

# 温带森林生态系统粗死木质物动态研究\*

## ——以中美两个温带天然林生态系统为例

陈 华 (中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110015)

M. E. Harmon (美国Oregon州立大学森林科学系, Corvallis 97331)

**【摘要】**通过对我国长白山自然保护区红松针阔混交林和美国Andrews试验林异叶铁杉林的林木死亡量、粗死木质物(CWD)贮量、分解速率和它们在生态系统养分循环等方面动态研究表明,CWD是温带天然林生态系统的重要组成部分,它们在生态系统功能方面的重要性,因森林类型的不同而不尽相同,CWD在针叶林中比针阔混交林中更为重要。CWD在生态系统养分循环中的一个重要作用,很可能在于系统遭受重大外界扰动后,起到贮藏养分,增加系统稳定性的作用。未来全球森林凋落物C贮量估测时,应该包括CWD,否则将低估全球森林凋落物C贮量 $2.0-16 \times 10^{13}$ kg,系统相对误差达2—10%。

**关键词** 粗死木质物 林木死亡量 分解速率 养分贮量 C贮量 森林凋落物

**Dynamic study of coarse woody debris in temperate forest ecosystems.** Chen Hua (Institute of Applied Ecology, Academia Sinica, Shenyang 110015), M.E.Harmon (Department of Forest Science, Oregon State University, Corvallis 97331, USA). -Chin.J.Appl. Ecol., 1992, 3(2):99—104.

In this paper, tree mortality, coarse woody debris(CWD)storage, its decomposition rate and role in nutrient cyclings in two temperate forest ecosystems of Changbai Mountain Natural Reserve of China and Andrews Experimental Forests of USA were studied. Results show that CWD is an important component in temperate natural forest ecosystems. Its functional importance varies with forest types and decreases from coniferous forest to mixed forest. A primary role of CWD in nutrient cyclings within forest may be to retain nutrients and stabilize ecosystem following major natural disturbances. Global estimation of carbon stored in detritus should include CWD in future, otherwise, it is possible to underestimate  $2-16 \times 10^{13}$ kg of global carbon storage in forest detritus, or relative error in system is 2—10%.

**Key words** Coarse woody debris, Tree mortality, Decomposition rate, Nutrient storage, Carbon storage, Forest detritus.

### 1 前 言

倒木、站杆等粗死木质物(Coarse Woody Debris, 简称CWD)是森林生态系统的重要组成部分,在生态系统结构和功能方面,起着极为重要的作用<sup>[8,11]</sup>。它们一般可在系统内存在

几十年至数世纪<sup>[15]</sup>,因此粗死木质物的生态影响与活树相比并不逊色。在森林生态系统内它们具有减少水土流失,影响土壤发育,贮存营养和水分,供给能流和物流,提供动植物生境等功能<sup>[11]</sup>,而且CWD也是生态系统中被人忽视的重要碳库,过去人们只注重植物和土壤碳库的研究<sup>[18,20,25]</sup>。

生态系统中的CWD极易遭受人为经营措

\* 国家自然科学基金资助项目。

本文于1990年7月30日收到。

施(如取出作薪材)和各种扰动(如林火)的影响,一旦破坏,就很难恢复。林业生产的短轮伐期作业,往往减少了生态系统CWD的碳贮量<sup>[10]</sup>,反之,任其CWD积累,那么系统的碳贮量将大大超越稳态森林生态系统碳贮量的理论预估值<sup>[7,14]</sup>。

本文以中国长白山自然保护区红松针阔混交林(简称长白山混交林)和美国Andrews试验林异叶铁杉林(H.J.Andrews Experimental Forest,简称Andrews针叶林)为例,通过全面比较两大森林生态系统林木死亡量、CWD贮量、分解速率及CWD在生态系统养分循环和全球森林凋落物碳贮量估测中的作用,来阐明CWD在不同森林生态系统中的重要性,这不但有助于更好地了解CWD在森林生态系统的功能重要性,更客观地估计全球森林凋落物的碳贮量,而且也有助于开创我国倒木、站杆的系统研究,为合理经营林内粗死木质物提供对策,因此具有极为重要的理论和实践意义。

