

森林粗死木质残体的概念及其分类

闫恩荣, 王希华*, 黄建军

(华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

摘要:森林粗死木残体(Coarse woody debris, CWD)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 CWD,对研究结果的比较造成了很大障碍。20 世纪 90 年代以来,随着景观生态学的发展,以及对 CWD 生态功能的深入研究,国外的森林管理和研究机构(例如 USDA Forest Service 和 LTER)为了把 CWD 放在区域以及景观尺度上进行比较,对 CWD 的概念等进行了统一,将其直径标准由原来的 $\geq 2.5\text{cm}$ 调整到 $\geq 10\text{cm}$,但是我国在此方面还没有与国际接轨,仍采用旧标准($\geq 2.5\text{cm}$),这样的研究结果难于和国外进行比较,不利于我国 CWD 的长期深入研究。另外,有关 CWD 的分类一直以来也没有形成一个完整的分类系统,我国也缺少 CWD 分类方法的介绍。鉴于以上情况,综合国内外近年来在 CWD 方面的研究动态,综述了 CWD 的概念和分类情况,并初步提出较综合的 CWD 概念及其分类系统,以供相关研究者讨论和参考,为我国的 CWD 研究起到推动作用。

关键词:森林;粗死木质残体;概念;分类

Concept and classification of coarse woody debris in forest ecosystems

YAN En-Rong, WANG Xi-Hua, HUANG Jian-Jun (Department of Environment Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 158~167.

Abstract: Coarse woody debris (CWD) is generally considered as dead woody material, in various stages of decomposition, including sound and rotting logs, snags, stumps and large branches. CWD is an important functional and structural component of forested ecosystems and plays an important role in nutrient cycling, long-term carbon storage, tree regeneration and maintenance of heterogeneous environmental and biological diversity.

However, The definition and classification of CWD have been the subject of long debate in forest ecology. CWD has not been precisely defined. Recently, with the rapid development of landscape ecology and research in CWD, the USDA Forest Service and the Long Term Ecological Research have provided a standardized definition and classification for CWD, which makes data comparison on the landscape scale possible. Important characteristics of their definition include: (1) the minimum diameter (or at equivalent cross-section) of CWD $\geq 10\text{ cm}$ at the widest point (the woody debris with diameter from 1 cm to 10 cm should be defined as fine woody debris, and the rest is litterfall), (2) sound and rotting logs, snags, stumps and large branches, located above the soil, and coarse root debris, larger than 1 cm in diameter.

This classification has greatly facilitated CWD studies, helped comparison of different studies and is widely applied in other countries (particularly in North America). However, this classification is not widely known to forest ecologists in China and different definitions and criteria are still used by individual studies which makes many studies incomparable. This article attempts to review the recent progress in classifying CWD with emphasis on introducing the classification system of USDA Forest Service and the LTER. It is expected that the review will help facilitate the development of a standardized definition and classification suitable for forest ecosystems in China.

Key words: forest; coarse woody debris; concept; classification

基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(30130060);上海市重点学科资助项目

收稿日期:2003-11-22; **修订日期:**2004-04-20

作者简介:闫恩荣(1970~),男,甘肃天水人,博士生,主要从事植被生态学、恢复生态学研究。E-mail: yanenrong@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence.

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 30130060); Supported by Shanghai Priority Academic Discipline

Received date: 2003-11-22; **Accepted date:** 2004-04-20

Biography: YAN En-Rong, Ph. D. candidate, mainly engaged in vegetation ecology and restoration ecology. E-mail: yanenrong@yahoo.com.cn

文章编号:1000-0933(2005)01-0158-10 中图分类号:Q142,Q948,S718.5 文献标识码:A

森林粗死木质残体(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,是组成森林生态系统食物网结构、空间结构的重要单元,也是联系森林生态系统养分循环、碳库贮存、群落更新以及为其它有机体提供生境等主要功能的载体和纽带^[1~6],因此,CWD 倍受野生生物学家、生态学家、菌类学研究者、森林学家和燃料专家们的关注。

对森林 CWD 进行深入的研究始于 20 世纪 80 年代,随着 1986 年 Harmon 综述的发表^[1],其研究无论从广度到深度都有了长足的发展。特别是随着全球碳的源汇问题和生物多样性保护研究的开展,CWD 也成为此类研究的重要组成部分^[4~6]。综合文献来看,研究的主要内容是 CWD 的生态功能特征以及动态两方面。CWD 的生态功能主要有:(1)森林生产力功能,包括土壤有机质积累,为分解者提供生境,维持群落内的环境湿度以经历干旱的胁迫,为感染外生菌根的根系以及与其相联系的土壤有机体提供避难所,为非共生固氮过程和与其相关的固氮菌提供生境,营养和碳库储存^[1,4,6~13];(2)维持生物多样性的功能,为森林更新提供苗床,维持小型哺乳动物、节肢动物、非维管束植物和真菌等的多样性^[4,14~22];(3)地貌学功能,增加陡坡地形的稳定性,增强土壤表面的稳定性以避免水土流失和风蚀^[2,4,23,24]。CWD 的特征及动态研究主要包括:(1)输入特征及分布格局^[25~50];(2)分解、呼吸及营养动态^[6,8~13,51~64];(3)干扰方式与输入的关系^[44,49,50,65~71];(4)CWD 的管理^[44,49,50,72,73]。另外,随着研究深入,有关 CWD 的研究方法也在逐步改进^[5,74~79]。

从研究区域看,大量的研究都集中在北美、北欧的温带森林,热带森林也有少量研究^[10,16],亚热带森林的研究明显不足。经过二、三十年的研究,对 CWD 虽没有形成一个完整的定义^[4],研究者们还是积累了大量资料,发表了大量研究成果,并建立了一系列研究方法。我国学者对 CWD 进行研究仅始于 20 世纪 90 年代初期,10 多年来,除有关综述外^[3,80~83],只有对暗针叶林^[12,58]、阔叶红松林^[37,38]、红松针阔混交林^[39]、冷杉林^[33]等温带森林的少量研究,热带亚热带森林的研究仅见西南湿性常绿阔叶林^[35]、季风常绿阔叶林^[36]和武夷山甜槠林^[34]。

