

森林生态系统粗木质残体研究进展

魏书精¹, 孙 龙¹, 魏书威², 胡海清¹

(1. 东北林业大学 林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040; 2. 兰州理工大学 设计艺术学院, 甘肃 兰州 730050)

摘要: 粗木质残体(coarse woody debris, CWD)是森林生态系统中重要的结构性和功能性组成要素, 是联系森林生态系统养分循环、碳库储存、群落更新以及为其他有机体提供生境等主要功能的载体和纽带, 对森林生态系统的能量流动及物质循环以及在维护森林生态系统的完整性和稳定性方面具有重要作用, 科学有效地对其进行定量研究, 对了解粗木质残体在生物地球化学循环过程中和全球碳循环与碳平衡中的地位与作用具有重要意义。从4个方面阐述森林生态系统粗木质残体的研究进展: ①粗木质残体的来源及分类; ②粗木质残体的研究内容; ③粗木质残体的研究方法; ④粗木质残体的生态功能。最后提出了提高粗木质残体定量研究以及结构与功能研究的4种路径选择: ①改进研究方法, 提高粗木质残体基础数据的定量研究, 加强本底数据的积累, 并构建丰富翔实的粗木质残体数据库; ②重视粗木质残体结构与功能的研究, 强化人类活动对粗木质残体的影响及其对森林生态系统结构和功能影响的研究; ③发展粗木质残体生态功能定量与模型化研究, 定量研究粗木质残体的分解速率及其在生物地球化学循环和全球碳循环与碳平衡中的作用; ④研究粗木质残体的动态特征与森林演替的交互关系, 优化粗木质残体可持续经营管理方式及管理策略。参 64

关键词: 森林生态学; 森林生态系统; 粗木质残体; 动态特征; 生态功能; 管理策略; 综述

中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2013)04-0585-14

Coarse woody debris in forest ecosystems: a review

WEI Shujing¹, SUN Long¹, WEI Shuwei², HU Haiqing¹

(1. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China; 2. College of Design Art, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050, Gansu, China)

Abstract: Coarse woody debris(CWD)is an important structural and a functional element in forest ecosystems. CWD is found in forest ecosystem nutrient cycling, carbon storage, and community regeneration; it is also beneficial for organisms providing habitats and other linkages. It is also conducive to the energy flow and material cycling of forest ecosystems. CWD is useful for conducting effective scientific quantitative research to understand the carbon cycle and carbon balance. This paper reviews CWD research progress in forest ecosystems covering 4 critical issues: (1) origin and classification of CWDs, (2) research methods for CWDs, (3) dynamics of CWDs (including study level, study area, storage and composition of CWDs, nutrient storage, decomposition dynamics, carbon storage, and the carbon cycle), and (4) ecological functions of CWDs. Four methods to improve quantitative research as well as structural and functional research are proposed: (1) improving research methods, (2) offering CWD as a basis for quantitative data, (3) accumulating background data, and (4) building a rich and informative CWD database. Emphasis is placed on CWD structure and function. Another aspect is strengthening the influence of human activities on CWDs, and CWD impact on ecosystem structure and function. This study provides quantitative development of CWD ecological functions with

收稿日期: 2012-09-28; 修回日期: 2013-01-08

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAD37B01); 国家自然科学基金资助项目(31070544, 51208244); 国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目(2011CB403203); 黑龙江省科技攻关重点项目 (GA09B201-06); 林业公益性行业科研专项 (201004003-6)

作者简介: 魏书精, 博士, 从事森林生态学研究。E-mail: weishujing2003@163.com。通信作者: 胡海清, 教授, 博士, 博士生导师, 从事林火生态与管理与森林生态学研究。E-mail: huhq-cf@nefu.edu.cn

modeling. Additionally, quantitative study of the CWD decomposition rate and the role of CWDs in biogeochemical cycles, in global carbon cycling, and in carbon balance is discussed. Interactions of dynamic characteristics for CWDs and forest succession are mentioned as well as optimization of CWD sustainable management methods and management strategies. [Ch, 64 ref.]

Key words: forest ecology; forest ecosystem; coarse woody debris(CWD); dynamic characteristics; ecological function; management strategy; review

全球变化是人类共同面临的一个复杂系统的科学问题, 气候变暖已成为全球关注的热点问题。在全球气候变暖背景下, 随着全球碳源、碳汇问题和生物多样性保护研究的广泛开展, 粗木质残体(coarse woody debris, CWD)作为森林生态系统的有机组成部分, 对森林生态系统的影响以及在碳循环和碳平衡中作用已引起了各国科学界的广泛关注^[1-3]。粗木质残体是森林生态系统中的重要结构性和功能性组成要素^[1-7], 是组成森林生态系统的重要单元^[3,7], 亦是联系森林生态系统中碳库储存、能量流动、养分循环、群落更新, 同时亦为有机体提供生境等功能的载体和纽带, 在保持森林生态系统的完整性方面发挥着重要的生态功能^[1,2,8-10]。粗木质残体通过物理和生物的交互作用影响生态系统内外的生物和非生物过程, 从而对森林生态系统的能量流动、物质循环、林地地貌的形成以及在维护森林生态系统的完整性和稳定性方面发挥特殊效应^[1,4]。同时, 粗木质残体亦是生态系统中重要的碳库和养分库^[11,12-15], 在森林生态系统的生物地球化学循环过程中起着重要的作用^[16]。粗木质残体可为某些生物提供养分及能源, 为种子及幼苗提供定居场所, 为真菌、细菌及动物提供必要的栖息环境^[1-2], 同时在增加土壤有机质, 促进土壤发育, 提高土壤肥力, 储存养分, 减少土壤侵蚀, 增加水分储量等水文生态方面发挥重要作用^[4,7], 特别是在全球碳循环和碳平衡中发挥独特的作用。为此, 有关粗木质残体的研究已引起国内外学者的极大关注^[1-20], 成为近年来森林生态系统研究的重要内容^[5,18]。加强粗木质残体的研究有利于在森林生态系统的可持续经营管理中, 把粗木质残体的优化管理纳入其中, 促进生态系统的健康与可持续发展及确保生态安全^[8]。国外有关粗木质残体的研究一般分为3个阶段, 即分散研究的初始阶段、注重生态功能研究的逐步发展阶段和系统全面的研究阶段^[4]。研究层次和研究区域不断扩展。研究层次上经历了从个体—林分—生态系统—景观的不同研究层次^[12]。研究区域亦在不断扩大, 起初主要局限于美国西北部的针叶林^[12], 接着主要在北美(加拿大、墨西哥)开展相应的研究工作^[1]。随后在北欧相继开展工作。目前许多国家均开展粗木质残体研究。国内对粗木质残体的研究是在国际潮流的影响下始于20世纪80年代。近年来, 国内学者对粗木质残体进行了研究, 并对粗木质残体进行了综述^[1,3-4,7,12,19-20], 还有学者开展了粗木质残体的生态功能研究^[20]。以上研究工作有利于人们对粗木质残体的进一步了解, 但这些研究主要是小范围区域内进行的部分调查研究, 同时研究内容主要集中在不同林分粗木质残体的组成、储量、养分储量等, 基本上处于对各类粗木质残体本底的认识阶段, 在对其功能方面的研究主要局限于对森林生态系统的更新演替和生物多样性的保护功能方面的研究, 对粗木质残体功能尚未开展全面研究, 研究中的许多工作落后于发达国家。为此, 笔者从4个方面阐述森林生态系统粗木质残体的研究进展, 提出了加强粗木质残体的研究及可持续管理的意义, 展望了粗木质残体的研究重点及发展方向。

1 粗木质残体的来源及分类

1.1 粗木质残体的概念

自从1982年Sollins^[21]首先提出粗木质残体的概念以来, 许多学者根据自己的科研需要以及所研究的生态系统的特点来对粗木质残体进行不同的定义^[1,4], 在不同的文献中有不同的定义。没有通用而确切的概念用来描述粗木质残体, 对研究结果的比较造成了很大障碍^[5], 尤其在粗木质残体的直径标准方面^[19]。最初对粗木质残体的定义是以尺寸大小为标准的^[6]。Harmon等^[2]在1986年将它定义为直径大于2.5 cm的死木质物。但也有学者按照研究目的对尺寸大小进行了调整, 然而没有被广泛采用^[5]。如1991年Robison等^[22]在研究阿拉斯加粗木质残体特征时则将直径大于20.0 cm, 长度大于1.5 m的木质物作为粗木质残体; 同年Muller等^[23]将粗木质残体定义为直径大于等20.0 cm的死木质物; 同年Whigham等^[24]在研究热带干旱森林干扰时将直径大于10.0 cm木质体作为粗木质残体; 1998年Jonsson^[25]对北方老林龄