## 2 研究地点的自然条件

长白山自然保护区(北纬 $41^{\circ}42'$ ,东经 $127^{\circ}38'$ )位于我国吉林省东南部,属于受季风影响的山地大陆性气候,冬季严寒干燥漫长,夏季温暖潮湿短暂。面积217 235ha,最高海拔为2 619m,随着海拔的升高,垂直植被类型变化为:(1)海拔 $<500$ m,阔叶林;(2)500—1 100m,红松针阔混交林;(3)1 100—1 700m,云冷杉林;(4)1 700—2 000m,亚高山岳桦林;(5) $>2 000$ m,高山苔原<sup>[1,4]</sup>。

红松针阔混交林是长白山地区分布最为广泛,物种组成丰富,生产力较高和保护完好的植被类型。年均气温 $3.9^{\circ}\text{C}$ ,年均雨量782mm,大约70%的降雨集中于6—10月<sup>[2]</sup>。土壤是暗棕色森林土,pH5.3—6.5,C:N 15—25<sup>[4]</sup>。林分呈异龄多层结构,平均林龄超过170年,林分总生物量达 $206.15\text{--}383.21\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ <sup>[3]</sup>,立木密度 $500\text{--}560\text{ 株}\cdot\text{ha}^{-1}$ 。主要组成树种是红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、榆树(*Ulmus japonica*)、枫桦(*Betula cos-*

*tata*)和色木(*Acer mono*)等。

Andrews试验林位于美国Oregon州Engene以东80km,Cascade山脉西坡(北纬 $44^{\circ}10'$ ,西经 $122^{\circ}25'$ ),占地6 400ha,属于典型的海洋性气候,冬天潮湿温暖,夏季干燥凉爽,年均气温 $8.5^{\circ}\text{C}$ ,年均雨量2 300mm<sup>[16]</sup>,土壤是棕色森林土,pH5.2—5.8,C:N 14—23<sup>[9]</sup>。森林植被主要为两大类型,即(1)海拔300—1 550m,异叶铁杉(*Tsuga heterophylla*)林,(2)海拔1 050—1 550m,温哥华冷杉(*Abies amabilis*)林。另外还零星分布着花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)林和北美香柏(*Thuja plicata*)林<sup>[6]</sup>,其中异叶铁杉林分布最广。异叶铁杉林树种组成极为单一,主要由异叶铁杉组成,偶而也混生一些花旗松。林木寿命很长,有的可达1 000年,平均林龄高达450年。林分生长率高,总生物量可达 $1 000\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ,是全球现存生物量最高的森林类型之一<sup>[8]</sup>。

## 3 林木死亡量

林木死亡量是用来表征林木死亡数量的指标,它一般指单位时间单位面积林分死亡林木的株数或生物量<sup>[11]</sup>。

如果用死亡林木的生物量表示林木死亡量,研究表明长白山混交林林木死亡量明显比Andrews针叶林低。长白山的红松阔叶林和阔叶红松林的林木年死亡量分别为 $0.15\text{--}0.66$ 和 $1.23\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{年}^{-1}$ ,Andrews的异叶铁杉林则高达 $2.38\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{年}^{-1}$ 。这主要是由于Andrews针叶林林龄较大,自然老死立木数量较多,同时立木的胸径普遍较粗,所以林木死亡量较高。

一般认为森林生态系统中大部分CWD是生态系统遭受风倒等重大扰动后积累的<sup>[8]</sup>,但长白山和Andrews的资料说明这种观点并非正确。长白山1986年一场巨大的龙卷风,造成1 000ha林木风倒,以林木生物量 $200\text{--}300\text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ 计算,这场风灾致使CWD生物量骤增 $2\text{--}3 \times 10^6\text{t}$ 。这种大规模森林扰动发生的频度一般是500—1 000年一次,因此同等面积和时间尺度下正常林木死亡所积累的CWD将达 $1\text{--}10 \times 10^6\text{t}$ 。Andrews最常见的大范围扰动是森林火灾,其轮回期约为500年,火

灾常使林地CWD平均增加 $500\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ <sup>[21,23]</sup>, 500年中正常林木死亡积累的CWD将达 $1200-1300\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ , 所以从较大的时空尺度看, 正常林木的死亡对生态系统CWD的积累起到了极为重要的作用, 它和大规模的森林扰动相比, 在积累CWD方面至少具有同样的重要性, 只不过前者CWD的积累是渐近的过程, 而后者是突发的过程。

