

西双版纳热带季节雨林粗木质物残体储量及其空间分布^{*}

邓 云^{1**} 张文富¹ 邓晓保¹ 李玉武^{1,2}

(¹中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ²中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要 粗木质物残体(CWD)在森林生态系统的物质循环和碳动态中发挥着重要作用,但目前国内对热带地区CWD储量与其空间分布关系上的研究还处于起步阶段。对西双版纳1 hm²热带季节雨林样地调查发现,≥10 cm的粗木质物残体占森林总凋落物量的68.02%,其中45.72%的CWD处于腐解中后期。由于多数大径级的CWD分布于15°~25°的坡地上,且其饱和持水力随腐解等级的增加而上升,因此,CWD将有助于改善坡地生境下的水肥条件。CWD的分布受风向和本地湿热环境的影响,但掉落指向则更倾向于随机过程。CWD产生和分布上的普遍性有可能对森林生境异质性和生物多样性产生重大影响。

关键词 热带季节雨林; 粗木质物残体; 储量; 分布

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2012)2-0261-10

Storage of coarse wood debris and its spatial distribution in a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna of Southwest China. DENG Yun^{1**}, ZHANG Wen-fu¹, DENG Xiao-bao¹, LI Yu-wu^{1,2} (¹ Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China; ² Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(2): 261–270.

Abstract: Coarse wood debris (CWD) plays an important role in the nutrient cycling and carbon dynamics in forests, but little is known on the relationships between CWD storage and its spatial distribution. In this paper, an investigation was conducted on the CWD distribution in a 1-hm² plot of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna. In the plot, the CWD with diameter ≥ 10 cm made up 68.02% of the total biomass of litterfalls, and around 45.72% of the CWD was at the medium or late stage of decomposition. The majority of large size CWD distributed on the slopes of 15°–25°, and their saturated water contents increased with their decay degree, which would help to improve the local water and nutrient condition. The distribution of CWD was affected by wind direction and local humid and hot environment, but the angle of the CWD laid on the ground tended to be random. The CWD storage and distribution would greatly contribute to the habitat heterogeneity and species diversity in tropical seasonal rainforests.

Key words: tropical seasonal rainforest; coarse wood debris; storage; distribution.

木质物残体(woody debris, WD)区别于森林中凋落的落叶、花果等组成的细凋落物(fine litter or litter fall),是指森林生态系统中一定直径大小的死亡木质性残体或碎片,是森林生态系统中重要的结构性和功能性组成要素(Harmon *et al.*, 1986)。在木质物残体研究中,各研究者根据木质物残体的规格大小,把木质物残体分为粗木质物残体和细木质

物残体。粗木质物残体(coarse woody debris, CWD)是指系统中以枯立木、倒木、枯落大枝和死根等形式存在的一定径级的木质性组分,而细木质物残体(fine woody debris, FWD)主要指小枝等。近年来随着对森林生态系统功能特别是养分循环及碳动态研究的深入,人们逐渐意识到森林粗木质物残体在森林的正常发育中具有非常重要的作用。研究证实,CWD能够为种子萌发提供合适的环境(Graham & Cranack, 1982; Harmon *et al.*, 1986; Harmon & Frank-

* 中国科学院野外台站项目资助。

** 通讯作者 E-mail: dy@xtbg.org.cn

收稿日期: 2011-08-26 接受日期: 2011-11-20

lin, 1989; Gray & Spies, 1997; 徐化成, 1998), 为许多的森林动物 (Torgersen & Bull, 1995; Rabe *et al.*, 1998; Timothy & Mark, 2004) 和微生物 (Amaranthus *et al.*, 1994) 提供适宜的居所, 是森林中一个长期的养分来源 (Zhou *et al.*, 2007), 并在旱季时成为局部小生境的重要的水分储备 (Harmon & Sexton, 1995; 邓红兵等, 2002; 赵玉涛等, 2002)。

西双版纳处于我国陆地生态系统最南端, 北回归线以南, 气候上介于热带湿润和热带半湿润气候区之间, 因此地带性植被理论上应是半常绿季节林和落叶季节林 (Richards, 1996)。受季节干旱和冬季低温的影响, 本区的热带季节雨林是在水分、热量均不足条件下分布的热带北缘森林群落 (张克映, 1963), 人类活动和全球变暖日趋剧烈的今天本区森林又应如何进行保护, 成为人们日益关注的问题。目前本地森林粗木质物残体的生态学功能方面主要对其元素含量进行了初步的报道 (宋泽伟和唐建维, 2008), 而对于其在森林生态系统生境异质性和生物多样性方面的重要性还未有进一步的研究。本文通过对本区代表性的热带季节雨林中粗死木质物残体腐解程度、持水能力及其分布规律进行探讨, 以期为进一步研究工作的开展提供基础性的数据支持。

1 研究地区与研究方法

1.1 样地概况

本研究所选样地系中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站综合观测场, 该观测场于 1993 年建立, 中心点坐标 $101^{\circ}12'1''E$ $21^{\circ}57'40''N$, 海拔 750 m, 属热带季风气候。该区域年内 85% 的降水集中在雨季、旱雨 2 季分明。当地年平均气温 $21.5^{\circ}C$, $\geq 10^{\circ}C$ 积温 $7860^{\circ}C$, 平均最低气温 $7.5^{\circ}C$, 年日照时数 1828 h, 年降水量 1557 mm, 年相对湿度 86% (刘玉洪等, 2001)。

研究样地面积为 $100\text{ m} \times 100\text{ m}$, 属于以番龙眼 (*Pometia pinnata*) + 千果榄仁 (*Terminalia myriocarpa*) 为标志种的热带季节雨林, 为当地原始森林的

顶级群落。根据 2010 年调查结果, 观测场内共有胸径 1 cm 以上乔木层物种 321 种, 其中优势种 24 种, 乔木层最大高度 45.5 m, 平均郁闭度 0.82; 灌木层物种 208 种, 其中优势种 24 种, 平均盖度 43.0%; 草本层物种 149 种, 优势种 13 种, 平均盖度 39.4%。

