

DOI: 10.5846/stxb202012293309

曹彦,游巍斌,王方怡,巫丽芸,何东进.森林生态系统粗死木质残体碳储量研究进展.生态学报,2021,41(20):7913-7927.

Cao Y, You W B, Wang F Y, Wu L Y, He D J. Research progress on carbon storage of coarse woody debris in forest ecosystems. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(20): 7913-7927.

森林生态系统粗死木质残体碳储量研究进展

曹彦^{1,2,3}, 游巍斌^{1,3}, 王方怡^{1,3}, 巫丽芸^{1,3}, 何东进^{1,3,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 福建江夏学院金融学院, 福州 350108

3 福建省南方森林资源与环境工程技术研究中心, 福州 350002

摘要:粗死木质残体(CWD)是森林生态系统重要的结构性与功能性单元,作为连接植被碳库与土壤碳库的关键纽带,对全球森林生态系统碳循环发挥着重要而独特的作用,越来越多的学者开始关注 CWD 碳储量相关研究。系统阐述了国内外 CWD 碳储量研究的发展历程、研究范围与基本特征等内容,总结概括了 CWD 体积测算、CWD 碳浓度估算等碳计量相关方法的研究进展。通过梳理发现:国内外学者对 CWD 碳储量的研究仍处于初级阶段,主要集中于探讨不同树种、不同林龄、不同腐解等级、不同海拔、不同存在形式的森林 CWD 碳储量分布特征,而较少关注 CWD 碳库对土壤碳库和植被碳库的作用机制以及对未来气候变化的响应和反馈机制;CWD 碳计量方法较为单一,普遍采用的是传统的“生物量-碳浓度法”,而运用机器学习算法对 CWD 碳储量进行估算的研究尚不多见。此外,相对国外研究而言,国内研究主要局限于小尺度范围。文章据此提出未来 CWD 碳储量研究的发展方向:(1)拓展研究尺度,建立 CWD 碳储量长期观测体系;(2)深入开展不同森林生态系统 CWD 碳储量对气候变化的响应机制研究;(3)探索更加多元化的 CWD 碳储量计量方法;(4)深入探讨 CWD 碳库对土壤碳库与植被碳库的影响与作用机制。

关键词:粗死木质残体;碳储量;碳计量方法;气候变化;研究进展

Research progress on carbon storage of coarse woody debris in forest ecosystems

CAO Yan^{1,2,3}, YOU Weibin^{1,3}, WANG Fangyi^{1,3}, WU Liyun^{1,3}, HE Dongjin^{1,3,*}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 College of Finance, Fujian Jiangxia University, Fuzhou 350108, China

3 Fujian Southern Forest Resources and Environmental Engineering Technology Research Center, Fuzhou 350002, China

Abstract: Coarse woody debris (CWD) is an important structural and functional unit of forest ecosystems. As a key link between vegetation carbon pool and soil carbon pool, it plays an important and unique role in the global forest ecosystem carbon cycle. More and more researchers begin to pay attention to the research related to CWD carbon storage. In this paper, the development history, research scope and basic characteristics of CWD carbon storage research at home and abroad are systematically described, and the research progress of CWD volume measurement, CWD carbon concentration estimation and other related methods of carbon measurement are summarized. It is found that the research on CWD carbon storage by domestic and foreign researchers is still in its infancy stage, mainly focusing on the discussion of the distribution characteristics of forest CWD carbon storage in different tree species, different forest ages, different degradation levels, different altitudes, and different existing forms. Less attention is paid to the mechanism of CWD carbon pool on soil carbon pool and vegetation carbon pool, as well as the response and feedback mechanism to future climate change. The CWD

基金项目:福建农林大学科技创新项目(KFA18123A);国家自然科学基金项目(31370624);教育部博士学科点专项基金项目(20103515110005);福建省中青年教师教育科研项目(JAT200357)

收稿日期:2020-12-29; 采用日期:2021-08-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 512829024@qq.com

carbon measurement method is relatively simple, and the traditional biomass-carbon concentration method is commonly used, while there are few studies using machine learning algorithms to estimate CWD carbon storage. In addition, compared with foreign research, domestic research is mainly limited to a small scale. Accordingly, the future development direction of CWD carbon storage research is proposed as follows: (1) Expanding the research scale and establishing a long-term observation system of CWD carbon storage; (2) Further research on the response mechanism of CWD carbon storage in different forest ecosystems to climate change; (3) Exploring more diversified CWD carbon storage measurement methods; and (4) Further discussion of the influence and mechanism of CWD carbon storage on soil carbon storage and vegetation carbon storage.

Key Words: coarse dead woody debris; carbon storage; carbon measurement method; research progress; climate change

森林生态系统是陆地生态系统的主体,其碳库储量约占全球陆地的 77%^[1],是地球上最大的碳汇,在全球碳平衡的维持中发挥着巨大的作用。目前对于森林生态系统碳平衡的研究主要集中于林地地上部分的活立木与土壤碳库,对木质残体碳储量的研究则较少。据估计,地上木质残体包括细木质残体(Fine Woody Debris, FWD)和粗木质残体(Coarse Woody Debris, CWD)碳储量占森林地表碳储量的 14%—17%^[2]。而粗死木质残体(CWD)作为连接森林生态系统的植被碳库和土壤碳库的纽带,通过分解作用将碳素释放回大气或固定到土壤中,对土壤有机碳的输入意义重大,在整个生态系统的碳循环和碳平衡过程中发挥着重要作用^[3-5]。已有研究表明,全球森林生态系统中,CWD 生物量占其地上部分总生物量的 13%—43%,CWD 碳储量大约为 20—160Pg^[6],占总碳库的比重达 8%^[7]。研究显示,森林主要将碳封存为生物量(活立木)、枯木和土壤,且其固碳比例为 5:2:1^[8]。此外,由于 CWD 衰减率较低,一般会持续一个多世纪,所以 CWD 是一个具有非常低周转率的重要的森林生态系统碳资源库^[9]。由此可见,提高森林生态系统地上碳储量估算的准确性与精确度,不仅需要考虑活立木生物量,死木质残体也同样重要^[10]。随着全球气候变化的不断加剧,CWD 在生态系统碳储存中的作用日益受到关注,因为气候变化可能通过减少这个重要的碎屑库中的碳储量来改变陆地碳平衡^[11]。所以,在气候变化背景下准确估算 CWD 碳储量、详细了解气候变化对 CWD 碳储量的影响,对森林生态系统碳动态的研究具有重要的理论与现实意义。

CWD 通常是指森林生态系统中自然枯亡或由于人为干扰形成的具有一定粗头直径的枯立木、倒地尚未分解和处于分解中的树干(倒木)、大枯枝和树桩,是森林生态系统重要的结构性和功能性单元^[12],承担着储存能量、养分和水分循环、水土保持、生物多样性保育、促进森林更新、为动植物和微生物提供栖息地等诸多生态功能^[13-15]。纵观国内外相关综述研究,对 CWD 的研究大多数是关于其贮量变化、腐解等级分类、分解机制及其水文功能、营养元素调节功能、被生物(植物、动物和微生物)的利用情况等直接生态功能^[16-17],而对不同森林类型、不同林龄、不同腐解等级、不同种类 CWD 的碳储量分布情况的研究,以及对 CWD 指示气候变化和大气中 CO₂ 动态变化等间接生态功能的研究,目前还尚未被系统性总结与概括。此外,随着 CWD 在森林生态系统碳循环中的作用逐渐被肯定,CWD 碳计量的研究也越来越受国内外学者的关注^[6, 18-20]。鉴于此,本文查阅国内外相关文献,结合国内外关于 CWD 碳储量的最新研究动态,对 CWD 碳储量的影响因素与计量方法等相关研究进行总结与归纳,以期科学评估森林生态系统碳储功能以及为森林生态系统的经营管理和生态环境保护提供理论依据与借鉴。

1 文献来源与统计

以 Science Direct 与 CNKI 中国知网全文数据库为基础进行文献检索。在 CNKI 中以检索项“主题”、“篇名”、“全文”分别为“粗死木质残体碳储量”、“CWD 碳储量”进行检索,检索时间范围为中国知网检索最大时间范围;在 Science Direct 外文检索网站分别以检索项“Find articles with these terms”为“carbon storage of coarse woody debris”、“carbon sink of coarse woody debris”进行英文文献检索共得到中文文献 168 篇和英文文献

1675 篇。从图 1 可以看出,自 1986 年开始,国外已有关于粗死木质残体碳储量的研究,Harmon 等^[21]首次提出 CWD 碳库是全球森林生态系统碳库的重要组成部分,2003 年以前相关研究数量增加缓慢,属于萌芽阶段;从 2004 年开始国内外关于 CWD 碳储量的研究呈迅速上升趋势且势头有增无减。而国内则起步较晚,21 世纪初才开始关注 CWD 对碳循环的作用,2004—2014 年间呈直线上升趋势,此后虽有所下降但发文量依然不少,可见相关研究热度不减。

