

## 研究報告

## 杉木人工林疏伐後原生種樹苗之天然更新

趙國容<sup>1)</sup> 林詠喬<sup>1)</sup> 宋國彰<sup>2,5)</sup> 陳相伶<sup>3)</sup> 邱清安<sup>3,4)</sup> 曾彥學<sup>3)</sup>

## 摘 要

植物群落未來的組成與結構決定於現階段小苗的天然更新狀況。本研究透過剖析人工林砍伐跡地原生樹種的小苗組成、結構與微環境因子間之關係，以提出經營與復育策略。研究地點在台灣中部惠蓀林場杉木林行列疏伐跡地。伐木後此地林冠層尚有殘留的杉木，而次林冠層則有天然更新的原生樹種。本研究於伐木結束一年半後，設立30個1×2 m樹苗小樣方。樣方內共調查到121株樹苗。依樹苗的物種組成及數量，小樣方內由樹苗所組成的植物群落可分成三群：第一群的優勢物種為中度耐陰的灌木樹種琉球雞屎樹，主要分布在上層植被(林冠層及次林冠層)覆蓋度較高處；第二群優勢物種為先驅喬木樹種白匏子，主要分布在上層植被覆蓋度較低且蕨類植物覆蓋度較高處；第三群優勢物種為中度耐陰性的喬木香楠，主要在地表蕨類植物覆蓋度低處。在群落結構上，樹苗的植株密度以及物種多樣性皆和次林冠層覆蓋度呈顯著負相關。杉木殘材的覆蓋度對物種組成、植株密度和物種多樣性皆無顯著影響。因此本研究推測，人工林砍伐跡地天然更新的樹苗物種組成主要受到林冠層、次林冠層和地被層植物覆蓋度之綜合影響，而樹苗群落結構(密度和多樣性)則主要受到次林冠層覆蓋度之影響。本研究建議若欲以被動策略復育人工林砍伐跡地時，有必要維持林冠層和次林冠層的覆蓋度異質性，以促進不同更新策略樹種小苗的共存，進而提高物種多樣性。

關鍵詞：惠蓀實驗林場、人工林伐木跡地、原生樹種小苗、天然更新、次生演替。

趙國容、林詠喬、宋國彰、陳相伶、邱清安、曾彥學。2020。杉木人工林疏伐後原生種樹苗之天然更新。台灣林業科學35(4):277-96。

<sup>1)</sup> 國立中興大學國際農學碩士學位學程，402台中市南區興大路145號 International Master Program of Agriculture, National Chung Hsing University, 145 Xingda Rd., South Dist., Taichung City 402, Taiwan.

<sup>2)</sup> 國立中興大學水土保持學系，402台中市南區興大路145號 Department of Soil and Water Conservation, National Chung Hsing University, 145 Xingda Rd., South Dist., Taichung City 402, Taiwan.

<sup>3)</sup> 國立中興大學森林學系，402台中市南區興大路145號 Department of Forestry, National Chung Hsing University, 145 Xingda Rd., South Dist., Taichung City 402, Taiwan.

<sup>4)</sup> 國立中興大學實驗林，402台中市南區興大路145號 Experimental Forest, National Chung Hsing University, 145 Xingda Rd., South Dist., Taichung City 402, Taiwan.

<sup>5)</sup> 通訊作者 Corresponding author, e-mail:mikesong@nchu.edu.tw

2020年4月送審 2021年1月通過 Received April 2020, Accepted January 2021.

Research paper

## Natural Regeneration of Native Woody Seedlings in a China Fir Plantation after Thinning Practices

Kuo-Jung Chao,<sup>1)</sup> Yung-Chiau Lin,<sup>1)</sup> Guo-Zhang Michael Song,<sup>2,5)</sup>  
Hsiang Ling Chen,<sup>3)</sup> Ching-An Chiu,<sup>3,4)</sup> Yen-Hsueh Tseng<sup>3)</sup>