1.2 调查方法

20 世纪 90 年代以来, 美国林务局 (USDA Forest Service) 和美国长期生态学研究网络 (LTER) 为木质物残体调查制定了新的规范, 把粗木质物残体 (CWD) 的定义调整为直径 (通常指粗头部分) $\geq 10\text{ cm}$, 长度 $\geq 1\text{ m}$ 的死木质残体, 而把 $1\text{ cm} \leq$ 直径 $< 10\text{ cm}$ 的死木质物定义为细木质物残体 (FWD) (Harmon & Sexton, 1996; Harmon *et al.*, 1999)。自 CWD 的直径大小重新界定后, 绝大多数研究都采用了此标准, 对 CWD 和 FWD 进行区别对待 (闫恩荣等, 2005)。本研究所采用分类规则见表 1。

1.2.1 生物量与饱和持水力

1) 倒木和枯落大枝。对所有倒木和大枝逐个确定坐标 (以大头一端位置为准), 以 5 级法 (Carmon *et al.*, 2002; 闫恩荣等, 2005) 划分腐解等级, 测量大头直径、中部直径、小头直径、长度和小头指向。每个体上取一定数量样品, 现场测量鲜重 M_1 , 带回后以排水法测定样品体积 V_1 , 之后置于水槽中充分浸泡 (不少于 24 h), 滤去活动水分后称取饱和鲜重 M_2 , 之后带回在 $75^{\circ}C$ 烘干至恒重, 称取干重 M_3 , 求得样品干鲜比和样品密度, 并以圆柱体模型测算全株体积 (公式 (1)), 再根据相应腐解等级的密度计算其质量:

$$\text{倒木体积 } V = 1/3 \times \pi \times h \times (R_1^2 + R_2^2 + R_3^2) \quad (1)$$

$$\text{木材密度 } \rho = M_3 / V_1 \quad (2)$$

$$\text{生物量 } M = \rho \times V \quad (3)$$

$$\text{饱和持水力 } C = (M_2 - M_3) / M_3 \quad (4)$$

式中 R_1 为大头半径 (或下底半径), R_2 为中部半径, R_3 为小头半径, h 为长度。

表 1 本研究中木质物残体分类规则

Table 1 Wood debris classification in this study

	粗死木质物残体			细死木质物残体	细凋落物
	枯立木	倒木	大枝		
大头粗度 d	$d \geq 10\text{ cm}$	$d \geq 10\text{ cm}$	$d \geq 10\text{ cm}$	$10\text{ cm} \geq d \geq 1\text{ cm}$	—
长度 L	$L \geq 30\text{ cm}$	$L \geq 100\text{ cm}$	$L \geq 100\text{ cm}$	$L \geq 100\text{ cm}$	$L < 100\text{ cm}$
状态	直立	倒伏	—	—	—
样方面积	$100\text{ m} \times 100\text{ m}$	$100\text{ m} \times 100\text{ m}$	$100\text{ m} \times 100\text{ m}$	$10\text{ m} \times 10\text{ m}$	$2\text{ m} \times 2\text{ m}$
样方数	1	1	1	13	10

2) 枯立木。对所有枯立木和高度 $\geq 0.3\text{ m}$ 的枯桩逐个确定坐标,划分腐解等级,测定胸径(树桩为基径)、高度,以对应乔木层生物量模型计算其生物量。

3) 细木质物残体。在图 1 所示 13 个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 样方中进行 FWD 收集。按照 $1 \sim 2.5$ 、 $2.5 \sim 5$ 、 $5 \sim 10\text{ cm}$ 三个直径(大头)等级进行分类,称量鲜重。每径级取一定量带回, $75\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重再称重,求得样品干鲜比,进而换算求得样地中的 FWD 总生物量。

4) 细凋落物。在 1 hm^2 样地外随机布设 10 个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 调查样方,收集其中长度 $< 1\text{ m}$ 的所有地表凋落物, $75\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下烘干至恒重进行称量,进而换算求取样地中细凋落物总生物量。

1.2.2 空间信息提取 使用莱卡(Leica,德国) RS02 全站仪配合 GPR1 棱镜(Leica,德国)对样地所有 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 界桩进行精确定位,使用 ArcGIS 9.2 空间分析软件对定位后的坐标数据进行空间插值(图 2),通过调查时实测的 CWD 坐标结合使用 ArcGIS 9.2 插值结果,提取对所有 CWD 分布点的坡度及坡向信息。

由于已有坐标点具有足够精度,且插值的主要目的在于通过已有坐标信息对样地地形进行重建,因此本研究选用能够使表面整体曲率减为最小的规则样条法进行插值。插值时权重值选取惯用值 0.1,样本点选择为 4。

1.2.3 掉落指向 样地调查时以倒木和大枝大头一端为准测量其掉落方向。通过与空间分析时获取的 CWD 所处坡向信息进行对比,将倒木/大枝所指

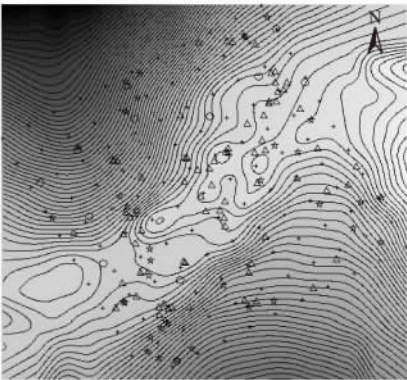


图 2 CWD 空间分布示意图
Fig. 2 Distribution of CWD in sample area
○表示枯立木分布,☆表示倒木分布,△表示大枝分布,+表示用于建立空间插值的样地标桩坐标。等高线为 1 m 高差,颜色由浅至深表示海拔由低至高。