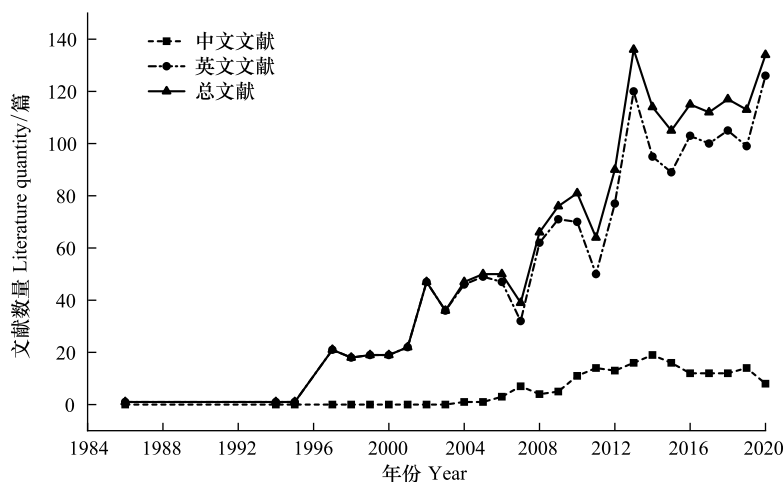


图 1 国内外 CWD 碳储量相关研究文献数量变化趋势

Fig.1 Trend of the number of literatures related to CWD carbon storage at home and abroad

2 CWD 概念界定

CWD 与叶凋落物、FWD 等共同构成了森林碎屑碳库,但在结构和化学方面存在显著差异^[22],这种差异在生态学研究并没有得到学者的足够重视与关注,且在陆地碳模型中的代表性和区分度不足^[11]。然而,由于 CWD 径级大小不同,会影响其材积和分解速率,进一步会影响 CWD 碳储量。通常,CWD 径级越大,则其材积也越大,分解速率减小,CWD 滞留时间变长,使得累积的 CWD 碳储量就越高。因此,CWD 直径标准的不统一会大大影响对 CWD 体积与碳储量的估计。一般情况下,直径标准越小,则 CWD 体积和碳储量就越大^[23]。目前,对 CWD 的界定尚未形成一个固定的标准。何东进等曾详细分析了 CWD 的内涵与直径标准的发展历程^[24]。目前国内外学者大都采用 LTER (Long Term Ecological Research) 标准,即:直径 $\geq 10\text{cm}$ 的死木质残体为粗死木质残体(CWD),直径 $< 1\text{cm}$ 的为凋落物,介于二者之间的则为细木质残体(FWD)。根据 CWD 状态和长度的不同,又可将其细分为枯立木、倒木、树桩、大枯枝等存在形式。通常情况下,把长度 $> 1\text{m}$ 、倾斜度(偏离垂直方向) $> 45^\circ$ 的粗木质残体称为倒木(Logs);而倾斜度 $\leq 45^\circ$ 的则称为枯立木(Snags);根桩(Stumps)形态基本与枯立木一样,只是长度一般 $< 1\text{m}$ 。该标准利于大尺度生态学研究结果的比较分析,而部分学者为了满足研究需求,往往会结合 CWD 的树种类型、分解状况、形态特征以及生态功能等因素对 LTER 标准进行改进^[25-27],或者采用不同标准分别研究以便与国内外已有数据和最新成果进行对比^[28]。

3 CWD 碳储量影响因素研究

国外对 CWD 碳储量的研究始于 20 世纪 80 年代末,主要集中于美国、加拿大、欧洲中北部的温带与热带森林^[25, 29-31]以及巴西、智利、新西兰、日本、韩国等^[31-34],而对亚热带森林 CWD 碳储量的研究则较少。从全球森林生态系统来看,在北方森林中,CWD 碳储量占整个生态系统碳储量的 5% 左右,温带森林和热带森林中 CWD 平均碳储量分别约占整个生态系统碳库的 18% 和 10%^[35-37],其中,温带落叶林与温带山地森林 CWD 碳储量范围分别为 $11.0\text{—}38.0 \text{ Mg/hm}^2$ ^[21] 和 $17.5\text{—}27.5 \text{ Mg/hm}^2$ ^[2]。而国内学者对 CWD 固碳效应的研究从

21 世纪初才逐步展开。目前,研究区域主要集中于小兴安岭、长白山地区、云南哀牢山林区、西双版纳地区、东北东部山区、广东鼎湖山、湖南鹰嘴界、贵州天龙山、福建三明、秦岭地区、广东省、吉林省以及江西省等;研究所涉及的森林生态系统类型主要包括小兴安岭谷地云冷杉林(*Picea schrenkiana* & *Abies nephrolepis*)、长白山阔叶红松林(*Pinus koraiensis*)、天山雪岭云杉林(*Picea schrenkiana*)、亚热带常绿阔叶林、季风常绿阔叶林、中亚热带常绿阔叶林、中亚热带针阔混交林、西双版纳热带季雨林以及格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)与杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林^[13, 38-46]。

已有研究表明,CWD 分解释放养分速率、释放 CO₂ 速率等与其自身树种组成、直径、分解等级有很大关系,随着分解的进行,CWD 生物量、密度、材积等都会发生较大变化^[47],从而使得 CWD 碳储量差异较大。此外,林分起源、演替阶段(林龄)、CWD 腐解等级、海拔梯度、气候条件以及人类活动等因素(如控制火烧、皆伐)也会影响 CWD 碳储量^[48-49]。

3.1 林型与 CWD 碳储量关系研究

目前,对于 CWD 碳储量的计算大多是以 CWD 贮量即生物量为基础,且对于贮量的研究远多于碳储量。从世界范围看,CWD 贮量变化悬殊,天然针叶林最高,阔叶林最低(包括针阔混交林)^[50],碳储量也表现出相似的分布特征。我国 CWD 碳储量则表现出不一致的规律,中亚热带森林生态系统中不同林型 CWD 碳储量从高到低分别是:常绿阔叶林、针阔混交林、针叶林^[44, 51],热带森林 CWD 碳储量往往高于亚热带常绿阔叶林^[50];而在中温带森林生态系统中,针叶树种 CWD 碳储量则远远高于阔叶树种^[38]。从表 1 可以看出,我国针叶林 CWD 碳储量范围在 0.1—13.49 Mg/hm²,常绿阔叶林介于 0.38—48.16 Mg/hm²,针阔混交林为 0.477—8.71 Mg/hm²,热带雨林 CWD 碳储量介于 0.85—8.969 Mg/hm²之间。我国西南喀斯特常绿落叶阔叶混交林中 CWD 碳储量低于北方森林和热带雨林^[52]。

表 1 国内外不同类型森林生态系统 CWD 碳储量

Table 1 CWD carbon storage of different forest ecosystems at home and abroad

研究区域 Study area	森林类型 Forest type	CWD 碳储量 CWD carbon storage/ (Mg/hm ²)	文献来源 References
小兴安岭 Xiaoxing's an Mountains	云杉(<i>Picea schrenkiana</i>)	3.59	[18]
	落叶松(<i>Larix gmelinii</i>)	3.06	
	冷杉(<i>Abies nephrolepis</i>)	2.61	
	红松(<i>Pinus koraiensis</i>)	0.64	
	白桦(<i>Betula platyphylla</i>)	0.38	
小兴安岭 Xiaoxing's an Mountains	阔叶红松林(<i>Pinus koraiensis</i>)	13.49	[39]
长白山 Changbai Mountain	落叶松人工林(<i>Larix gmelinii</i>)	5.547	[41]
湖南鹰嘴界自然保护区 Eagle Boundary National Nature Reserve in Hunan	马尾松林(<i>Pinus massoniana</i>)	0.56	[51]
	针阔混交林	1.29	
	常绿阔叶林	2.72	
云南西双版纳 Xishuangbanna in Yunnan	热带季雨林	8.969	[40]
云南西双版纳 Xishuangbanna in Yunnan	石灰山热带季雨林	2.514	
广东鼎湖山 Dinghushan in Guangdong	马尾松林(<i>Pinus massoniana</i>)	0.1	[43]
	针阔混交林	8.71	
	季风常绿阔叶林	13.21	
云南哀牢山 Ailao Mountain in Yunnan	哀牢山木果石栎原生中山湿性常绿阔叶林	48.16	[73]
云南哀牢山徐家坝 Xujiaba, Ailao Mountain in Yunnan	中山湿性常绿阔叶原生林	34.28	
	中山湿性次生林	6.25	