粗木质残体研究时采用直径大于 15.0 cm 的标准；同年 Goodburn 等^[26]对阔叶林粗木质残体研究时采用直径大于 7.5 cm 的标准；2000 年 Santiago^[27]在研究夏威夷森林中粗木质残体时采用直径大于等于 5.0 cm 的标准；而 2002 年 Shawn 等^[28]对美国 Maine 地区的粗木质残体动态进行研究时采用直径大于等于 9.5 cm 的标准；2006 年 Motta 等^[29]将直径大于等于 7.0 cm 的死木质残体定义为粗木质残体；2008 年 Woodall 等^[30]提出了粗木质残体的定义，即直径大于 7.62 cm 死木质物。从中可看出粗木质残体的概念一直没有形成统一的定义^[1]。目前，中国学者仍然采用旧标准(直径大于等于 2.5 cm)^[1,3,12-19]，难于和国外同类研究进行比较，同时对粗木质残体研究的成果比较和粗木质残体数据库的建立亦产生障碍。侯平等^[1]将森林群落中以及森林群落向外输出的死木质物按小头直径大于 2.5 cm 的标准定义为粗木质残体，主要指枯立木、倒木、根桩(含伐桩)、地上大死根以及地下大死根。但这和国际上所采用的标准并不相同，不利于研究结果的比较。

为了研究结果在全球尺度和景观尺度的可比性，使研究内容纳入统一范畴进行资料整合，建立粗木质残体数据库，同时由于对粗木质残体的概念混淆，于是许多学者对直径大小进行了重新界定。国外的森林管理和研究机构(如美国农业部林务局和 The Long Term Ecological Research)对粗木质残体的概念等进行了统一^[6,31,32]，如对粗木质残体的直径大小进行重新界定，直径(通常指粗头部分)大于等于 10.0 cm，长度大于等于 1.0 m 的死木质残体，而 $1.0\text{ cm} \leq \text{直径} < 10.0\text{ cm}$ 的死木质物则为细木质残体(Fine woody debris, FWD)^[6,32]。对粗木质残体的直径进行界定后，许多研究均采用此标准^[5,9,15]，对粗木质残体和细木质残体进行区别对待，将粗木质残体的直径标准由直径大于等于 2.5 cm 调整为大于等于 10.0 cm，这有利于推动粗木质残体的深入研究^[5]。根据美国农业部林务局和 The Long Term Ecological Research 采用研究规范的基础上^[6,32]，结合粗木质残体的整体外貌特征、范畴、功能及其生活史动态，可将粗木质残体的概念定义为：完好的和处于不同腐解时期的直径(通常指粗头部分)大于等于 10.0 cm，长度大于等于 1.0 m 的倒木、枯立木、大凋落枝，以及直径大于等于 10.0 cm，长度小于 1.0 m 的根桩和直径大于 1.0 cm 的地下粗根残体，它们是森林生态系统的结构和功能单元，具有参与森林生产、塑造群落生境异质性、维持生物多样性和碳库储存的功能^[5]。虽然中国学者的研究一般沿用大于等于 2.5 cm 的直径标准，但为了研究结果的可比行，许多学者认为中国对粗木质残体的研究应统一为大于等于 10.0 cm 的直径标准^[5,9,15]。

1.2 粗木质残体的形成及来源

森林生态系统中，树木在其生长过程中由于年龄的增长和季节的变化，会自然形成枯立木或者倒木。随着森林生物量的不断增加，特别是木质部分生长量的增加，是粗木质残体形成的基础，随后林木或其一部分的死亡亦会直接形成粗木质残体。大量的研究表明，林分中粗木质残体主要来源于个体的死亡和干扰所造成的死亡，在森林群落的生长发育过程中，粗木质残体的数量变化呈“U”型^[1,33]。森林中粗木质残体的来源可概括为 3 个方面^[2,8,34]：一是森林生态系统中，林木在生长过程中竞争排斥和树木自然死亡；二是自然的各种干扰(主要包括风、雨、雪、干旱、冰冻、火灾、闪电、泥石流、真菌侵害及病虫害等)导致的林木死亡、倒伏、折断等；三是人为的各种干扰(如伐木、拾樵、狩猎、采集山产品等)输入粗木质残体。在森林经营中，人们往往认为粗木质残体会造成经营不便，而使林木易受病虫害感染、火灾等灾害，而将粗木质残体移出林地；或者为了最大程度地利用林产品，使经济利益最大化而全树利用，从而减少了林地内粗木质残体的数量^[10]。森林生态系统中粗木质残体的来源主要受森林类型、林分年龄、林分结构、干扰类型及强度和频率等的影响，同时还受森林的小生境以及树种、林型、气候和分解速率等的影响^[35-36]。一般来说，森林生态系统受人为干扰较少的老龄林粗木质残体的储量较高。森林生态系统中粗木质残体储量直接受干扰的类型及强度的直接影响，因而干扰亦成为森林生态系统粗木质残体的来源之一^[37]。然而，目前对粗木质残体的输入速率的相关研究很少，干扰与输入的各种交互关系研究、输入与时间空间分布特征的研究亦不多^[35,38]，而且许多有关粗木质残体来源的各种研究主要集中在温带森林，对其他森林生态系统，尤其对亚热带森林的研究比较缺乏^[39]。

1.3 粗木质残体的分类

由于受粗木质残体定义的影响，对粗木质残体分类方法的确定尚未形成较为完整的分类标准及系统，中国有关粗木质残体分类方法的介绍亦较少^[5]。粗木质残体的分类标准主要是按照直径和形态进行划分。根据粗木质残体存在形态的异同，可划分为枯立木(snag)，倒木(down wood 或 log)，大枯枝(large

branch), 小枯枝(twig), 树桩(stump)以及连接在活树上的枯死小树枝(suspended twig)等^[1,6]。但是随着对粗木质残体研究的深入, 这种形态分类已无法适应新的研究要求。目前, 粗木质残体的划分较为量化的方法是按照粗木质残体尺寸大小进行等级划分(一般是根据直径标准), 以前普遍采用的划分标准是 Harmon 等^[2]在 1986 年提出的标准。随着对粗木质残体研究的深入及进一步量化的要求, 有关粗木质残体的划分标准进一步进行了量化, 目前国际上较为通用的是 Harmon 等^[6]在 1996 年提出的新标准, 并在 1999 年被当作 The Long Term Ecological Research 的一般标准来执行^[32], 即规定粗木质残体为直径大于等于 10.0 cm 的死木质物, $1.0\text{ cm} \leq \text{直径} < 10.0\text{ cm}$ 的木质残体为细木质残体, 小于 1.0 cm 的为凋落物(litter)。这是一级分类, 因而具有较大的弹性, 在实际研究中可根据研究目的需要进行不同程度的细化。

根据一级分类的标准, 在此基础上可根据粗木质残体的长度和状态进一步划分为枯立木(snag), 倒木(log), 根桩(stump), 大枯枝(large branch)和粗根残体(coarse root debris), 这称为二级分类。为了更好地把枯立木与倒木进行区分, 枯立木一般是指倾斜度(偏离垂直方向)不超过 45° , 粗头直径大于等于 10.0 cm 的死木质体, 其长度通常大于 1.0 m, 而将倾斜度超过 45° 的则称为倒木(log)^[6]。与枯立木的其他特征相似, 长度小于 1.0 m 则定义为根桩^[6,9]。这种分类具有一定的可操作性, 并具备普适性, 更适合不同研究目的的需要, 尤其是对粗木质残体生态功能研究。

2 粗木质残体的研究内容

粗木质残体研究的主要内容一般包括粗木质残体的储量及组成、分布及空间异质性、养分储藏及营养库、有关粗木质残体分解的各种研究、林分更新与森林演替、生物多样性与生境多样性的维持等相应生态功能, 由于粗木质残体发挥着特殊的营养库效应, 所以有关粗木质残体的储量和组成的研究较为全面系统^[2,4,8,12,18,34], 随后进一步研究了粗木质残体在碳循环和碳平衡中的作用, 碳素循环与养分的储藏、分解动态及特征、森林生态系统生物多样性维持等方面工作^[17,40-44]。

2.1 粗木质残体的储量及组成

粗木质残体在森林生态系统中的储量、组成与分布一直是粗木质残体研究的重要内容。不同地区、不同林型、不同发育状况、不同生长状况、不同经营方式以及不同干扰强度, 均会造成粗木质残体储量和组成的差异, 这亦与气候环境相关, 同时亦受到各树种的活体生物生长量的消长, 微生境变化以及林木的耐腐性等因子的影响^[39]。通常采用 $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 来表示粗木质残体的储量或现存量^[7]。由于定量研究某特定区域粗木质残体储量的工作量相当大, 需要长期的研究才能获得可信的数据, 因此有关全球森林生态系统粗木质残体的储量和碳量仍不太清楚。吕琨琰等^[45]对中国森林粗木质残体储量及其影响因素进行综述, 发现中国南北方粗木质残体的储量差异较大, 并对其影响因素进行分析。