#### 4 分解速率常数

倒木的分解一般是呼吸、淋溶和自然粉碎综合作用的结果<sup>[8]</sup>, 倒木的分解速率常数也就是呼吸、淋溶作用引起的矿化速率和自然粉碎作用常数之和<sup>[12]</sup>。这里我们采用常用的单项指数衰减模型<sup>[17]</sup>, 来比较长白山和Andrews的优势树种紫椴、红松和异叶铁杉、花旗

表 1 长白山和Andrews倒木分解模型

Tab.1 Fallen tree decaying models in Changbai Mountain and Andrews

树种 Species	分解模型 Decaying model	分解速率 k Decay rates	50%干重分解掉的时间 Years of 50% dry weight loss
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	$Y = 0.45e^{-0.0378t}$	0.0275	25
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	$Y = 0.37e^{-0.0162t}$	0.0162	43
异叶铁杉 <i>Tsuga heterophylla</i>	$Y = 0.35e^{-k_1 t}$	0.0156—0.0192	44—38
花旗松 <i>Pseudotsuga menziesii</i>	$Y = 0.39e^{-k_1 t}$	0.005—0.010	140—70

椴、红松倒木比Andrews的异叶铁杉、花旗松倒木分解较快, 它们的矿化速率分别为 $0.0275$ 、 $0.0162$ 、 $0.0156-0.0192$ 和 $0.005-0.010\text{年}^{-1}$ , 倒木重量分解过半各需 $25$ 、 $43$ 、 $38-44$ 、 $70-140\text{年}$ <sup>[22]</sup>。

由于温度、水分、材质和倒木胸径大小等因素都影响倒木的分解, 因此很难断定长白山和Andrews两地倒木矿化速率差异的确切原因<sup>[11]</sup>。据研究, 花旗松倒木中含有难于降解的多酚类<sup>[19]</sup>, 所以花旗松一般比其它树种分解缓慢。同时, 由于Andrews针叶林中的倒木直径普遍比长白山混交林中红松、紫椴倒木粗, 这也是Andrews倒木分解缓慢的原因之一。

#### 5 粗死木质物的贮量

天然林内CWD的贮量主要是CWD的输入

松4种倒木的矿化速率。

由表1、图1可看出, 总体上说长白山紫

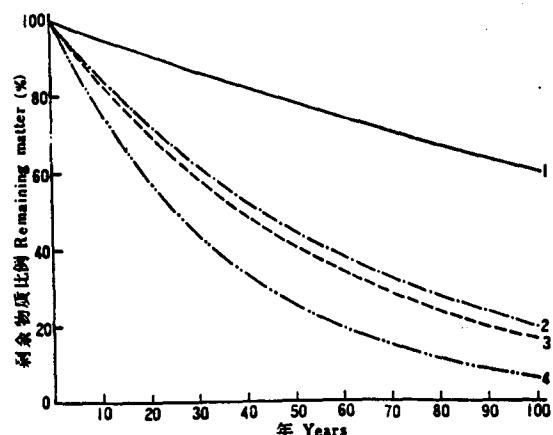


图 1 倒木分解模型比较

Fig.1 Comparison of log decaying models.

1. 花旗松 *Pseudotsuga menziesii*, 2. 红松 *Pinus koraiensis*, 3. 异叶铁杉 *Tsuga heterophylla*, 4. 紫椴 *Tilia amurensis*.

量和分解量相互作用的结果。从表2可知, 长白山单位面积倒木的根数、贮量和占地面积均

表 2 长白山和Andrews粗死木质物和养分贮量

Tab.2 Matter and nutrient storage of CWD at Changbai and Andrews

参数 Parameter	长白山 Changbai Mountain		Andrews
	Changbai Mountain	Andrews	
倒木株数(株/ha) Number of log	90—118	346	
占林地比例 % of forestland	1.3—2.0	14.2—25.4	
总生物量(t/ha) Total biomass	7.9—16.2	143	
养分贮量(kg/ha) Nutrient storage			
N	27—33	199—298	
P	3.7—6.3	9.1—13.6	
Ca	33—38	218—326	
K	2.7—3.9	30.7—46	
Na	1.4—2.8	4.9—7.4	