续表

研究区域 Study area	森林类型 Forest type	CWD 碳储量 CWD carbon storage/ (Mg/hm ²)	文献来源 References
江西九连山自然保护区 Jiulianshan National Nature Reserve of Jiangxi	常绿阔叶林 次生常绿阔叶林 杉木林(<i>Cunninghamia lanceolata</i>) 马尾松林(<i>Pinus massoniana</i>) 针阔混交林	4.781 0.812 0.279 0.207 0.477	[44]
福建灵石山国家森林公园 Lingshishan National Forest Park in Fujian	常绿次生林	23.31	[65]
福建三明 Sanming in Fujian	格氏栲天然林(<i>Castanopsis fargesii</i>) 格氏栲人工林 杉木人工林 33 年龄	0.78 0.19 0.11	[45]
贵州月亮山 Moon Mountain in Guizhou	亮叶水青冈林 33 年龄(<i>Fagus lucida</i>) 亮叶水青冈林 208 年龄	0.07 2.87	[46]
福建万木林自然保护区 Wanmulin Nature Reserve in Fujian	细柄蕈树(<i>Altingia gracilipes</i>) 观光木(<i>Tsoongiodendron odorum</i>) 米槠(<i>Castanopsis carlesii</i>) 浙江樟(<i>Cinnamomum chekiangense</i>) 罗浮锥(<i>Castanopsis fabri</i>)	17.74 12.95 9.15 7.73 7.62	[50]
广东鼎湖山 Dinghushan in Guangdong	栲、黄果厚壳桂(<i>Cryptocarya concinna</i>)、 木荷原生林(<i>Schima superba</i>)	19.66	[66]
贵州天龙山 Tianlongshan in Guizhou	次生喀斯特常绿落叶阔叶混交林	4.59	[52]
美国 The United States	温带森林 85 年龄	2.2	[76]
日本 Japan	温带阔叶次生林	9.3	[33]
韩国 South Korea	广陵红松林(<i>Pinus koraiensis</i>) 巨峰红松林(<i>Pinus koraiensis</i>)	4.3 2.61	[34]
智利南部奇洛埃国家公园 Chiloe National Park, southern Chile	原始森林	85	[32]
美国 The United States	道格拉斯冷杉(<i>Abies fabri</i>)	95.5	[56]
美国 The United States	原始花旗松林(<i>Pseudotsuga menziesii</i>)	97	[57]
巴西 Brazil	巴西大西洋热带季节性森林 塞拉多生态区热带雨林	3.3 0.7	[31]

3.2 林龄与 CWD 碳储量关系研究

CWD 碳储量随演替进程的增加均呈现逐渐增加的趋势^[53]。我国中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段 CWD 碳储量范围在 0.56—2.72 Mg/hm² 之间^[51], 处于演替后期的南亚热带季风常绿阔叶林 CWD 碳密度是演替初期马尾松林 CWD 碳储量的 100 多倍^[43]。关于 CWD 碳储量与林龄变化的关系研究, 目前尚无明确结论, 研究对象不同, 结果也有所差异。一般情况下, CWD 碳储量随林龄的增加呈现“U 型”变化, 即“幼龄林高-成熟林低-老龄林高”^[35]。但此规律一般是以森林的演替主要起源于灾难性的扰动为前提, 对年龄不均匀的林分则不适用^[54], 因为这些林分通常受到小尺度自然干扰或重复造林处理。而由于较大的 CWD 在较长时间内能存储更多的碳, 且森林轮作使得 CWD 残留在森林地面上, 所以原始森林(老龄林) CWD 一般较年轻森林具有更大的碳储能力。据估计, 老龄林中 CWD 碳储量可占其总碳储量的 20%^[55]。智利南部的原始沿海雨林中倒木和枯立木的碳储量超过 85 Mg/hm²^[32]; 道格拉斯冷杉老龄林中 CWD 是最大碳库^[56], 其碳储量高达 95.5 Mg/hm², 与美国原始花旗松林中 CWD 碳储量相当(97 Mg/hm²)^[57]。相比之下, 我国万木林自然保护区内老龄林 CWD 碳储量要低得多, 仅为 7.62—17.74 Mg/hm², 占研究区域地上总碳储量的 5%^[50]。此外, CWD 碳储

量与林龄的关系也表现出其他规律。贵州月亮山的亮叶水青冈林中的 CWD 碳储量与林龄呈线性正相关关系^[46];我国长白落叶松人工林与小兴安岭落叶松林内 CWD 碳储量随林龄增加呈“S 型”增长,与林木的生长发育趋势类似^[41,58]。然而也有研究显示,CWD 碳储量与林龄无显著关系^[13]。

3.3 不同组分 CWD 碳储量研究

目前对 CWD 各组分碳储量的研究较少,组成 CWD 的各组分包括枯立木、倒木、大枝和根桩,通常情况下枯立木与倒木占比较大。据报道,全球森林生态系统中 CWD 碳储量主要来源于枯立木与倒木,且倒木往往高于枯立木^[6]。新罕布什尔州哈伯德布鲁克实验森林(HBEF)中倒木与枯立木的平均碳储量占地上总碳储量的 10.6%^[37]。夏威夷热带湿森林中 CWD 碳库占地上碳储量的 16.9%,其中倒木碳储量比 CWD 平均碳储量高出 40%^[19]。在我国小兴安岭谷地云冷杉林中,CWD 碳储量主要存在于倒木、枯立木和拔根倒组分中,而倒木中又以干中折断为主^[38]。我国兴安落叶松天然林中,不同年龄的林分 CWD 生物量均以倒木为主,且倒木生物量所占比例随林龄增加而不断增大^[28]。广东省死木碳库中,倒木碳储量为 0.4806 Mg/hm²,高于枯立木(0.2806 Mg/hm²)^[13]。西藏色季拉山急尖长苞冷杉(*Abies georgei*)原始林下倒木占 55.33%,是 CWD 的主要输入形式^[59],南北坡储量在不同组分上的分布情况为倒木>枯立木>树桩>大枯枝^[60]。而日本温带阔叶次生林中枯立木占到了 CWD 总碳储量的 60%^[54]。吉林省死木碳库中 CWD 碳储量分布情况为:枯立木>树桩>倒木^[61],这可能是由于吉林省寒冷的气候条件使得 CWD 腐烂分解缓慢,枯立木枯倒形成倒木的过程较为漫长,且倒木腐烂程度高于枯立木,所以枯立木数量和储量都高于倒木。西双版纳石灰山季雨林中 CWD 碳储量也呈现出相似的特征^[42],造成该差异的原因可能与森林类型、树种组成、林龄分组、气候差异、地区条件以及研究区域大小等都有关系,具体还有待进一步研究。此外,树蕨平均占总 CWD 碳储量的 20%^[19],但在研究中却常常被忽略。

3.4 海拔与 CWD 碳储量关系研究

海拔主要通过影响 CWD 腐解等级、径级结构、CWD 类型结构等而间接影响 CWD 碳储量,且由于受到地理位置、气候差异、树种类型、生态系统中土壤和微生物理化性质等各种因素的制约,导致 CWD 碳储量随海拔变化规律较为复杂。中欧天然山地云杉林 CWD 碳储量随海拔的升高逐渐减少^[62],科罗拉多落基山亚高山森林 CWD 贮量随海拔增加则呈现递增趋势,海拔每增加 1m,则 CWD 贮量增加 0.075 Mg/hm²^[63]。我国针阔混交林、针叶林和阔叶林 CWD 碳储量随着海拔升高通常具有上升的趋势。在福建天宝岩自然保护区,由于温度随着海拔降低而逐渐升高,会加快 CWD 的分解速率,所以猴头杜鹃林(*Rhododendron simiarum*)与长苞铁杉林(*Tsuga longibracteata*) CWD 贮量与海拔呈正相关^[64]。福建灵石山常绿次生林中 CWD 碳储量随海拔升高呈先上升后下降的趋势,其中海拔 362m 是转折点高峰,而其它木质残体碳储量与海拔变化关系则不显著^[65]。江西省典型森林生态系统中针阔混交林倒木碳储量随海拔的增加而增加,针叶林倒木碳储量随海拔增加呈现先减后增的趋势,而常绿阔叶林倒木碳储量则随着海拔先增后减^[44]。

3.5 腐解等级与 CWD 碳储量关系研究

已有研究大都对 CWD 腐解等级采取 5 级划分^[24],不同腐解等级的 CWD,其碳储量也存在显著差异,在对 CWD 碳储量进行估算过程中,若不考虑腐解等级与腐烂过程的影响,则会大大高估 CWD 碳储量^[62]。CWD 碳储量一般随腐烂等级呈近似正态分布,且表现出较强的空间异质性^[18, 32, 66]。在大部分森林生态系统中,分布在中等腐烂等级即腐烂等级为 II、III 的 CWD 占比较大,所以其碳储量较高^[19]。V 级 CWD 基本呈粉末状,与土壤融为一体,其体积较难估计,且密度小、含碳率低,故其碳储量最低。而 I 级 CWD 由于分解程度较低,故含碳率往往较高,但由于森林生态系统中 I 级 CWD 数量一般较少,所以其碳储量往往也不高。然而在小兴安岭谷底云杉林中, I 级 CWD 碳储量则较高,这可能是由于近年来云杉大量死亡使得 CWD 的输入量增加所致^[38]。

3.6 林分因子与 CWD 碳储量关系研究

林分因子对 CWD 碳储量也会产生影响,这为 CWD 碳储量的估算奠定了建模基础。研究表明,森林 CWD

生物量与活立木胸高断面积存在一定的负相关关系^[67]。在老龄林中,倒木生物量与林分平均直径呈线性负相关^[68],说明林木的径级结构对准确预测原木生物量与碳储量具有重要作用。小兴安岭谷地云冷杉林中 CWD 碳储量与林分平均胸径、最大胸径以及胸高断面积都呈显著负相关关系,而与林分密度、多样性指数相关性不显著^[38]。不同林分密度湿地松人工林 CWD 碳储量与地上植被碳储量一样都是随林分密度的增大而增加^[69]。目前,关于森林 CWD 碳储量与林分因子、立地指标和群落结构之间的关系研究还较为少见,有待更为广泛与深入的研究。天然林与人工林相比,多为异龄林,结构更复杂^[70, 71],林分环境条件(温度、湿度、光照、水分等)差异较大,故 CWD 碳储量特征也存在差异。通常情况下,未经干扰的天然林 CWD 碳密度高于次生林和人工林^[72]。江西省典型森林生态系统中天然针叶林倒木碳储量($(0.682 \pm 0.09) \text{ Mg/hm}^2$)显著高于人工针叶林($(0.289 \pm 0.07) \text{ Mg/hm}^2$)^[44]。哀牢山中山湿性常绿阔叶原生林碳储量是次生林的将近 6 倍^[73]。但也有研究指出,人工林由于树种单一使得林分结构更加不稳定,所以在生长过程中容易产生更多的 CWD,从而使得人工林 CWD 碳储量高于天然林^[61]。

