

森林生态系统粗死木质残体的研究进展

何东进, 何小娟, 洪伟, 刘勇生, 卞莉莉, 覃德华, 游惠明

(福建农林大学林学院, 福建 福州 350002)

摘要: 详细论述了粗死木质残体 (CWD) 的内涵及其分类系统, 对国内外粗死木质残体的研究动态进行了梳理与归纳, 并指出 CWD 的生态功能已引起国内外研究者的广泛重视, 特别是对 CWD 的贮量、分解量 (率)、养分贮量 (C、N 等)、动态变化过程及其特征、CWD 对森林生态系统的更新演替和生物多样性的保护功能、强大的水土保持功能 (抑制水土流失、改善土壤质地) 以及与水土保持相关的幼苗保育功能等方面都作了较多的论述和研究。

关键词: 森林生态系统; 粗死木质残体; 研究进展

中图分类号: S718.5 文献标识码: A

Research Progress of Coarse Woody Debris in Forest Ecosystems

HE Dong-jin, HE Xiao-juan, HONG Wei, LIU Yong-sheng, BIAN Li-li, QIN De-hua, YOU Huiming

(Forestry College of Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China)

Abstract Coarse woody debris (CWD) is an important structural and functional component of forest ecosystems and plays a key role in keeping the integrity of ecosystems. The concept of CWD and its classification system were specified, and the dynamics of the domestic and abroad study on CWD were sorted out and summarized. Besides, it was pointed out that the ecological functions of CWD had been attached great importance to by the researchers at home and abroad, especially those facets like the CWD storage, decomposition rate, nutrients storage (C and N, etc.), the process of dynamic change and its characteristics, the influence on the regeneration and succession of forest ecosystems and biodiversity protection, strong water and soil conservation functions of CWD (inhibiting water and soil loss, improving soil texture), and the function of seedling nursing relative to water and soil conservation were presented and studied.

Key words forest ecosystem; coarse woody debris (CWD); research progress

“粗死木质残体 (Coarse Woody Debris, CWD)”这一术语, 又称作粗死木质物, 由 Sollins^[1] 于 1982 年首先正式提出。粗死木质残体是森林生态系统中重要的结构性和功能性组成要素, 在保持森林生态系统的完整性方面扮演着重要的角色^[2-3], 是当前森林生态系统研究中的重要内容^[4], 近年来越来越受到国内外学者的重视^[5-18]。特别是美国、加拿大、欧洲等一些国家, 是较早开始该领域研究并推动其发展的主要国家^[19-25]。此外, 巴西、智利、新西兰、澳大利亚、马来西亚、韩国、日本等国也有关于粗

死木质残体的研究^[26-35]。在国际潮流的影响下, 20 世纪 80 年代我国学者才开始对粗死木质残体进行研究。20 多年来, 除了有关综述文献外^[3-4, 36-37], 不少学者还对长白山、大兴安岭、武夷山、秦岭、哀牢山、西藏色季拉山等地进行了研究, 主要针对暗针叶林^[38-39]、阔叶红松 (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) 林^[40-43]、红松针阔混交林^[44-45]、冷杉 (*Abies fabri* (Mast.) Craib) 林^[6-7, 46] 等温带森林, 寒温带落叶松 (*Larix gm elini* (Rupr.) Rupr.) 林^[47] 以及西南湿性常绿阔叶林^[48]、季风常绿阔叶林^[5, 9, 11, 49-50] 和武夷

收稿日期: 2008-12-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30870435), 福建省自然科学基金项目 (2008J0116)

作者简介: 何东进 (1969-), 男, 教授、博士生导师, 主要从事森林生态学与景观生态学研究, E-mail: hjdjl009@126.com

山甜槠 (*Castanopsis eyrei* (Champ ex Benth) Tutch) 林^[51]等热带亚热带森林。国内对粗死木质残体的研究主要见于天然林生态系统,而对人工生态系统中粗死木质残体的研究仅见于杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb) Hook) 林^[52]。

1 粗死木质残体 (CWD) 的内涵

长期以来,不同的学者对粗死木质残体下的定义不同,通常是根据自己的科研需要以及所研究的生态系统确定^[53-63]。最初是根据直径大小特征来定义粗死木质残体^[54]。Hamon^[22]将 CWD 定义为直径 ≥ 2.5 cm 的死木质物; McCarthy 等^[60]将 CWD 定义为直径 > 2.5 cm 的枯倒树干; Sturtevant 等^[61]在研究粗死木质残体与年龄、林分结构和干扰的相关关系时将直径 > 7.6 cm 的倒木当作 CWD; Sippoh 等^[62]将胸径 > 1 cm 的所有死木质物以及直径 > 5 cm 的倒木定义为 CWD; Santiago^[64]采用直径 ≥ 5 cm 的标准对夏威夷森林中粗死木质残体和植物幼苗定居之间的关系进行研究; Shawn 等^[65]在研究美国 Marine 地区的林隙干扰和粗死木质残体动态时则采用 ≥ 9.5 cm 的标准; Motta 等^[55]将 CWD 的直径定为 > 7 cm; 其他学者如 Jonsson^[59]则将 CWD 直径确定为 > 15 cm; Muller^[58]等将其直径定义为 > 20 cm; 而 Bringham 等^[6]将 CWD 直径定义为 > 25 cm。我国学者多采用 Hamon 的标准,也有学者提出新的标准,但都没被广泛采用^[10]。