### 【 Summary 】

Natural regeneration of native seedlings is important to the future composition and structure of forests. In this study, we investigated relationships between microenvironmental variables and native tree seedlings (including their composition and structure) in a logged China fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation, in order to propose management and restoration strategies. Our study site was located in the Huisun Experimental Forest Station, central Taiwan. After logging practices, the canopy and subcanopy layers were respectively dominated by residual China fir and naturally regenerated native trees. We set up 30 seedling subquadrats (each 1×2 m) in this plantation. The communities in these subquadrats could be clustered into 3 groups based on the species composition and abundance of 121 tree seedlings recorded in censuses. The first group was dominated by the moderately shade-tolerant shrub species, *Lasianthus fordii*, and was located at the habitat with high overstory (canopy and subcanopy) cover. The second group was dominated by the shade-intolerant tree species, *Mallotus paniculatus*, and the habitat of the group was characterized by low overstory cover and high understory fern cover. The third group was dominated by the moderately shade-tolerant tree species, *Machilus zuihoensis*, and its habitat was characterized by low understory fern cover. In terms of community structure, seedling density and diversity indices were significantly negatively correlated with subcanopy cover. Residual coarse woody debris of China fir had no significant effects on species composition, stem density, or species diversity. Regeneration of native trees was mainly influenced by the canopy, subcanopy, and understory cover, while the seedling community structure (stem density and species diversity) was mainly influenced by the subcanopy cover. We proposed that it is necessary to maintain the heterogeneity of overstory cover when managing logged plantations through passive strategies, since habitat heterogeneity facilitates the coexistence of seedlings with different regeneration needs and in turn maintains species diversity.

**Key words:** Huisun Experimental Forest, logged plantation, native tree seedling, natural regeneration, secondary succession.

**Chao KJ, Lin YC, Song GZ, Chen HL, Chiu CA, Tseng YH. 2020.** Natural regeneration of native woody seedlings in a China fir plantation after thinning practices. *Taiwan J For Sci* 35(4):277-96.

## 緒言

根據第四次全國森林調查，臺灣地區(含金門、馬祖)的森林面積約佔全國面積的60.71%，其中的51%為天然林，49%為人工林(Chiu et al. 2015)。為了保育水土及自然資源，根據台灣森林經營管理方案，目前在臺灣地區已全面禁伐天然林。即使是人工林，仍有提供自然資源以及生態系服務的功能。因此人工林的永續經營亦是值得關注的議題。為了達到自然資源的永續價值，尤其應著重於砍伐後如何復育，如何維持甚至增進其生態系服務功能及生物多樣性(Chazdon 1998, Holl and Aide 2011, Chiu and Hsu 2015)。

Holl and Aide (2011)將人為干擾過後退化植被的復育方法區分成主動策略與被動策略。其中，主動策略是投入大量人力達到復育之目的，而被動策略主要是利用植被具有的天然更新(natural regeneration)能力。使用被動策略的復育，有可能效果不彰導致演替遲滯(Chiu and Hsu 2015)。例如，在印尼的熱帶雨林中的伐木跡地在沒有人為管理下，天然更新30年的植物群落仍停留在以草本植物為優勢的階段。這是因當地的地被植物延緩了木本植物的移入(Harrison and Swinfield 2015)。Su et al. (2018)則發現擇伐後的臺灣檜木林，在復育初期雖曾投入少量人力進行除伐及修枝撫育作業，後續任其自然更新30餘年後，其林下樹苗的種類仍和天然原始林下的種類有差異。若數十年的時間仍無法讓伐木跡地的植被順利地往演替後期發展，就需要加上適當的人為管理介入。而執行人為管理之前，必須對目標森林有基礎的觀測與評估，例如天然更新狀況與生物和非生物因子之關係等，才能訂出合適的管理策略(Chazdon 2003, Walker and del Moral 2008, Holl and Aide 2011, Chiu and Hsu 2015)。

植物天然更新受到種源有無、物種自身更新特性、微環境因子以及與其他生物間交互作用的影響(Barnes et al. 1997)。種源的缺乏往往不利於被動復育的進程(Chiu and Hsu 2015)。物種更新時期的特性可以依發芽與小苗生存時所需的光度分級。在這個時期需光較強的物種可歸為不耐

陰物種，而在這個時期可在低光環境下發芽與生存的物種，則可歸為耐陰物種(Whitmore 1989)。人工林被砍伐後，殘餘植被(林冠層與次林冠層)所造成的林下異質光環境，可能會促進不同耐陰程度樹苗的萌發與生長。在光度相對中等之處，也就是殘留林冠層與次林冠層覆蓋度中等的林下，可能會讓耐陰與不耐陰的物種得以共存，維持較高的生物多樣性。