3.7 气候变化与 CWD 碳储量关系研究

近年来,国内外学者关注比较多的是森林凋落物的分解过程对土壤碳库的影响。气候变暖能够改变地表水热条件,干燥的环境条件将不利于地表凋落物的淋溶和分解过程,加上 CO_2 浓度升高,凋落物 C/N 比上升,凋落物的分解速率减慢,导致更多的凋落物积累林地表层,结果可能使土壤碳储量增加^[6]。而 CWD 较其他类型凋落物而言可以承载更高的微生物多样性和丰富度,如果 CWD 分解对气候变化确实存在响应的话,那么在森林生态系统中保留一定数量的 CWD 将有利于减缓大气 CO_2 浓度升高。但与此同时,气候变暖能提高分解者的数量与活性,改善分解者群落结构,进而加速凋落物的分解碳周转进程^[2]。而且土壤温度升高还可促进土壤氮矿化、酶活性等多种物理、化学过程,从而促进凋落物的分解与周转^[74]。此外,气候变暖对植物凋落物基质质量也有一定的影响,可通过改变凋落物难分解和易分解组分的比例而调控其整个分解过程,间接影响凋落物分解向土壤有机碳输入过程^[75]。那么气候变化究竟能否改变森林生态系统中 CWD 的碳源或碳汇属性,将取决于增温导致的碳固定量与碳释放量之间的平衡。已有研究指出,随年均温度上升,CWD 分解速率的增加快于其形成过程,所以 CWD 碳储量随年均温度的增加呈下降趋势^[19],与最高温度呈负相关关系^[25]。而 Song 等人预测,由于气温升高和大气氮沉降使得净初级生产力显著提高,到 2090 年美国东南部的森林生态系统碳储量将增加 16%—35%,且主要储存在活立木与 CWD 中^[20]。此外,由于气温升高往往与区域气候变化有关,所以森林 CWD 碳储量与气候区域也有关系。美国森林生态系统中 CWD 碳储量最高的是夏季凉爽地区,最低的则是干旱的沙漠/草原或温带湿润地区,且与区域内有效水分呈正相关^[25]。

此外,森林火灾、飓风、冰雪灾害、病虫害等自然和人为干扰事件在空间和时间上发生的不规律性,也会造成不同森林生态系统之间及各生态系统内部 CWD 碳储量存在较高的空间异质性^[76]。在中高纬度地区,冰雪天气、大风、病虫害等自然干扰因素通常会引起大量树木死亡,加上寒冷的气候条件使得 CWD 分解缓慢,从而导致中高纬度森林往往存在大量的 CWD 及较高的碳储量^[77]。在火干扰下大兴安岭地区死木质残体碳储量变化差异显著,在轻度火干扰下枯立木、倒木、树桩碳储量的空间变异性较高,在重度火干扰下其结果相反^[78]。广东省典型针叶林马尾松林与杉木林中 CWD 碳储量在轻度火干扰后降低幅度最小,而在重度火干扰后降低幅度最大^[79]。康加雷河漫滩平原森林是非常重要的碳库,CWD 碳储量在 $10.40\text{—}23.70 \text{ Mg/hm}^2$ 之间,占地上碳储量的 2.8%—7.0%^[80]。虽然该地区木材周转速度较快,但死木质残体碳储量较高且存在较强的空间变异性,这主要是由于飓风、强雷暴等恶劣天气事件的周期性扰动导致的。然而由于平均气温升高、区域气候变化以及野生动物在觅食过程中经常会将腐烂的木质残体粉碎,可能也会加快木质残体的分解。所以,复杂的环境因素为计算未来森林 CWD 碳汇潜力带来了困难与挑战。

4 CWD 碳储量计测方法研究

目前,在准确评估所有森林碳储量的森林清查项目中,对 CWD 的监测日益增加^[58, 81],对 CWD 碳储量的

量化也越来越被重视。全球大多数国家都已经开展了关于各种森林类型与气候环境下的 CWD 碳储量调查,但上升到国家尺度上的仅有美国、日本、俄罗斯等少数国家^[25, 82]。在森林资源清查的情况下,CWD 碳储量估计方法主要包括两大类:一类是基于经验测量的模型,另一类是使用各种基于蒙特卡洛模拟直接从简单测量中进行估计的方法^[6]。前者已被广泛接受与应用,后者则应用较少。传统的 CWD 碳储量计算方法是以其生物量为基础^[40],根据调查测量的直径和长度计算不同存在形式 CWD 的体积,乘以相应的木材密度获得 CWD 生物量,然后乘以其相应的碳浓度(即生物量碳转换系数或碳含量转换因子)从而得到 CWD 总的碳储量^[25]。

4.1 CWD 调查方法

已有文献中,对森林中 CWD 的取样方法主要包括固定样地法、样条法、直线交叉采样、机载激光扫描法等。固定样地法是对研究森林属性进行采样的最简单、最常用的方法^[83],对枯立木与倒木都适用,国内学者普遍采用该方法,按照相邻网格法对 CWD 进行取样调查^[65, 84]。但由于在许多森林生态系统中枯立木的相对稀缺性,使得该方法对于估算枯立木的体积或碳含量并不是最有效的,可能存在较高的采样误差。所以对枯立木进行采样时,一般采用改进的水平线采样法,该方法是在使用沿线的角度规进行水平线采样的基础上,允许使用更长的线长与调整合理的规范角度,从而降低了 CWD 未被检测到的风险^[6]。此外,n-tree 取样法也被成功用于枯立木取样,主要是通过测量距离样地中心最近的 n 棵树来进行采样,但缺少保证的无偏估计方程^[85]。对于倒木的取样,也常使用固定样地法^[86],取圆形或者方形地块,但费用高且耗时长。另一种应用比较广泛的是截线取样(Line-intersect sampling,即 LIS)技术^[87](或线截抽样法),该技术是基于一个没有宽度的长方形地块(即一条直线)理论,主要用于对森林中伐木残留物进行采样,也可快速量化森林燃料负荷以评估火灾风险,已在林业领域成功应用多年^[80]。LIS 技术通常是在采用点设置一个等边三角形,只将与三条边相截的所有 CWD 作为调查对象,该方法省时、可靠、效率高,且边长(或样线)越长则精度越高^[17]。LIS 技术已被学者逐渐应用于对 CWD 体积、生物量与碳储量的计算^[25, 88],但该方法在国内则较少使用。

4.2 CWD 体积估算方法

对体积的精确估计,是准确计算生物量与碳储量的基础。实际应用中,计算 CWD 体积一般需要已知其长度、大头直径(基径)和小头直径^[89],通常将倒木视为圆台体模型,将枯立木视为圆锥体模型。比较常用的是 Smalian 和 Huber 的公式,前者主要用于计算倒木体积^[89],后者主要用于计算枯立木体积,且在 Huber 体积公式中用的是胸径而非平均直径或中央直径^[90]。李佳欣在计算 CWD 体积时考虑了径级的影响^[91],对于根桩体积的计算比较常用的是 Rubino 等提出的公式^[92],具体公式见表 2。但并非所有的 CWD 体积公式都需要端头直径^[80, 88],LIS 技术认为与线条相交的每个倒木的体积与样品区域的总体积有关,所以 LIS 样本主要是根据截线相交处的 CWD 直径对基于单位面积的 CWD 体积^[87]进行估计,比较有代表性的分别是 Warren and Olsen、Van Wagner 与 DeVries 提出的体积计算公式,具体公式亦列表 2 中。Warren 等在公式中假设倒木是正圆锥体的一部分,要求已知沿着样带 CWD 交叉点的数量和样地中倒木的平均直径估计值,需要进行单独的现场测试来评估这些特定地点的 CWD 直径^[87]。Van Wagner 等提出了另一种方法,公式中要求测量每根倒木的直径,不需要进行最初的现场测试,允许倒木体积随单个倒木维度的变化而变化^[93]。但公式中假设所有倒木都是圆柱体,截面直径代表倒木的中点,该方法已被广泛用于西北地区 CWD 体积的估算。de Vries 从数学角度单纯的对 Van Wagner 等的单位面积公式进行了修正和推广^[94],允许计算任何属性,包括 CWD 的数量、体积、生物量、覆盖率、长度、碳储量^[95]或每根倒木上的野生动物巢穴的数量等,使公式更易于理解与应用,这也是 LIS 技术在诸多学科领域中得到广泛运用的原因之一。Campbell 等提出的 CWD 体积公式考虑了空心度和坍塌率的影响,结果表明空心度对体积的影响可以忽略,而如果没有考虑坍塌率则会使 CWD 平均体积的估计值增大 9%^[96]。而国内学者王兵等在总结前人经验的基础上也提出了基于线截法的单位面积 CWD 体积公式^[97],该公式与 Van Wagner 的公式类似。随着计算机在林业领域的不断渗透与广泛应用,已有学者基于遥感技术、无人机图像以及机器学习算法等研究大尺度范围内的 CWD 数量、体积以及碳储量等^[98]。Queiroz 等提出使用光学图像和从多光谱航空 LiDAR 获得的冠层下植被指数层获取 CWD 体积图,从