不同林型中粗木质残体储量差异较大, 就全球范围来看, 粗木质残体的储量变化从热带的 $1\text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 到美国 Olympic 国家公园针叶林的 $537\text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ^[7,14]。相同林型中, 不同林分间粗木质残体储量亦存在较大差异, 主要取决于林分受干扰的强度及频率, 同时群落发育的不同阶段对粗木质残体的储量也有重要影响。幼龄的林木间由于竞争而导致死亡率较高, 因而产生大量枯立木, 为粗木质残体提供了来源, 储量一般比较高; 然而, 成熟林中粗木质残体的储量较低; 而在老龄林中粗木质残体的储量达到最大。因此, 许多学者推断林分一般在生长发育过程中其储量的累积呈“U”形^[7,8,46,35]。干扰对粗木质残体的储量产生重要影响。许多研究表明, 林分中粗木质残体的储量除了受竞争死亡影响外, 还受自然和人为的各种干扰以及其他因子的影响(主要是树种及防腐性、林型、气温、分解速率等), 由于受地理区域、不同林型和干扰的类型、强度及频率的不同, 均会导致粗木质残体输入输出方式、组成与结构等不同, 从而影响粗木质残体储量。

2.2 粗木质残体的养分储量

粗木质残体是森林生态系统中重要的营养库, 储藏了植被生长发育大量的营养元素, 是生态系统中不可或缺的营养库^[7]。粗木质残体中许多元素含量, 特别氮、磷等的含量均为植被生长的必备元素, 其占群落生物量中的相应元素含量的比例也较高。研究发现在北美受人为干扰较少的老龄林中, 粗木质残体的氮、磷含量可达到总生物量中相应元素储量的 0.5%~4.0%和 4.0%~10.0%, 所占比例较高, 对植被

的生长发育起重要作用^[47]。Cornaby 等^[48]研究了栗树林中粗木质残体的养分元素及有机质含量较高, 并阐明了其在营养元素的累积与释放的生态过程中发挥着重要的生态作用, 并发现了在粗木质残体腐烂中具有较强的固氮能力, 粗木质残体是陆生和水生生态系统中固定氮元素的主要物质^[33]。粗木质残体作为森林生态系统中不可忽视的养分库, 在森林生态系统的能量流动与物质循环, 养分储存, 促进森林生产力, 维持森林生态系统的平衡与稳定中, 均发挥重要功能。

2.3 粗木质残体的分解

粗木质残体分解是森林生态系统养分循环的重要环节, 是参与全球碳循环的重要过程。粗木质残体的分解是动物和微生物吸收养分、淋溶和自然破碎综合作用的结果, 其分解过程的实质就是充分发挥其生态功能的过程, 在分解过程中的各阶段均会有不同类型的生物群体不断利用其提供的生境或食物^[1]。粗木质残体的分解一般是指在物理、化学和生物(特别是微生物)的综合作用下所表现的呼吸、淋溶和自然粉碎等相应的生态过程, 是森林生态系统能量流动与物质循环的不可或缺的环节, 是充分发挥营养功能, 实现养分循环与平衡的重要步骤及重要生态过程, 是维持生物多样性的重要基础。

2.3.1 分解等级 粗木质残体在森林中一旦形成便开始不断地分解、腐烂、释放和养分归还^[4]。分解等级一般是指粗木质残体的分解阶段或腐烂状态, 分解等级的划分主要反映结构的变化。有关粗木质残体的分解等级分类最早可追溯到 20 世纪 70 年代。随后研究深入进行发展完善, 在 Sollins^[21]和 Spies 等^[16]的发展完善下, 提出了不同形式和状态的有关倒木腐解级的分类标准; Pedlar 等^[46]探讨 3 等级的分类标准。Shawn 等^[28]根据粗木质残体的腐烂状态提出了 4 等级分级法, 然而应用最流行的是 5 等级分类标准, 主要是根据在野外容易观察和辨认出的粗木质残体形态特征作为分类标准, 操作方便, 如树皮的腐烂状态、树枝存在状态、结构的紧密程度等, 并通过此标准为基础构建指标体系, 然后整合不同的腐解等级来确定分类级别。闫恩荣等^[5]总结研究结果, 提出了可操作性的粗木质残体分类系统, 首先从尺寸大小标准、外貌特征状态将粗木质残体从森林生态系统中的枯死木中区别出来, 达到粗木质残体的 1 级分类目标。根据粗木质残体的形态特征状态进行 2 级分类, 这 2 类的分类内容主要以 Harmon 等^[6]的粗木质残体概念和分类标准为依据。随后在粗木质残体的 2 级分类基础上, 对不同内容的粗木质残体再次进行 3 级分类, 即进行腐解等级状态的分类。由于不同内容不同形态的粗木质残体存在性质、特征上的不同, 因此, 可根据实际情况采取不同的分类方法, 以达到分类结果的一致, 从而达到研究结果的可比性。

2.3.2 分解速率 粗木质残体的分解速率是各种因子交互作用的结果, 呼吸、淋溶等相关作用引起的矿化速率和自然粉碎作用的常数之和^[1]。定量地衡量分解速度则一般用分解速率来表示, 以分解常数 k 表示, 即每年所减少的质量百分比。粗木质残体的分解由于受到温度、湿度、光照、坡位、坡向、坡度、微地形、动物活动、树种、树龄等多种因子的交互作用, 是一个复杂动态的生态过程。还有研究者认为林木的初始密度和直径对分解速率具有重要影响^[49]。Marra 等^[53]在华盛顿 Olympic 公园通过碱石灰的测定技术分别测定了异叶铁杉 *Tsuga heterophylla* 和花旗松 *Pseudotsuga menziesii* 林粗木质残体的呼吸速率, 研究发现树种之间粗木质残体的呼吸速率存在较大差异。Grier 对俄勒冈异叶铁杉倒木的分解速率进行定量研究, 并研究了倒木在分解过程中钙、镁、钾、氮、磷等养分元素的变化动态。陈华等^[13]预测红松 *Pinus koraiensis* 和紫椴 *Tilia amurensis* 的倒木分解完 95% 的质量分别需要 185 a 和 106 a。杨礼攀等^[15]估算出哀牢山常绿阔叶林主要树种粗木质残体平均分解速率为 $0.019 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$, 不同树种之间的呼吸速率差异显著。唐旭利等^[17]研究了粗木质残体的分解速率, 得出分解速率常数是 $0.031 \cdot \text{a}^{-1}$, 得到平均的周转时间为 32 a。Bingham 等^[51]对加拿大的老林龄倒木的分解速率进行测定。

2.3.3 分解模型 模型是用以分析问题的数学关系、逻辑关系和算法序列的表示体系^[52]。粗木质残体分解速率的分解模型主要包括单项指数衰减模型^[14,50,53]、双项指数衰减模型^[49]、多项指数衰减模型^[2]和线性模型。许多应用于树叶分解的模型已被应用于粗木质残体的分解研究, 研究发现单项指数衰减模型与双项指数衰减模型这 2 种模型在粗木质残体的分解研究中较为有效, 然而线性模型、渐进性模型、二次曲线模型与幂函数模型在粗木质残体的分解研究适用性较差^[54]。目前, 被普遍采用的单项指数衰减模型, 起初是 Olson 等^[54]在对枯枝落叶分解研究时提出的, 是以假定粗木质残体各部分都以相同速率分解的基础上进行分解研究的, 但由于粗木质残体各组分(如树皮、心材和边材)是不均质的, 其分解速率

当然也不可能相同。为合理解决这一问题, Mindenman 等^[49]将双项指数分解模型和多项指数分解模型引入粗木质残体的分解研究, 同时为了模型模拟的方便与准确性, 研究中把粗木质残体分成 2 部分或 3 部分, 并将每一部分均以单项指数衰减模型进行分解研究。

