

广州三种森林粗死木质残体 (CWD) 的储量与分解特征

张修玉, 管东生*, 张海东

(中山大学环境科学与工程学院, 广州 510275)

摘要:粗死木质残体 (Coarse Woody Debris, CWD) 对森林生态系统的稳定性具有不可忽视的贡献。对广州 3 种森林 CWD 的储量与分解特征进行了调查分析, 结果表明: (1) CWD 储量及其与相应森林总生物量比值均表现为常绿阔叶林 > 针阔混交林 > 针叶林; 枯立木与倒木为 CWD 的主要成分, 其中, 针叶 CWD 主要物种为马尾松 (*Pinus massoniana*), 阔叶 CWD 物种主要为荷木 (*Schima superba*) 与黄杞 (*Engelhardtia chrysolepis*) 等。 (2) CWD 径级主要集中在 < 10 cm 的范围内, 存在状态主要为中级腐烂状态, 干扰与竞争是 3 种森林 CWD 产生的主要因素。 (3) 针叶林、针阔混交林与常绿阔叶林 CWD 的分解常数 k 分别为 0.0244、0.0407 和 0.0487, 即分解速率为常绿阔叶林 > 混交林 > 针叶林; 随着 CWD 的分解, N、P 与木质素的含量逐渐升高, C、C/N 与木质素/N 呈降低趋势。

关键词:粗死木质残体; 储量; 分解; 森林生态系统; 广州

文章编号: 1000-0933(2009)10-5227-10 中图分类号: Q143, Q948 文献标识码: A

Characteristics of storage and decomposition of coarse woody debris (CWD) under three forests in Guangzhou

ZHANG Xiu-Yu, GUAN Dong-Sheng*, ZHANG Hai-Dong

School of Environmental Science and Engineering, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5227 ~ 5236.

Abstract: Coarse woody debris (CWD) has a significant contribution to the forest ecosystem stability. Characteristics of storage and decomposition of CWD under three forests in Guangzhou were researched. The results showed that, (1) CWD storage and the ratio of CWD storage to total forest biomass were in the order evergreen broad-leaved forest > mixed conifer and broad-leaved forest > conifer forest. CWD of the three forests were mainly comprised of snags and logs. The conifer tree specie of CWD was mainly *Pinus massoniana*. The broad-leaved tree species of CWD were mainly *Engelhardtia chrysolepis*, *Schima superba*, etc. (2) The most of diameters of CWD were less than 10 cm. Decay state of CWD was mostly in middle decay class. Interference and competition were the main origins of CWD under the three forests in Guangzhou. (3) Decomposition rates of CWD for the three forests were 0.0244, 0.0407 and 0.0487 respectively, and they were in the order evergreen broad-leaved forest > mixed conifer and broad-leaved forest > coniferous forest. Furthermore, N, P and lignin contents increased while C, C/N and lignin/N decreased gradually with the decomposition of CWD.

Key Words: Coarse woody debris; storage; decomposition; forest ecosystem; Guangzhou

对森林粗死木质残体 (Coarse Woody Debris, CWD) 的研究从 1925 年 Graham 首次提出“倒木是森林生态

基金项目:国家自然科学基金资助项目 (49571064); 广东省自然科学基金资助项目 (021740); 中山大学 985 工程环境与污染控制技术创新平台资助项目

收稿日期: 2008-06-30; 修订日期: 2008-07-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: eesgds@mail.sysu.edu.cn

系统中的一个生态单位”开始^[1],到 1986 年 Harmon 对 CWD 生态功能的系统阐述,CWD 已成为近年来森林生态学关注的热点问题^[2]。CWD 作为森林生态系统重要的结构与功能单位^[3],它不但能为动物与微生物提供生境,维持森林生物的多样性与森林生态系统结构的完整性^[4, 5],而且它作为森林土壤表层养分循环、能量流动、信息传递与价值转移的载体和纽带^[6, 7],对维护森林生态功能的稳定性也有着不可忽视的贡献。目前对 CWD 的研究主要集中在北半球的温带森林^[8-10],对亚热带森林 CWD 的研究相对较少,而国内已有的研究大多只注重 CWD 的储量特征^[11, 12],对 CWD 分解特征的研究鲜见报道。

随着全球变暖的日趋严重,碳循环研究也越来越向区域尺度发展,准确量化区域森林碳储量及其动态愈显重要,然而,许多研究对森林碳库的估算往往只考虑立地森林植被与土壤的碳储量,却忽视了森林 CWD 的碳储量^[13-15]。并且,CWD 的分解在一定程度上反映了碳元素在森林地上部与地下部之间的定量转移,由于 CWD 的分解速度受区域气候条件、森林类型以及立地森林生物量的影响较大^[16-18],因此 CWD 的储量与分解对区域森林生态系统碳循环及其动态的影响不容忽视。本文以广州地区 3 种典型亚热带森林为研究对象,对其 CWD 的储量与分解特征进行了深入分析,旨在为准确量化全球变暖背景下的区域森林碳储量与动态提供基础资料,同时也为森林可持续发展的经营、管理与保育提供参考。

1 研究地区

研究地区为地处广东省中南部、珠江三角洲北缘的广州市,地理位置东经 112°57′~114°3′,北纬 22°26′~23°56′,为亚热带季风海洋性气候,年平均气温 21.4~21.8℃,年降雨量 1689~1876mm,属亚热带赤红壤分布区。该区域早期演替植被是以马尾松为代表的针叶林,晚期演替植被为亚热带常绿阔叶林,针阔混交林为过渡植被。目前该区域森林覆盖率为 50%,其中,中幼林面积占森林总面积的 80% 以上,而成熟林分布较少。从森林群落的结构来看,林下植被的生长发育丰富,同时伴生一定量的粗死木质残体。