而利用随机森林算法建立 CWD 体积预测模型,该方法与单独使用光学图像分析相比,均方根误差降低 12%,预测精度大大提高^[99],这在树冠覆盖下准确监测 CWD 提供了新视角。

表 2 CWD 体积公式

Table 2 Equations to estimate the volume of CWD

体积类别 Volume category	体积公式 Volume formula	取样方法 Sampling method	来源 References
单个 CWD 体积公式 Volume of individual pieces	$V_{\text{CWD}} = \frac{(d_s^2 + d_l^2 + d^2) \cdot l \pi}{32}$ $V_{\text{log}} = \frac{(d_s^2 + d_l^2) \cdot \pi l}{8}$ $V_{\text{snags}} = \frac{\pi \text{DBH}^2}{4} \times l \times f$ $V_{\text{stumps}} = (d_s^2 + d_s d_l + d_l^2) \times l \times \frac{\pi}{3}$	固定样地法	[91] [89] [52, 90] [92]
单位面积 CWD 体积公式 Per-unit-area volume	$V_{\text{perhectare}} = \pi^2 \sum_{i=1}^n \frac{D_i^2}{8L} \times 10000$ $\begin{cases} V_{\text{perhectare}} = \frac{\pi}{2L} \sum_{i=1}^n V_i / l_i \times 10000 \\ V_i = \frac{(d_{is}^2 + d_{il}^2) \cdot \pi l_i}{8} \end{cases}$ $V_{\text{perhectare}} = \frac{\pi^2}{8L} \sum_{i=1}^n (D_i^2 - DH_i^2) CR_i$ $V_{\text{perhectare}} = \frac{\pi^2}{8L'} \sum_{i=1}^n D_i^2 l_i$	截线取样技术	[93] [88, 94] [96] [97]

V_{CWD} 为单个 CWD 体积(m^3), V_{log} 为倒木体积(m^3), V_{snags} 为枯立木体积(m^3), V_{stumps} 为根桩体积(m^3), $V_{\text{perhectare}}$ 为每公顷 CWD 总体积(m^3/hm^2), V_i 为第 i 个 CWD 体积, d_s 为小头直径(m), d_l 为大头直径(m), d 为径级, l 为 CWD 长度或高度(枯立木和根桩)(m), DBH 为胸径, f 为形数, L 为样地中所有截线的总长度, L' 为样线长度即等边三角形的边长, l_i 为第 i 个与样线相截的 CWD 的长度或高度(m), D_i 为与线条相截处的 CWD 直径, DH_i 为与线条相截处的 CWD 的空心直径, CR_i 为与线条相截处的 CWD 的坍塌率

4.3 CWD 碳浓度估计

碳浓度值的确定对提高 CWD 碳储量的估计精度和规模也至关重要,深入理解 CWD 中碳浓度的变化可以提高对 CWD 中碳储量估计的准确性^[100]。CWD 碳浓度(含碳率)一般通过假设得到,目前许多研究假设所有木本植物 CWD 的碳浓度为 50%^[37],且与分解速率与腐烂等级无关^[101]。Moreira 等指出通过衰变分类来评估木材密度和碳浓度可以解决 CWD 碳计量的不确定性^[49]。而由于物种特有的凋落物质量和土壤因子(如水分周期)的作用,使得 CWD 碳浓度在不同的植物群落中可能会有显著差异^[80, 102],并且在分解过程中发生变化^[103]。IPCC(2006)提出,在缺乏热带雨林特有数据的情况下,热带雨林中的 CWD 的生物量碳转换系数应为 47%。Birdsey 提供了软木(52.1%)和硬木(49.1%)的平均碳转换因子^[104]。美国康加雷河的漫滩平原森林 CWD 平均碳浓度介于 43.0%—48.7%之间^[80]。国内学者在计算 CWD 碳储量过程中,大多是通过在固定样地内对所有 CWD 进行每木检尺并取样,然后测量得到每个样品含碳率,进而求得样地内 CWD 的总碳储量。我国森林生态系统中 CWD 平均碳含量介于 44%—54%之间^[18, 51, 72],不同林型、不同 CWD 组分、不同腐烂等级的 CWD 含碳率往往存在显著差异,即使是相同林型,采用的取样方法与测量方法不一样,所得到的结果也不尽相同^[40, 42]。通常情况下,针叶树种 CWD 含碳率与阔叶树种比起来相对较低^[41],CWD 含碳率往往随林龄的增加而增加^[54],随腐烂等级的增加而下降^[32],且下降速率因腐烂等级和树种而不同^[51]。CWD 含碳率与分解等级之所以呈负相关,一方面可能是由于随腐解等级的升高 CWD 密度会持续下降^[29, 50],另一方面可能是高等级腐烂的 CWD 与土壤混合使灰分大量增加导致的^[103]。然而在美国北方硬木林中,CWD 碳浓度随腐烂等级呈现先上升后下降的趋势,在腐烂等级Ⅲ中碳浓度最高,为 49.89%^[29]。此外,由于腐烂等级本身带有主观因素,所以对 CWD 密度和碳浓度的计算难免存在偏差。因此,通过这种以测量数据为基础计算 CWD 碳储量的方法,往往需要持续的观测与重新测量成本,且计算结果的准确性也有待商榷。

近年来,国内外发展了多种森林碳计量方法,实现了多尺度的森林碳储量估算^[4, 105]。除了传统的基于生物量的 CWD 碳储量估算方法^[65]外,随着人工智能技术的发展,机器学习算法也为森林碳计量提供了一种新的手段^[106-108]。目前,人工神经网络(ANN)、增强回归树(BRT)、多元自适应回归样条(MARS)、支持向量机(SVM)以及决策树(CART)等方法都已被用于森林生物量以及碳储量的估计^[109-112],但机器学习算法在碳计量中的应用尚处于初级阶段,尤其是在 CWD 碳计量中的应用更是少见。Razakamanarivo 等基于马达加斯加岛中部高地 41 块红桉(*Eucalyptus robusta*)人工林样地,发现 BRT 模型对地上(74%)和地下(85%)碳储量的解释率远远高于一元线性模型、多元线性模型^[74]。Chojnacky 等基于缅因州 2491 块固定样地数据,采用 CART、MARS 方法构建影响倒木生物量模型,发现林分断面积、生物量、枯立木数量和伐桩数量都是预测倒木生物量的重要变量^[109]。森林生长是一个复杂的非线性过程,它受到遗传、气候、立地、竞争以及干扰等多方面因素及其交互作用的影响,往往不满足数据独立、正态分布和方差齐性等性质。而机器学习方法则对输入数据的分布形式没有假设前提,能够很好地处理因变量和自变量之间复杂的关系,更强调数据探索和问题本身,深度挖掘数据中有价值的信息^[107],这为大尺度范围 CWD 体积与碳储量研究提供了新的思路与方法。

5 研究展望

CWD 碳库连接着地上植被生物量碳库与土壤碳库,对全球森林生态系统碳循环与碳计量的研究更是发挥着举足轻重的作用。目前,对 CWD 碳储量方面的研究虽然已经取得了较丰硕的成果,但国内外学者对 CWD 碳储量的研究仍处于初级阶段,主要集中于探讨不同树种、不同林龄、不同腐解等级、不同海拔、不同组分的森林 CWD 碳储量分布特征以及小尺度下林分因子或外界干扰对 CWD 碳储量的影响,CWD 碳储量的计算方法普遍采用传统的“生物量-碳浓度法”。基于此,未来该领域亟待深入开展的研究方向为:

(1)拓展研究尺度,建立 CWD 碳储量长期观测体系。美国农业部林业局的森林清查与分析(FIA)项目已将 CWD 纳入调查范围,并对全国 CWD 进行了量化与分布格局分析。而我国 CWD 碳储量的研究与国外相比依然处于初级阶段,目前对 CWD 碳储量的研究大都局限于某种单一的森林类型,或是基于某一地区森林生态系统不同林型、不同林龄以及不同立地条件下 CWD 碳储量差异的研究,而对于更大尺度范围内 CWD 碳储量的研究则较少。研究过程中普遍采用以空间代替时间的方式研究不同演替阶段森林生态系统中 CWD 碳储量,观测时间往往较短,大都未进行长期取样。今后应当不断拓展研究尺度,在已有固定样地基础上,依托中国森林生物多样性监测网络等平台不断补充更多新的样地,适当建立观测站进行长期观测与分解研究,获取连续的时间序列观测数据,从而研究不同森林类型、不同年龄 CWD 碳储量的长期变化及其空间分配格局。同时,还需要制定统一的取样调查方法和 CWD 直径标准,以便对不同地区不同森林类型的 CWD 碳储量进行对比分析。