方向与坡向呈 $0^{\circ} \pm 45^{\circ}$ 者认为是与坡同向,将所指方向与坡向呈 $90^{\circ} \pm 45^{\circ}$ 者认为是垂直于坡向。

1.2.4 数据分析 使用 Excel 2003 和 SPSS 19.0 对结果作图并进行统计分析。

2 结果分析

2.1 储量与分配

本次调查的 1 hm^2 季节雨林样地中共有各类木质物残体和凋落物共计 $10204.70\text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (图 3),其中 $\geq 10\text{ cm}$ 的粗木质物残体占了该部分总生物量的 68.02%,而与之相对, $1 \sim 10\text{ cm}$ 的细木质物残体为 10.22%,其他地表凋落物为 21.76%,木质物残体是本地森林生态系统物质循环中不可忽视的一环。

2.2 腐解等级与生物量

调查结果显示, 1 hm^2 调查范围内共有倒木 36 株,其中大径级倒木所占数量比例相对较少(图 4 A), 30 cm 以下倒木占到总数的 66.66%,这符合

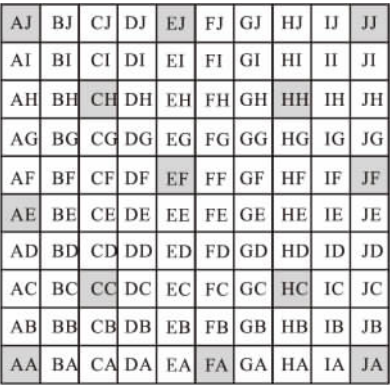


图 1 季节雨林综合观测场 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 细木质物残体取样样方分布
Fig. 1 Distribution of $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ plot in a seasonal rain-forest
灰色部分为取样样方。

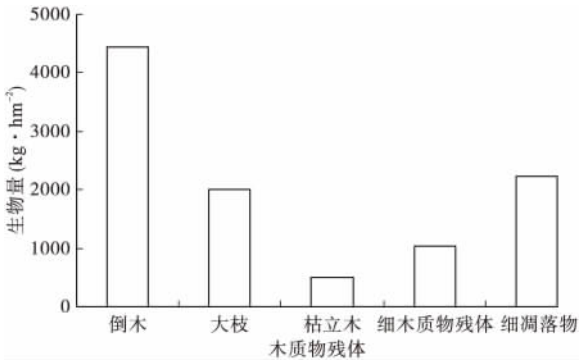


图 3 季节雨林木质物残体生物量
Fig. 3 Biomass of wood debris in the plot

热带森林中小径级个体更新较快的特点;但倒木径级越大,其对生物量的贡献也越明显,因此即使少量的大树倒下,也将对整个森林 CWD 的分配产生巨大影响(图 4B)。调查同时发现,10~20 cm 径级范围内有 83.33% 的倒木个体达到 4~5 级腐解,此比例明显高于其他径级下的腐解程度。这可能与小径级下比表面积相对较大,更有利于木质物残体与外界分解者接触有关。

调查发现,占总数 86.30% 的大枝个体为 10~20 cm 径级,30 cm 以上大枝仅有 2 个(图 5A)。与倒木相比,凋落大枝由于体积和质量相对较小,且其上往往有较多分枝,因此,一般不会很快贴附于地面,这可能是 10~20 cm 径级范围内 4~5 级严重腐解的大枝在总数中所占的相对比例低于倒木的原因。

虽然数量多达 73 个,但由于凋落大枝径级较小,因此整体生物量仍然少于倒木(图 5B),为倒木生物量的 45.11%。以腐解等级划分,倒木和大枝均以 3 级腐解的生物量占多数,但 5 级腐解状态下的倒木生物量高于大枝,这可能与小径级个体分解

周期相对较短有关。

本次调查样地范围中枯立木和枯桩仅见 13 株(图 6A),这可能与本地气候相对湿热,树木死亡后容易腐烂折断有关。即使是在本次调查中遇到的样本,也均处于 3~5 级的腐解中后期,本地环境可能并不适宜枯立木存留。

由于数量有限,因此枯桩和枯立木生物量仅为 $500.42 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,低于其他 CWD 成分。在腐解等级的生物量分配上,枯立木与其他成分特征相似,在 3 级腐解状态下的生物量最多(图 6B),随腐解程度增加生物量呈减少趋势。

2.3 饱和持水状况

本研究中的倒木和大枝密度随分解程度的增加而呈降低趋势(图 7)。腐解等级 2 级时木材密度中位数尚有 $0.459 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ (倒木)和 $0.507 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ (大枝),而当 5 级腐解时木材密度中位数仅为 $0.407 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ (倒木)和 $0.466 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ (大枝)。而随木材密度的下降,CWD 持水力则呈上升趋势(图 8)。进一步的计算发现,当所有大枝和倒木达到饱