2.4 粗木质残体的碳储量与碳循环

在全球气候变暖背景下, 有关全球变化的研究日益引起关注。粗木质残体作为森林生态系统的重要组成部分, 在碳循环和碳平衡中的重要作用引起了人们的关注, 并成为了粗木质残体研究的核心之一^[9]。过去人们只注重植被和土壤碳库的研究, 粗木质残体是森林生态系统中被人忽视的重要碳库^[20]。郭剑芬等根据国内外研究结果得出: 全球森林粗木质残体碳储量范围大致为 75~114 或 157 Pg。各森林粗木质残体储量值变化大, 因林龄、粗木质残体分解阶段和人类经营活动类型(如疏伐、皆伐和控制火烧)而异。一般而言, 粗木质残体的干物质含碳率为 0.5^[15], 因此, 粗木质残体作为森林生态系统中的重要组成部分, 同植被与土壤一样, 均为森林生态系统中重要的碳库组成部分^[2,6,34]。研究发现, 虽然这部分碳库仅占土壤表层(0~3 m)碳库总量的 3%~6%, 但粗木质残体中的碳素易受外界各种干扰的影响, 其滞留时间比土壤碳短得多, 同时地表碳库比地下土壤碳库更活跃^[49], 因而粗木质残体在森林生态系统中的地位非常重要。

粗木质残体作为森林生态系统的重要碳库, 其重要性不仅表现在碳储量, 而且粗木质残体的分解速率相对缓慢, 在林地滞留时间比较长, 在森林生态系统的碳循环和碳平衡中具有重要作用。Mackensen 等^[49]研究表明澳大利亚粗木质残体的分解时间有 57%以上均超过 40 a, 这一研究结果大于政府间气候变化专门委员会在计算粗木质残体分解时所采用的默认时间(默认分解值为 10 a)。唐旭利等^[17]研究了鼎湖山常绿阔叶林中粗木质残体的碳素对森林生态系统碳循环的潜在影响; 邱学忠等研究了粗木质残体各组分碳素含量, 并估算了该林型粗木质残体的碳储量。

3 粗木质残体的研究方法

目前, 有关粗木质残体研究方法, 学者们主要在 3 个方面开展研究: 一是有关粗木质残体生物量的调查和测定方法^[55]; 二是有关粗木质残体分解率测定方法; 三是有关粗木质残体呼吸量的测定方法^[19]。

3.1 粗木质残体生物量的调查和测定方法

目前, 对粗木质残体的研究大多停留在本底数据的积累研究, 尚未见有关调查方法及统计估计方法的研究。在森林资源监测逐渐向与林业可持续发展相适应的森林生态系统监测发展过程中, 许多林业发达国家均增加了粗木质残体的调查与监测。如美国森林资源清查与监测体系采用 Y 型线截抽样进行粗木质残体的调查。随着粗木质残体研究的不断扩展与深入, 有关粗木质残体的研究方法亦在完善与改进, 呈现出各种不同的研究方法, 但为了达到研究结果的可比性, 对所采用的研究方法进行了统一。如通过样带截面法和固定面积样方取样法等调查方法对粗木质残体进行定性与定量化研究。

样带截面法是指通过在特定某个植物群落内或穿过几个植物群落取一条直线(用测绳、卷尺等), 根据研究计划沿着直线, 记录该线所遇到的所有粗木质残体的长度、大小头直径、树种, 着地、腐烂、附生的各种苔藓、树皮、枝桠的生长状况以及所附生的草本、木本植物的相关种类、数量、高度等因子^[19]。王应军等采用此方法调查了四川王朗自然保护区冷杉林中粗木质残体的储量。样带截面法的优点是调查比较方便, 而且不受工具和地点的限制。缺点就是选取样线长度及截线长度的不同以及操作方法的不同, 测得的结果可能会造成较大的误差。同时, 样带截面法在选线时如果过长费时费力, 单是选线过短就容易低估森林中的粗木质残体, 导致调查研究结果的差异。为适应森林生态系统监测需求, 罗仙仙^[55]利用直线型线截抽样原理对试验区的倒木进行调查, 验证线截抽样调查方法的可行性。同时, 探讨不同截线长度对调查精度的影响, 从而确定最佳的截线长度, 以期为森林资源综合监测地面样地设计提供抽样技术指导。William 等通过设立了一系列横断面对样地中的粗木质残体进行采样。

固定面积样方取样法是指在取样时贯穿于某个或几个群落而引出标准线, 然后沿着标准线设置一定的固定面积作为调查区域, 并对调查区内达到一定标准直径的粗木质残体进行每木调查和生境的记载, 同时将所有粗木质残体在方格纸上绘制其分布图, 记录粗木质残体各种分布状况的方法^[23]。刘妍妍等^[56]对小兴安岭阔叶红松林的粗木质残体开展研究时运用了此方法, 而且把 9 hm² 作为固定样方的调查面积。

李凌浩等^[18]采用固定面积样方取样法调查粗木质残体。杨丽韞等^[43]对长白山暗针叶林粗木质残体储量研究时亦采用此方法。固定面积样方取样法能比较准确地调查粗木质残体,方便且实用。中国学者大多采用此方法进行研究。

粗木质残体生物量的测定通常采用常规的烘干恒量法进行测定^[19]。首先用排水法测定粗木质残体体积,或测定粗木质残体的长度和两端直径以圆台体公式来计算体积,然后把样品分成许多小块,移入设定温度的烘箱内,当2次称量差值均小于5 mg,就表示达到恒量,最后根据质量与体积的比例关系计算出粗木质残体的生物量。粗木质残体的含水率通过含水率公式进行计算。

3.2 粗木质残体分解速率测定

3.2.1 长期实验观测法 粗木质残体的分解是缓慢的生态过程,分解速率是指示这一过程的重要指标。粗木质残体分解速率的测定一般是通过一定时间尺度内对粗木质残体样本的体积、质量和密度的变化进行监测,从而求得分解速率,但一般需要比较长的时间才能较为准确地测定粗木质残体样本的分解速率。许多树种粗木质残体的分解时间很长。尽管有些学者尝试了这种方法,而在开展粗木质残体实际研究中,通常不可能维持足够的时间周期来监测粗木质残体样本的动态变化^[6,31],同时粗木质残体样本的动态变化所需检测时间较长。如红松和紫椴的粗木质残体样本分解完95%的质量就分别需要185 a和106 a^[13]。虽然长期实验观测法可比较全面客观地研究粗木质残体样本分解过程,比较准确地测定分解速率,但是所需时间较长,成本高。因此,此方法一般较少采用。

3.2.2 空间代替时间法 空间代替时间法是指把处于相同或相似生境条件的,同一树种不同分解阶段的粗木质残体样本,分别按照分解年龄或腐烂级排成时间序列,分别测定粗木质残体样本的密度或其他指标的动态变化规律,从而得到分解速率^[2]。由于粗木质残体的分解是缓慢的生态过程,为了在较短时间内研究粗木质残体的分解速率,学者们一般以空间代替时间的取样方法,确定林木的死亡时间(即为分解时间),即粗木质残体的形成时间,把不同时期形成粗木质残体组成一系列样本,构成一个不同的分解过程的时间系列,用来替代粗木质残体实际的分解动态变化规律,然后通过测定粗木质残体样本的体积、质量和密度随时间的变化动态,以此来求得分解速率。同时为了充分反映粗木质残体分解的周转速,许多学者以分解50%和95%的粗木质残体生物量所需的时间表示,而且通常用来代表粗木质残体的周转时间^[39]。空间取代时间法由于简单易行,省时省钱,因而是粗木质残体较好的研究方法。虽然该方法简单易行,操作方便,但是由于森林生态系统中粗木质残体存在较大的空间异质性,因此要准确测定粗木质残体分解速率,许多工作尚需探讨,该方法还需进一步完善。

3.2.3 模型估测法 许多研究人员采用数学模型来估测粗木质残体的分解速率^[44]。可用于粗木质残体分解速率测定的模型主要包括指数衰减模型、线性模型、渐近线模型、二次曲线模型与幂函数模型,通常情况下指数衰减模型模拟效果较好,其包括单项指数衰减模型、双项指数衰减模型、多项指数衰减模型与2个指数衰减模型的变型^[1,19,43]。陈华等^[14]采用常用的单项指数衰减模型来比较长白山和美国 Andrews 的优势树种紫椴、红松和异叶铁杉、花旗松等4种倒木的矿化速率。长白山紫椴、红松倒木比 Andrews 的异叶铁杉、花旗松倒木分解较快,它们的矿化速率分别为0.027 5, 0.016 2, 0.015 6~0.019 2 和 0.005 0~0.010 0·a⁻¹,倒木质量分解过半各需25, 43, 38~44, 70~140 a。