(2)深入开展气候变化背景下不同森林生态系统 CWD 碳储量变化及响应机制研究。目前,对 CWD 碳储量的研究涉及到的森林类型不够全面,主要集中在寒温带针叶林和落叶阔叶林、季风常绿阔叶林、热带常绿阔叶林、热带雨林、亚热带常绿阔叶林、亚热带针阔混交林,而对中亚热带针叶林以及中亚热带针阔混交林的研究较少。且已有研究的关注点大都是 CWD 贮量或碳储量的分布特征与时空差异,而对不同林分因子、不同环境因素对 CWD 碳储量的影响机制的研究则还需进一步加强。全球气候变化对森林生态系统碳储量将会产生重要影响,目前国内外学者着力于模拟预测不同气候情境下森林植被碳储量与土壤有机碳储量的变化情况。已有研究表明,森林植被碳储量一般情况下与降水呈正相关,与气温呈负相关,且气温的影响占主导地位;土壤有机碳主要储存于 0—20cm 的土壤中,与气温和降水的关系同植被碳一样。但是,关于 CWD 碳储量对全球气候变化的响应研究则不多见。国外研究显示,一般情况下 CWD 碳储量随年均温度的升高而降低,与有效水分呈正相关关系,而有些研究则认为 CWD 碳储量与气温呈正相关关系^[20]。国内学者至今还尚未全面开展气候变化与 CWD 碳储量之间的关系研究,所以亟需填补国内在该领域研究的空白。在今后研究中,应更加注重探讨环境因子、林分因子等因素对 CWD 碳储量产生的作用与影响,通过生态过程模型模拟分析

全球气候变化背景下 CWD 碳储量的发展趋势及其对气候变化的响应机制。

(3)探索更加多元化的 CWD 碳储量计量方法。目前对 CWD 碳储量的研究主要是基于“样地调查-生物量估算-碳浓度测定-碳储量计算”的传统计量方法,在样地调查过程中,国外多采用截线取样技术,而国内大多采用的是固定样地调查法,对样地中的所有样品进行每木检尺。由于森林具有较大的空间变异性,在取样过程中往往无法保证每个样品都被采集到,相比之下线截法一定程度上能够降低 CWD 未被检测到的风险,但国内学者较少使用该方法。CWD 贮量的估算是传统碳储量计算方法的重要基础,主要取决于密度与体积,而 CWD 密度的测算主要通过样品干重除以样品体积得到,样品体积通过排水法得到,由于实验操作过程不规范或读数不精确等原因往往使得测量误差较大,从而使计算得到的 CWD 密度往往与实际值差异较大。有研究显示,木材密度是 CWD 碳储量最大的不确定性来源^[96],但已有研究较少对 CWD 密度的计算进行修正。CWD 体积的估算方法主要包括单位面积 CWD 体积和单个 CWD 体积,主要是基于传统测量数据进行计算,将倒木在分解过程中倒塌的原因及坍塌率考虑在内,可以提高对 CWD 体积和碳储量的估计精度。而随着高速大数据计算的问世,学者开始利用遥感、图像分析与机器学习算法来获取大尺度范围内的 CWD 数量与体积,这为大尺度范围 CWD 碳储量的计算提供了重要保障。现有研究在估计 CWD 碳浓度过程中,较少考虑其死亡原因,尤其是对于刚死亡不久的腐烂等级为 I、II 级的 CWD,其碳浓度会因死亡原因而有所差异。由此看来,探索更加多元化的 CWD 碳储量计量方法,提高 CWD 碳储量的估算精度是一项长期而艰巨的任务,而机器学习算法无疑为该领域提供了新的研究视角。机器学习算法在碳计量中的应用目前处于初级阶段,国内外学者已经开始纷纷尝试将其运用于植被碳储量的计量中,如何将其更好的应用于 CWD 碳储量的估算将是今后研究的重点与难点。

(4)深入探讨 CWD 碳库对土壤碳库与植被碳库的影响与作用机制。据估计,全球森林生态系统碳库中,44%的碳储存在地上植被中,45%的碳储存在土壤中,存储在 CWD 以及落叶等森林凋落物中的碳占 11%^[31]。但已有的关于森林生态系统碳储量的研究中,大部分直接忽视了 CWD 碳库,而有些考虑了 CWD 碳库的也只是分别计算了三个碳库的碳储量,却并未对三者之间的关系进行深入分析^[38]。CWD 主要来源于森林植被的自然枯死或意外死亡,CWD 的增加一定程度上会导致植被碳库的减少;而 CWD 碳库又是土壤碳库的重要来源,有助于对土壤积累有机碳。所以,CWD 碳库作为连接植被碳库与土壤碳库的重要纽带,究竟如何影响地上植被碳库与土壤碳库,究竟在森林生态系统碳循环中处于什么地位等问题仍有待进一步探索。同样地,土壤碳库、植被碳库以及其他人为或自然因素会对 CWD 碳库带来怎样的反馈也仍是未知数。因此,在准确估计 CWD 碳储量的基础上,有必要深入探讨 CWD 碳库对土壤碳库与植被碳库的影响及反馈机制,从而为支撑 CWD 碳库对全球碳循环的重要作用提供依据。

参考文献 (References):

- [1] 郭兆迪, 胡会峰, 李品, 李怒云, 方精云. 1977—2008 年中国森林生物量碳汇的时空变化. 中国科学: 生命科学, 2013, 43(5): 421-431.
- [2] Bradford J, Weishampel P, Smith M L, Kolka R, Birdsey R A, Ollinger S V, Ryan M G. Detrital carbon pools in temperate forests: magnitude and potential for landscape-scale assessment. Canadian Journal of Forest Research, 2009, 39(4): 802-813.
- [3] Bilous A, Matsala M, Radchenko V, Matiashuk R, Boyko S, Bilous S. Coarse woody debris in mature oak stands of Ukraine: carbon stock and decomposition features. Forestry Ideas, 2019, 25(1): 196-219.
- [4] Hu H F, Wang S P, Guo Z D, Xu B, Fang J Y. The stage-classified matrix models project a significant increase in biomass carbon stocks in China's forests between 2005 and 2050. Scientific Reports, 2015, 5(1): 11203.
- [5] 林宝平, 何宗明, 郜士垒, 桑昌鹏, 温秀萍, 林宇, 黄志群, 林思祖. 去除根系和凋落物对滨海沙地 3 种防护林土壤碳氮库的短期影响. 生态学报, 2017, 37(12): 4061-4071.
- [6] Russell M B, Fraver S, Aakala T, Gove J H, Woodall C W, D'Amato A W, Ducey M J. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review. Forest Ecology and Management, 2015, 350: 107-128.
- [7] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science,