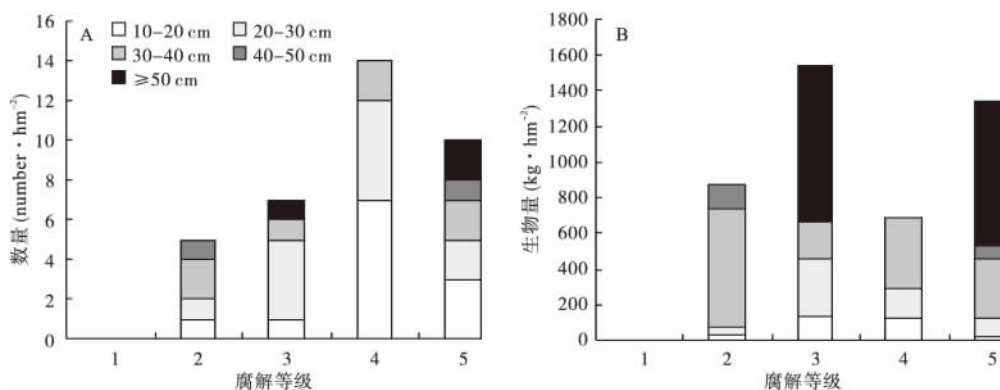


图4 热带季节雨林倒木腐解等级与数量

Fig.4 Number and decay classes of logs in the plot

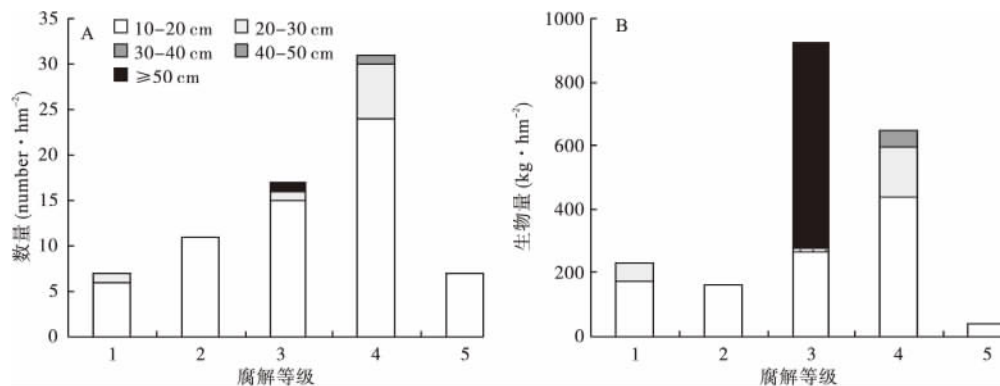


图5 季节雨林大枝腐解等级与数量

Fig.5 Number and decay classes of large branches in the plot

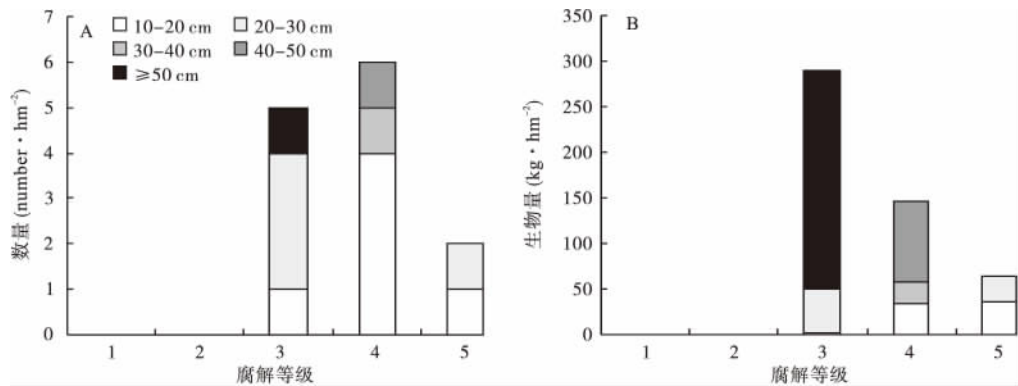


图 6 季节雨林枯立木腐解等级与数量
Fig. 6 Number and decay classes of snags in the plot

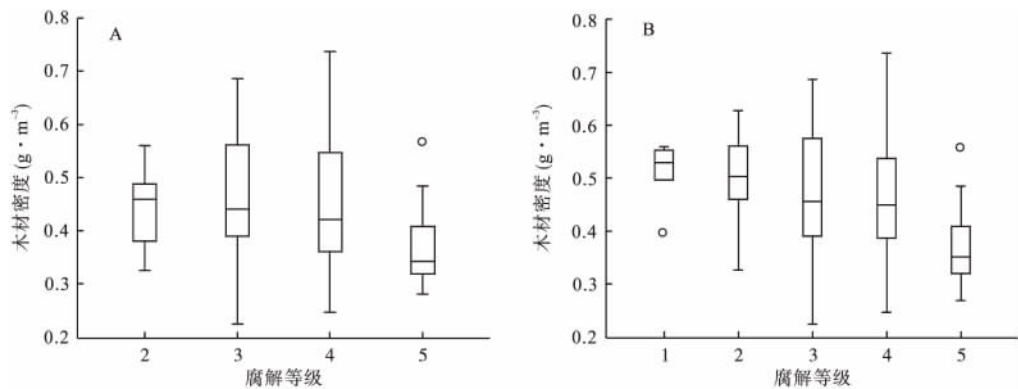


图 7 倒木(A)和大枝(B)密度与腐烂等级关系
Fig. 7 Relationship between wood density and decay classes of logs (A) and large branches (B)

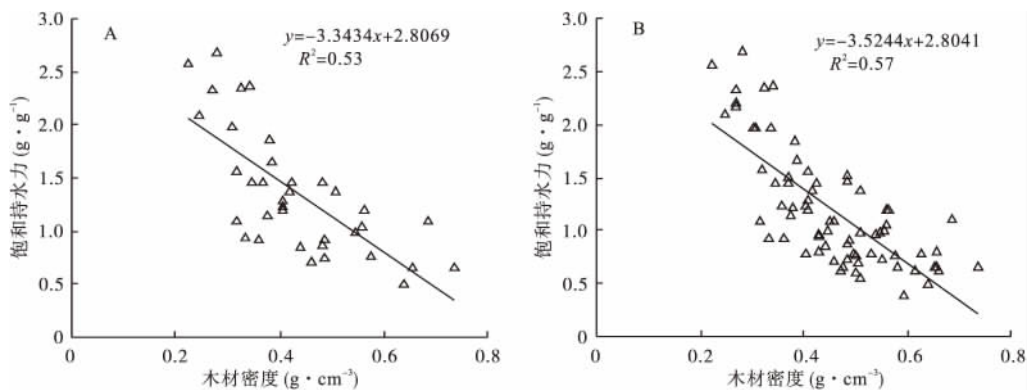


图 8 倒木(A)和大枝(B)饱和持水力-木材密度拟合关系
Fig. 8 Relationship between water holding capacity and wood density of logs (A) and large branches (B)