20 世纪 90 年代以来, CWD 的概念及相关标准被进一步统一和完善,如将原来定义的“直径 ≥ 2.5 cm 调整为 ≥ 10 cm,即粗死木质残体 (CWD)”改为“粗头直径 ≥ 10 cm,长度 ≥ 1 m 的死木质物”为粗死木质残体,而将“ 1 cm \leq 直径 < 10 cm 的死木质物”定义为细木质残体。自 CWD 的直径大小重新界定后,很多研究都采用了此标准^[56-57,66],但是,我国在这些方面还没有完全与国际接轨,仍有学者采用其他标准^[5,9,11]。除直径标准外, CWD 所包含的内容也存在差异。通常,人们把枯立木、倒木和大枯枝作为 CWD 的主体内容,但 Lear^[67]将 CWD 界定为:枯立木、倒木以及腐烂着的大根。

随着对 CWD 研究的不断深入,森林粗死木质残体有了新的划分依据,其中最为通用的是 Hamon 标准^[68]和后期的 LTER 标准^[69],即直径 ≥ 10 cm 的死木质残体为粗死木质残体 (CWD), 1 cm \leq 直径 < 10 cm 的死木质物为细木质残体,直径 < 1 cm 的为凋落

物;而且,根据 CWD 在群落中所表现的状态和长度还可以将其进一步细分为:枯立木、倒木、树桩、大枯枝和粗根残体 (CRD),其中枯立木是指倾斜度 (偏离垂直方向)不超过 45° ,粗头直径 ≥ 10 cm 的粗死木质残体,其长度通常大于 1 m;而倾斜度超过 45° 的为倒木;对于粗头直径 ≥ 10 cm,长度却小于 1 m 的死木质残体则定义为树桩^[10]。新的 CWD 概念对其内容、功能和分解动态特征进行了完善与补充,明确了森林 CWD 的内容除了包括枯立木、倒木和大枯枝外,还包括树桩、地下粗根等,因为这些树桩和地下粗根的生物量往往达到整个枯死木的 20% 以上,而且其缓慢分解对于保持林分的养分等具有重要意义^[52-53]。闫恩荣等^[10]在前人研究基础上,并综合考虑 CWD 的形态特征、分解状况以及功能等条件下将 CWD 定义为:完好的和处于不同腐解时期的直径 (通常指粗头部分) ≥ 10 cm,长度 ≥ 1 m 的倒木、枯立木、大凋落枝,以及直径 ≥ 10 cm,长度 < 1 m 的根桩和直径 > 1 cm 的地下粗根残体。

2 粗死木质残体 (CWD) 等级分类体系

迄今为止,粗死木质残体 (CWD) 等级分类体系几经修改。Togel 于 1972 年提出了倒木腐烂 5 级分类系统后, Maser^[70]、Sollins^[11]和 Spies^[71]等学者进行了发展和完善,提出了相应的倒木腐解等级分类系统,这些不同分类系统所采用的形态特征都不一样。例如: Sollins 提出了 3 级腐解分类系统: I 级为死亡 2 ~ 3 a 树干、树皮和侧枝仍完整; II 级为侧枝完全脱落、树皮已脱落或易剥离、木质部外层开始分解; III 级为木质部内外均已分解并瘫陷于林地。Steward^[72]依据粗死木质结构将其分为 I 级结构完整 (倒木能够支撑自己的质量,有轻微腐解迹象)、II 级结构疏松 (边材已经分解,心材仍然完好)、III 级腐解后期 (边材和心材都已腐解) 的 3 级分类系统。Lee^[73]和 Pedlar^[74]提出的 3 级分类系统中将大于 75% 的木质仍然坚硬且大部分树皮完整的定为 I 级; 25% ~ 75% 的木质变软,部分树皮消失,但还保持完整的形状的定为 II 级; 将大于 75% 的木质变软,树皮大部分消失,并且倒木结构不存在的确定为 III 级。此外, Shawn^[65]在研究林隙干扰后 CWD 的动态时还提出了 4 级腐解分类系统,不过该分类系统只是将 5 级中的 IV 和 V 级进行了合并。