20 世纪 90 年代以来,国外的森林管理和研究机构(例如 USDA Forest Service 和 LTER)为把 CWD 放在区域以及景观尺度上进行比较,对 CWD 的概念等进行了统一^[5,75],如将最受争议的直径大小作了重新界定,将直径 $\geq 2.5\text{cm}$ 的标准调整到 $\geq 10\text{cm}$,但是我国在这些方面还没有与国际接轨。从文献看,我国学者仍然采用旧标准($\geq 2.5\text{cm}$)^[3,14,33~40,58,80~83],难于和国外同类研究进行比较。一定程度上说,如果缺乏统一的标准和方法,将不利我国同类研究的相互比较和资料整合,以及其数据库的建立。另外,有关 CWD 分类方法的确定也是不同研究者采取了不同的方法,同样也没有形成完整的分类系统,在我国也缺少 CWD 分类方法的介绍。

鉴于以上情况,本文拟综合国内外近年来在 CWD 方面的研究动态,着重就 CWD 的概念、分类作一综述,并初步提出较综合的 CWD 概念及其分类系统,以供相关研究者讨论和参考,为我国的 CWD 研究起到推动作用。

1 CWD 的概念

长期以来,CWD 在不同的文献中有不同的定义^[4],通常都是研究人员根据自己的科研需要来确定^[3],因此没有通用而确切的概念用来描述 CWD,对结果间的比较造成了很大障碍^[5]。

最初对 CWD 下定义是先从尺寸大小特征开始^[5],Harmon 在 1986 年将其定义为:“直径 $\geq 2.5\text{cm}$ 的死木质物”^[1]。在此期间也有学者根据自己的研究目的对尺寸大小进行了调整,但都没有被广泛采用,例如 1991 年,Muller 将 CWD 定义为“直径 $\geq 20\text{cm}$ 的死木质物”^[84],2000 年,Santiago 在研究夏威夷森林中 CWD 和植物幼苗定居之间的关系时采用直径 $\geq 5\text{cm}$ 的标准^[16],而 Shawn 等于 2002 年在研究美国 Maine 地区的林隙干扰和 CWD 动态时,则采用了直径 $\geq 9.5\text{cm}$ 的标准^[67]。可见单就直径大小来说,CWD 的概念形形色色,一直没有形成统一的定义^[3~5]。

随着研究深入,研究者们认识到 CWD 的直径大小是一个很关键的因子,它和 CWD 的生态功能相联系,比如塑造地貌特征^[2,4,23~26,32]、维持生物多样性的数量^[1~5]等,也和 CWD 的生活史特征相关,如腐解时间的长短^[1,4~6,51,85~90]、营养含量的丰寡^[8~13,51~63]等。另外,CWD 的直径大小和取样密度、取样数量^[5,76~79]有关,比如标准过低则必然包含过多与研究目的无关的内容,这种情况在较大的固定面积样方取样法(Fixed Area Plot Sampling Method)和样带截面法(Line Intercept Method)中更为突出,而标准过高则会使得估计值偏低,尤其在其生物量(Biomass)和体积(Volume)研究中表现最为明显^[5,30,31,75]。

20 世纪 90 年代以来,随着景观生态学的发展,以及对 CWD 生态功能的深入研究,USDA Forest Service 和 LTER 为了能对大范围的生态学研究结果进行比较,同时将所研究的内容纳入统一范畴进行资料整合,建立数据库,对所采用的研究方法进行了统一,CWD 也成为了其中的一部分。为了避免概念混淆,对 CWD 的概念,尤其是直径大小进行了重新界定,即 CWD 为“直径(通常指粗头部分) $\geq 10\text{cm}$,长度 $\geq 1\text{m}$ 的死木质残体”,而“ $1\text{cm} \leq \text{直径} < 10\text{cm}$,的死木质物则为细木质残体(Fine Woody Debris, FWD)”^[5,75]。自 CWD 的直径大小重新界定后,绝大多数研究都采用了此标准^[6,10,26~28,30,31,71],对 CWD 和 FWD 进行区别对待。但也有一些研究采用直径 $\geq 7.5\text{cm}$ 这一标准,这主要集中在有关森林燃料的研究和调查上^[44]。为了将其和生态学研究

所采用的标准进行统一, Harmon 建议可以把森林燃料研究取样中直径超过 7.5cm, 小于 10cm 的部分并入 CWD 中^[5]。总之, 从整体看, 绝大多数有关生态学的研究都采用了新标准, 个别研究则采用了其它标准^[16,18,67]。

新的 CWD 概念中, 除对直径和长度特征进行了界定外, 还对其内容、功能和分解动态特征进行了补充。森林 CWD 的内容主要包含倒木(Fallen Wood)、枯立木(Snag)和大枯枝(Large Branch)。另外, 还包括地面根桩、地下粗根等, 因为其生物量几乎超过整个枯死木的 20% 以上, 对改善土壤结构、维持森林养分循环具有重要作用, 同时还为众多的土壤有机体提供生存空间^[4~6]。对地下粗根直径则使用单独的标准, 即: 地下粗根残体(Coarse Root Debris, CRD, 属于 CWD 范畴)和碎根残片(Small Root Fragment, SRF)的直径界限为 1cm, $\geq 1\text{cm}$ 为粗根残体, 反之为碎根残片^[5]。虽然粗根残体被包含在 CWD 的研究范畴, 但由于技术操作上的困难, 一般都是采取回归方程来推算^[6]。

参考 USDA Forest Service 和 LTER 采用的研究规范基础上^[5,75], 综合 CWD 的外貌特征、范畴、功能及其生活史动态, 可以将 CWD 的概念完善如下: 完好的和处于不同腐解时期的直径(通常指粗头部分) $\geq 10\text{cm}$, 长度 $\geq 1\text{m}$ 的倒木、枯立木、大凋落枝, 以及直径 $\geq 10\text{cm}$, 长度 $< 1\text{m}$ 的根桩和直径 $> 1\text{cm}$ 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贮存的功能。

2 CWD 的分类

森林中不同尺寸大小 CWD 的分布格局, 不同腐解等级(Decay Class)CWD 所占的比例, 以及不同腐解等级所含的碳、氮含量和生物量都可以反映森林的发育历史、被干扰历史和生境的异质性等^[1,4,6,9,23,24,27,30,69], 因而 CWD 成为了反映群落历史的一个指标^[2,4,6]。