3.3 粗木质残体呼吸量测定

通常粗木质残体的呼吸量就是指森林生态系统中释放二氧化碳的量。粗木质残体的呼吸量在森林生态系统中也占有很大的比例。该领域研究虽已引起国内外学者的关注,但国内外粗木质残体呼吸量的研究并不多。粗木质残体的干物质中含碳率约为50%,其中粗木质残体中约有70%的碳是通过呼吸,以释放二氧化碳的形式排放到大气中^[57]。如对加拿大北方林生态系统中黑皮云杉 *Picea mariana* 在火后3~151 a 的研究表明,粗木质残体呼吸释放出的二氧化碳通量为2~192 g·m⁻²·a⁻¹,分别占森林生态系统碳储量和土壤呼吸量的2.4%~18.5%和1.1%~53.8%^[58]。Jomura 等研究了日本温带天然次生林粗木质残体呼吸释放出的二氧化碳通量占整个生态系统总呼吸量的10%~16%。Marra 等^[53]研究了美国西部铁杉粗木质残体呼吸速率约为2.3 g·m⁻²·d⁻¹。Knohl 等研究发现俄罗斯北方林中粗木质残体的呼吸贡献占生态系统二氧化碳释放量的40%。吴家兵等^[59]对长白山阔叶红松混交林内粗木质残体的研究发现,粗木质残体呼吸所释放的碳为(26.9±5.1) g·m⁻²·a⁻¹。孙秀云等开展了东北主要树种粗木质残体分解释放的二氧化碳通

量,得出天然次生林中 11 个主要树种粗木质残体分解释放二氧化碳通量及其相关环境因子,发现不同树种的粗木质残体的二氧化碳通量存在着显著的差异。张利敏等^[60]比较分析中国东北温带森林 11 个主要树种粗木质残体分解初期 3 a 中结构性成分的差异、变化以及与其呼吸速率的关系。许多学者的研究表明,粗木质残体的呼吸量均相对较高,因而在森林生态系统的碳循环和碳平衡中发挥重要作用。

3.3.1 碱吸收法 碱吸收法一般是指通过化学试剂(氢氧化钠和氢氧化钙)来进行二氧化碳吸收的一种方法。碱吸收法主要包括碱液吸收法和碱石灰吸收法^[19]。粗木质残体呼吸量的测定,在研究的早期多数研究利用碱吸收法测定^[50]。碱液吸收法的优点就是成本较低、操作方便、简单易行,但许多研究发现,碱液吸收后一般会产生二氧化碳负压效应,从而产生对粗木质残体呼吸量的明显高估。碱石灰吸收法虽然成本较高,但其测定粗木质残体呼吸量较为准确,因此,在研究中一般采用此方法。如 Marra 等^[53]采用碱石灰吸收法在华盛顿的 Olympic 公园对花旗松和异叶铁杉林中的粗木质残体呼吸速率进行测定,研究发现 2 个树种间粗木质残体的呼吸速率差异比较大,同时不同等级的腐朽木,它们的呼吸速率亦有较大差异,而且没有一定的规律性。

3.3.2 静态箱-气相色谱技术 静态箱-气相色谱技术是指通过气相色谱仪来测定单位时间密闭静态箱内的二氧化碳浓度增加量,从而确定其碳释放通量的一种技术^[19]。近年来,研究人员多采用静态箱-气相色谱技术来测定^[57-59]。然而,这种方法在采样时就有破坏性,要实现原位观测较为困难。吴家兵等^[59]采用静态箱-气相色谱技术对长白山红松和紫椴粗木质残体的呼吸量,以及对腐烂等级、温度和含水量因子之间的交互关系开展了研究,发现倒木呼吸存在较大的季节变化,而呼吸速率和倒木含水量、腐烂等级及温度显著相关,林内倒木呼吸总量约占林地二氧化碳排放总量的 3%,占年净交换量的 15%。

3.3.3 红外气体分析法 红外气体分析法(IRGA)在国外的粗木质残体呼吸量测定研究中较常用,是比较成熟和可靠的方法,主要优点就是实现了对粗木质残体呼吸速率测定在野外条件下可以原位测定的突破。然而,仅仅只适合对较大的而且较新鲜完整的粗木质残体进行测定,而对于较小的或者经过一定时间后腐烂的粗木质残体则难以达到测定的目的。利用红外气体分析法实现粗木质残体呼吸的原位测定,不但需较为昂贵的仪器设备,而且还需要电力的供应,从而使其在野外的使用和推广受到许多条件限制。但是目前国内外学者使用该方法的较多^[61]。张利敏等^[60]采用红外气体分析法测定自然条件下东北天然次生林中 11 个主要树种呼吸量的时间动态,尤其注重于它们日变化格局及其对温度的响应。贺旭东等^[61]采用红外气体分析法测定自然条件下林内倒木呼吸释放出的二氧化碳通量及其季节变化。

4 粗木质残体的功能

4.1 促进森林生产力的营养库功能

粗木质残体作为养分储存库,对森林生态系统生产力的保持和促进功能发挥重要作用。粗木质残体通过养分的储存维持和改善着群落的环境和各种微生境,促进土壤有机质的积累,从而为微生物等分解者提供有利的生境、维持群落内的微环境湿度,耐受干旱的胁迫,为感染外生菌根的根系,同时为与其相联系的土壤有机体提供相应的避难所,也为非共生固氮过程以及与其相关的固氮菌提供相应生境、营养库和碳库储存^[2,5,17]。粗木质残体作为一个重要的营养库,是森林生态系统重要的养分库,对森林生态系统的营养循环起着重要作用。随着粗木质残体的缓慢分解而释放出的养分,可保持土壤肥力,为林木更新发育提供营养供应;同时也改善了土壤的结构与组成,为各种菌类、小动物以及附生植物的生长发育提供持续能源和养料源,对生物地球化学循环起着重要的作用,有利于维护森林生态系统养分循环和能量供应的稳定性,从而增强系统抗各种干扰的能力^[4,39]。粗木质残体不但储藏丰富的有机物即矿质元素,还储藏较为丰富的氮、磷等营养元素,在其腐烂过程中,具有固氮的能力。杨礼攀等^[15]对哀牢山常绿阔叶林主要树种粗木质残体中营养元素含量进行排序,发现氮、磷、钙等 10 种营养元素的总储量为 $0.496 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。粗木质残体也是许多鸟类等动物的养分与能源库。昆虫学家研究发现粗木质残体对无脊椎动物就有重要作用,粗木质残体是许多分解菌与真菌能量与营养源^[38]。

4.2 促成结构和生境多样性

森林中各种形式的粗木质残体,促进林分结构的改变,产生新的生境。如粗木质残体的产生,可形成大小不一的小林窗,同时各种类型的粗木质残体本身就是一种生境,这些新的生境不仅增加了林分结构和生境的多样性,也为林内众多动植物的生存提供了生境条件,如为各种小型哺乳动物、鱼类、蜥蜴

提供了避难所。在寒冷的气候条件下粗木质残体可给一些不冬眠的动物提供各种的雪上环境。冬天到处雪覆盖的条件下，粗木质残体是被食者通行的通道，同时也是它们取暖休息的场所。许多分解菌和真菌把倒木作为生境。粗木质残体可增加地表微地貌的多样性^[40]，粗木质残体的本身就有利于改变林内微地形，增加林地多样性及地表粗糙率^[19]。粗木质残体的形成会产生几种明显的小地形，有利于生境的丰富性，使林下的植被、动物和微生物的数量、种类研究分布均发生变化，这种作用反馈于森林生态系统中，使其更加多样化^[12]。总之，粗木质残体在森林生态系统中的存在，构成了许多独特的微生境，这些微生境缓和了系统中部分极端条件对生物种的胁迫，从而使一些生物种群更适合生存，促进了系统中的物种多样化，而物种的多样化在某种程度上又保证了系统的平衡和稳定^[3]。

4.3 维持生物多样性

生物多样性是森林健康的重要保障。粗木质残体增加森林生境多样性以及为动植物提供多种生境可知，其对生态系统生物多样性的维护一般是通过为生物提供各种食物和栖息地等来实现。粗木质残体在维持生物多样性方面主要包括为森林更新提供各种苗床，维持动植物以及微生物的多样性(如节肢动物、小型哺乳动物、真菌和非维管束植物)^[2-3]。研究发现：粗木质残体为多种真菌、苔藓、蕨类与种子植物提供各种生境，从而维持生物多样性。杨礼攀等^[15]对哀牢山的常绿阔叶林研究发现，粗木质残体上共生共存了 58 种附生植物。粗木质残体也为许多动物提供了生长条件，关于粗木质残体与动物多样性的研究主要集中在粗木质残体与节肢动物、鸟类、哺乳动物等的研究^[2]。1966 年 Elton 在研究英格兰的松树林动物群落类型发现，若把群落中所有的粗木质残体移出林地，则群落中 20% 以上的动物种类将趋向消亡。在对落叶林倒木上的动物种群研究中，发现了有 100 种蜘蛛是以倒木为栖息地，特别是树皮表面的种类多样性更高些^[7]。干扰作为森林生态系统演变的重要动力，是粗木质残体的主要来源，不同类型与强度的干扰会产生不同的粗木质残体储量，且对森林景观多样性产生不同的效应，森林景观多样性的产生有利于生物多样性的维持^[37]。