- 2011, 333(6045): 988-993.
- [8] Barford C C, Wofsy S C, Goulden M L, Munger J W, Pyle E H, Urbanski S P, Hutrya L, Saleska S R, Fitzjarrald D, Moore K. Factors controlling long-and short-term sequestration of atmospheric CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, 2001, 294(5547): 1688-1691.
- [9] Moroni M T, Morris D M, Shaw C, Stokland J N, Harmon M E, Fenton N J, Merganičová K, Merganič J, Okabe K, Hagemann U. Buried wood: a common yet poorly documented form of deadwood. *Ecosystems*, 2015, 18(4): 605-628.
- [10] Sutfin N A, Wohl E E, Dwire K A. Banking carbon: a review of organic carbon storage and physical factors influencing retention in floodplains and riparian ecosystems. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2016, 41(1): 38-60.
- [11] Brovkin V, Van Bodegom P M, Kleinen T, Wirth C, Cornwell W K, Cornelissen J H C, Kattge J. Plant-driven variation in decomposition rates improves projections of global litter stock distribution. *Biogeosciences*, 2012, 9(1): 565-576.
- [12] 魏书精, 孙龙, 魏书威, 胡海清. 森林生态系统粗木质残体研究进展. *浙江农林大学学报*, 2013, 30(4): 585-598.
- [13] 赵嘉诚, 李海奎. 广东省森林死木碳库特征. *生态学报*, 2018, 38(2): 550-559.
- [14] Fukasawa Y, Katsumata S, Mori A S, Osono T, Takeda H. Accumulation and decay dynamics of coarse woody debris in a Japanese old-growth subalpine coniferous forest. *Ecological Research*, 2014, 29(2): 257-269.
- [15] Romero L M, Smith III T J, Fourqurean J W. Changes in mass and nutrient content of wood during decomposition in a south Florida mangrove forest. *Journal of Ecology*, 2005, 93(3): 618-631.
- [16] 管立娟, 赵鹏武, 周梅, 刘兵兵, 舒洋, 郭娇宇, 周立文. 森林粗木质残体国内外研究进展. *温带林业研究*, 2020, 3(4): 1-7, 11-11.
- [17] 袁杰, 侯琳, 张硕新. 森林粗木质残体研究进展. *西北林学院学报*, 2011, 26(4): 90-98.
- [18] 蔡慧颖, 邸雪颖, 金光泽. 小兴安岭谷地云冷杉林粗木质残体碳密度特征. *生态学报*, 2015, 35(24): 8194-8201.
- [19] Iwashita D K, Litton C M, Giardina C P. Coarse woody debris carbon storage across a mean annual temperature gradient in tropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management*, 2013, 291: 336-343.
- [20] Song X, Tian H Q, Xu X F, Hui D F, Chen G S, Sommers G, Marzen L, Liu M L. Projecting terrestrial carbon sequestration of the southeastern United States in the 21st century. *Ecosphere*, 2013, 4(7): 1-18.
- [21] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, Sollins P, Gregory S V, Lattin J D, Anderson N H, Cline S P, Aumen N G, Sedell J R, Lienkaemper G W, Cromack Jr K, Cummins K W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15: 133-302.
- [22] Cotrufo M F, Soong J L, Horton A J, Campbell E E, Haddix M L, Wall D H, Parton W J. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 2015, 8(10): 776-779.
- [23] 王顺忠, 谷会岩, 桑卫国. 粗木质残体贮量和分解进展. *生态学杂志*, 2014, 33(8): 2266-2273.
- [24] 何东进, 何小娟, 洪伟, 刘勇生, 卞莉莉, 覃德华, 游惠明. 森林生态系统粗死木质残体的研究进展. *林业科学研究*, 2009, 22(5): 715-721.
- [25] Woodall C W, Liknes G C. Relationships between forest fine and coarse woody debris carbon stocks across latitudinal gradients in the United States as an indicator of climate change effects. *Ecological Indicators*, 2008, 8(5): 686-690.
- [26] 吴志伟, 贺红土, 刘晓梅, 吴志丰, 梁宇, 张培峰, 李淑华, 宋国华, 王全波. 丰林自然保护区阔叶红松林粗木质残体研究. *生态科学*, 2011, 30(2): 150-155.
- [27] 闫恩荣, 王希华, 黄建军. 森林粗死木质残体的概念及其分类. *生态学报*, 2005, 25(1): 158-167.
- [28] 王飞. 兴安落叶松天然林碳密度与碳平衡研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [29] Gorgolewski A, Rudz P, Jones T, Basiliko N, Caspersen J. Assessing coarse woody debris nutrient dynamics in managed northern Hardwood forests using a matrix transition model. *Ecosystems*, 2020, 23(3): 541-554.
- [30] Harmon M E, Sexton J. Water balance of conifer logs in early stages of decomposition. *Plant and Soil*, 1995, 172(1): 141-152.
- [31] Moreira A B, Gregoire T G, do Couto H T Z. Wood density and carbon concentration of coarse woody debris in native forests, Brazil. *Forest Ecosystems*, 2019, 6(1): 18.
- [32] Carmona M R, Armesto J J, Aravena J C, Pérez C A. Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloé Island, Chile. *Forest Ecology and Management*, 2002, 164(1/3): 265-275.
- [33] Jomura M, Kominami Y, Tamai K, Miyama T, Goto Y, Dannoura M, Kanazawa Y. The carbon budget of coarse woody debris in a temperate broad-leaved secondary forest in Japan. *Tellus B*, 2007, 59(2): 211-222.
- [34] Yoon T K, Noh N J, Kim S, Han S, Son Y. Coarse woody debris respiration of Japanese red pine forests in Korea: controlling factors and contribution to the ecosystem carbon cycle. *Ecological Research*, 2015, 30(4): 723-734.
- [35] Pregitzer K S, Euskirchen E S. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology*, 2004, 10(12): 2052-2077.

- [36] Woodall C W. Carbon flux of down woody materials in forests of the North Central United States. *International Journal of Forestry Research*, 2010, 2010: 413703.
- [37] Fahey T J, Siccama T G, Driscoll C T, Likens G E, Campbell J, Johnson C E, Battles J J, Aber J D, Cole J J, Fisk M C, Groffman P M, Hamburg S P, Holmes R T, Schwarz P A, Yanai R D. The biogeochemistry of carbon at Hubbard Brook. *Biogeochemistry*, 2005, 75 (1): 109-176.
- [38] 蔡慧颖. 小兴安岭典型森林生态系统的碳储量与生产力[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
- [39] 刘妍妍, 金光泽, 黎如. 小兴安岭阔叶红松林粗木质残体的贮量特征//2010 中国科协年会第五分会场全球气候变化与碳汇林业学术研讨会优秀论文集. 福州: 中国林学会, 2010.
- [40] 吕晓涛. 西双版纳热带季节雨林碳储量的研究[D]. 昆明: 中国科学院研究生院(西双版纳热带植物园), 2006.
- [41] 马伟. 长白落叶松人工林生态系统碳密度测定与预估[D]. 北京: 北京林业大学, 2013.
- [42] 戚剑飞. 西双版纳石灰山季雨林碳储量及其分配特征[D]. 昆明: 中国科学院研究生院(西双版纳热带植物园), 2007.
- [43] 唐旭利, 周国逸. 南亚热带典型森林演替类型粗死木质残体贮量及其对碳循环的潜在影响. *植物生态学报*, 2005, 29(4): 559-568.
- [44] 吴春生. 江西典型森林生态系统倒木储量、数量特征及其生态效应研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2015.
- [45] 杨玉盛, 郭剑芬, 林鹏, 何宗明, 陈光水. 格氏栲天然林与人工林粗木质残体碳库及养分库. *林业科学*, 2005, 41(3): 7-11.
- [46] 周序力, 蔡琼, 熊心雨, 方文静, 朱剑霄, 朱江玲, 方精云, 吉成均. 贵州月亮山不同演替阶段亮叶水青冈林碳储量及其分配格局. *植物生态学报*, 2018, 42(7): 703-712.
- [47] Lee M, Kwon B, Kim S G, Yoon T K, Son Y, Yi M J. Coarse Woody Debris (CWD) respiration rates of *Larix kaempferi* and *Pinus rigida*: effects of decay class and physicochemical properties of CWD. *Journal of Korean Society of Forest Science*, 2019, 108(1): 40-49.
- [48] Craig M D, Grigg A H, Hobbs R J, Hardy G E S J. Does coarse woody debris density and volume influence the terrestrial vertebrate community in restored bauxite mines? *Forest Ecology and Management*, 2014, 318: 142-150.
- [49] Moreira A B, Gregoire T G, do Couto H T Z. Estimation of the volume, biomass and carbon content of coarse woody debris within two forest types in the State of São Paulo, Brazil. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2019, 92(3): 278-286.
- [50] Guo J F, Chen G S, Xie J S, Yang Z J, Yang Y S. Patterns of mass, carbon and nitrogen in coarse woody debris in five natural forests in southern China. *Annals of Forest Science*, 2014, 71(5): 585-594.
- [51] 曾掌权, 汪思龙, 张灿明, 吴子剑, 李锡泉, 罗佳. 中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段木质残体碳密度特征. *林业资源管理*, 2014, (2): 66-72, 109-109.
- [52] Wu Y Y, Liu L B, Guo C Z, Zhang Z H, Hu G, Ni J. Low carbon storage of woody debris in a karst forest in southwestern China. *Acta Geochimica*, 2019, 38(4): 576-586.
- [53] Eaton J M, Lawrence D. Woody debris stocks and fluxes during succession in a dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2006, 232(1/3): 46-55.
- [54] Li X D, Yi M J, Son Y, Park P S, Lee K H, Son Y M, Kim R H, Jeong M J. Biomass and carbon storage in an age-sequence of Korean Pine (*Pinus koraiensis*) Plantation Forests in Central Korea. *Journal of Plant Biology*, 2011, 54(1): 33-42.
- [55] Weedon J T, Cornwell W K, Cornelissen J H C, Zanne A E, Wirth C, Coomes D A. Global meta - analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecology Letters*, 2009, 12(1): 45-56.
- [56] Harmon M E, Bible K, Ryan M G, Shaw D C, Chen H, Klopatek J, Li X. Production, respiration, and overall carbon balance in an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga* forest ecosystem. *Ecosystems*, 2004, 7(5): 498-512.
- [57] Harmon M E, Ferrell W K, Franklin J F. Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests. *Science*, 1990, 247(4943): 699-702.
- [58] Zhu J X, Zhou X L, Fang W J, Xiong X Y, Zhu B, Ji C J, Fang J Y. Plant debris and its contribution to ecosystem carbon storage in successional *Larix gmelinii* forests in northeastern China. *Forests*, 2017, 8(6): 191.
- [59] 任毅华, 罗大庆, 周尧治, 方江平, 卢杰. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉原始林粗木质残体空间格局分析. *生态学报*, 2019, 39(21): 8048-8057.
- [60] 马豪霞, 任毅华, 侯磊, 王博文, 郑维列. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉林粗木质残体储量与倒木分解研究. *西北林学院学报*, 2016, 31(5): 68-73.
- [61] 赵嘉诚. 吉林省死木碳库动态[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2018.
- [62] Merganičová K, Merganič J. Coarse woody debris carbon stocks in natural spruce forests of Babia hora. *Journal of Forest Science*, 2010, 56(9): 397-405.
- [63] Kueppers L M, Southon J, Baer P, Harte J. Dead wood biomass and turnover time, measured by radiocarbon, along a subalpine elevation gradient. *Oecologia*, 2004, 141(4): 641-651.