2 研究方法

2.1 CWD 组成与储量研究方法

由于珠江三角洲的森林植被大多处于中幼林阶段,因此,本文参照 Harmon^[7]与唐旭利^[11]的定义标准,将粗死木质残体定义为“粗死木质残体是森林生态系统的结构和功能单位,包括粗头部分直径 $\geq 2.5\text{cm}$ 、长度 $\geq 1\text{m}$ 的枯立木、倒木、大枝、根桩”。在 Harmon^[7]与唐旭利^[11]等人的研究基础上,充分参考杨礼攀^[12]与 Yan^[19]等人的 CWD 标准划分,确定本文 CWD 的腐烂等级(表 1)。在此基础上,选取广州地区 3 种亚热带典型森林针叶林、针阔混交林与阔叶林为研究对象,每种森林类型按照龄级高低各调查 3 个样地,共计 9 个样地,每个样地设置一个 50m $\times$ 50m 的样方,分别记录样方内 CWD 的存在状态与形成原因。其中,针叶林 3 个样地分别位于瘦狗岭、洞旗峰和龙头山(3 个样地建群种均为马尾松(*Pinus massoniana*));针阔混交林 3 个样地分别位于白云山(样地建群种有马尾松(*Pinus massoniana*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)和豺皮樟(*Litsea rotundifolia*))、火炉山(样地建群种有马尾松(*Pinus massoniana*)、黄杞(*Engelhardtia chrysolepis*)和荷木(*Schima superba*))和帽峰山(样地建群种有马尾松(*Pinus massoniana*)、锥树(*Castanopsis chinensis*)和黄杞(*Engelhardtia chrysolepis*));阔叶林 3 个样地分别位于凤凰山(样地建群种为锥树(*Castanopsis chinensis*)和樟树(*Cinnamomum camphora*))、荔枝村(样地建群种为黄杞(*Engelhardtia chrysolepis*)和锥树(*Castanopsis chinensis*))和大塱村(样地建群种为荷木(*Schima superba*)和黄杞(*Engelhardtia chrysolepis*))。9 个样地的林下植被主要为华南地区常见物种,包括桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)、亮叶猴耳环(*Pithecellobium lucidum*)、五角杜茎山(*Maesa japonica*)、大沙叶(*Pavetta hongkongensis* Brem)、九节(*Psychotria rubra*)、梅叶冬青(*Ilex asprella*)、蒲桃(*Syzygium jambos*)、三叉虎(*Evodia lepta*)等。

存在状态的调查主要是根据表 1 的分级标准确定其腐烂等级,并取不同腐烂等级的样品测定其密度,方法如下:从每个样地锯取 5 个不同腐烂等级的 CWD 圆盘状样品,共计 45 个样品,对 CWD 样品烘干后称重记为 G ,排水法测量其体积 V ,则 CWD 的密度即为 G 与 V 的比值。对样地内的倒木、大枝与根桩确定其腐烂等级后,记录长度(L)、两头基径(d_B 、 d_T)与中间基径(d_M),对形状不规则或部分分解的残干、残枝根据外形先

表1 本研究 CWD 腐烂等级标准
Table 1 Classification of CWD decay classes in this study

项目 Item	腐烂等级 Decay class				
	初级腐烂 Primary decay		中级腐烂 Junior decay		高级腐烂 Senior decay
	I	II	III	IV	V
叶 Leaf	存在 Present	无 Disappear	无 Disappear	无 Disappear	无 Disappear
皮 Bark	完整, 坚固 Intact, tight	基本完整, 坚固 Intact on the whole, tight	部分存在, 松弛 Partly present, loose	少量, 松弛 Trace present, loose	无 Disappear
枝 Branch	直径小于 3cm 的细枝尚存, 粗枝完整 Twigs less than 3cm present, Branches keep intact	直径小于 3cm 的细枝部分存在, 粗枝完整 Twigs less than 3cm partly present, Branches keep intact	无细枝, 粗枝部分存在, 大部分断裂 Absent of twigs, Branches present, but mostly broken	无细枝, 粗枝部分存在 Absent of twigs, Branches partly present	无 Disappear
木质结构 Wood consistency	坚固 Solid	坚固 Solid	较坚固 Semi-solid	部分坚固, 易碎 Party solid, breakable	松软, 易碎为粉末 Soft, powdery
苔藓或真菌 Moss or fungi	无 Disappear	覆盖面积小于表面面积的 25% Cover less than 25% of surface area	覆盖面积为表面面积的 25% ~ 50% Cove 25% ~ 50% of surface area	覆盖面积为表面面积的 50% ~ 75% Cove 50% ~ 75% of surface area	覆盖面积超过表面面积的 75% Cover more than 75% of surface area
根系入侵 Root invading	无 Disappear	无 Disappear	无 Disappear	边材部分可见 In sapwood	心材部分可见 In heartwood

将整条残体分段,再按上述方法测量登记,然后用圆台体积公式(1)计算其体积,再根据相应分解等级的密度计算其储量。对枯立木确定其腐烂等级后,然后用测高仪测量其高度、用软尺测量其胸围,再结合其相应分解等级的密度利用生物量模型推算其储量,本研究中的生物量模型来源于管东生的回归方程^[20]:

$$V = \frac{1}{3} (L (\pi \frac{1}{4} (d_B^2) + \frac{1}{4} (d_M^2) + \pi \frac{1}{4} (d_r^2)))$$

(1)

同时,根据南亚热带森林 CWD 的形成原因,本文对 CWD 的来源进行了分类,主要分为干扰、竞争和病虫害以及其它原因 4 个类别的来源。其中,干扰原因包括雷电、台风、暴雨和山体滑坡以及人为原因产生的 CWD,竞争原因主要指生长过程中由于对光照、养分和水分的自然竞争与排斥产生的 CWD,病虫害原因主要指病害和虫害产生的 CWD,原因不明或有些深度腐烂、难以判断来源的 CWD 则归为其它原因。