各类分类系统中, 5 级分类系统应用最广泛、最

典型^[10],但是,那些分类系统都是针对倒木的腐解状况,而新的 CWD 概念中, CWD 还包括枯立木、倒木、树桩和地下粗根。因此,选择指标时,不仅要考虑 CWD 的形态特征,还得考虑其可操作性。Rouvinen^[75]提出了一种具有可操作性强的全新 5 级分类系统,该分类系统可以利用一些简单工具在野外直接辨别 CWD 的腐解程度,方法是:被调查的枯死木死亡不足 1 年,新生木质体仍保持新鲜的为 I 级;新生木质体开始腐解且刀片可刺进数毫米的为 II 级;刀片可刺进将近 2 cm 的为 III 级;刀片可刺进 2 ~ 5 cm 为 IV 级;可以任意刺穿木质体的为 V 级。闫恩荣等^[10]针对这些内容对倒木、枯立木、树桩按照 5 级腐解等级进行划分整理。

3 粗死木质残体 (CWD) 研究进展

综合国外有关对森林生态系统粗死木质残体的研究,可以将其分为 3 个阶段,分别是分散研究的初始阶段、注重生态功能研究的逐步发展阶段以及系统全面研究阶段。

3.1 分散研究阶段 (19 世纪末—20 世纪 80 年代)

国外对森林生态系统粗死木质残体的研究开始得较早,且主要见于美国、加拿大和欧洲的一些国家。19 世纪后期至 20 世纪初,森林生态系统粗死木质残体的研究往往与森林昆虫研究联系在一起。例如,在美国西部的森林中,生长着一种专食嫩芽嫩叶的云杉卷叶蛾 (*Choristoneura fumiferana* Clem.)。在过去几十年的森林生态循环过程中,由于这种卷叶蛾的数量剧增使数百万英亩珍贵的树木遭到蚕食,导致大量冷杉、云杉 (*Picea asperata* Mast) 衰败、死亡,从而引起了学者的注意,并对卷叶蛾的迅速蔓延原因进行了调查研究,进而注意到了粗死木质残体。长期以来,人们普遍认为死木只预示着火灾和疾病;但后期开展木材抗腐性、抗腐机制及腐烂速度等方面研究促进了人们对微生物腐解作用的认识,特别是二战以后,随着北美及欧洲许多国家森林经营的日趋集约化所引起的森林林地土壤肥力的下降以及森林更新困难等一系列问题才使粗死木质残体在森林土壤中的肥力效应及其在森林更新中的作用逐渐为人们所重视。

到 20 世纪 60 年代,粗死木质残体的研究主要集中在森林土壤、森林生物、林地地貌等方面,这些研究进一步增强了人们对粗死木质残体重要性的肯定^[76-78]。早在 1925 年,美国学者 Graham^[79]就强调

了倒木的生态功能,认为“倒木是森林生态系统中一个重要的生态单位”。但是,直到生态学的发展和生态系统思想被确立后,粗死木质残体才被真正看作是森林生态系统中的一个生态功能单位。Comaby 等^[77]通过研究板栗 (*Castanea mollissima* Blume) 树林中粗死木质残体有机质与养分元素含量阐明了粗死木质残体在营养元素积累与释放过程中的重要生态学作用以及腐烂过程中所具有的固 N 能力。Grier^[80]对温哥华冷杉 (*Abies amabilis* (Dougl.) Foth.) 林和海岸加州温哥华异叶铁杉 (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.) 林木质残体贮量及其组成进行了研究。

20 世纪 80 年代初期,美国昆虫学家托罗夫·托格森 (Torgerson) 在研究云杉卷叶蛾迅速蔓延的原因时发现,在无数个短则几个月、长则数百年的森林生态循环中,从真菌到冷杉的所有生物既各自独立又相互联系,而许多这样的生态循环都跟森林林地上的死木密切相关。Torgerson 认为,死木是森林生态系统的重要组成部分,是森林自然稀疏的结果。

3.2 逐步发展阶段 (20 世纪 80 年代—90 年代)

长期以来的林业经营模式往往使人们忽略了粗死木质残体 (CWD),到了 20 世纪 80 年代才开始对森林粗死木质残体 (CWD) 进行深入的研究。随着 1986 年 Hamon^[22] 综述的发表,其研究在广度和深度上都有了进一步的发展,比如,对加州 Sequoia 国家公园针阔叶混交林粗死木质残体数量、构成及其动态方面的研究^[23];对华盛顿州北美冷杉 (*Abies grandis* Lindl.) 粗死木质残体的研究^[71];对北美冷杉老龄林枯树干腐解方式的研究^[81];对美国新泽西州哈钦逊纪念森林成熟橡树 (*Quercus palustris* Muench) 群落粗死木质残体量动态的研究^[82];对亚高山胶冷杉 (*Abies balsamea* (L.) Mill.) 腐解树干干质量损失动态与化学成分变化的研究等等^[83]。