和持水量时,持有水量可达 7.81 mm。

2.4 坡度影响

软件空间分析时,在整个样地范围内共生成插值点 67770 个,坡度 $14.6^\circ \pm 6.9^\circ$ 。各坡度上的详细插值点数量如图 9 所示,可见样地以 15° 左右坡度居多,其两侧坡度均为减少趋势。

调查发现, $5^\circ \sim 15^\circ$ 缓坡大枝较多,分布数量占

大枝总数的 38.36% (图 11A)。 $0^\circ \sim 5^\circ$ 、 $5^\circ \sim 15^\circ$ 、 $15^\circ \sim 25^\circ$ 和 $\geq 25^\circ$ 坡度下 4~5 级腐解的大枝生物量比例分别为 8.55%、49.95%、62.09% 和 86.99%,随坡度的增加,腐解后期的大枝生物量比例呈上升趋势(图 11B)。

与大枝结果有所不同,倒木和枯立木则更多分布于 $15^\circ \sim 25^\circ$,二者在该坡度范围内的数量分别达

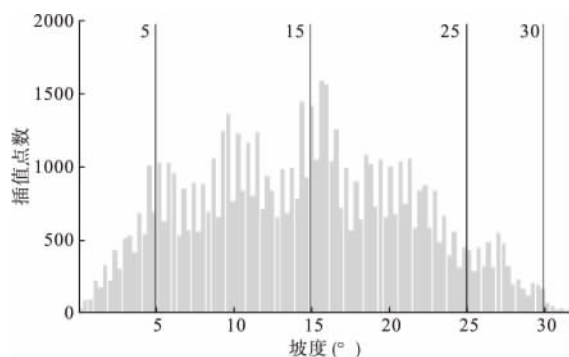


图9 样地坡度分布

Fig.9 Slope gradient distribution in the plot

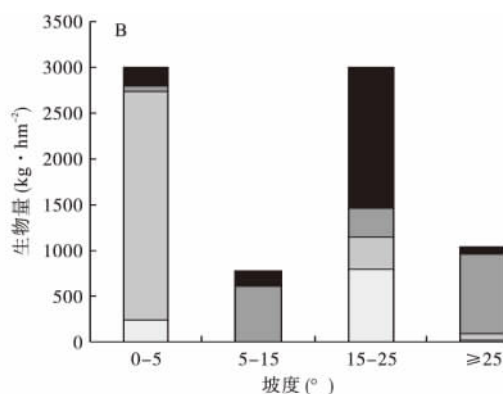
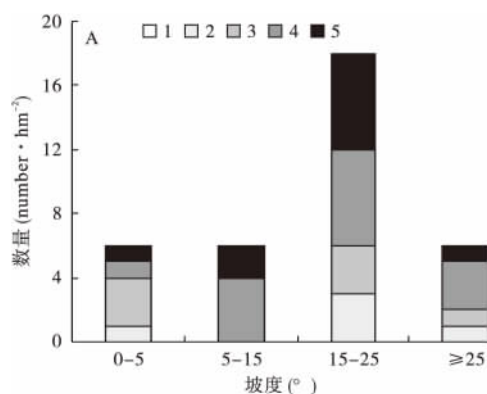


图10 倒木腐解等级与坡度

Fig.10 Slope gradient and decay classes of logs

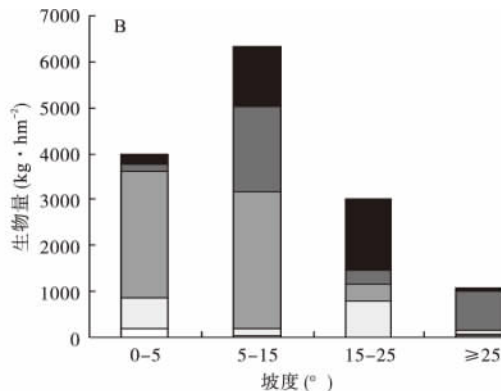
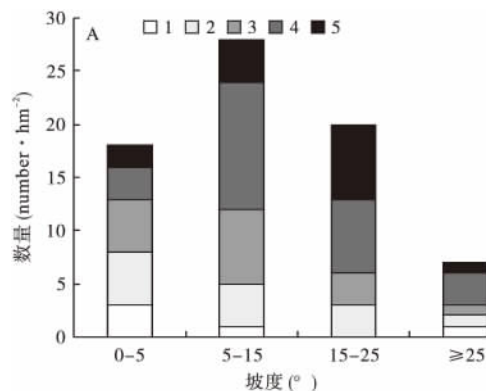


图11 大枝腐解等级与坡度

Fig.11 Slope gradient and decay classes of large branches

受地形影响,样地中CWD的分布也主要集中在东南、西北以及其邻近坡向(图14)。调查发现,阳坡(SE、S、SW)上的CWD数量(倒木13株,大枝28个,枯立木6株)要高于阴坡(NE、N、NW,共计倒木8株,大枝9个,枯立木2株),这可能与阳坡光照条件相对较好,竞争较为激烈,淘汰个体也相对较多有关。

倒木和大枝分解过程中会有相当一部分时期贴

到各自总数的50.00%(图10A)和46.15%(图12A),其中又分别有61.89%(图10B)和89.43%(图12B)的倒木和枯立木生物量处于4~5级腐解等级。坡地上腐解中后期的CWD生物量比例处于一个较高的水平。

2.5 CWD 掉落指向与坡向

由于有小溪自西南(SW)至(NE)东北横跨整个样地,因此整个样地地形以东南(SE)和西北(NW)坡向为主。地形插值结果表明,本样地以西北、北和东南坡向居多,西坡和东坡相对较少(图13)。总体来说,样地中阳坡和阴坡比例接近,东坡略多于西坡。