另外,为探讨 CWD 储量与相应样地森林总体生物量的关系,对相应样地的森林生物量进行了估算,其中,乔木层生物量用测高仪测量其高度、用软尺测量其胸围,然后利用管东生^[20]的模型进行推算生物量;林下植被与凋落物利用直接收获法推算:即在每个大样方内按照 S 型设置 6 个 2m × 2m 的小样方,对小样方内的林下主要灌木植物与草本植物收获后烘干称重,然后按照 6 个小样方的数据进行推算大样方的林下植被与凋落物的生物量。

2.2 CWD 分解研究方法

目前,用来描述 CWD 分解的数学模型包括线性方程、时滞方程、单因素指数方程与多因素指数方程等^[21, 22],但常用的主要为单因素指数方程^[23 ~ 25]:

$$y = xe^{-kt}$$

(2)

公式(2)中, x 为开始分解时的密度值, y 为经过 t 时间分解后剩余的密度值, k 为分解常数, t 为分解时间。 t 根据相邻树木的年轮加宽原理进行推算^[25], y 即为不同腐烂等级的 CWD 样品的密度值。

同时,为研究 CWD 分解过程中不同腐烂等级的元素含量变化,还对 45 个 CWD 圆盘样品还进行了 C、N 与 P 以及木质素含量的测定,其中, C 含量采用重铬酸钾外加加热法、N 含量采用开氏消煮法、P 含量采用酸溶-钼锑抗比色法测定^[23],木质素含量采用质量分数法测定^[26]。数据统计分析前,对数据进行了正态分布检验,对不符合正态分布的数据进行了对数转换,然后利用 SPSS11.5 进行单因素多重比较 LSD 法分析差异显著性。

3 结果与分析

3.1 CWD 的储量与组成

在本文调查的 9 个样地中,3 种森林 CWD 总储量相比,差异分别达到显著水平,表现为阔叶林 > 针阔混交林 > 针叶林(表 2),而且相同森林类型的 3 个样地 CWD 储量随森林生物量升高而增大。CWD 总储量与相应样地的森林总体生物量相比,针叶林 3 个样地的比例较低,均低于 1%,与其它两种森林类型相比差异显著;针阔混交林与阔叶林比例较高,6 个样地均超过了 4%,但这两种森林类型的比例差异不显著。

表 2 CWD 的总储量特征
Table 2 Total storage characteristics of CWD

森林类型 Forest type		森林生物量 Forest biomass (t·hm ⁻²)	CWD 储量 CWD storage(t·hm ⁻²)		CWD 储量/森林生物量 CWD storage/Forest biomass (%)	
			样地 Spot	林型 Forest type	样地 Spot	林型 Forest type
针叶林 Conifer forest	样地 1 Spot 1	52.30	0.21	0.58 ± 0.38 a	0.40	0.45 ± 0.05a
	样地 2 Spot 2	117.53	0.58		0.49	
	样地 3 Spot 3	215.13	0.97		0.45	
针阔混交林 Mixed conifer and deciduous forest	样地 4 Spot 4	64.34	2.78	6.49 ± 3.75b	4.32	4.70 ± 0.35b
	样地 5 Spot 5	128.44	6.42		5.00	
	样地 6 Spot 6	215.68	10.28		4.77	
阔叶林 Broad-leaved forest	样地 7 Spot 7	66.38	3.84	10.90 ± 7.18 c	5.78	5.31 ± 0.59b
	样地 8 Spot 8	193.65	10.65		5.50	
	样地 9 Spot 9	391.89	18.20		4.64	

林型数据为平均值 ± 标准差,同一列中字母不同表示差异显著($p < 0.05$, $n = 3$) Data of forest type are means ± standard deviation, within a column followed with different letters are significantly different at $p < 0.05$

表 3 不同类型 CWD 的储量 (t·hm⁻²) 及其分配 (%)
Table 3 Storage and allocation of different kinds of CWD

森林类型 Forest type		枯立木 Snag		倒木 Log		大枝 Branch		根桩 Stump	
		储量 Storage	比例 Ratio	储量 Storage	比例 Ratio	储量 Storage	比例 Ratio	储量 Storage	比例 Ratio
针叶林 Conifer forest	样地 1 Spot 1	0.08	36.00	0.07	32.00	0.03	12.00	0.04	20.00
	样地 2 Spot 2	0.23	38.89	0.16	27.78	0.08	13.89	0.11	19.44
	样地 3 Spot 3	0.34	34.58	0.26	27.10	0.24	24.30	0.14	14.02
针阔混交林 Mixed conifer and deciduous forest	样地 4 Spot 4	1.07	38.59	0.83	29.88	0.36	12.86	0.52	18.67
	样地 5 Spot 5	3.01	46.91	2.54	39.51	0.51	7.87	0.37	5.71
	样地 6 Spot 6	4.04	39.34	2.82	27.39	1.21	11.75	2.21	21.52
阔叶林 Broad-leaved forest	样地 7 Spot 7	1.54	40.10	1.03	26.82	0.48	12.50	0.79	20.57
	样地 8 Spot 8	5.05	47.42	3.46	32.46	0.93	8.70	1.22	11.42
	样地 9 Spot 9	7.89	43.36	5.57	30.60	2.13	11.68	2.61	14.36

9 个样地的 CWD 种类主要为枯立木与倒木(表 3),其储量之和占 CWD 总储量的 61.68% ~ 86.42%,而大枯落枝与根桩储量相对较少,均小于 25%。马尾松储量分别占针叶林与混交林 CWD 储量的 74.64% ~ 85.34% 与 32.84% ~ 35.19%(表 4);而混交林中除了马尾松外,还有黄杞、厚壳桂、荷木与锥树等阔叶树,其 CWD 储量之和在 4# ~ 6#样地中均超过了马尾松;阔叶林主要为黄杞、荷木、樟树与锥树等,其 CWD 储量之和在 7# ~ 9#样地中均超过了 70%。