- [64] 何小娟. 天宝岩 3 种典型森林类型粗死木质残体生态学特征研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2009.
- [65] 郑关关. 灵石山常绿次生林木质残体的组成、碳储量及其分解[D]. 福州: 福建农林大学, 2009.
- [66] Yang F F, Li Y L, Zhou G Y, Wenigmann K O, Zhang D Q, Wenigmann M, Liu S Z, Zhang Q M. Dynamics of coarse woody debris and decomposition rates in an old-growth forest in lower tropical China. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(8): 1666-1672.
- [67] 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(11): 1567-1572.
- [68] 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(5/6): 1906-1914.
- [69] 方晰, 田大伦, 项文化, 蔡宝玉. 不同密度湿地松人工林中碳的积累与分配. *浙江林学院学报*, 2003, 20(4): 374-379.
- [70] Hanula J L, Ulyshen M D, Wade D D. Impacts of prescribed fire frequency on coarse woody debris volume, decomposition and termite activity in the longleaf pine flatwoods of Florida. *Forests*, 2012, 3(2): 317-331.
- [71] Ranius T, Caruso A, Jonsell M, Juutinen A, Thor G, Rudolphi J. Dead wood creation to compensate for habitat loss from intensive forestry. *Biological Conservation*, 2014, 169: 277-284.
- [72] 杨礼攀, 刘文耀, 杨国平, 马文章, 李达文. 哀牢山湿性常绿阔叶林和次生林木质残体的组成与碳贮量. *应用生态学报*, 2007, 18(10): 2153-2159.
- [73] 刘文耀, 谢寿昌, 谢克金, 杨国平. 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.
- [74] Razakamanarivo R H, Grinand C, Razafindrakoto M A, Bernoux M, Albrecht A. Mapping organic carbon stocks in eucalyptus plantations of the central highlands of Madagascar: a multiple regression approach. *Geoderma*, 2011, 162(3/4): 335-346.
- [75] 马志良, 赵文强. 植物群落向土壤有机碳输入及其对气候变暖的响应研究进展. *生态学杂志*, 2020, 39(1): 270-281.
- [76] Gough C M, Vogel C S, Kazanski C, Nagel L, Flower C E, Curtis P S. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, 244(1/3): 60-67.
- [77] 贺旭东. 万木林常绿阔叶林粗木质残体碳库及其呼吸通量研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2010.
- [78] 杨达, 贺红士, 吴志伟, 梁宇, 黄超, 罗旭, 肖江涛, 张庆龙. 火干扰对大兴安岭呼中林区地上死木质残体碳储量的影响. *应用生态学报*, 2015, 26(2): 331-339.
- [79] 胡海清, 罗斯生, 罗碧珍, 魏书精, 李小川, 王振师, 吴泽鹏, 周宇飞, 刘菲. 林火干扰对广东省 2 种典型针叶林森林生物碳密度的影响. *林业科学研究*, 2020, 33(1): 19-27.
- [80] Ricker M C, Blosser G D, Conner W H, Lockaby B G. Wood biomass and carbon pools within a floodplain forest of the Congaree River, South Carolina, USA. *Wetlands*, 2019, 39(5): 1003-1013.
- [81] Kimberley M O, Beets P N, Paul T S H. Comparison of measured and modelled change in coarse woody debris carbon stocks in New Zealand's natural forest. *Forest Ecology and Management*, 2019, 434: 18-28.
- [82] Ugawa S, Takahashi M, Morisada K, Takeuchi M, Matsuura Y, Yoshinaga S, Araki M, Tanaka N, Ikeda S, Miura S, Ishizuka S, Kobayashi M, Inagaki M, Imai A, Nanko K, Hashimoto S, Aizawa S, Hirai K, Okamoto T, Mizoguchi T, Torii A, Sakai H, Ohnuki Y, Kaneko S. Carbon stocks of dead wood, litter, and soil in the forest sector of Japan: general description of the National Forest Soil Carbon Inventory. *Bulletin of FFPRI*, 2012, 11(4): 207-221.
- [83] Gregoire T G, Valentine H T. *Sampling Strategies for Natural Resources and the Environment*. Boca Raton: CRC Press, 2008.
- [84] 李翺然. 天山雪岭云杉林粗木质残体储量特征及其环境解释[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2019.
- [85] Kenning R S, Ducey M J, Brissette J C, Gove J H. Field efficiency and bias of snag inventory methods. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35(12): 2900-2910.
- [86] Gove J H, van Deusen P C. On fixed-area plot sampling for downed coarse woody debris. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2011, 84(2): 109-117.
- [87] Warren W G, Olsen P F. A line intersect technique for assessing logging waste. *Forest Science*, 1964, 10(3): 267-276.
- [88] Waddell K L. Sampling coarse woody debris for multiple attributes in extensive resource inventories. *Ecological Indicators*, 2002, 1(3): 139-153.
- [89] Husch B, Beers T W, Kershaw Jr J A. *Forest Mensuration*. Hoboken: John Wiley & Sons, 2003.
- [90] Filho A F, Machado S A, Carneiro M R A. Testing accuracy of log volume calculation procedures against water displacement techniques (xylometer). *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(6): 990-997.
- [91] 李佳欣. 大兴安岭兴安落叶松林粗木质残体特征研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
- [92] Rubino D L, McCarthy B C. Evaluation of coarse woody debris and forest vegetation across topographic gradients in a southern Ohio forest. *Forest Ecology & Management*, 2003, 183(1-3): 221-238.
- [93] Van Wagner C E. The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest Science*, 1968, 14(1): 20-26.

- [94] de Vries P G. A General Theory on Line Intersect Sampling with Application to Logging Residue Inventory. Wageningen: Wageningen University, 1973.
- [95] Wohl E, Polvi L E, Cadol D. Wood distribution along streams draining old-growth floodplain forests in Congaree National Park, South Carolina, USA. *Geomorphology*, 2011, 126(1/2): 108-120.
- [96] Campbell J L, Green M B, Yanai R D, Woodall C W, Fraver S, Harmon M E, Hatfield M A, Barnett C J, See C R, Domke G M. Estimating uncertainty in the volume and carbon storage of downed coarse woody debris. *Ecological Applications*, 2019, 29(2): e01844.
- [97] Wang B, Niu X, Wei W J. National forest ecosystem inventory system of China: methodology and applications. *Forests*, 2020, 11(7): 732.
- [98] Lopes Queiroz G, McDermid G J, Castilla G, Linke J, Rahman M M. Mapping coarse woody debris with random forest classification of centimetric aerial imagery. *Forests*, 2019, 10(6): 471.
- [99] Queiroz G L, McDermid G J, Linke J, Hopkinson C, Kariyeva J. Estimating coarse woody debris volume using image analysis and multispectral LiDAR. *Forests*, 2020, 11(2): 141.
- [100] Chao K J, Chen Y S, Song G Z M, Chang Y M, Sheue C R, Phillips O L, Hsieh C F. Carbon concentration declines with decay class in tropical forest woody debris. *Forest Ecology and Management*, 2017, 391: 75-85.
- [101] Mäkinen H, Hynynen J, Siitonen J, Sievänen R. Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. *Ecological Applications*, 2006, 16(5): 1865-1879.
- [102] Lamtom S H, Savidge R A. A reassessment of carbon content in wood: variation within and between 41 North American species. *Biomass and Bioenergy*, 2003, 25(4): 381-388.
- [103] Harmon M E, Fasth B, Woodall C W, Sexton J. Carbon concentration of standing and downed woody detritus: effects of tree taxa, decay class, position, and tissue type. *Forest Ecology and Management*, 2013, 291: 259-267.
- [104] Birdsey R A. Carbon storage and accumulation in United States forest ecosystems. Washington, DC: USDA, 1992.
- [105] 谢馨瑶, 李爱农, 新华安. 大尺度森林碳循环过程模拟模型综述. *生态学报*, 2018, 38(1): 41-54.
- [106] Liu Z L, Peng C H, Work T, Candau J N, DesRochers A, Kneeshaw D. Application of machine-learning methods in forest ecology: recent progress and future challenges. *Environmental Reviews*, 2018, 26(4): 339-350.
- [107] 雷相东. 机器学习算法在森林生长收获预估中的应用. *北京林业大学学报*, 2019, 41(12): 23-36.
- [108] 徐奇刚, 雷相东, 国红, 李海奎, 李玉堂. 基于多层感知机的长白落叶松人工林林分生物量模型. *北京林业大学学报*, 2019, 41(5): 97-107.
- [109] Chojnacky D C, Heath L S. Estimating down deadwood from FIA forest inventory variables in Maine. *Environmental Pollution*, 2002, 116(S1): S25-S30.
- [110] Lin D M, Anderson-Teixeira K J, Lai J S, Mi X C, Ren H B, Ma K P. Traits of dominant tree species predict local scale variation in forest aboveground and topsoil carbon stocks. *Plant and Soil*, 2016, 409(1/2): 435-446.
- [111] Reis L P, de Souza A L, dos Reis P C M, Mazzei L, Soares C P B, Torres C M M E, da Silva L F, Ruschel A R, Rêgo L J S, Leite H G. Estimation of mortality and survival of individual trees after harvesting wood using artificial neural networks in the amazon rain forest. *Ecological Engineering*, 2018, 112: 140-147.
- [112] Wu C S, Wang H K, Mo Q F, Zhang Z J, Huang G X, Kong F Q, Liu Y Q, Wang G G. Effects of elevated UV-B radiation and N deposition on the decomposition of coarse woody debris. *Science of the Total Environment*, 2019, 663: 170-176.