7 全国 C 物碳 材 表 Ta ba — Es C C de C C C C C 例物国和 A P X 总量占少后上 56 才林的 C

比Andrews小得多。这主要是因为长白山CWD年输入量较低，而且分解速率较快的缘故。表2还表明，尽管Andrews倒木根数约为长白山倒木根数的3倍，但前者倒木占地面积和重量是后者的12倍，这除了Andrews倒木分解速率较慢的因素外，还由于Andrews倒木胸径普遍较粗。

纵观全球天然针叶林，CWD的贮量有的甚至超过Andrews，如Olympic国家公园的黄杉铁杉林，CWD达 $537\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ <sup>[9]</sup>；加州的巨杉林和红杉林，CWD生物量也超过 $200\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ <sup>[9]</sup>，不过松树林只有 $29\text{—}42\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$  CWD<sup>[9]</sup>。长白山混交林和其它天然阔叶林相比，CWD的贮量较低，美国新英格兰的青冈桦树林，CWD生物量为 $30\text{—}49\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ <sup>[24]</sup>，田纳西州的青冈桦树林，CWD生物量为 $29\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ，栎树林也有 $20\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ <sup>[11]</sup>。因此，一般CWD的贮量，天然针叶林为 $30\text{—}200\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ，最高的可达 $537\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ，阔叶林(含针阔混交林)为 $8\text{—}50\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ，由此可见，Andrews CWD的贮量处于全球针叶林的上限，而长白山混交林的CWD贮量，则处于阔叶林的下限。

## 6 CWD 的养分贮量和在生态系统养分循环中的作用

由表2可看出，虽然天然针叶林CWD生物量达 $30\text{—}200\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ，阔叶林只有 $8\text{—}50\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ，但Andrews和长白山两地养分贮量的差异并非完全与CWD生物量成正比。Andrews CWD中P和N的贮量，只有长白山CWD相应营养元素的2—3倍，而前者CWD的生物量却是后者的13—18倍，但K的贮量例外，它与CWD生物量成正比。这主要是因为阔叶树的养分含量一般比针叶树高<sup>[11]</sup>，致使长白山CWD平均养分含量高于Andrews。

CWD在森林生态系统养分循环中的作用仍不太清楚，但它在这一方面的一个重要功能，可能在于生态系统遭受严重扰动后，起到

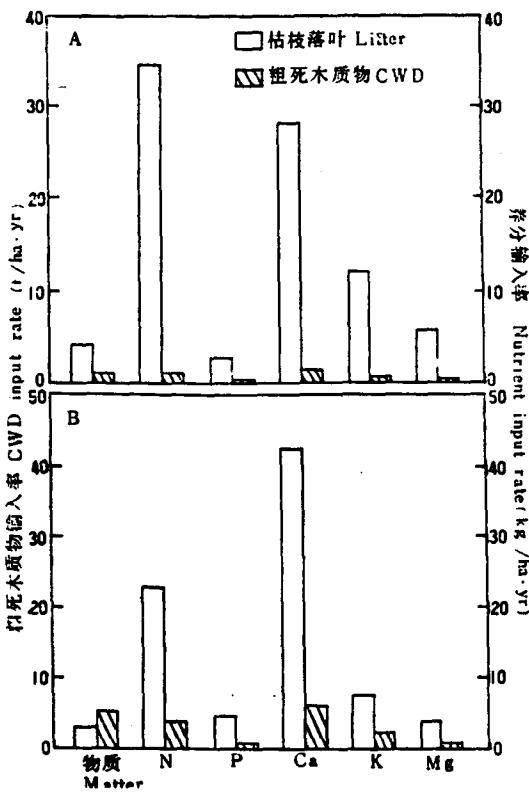
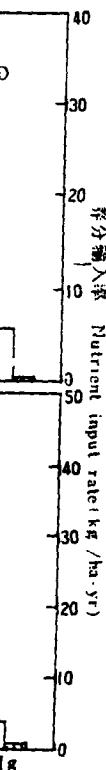


图2 粗死木质物和养分输入率比较

Fig.2 Comparison of input rates of CWD and nutrients.