3.2 CWD 的径级、腐烂等级与来源

CWD 的径级主要集中在 < 10cm 范围内(图 1, a),除 9#样地外,其它样地 < 10cm 范围 CWD 均超过了 60%;10 ~ 20cm 径级的 CWD 范围为 12% ~ 33%;而 > 20cm 的 CWD 较少,9 个样地均不足 30%。CWD 腐烂

程度方面,中级腐烂所占比例最大(图 1,b),在本次调查的 9 个样地中均超过了 50%;另外,样地 1#、4#、7#与 8#的 CWD 初级腐烂高于高级腐烂,而样地 2#、3#、5#、6#与 9#的高级腐烂高于初级腐烂。CWD 的来源方面,干扰与竞争是 CWD 产生的主要因素(图 1,c),其中,干扰尤为明显,占 38%~57%;而竞争方面,除样地 3#外,其它 8 个样地均超过了 27%;病虫害相对较低,9 个样地均不足 20%。

表 4 CWD 的物种组成
Table 4 Species constitution of CWD

森林类型 Forest type		树种 Tree species	储量 Storage ($\times 10^{-2} \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)	比例 Ratio(%)
针叶林 Conifer forest	样地 1 Spot 1	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	17.92	85.34
		其它 Others	3.08	14.66
	样地 2 Spot 2	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	49.09	84.63
		其它 Others	8.91	15.37
	样地 3 Spot 3	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	72.40	74.64
		其它 Others	24.60	25.36
针阔混交林 Mixed conifer and Deciduous forest	样地 4 Spot 4	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	97.83	35.19
		厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensi</i>	76.56	27.54
		豺皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i>	56.57	20.35
		其它 Others	47.04	16.92
	样地 5 Spot 5	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	216.87	33.78
		黄杞 <i>Engelhardtia chrysolepis</i>	260.78	40.62
		荷木 <i>Schima superba</i>	99.38	15.48
		其它 Others	64.97	10.12
	样地 6 Spot 6	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	337.60	32.84
		黄杞 <i>Engelhardtia chrysolepis</i>	279.72	27.21
		锥树 <i>Castanopsis chinensis</i>	263.68	25.65
		其它 Others	147.00	14.30
阔叶林 Broad-leaved forest	样地 7 Spot 7	锥树 <i>Castanopsis chinensis</i>	150.37	39.16
		樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	164.85	42.93
		其它 Others	68.77	17.91
	样地 8 Spot 8	黄杞 <i>Engelhardtia chrysolepis</i>	590.22	55.42
		锥树 <i>Castanopsis chinensis</i>	229.72	21.57
		其它 Others	245.06	23.01
	样地 9 Spot 9	黄杞 <i>Engelhardtia chrysolepis</i>	1011.74	55.59
		荷木 <i>Schima superba</i>	668.12	36.71
		其它 Others	140.14	7.70

3.3 CWD 分解与养分含量的变化

根据 CWD 密度随时间的变化趋势,按照公式(2)单因素指数衰减模型对广州 3 种南亚热带森林 CWD 的分解方程进行了拟合,结果表明(图 2),分解常数 k 与拟合度 R^2 均表现为阔叶林($k=0.0487, R^2=0.9438$)>混交林($k=0.0407, R^2=0.9400$)>针叶林($k=0.0244, R^2=0.9061$),这说明在相同的生物影响因素与外界环境条件下,广州南亚热带 3 种森林 CWD 的分解速度为阔叶林>混交林>针叶林。

随着粗死木质残体的分解,其主要元素 C、N、P 以及木质素含量也随之改变(表 5)。其中,含量最高的 C 元素随着 CWD 的分解逐渐降低,但在针叶林、混交林与阔叶林 3 种 CWD 类型中,5 种腐烂等级的 C 含量均无显著差异现象。与 C 含量变化趋势相反,N 含量与 P 含量随着 CWD 的分解逐渐升高,并且 3 种森林 CWD 第 V 腐烂等级的 N 含量与其它四种腐烂等级相比,差异显著;3 种森林 CWD 的第 IV、V 腐烂等级的 P 含量与 I、II、III 腐烂等级相比,差异显著。3 种森林 CWD 各腐烂等级的木质素含量从 II 腐烂等级到 V 腐烂等级呈上升

