. The origin of roots [C]//Waisel Y, Eshel E, Kafkafi U. Plant Root: the Hidden Half. New York: Dekker, 2002: 1-15
 - 14 Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, Allen MF. Fine root architecture of nine North American trees [J]. *Ecol Monogr*, 2002, **72**: 293-309
 - 15 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 卢正杰, 陈光水, 杨玉盛. 亚热带6种树种细根序级结构和形态特征. 生态学报, 2012, **32** (6): 1888-1897 [Xiong DC, Huang JX, Yang ZJ, Lu ZJ, Chen GS, Yang YS. Fine root architecture and morphology among different branch orders of six subtropical tree species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, **32** (6): 1888-1897]
 - 16 于立忠, 丁国权, 史建伟, 于水强, 朱教君, 赵连富. 施肥对日本落叶松人工林细根直径、根长和比根长的影响[J]. 应用生态学报, 2007, **18** (5): 957-962 [Yu LZ, Ding GQ, Shi JW, Yu SQ, Zhu JJ, Zhao LF. Effects of fertilization on fine root diameter root length and specific root length in *Larix keampferi* plantation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (5): 957-962]
 - 17 Robinson D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients [J]. *New Phytol*, 1996, **127** (4): 635-674
 - 18 West GB, Brown JH, Enquist BJ. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology [J]. *Science*, 1997, **276** (5309): 122-127
 - 19 Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM. Changes in the risk of fine root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Roseaceae) [J]. *Am J Bot*, 2002, **89**: 79-87
 - 20 Thomas FM, Werner FM. Lignin and cellulose concentrations in roots of Douglas fir and European beech of different diameter classes and soil depths [J]. *Trees*, 2014, **28**: 309-315
 - 21 Melillo JM, Aber JD, Muratore JF. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics [J]. *Ecology*, 1982, **63** (3): 621-626
 - 22 唐仕姗, 杨万勤, 何伟, 王海鹏, 熊莉, 聂富育, 徐振锋. 川西亚高山3种优势林木不同径级根系分解及木质素、纤维素降解特征[J]. 应用与环境生物学报, 2015, **21** (4): 754-761 [Tang SH, Yang WQ, He W, Wang HP, Xiong L, Nie FY, Xu ZF. Root decomposition, lignin and cellulose degradation of three dominant subalpine trees of different diameters in western Sichuan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2015, **21** (4): 754-761]
 - 23 Nadelhoffer KJ. The Potential effects of nitrogen deposition on fine root production in forest ecosystems [J]. *New Phytol*, 2000, **147**: 131-139
 - 24 邓仁菊, 杨万勤, 张健, 胡建利, 冯瑞芳, 简毅, 林静. 川西亚高山森林土壤有机层碳、氮、磷储量特征. 应用与环境生物学报, 2007, **13** (4): 492-496 [Deng RJ, Yang WQ, Zhang J, Hu JL, Feng RF, Jian Y, Lin J. Carbon nitrogen and phosphorus storage in soil organic layer of the subalpine forests in western Sichuan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2007, **13** (4): 492-496]
 - 25 王希华, 黄建军, 闫恩荣. 天童国家森林公园常见植物凋落叶分解的研究[J]. 植物生态学报, 2004, **28**: 457-467 [Wang XH, Huang JJ, Yan ER. Leaf litter decomposition of common trees in Tiantong [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2004, **28**: 457-467]
 - 26 郭培培, 江洪, 余树全, 马元丹, 窦荣鹏, 宋新章. 亚热带6种针叶和阔叶树种凋落叶分解比较[J]. 应用与环境生物学报, 2009, **15**: 655-659 [Guo PP, Jiang H, Yu SQ, Ma YD, Dou RP, Song XZ. Comparison of litter decomposition of six species of coniferous and broad-leaved trees in subtropical China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2009, **15**: 655-659]
 - 27 唐仕姗, 杨万勤, 殷睿, 熊莉, 王海鹏, 王滨, 张艳, 彭艳君, 陈青松, 徐振锋. 中国森林生态系统凋落叶分解速率的分布特征及其控制因子[J]. 植物生态学报, 2014, **38** (6): 529-539 [Tang SH, Yang WQ, Yin R, Xiong L, Wang HP, Wang B, Zhang Y, Peng YJ, Chen QS, Xu ZF. Spatial characteristics in decomposition rate of foliar litter and factors in Chinese forest ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, **38** (6): 529-539]
 - 28 Coleman MD, Dickson RE, Isebrands JG. Contrasting fine root production, survival and soil CO₂ efflux in pine and poplar plantations [J]. *Plant Soil*, 2000, **225**: 129-139