4.4 生态保育

近年来，粗木质残体的生态保育功能已引起国内外研究者的广泛关注。粗木质残体作为一个重要的营养库，在促进生物多样性的保育上起着重要作用。粗木质残体作为幼苗更新的主要场所，许多学者对与水土保持相关的幼苗保育功能方面都作了较多的论述^[20]。粗木质残体在一些林分中是特别重要的扎根介质，起到保育木的作用。粗木质残体使长在其上的幼苗免于与活地被物发生竞争，从而为幼苗生长发育提供水分，并提供养分，以保证苗木度过干旱期。较粗大的粗木质残体能使动物变向，保护生长在其上的苗木高出地表而不被动物啃食^[19]。2002 年，Scheller 等^[62]研究发现：粗木质残体不仅能促成种子萌发，幼苗生长，提供林下苗床，为幼苗的发育生长提供必需条件，而且粗木质残体对降水的截留，减少了地表径流量，在时空上有利于雨季降水的汇集，均可为苗木提供水分。同时由于粗木质残体拥有大量的有机物与矿物质等营养物质，它们在腐烂过程中具有固氮的作用，能为苗木提供养分。增加陡坡地形的稳定性，增强土壤表面的稳定性。粗木质残体是森林生态系统重要的支持系统，在生态保育中发挥重要作用。

4.5 粗木质残体的森林更新功能

粗木质残体作为森林生态系统的重要营养库，在促进其更新与演替中发挥重要作用。粗木质残体所占的空间就是天然更新的重要场所^[2,19]，许多物种的更新均发生在粗木质残体。郝占庆等^[3]在对长白山岳桦云冷杉林的研究发现，云冷杉更新苗木有 82.5% 都分布在倒木之上。自然干扰造成林木的死亡，林隙伴随着粗木质残体的形成而产生，粗木质残体是林隙形成的驱动力，从而影响着林分的发展。2002 年，Scheller 等^[62]研究发现，粗木质残体可促成种子萌发与幼苗生长，从而为促进林木更新提供必需条件。2006 年，Motta 等^[29]在对瓦尔博纳森林保护区中粗木质残体的研究发现，枯立的粗木质残体倒后可腾出的其他植被的生长空间，因而其本身就是天然更新的重要场所。综上所述，粗木质残体对森林的更新有重要的作用，发挥重要的森林更新功能，为植被提供了生境条件，同时在森林生态系统的更新与演替中发挥重要作用，在森林的可持续经营与管理中应充分发挥粗木质残体更新功能^[1]。

4.6 粗木质残体的水文生态功能

粗木质残体的水文生态功能一般是通过降水的再分配来实现的。林中的粗木质残体具有较大的水

分截持能力,使水在地表的流速减缓,削弱地表径流对土壤的冲刷,减少土壤侵蚀量,增加陡坡地形的多样性和粗糙度,提高土壤表面的稳定性,从而避免和减少水土流失与风蚀,进而增加了对土壤和植物的水分供给^[40]。粗木质残体可抑制水土流失,改良土壤质地,实现水土保持的功能^[20]。粗木质残体水文功能的发挥要同时受到外界环境和其本身持水性能的影响^[41]。粗木质残体作为森林生态系统的重要组成部分,在发挥森林生态系统的水文功能上有重要作用。赵玉涛等^[41]通过对贡嘎山暗针叶林生态系统粗木质残体水文效应初步调查分析,发现自然条件下倒木、站杆分别可蓄持 6~9 mm 的水量,粗木质残体的总蓄持水量可达到 10 mm。

5 研究展望

增加森林碳汇已经成为应对气候变化的重要举措^[63],粗木质残体作为森林生态系统中重要的结构性和功能性组成要素,不仅参与系统内的养分循环与能量流动,而且对维持森林生态系统生物多样性、稳定性,以及生态系统的平衡与稳定等方面发挥着重要作用。全球气候变暖已是不争的事实^[64]。在此背景下,随着全球碳源/汇问题和生物多样性保护研究的不断深入,同时伴随着可持续发展战略的提出,生态系统视角的扩展和生态系统观念的发展,维护生态系统稳定性及其生态过程的完整性成为生物多样性保护的重要内容。粗木质残体作为森林生态系统的重要组成部分,对其进行系统化和定量化的研究具有重要意义。今后需更广泛地开展森林粗木质残体研究,以更深刻理解粗木质残体与林分结构、树种特性及干扰的关系^[63]。此外,为了更准确地评价粗木质残体在森林生态系统中的生态价值,建议在更大尺度上对全球各类森林的粗木质残体储量和碳库进行长期的研究。以下 4 个领域需加强深入研究。

改进研究方法,提高粗木质残体基础数据的定量化研究,加强本底数据的积累,并构建丰富翔实的粗木质残体数据库。近年来,在全球气候变化条件下,国内外对粗木质残体的研究主要集中在粗木质残体的储量及组成的研究,同时开展了粗木质残体的碳素、养分的储藏功能及其分解速率的相关研究,并就粗木质残体对生物多样性保护的功能上亦加强了研究。然而已有的研究也主要是对粗木质残体的本底认识阶段,因此,需进一步改进和完善研究方法,加强定量化与模型化研究,系统开展粗木质残体的储量组成、碳素和养分储藏、循环等方面的研究,提高粗木质残体基础数据的定量化研究水平,加强本底数据的积累,并构建丰富翔实的粗木质残体数据库。

重视粗木质残体结构与功能的研究,强化人类活动对粗木质残体的影响及其对生态系统结构和功能影响的研究。研究表明:粗木质残体对森林生态系统结构和功能的完整性不可缺少,是森林生态系统的结构性和功能性组成要素,其结构上的相似必然会促使功能上的相似性。因此,为了进一步增进对粗木质残体功能的全面系统的认识,应加强从结构上进行深入研究。随着森林可持续经营管理的发展,粗木质残体引起了学者们的普遍关注,保持生态系统结构、功能多样性及其生态过程的完整性成为生物多样性保护的重要内容,许多学者们开始重新审视生态系统的各组成部分及其功能,进而发现以前不为人们所重视的作为森林生态系统重要组成部分的粗木质残体在保持森林生态系统的完整性方面起着重要的生态作用。随着人类活动对粗木质残体各种干扰的加强,如何加强粗木质残体结构与功能的研究,强化人类活动对粗木质残体的影响及其对生态系统结构和功能影响的定量化研究,是需进一步研究的课题。

发展粗木质残体生态功能定量化与模型化研究,定量研究粗木质残体的分解速率及其在生物地球化学循环和全球碳循环与碳平衡中的作用。粗木质残体在森林生态系统结构和功能的完整性方面具有重要意义,但目前对粗木质残体生态功能的描述,大多数局限于定性描述,而缺乏定量化描述,应发展粗木质残体生态功能定量化与模型化研究,加强定量化研究。研究表明:粗木质残体作为森林生态系统碳库的重要组成部分,其重要性不仅仅体现在储量方面,还表现在粗木质残体的分解速率较慢,在林地表面存留时间相对较长,粗木质残体对森林生态系统碳循环的影响是一个缓慢的过程,有必要对其进行长期的量化研究。采用模型方法构建粗木质残体的分解速率模型和粗木质残体的呼吸量模型,探讨其对森林生态系统碳循环和碳平衡中的贡献。

研究粗木质残体的动态特征与森林演替的交互作用关系,优化粗木质残体可持续经营管理方式及管理策略。粗木质残体在森林生态系统中的重要作用已引起人们的重视,但林内保留多少粗木质残体才是合理的,需要进一步的量化研究。在森林生态系统的可持续经营与管理中,应制定合理管理策略,把粗

木质残体看作是生态系统不可缺少的一部分,特别应该扬弃将“森林中粗木质残体只看作一堆易引起病虫、火等灾害的废物”的陈旧观念,避免对粗木质残体简单清除的错误认识。特别是在全球气候变暖背景下,应耦合自然与人为要素,加强粗木质残体的动态变化模型研究,制定和实施科学合理的粗木质残体管理政策和管理措施,充分发挥粗木质残体的科学管理效应来应对全球气候变暖,来达到粗木质残体的科学管理与森林生态系统碳循环之间的和谐统一,实现人与自然的和谐发展。

参考文献:

- [1] 侯平,潘存德.森林生态系统中的粗死木质残体及其功能[J].应用生态学报,2001,12(2):309-314.
HOU Ping, PAN Cunde. Coarse woody debris and its function in forest ecosystem[J]. *Chin J Appl Ecol*, 2001, 12(2): 309-314.
- [2] HARMON M E, FRANKLIN J F, SWANSON F J, et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems [J]. *Adv Ecol Res*, 1986, 15: 133-302.
- [3] 郝占庆,吕航.木质物残体在森林生态系统中的功能评述[J].生态学报,1989,6(3):179-183.
HAO Zhanqing, LÜ Hang. An overview on the function of coarse woody debris in forest ecosystem[J]. *Adv Ecol*, 1989, 6(3): 179-183.
- [4] 何东进,何小娟,洪伟,等.森林生态系统粗死木质残体的研究进展[J].林业科学研究,2009,22(5):715-721.
HE Dongjin, HE Xiaojuan, HONG Wei, et al. Research progress of coarse woody debris in forest ecosystems[J]. *For Res*, 2009, 22(5): 715-721.
- [5] 闫恩荣,王希华,黄建军.森林粗死木质残体的概念及其分类[J].生态学报,2005,25(1):158-167.
YAN Enrong, WANG Xihua, HUANG Jianjun. Concept and classification of coarse woody debris in forest ecosystems [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, 25(1): 158-167.
- [6] HARMON M E, SEXTON J. *Guidelines for measurements of Woody Detritus in Forest Ecosystems* [R]. Seattle: University of Washington, 1996.
- [7] 李世吉,杨礼攀.森林粗木质物残体(CWD)的研究进展[J].林业调查规划,2009,34(3):37-44.
LI Shiji, YANG Lipan. A review of the study progress on coarse woody debris(CWD)[J]. *For Inven Plan*, 2009, 34(3): 37-44.
- [8] STURTEVANT B R, BISSONETTE J A, LONG J N, et al. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland [J]. *Ecol Appl*, 1997, 7: 702-712.
- [9] CURRIE W S, NADELHOFFER K J. The imprint of land-use history: patterns of carbon and nitrogen in downed woody debris at the Harvard forest [J]. *Ecosystems*, 2002, 5: 446-460.
- [10] 温琳华,梁宏温,温远光,等.大明山常绿阔叶林粗死木质残体储量的初步研究[J].广西林业科学,2010,39(4):197-200.
WEN Linhua, LIANG Hongwen, WEN Yuanguang, et al. Preliminary study on storage of coarse woody debris in evergreen broad-leaved forests of Damingshan Mountain Nature Reserve [J]. *Guangxi For Sci*, 2010, 39(4): 197-200.
- [11] WOODWELL G M. The biota and the world carbon budget [J]. *Science*, 1978, 199: 144-178.
- [12] 陈华,徐振邦.粗木质物残体生态研究历史、现状和趋势[J].生态学杂志,1991,10(1):45-50.
CHEN Hua, XU Zhenbang. The history, present situation and tendency of study on coarse woody debris[J]. *J Ecol*, 1991, 10(1): 45-50.
- [13] 陈华,徐振邦.长白山红松针阔混交林林木死亡的初步研究[J].应用生态学报,1991,2(1):89-91.
CHEN Hua, XU Zhenbang. Preliminary study on tree death of Korean pine-deciduous mixed forest of Changbai mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1991, 2(1): 89-91.
- [14] 陈华, HARMON M E. 温带森林生态系统粗死木质物动态研究:以中美2个温带天然林生态系统为例[J].应用生态学报,1992,3(2):99-104.
CHEN Hua, HARMON M E. Dynamic study of coarse woody debris in temperate forest ecosystems [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1992, 3(2): 99-104.
- [15] 杨礼攀,刘文耀,杨国平,等.哀牢山湿性常绿阔叶林和次生林木质物残体的组成与碳储量[J].应用生态学

- 报, 2007, **18**(10): 2153 – 2159.
- YANG Lipan, LIU Wenyao, YANG Guoping, *et al.* Composition and carbon storage of woody debris in moist evergreen broad-leaved forest and its secondary forests in Ailao Mountain of Yunnan Province [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18**(10): 2153 – 2159.
- [16] SPIES T A, FRANKLIN J F, THOMAS T B. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington [J]. *Ecology*, 1988, **69**: 1689 – 1702.
- [17] 唐旭利, 周国逸. 南亚热带典型森林演替类型粗死木质残体储量及其对碳循环的潜在影响[J]. 植物生态学报, 2005, **29**(4): 559 – 568.
- TANG Xuli, ZHOU Guoyi. Coarse woody debris biomass and its potential contribution to the carbon cycle in successional subtropical forests of southern China [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2005, **29**(4): 559 – 568.
- [18] 李凌浩, 邢雪荣, 黄大明, 等. 武夷山甜槠林粗死木质残体的储量、动态及其功能评述[J]. 植物生态学报, 1996, **20**(2): 132 – 143.
- LI Linghao, XING Xuerong, HUANG Daming, *et al.* Storage and dynamics of coarse woody debris in *Castanopsis eyrei* of Wuyi Mountain, with some considerations for its ecological effects [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1996, **20**(2): 132 – 143.
- [19] 袁杰, 侯琳, 张硕新. 森林粗木质残体研究进展[J]. 西北林学院学报, 2011, **26**(4): 90 – 98.
- YUAN Jie, HOU Lin, ZHANG Shuoxin. Research progress in coarse woody debris [J]. *J Northwest For Univ*, 2011, **26**(4): 90 – 98.
- [20] 刘惠英, 张思玉, 吉霞. 粗死木质残体的水土保育功能[J]. 世界林业研究, 2004, **17**(3): 25 – 28.
- LIU Huiying, ZHANG Siyu, JI Xia. The soil and water conservation function of coarse woody debris [J]. *World For Res*, 2004, **17**(3): 25 – 28.
- [21] SOLLINS P. Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington [J]. *Can J For Res*, 1982, **12**: 18 – 28.
- [22] ROBISON E G, BESCHTA R L. Identifying trees in riparian areas that can provide coarse woody debris to streams [J]. *For Sci*, 1990, **36**(3): 790 – 801.
- [23] MULLER R, LIU Y. Coarse woody debris in an old growth deciduous forest on the Cumberland, plateau, Southeastern Kentucky [J]. *Can J For Res*, 1991, **21**(11): 1567 – 1572.
- [24] WHIGHAM D F, OLMSTED I, CANO E C, *et al.* The impact of hurricane gilbert on trees, litter fall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan, Peninsula [J]. *Biotropica*, 1991, **23**(4): 434 – 441.
- [25] JONSSON B G. Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth picea abies forest [J]. *J Veg Sci*, 1998, **11**: 51 – 56.
- [26] GOODBURN J M, LORIMER C G. Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan [J]. *Can J For Res*, 1998, **28**: 427 – 438.
- [27] SANTIAGO L S. Use of coarse woody debris by the plant community of a Hawaiian montane cloud forest [J]. *Biotropica*, 2000, **32**(4): 633 – 641.
- [28] SHAWN F, WAGNER R W, MICHAEL D. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, USA [J]. *Can J For Res*, 2002, **32**: 2094 – 2105.
- [29] MOTTA R, BERRETTI R, LINGUA E, *et al.* Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps [J]. *For Ecol Manage*, 2006, **235**(1/3): 155 – 163.
- [30] WOODALL C W, LIKNES G C. Climatic regions as an indicator of forest coarse and fine woody debris carbon stocks in the United States [J]. *Car Bal Manage*, 2008, **3**: 1 – 8.
- [31] HARMON M E, KRANKINA O N, SEXTON J. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus dynamics [J]. *Can J For Res*, 2000, **30**: 76 – 84.
- [32] HARMON M E, NADELHOFFER K J, BLAIR J M. Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter// ROBERTSON G P, COLEMAN D C, BLEDSOE C S, *et al.* *Standard Soil Methods for Long Term Ecological Research* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1999: 202 – 234.
- [33] HARMON M E. Coarse woody debris in mixed conifer forests, Sequoia National Park, California [J]. *Can J For Res*, 1987, **17**: 1265 – 1272.