趋势,但各腐烂等级之间均无显著差异现象。3 种森林 CWD 的 C/N 随着 CWD 的分解呈降低趋势,而木质素/N 的下降趋势不如 C/N 明显。

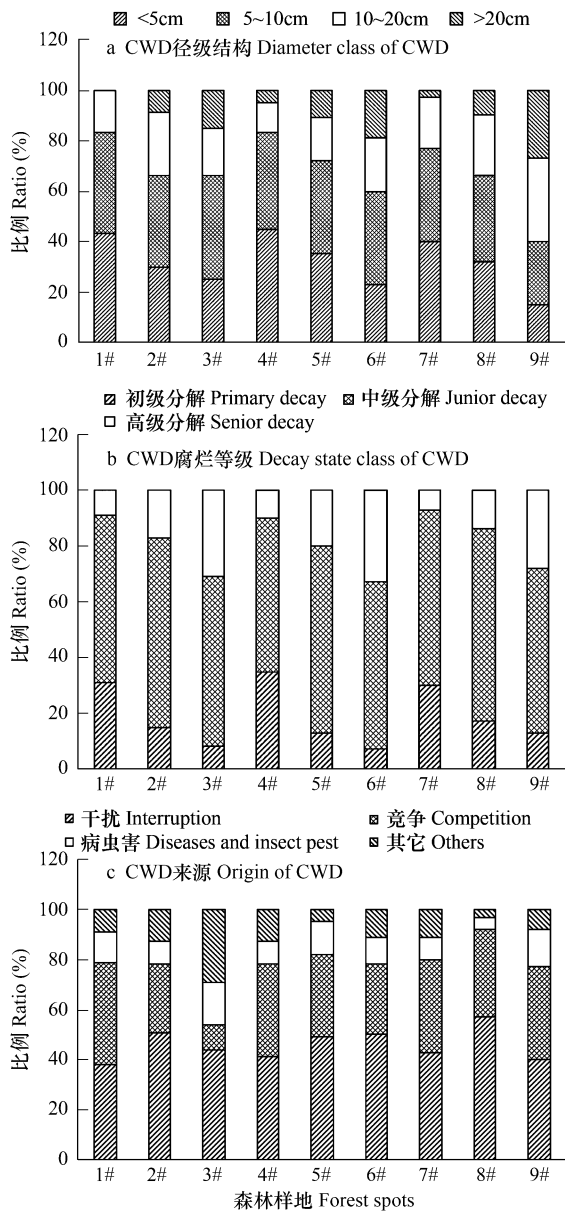


图1 CWD 的径级、腐烂与来源特征
Fig. 1 Diameter, decay and origin characteristics of CWD

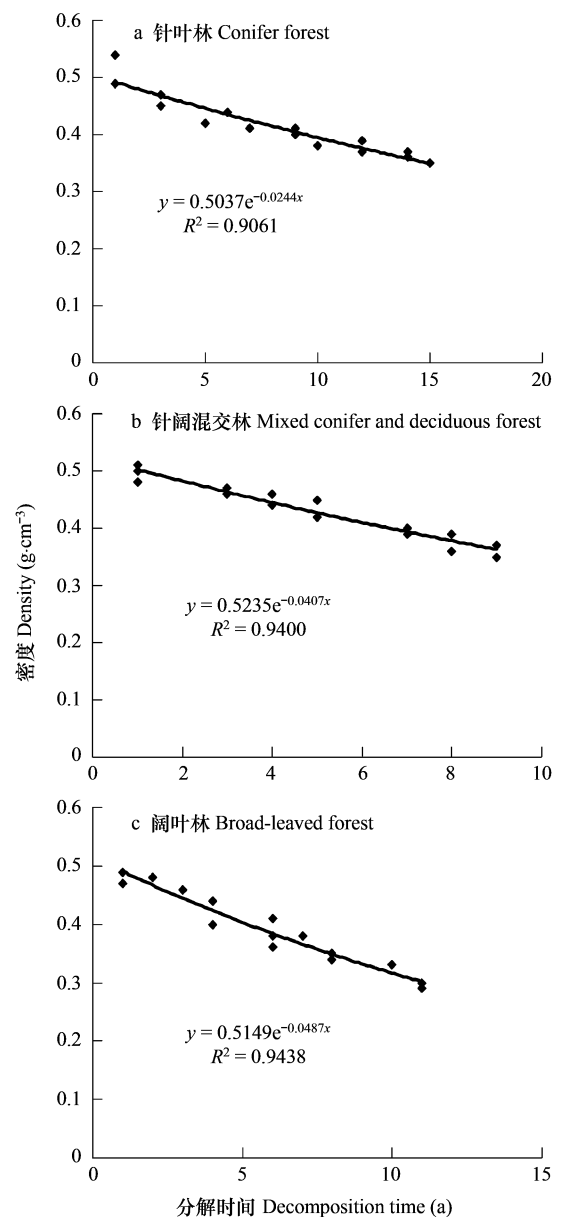


图2 CWD 的分解
Fig. 2 Decomposition of CWD

4 讨论

4.1 广州 3 种森林 CWD 的储量特征

CWD 作为森林生态系统重要的功能单位,其储量大小不但直接影响森林生物多样性的保育与森林群落的演替^[1],而且在维持森林生态系统养分循环的稳定性、增强森林生态系统抗干扰等方面都有着不可替代的作用^[4]。本次调查的 9 个样地中,森林 CWD 储量范围为 0.21 ~ 18.20 t·hm⁻²,其中,针叶林为 0.21 ~ 0.97 t·hm⁻²,针阔混交林为 2.78 ~ 10.28 t·hm⁻²,阔叶林为 3.84 ~ 18.20 t·hm⁻²。与中国和世界其它地区森林 CWD 储量相比,广州 3 种森林 CWD 总体储量偏低,以马尾松为主的针叶林 CWD 储量尤为偏低,不但远低于地处温带地区的我国东北地区长白山的森林^[24~30]和北美的落叶林与针叶林^[7, 36],也低于地处热带的西双版纳

纳雨林^[35]和南半球的热带雨林^[18, 37~41],即使与同处亚热带的鼎湖山阔叶林^[31]、武夷山甜槠林^[32]、秦岭巴山冷杉林^[33]、贡嘎山冷杉林^[34]相比,也较为偏低。