在樹苗與其他生物交互作用方面，地被植物與地表活動的動物也會影響森林的天然更新。在地表活動的脊椎動物的植食與挖掘，會降低樹苗的存活(Osunkoya et al. 1992)。有研究認為地被植物對於木本小苗有競爭資源(如光或土壤水分)的負面效應(Osunkoya et al. 1992, Royo and Carson 2006)。但也有研究認為，地被植物對樹苗的生存有正面效應(Song et al. 2012)。Song et al. (2012)提出，在有脊椎動物(如地棲鳥類)活動的森林地表，地被植物具有類似圍籬的保護作用，可以降低樹苗被動物干擾致死的機率。因此，地被植物能直接透過資源競爭，或間接影響動物的活動，而改變樹苗的生存與生長狀況。

除了地表的動植物之外，樹木自然死亡造成的枯倒木或是砍伐後留下的殘材，也會影響森林的更新。這些殘材所提供的養份和空間可促進森林的更新(Lack 1991, van der Meer et al. 1998)。因為樹苗若在殘材上發芽，不但可以減少和地被植物之間的競爭，亦可獲得殘材分解所提供的養份(Lack 1991, van der Meer et al. 1998, Su et al. 2018)。在臺灣，某些特定樹種(例如臺灣扁柏(*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*)，即偏好在同種的殘材上發芽(Su et al. 2018)。然而目前尚不清楚人工林砍伐後的殘材對於原生闊葉樹種的更新與物種多樣性的效應。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)曾是臺灣主要的造林針葉樹種(Horng 2003)。在臺灣中部山區的惠蓀林場中，杉木即為主要的造林物種之一(Feng and Huang 1997)。於1987年時，其造林面積約佔整個林場面積的6.9% (518.17 ha) (Feng and Huang 1997)。Chen et al. (2014)於中國的研究指出，杉木成樹會分泌一種特殊的化

學物質(環二肽; cyclic dipeptide)，抑制杉木小苗的生長。Lu and Ou (1996)在臺灣中部惠蓀林場杉木林的研究中，並沒有記錄到杉木小苗，且杉木萌蘗枝生長狀況亦不佳，因此認為杉木無法天然更新。雖然過往研究已觀察到部分鬱閉杉木林下已有當地原生樹種的天然更新(Lu and Ou 1996, Feng and Huang 1997)，杉木被砍伐後，原生物種是否能繼續順利更新，仍待研究確定。

2015至2016年間，國立中興大學實驗林管理處選取實驗林的一處林地，進行行列疏伐。目前此林地於伐木後，被動復育現況尚待研究。為了瞭解本伐木跡地的天然更新種源是否充足，以及現地生物和非生物因子是否會限制樹苗的建立，本研究之目的為：1.調查伐木跡地於疏伐作業一年半後樹種的天然更新現況，調查項目包含物種組成、植株密度與物種多樣性；2.了解疏伐後，殘留林冠層、次林冠層、地被植物及殘材等微環境因子，對木本小苗的物種組成、植株密度與物種多樣性間之關係。

## 材料與方法

### (一) 研究區概況

惠蓀林場隸屬於國立中興大學實驗林管理處，地理位置位於臺灣中央山脈中部合歡山之西南支脈，總面積約為7477 ha (Lu and Ou 1996, Wang and Ou 2002)。因為海拔落差達1965 m (454至2419 m)，其內之林相包含亞熱帶至暖溫帶之山地植被分帶。其中，第三林班地的關刀溪水源地集水區，海拔範圍約為700至1675 m，面積約為47 ha，區內主要為次生闊葉天然林，以及杉木、柳杉(*Cryptomeria japonica*)、日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa*)等造林地(Lu and Ou 1996)。天然植群主要屬於Su (1984)所分類的臺灣山地植群帶中的楠櫛林帶(*Machilus-Castanopsis* zone)。優勢樹種主要有臺灣黃杞(*Engelhardia roxburghiana*)、香桂(*Cinnamomum subavenium*)、山紅柿(*Diospyros morrisiana*)、變葉新木薑子(*Neolitsea variabilis*)、小葉赤楠(*Syzygium*