研究者们一直试图找到 CWD 的各种特征和群落演替、群落结构特征、生物多样性以及群落养分循环、森林管理之间的关系^[4,6,9,23,24,30,36,51,53,66]。Currie 于 2002 年经过对自然更新发育的落叶林和人工针叶林中 CWD 的比较研究显示, 在落叶林中几乎分布有各大小等级的 CWD 和 FWD, 且生物量和 N 含量集中在处于腐解前期的 CWD 中; 而人工针叶林中 CWD 的生物量则都集中分布在最小的尺寸等级上^[6]。Carmona 等在 2002 年对温带森林中 CWD 的研究表明, 刚经历过砍伐干扰的森林和发育成熟的森林含有很大的 CWD 生物量, 而处于演替前期和中期的森林相对数量很少, 另外, 演替后期森林中 CWD 的碳储量是前期森林的 10 倍之多^[30]。可见, CWD 的不同特征及分布格局与群落的演替、结构特征和被干扰历史等存在着一定的相关性^[1,2,5,6,23,24]。CWD 的不同特征, 比如径级分布模式、腐解等级的分布状况以及 CWD 在群落中的存在状态(Position)等, 都反映了群落发展的历史状况、土地利用方式的变化情况和人类对森林生态系统的管理状况, CWD 的各种特征成为了刻画群落历史的一种指示^[1,2,4,6,23,24]。因此, 根据 CWD 的各种特征对其进行分类成为了进一步深入研究的基础。

2.1 形态和尺寸大小等级分类

形态和尺寸大小等级分类来源于对森林死木质残体(Dead Woody Debris, DWD)的分类, 最初的 DWD 分类是根据其最明显的特征来划分, 主要包括其在群落中所处的状态(Position)和尺寸大小等级等。也有根据 DWD 的水分含量在其体内的滞留时间(例如 1~10h, 100h 等)而制定的分类系统, 这种方法主要是针对森林燃料的研究而设计^[5], 并且为了操作的方便, 最后也归并到直径大小等级分类系统中。生态学家最感兴趣的还是根据形态和尺寸大小进行分类, 据其在群落中的状态和位置, 主要分为: 枯立木(Snag)、倒木(Down Wood, 或 Log)、树桩(Stump)、大枯枝(Large Branch)、小枯枝(Twig)、连接在活树上的枯死小树枝(Suspended Twig)等^[4,5]。但是随着对 DWD 与群落各要素间紧密关系认识的提高, 这种分类已无法适应新的研究要求。

根据 DWD 的形态和尺寸大小进行分类, 不仅可以区分不同性质的 DWD, 而且能够为其分类系统建立一个总体框架, 在此基础上进行进一步的分类。尺寸大小等级划分主要根据其直径判断, 以前普遍采用的是 Harmon 在 1986 年的划分方法^[1]。但随着研究深入, DWD 的划分依据进行了调整, 目前最为通用的是 Harmon 等在 1996 年制定的新标准^[5], 并于 1999 年被作为 LTER 的通用标准来执行^[75], 即直径 $\geq 10\text{cm}$ 的死木质物为粗死木质残体(CWD), $\leq 1\text{cm}$ 直径 $< 10\text{cm}$ 的木质残体为细木质残体(FWD), $< 1\text{cm}$ 的为凋落物(Litterfall), 具体内容见 CWD 的概念。这个分类(这里称为一级分类)具有很大的弹性, 可以根据研究目的不同进行更细化的分类。

在一级分类基础上, 据 CWD 在群落中所表现的状态和长度可进一步分为根桩(Stump)、大枯枝(Large Branch)、枯立木(Snag)、倒木(Log)和粗根残体(CRD), 称为二级分类。为和倒木进行区分, 枯立木指的是倾斜度(偏离垂直方向)不超过 45° , 粗头直径 $\geq 10\text{cm}$ 的死木质体, 其长度通常大于 1m; 倾斜度超过 45° 的则归为倒木(Log)^[5]。与枯立木的其它特征相似, 长度小于 1m 则定义为根桩^[5,6]。FWD 的分类见图 1。

新的 CWD 分类具有一定的可操作性, 并具备普适性, 不排除在其基础上进行细分的可能性。首先利用一级分类区别 CWD 和 FWD, 然后借助二级分类对 CWD 和 FWD 进行细分, 这样更适合不同研究目的的需要, 尤其是对 CWD 生态功能的研究。