A. 长白山混交林 Mixed forest in Changbai Mountain, B. Andrews 针叶林 Coniferous forest in Andrews.

贮存养分的作用。由于CWD的养分含量一般比枯枝落叶低(图2)，而且CWD养分释放速率比枯枝落叶慢得多<sup>[9]</sup>，因此长白山和Andrews林木死亡后，CWD回归林地的养分比枯枝落叶少。但是一旦生态系统遭受毁灭性的扰动(如大面积的林木风倒、林火等)，致使众多林木死亡，生态系统内CWD的生物量骤然增加，这意味着大量养分从活树转移到CWD上，这时CWD起到养分贮存库的作用，随着CWD的缓慢分解和逐渐释放养分，生态系统又逐渐得以恢复。森林扰动后的木材采运及把采剥物拉出林地等，大大减少了CWD养分贮量，这对林地长期生产力和生态系统的稳定性，究竟会产生多大影响，尚有待深入研究。



CWD and  
ai Moun-  
ores in  
含量一般  
分释放速  
和And-  
分比枯  
性的扰  
使众多  
骤然增  
D上，  
CWD  
又逐渐  
采剥物  
量，这  
究竟

## 7 全球范围CWD的碳贮量

在各种森林类型CWD生物量测得之前，全球范围内CWD碳贮量的精确估测仍极为困难。但根据长白山和Andrews两种森林类型CWD占地上部分总凋落物、总凋落物和立木生物量的比例，间接推算一下全球范围CWD的碳贮量，仍是一种可行的方法。

表3说明，长白山混交林和Andrews针叶林中CWD占相应林分地上部分总凋落物的比

表3 长白山和Andrews CWD碳贮量比例估算(%)  
Tab.3 Carbon storage estimate of CWD in Changbai Mountain and Andrews

估算指标 Estimated index	长白山 Changbai Mountain	Andrews
CWD/地上部分总凋落物	39—56	74—81
CWD/Total aboveground detritus		
CWD/总凋落物	5.8	54
CWD/Total detritus		
CWD/活立木生物量	4—7	20—30
CWD/Living tree biomass		

例分别为39—56%、74—81%，而与活立木生物量的比值，则各为4—7%、20—30%，美国北方青冈桦树林和铁杉林，其比值各为10%和23%<sup>[8,24]</sup>。从CWD占林内总凋落物(地上和地下凋落物之和)比例看，长白山为5.8%，Andrews则高达54%，栎树林约9%<sup>[13]</sup>。Post等人测得温带森林凋落物的C贮量为 $1.04 \times 10^{14}$  kg<sup>[18]</sup>，假如CWD象长白山一样，占总凋落物的5.8%，那么温带森林CWD的碳贮量起码为 $6.0 \times 10^{13}$  kg，如果以Andrews CWD占总凋落物的比例算，温带森林CWD碳贮量至少达 $5.62 \times 10^{13}$  kg。鉴于长白山CWD贮量在同类森林中处于下限，而Andrews则基本处于上限，因此温带森林CWD碳贮量波动于 $6.0 \times 10^{13}$ — $56.2 \times 10^{13}$  kg。同样，我们也可采用CWD和林木生物量的比值来推算温带森林CWD碳贮量，根据长白山、Andrews的资料和Woodwell<sup>[25]</sup>的估算，该值可取10%，还有温带活立木总生物

量为 $5.0—40 \times 10^{13}$  kg，那么，温带森林CWD的碳贮量为 $5—40 \times 10^{12}$  kgC，这和前面介绍的方法估计值近似，我们不妨认为温带森林CWD的碳贮量为 $5—40 \times 10^{12}$  kg，假定全球其它区域CWD碳贮量与温带接近，那么全球森林CWD碳贮量接近 $2.0—16 \times 10^{13}$  kg。

以往在进行全球森林凋落物碳贮量估测时，一直认为CWD只占其中很少一部分碳<sup>[18,20]</sup>，其实不然。如果这种估测不包括CWD，那么，其估计的绝对误差至少为 $2.0—16 \times 10^{13}$  kg，而相对误差为2—10%。尽管这些估计误差仍在标准误差范围内，但却是低估了全球森林凋落物碳贮量的系统误差，因此不能不引起关注。

## 8 结论

中国长白山自然保护区红松针阔混交林和美国Andrews试验林异叶铁杉林的林木死亡量、粗死木质物贮量、分解和它们在生态系统养分循环及全球CWD碳贮量估算等方面的研究表明，CWD在针叶林生态系统比针阔混交林生态系统中更为重要。Andrews CWD生物量和养分贮量均比长白山高。由于两地制约CWD分解的温度、水分、胸径和材质都不相同，因此很难断定Andrews CWD分解速率比长白山低的确切原因。CWD在生态系统养分循环中的一个重要作用，很可能在于系统遭受重大扰动后，起到贮存养分，增加系统稳定性的作用。