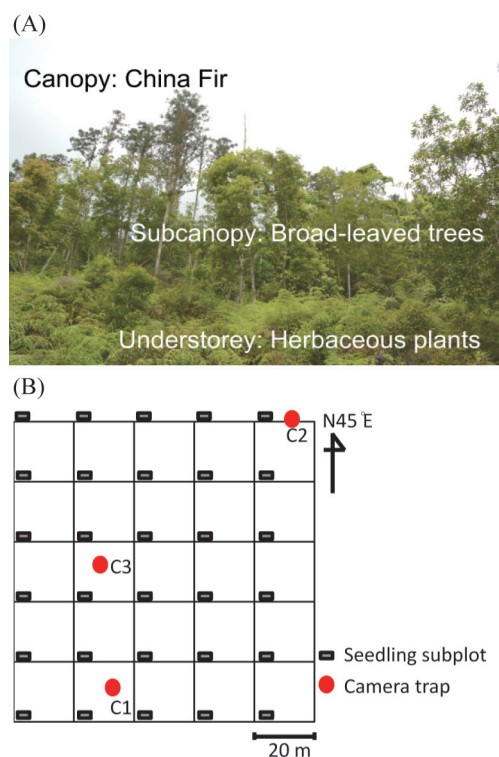
*buxifolium*)、木荷(*Schima superba*)等(Lu and Ou 1996)。在1994年的調查中，杉木造林地林下的原生天然闊葉樹種主要有柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)、白匏子(*Mallotus paniculatus*)、鵝掌柴(*Schefflera octophylla*)、山紅柿、臺灣黃杞、長葉木薑子(*Litsea acuminata*)、琉球雞屎樹(*Lasianthus fordii*)、裡白饅頭果(*Glochidion acuminatum*)、香桂(*Cinnamomum subavenium*)、香楠(*Machilus zuihoensis*)、厚殼桂(*Cryptocarya chinensis*)、小葉赤楠(Lu and Ou 1996)。地被植物以廣葉鋸齒雙蓋蕨(*Diplazium dilatatum*)、琉球雞屎樹、和柏拉木為主 (Lu and Ou 1996)。

於1963年3月，惠蓀林場中第三林班地以杉木為主的造林面積達20.58 ha，此林地周圍仍保有完整的天然闊葉林。此地在1978年最後一次割草後至2015年間，未再有其他撫育作業。從2015年5月起至2016年12月止，國立中興大學實驗林管理處於此第三林班地的杉木人工林中，選取了其中一處面積約2 ha之林地，針對杉木進行行列疏伐。行列疏伐後，林冠層仍有部分杉木留下，次林冠層則留有砍伐前就已天然更新的原生種闊葉樹，而地表有砍伐後留下的杉木殘材，在較為空曠的砍伐跡地則密被草本植物(Fig. 1A)。行列疏伐之寬度及間距，於實驗林的砍伐紀錄上皆約為20 m (Experimental Forest Management Office, NCHU 2015)。但是現地觀察發現，由於部分疏伐地區的陡峭地形限制了伐木與木材運送作業，疏伐間距並非每處完全一致。因此，為了量化疏伐後林冠層與次林冠層對林下光度的影響，我們以實際估測林冠層與次林冠層之覆蓋度作為林下光度之指標。

### (二) 調查方法

於2018年7月至8月間，本研究於惠蓀林場第三林班2 ha的杉木伐木跡地中，設置了1 ha的樣區(樣區東北角端點的經緯度24°04'25.4"N 121°02'10.9"E；海拔1179 m)。在這1 ha的樣區中，設置5條穿越線，每條穿越線間距20 m。穿越線的走向順著地形的主要坡向(N45°E)。

在每條穿越線上，每隔20 m設置一個1×2 m的樹苗小樣方，共有30個小樣方(Fig. 1B)，面積共計為60 m<sup>2</sup>。為了排除先前伐木路跡的影響，各樹苗小樣方離最鄰近主要的伐木路跡皆至少為1.5 m。在臺灣的森林中，剛發芽的樹苗很容易死亡，新生樹苗一年內的存活率約為50% (Lin 2018)。而剛發芽的臺灣原生闊葉樹種小苗大多不會高於10 cm (KJC野外觀察)。為了將有限的研究資源聚焦在未來有潛力長成大樹的個體，本研究只量測植株高度高於(含)10 cm以上的樹苗，也就是至少存活一年的個體。此外，為了盡量排除在伐木前就已在現地成功建立的個體，胸高(1.3 m)直徑大於1 cm的木本小樹亦不予測量。小樣方中的每棵樹苗都給予標定



**Fig. 1. Logged China fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation in Huisun Experimental Forest Station. (A) Photo of vegetation profile. (B) Layout of woody seedling subquadrats (1×2 m, solid black rectangles) and animal camera traps in the study plot (100×100 m).**