2.2 腐解等级分类

对 CWD 深入研究以来, 除对其现存量进行调查和对成因进行分析外^[23~42], 关注最多的是 CWD 的动态以及与此相联系的

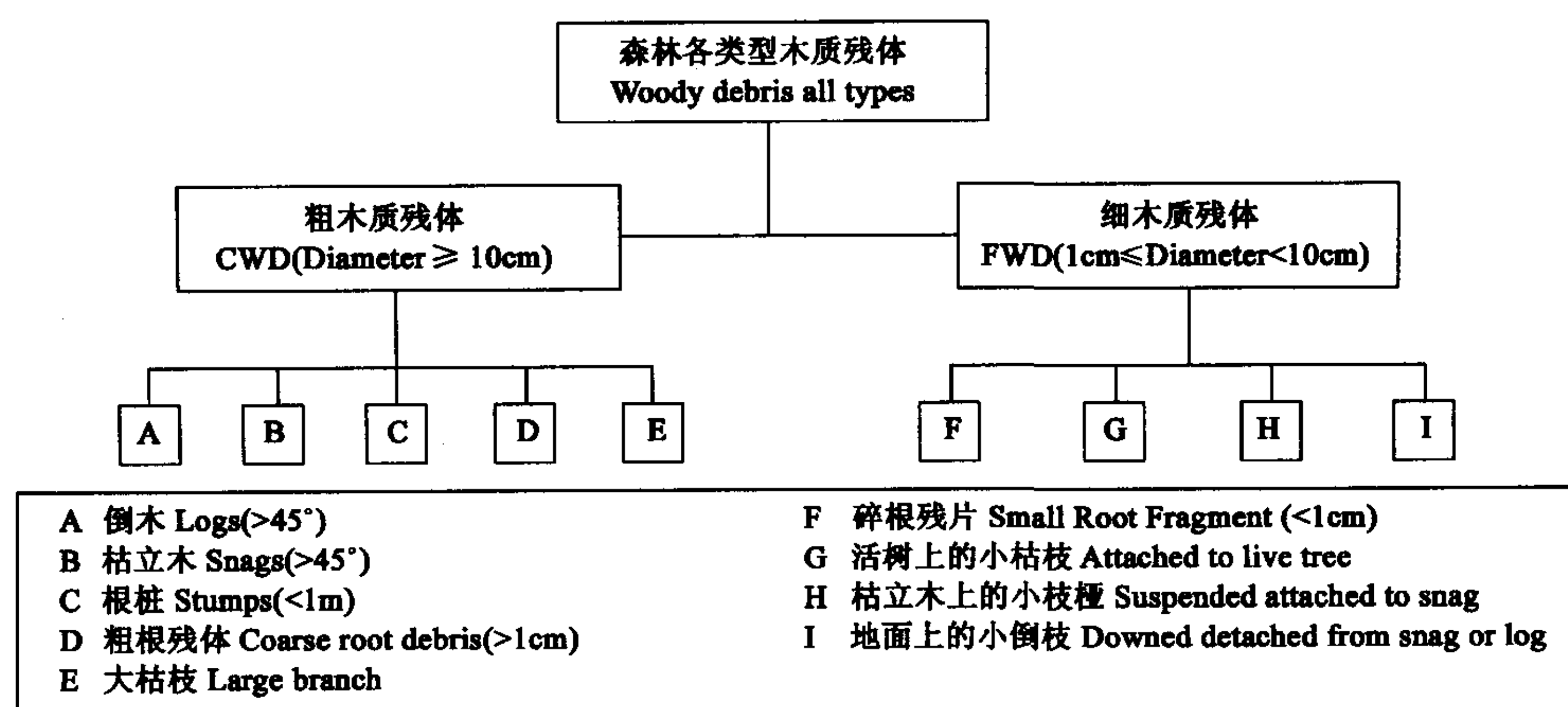


图1 根据尺寸大小和其状态对木质残体的分类

Fig. 1 Classification of woody debris based on position and size

生态功能,特别是其分解动态和群落养分循环之间的关系^[6~13,51~63],如CWD分解过程中氮素释放和土壤氮素矿化之间的关系等。随着全球变化问题的日益突出,CWD呼吸和碳循环的关系更成为了CWD研究的核心^[6,59~63]。

在森林CWD研究中,通过尺寸大小等级分类可以描述群落中不同尺寸大小、不同状态CWD的分布模式,据此主要推断该群落的CWD现状、成因及其历史状况^[1,5,17],而要研究CWD的动态和群落结构、群落动态、群落物质循环,以及此过程中CWD的生态功能,乃至和全球变化的关系,显然需要对CWD进行更深入的分类方可满足要求^[5,6]。

不同类型、受不同干扰强度影响的森林中CWD的分布模式不同,该分布模式基本反映了立地上群落的发展历史^[1,2,4,5],尤其是CWD的年龄分布模式不仅能反映该群落的历史状况,更能反映群落的功能,例如生产力、营养循环和碳库贮存功能以及群落更新等^[1,4,5,9,51,63]。这里CWD的年龄指的是其从产生到完全消失的整个阶段,包括处于不同分解时期的各状态^[4]。比如一个森林内同龄CWD占优势,表明该群落在该时期经受过大的干扰,或者群落内经历过大的竞争(一般出现在人工同龄林),而在此前后则受到的干扰或者竞争相对较小^[6,24,26,31,32,63]。再如演替后期的森林分布有更多的老龄(处于分解后期)CWD,表现出营养循环过程加快,滞留在CWD中的营养得到快速释放,土壤的氮素矿化速率较慢等特征^[9,51,52,54,61,63]。

可见,CWD的年龄分布模式能更好的刻画群落的各种功能特征,但由于CWD的年龄难以准确鉴定,因此研究者们利用CWD的不同腐解状态来代表其年龄大小,即越处于腐解后期(Advanced)的CWD年龄越大,反之亦然^[5,17,42,53,54,63]。所以与年龄分布模式相对应,利用CWD不同腐解状态的分布模式也可以反映森林的各种特征,尤其是营养循环特征。CWD的腐解等级分类最早可以追溯到1972年Logel提出的倒木腐烂5级划分系统,后来在Maser^[17]、Sollins^[86]和Spies^[87]等众多学者的发展和完善下,形成了不同形式的倒木腐解级分类系统,见表1。这个5等级分类系统应用最广、最为典型,大多数学者以此为参考。

此分类系统是利用在野外容易观察和辨认的粗死木形态特征作为分类指标,如树皮的存在情况、树枝状态、结构紧密程度等,以此为基础构建指标体系,然后综合各特征相应的腐解等级来确定级别。自Maser等^[17]和Sollins^[86]的腐解等级分类系统公布以来,不同的研究者根据需要对这些分类系统逐步进行了完善和修改,如Carmona在Sollins和Spies分类的基础上,增加了树叶、主干形状等指标,提出了更为简便的分类系统^[30],见表1。

除典型的倒木腐解5等级分类系统外,还有如Stewart设立的3等级分类系统^[88],其内容为:(1)结构完整,即倒木能够支撑自己的重量,并有轻微腐解迹象;(2)结构稀松,即边材已经分解,心材仍然完好;(3)腐解后期,即边材和心材都已腐解。Lee^[26]和Pedlar^[71]的3等级分类系统的主要内容是:(1)大于75%的木质仍然坚硬,大部分树皮完整;(2)25%~75%的木质变软,部分树皮消失,但整体形状还保持完整;(3)大于75%的木质变软,树皮大部分消失,并且倒木结构不存在。从这两个3等级分类可以看出,不同分类系统采用的形态特征虽不一样,但基本能反映倒木的腐解程度。3等级分类对研究CWD的现存量、动态等是有用的,但在研究其年龄分布模式,以及营养循环等生态功能时则显得不够精细。

与5等级和3等级分类并行的还有4等级分类,Shawn^[67]在研究林隙干扰后CWD的动态时采用了4等级腐解分级法,这种分类基本和5等级分类相似,只不过对5等级中的第4级和第5级进行了合并,还有类似于Maser等^[17]的倒木腐解等级分类,即利用在倒木上定居的植物、微生物、昆虫、真菌和苔藓等的数量作为度量粗死木腐解等级的指标。这种分类虽具有一定的科学性,并使内容更为充实,但缺乏可操作性,尤其在野外操作更具有一定难度,因此推广价值不大。

可以看出,不同的分类系统都是以Maser^[17]、Sollins^[86]和Spies^[87]的分类为基础而作适当调整形成的。特别要注意的是以

上分类都是从研究倒木的腐解状况而采取的分类方法,显然和新修改的 CWD 概念有所距离,CWD 中应该包括枯立木、根桩和地下粗根残体的内容,而这些分类系统中都没有针对这些内容的具体腐解等级划分方法。