表 5 CWD 的元素含量变化趋势
Table 5 Tendency of some elements contents in CWD

森林类型 Forest type	腐烂等级 Decay class	C(%)	N(%)	P(‰)	木质素 Lignin(%)	C/N	木质素/N Lignin/N
针叶林 Conifer forest	I	46.54 ± 5.20a	0.61 ± 0.03a	0.04 ± 0.00a	31.28 ± 2.52a	76.30	51.28
	II	46.31 ± 6.17a	0.69 ± 0.05a	0.04 ± 0.00a	30.46 ± 3.47a	67.12	44.14
	III	45.72 ± 3.28a	0.72 ± 0.04a	0.08 ± 0.01a	32.70 ± 1.06a	63.50	45.42
	IV	45.00 ± 4.76a	0.76 ± 0.06a	0.12 ± 0.02b	39.57 ± 4.14a	59.21	52.07
	V	43.15 ± 5.50a	1.15 ± 0.07b	0.24 ± 0.05c	42.32 ± 2.40a	37.52	36.80
针阔混交林 Mixed conifer and deciduous forest	I	48.06 ± 4.45a	0.63 ± 0.04a	0.04 ± 0.00a	28.19 ± 2.22a	76.29	44.75
	II	47.77 ± 5.79a	0.73 ± 0.06a	0.05 ± 0.01a	24.34 ± 4.07a	65.44	33.34
	III	46.69 ± 3.40a	0.75 ± 0.03a	0.09 ± 0.02a	25.20 ± 2.73a	62.25	33.60
	IV	45.34 ± 5.87a	0.88 ± 0.06a	0.17 ± 0.04b	29.44 ± 4.68a	51.52	33.45
	V	43.38 ± 3.00a	1.28 ± 0.11b	0.30 ± 0.04c	32.89 ± 2.75a	33.89	25.70
阔叶林 Broad-leaved forest	I	48.90 ± 6.10a	0.65 ± 0.03a	0.04 ± 0.00a	26.36 ± 2.48a	75.23	40.55
	II	48.11 ± 4.58a	0.74 ± 0.05a	0.06 ± 0.02a	23.70 ± 3.30a	65.01	32.03
	III	46.89 ± 5.00a	0.80 ± 0.05a	0.10 ± 0.02a	24.69 ± 1.20a	58.61	30.86
	IV	46.03 ± 2.69a	0.90 ± 0.04a	0.20 ± 0.06bc	27.25 ± 3.31a	51.14	30.28
	V	44.25 ± 3.47a	1.34 ± 0.06b	0.34 ± 0.05c	29.27 ± 4.49a	33.02	21.84

含量数据为平均值 ± 标准差,同一列中字母不同表示差异显著($p < 0.05$, $n = 3$) Data of elements contents are means ± standard deviation, within a column followed with different letters are significantly different at $p < 0.05$

大量研究表明^[42~44],成熟森林 CWD 储量可占地
上部分生物量的 10% ~ 20%,而在本研究中,广州 3 种
森林 CWD 储量与立地森林生物量相比,其范围为
0.40% ~ 5.78%,其中,针叶林最低,均低于 1%,比西
双版纳热带季节雨林 CWD 的比例范围 4.07% 还
低^[35],而混交林与阔叶林稍高,均超过了 4%,高于西
双版纳热带季节雨林 CWD 的比例范围。对 9 个样地
CWD 储量与立地森林生物量的相关关系进行分析发现
(图 3),其相关性达到显著水平($r = 0.8228$),这与
Aakala 等人的研究结果类似^[18],即森林 CWD 储量与相
应的立地森林生物量呈线性相关关系,且其相关程度的
大小与森林类型及其物种组成有关。

4.2 广州 3 种森林 CWD 的构成与来源特征

不同森林类型 CWD 的种类组成能反映出林冠上层树种的竞争^[16],本研究中的 9 个样地森林 CWD 的物
种结构鲜明反映出地上部森林物种构成,因此,CWD 的主要构成物种往往就是相应森林群落的优势种群,例
如本次调查的针叶林 1# ~ 3#样地 CWD 主要为马尾松,而马尾松恰恰是其 CWD 所在样地的优势物种。同时,
CWD 的径级组成在一定程度上能反映森林结构,对不同林龄 CWD 密度的研究表明^[18, 24~30],CWD 的密度随
森林生物量的增大呈上升趋势,随着森林龄级的增大,大径级的 CWD 所占的比例逐渐增加,这与森林植被的
生长规律是一致的。

本次调查的 9 个样地森林 CWD 主要成分为枯立木与倒木,究其原因,幼龄林与中龄林样地的森林生长潜
力大,不同森林群落生长过程中对光照、养分、水分的自然竞争会产生生长排斥现象,加上华南地区整年雨季

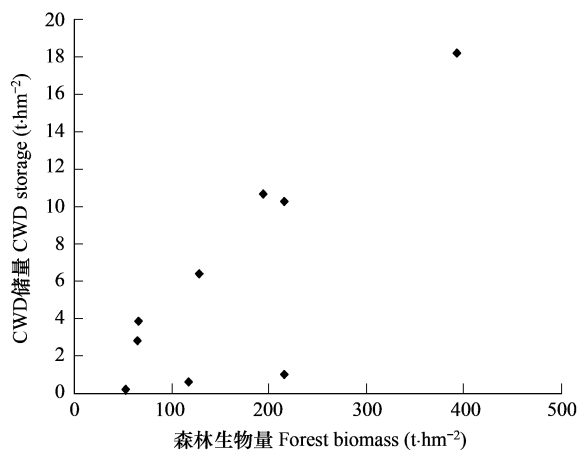


图 3 CWD 储量与立地森林生物量的关系

Fig. 3 Relationship between CWD storage and standing forest biomass

较长,水土流失严重,土壤营养易贫瘠化,无疑会产生大量的枯立木。而对于成龄林而言,与同处亚热带的鼎湖山森林粗死木质残体的产生原因相同^[11],许多干扰因素如雷电、台风和山体滑坡等则会造成一定量倒木以及大枯枝的存在。