附地面,因此可能会对坡地凋落物及森林种子散布具有一定的富集作用,提高局地的土壤肥力和物种多样性。本研究对样地倒木和大枝与坡向的关系进行了初步调查。结果显示,在大多数情况下,倒木和大枝与坡向同向的数量要略高于垂直于坡向的数量(图15),这可能与CWD两端生物量不平衡,容易以其中一方为主向下滑动有关。

另一方面,掉落后垂直于坡向的CWD数量虽

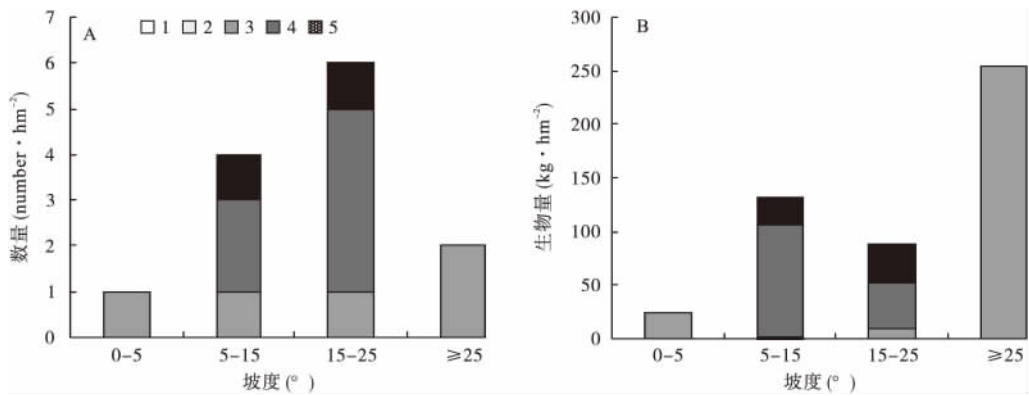


图 12 枯立木腐解等级与坡度
Fig. 12 Slope gradient and decay classes of snags

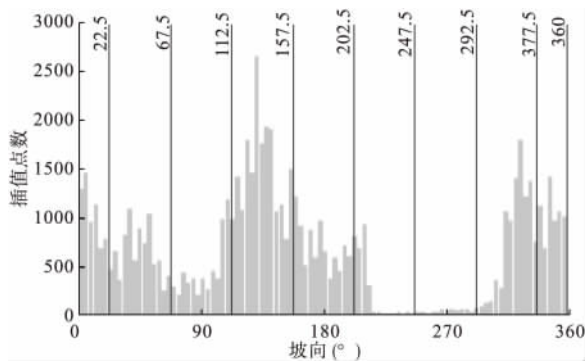


图 13 样地坡向分布
Fig. 13 Distribution of slope direction in the plot

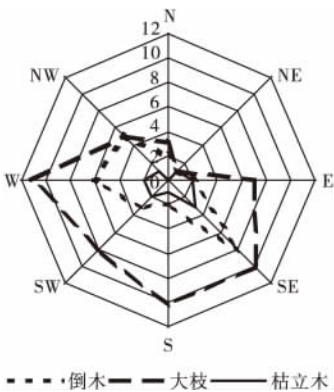


图 14 样地 CWD 分布坡向
Fig. 14 Distribution of slope direction of CWD in the plot

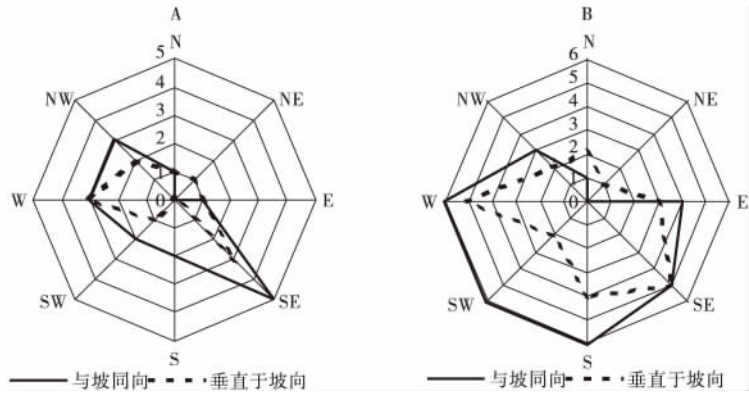


图 15 倒木(A)和大枝(B)掉落方向与坡向关系
Fig. 15 Relationship between location and slope direction of logs (A) and large branches (B)

略低,但总体数量和比例仍不在少数(倒木数量 12 株,占总数 41.38%,大枝 24 个,为总数的 43.64%)。成对 t 检验结果显示,倒木掉落方向的 $t = 1.667$,双侧 P 值 = 0.140;大枝掉落方向的 $t = 1.507$,双侧 P 值 = 0.175,大枝和倒木在不同方向的掉落数量差异不显著,CWD 掉落后的朝向可能更多倾向于一个随机的过程。

3 讨论

由于地点和环境的不同,热带森林中 CWD 可能会有很大差异 $0 \sim > 60 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 范围均有报道 (Baker *et al.* 2007)。早期对本地森林的研究显示,本地热带季节雨林内 2 cm 以上 CWD 储量为 $16242.7 \pm 6524.1 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,约占森林总生物量的

4% (吕晓涛等 2007; 宋泽伟和唐建维 2008), 本研究中 $10204.70 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 的凋落物总量与此相近。相对于其他热带森林 (Baker *et al.*, 2007), 本地 CWD 储量相对较低。虽然本地大径级 CWD 分解速率暂无报道, 但已有研究发现本地凋落物的周转时间相比其他热带森林而言处于一个相对较高的水平 (Tang *et al.*, 2010), 这可能也是本地 CWD 现存量相对较低的一个重要原因。