表 1 森林生态系统 CWD 的分类系统

Table 1 Classification system for CWD in forest ecosystem

类型 Type	特征 Character	腐解等级 Decay class				
		1	2	3	4	5
枯立木 Snags	树叶 Leaves ^[30]	存在 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent	
	树皮 Bark ^[42]	紧密 Tight	疏松 Loose	部分存在 Partly present	无 Absent	
	树冠, 树枝 ^[42] Crown, Branches and twigs	都存在 All present	仅大枝存在 Only branches present	仅大枝节存在 Only large branch stub present	无 Absent	成为倒木 As logs
	树身 ^[42] Bole	刚死 Recently dead	站立, 坚固 Standing, firm	站立, 腐烂 Standing, decayed	严重腐烂, 松散 Heavily decayed, soft and block structure	
	间接手段 ^[66] Indirect measure	木质体新鲜, 死不足 1 年 Cambium still fresh, died less than 1 year	开始腐解, 刀片可刺进数 毫米 Cambium decayed, knife blade penetrates a few millimeters	刀片可刺进 2cm Knife blade penetrates less than 2cm	用刀片可以刺进 2~5cm Knife blade penetrates 2~5cm	可以任意刺穿木质体 Knife blade penetrates all the way
倒木 Logs	结构完整性 ^[17] Structure integrity	完好 Sound	边材腐烂心材完好 Sapwood slightly rotting, heartwood sound	边材消失心材完好 Sapwood missing, heart- wood mostly sound	心材已腐烂 Heartwood decayed	变软 Soft
	树叶 ^[30] Leaves	存在 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
	树枝 ^[86] Branches	小枝全存在 All twig present	大枝存在 Larger twig present	大粗枝存在 Larger branches present	枝脱落节在 Branch stubs present	无 Absent
	树皮 Bark ^[30]	存在 Present	存在 Present	大部分存在 Often present	大部分脱落 Often absent	无 Absent
	主干形状 ^[30] Bole shape	圆形 Round	圆形 Round	圆形 Round	圆形至卵形 Round to oval	卵形至扁形 Oval to flat
	木质 ^[17] Wood consistency	坚实 Solid	坚实 Solid	半坚实 Semisolid	部分变软 Partly soft	破碎至粉末 Fragmented, powdery
	木质颜色 ^[42] Color of wood	原色 Original color	原色 Original color	原色至褪色 Original color to faded	原色至褪色 Original color to faded	严重褪色 Heavily faded
	与地面位置 ^[42] Position of log on ground	被某点抬高 Elevated on support point	被某点抬高 Elevated on support point	接近地面 Near or on ground	整体落在地面 All of log on ground	整体在地面 All of log on ground
	被根入侵 ^[17] Invaded by roots	无 No	无 No	边材区域 Sapwood area	入侵全部 Throughout	入侵全部 Throughout
	植物生长 ^[17] Vegetation growing	无 No	少量植物生长 Little vegetation growing	少量灌木, 幼苗, 苔藓 Few shrubs, seedlings, mosses	灌木, 苔藓和大树 Shrubs, mosses, trees	-
	间接手段 ^[66] Indirect measure	木质体新鲜, 死不足 1 年 Cambium still fresh, died less than 1 year	开始腐解, 刀片可刺进数 毫米 Cambium decayed, knife blade penetrates a few millimeters	刀片可刺进 2cm Knife blade penetrates less than 2cm	用刀片可以刺进 2~5cm Knife blade penetrates 2~5cm	可以任意刺穿木质体 Knife blade penetrates all the way
根桩 Stumps	间接手段 ^[66] Indirect measure	木质体新鲜, 刚死不足 1 年 Cambium still fresh, died less than 1 year	开始腐解, 刀片可刺进数 毫米 Cambium decayed, knife blade penetrates a few millimeters	刀片可刺进 2cm Knife blade penetrates less than 2cm	用刀片可以刺进 2~5cm Knife blade penetrates 2~5cm	可以任意刺穿木质体 Knife blade penetrates all the way

为了增强可操作性和尽量涵盖更多的评价指标,使其对于大多数森林类型具有普适性,因此各指标的选择不仅要利用在野外能够直接辨别的 CWD 形态特征,还要利用一些借助简单手段就可区分不同腐解等级的间接手段.Rouvinen 所采用的一种全新的 5 等级分类具有相当高的可操作性^[66],可利用一些简单工具在野外直接分辨 CWD 的不同腐解程度,适用范围较广。其主要内容为:(1)在调查时该枯死木死亡不足 1 年,新生木质体仍保持新鲜,(2)新生木质体开始腐解,刀片可刺进数毫米;(3)刀片可刺进将近 2cm;(4)刀片可刺进 2~5cm;(5)刀片可任意刺穿木质体。这个分类可有效的解决 CWD 中枯立木、根桩腐解等级

划分困难的难题,具体表现在以下方面:首先,根桩和粗根残体结构简单,但在 Maser^[17]、Sollins^[86]和 Spies^[87]的分类系统中缺乏相应的形态特征指标,因此无法确定其腐解程度。其次,3 等级分类系统过于简单,虽对根桩和粗根残体能进行腐解等级分类,但不能很好的和其养分循环等生态特征相联系;同时,3 等级分类造成了与 5 等级分类(主要指枯立木等)结果之间比较的障碍。第三,这个分类系统简便易行,对根桩和粗根残体来说,能达到与 Maser、Sollins 和 Spies 同样的腐解等级分类效果,还可使得不同内容的 CWD 在各自对应的腐解等级上进行相互比较,例如分解特征、营养含量等。

2.3 CWD 的分类系统

建立 CWD 的分类系统,不仅可以使不同类型森林的研究结果之间进行相互比较,还可使得 CWD 包含的不同内容之间进行比较,为深入研究其生态功能、动态特征提供了更高的一层平台。

本文结合前人的研究结果,提出初步的 CWD 分类系统,供同行讨论和参考。分类结构如下:首先从尺寸大小外貌特征将 CWD 从一般性的森林枯死木中区别出,达到 1 级分类的目的。然后根据形态特征进行 2 级分类,意义在于区别不同内容的 CWD,因为其在群落中具有不同的表现形式和不同的生态功能^[1,2,4~6]。1 级和 2 级分类的内容以 Harmon^[5,75]的 CWD 概念和分类为基础。在 2 级分类基础上,对不同内容的 CWD 进行 3 级分类,即进行腐解等级分类,不同内容的 CWD 由于其性质、特征不同,因此可以采取不同的分类方法,但是分类结果必须一致,即不同内容 CWD 的对应腐解等级之间必须对等,处于同一腐解状态。3 级分类采用 5 等级腐解等级分类,倒木采用 Maser^[17]、Sollins^[86]和 Carmona^[30]的倒木腐解等级指标,另外补充其它形态特征指标,见表 1。枯立木主要以 Spetich^①的枯立木腐解等级指标为主,以 Rouvinen 的腐解等级系统为辅,适当增加其它形态指标。根桩参考 Rouvinen 的腐解等级^[66]。粗根残体借鉴 Currie^[6]关于 FWD 中相应尺寸大小的腐解等级划分,即采用以下 3 个等级:(1)完好;(2)中等;(3)已腐烂。