此外,粗死木质残体对生物活动的影响也得到较深入的研究。野生动物学家伊夫琳·布尔在研究啄木鸟的饮食时发现,啄木鸟和其它许多鸟类需要并利用这些死木来筑巢栖息,啄木鸟是死木的首批开凿者。当啄木鸟弃巢而去后,其它鸟类和一些小的哺乳动物则随后而至。啄木鸟的捕食习性还引出了围绕毛虫的关联网中的另一个新关联。正如 Torgerson 所指出的,如果只控制啄木鸟的巢居——枯立木,而不控制倒地的枯木,它们也不会在那儿生活。有的野生生物学家还发现,林地中有倒木覆盖的区域所占的比率与小型哺乳动物、两栖动物、甚至

斑点猫头鹰的活动数量也有关系,它们的食物往往就生活在这些倒木之间。Thomas^[31]的研究结果表明,木质残体往往是许多两栖、爬行类及一些哺乳动物猎食、荫蔽、繁殖和越冬等活动的理想场地。据统计,美国西北部大约有 75%~90% 森林动物个体的生活史与木质残体有直接的关系。Elbin^[76]曾指出,由于木质物残体可为动物提供 1/3~1/2 的可利用资源,因此,如将木质残体从林中全部运出,将导致森林生态系统 1/5 的动物区系丧失。Frankland^[78]指出木质物残体的分解始终贯穿着微生物的活动,并成为许多细菌、霉菌和真菌的能源、食源和生存地;而倒木可以作为一些树种的苗床,早在 1903 年就有过报道^[22]。

在粗死木质残体研究中,美国学者 Hamon 等人做出了重要贡献,特别是 1986 年出版的“Advances in Ecological Research”(15 卷)中“温带生态系统中的粗死木质残体生态学”一文的问世,标志着粗死木质残体的研究进入了一个崭新的阶段^[22]。

我国对粗死木质残体的研究是在 20 世纪 80 年代开始的,研究内容主要集中在不同林分粗死木质物的贮量、粗死木质残体的养分贮量及其对森林生态系统的更新演替和生物多样性的保护功能等方面,明显落后于美国、加拿大和欧洲等国家。此外,由于各学科着眼点不同,造成了对 CWD 功能研究的片面性。

3.3 全面研究阶段(20 世纪末一至今)

目前对世界上不少森林类型,尤其是欧洲和北美的温带森林,以及南美热带森林粗死木质残体的贮量、动态和功能均已进行了研究^[22, 84-86],而且,研究的主要内容是粗死木质残体(CWD)的生态功能特征以及动态两方面。CWD 生态功能主要表现在 3 个方面:(1)森林生产力功能,包括维持和改善群落内的环境、促进土壤有机质的积累、为微生物分解者提供生境、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等^[9];(2)维持生物多样性功能,包括为森林更新提供苗床、维持动植物和微生物的多样性(小型哺乳动物、节肢动物、非维管束植物和真菌等)^[3, 22];(3)地貌学功能,包括增加陡坡地形的稳定性、增强土壤表面的稳定性、避免和减少水土流失与风蚀等^[20, 87]。CWD 的特征及动态研究主要包括:(1)输入方式与空间分布特征^[6, 45, 88-90];(2)分解、呼吸及营养动态^[6, 11, 27, 39-44];(3)干扰方式与输入的关系^[11, 25];(4)粗死木质残体

(CWD)的管理^[29, 91]。李建贵^[90]在研究天山云杉(*Picea asperata* Mast.)幼林死亡木时指出:在不同的发育阶段,林木种群的格局呈现出较大的差异,在幼苗和幼树阶段一般表现为强烈的聚集,随着树木个体的死亡,聚集强度不断下降,最后可能呈现随机分布或均匀分布。唐旭利等^[5]的研究结果表明,人为干扰对马尾松人工林的结构和功能产生了巨大的影响,受到人为干扰的马尾松林的 CWD 的生物量仅为针阔叶混交林的 35%,且马尾松林中枯立木和倒木的贮量比例接近 1,而针阔叶混交林中倒木所占比例较大。综合前人的研究结果可得,不同地区、不同的森林类型(如年龄结构、组成结构不同)以及干扰强度的不同,都会造成 CWD 的输入方式、贮量、分解状态等不一样。

近年来,粗死木质残体(CWD)的生态保育功能已引起国内外研究者的广泛重视,特别是对 CWD 的贮量、分解量(率)、养分贮量(C、N 等)、动态变化过程及其特征、CWD 对森林生态系统的更新演替和生物多样性的保护功能、强大的水土保持功能(抑制水土流失、改善土壤质地),以及与水土保持相关联的幼苗保育功能等方面都作了较多的论述和研究^[8, 92]。研究表明,CWD 作为一个重要的营养库,起着促进生物多样性的保育与森林生态系统演替等方面的重要作用。就营养库功能而言,大量研究结果表明,CWD 有利于维持森林生态系统养分循环的稳定,从而增强系统抗干扰的能力,随着 CWD 的缓慢分解释放养分,生态系统又逐渐得以恢复。