4.3 广州 3 种森林 CWD 的分解特征

根据本文图 2 拟合的单因素指数衰减模型,求解了广州 3 种南亚热带森林 CWD 分解 50% 与 95% 所需要的时间,结果表明(表 6),分解时间表现为针叶林 > 混交林 > 阔叶林,而且将其与中国其它地区的森林 CWD 分解时间相比,发现温带森林 CWD 的分解时间一般大于亚热带森林 CWD 的分解时间。传统研究认为^[6, 16, 17],森林 CWD 的分解主要是由温度与水分等环境条件控制的淋溶与风化等自然粉碎决定的,后来逐渐发现,森林 CWD 分解是一个复杂的生物学过程^[2,3],首先,与分解开始时的木质素含量有关,分解开始时的木质素含量越高,则分解时间越长。其次,还与微生物和昆虫的作用密切相关,从生态学的角度来看,微生物与昆虫对 CWD 的分解作用正是 CWD 发挥其生态功能的过程,即 CWD 分解过程中,C 元素由于呼吸而逐步被消耗,但部分 N 与 P 等元素却被微生物固定,导致 C/N 逐渐降低,因此,C/N 是反映 CWD 分解快慢的重要指标,而且 C/N 越小表明 CWD 分解越快。本文中,CWD 相同腐烂等级的木质素含量与 C/N 均为针叶林 > 混交林 > 阔叶林(表 5),这与本文分解速率的研究结果“阔叶林 > 混交林 > 针叶林”是一致的。

表 6 中国不同地区森林 CWD 分解速率比较

Table 6 Comparison of forest CWD decomposition rate in different zones in China

气候类型 Climate type	植被类型 Vegetation type	分解模型 Decomposition model	分解常数 Decomposition rate	分解时间 Decomposition time(a)		参考文献 Reference
				50%	95%	
温带 Temperate	冷杉 Abies	$Y = 0.3628e^{-0.0168x}$	0.0168	41	178	[24]
	云杉 Picea	$Y = 0.4306e^{-0.0132x}$	0.0132	53	227	
	紫椴 Tilia amurensis	$Y = 0.4500e^{-0.0275x}$	0.0275	25	109	[25]
	红松 Pinus koraiensis	$Y = 0.3700e^{-0.0162x}$	0.0162	43	185	
亚热带 Subtropical	黄果厚壳桂 Cryptocarya concinn	$Y = 0.6364e^{-0.2225x}$	0.2225	3	13	[23]
		$Y = 0.5977e^{-0.1588x}$	0.1588	4	19	
		$Y = 0.2734e^{-0.0321x}$	0.0321	22	93	
	针叶林 Conifer forest	$Y = 0.5037e^{-0.0244x}$	0.0244	28	123	本文 This study
	混交林 Mixed conifer and deciduous forest	$Y = 0.5235e^{-0.0407x}$	0.0407	17	74	
	阔叶林 Broad-leaved forest	$Y = 0.5149e^{-0.0487x}$	0.0487	14	62	

吕明和等人指出^[22],CWD 径级不同也会导致 CWD 的分解时间有所差异,而且表现为径级越大,分解时间越长,这可能是大径级 CWD 的 C/N 与木质素含量较高的外在表现。由于 CWD 径级在一定程度上是由森林龄级直接决定的,而本研究中,除成龄林外,其它样地森林总体龄级较轻,所以,从森林生长的角度看,CWD 的径级组成等特征也是影响森林 CWD 分解较快的一个因素。另外,森林 CWD 在不同季节中分解速率也有所不同^[17, 19],而且,CWD 作为森林生态系统中的重要碳库,其重要性不仅仅体现在储量与分解等生物物理的作用方面,其生态结构与功能对森林碳循环的潜在影响也不容忽视^[11],但由于 CWD 在林地表面存留时间相对较长^[5],其存在状态及其生态功能对森林生态系统碳循环的影响还有待于长期深入的追踪研究。

References:

- [1] Graham S A. The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology*, 1925, 6(4):397—411.
- [2] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, *et al.* Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15:133—302.
- [3] Ekbohm B, Schroeder L M, Larsson S. Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape in central Sweden. *Forest Ecology and Management*, 2006, 221:2—12.

- [4] Storry K A, Weldrick C K, Mews M, *et al.* Intertidal coarse woody debris: A spatial subsidy as shelter or feeding habitat for gastropods? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2006, 66:197—203.
- [5] Hood I A, Beets P N, Kimberley M O, *et al.* Colonisation of podocarp coarse woody debris by decomposer basidiomycete fungi in an indigenous forest in the central North Island of New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196:311—325.
- [6] Kappes H, Catalano C, Topp W. Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests. *Applied Soil Ecology*, 2007, 36:190—198.
- [7] Gough C M, Vogel C S, Kazanski C, *et al.* Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, 244:60—67.
- [8] Jonsson M T, Jonsson B G. Assessing coarse woody debris in Swedish woodland key habitats: Implications for conservation and management. *Forest Ecology and Management*, 2007, 242:363—373.
- [9] Stephens S L, Fry D L, Franco-Vizcaino E, *et al.* Coarse woody debris and canopy cover in an old-growth Jeffrey pine-mixed conifer forest from the Sierra San Pedro Martir, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 2007, 240:87—95.
- [10] Dong H B, Xiao B Y, Dai L M, *et al.* A preliminary study on in-stream fallen wood in Erdaobaihe Forested Watershed, Changbai Mountain, *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(1):87—93.
- [11] Tang X L, Zhou G Y. Coarse woody debris biomass and its potential contribution to the carbon cycle in successional subtropical forest of Southern China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(4):559—568.
- [12] Yang L P, Liu W Y, Yang G P, *et al.* Composition and carbon storage of woody debris in moist evergreen broad-leaved forest and its secondary forests in Ailao Mountains of Yunnan Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(10):2153—2159.
- [13] Lal R. Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 2005, 220:242—258.
- [14] Fang J Y, Chen A P, Peng C H, *et al.* Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, 292(5525):2320—2322.
- [15] Dixon R K, Brown S, Houghton R A, *et al.* Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 1994, 263:185—190.
- [16] Schlegel B C, Donoso P J. Effects of forest type and stand structure on coarse woody debris in old-growth rainforests in the Valdivian Andes, south-central Chile. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255:1906—1914.
- [17] Barker J S. Decomposition of Douglas-fir coarse woody debris in response to differing moisture content and initial heterotrophic colonization. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255:598—604.
- [18] Aakala T, Kuuluvainen T, Gauthier S, *et al.* Standing dead trees and their decay-class dynamics in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255:410—420.
- [19] Yan E R, Wang X H, Huang J J, *et al.* Long-lasting legacy of forest succession and forest management: Characteristics of coarse woody debris in an evergreen broad-leaved forest of Eastern China. *Forest Ecology and Management*, 2007, 252:98—107.
- [20] Guan D S. Study on forest ecosystem in Liuxihe Reservoir. In: Dinghushan forest ecosystem research station ed. *Tropical and sub-tropical Forest Ecosystem* (5). Beijing: Science Press, 1989. 123—134.
- [21] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, *et al.* Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advanced Ecology Research*, 1986, 15:133—302.
- [22] Lü M H, Zhou G Y, Zhang D Q. Decomposition of *Cryptocarya concinna* coarse woody debris (CWD) in Dinghushan. *Guihai*, 2006, 26(5):523—52.
- [23] Yang L Y, Dai L M. The decomposition and nutrient content of fallen woods in the moss-*Pinus koraiensis* dark-conifer forest at north slope of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(2):185—189.
- [24] Chen H, Harmon M E. Dynamic study of coarse woody debris in temperate forest ecosystems. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1992, 3(2):99—104.
- [25] 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. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(9):1069—1071.
- [26] Rowland A P, Roberts J D. Lignin and cellulose fractionation in decomposition studies using acid detergent fibre methods. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1994, 25:269—27.
- [27] Chen H, Xu Z B. Composition and storage of fallen trees and snags in Korean pine-deciduous mixed forest. *Chinese Journal of Ecology*, 1992, 11(1):17—22.
- [28] 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.
- [29] Dai L M, Xu Z B, Yang L Y, *et al.* Storage dynamics of fallen trees in Korean pine broad-leaved forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(5):513—517.
- [30] 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.