分类系统中各指标的选择遵守详细的原则,尽量能够涵盖各森林类型的 CWD 特征,在研究中可根据不同森林类型的特征进行选择 and 取舍。整个 CWD 的分类系统见表 1。

3 结语

由于森林 CWD 具有极其重要的生态功能,因此近年来成为了森林生态学研究的核心问题之一,国外已经开展和正在开展的研究项目很多,为了避免研究结果之间的比较障碍,研究者大都把自己的研究工作纳入景观尺度甚至全球网络的研究体系中,采用了统一的 CWD 概念、分类系统和研究方法。我国的森林 CWD 研究刚刚起步,对其概念、分类和研究方法进行统一具有极其重要的意义。

References:

- [1] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, *et al.* Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. in Ecol. Res.*, 1986, **15**: 133~302.
- [2] 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. *Ecol. Appl.*, 1997, **7**(2): 702~712.
- [3] Hou P, Pan C D. Coarse woody debris and its function in forest ecosystem. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2001, **12**(2): 309~314.
- [4] Stevens V. The ecological role of coarse woody debris, an overview of the ecological importance of CWD in BC forests. *Working paper ministry of forest research program*. British Columbia, 1997. (30).
- [5] Harmon M E, Sexton J. *Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems*. US LTER publication No. 20. US LTER network office, University of Washington, Seattle, WA, USA., 1996.
- [6] Currie W S, Jadelhoffer K N. The imprint of land use history: patterns of carbon and nitrogen in downed woody debris at the Harvard forest. *Ecosystems*, 2002, **5**: 446~460.
- [7] Harmon M E, Sexton J. Water balance of conifer logs in the early stages of decomposition. *Plant and Soil*, 1995, **172**: 141~152.
- [8] Raija L, Prescott C E. The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen, and phosphorus cycles in three Rocky mountain coniferous forest. *Can. J. For. Res.*, 1999, **29**(10): 1592~1603.
- [9] Clinton P W, Allen R B, Davis M R. Nitrogen storage and availability during stand development in a New Zealand Nothofagus forest. *Can. J. For. Res.*, 2002, **32**(2): 344~352.
- [10] Harmon M E, Whigham D F, Sexton J, *et al.* Decomposition and stores of woody detritus in the dry tropical forests of the Northeastern

① Spetich M A, Liechty H O, Stanturf J A, *et al.* Coarse woody debris of a preresoration shortleaf pine-bluestem forest. Citation for proceedings; Outcalt, Kenneth W, eds. Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference Gen. Tech. Rep. SRS-48. 2002. 615~619

- Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica*, 1995, **27**:305~316.
- [11] Wirth C, Schulze E D, Lühker B, *et al.* Fire and site type effects on the long-term carbon and nitrogen balance in pristine Siberian Scots pine forests. *Plant and Soil*, 2002, **242**: 41~63.
- [12] Yang L Y, Dai L M, Zhang Y J. Storage and decomposition of fallen wood in dark coniferous forest on the North slope of Changbai Mountain. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2002, **13**(9):1069~1071.
- [13] Shvidenko A Z, Nilsson S, Stolbovoi V S, *et al.* Aggregated estimation of the basic parameters of biological production and the carbon budget of Russian terrestrial ecosystems; 1. stocks of plant organic mass. *Russian Journal of Ecology*, 2000, **31**(6): 371~378.
- [14] Masamichi T, Yoshimi S, Reiko O, *et al.* Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth Picea-Abies forest in Hokkaido, Northern Japan. *Can. J. For. Res.*, 2000, **30**(7): 1148~1155.
- [15] Ripple W J, Larsen E J. The role of postfire coarse woody debris in *Aspen* regeneration. *Western Journal of Applied Forestry*, 2001, **16**(2): 61~64.
- [16] Santiago L S. Use of coarse woody debris by the plant community of a Hawaiian montane cloud Forest. *Biotropica*, 2000, **32**(4a): 633~641.
- [17] Maser C, Anderson R G, Comack K, *et al.* Dead and down woody material. In: Thomas J. W. ed. *Wildlife habitats in managed forests: The Blue Mountains of Oregon and Washington*. USDA For. Serv. Agri. Handb, 1979. 78~95.
- [18] Marcot B G. An ecological functional basis for managing wood decay elements for wildlife. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**:895~910.
- [19] Lohr S M, Gauthreaux S A, Kilgo J C. Importance of coarse woody debris to Avian community in Loblolly pine forest. *Conservation Biology*, 2001, **16**(3): 767~777.
- [20] Greenberg C H. Response of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) to coarse woody debris and microsite use in southern Appalachian treefall gaps. *Forest Ecology and Management*, 2002, **164**: 57~66.
- [21] Loeb S C. Response of small mammals to coarse woody debris in a southeastern Pine forest. *Journal of Mammalogy*, 1999, **80**(2): 460~471.
- [22] Bull E L. The value of coarse woody debris to vertebrates in the Pacific Northwest. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**: 171~178.
- [23] Siitonen J, Martikainen P, Punttila P, *et al.* Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in Southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 2000, **128**: 211~225.
- [24] Hardt R A, Swank W T A. Comparison of structure and compositional characteristics of Southern Appalachian young second-growth, maturing second-growth, and old-growth stands. *Natural Areas Journal*, 1997, **17**(1): 42~52.
- [25] Krankina O N, Harmon M E, Kukuev Y A, *et al.* Coarse woody debris in forest regions of Russia. *Can. J. For. Res.*, 2002, **32**(5): 768~778.
- [26] Lee P C, Susan C, Marie N, *et al.* Characteristic and origins of deadwood material in Aspen-dominated boreal forests. *Ecol. Appl.*, 1997, **7**(2): 691~701.
- [27] Idol T W, Figler R A, Pope P E, *et al.* Characterization of coarse woody debris across a 100 years chronosequence of upland oak-hickory forest. *Forest Ecology and Management*, 2001, **149**: 153~161.
- [28] Clark D B, Clark D A, Sandra B, *et al.* Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rain forest nutrient and topography gradient. *Forest Ecology and Management*, 2002, **164**: 237~248.
- [29] Dai L M, Chen G, Deng H B, *et al.* Storage dynamics of fallen trees in a mixed broadleaved and Korean pine forest. *Journal of Forestry Research*, 2002, **13**(2): 107~110.
- [30] Carmona M R, Armesto J J, Aravena J C, *et al.* Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloe' Island, Chile. *Forest Ecology and Management*, 2002, **164**: 265~275.
- [31] Ralph M, Amber P, Gregory H, *et al.* Current loads of coarse woody debris on Southeastern Australian floodplains; evaluation of change and implications for restoration. *Restoration Ecology*, 2002, **10**(4): 627~635.
- [32] Abbe T B, Montgomery D R. Patterns and processes of wood debris accumulation in the Queets river basin, Washington. *Geomorphology*, 2003, **51**: 81~107.
- [33] Li L H, Dang G D, Wang T J, *et al.* Coarse woody debris in an *Abies fargesii* forest in the Qinling Mountains. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, **22**(5): 434~440.
- [34] Li L H, Xin X R, Huang D M, *et al.* Storage and dynamics of coarse woody debris in *Castanopsis eyrie* forest of Wuyi Mountain, with some considerations for its ecological effects. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1996, **20**(2): 132~143.