随着 CWD 研究的深入,其研究方法也在不断地改进,涌现出许多不同的研究方法,如固定面积样方取样法和样带截面法等。

4 研究展望

粗死木质残体(CWD)广泛存在于森林生态系统中,随着森林生态系统各方面研究的深入,人们逐渐认识到粗死木质残体是森林生态系统中重要的结构性和功能性的组成要素,它不仅参与系统内的养分循环以及能量的流动,而且对维持森林生态系统生物多样性、稳定性以及生态系统的平衡起着重要作用。由于粗死木质残体可影响林内的温度与湿度,而这些正是某些生物生长所必须的,因此,对于不同的森林类型和生态系统,在林内保留相当量的粗死木质残体是很有必要的^[45, 92-93]。

我国对粗死木质残体的研究工作起步较晚,并且

只是对粗死木质残体的某些性质和功能进行研究,此外,也只是对小范围区域进行不全面地调查研究。许多森林经营者还未充分认识到粗死木质残体在森林生态系统中的重要作用,甚至还有人认为移除林内的枯立木和倒木有助于病虫害的扩大,因而在林业的经营管理时依然按照传统的思想对森林进行“卫生伐”,从长期效应来看这样就会使系统中养分循环和能量流动遭受破坏,导致林中土壤肥力下降,同时会使林内物种多样性降低,这对维持森林生态系统的生态平衡和森林的可持续利用非常不利。即使是枯立木和倒木,它们也是生物多样性中重要的一环,在枯立木、倒木上面通常有许多附生植物与菌类,以及赖此维生的昆虫,大自然中的各种菌类,又是自然生态演替中的一环,扮演着分解者的角色,有助于自然循环。因此,需要加强对粗死木质残体结构和功能的研究,以便为粗死木质残体的管理提供理论指导,同时,需要对森林生态系统中的粗死木质残体的重要性进行广泛地宣传。

枯立木俗称站干,因各种原因死亡但仍站立未倒下的树木。“风倒木”则是指被大风吹倒的天然林木,一些风倒木高达二、三十米,折断后枯倒在地上;但从 1998 年全国禁伐天然林以来,风倒木却属采伐之列——因其已枯死,所以经林业部门审批后属可利用木材。近年来,一些专家反对采伐风倒木的呼声在全国不断响起,伊犁州林业局局长巴科梯夫就是一位呼吁者。根据中华商务网讯,巴科梯夫局长认为,风倒木属于森林生态系统的重要部分,枯死后可作为繁育幼苗的腐质肥,是千百年来天然森林繁衍循环的重要环节;但是,有一些不法分子用人工拉倒天然林木,然后谎称其为风倒木,盗取木材以牟取暴利。对此,有关专家呼吁说,要保护好天然林场必须禁伐风倒木,让不法分子无机可乘。因此,有人认为,盗取枯立木和倒木也应受到处罚,2006 年就发生过一起因砍伐林区内的棵枯立木而遭行政处罚的案件。可见,人们越来越意识到林内粗死木质残体的重要性;但是,如若发现受到蛀干害虫侵害而发生风折、风倒的树木以及枯立木,应及时清出林外,否则,这些树木极易成为蛀干害虫幼虫的寄主,待幼虫长大成为成虫,将会离开寄主,迅速向周围树木扩散,使更多的树木遭受虫害。

目前,我国还处于对粗死木质残体研究的初级阶段,对其各种功能的机制尚未完全弄清楚,林内到底需要保留多少粗死木质残体才合适,到底哪些是最主要的影响因子等问题均需要做进一步深入研究。

参考文献:

- [1] Sollins P. Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1982, 12: 18–28
- [2] Whites M R. Importance of coarse woody debris to southern forest benthofauna [J]. *General Technical Report Southern Research Station, USDA Forest Service NO. SE, 1996*, 94: 94–100
- [3] 郝占庆,吕航. 木质物残体在森林生态系统中的功能评述 [J]. *生态学进展*, 1989, 6(8): 179–183
- [4] 李凌浩,王其兵,邢雪荣. 森林生态系统研究中几个重要方面的进展 [J]. *植物学通报*, 1998, 15(1): 17–26
- [5] 唐旭利,周国逸,周霞. 鼎湖山季风常绿阔叶林粗死木质残体的研究 [J]. *植物生态学报*, 2003, 27(4): 484–489
- [6] 罗大庆,郭泉水,黄界,等. 西藏色季拉原始冷杉林死亡木特征研究 [J]. *生态学报*, 2004, 24(3): 635–639
- [7] 王俊峰,郑小贤,王铁牛,等. 长白山冷杉林倒木贮量及倒木更新的影响 [J]. *华北农学报*, 2004, 19(12): 45–49
- [8] 刘惠英,张思玉,吉霞. 粗死木质残体的水土保育功能 [J]. *世界林业研究*, 2004, 17(3): 26–29
- [9] 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 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(4): 559–568
- [10] 闫恩荣,王希华,黄建军. 森林粗死木质残体的概念及其分类 [J]. *生态学报*, 2005, 25(1): 158–167
- [11] 吕明和,周国逸,张德强. 鼎湖山黄果厚壳桂粗死木质残体的分解 [J]. *广西植物*, 2006, 26(5): 523–529
- [12] Hamann P S, Remillard S M, Hamon M E. Carbon Storage in Coarse and Fine Fractions of Pacific Northwest Old-Growth Forest Soils [J]. *Soil Science Society of American Journal*, 2004, 68: 2023–2030
- [13] Heke K. Influence of Coarse Woody Debris on the Gastropod Community of a Managed Calcareous Beech Forest in Western Europe [J]. *Journal of Molluscan Studies*, 2005, 71(2): 85–91
- [14] Jeffrey H G, Michael S W, Göran Sjöth *et al*. Critical point relascope sampling for unbiased volume estimation of downed coarse woody debris [J]. *Forestry*, 2005, 78(4): 417–431
- [15] Vasilaukas R, Lygis V, Larsson K H, *et al*. Airborne fungal colonization of coarse woody debris in North Temperate Picea abies forest in part of season and local spatial scale [J]. *Mycological Research*, 2005, 109(Pt 4): 487–496
- [16] Daniel L L, Harold H, Burdall J *et al*. Species diversity of polyporoid and corticioid fungi in northern hardwood forests with different management histories [J]. *Mycologia*, 2006, 98: 195–217
- [17] Sanborn P, Geertsma M, Timothy A J *et al*. Soil and sedimentary charcoal evidence for Holocene forest fires in an inland temperate rain forest, east-central British Columbia, Canada [J]. *The Holocene*, 2006, 16: 415–427
- [18] Boulanger Y, Sirois L. Postfire succession of saproxylic arthropods with emphasis on coleoptera in the north boreal forest of Quebec [J]. *Environmental Entomology*, 2007, 36(1): 128–141
- [19] Grier C C. A Tsuga heterophylla-Picea Sitchensis ecosystem of coastal Oregon: decomposition and nutrient balances of fallen logs [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1978, 8: 198–206