Harmon 等 (1986) 指出径级大小对 CWD 分解速度也有一定的影响, 这可能与其比表面积的大小有关。调查发现, 本地随腐解程度的增加, 10 ~ 20 cm 小径级个体所占比例逐渐增加, 多数的小径级个体处于腐解中后期。这可能是由于 CWD 径级越小, 相对表面积也就越大, 与地面的相对接触面积越大, 越容易被微生物和小型昆虫入侵。此外, 径级越大, 不易于微生物分解的心材所占的比例会越大, 从而使分解速率降低 (Harmon *et al.*, 1986; 吕明和等, 2006)。

本研究中的大枝和倒木在饱和持水状态下能够持有 7.81 mm 水量, 结合本地季节雨林全年 1136 mm 的穿透雨量 (张一平等 2003), 该部分 CWD 截留水分仅占穿透雨比例的 0.68%, 少于 Harmon 和 Sexton (1995) CWD 能够截留 2% ~ 5% 穿透雨的报道, 这可能与本地 CWD 储量相对较少有关。由于 CWD 在森林中并非均匀分布, 其截留的降水将有可能加强林内水分空间分布格局的异质性。同时, 由于研究中 4 ~ 5 级腐解的 CWD 生物量占其总量的 45.72%, 而 CWD 的密度随分解程度的增加而降低 (Franklin *et al.*, 1987), 随木材密度的下降, CWD 持水力又呈上升趋势, 因此, 本地森林 CWD 的持水潜力可能更多表现为对局地生境异质性的影响。

地形是影响 CWD 产生和分布的重要环境因素 (刘妍妍和金光泽 2009)。调查发现, $5^{\circ} \sim 15^{\circ}$ 缓坡大枝较多, 这可能是由于大枝体积和重量相对较小, 易在重力作用下发生迁移; 而样地内 $15^{\circ} \sim 25^{\circ}$ 坡地的倒木和枯立木数量较多, 则可能与坡地土层相对较薄, 土壤水分和肥力条件不如沟底, 植物对环境变化更加敏感有关。大枝、倒木、枯立木均在坡地上有更高的生物量比例处于腐解的中后期, 这可能由于坡上水分流失相对更快, 而许多真菌、微生物和昆虫在 30% 湿度下活性将会减弱 (Zhou *et al.*, 2007), CWD 分解速率下降而导致有更多分解中后期个体能够长期存留。这部分分解中后期的 CWD 具有的

高持水力, 其分布有可能有利于改善陡坡环境下的土壤水肥条件。

本研究样地林冠上的主导风向分别为偏东南风 (ESE 和 SE) 和偏西风 (WSW、W 和 WNW), 风速一般不超过 $1.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (张一平等 2006)。调查中东南 (SE) 和西 (W) 向 CWD 数量较多, 可能与此有一定关系。调查同时也发现, 样地南 (S) 向 CWD 明显多于北 (N) 向, 这与某些北方地区的研究结果并不一致 (刘妍妍和金光泽 2009)。这可能与许多真菌类分解者在 $25 \sim 30^{\circ}\text{C}$ 下活性最高 (Harmon *et al.*, 1986), 当湿度较高时, $41 \sim 44^{\circ}\text{C}$ 即有可能抑制包括昆虫在内的分解者活动 (Savely, 1939; Zhou *et al.*, 2007) 有关, 因为阳坡相对较多的阳光直射将有可能直接加热 CWD 表面而导致局部的高温环境 (Graham, 1925; Zhou *et al.*, 2007)。张一平等 (2002) 的相关研究也证实, 干热季时本地林窗内会有超过 40°C 的地表温度, 这可能导致本地阳坡 CWD 的分解速率慢于阴坡。同时, 阳坡较好光照条件下较强的竞争也有可能更多的个体或构件被淘汰。

研究发现, 虽然 CWD 掉落后可能会因重力作用而一端下滑, 但垂直于坡向的大枝和倒木数量并未显著少于平行与坡向的个体数量。与水流方向垂直的倒木被认为能够形成梯级-深潭 (step-pool) 结构, 降低或耗散水的冲刷能量 (Heede, 1985a, 1985b; 魏晓华和孙阁 2009), 这将有利益于上游物质在该位置的沉积和富集。唐勇等的研究 (Tang *et al.*, 2011) 认为, 板根能够对水分、养分和种子等形成物理阻隔, 导致生境异质性的形成, 而这又是热带森林物种多样性得以维持的重要因素之一 (Wright, 2002)。由于结构上的相似性, CWD 完全能够具有与板根类似的对上游水、肥和繁殖体的物理截留作用, 而且 CWD 本身就是一个能够缓慢持续释放的肥力来源 (Zhou *et al.*, 2007) 和旱季水源 (Harmon & Sexton, 1995; 邓红兵等 2002; 赵玉涛等 2002), 发生和分布上也相对板根等更具普遍性, 因此, CWD 在生物多样性研究上的潜在意义应当引起重视。

4 结 论

西双版纳季节雨林中粗木质物残体数量上相对其他森林较少, 但多数大径级的倒木和枯立木分布于较陡的坡地上, 这将有助于改善陡坡相对恶劣环境下的水肥条件。同时, 由于 CWD 持水力随腐解等级的增加而提高, 因此占其总生物量 45.72% 的

腐解中后期 CWD 将在改善局地水分条件方面发挥重要作用。本地大枝和倒木的分布受到风向的影响,同时由于热带地区高温高湿的环境特征,本地季节雨林中 CWD 有在阳坡分布的倾向。虽然大枝和倒木落下后基本呈随机指向,但由于其发生上的更具有普遍性,因此,CWD 在群落生境异质性产生和物种共存机制维持等方面的贡献应当受到更进一步的重视。

致 谢 主要工作在中国科学院西双版纳热带植物园西双版纳热带雨林生态系统研究站完成,中国科学院西双版纳热带植物园的唐勇老师和陈辉、杨小飞同志为文章的构思和讨论提供了重要指导,陈德富、刘梦楠、李绍安、马玖、邓云超、余江等同志为本文的数据获取提供了大力协助,在此一并致谢。