- [31] Tang X L, Zhou G Y, Zhou X, *et al.* Coarse woody debris in monsoon evergreen broad-leaved forests of Dinghushan Natural Reserve. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4):484–489.
- [32] Li L H, Xing X R, Huang D M, *et al.* Storage and dynamics of coarse woody debris in *castanopsis eyrei* forest of Wuyi Mountain, with some considerations for its ecological effects. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, 20(2):132–143.
- [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 Phytocologica Sinica*, 1998, 22(5):434–440.
- [34] Gao J R, Wang M, Bi L D, *et al.* Storage amount and characteristics of coarse woody debris in *abies fabri* forests in different age stages at the Gongga Mountains. *Science of Soil and Water Conservation*, 2003, 1(2):47–51.
- [35] Lü X T, Tang J W, He Y C, *et al.* Biomass and its allocation in tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1):11–22.
- [36] Spies T A, Franklin J P, Thomas T B. Coarse woody debris in Douglas, fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, 1988, 69:1689–1702.
- [37] Grove S J. Extent and composition of dead wood in Australia lowland tropical rainforest with different management history. *Forest Ecology and Management*, 2001, 154:35–53.
- [38] 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.
- [39] 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.
- [40] Keller M, Palace M, Asner G P, *et al.* Coarse woody debris in undisturbed and logged forests in the eastern Brazilian Amazon. *Global Change Biology*, 2004, 10:784–795.
- [41] Wilcke W, Hess T, Bengel C, *et al.* Coarse woody debris in a montane forest in Ecuador: mass, C and nutrient stock, and turnover. *Forest Ecology and Management*, 2005, 205:130–147.
- [42] Muller R N, Liu Y. Coarse woody debris in an old growth deciduous forest on the Cumberland Plateau, southeastern Kentucky. *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, 21:1567–1572.
- [43] Harmon M E, Brown S, Gower S T. Consequences of tree mortality to the global carbon cycle. In: Vinson T S, Kolchugina T P eds. *Carbon Cycling in Boreal and Subarctic Ecosystems, Biospheric Response and Feedbacks to Global Climate Change. Symposium Proceedings*. USEPA, Corvallis, OR, 1993, 167–176.
- [44] Delaney M, Brown S, Lugo A E, *et al.* The quantity and turnover of dead wood in permanent forest in six life zones of Venezuela. *Biotropica*, 1998, 30:2–11.

参考文献:

- [10] 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.
- [11] 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. *植物生态学报*, 2005, 29(4):559–568.
- [12] 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. *应用生态学报*, 2007, 18(10):2153–2159.
- [20] 管东生. 流溪水库林区森林生态系统研究. 中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站编. *热带亚热带森林生态系统研究(5)*. 北京: 科学出版社, 1989. 123–134.
- [22] 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. *广西植物*, 2006, 26(5):523–52.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] 杨丽韞, 代力民, 张扬建. 长白山北坡暗针叶林倒木储量和分解的研究. *应用生态学报*, 2002, 13(9):1069–1071.
- [27] 陈华, 徐振邦. 长白山红松阔混交林倒木站杆树种组成和储量的调查. *生态学杂志*, 1992, 11(1):17–22.
- [28] 代力民, 徐振邦, 陈华. 阔叶红松林倒木储量的变化规律. *生态学报*, 2000, 20(3):412–416.
- [29] 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.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [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] 高甲荣, 王敏, 毕利东, 等. 贡嘎山不同年龄结构峨眉冷杉林粗木质残体的贮存量及其特征. *中国水土保持科学*, 2003, 1(2):47–51.
- [35] 吕晓涛, 唐建维, 何有才, 等. 西双版纳热带季节雨林的生物量及其分配特征. *植物生态学报*, 2007, 31(1):11–22.