- [34] CARMONA R C, JUAN J A, JUAN C A. *et al.* Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloé Island, Chile [J]. *For Ecol Manage*, 2002, **164**: 265 – 275.
- [35] 吕明和, 周国逸, 张德强. 鼎湖山黄果厚壳桂粗死木质残体的分解[J]. 广西植物, 2006, **26**(5): 523 – 529.
LÜ Minghe, ZHOU Guoyi, ZHANG Deqiang. Decomposition of *Cryptocarya concinna* coarse woody debris in Dinghushan [J]. *Guangxi Plant*, 2006, **26**(5): 523 – 529.
- [36] RUBINO L D, MCARTHY C B. Evaluation of coarse woody debris and forest vegetation across topographic gradients in a southern Ohio forest [J]. *For Ecol Manage*, 2003, **183**: 221 – 238.
- [37] 魏斌, 张霞, 吴热风. 生态学中的干扰理论与应用实例[J]. 生态学杂志, 1996, **15**(6): 50 – 54.
WEI Bin, ZHANG Xia, WU Refeng. Theoretical analysis of disturbance in ecology and its application [J]. *Chin J Ecol*, 1996, **15**(6): 50 – 54.
- [38] 赵秀海. 长白山红松针阔混交林中倒木的分布格局[J]. 吉林林学院学报, 1995, **16**(4): 1 – 4.
ZHAO Xiuhai. Effect of fallen tree on natural regeneration in Korean pine-deciduous mixed forest of changbai mountain[J]. *J Jilin For Coll*, 1995, **16**(4): 1 – 4.
- [39] 张修玉, 管东生, 张海东. 广州3种森林粗死木质残体(CWD)的储量与分解特征[J]. 生态学报, 2009, **29**(10): 5227 – 5236.
ZHANG Xiuyu, GUAN Dongsheng, ZHANG Haidong. Characteristics of storage and decomposition of coarse woody debris under three forests in Guangzhou [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29**(10): 5227 – 5236.
- [40] 闫文德, 张学龙, 王金叶, 等. 祁连山森林枯落物水文作用的研究[J]. 西北林学院学报, 1997, **12**(2): 7 – 14.
YAN Wende, ZHANG Xuelong, WANG Jinye, *et al.* Hydrological functions of forest litter in the Qilian Mountains [J]. *J Northwest For Coll*, 1997, **12**(2): 7 – 14.
- [41] 赵玉涛, 余新晓, 程根伟, 等. 粗木质残体(CWD)的水文生态功能: 当前森林水文研究中被忽视的重要环节[J]. 山地学报, 2002, **20**(1): 12 – 18.
ZHAO Yutao, YU Xinxiao, CHENG Genwei, *et al.* A slighting tache in field of forest hydrology research: hydrological effects of coarse woody debris(CWD)[J]. *J Mount Res*, 2002, **20**(1): 12 – 18.
- [42] 陈晶洁, 张秀芬. 粗木质残体的生态功能[J]. 中国新技术新产品, 2008, **9**(12): 136.
CHENG Jingjie, ZHANG Xiufen. The ecological functions of the coarse woody debris [J]. *New Technol New Prod*, 2008, **9**(12): 136.
- [43] 杨丽韞, 代力民, 张扬健. 长白山北坡暗针叶林倒木储量和分解的研究[J]. 应用生态学报, 2002, **13**(9): 1069 – 1071.
YANG Liyun, DAI Limin, ZHANG Yangjian. Storage and decomposition of fallen wood in dark coniferous forest on the north slope of Changbai Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2002, **13**(9): 1069 – 1071.
- [44] 杨丽韞, 代力民. 长白山北坡苔藓红松暗针叶林倒木分解及其养分含量[J]. 生态学报, 2002, **22**(2): 185 – 189.
YANG Liyun, DAI Limin. The decomposition and nutrient content of fallen woods in the moss-*Pinus koraiensis* dark-conifer forest at North Slope of Changbai Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2002, **22**(2): 185 – 189.
- [45] 吕琨珑, 饶良懿, 李菲菲, 等. 中国森林粗木质残体储量及其影响因素[J]. 浙江农林大学学报, 2013, **30**(1): 114 – 122.
LÜ Kunlong, RAO Liangyi, LI Feifei, *et al.* Storage and determinants of coarse woody debris in China's forests [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2013, **30**(1): 114 – 122.
- [46] PEDLAR J H, PEARCE J L, VENIER L A, *et al.* Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada [J]. *For Ecol Manage*, 2002, **158**: 189 – 194.
- [47] SOLLINS P. Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forest [J]. *Can J For Res* 1987, **17**: 1585 – 1595.
- [48] CORNABY B W, WAIDE J B. Nitrogen fixation in decaying chestnut logs [J]. *Plant Soil*, 1973, **39**: 445 – 448.
- [49] MACKENSEN J, JÜGEN B. Density loss and respiration rates in coarse woody debris of *Pinus radiata*, *Eucalyptus regnans* and *Eucalyptus maculata* [J]. *Soil Biol Biochem*, 2003, **35**: 177 – 186.
- [50] BEKKU Y, KOIZUMI H, OIKAWA T, *et al.* Examination of four methods for measuring soil respiration[J]. *Appl Soil Ecol*, 1997, **5**: 247 – 254.
- [51] BINGHAM B B, SAWYER J O. Volume and mass of decaying logs in an upland old-growth redwood forest [J]. *Can J*

- For Res*, 1988, **18**(12): 1649 – 1651.
- [52] VANDERWEL M C, MALCOLM J R, SMITH S M. An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions [J]. *For Ecol Manage*, 2006, **234**(1–3): 48 – 59.
- [53] MARRA J L, EDMONDS R L. Coarse woody debris and soil respiration in a clearcut on the Olympic Peninsula, Washington, USA [J]. *Can J For Res*, 1996, **26**(8): 1337 – 1345.
- [54] OLSON S J. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems [J]. *Ecology*, 1963, **44**: 322 – 331.
- [55] 罗仙仙. 直线型线截抽样在森林资源综合监测中的应用[J]. 浙江农林大学学报, 2012, **29**(4): 766 – 773.
LUO Xianxian. Straight-line intersect sampling with comprehensive forest resource monitoring [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2012, **29**(4): 766 – 773.
- [56] 刘妍妍, 金光泽. 小兴安岭阔叶红松林粗木质残体基础特征[J]. 林业科学, 2010, **46**(4): 8–14.
LIU Yanyan, JIN Guangze. Character of coarse woody debris in a mixed broad-leaved Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, China [J]. *Sci Silv Sin*, 2010, **46**(4): 8 – 14.
- [57] CHAMBERS J Q, SCHIMEL J P, NOBRE A D. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests [J]. *Biogeochemistry*, 2001, **52**: 115 – 131.
- [58] WANG C, BOND-LAMBERTY B, GOWER S T. Carbon distribution of a well-and poorly-drained black spruce fire chronosequence [J]. *Glob Chan Biol*, 2003, **9**(7): 1066–1079.
- [59] 吴家兵, 关德新, 韩士杰, 等. 长白山地区红松和紫椴倒木呼吸研究[J]. 北京林业大学学报, 2008, **30**(2): 14 – 19.
WU Jiabing, GUAN Dexin, HAN Shijie, *et al.* Respiration of fallen trees of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in Changbaishan Mountains, northeastern China [J]. *J Beijing For Univ*, 2008, **30**(2): 14 – 19.
- [60] 张利敏, 王传宽, 唐艳. 11种温带树种粗木质残体分解初期结构性成分和呼吸速率的变化[J]. 生态学报, 2011, **31**(17): 5017 – 5024.
ZHANG Limin, WANG Chuankuan, TANG Yan. Changes in structural components and respiration rates of coarse woody debris at the initial decomposition stage for 11 temperate tree species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31**(17): 5017 – 5024.
- [61] 贺旭东, 杨智杰, 郭剑芬, 等. 万木林自然保护区常绿阔叶林木质残体储量及其组成[J]. 亚热带资源与环境学报, 2010, **5**(2): 46 – 52.
HE Xudong, YANG Zhijie, GUO Jianfen, *et al.* Composition and storage of woody debris in mid-subtropical evergreen broad-leaved forest in Wanmulin Nature Reserve [J]. *J Subtrop Resour Environ*, 2010, **5**(2): 46 – 52.
- [62] SCHELLER R M, MLADENOFF D J. Understory species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests [J]. *Ecol Appl*, 2002, **12**(5): 1329 – 1343.
- [63] 王枫, 沈月琴, 朱臻, 等. 杉木碳汇的经济学分析: 基于浙江省的调查[J]. 浙江农林大学学报, 2012, **29**(5): 762 – 767.
WANG Feng, SHEN Yueqin, ZHU Zhen, *et al.* Economic analysis of Chinese fir forest carbon sequestration: based on Zhejiang's survey [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2012, **29**(5): 762 – 767.
- [64] 胡海清, 魏书精, 金森, 等. 森林火灾碳排放计量模型研究进展[J]. 应用生态学报, 2012, **23**(5): 1423 – 1434.
HU Haiqing, WEI Shujing, JIN Sen, *et al.* Measurement model of carbon emission from forest fire: a review [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, **23**(5): 1423 – 1434.