参考文献

- 邓红兵,肖宝英,代力民,等. 2002. 溪流粗木质残体的生态学研究进展. 生态学报, **22**(1): 87-93.
- 刘妍妍,金光泽. 2009. 地形对小兴安岭阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林粗木质残体分布的影响. 生态学报, **29**(3): 1398-1407.
- 刘玉洪,张克映,马友鑫,等. 2001. 西双版纳热带雨林水文观测系统的设计. 福建林业科技, **28**(2): 14-16.
- 吕明和,周国逸,张德强. 2006. 鼎湖山黄果厚壳桂粗死木质残体的分解. 广西植物, **26**(5): 523-529.
- 吕晓涛,唐建维,何有才,等. 2007. 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, **31**(1): 11-22.
- 宋泽伟,唐建维. 2008. 西双版纳热带季节雨林的粗死木质残体及其养分元素. 生态学杂志, **27**(12): 2033-2041.
- 魏晓华,孙 阁. 2009. 流域生态系统过程与管理. 北京: 高等教育出版社.
- 徐化成. 1998. 中国大兴安岭森林. 北京: 科学出版社.
- 闫恩荣,王希华,黄建军. 2005. 森林粗死木质残体的概念及其分类. 生态学报, **25**(1): 158-167.
- 张克映. 1963. 滇南气候的特征及其形成因子的初步分析. 气象学报, **33**(2): 218-230.
- 张一平,宋清海,于贵瑞,等. 2006. 西双版纳热带季节雨林风时空变化特征初步分析. 应用生态学报, **17**(1): 11-16.
- 张一平,王 馨,王玉杰,等. 2003. 西双版纳地区热带季节雨林与橡胶林林冠水文效应比较研究. 生态学报, **23**(12): 2653-2665.
- 张一平,王进欣,马友鑫,等. 2002. 西双版纳热带次生林林窗近地层温度时空分布特征. 林业科学, **38**(6): 1-5.
- 赵玉涛,余新晓,程根伟,等. 2002. 粗木质残体(CWD)的水文生态功能——当前森林水文研究中被忽视的重要环节. 山地学报, **20**(1): 12-18.
- Amaranthus MP, Trappe JM, Bednar L, et al. 1994. Hypogeous fungal production in mature Douglas-fir forest fragments and surrounding plantations and its relation to coarse woody debris and animal mycophagy. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**: 2157-2165.
- Baker TR, Coronado ENN, Phillips OL, et al. 2007. Low stocks of coarse woody debris in a southwest Amazonian forest. *Oecologia*, **152**: 495-504.
- Carmon MR, Armesto JJ, Aravena JC, et al. 2002. Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloé Island, Chile. *Forest Ecology and Management*, **164**: 265-275.
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME. 1987. Tree death as an ecological process. *BioScience*, **37**: 550-556.
- Graham RL, Cranack KJ. 1982. Mass, nutrient and decay rate of dead boles in rain forests of Olympic National Park. *Canadian Journal of Forest Research*, **12**: 511-521.
- Graham SA. 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology*, **6**: 397-416.
- Gray AN, Spies TA. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology*, **78**: 2458-2478.
- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, et al. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, **15**: 133-302.
- Harmon ME, Franklin JF. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, **70**: 48-59.
- Harmon ME, Nadelhoffer KJ, Blair JM. 1999. Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter// Robertson GP, ed. *Standard Soil Methods for Long Term Ecological Research*. New York: Oxford University Press: 202-234.
- Harmon ME, Sexton J. 1995. Water balance of conifer logs in early stages of decomposition. *Plant and Soil*, **172**: 114-152.
- Harmon ME, Sexton J. 1996. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems// US LTER Publication. Seattle: University of Washington.
- Heede BH. 1985a. Channel adjustments to the removal of log steps: An experiment in a mountain stream. *Environmental Management*, **9**: 427-432.
- Heede BH. 1985b. Interactions between streamside vegetation and stream dynamics// Johnson RR, Ziebel CD, Patton DR, eds. *Riparian Ecosystems and Their Management: Reconciling Conflicting Uses: First North American Ripari-*

- an Conference. 1985 April 16–18; Tucson , Arizona: 54–58. USDA Forest Service , General Technical Report RM–120.
- Rabe MJ , Morrell TE , Green H , *et al.* 1998. Characteristics of ponderosa pine snag roosts used by reproductive bats in northern Arizona. *Journal of Wildlife Management* , **62**: 612–621.
- Richards PW. 1996. The Tropical Rain Forest: An Ecological Study. London: Cambridge University Press.
- Savely HE. 1939. Ecological relations of certain animals in dead pine and oak logs. *Ecological Monographs* , **9**: 322–385.
- Tang JW , Cao M , Zhang JH , *et al.* 2010. Litterfall production , decomposition and nutrient use efficiency varies with tropical forest types in Xishuangbanna , SW China: A 10-year study. *Plant and Soil* , **335**: 271–288.
- Tang Y , Yang XF , Cao M , *et al.* 2011. Buttress trees elevate soil heterogeneity and regulate seedling diversity in a tropical rainforest. *Plant and Soil* , **338**: 301–309.
- Timothy SM , Mark JK. 2004. Demographic responses of shrews to removal of coarse woody debris in a managed pine forest. *Forest Ecology and Management* , **189**: 387–395.
- Torgersen TB , Bull E. 1995. Down logs as habitat for forest-dwelling ants: The primary prey of pileated woodpeckers in northeastern Oregon. *Northwest Science* , **69**: 294–303.
- Wright JS. 2002. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* , **130**: 1–14.
- Zhou L , Dai LM , Gu HY , *et al.* 2007. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research* , **18**: 48–54.
-
- 作者简介 邓云男,1983年生,硕士,助理研究员。主要从事植物生态学研究。E-mail: dy@xtbg.org.cn
责任编辑 王伟
-