- [35] Liu W Y, Xie S C, Xie K J, *et al.* Preliminary studies on the litterfall and coarse woody debris in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest in Ainao Mountains. *Acta Botanic Sinica*, 1995, **37**(10): 807~814.
- [36] Tang X L, Zhou G Y, Zhou X, *et al.* Coarse woody debris in monsoon evergreen broad-leaved forests of Jinhushan Nature Reserve. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, **27**(4): 484~489.
- [37] Dai L M, Xu Z B, Chen H. Storage dynamics of fallen trees in the broad-leaved and Korean pine mixed forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(3): 412~416.
- [38] Dai L M, Xu Z B, Yang L Y, *et al.* Storage dynamics of fallen trees in Korean pine broad-leaved forest. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 1999, **10**(5): 513~517.
- [39] Chen H, Xu Z B. Composition and storage of fallen trees and snags in Korean pine-deciduous mixed forest at Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 1991, **11**(1): 17~22.
- [40] Chen H, M E Harmon. Dynamic study of coarse woody debris in temperate forest. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 1992, **3**(2): 99~104.
- [41] Chojnacky D C, Heath L S. Estimating down deadwood from FIA forest inventory variables in Maine. *Environmental Pollution*, 2002, **116**: 25~30.
- [42] Spetich M A, Shifly S R, Parker G R. Regional distribution and dynamics of coarse woody debris in Midwestern old-growth forests. *Forest Science*, 1999, **45**(2): 302~313.
- [43] Clark D F, Kneeshaw D D, Burton P J. Coarse woody debris in sub-boreal spruce forests of west-central British Columbia. *Can. J. For. Res.*, 1998, **28**(2): 284~290.
- [44] Goodburn J M, Lorimer C G. Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Can. J. For. Res.*, 1998, **28**: 427~438.
- [45] Rubino D L, McCarthy B C. Evaluation of coarse woody debris and forest vegetation across topographic gradients in a southern Ohio forest. *Forest Ecology and Management*, 2003, **183**: 221~238.
- [46] Philip L, Kelly S. The effects of logs, stumps, and root throws on understory communities within 28-year-old aspen-dominated boreal forests. *Can. J. Bot.*, 2001, **79**(8): 905~916.
- [47] Wells R W, Trofymow J A. Coarse woody debris in the coastal forests of Southern Vancouver island. *Northwest Science (Special Issue)*, 1998, **72**(2): 22~24.
- [48] Tietje W D, Waddell K L, Vreeland J K, *et al.* Coarse woody debris in Oak woodlands of California. *West. J. Appl. For.*, 2002, **17**(3): 139~146.
- [49] McRae D J, Duchesne L C, Freedman B, *et al.* Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environ. Rev.*, 2001, **9**: 223~260.
- [50] Wright P, Harmon M, Swanson F. Assessing the effect of fire regime on coarse woody debris. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**: 621~634.
- [51] Stone J N, MacKinnon A, Parminter J V, *et al.* Coarse woody debris decomposition documented over 65 years on Southern Vancouver island. *Can. J. For. Res.*, 1998, **28**(5): 788~793.
- [52] Holub S M, Spears J D H, Lajtha K A. Reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Can. J. For. Res.*, 2001, **31**(11): 1894~1902.
- [53] Harmon M E. Long-term experiments on log decomposition at the H. J. Andrews experiment forest. *General Technical Report PNW280*, USDA Forest Service Pacific Northwest Forest Experiment Station; Portland OR, 1992. 28.
- [54] Chambers J Q, Niro H, Schimel J P, *et al.* Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia*, 2000, **122**: 380~388.
- [55] Currie W S, Jadelhoffer K N, Benjamin C. Long-term movement of ^{15}N tracers into fine woody debris under chronically elevated N inputs. *Plant and Soil*, 2002, **238**: 313~323.
- [56] Preston C M, Trofymow J A, Niu J. $^{13}\text{CPMAS-NMR}$ spectroscopy and chemical analysis of coarse woody debris in coastal forests of Vancouver Island. *Forest Ecology and Management*, 1998, **111**: 51~68.
- [57] Prescott C E, Raija L. The nutritional significance of coarse woody debris in three rocky mountain coniferous forests. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**: 381~392.
- [58] Yang L Y, Dai L M. The decomposition and nutrient content of fallen woods in the Moss-Pins koraiensis Dark-conifer forests at North slope of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(2): 185~189.
- [59] Wang C K, Ben B-L, Gower S T. Environmental controls on carbon dioxide flux from black spruce coarse woody debris. *Oecologia*, 2002, **132**: 374~381.