根据CWD和总凋落物和林木生物量比例估测，全球森林CWD碳贮量为 $2.0—16 \times 10^{13}$  kg，过去在进行全球森林凋落物碳贮量估测时，由于没有包括CWD，致使全球森林凋落物碳贮量低估了 $2.0—16 \times 10^{13}$  kg，系统相对误差达2—10%。将来在进行这种估测时，应该包括CWD，否则很难消除如此大的系统误差。

## 参考文献

- 1 王战、徐振邦等。1980. 长白山北坡主要森林类型及其群落结构特点。森林生态系统研究, 1:25—42.
- 2 迟振文、张凤山等。1981. 长白山北坡森林生态系统水热状况初探。森林生态系统研究, 2:167—178.
- 3 徐振邦、李昕等。1986. 长白山阔叶红松林生物生产量的研究。森林生态系统研究, 5:33—48.
- 4 程伯容、许广山等。1981. 长白山北坡自然保护区主要土壤类型及其基本特征。森林生态系统研究, 2:196—206.
- 5 Brow, R. P. and Parsons, R. B. 1973. Soil of reference stands-Oregon IBP. US/IBP Coniferous Forest Biome Internal Report 12a. University of Washington, Seattle.
- 6 Dryness, C. T. et al. 1976. A preliminary classification of forest communities in the central portion of the west Cascades in Oregon. Coniferous For. Biome Bull. 4. University of Washington, Seattle, 123p.
- 7 Goudrian, J. and Kettner, P. 1984. A simulation study of global carbon cycling including man's impact on the Biosphere. Climatic Change, 6:167—192.
- 8 Grier, C. C. 1978. A *Tsuag heterophylla-Picea sitchensis* ecosystem of coastal Oregon; Decomposition and nutrient balance of fallen logs. Can. J. For. Res., 8:198—206.
- 9 Harmon, M. E. et al. 1986. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystem. Adv. Eco. Res., 15:133—302.
- 10 Harmon, M. E. et al. 1987. Coarse Woody Debris in mixed-conifer forests, Sequoia National Park, California. Can. J. For. Res., 17:1265—1272.
- 11 Harmon, M. E. et al. 1990. Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests. Science, 247:699—702.
- 12 Lambert, R. L. et al. 1980. Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. Ecology, 61:1460—1473.
- 13 Lang, G. E. and Forman, R. T. T. 1978. Detritus dynamics in a mature oak forest. Hutchenson Memorial Forest, New Jersey. Ecology, 59:580—595.
- 14 Lugo, A. E. and Brown, S. 1986. Steady state terrestrial ecosystems and the global carbon cycle. Vegetatio, 68:83—90.
- 15 McFee, W. W. and Stone, E. L. 1966. The persistence of decaying wood in humus layers of northern forests. Soil Sci. Soc. Am. Pro., 30:513—516.
- 16 McKee, A. and Bierlmaier, F. 1987. H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. In: Greenland, David, ed. The climate of Long-Term Ecological Research Sites. Occas. Pap. 44. Boulder, CO: Institute of Arctic and Alpine Research, University of Colorado, 11—17.
- 17 Olson, J. S. 1963. Energy storage and the balance of the producers and decomposer in ecological systems. Ecology, 44:322—331.
- 18 Post, W. M. et al. 1982. Soil carbon pools and world life zones. Nature, 290:156—159.
- 19 Scheffer, T. C. and Cowling, E. W. 1966. Natural resistance of wood to microbial deterioration. Ann. Rev. Phytopath., 4:147—170.
- 20 Schlesinger, W. H. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. Ann. Rev. Ecol. Syst., 8:51—81.
- 21 Sollins, P. et al. 1982. Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. Can. J. For. Res., 12:18—28.
- 22 Sollins, P. 1987. Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forest. Can. J. For. Res., 17:1585—1595.
- 23 Spies, T. A. and Franklin, J. F. 1988. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. Ecology, 69:1689—1702.
- 24 Tritton, L. M. 1980. Dead wood in northern hardwood forest ecosystem. Ph. D. dissertation. Yale Univ. New Haven, Connecticut.
- 25 Woodwell, G. M. 1978. The biota and the world carbon budget. Science, 199:141—178.