- [20] Master C, Anderson R G, Conack 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 [M]. USDA Forest Service Agricultural Handbook, 1979 78–95
- [21] Graham R L, Cromack K C. Mass nutrient content and decay rate of dead boles in rain forests of Olympic National Park [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1982, 12: 511–521
- [22] Hamon M E, Franklin J F, Swanson F J *et al* Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems [M] / Macfadyen A, Ford E D. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems London Academic Press, 1986: 133–302
- [23] Hamon M E. Coarse woody debris in mixed-conifer forests Sequoia National Park California [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1987, 17: 1265–1272
- [24] Hamon M E, Ferrell W K, Franklin J F. Effects on Carbon Storage of Conversion of Old-growth Forests to Young Forests [J]. Science, 1990, 247: 699–702
- [25] Pedlar J H, Pearce J L, Venier L A, *et al* Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada [J]. Forest Ecology and Management, 2002, 158: 189–194
- [26] Kim R H, Son Y, Lim J H, *et al* Coarse woody debris mass and nutrients in forest ecosystems of Korea [J]. Ecological Research, 2006, 21: 819–827
- [27] Clifton P W, Allen R B, Davis M R. Nitrogen storage and availability during stand development in a New Zealand Nothofagus forest [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2002, 32(2): 344–352
- [28] Akiko N, Futoshi N. The influences of land-use changes on hydrology and riparian environment in a northern Japanese landscape [J]. Landscape Ecology, 1999, 14: 543–556
- [29] 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 [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(7): 1148–1155
- [30] 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 [J]. Restoration Ecology, 2002, 10(4): 627–635
- [31] Camona M R, Armesto J J, Aravena J C, *et al* Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chile's Island Chile [J]. Forest Ecology and Management, 2002, 164: 265–275
- [32] Stewart G H, Burrows L E. Coarse woody debris in old-growth temperate beech (*Nothofagus*) forests of New Zealand [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1994, 24: 1989–1996
- [33] Kravtina O N, Hamon M E, Kukev Y A, *et al* Coarse woody debris in forest regions of Russia [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2002, 32(5): 768–778
- [34] 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 [J]. Forest Ecology and Management, 2000, 128: 221–225
- [35] Hamon M E, Whigham D F, Sexton J *et al* Decomposition and stores of woody detritus in the dry tropical forests of the Northern Yucatan Peninsula Mexico [J]. Biotropica, 1995, 27: 305–316
- [36] 陈 华, 徐振邦. 粗死木质物残体生态研究历史、现状和趋势 [J]. 生态学杂志, 1991, 10(1): 45–50
- [37] 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 [J]. 生态学报, 2002, 22(1): 87–93
- [38] 杨丽韞, 代力民, 张扬健. 长白山北坡暗针叶林倒木贮量和分解的研究 [J]. 应用生态学报, 2002, 13(9): 1069–1071
- [39] 杨丽韞, 代力民. 长白山北坡苔藓红松暗针叶林倒木分解及其养分含量 [J]. 生态学报, 2002, 22(2): 185–189
- [40] 代力民, 徐振邦, 陈 华. 阔叶红松林倒木贮量的变化规律 [J]. 生态学报, 2000, 20(3): 412–416
- [41] 代力民, 徐振邦, 杨丽韞, 等. 红松阔叶林倒木贮量动态的研究 [J]. 应用生态学报, 1999, 10(5): 513–517
- [42] 邓红兵, 王青春, 潘文斌. 长白山二道白河森林流域溪流倒木调查研究 [J]. 生态学报, 2002, 22(11): 1896–1901
- [43] 王庆礼, 邓红兵, 王青春. 长白山二道白河溪流大木质物残体的初步研究 [J]. 林业科技: 英文版, 2002, 13(3): 196–200
- [44] 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 [J]. 生态学杂志, 1991, 11(1): 17–12
- [45] 赵秀海. 长白山红松针阔混交林中倒木的分布格局 [J]. 吉林林学院学报, 1995, 16(4): 1–4
- [46] 李凌浩, 党高弟, 汪铁军, 等. 秦岭巴山冷杉林粗死木质残体研究 [J]. 植物生态学报, 1998, 22(5): 434–440
- [47] 班 勇, 徐化成, 李湛东. 兴安落叶松老龄林落叶松林木死亡格局以及倒木对更新的影响 [J]. 应用生态学报, 1997, 8(5): 449–454
- [48] 刘文耀, 谢寿昌, 谢克金, 等. 哀牢山常绿阔叶林中凋落物和粗死木质残体的初步研究 [J]. 植物学报, 1995, 37(10): 807–814
- [49] 魏 平, 温达志, 黄忠良. 鼎湖山季风常绿阔叶林死木生物量及其特征 [J]. 生态学报, 1997, 17(5): 505–510
- [50] 张 池, 黄忠良, 史军辉. 鼎湖山季风常绿阔叶林木本植物个体死亡动态 [J]. 生态学报, 2006, 26(8): 2457–2462
- [51] 李凌浩, 邢雪荣, 黄大明, 等. 武夷山甜槠林粗死木质残体的贮量、动态及其功能评述 [J]. 植物生态学报, 1996, 20(2): 132–143
- [52] 黄志群, 徐志红, Sue B, 等. 连栽杉木林中树桩分解过程中的化学组分变化趋势 [J]. 科学通报, 2005, 50(21): 2365–2369
- [53] Stevens V. The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in B.C. forests [M]. Working paper ministry of forest research program. British Columbia, 1997, 30
- [54] Hou P, Pan C D. Coarse woody debris and its function in forest ecosystem [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(2): 309–314
- [55] Motta R, Berretti R, Lingua E *et al* Coarse woody debris forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve Paneveggio Italian Alps [J]. Forest Ecology and Management, 2006, 235: 155–163
- [56] Gammaw, Rodney J K. Coarse woody debris in Australian forest ecosystem: A review [J]. Austral Ecology, 2005, 30: 834–843
- [57] Liu W H, Bryant D M, Hu Y L R, *et al* Woody debris contribution to the carbon budget of selectively logged and maturing mid-latitude forests [J]. Oecologia, 2006, 148(1): 108–117
- [58] Muller R N, Liu Y. Coarse woody debris in an old-growth deciduous forest on the Cumberland Plateau southeastern Kentucky [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1991(21): 1567–1572