- [60] Jens M, Jugen B. Density loss and respiration rates in coarse woody debris of *Pinus radiata*, *Eucalyptus regnans* and *Eucalyptus maculata*. *Soil Biology & Biochemistry*, 2003, **35**: 177~186.
- [61] Chambers J Q, Schimel J P, Nobre A D. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. *Biogeochemistry*, 2001, **52**: 115~131.
- [62] Progar R A, Schowalter T D, Freitag C M, *et al.* Respiration from coarse woody debris as affected by moisture and saprotroph functional diversity in Western Oregon. *Oecologia*, 2000, **124**: 426~431.
- [63] Fisk M C, Zak D R, Crow T R. Nitrogen storage and cycling in old-and second-growth northern Hardwood forests. *Ecology*, 2002, **83** (1): 73~87.
- [64] Lindenmayer D B, Cunningham R B, Donnelly C F. Decay and collapse of trees with hollows in eastern Australian forests: impacts on arboreal Marsupials. *Ecol. Appl.*, 1997, **7**(2): 625~641.
- [65] Duvall M D, Grigal D F. Effects of timber harvesting on coarse woody debris in red pine forests across the Great Lakes states, U. S. A. *Can. J. For. Res.*, 1999, **29**: 1926~1934.
- [66] Rouvinen S, Kuuluvainen T, Karjalainen L, *et al.* Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. *Can. J. For. Res.*, 2002, **32**(12): 2184~2200.
- [67] Shawn F, Wagner R W, Michael D. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, U. S. A. *Can. J. For. Res.*, 2002, **32**: 2094~2105.
- [68] McCay T S, Hanula J L, Loeb S C, *et al.* The Role of coarse woody debris in Southeastern Pine forests: preliminary results from a large-scale experiment. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**:135~144.
- [69] Tinker D B, Knight D H. Temporal and spatial dynamics of coarse woody debris in harvested and unharvested lodgepole pine forests. *Ecological Modelling*, 2001, **141**:125~149.
- [70] Akiko N, Futoshi N. The influences of land-use changes on hydrology and riparian environment in a northern Japanese landscape. *Landscape Ecology*, 1999, **14**: 543~556.
- [71] Pedlar J H, Pearce J L, Venier L A, *et al.* Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management*, 2002, **158**:189~194.
- [72] Stone J, Parminter J, Arsenault A, *et al.* Dead tree management in British Columbia. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**: 849:562.
- [73] Arsenault A. Managing coarse woody debris in British Columbia's forests: a cultural shift for professional foresters? *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**:869~878.
- [74] Kruys N, Jonsson B G, Stahl G. A stage-based matrix model for decay-class dynamics of woody debris. *Ecol. Appl.*, 2002, **12**(3): 773~781.
- [75] Harmon M E, Nadelhoffer K J, Blair J M. Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter. In: Robertson G. P., Coleman D. C., Bledsoe C. S., *et al.* eds. *Standard Soil Methods for Long Term Ecological Research*. New York Oxford: Oxford University Press, 1999. 202~234.
- [76] Ringvall A, Staël G. Field aspects of line intersect sampling for assessing coarse woody debris. *Forest Ecology and Management*, 1999, **119**: 163~170.
- [77] Bate L J, Torgersen T R, Garton E O, *et al.* Accuracy and efficiency of methods to sample logs for wildlife research and management. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**:817~822.
- [78] Waddel K L. Sampling coarse woody debris for multiple attributes in extensive resource inventories. *Ecological Indicators*, 2002, **1**:139~153.
- [79] Lutes D C. Assessment of the line transect method: an examination of the spatial patterns of down and standing dead wood. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002, **PSW-GTR-181**:665~675.
- [80] Hao Z Q, Lü H. An overview of the role of coarse woody debris in forest ecosystems. *Advances in Ecology*, 1989, **6**(3):179~183.
- [81] Chen H, Xu Z B. History, current situation and tendency of CWD ecological research. *Chinese Journal of Ecology*, 1991, **109**(1): 45~50.
- [82] Zhao X H, Dai L M, Yang L Y. Advanced of studies on coarse woody debris. *Journal of Jilin Forestry University*, 2000, **16**(1): 1~4.
- [83] Deng H B, Xiao B Y, Dai L M, *et al.* Advance in ecological studies on in-stream coarse woody debris. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22** (1): 87~93.
- [84] Muller R, Liu Y. Coarse woody debris in an old growth deciduous forest on the Cumberland, plateau, Southeastern Kentucky. *Can. J. For. Res.*, 1991, **21**(11):1567~1572.

- [85] Harmon M E, Cromack K JR, Smith B G. Coarse Woody Debris in mixed-conifer forests, Sequoia National Park, California. *Can. J. For. Res.*, 1987, **17**:1265~1272.
- [86] Sollins P. Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. *Can. J. For. Res.*, 1982, **12**: 18~28.
- [87] Spies T A, Franklin J F, Thomas T B. Coarse woody debris in Douglas-fir forest of western Oregon and Washington. *Ecology*, 1988, **69**:1689~1702.
- [88] Stewart G H, Burrows L E, Coarse woody debris in old-growth temperate beech (*Nothofagus*) forests of New Zealand. *Can. J. For. Res.*, 1994, **24**:1989~1996.
- [89] Yatskov M, Harmon M E, Krankina O N. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Can. J. For. Res.*, 2003, **33**(7): 1211~1226.
- [90] Harmon M E, Krankina O N, Sexton J. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Can. J. For. Res.*, 2000, **30**(1): 76~84.

参考文献:

- [3] 侯平,潘存德. 森林生态系统中的粗死木质残体及其功能. 应用生态学报, 2001, **12**(2):309~314.
- [12] 杨丽韞,代力民,张扬建. 长白山北坡暗针叶林倒木贮量和分解的研究. 应用生态学报, 2002, **13**(9):1069~1071.
- [33] 李陵浩,党高第,汪铁军,等. 秦岭巴山冷杉林粗死木质残体研究. 植物生态学报, 1998, **22**(5): 434~440.
- [34] 李陵浩,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. 植物生态学报, 1996, **20**(2): 132~143.
- [35] 刘文耀,谢寿昌,谢克金,等. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林凋落物和粗死木质物的初步研究. 植物学报, 1995, **37**(10): 807~814.
- [36] 唐旭利,周国逸,周霞,等. 鼎湖山季风常绿阔叶林粗死木质残体的研究. 植物生态学报, 2003, **27**(4): 484~489.
- [37] 代力民,徐振邦,陈华. 阔叶红松林倒木贮量的变化规律. 生态学报, 2000, **20**(3): 412~416.
- [38] 代力民,徐振邦,杨丽韞. 等. 红松阔叶林倒木储量动态的研究. 应用生态学报, 1999, **10**(5): 513~517.
- [39] 陈华,徐振邦. 长白山红松针阔混交林倒木站杆树种组成和储量的调查. 生态学杂志, 1991, **11**(1): 17~22.
- [40] 陈华, Harmon M E. 温带森林生态系统粗死木质物动态研究. 应用生态学报, 1992, **3**(2): 99~104.
- [58] 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. 生态学报, 2002, **22**(2): 185~189.
- [80] 郝占庆,吕航. 木质物残体在森林生态系统中的功能评述. 生态学进展, 1989, **6**(3): 179~183.
- [81] 陈华,徐振邦. 粗死木质物残体生态研究历史、现状和趋势. 生态学杂志, 1991, **109**(1): 45~50.
- [82] 赵秀海,代力民,杨丽韞. 粗木质残体研究动态. 吉林林学院学报, 2000, **16**(1): 1~4.
- [83] 邓红兵,肖宝英,代力民,等. 溪流粗木质残体的生态学研究进展. 生态学报, 2002, **22**(1): 87~93.