編號、鑑定物種、計算枝條數以及測量高度。枝條數目為樹苗頂芽是否曾有受傷之指標，因為樹木的頂芽受損後，頂芽優勢被破壞的情況下，往往會造成殘餘主幹發出多條側枝。當樹苗沒有明顯的主幹，或主幹完全不存在時，則計算主要的向上生長的枝條數，這不包含往側邊平行地面生長的枝條。枝條數比(branch ratio)則為小樣方內總枝條數和主幹之比值。柏拉木為林下常出現的木本植物，生長高度約在2 m，其多分枝且無明顯主幹的特性，因此本研究將柏拉木歸為影響其他樹種更新的地被植物，只估算其覆蓋度(包含在地被植物之中)，而不納入樹苗的測量。

本研究中樹苗的耐陰性是根據Kuo and Yeh (2015)中所測量的光合作用潛力( $A_{max}$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); photosynthetic capacity)來做分級。光合潛力值越高，代表越不耐陰。本研究所記錄到的樹種中，有44.4%樹種可在Kuo and Yeh (2015)結果中，查到物種等級的光合作用潛力測量值(Table 1)。若沒有物種等級的測量值時，則依序使用同屬平均值(33.3%的物種)，同科平均值(16.7%的物種)或樣區小苗平均值(5.6%的物種)。根據查表所得的光合作用潛力值，再將物種的耐陰程度分成五級。第一級為非常不耐陰，第二級為不耐陰，第三級為中度耐陰，第四級為耐陰，而第五級為非常耐陰(Table 1)。

在影響樹苗更新的微環境因子方面，於調查期間同時測定各個小樣方的殘留林冠層覆蓋度( $\geq 10$  m高，估算平面範圍5 m長×5 m寬)、殘留次林冠層覆蓋度( $\geq 2$  m且 $< 10$  m高，估算平面範圍5 m長×5 m寬)、地被草本覆蓋度(估算2 m長×2 m寬×2 m高立方體內的覆蓋程度，並再細分為蕨類、雙子葉草本植物、單子葉草本植物和有刺草本)、地表殘材覆蓋度(估算平面範圍1 m長×2 m寬；所有單幹直徑 $\geq 5$  cm者)。地被草本覆蓋度之所以是估算整個立方體範圍的百分比，而非傳統投影在平面的面積百分比，原因是胸高直徑接近1 cm的樹苗通常可達2 m高。此外，估算地被草本的立方體覆蓋度會比傳統平面覆蓋度，更能量化地被植

Table 1. Species, number of individuals, average height (cm), and photosynthetic capacity ( $A_{\max}$ ) of woody seedlings in a logged China fir plantation, Huisun Experimental Forest Station

Family	Species	Chinese name	Species abbreviation	Number of individuals	Average height (cm)	$A_{\max}^1$	$A_{\max}^2$ class <sup>2</sup>	$A_{\max}^3$ source <sup>3</sup>
Lauraceae	<i>Machilus zuihoensis</i>	香楠	<i>Mac zui</i>	28	19.3	19.7	3	S
Rubiaceae	<i>Lasianthus fordii</i>	琉球雞屎樹	<i>Las for</i>	25	38.5	18.6	3	F
Euphorbiaceae	<i>Mallotus paniculatus</i>	白芫子	<i>Mal pan</i>	24	37.3	29.4	1	S
Primulaceae	<i>Maesa perlaria</i> var. <i>formosana</i>	臺灣山桂花	<i>Mac per</i>	17	24.1	17.6	3	S
Lauraceae	<i>Litsea cubeba</i>	山胡椒	<i>Lit cub</i>	5	28.0	16.7	3	G
Phyllanthaceae	<i>Glochidion acuminatum</i>	裡白饅頭果	<i>Glo acu</i>	4	26.9	21.7	2	G
Primulaceae	<i>Ardisia quinquegona</i>	小葉樹杞	<i>Ard qui</i>	2	58.0	14.9	4	G
Ebenaceae	<i>Diospyros morrisiana</i>	山靛柿	<i>Dio mor</i>	2	13.5	14.4	4	S
Proteaceae	<i>Helicia formosana</i>	山龍眼	<i>Hel for</i>	2	16.0	18.6	3	P
Lauraceae	<i>Cinnamomum subavenium</i>	香桂	<i>Cin sub</i>	2	27.0	14.3	4	S
Pentaphyllaceae	<i>Eurya loquaiana</i>	細枝柃木	<i>Eur loq</i>	2	32.0	13.2	4	F
Juglandaceae	<i>Engelhardia roxburghiana</i>	臺灣黃杞	<i>Eng rox</i>	2	14.5	14.7	4	S
Moraceae	<i>Ficus formosana</i>	天仙果	<i>Fic for</i>	1	18.5	22.1	2	G
Anacardiaceae	<i>Rhus succedanea</i>	木蠟樹	<i>Rhu suc</i>	1	36.0	26.0	1	G
Adoxaceae	<i>Viburnum luzonicum</i>	呂宋莢蒾	<i>Vib luz</i>	1	40.0	17.4	3	G
Daphniphyllaceae	<i>Daphniphyllum glaucescens</i> subsp. <i>oldhamii</i>	奧氏虎皮楠	<i>Dap gla</i>	1	12.5	14.5	4	S
Araliaceae	<i>Aralia bipinnata</i>	裡白櫨木	<i>Ara bip</i>	1	49.0	17.4	3	F
Rutaceae	<i>Tetradium glabrifolium</i>	賊仔樹	<i>Tet gla</i>	1	22.0	24.5	2	S
Total				121				
Average					29.4	18.6		