- [59] Jonsson B G. Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 11: 51– 56
- [60] McCarthy B C, Bailey R R. Distribution and abundance of coarse woody debris in a managed forest landscape of the central Appalachians [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, 24: 1316– 1329
- [61] Sturtevant B R, Bissone JA, Long J N, *et al*. Coarse woody debris as a function of age, stand structure and disturbance in Boreal Newfoundland [J]. *Ecological Applications*, 1997, 7: 702– 712
- [62] Sippola A, Siitonen J, Kallio R. Amount and quantity of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland [J]. *Scand Journal of Forestry Science*, 1998, 13: 204– 214
- [63] Bingham B B, Sawyer J O. Volume and mass of decaying logs in an upland old-growth redwood forest [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1988, 18(12): 1649– 1651
- [64] Santiago L S. Use of coarse woody debris by the plant community of a Hawaiian montane cloud forest [J]. *Biotropica*, 2000, 32(4a): 633– 641
- [65] Shaw N F, Wagner R W, Michael D. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Canadian forest of central Maine USA [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32: 2094– 2105
- [66] Menkis A, Almer J, Vasilauskas R. Ecology and molecular characterization of dark septate fungi from roots, living stems, coarse and fine woody debris [J]. *Mycological Research*, 2004, 108(8): 965– 973
- [67] van Lear D H. Dynamics of coarse woody debris in southern forest ecosystems [J]. *General Technical Report Southern Research Station, USDA Forest Service*, 1996, SE-94: 10– 17
- [68] Hamon M E, Sexton J. Water balance of conifer logs in the early stages of decomposition [J]. *Plant and Soil*, 1996, 172: 141– 152
- [69] Hamon 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*. *Standard Soil Methods for Long Term Ecological Research* [M]. New York: Oxford: Oxford University Press, 1999, 202– 234
- [70] Maser C, Anderson R G, Comack K, *et al*. Dead and down woody material [M] // Thomas J W. *Wildlife habitats in managed forests: The Blue Mountains of Oregon and Washington*. USDA Forest Service Agricultural Handbook, 1979, 78– 95
- [71] Spies T A, Franklin J P, Thomas T B. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington [J]. *Ecology*, 1988, 69: 1689– 1702
- [72] Stewart G H, Burrows L E. Coarse woody debris in old-growth temperate beech (*Nothofagus*) forests of New Zealand [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, 24: 1989– 1996
- [73] Lee P C, Susan C, Marie N, *et al*. Characteristic and origins of dead-wood material in *Asperdom* dominated boreal forests [J]. *Ecological Applications*, 1997, 7(2): 691– 701
- [74] Pedlar J H, Pearce J L, Venier L A, *et al*. Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada [J]. *Ecology and Management*, 2002, 158: 189– 194
- [75] 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 [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32: 2094– 2105
- [76] Elton C S. *Dying and dead wood in the pattern of Animal Community* [M]. London: Methuen & Co Ltd, 1966, 279– 306
- [77] Comaby B W, Waide J B. Nitrogen fixation in decaying chestnut logs [J]. *Plant Soil*, 1973, 39: 445– 448
- [78] Frankland J C, Hedger J N, Swift M J, *et al*. *Decomposer Basidiomycetes: Their Biology and Ecology* [M]. London: Cambridge University Press, 1982
- [79] Graham S A. The fallen tree trunk as an ecological unit [M]. *Ecology*, 1926, 6
- [80] Grier C C, Vogt K A, Keyes M R, *et al*. Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1981, 11: 155– 167
- [81] Mckee W W. *Soil Science Society* [J]. *American Proceedings*, 1966, 30: 513– 516
- [82] Sollins P, Cline S P, Verhoeven T, *et al*. Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forest [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, 17: 1585– 1595
- [83] Lang G E, Forman R T. Detritus dynamics in a mature oak forest. Hutchinson Memorial Forest, New Jersey [J]. *Ecology*, 1978, 59(3): 580– 595
- [84] Lambert R L, Lang G E, Remets W A, *et al*. Loss of mass and chemical change in decaying boles of subalpine balsam fir forest [J]. *Ecology*, 1980, 61(6): 1460– 1473
- [85] Hamon M E, Chen H. Coarse Woody Debris dynamics in two old-growth ecosystems [J]. *Bioscience*, 1991, 41: 604– 610
- [86] Franklin J R, Shugart H H, Hamon M E. Tree death as an ecological process: the cause, consequence, and variability of tree mortality [J]. *Bioscience*, 1987, 37: 550– 556
- [87] Lieberman D, Lieberman M. Mortality pattern and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica [J]. *Journal of Ecology*, 1985, 73: 915– 924
- [88] 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 [J]. *Natural Areas Journal*, 1997, 17(1): 42– 52
- [89] Scott L S, Jason J M. Fuel treatment effects on snags and coarse woody debris in a Sierra Nevada mixed conifer forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2005, 214: 53– 64
- [90] 李建贵. 天山云杉幼林死亡木的大小结构与空间分布格局 [J]. *新疆农业大学学报*, 2003, 26(1): 5– 9
- [91] Woodall C W, Nagel L M. Coarse woody type: A new method for analyzing coarse woody debris and forest change [J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, 227: 115– 121
- [92] 徐化成. 美国新林业学说的理论和实践 [J]. *北京林业大学学报*, 1991, 13(4): 105– 111
- [93] 赵玉涛, 余新晓. 粗死木质残体 (CWD) 的水文生态功能 [J]. *山地学报*, 2002, 20(1): 12– 28