<sup>1</sup>  $A_{\max}$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (photosynthetic capacity), based on Kuo and Yeh (2015).

<sup>2</sup>  $A_{\max}$  class by Kuo and Yeh (2015) as a surrogate of shade-intolerance. Class 1: very shade-intolerant,  $A_{\max} \geq 26.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; class 2: shade-intolerant,  $A_{\max} \geq 21.0$  and  $< 26.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; class 3: moderately shade-tolerant,  $A_{\max} \geq 15.0$  and  $< 21.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; class 4: shade-tolerant,  $A_{\max} \geq 12.5$  and  $< 15.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; class 5: very shade-tolerant,  $A_{\max} < 12.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

<sup>3</sup>  $A_{\max}$  source: the source of  $A_{\max}$  data. S, based on species-level measurements in Kuo and Yeh (2015); G, based on the average value of the same genus measured by Kuo and Yeh (2015); F, based on the average value of the same family measured by Kuo and Yeh (2015); P, based on the average of all species in the study plot.

物對於樹苗光環境的遮蔽效應。舉例來說，兩處地被植物的平面覆蓋度都是90%，其中一處高度只有0.5 m，另一處則有2 m高。對於2 m高的樹苗而言，前者因為太矮幾乎不會發生光資源的競爭。而在估算立方體覆蓋度時，會依距地高度，分層後做估算。例如，如果某地的地被植物平面覆蓋度有80%，但高度只有0.5 m的情況下，立方體覆蓋度則為20% ( $= 80\% / (2\text{ m} / 0.5\text{ m})$ )。當地被植物高度達2 m，雖平面覆蓋度只有50%，立方體覆蓋度仍為50% ( $= 50\% (2\text{ m} / 2\text{ m})^{-1}$ )。而本研究中，林冠層及次林冠層植被的距地高度皆高於我們研究的樹苗，因此這兩者的覆蓋度，則為傳統的平面覆蓋度。林冠層和次林冠層植物，因此，本研究對林冠層及次林冠層覆蓋度的估算範圍稍大於樹苗小樣方的範圍，訂為5 m長×5 m寬。整體的上層植被覆蓋度(overstory cover)，則為林冠層和次林冠層覆蓋度的平均值。此外，微環境因子亦測量了各小樣方的坡向和坡度。

於2018年9月9日至12月31日間，為了監測樣區周圍主要活動的中大型哺乳類動物出現之種類，本研究在樣區內選取了三個樣點設置動物相機(Bushnell Trophy Cam, Model 119436C, Overland Park, Kansas, USA以及KeepGuard, Keetime Industrial (Shen Zhen, China))。動物相機的設置目的為確定樣區內主要活動的大型動物種類，因為動物的活動，例如植食、挖掘、行走等可能會造成樹苗的死亡(e.g., Song et al. 2012)。相機主要設置在樣區內樹苗小樣方附近，且周圍開闊之處，離地高度約0.5 m，固定在不易傾倒的樹上。在空間設置上主要目的為代表整個樣區環境中可能出現的種類，並不只針對能傳播種子的物種。本研究將拍攝到照片依據不同物種進行分類，並計算其出現頻度，以OI值(occurrence index)來表示，其計算方法為：(特定物種於該樣點之有效相片數/該樣點之總工作時數)×1000 h；有效照片之判斷準則是根據Pei and Chiang (2002)之定義：一個小時以內同一隻個體的連拍只視為一張有效照片紀錄，並且只把第一張當作有效的活動時間與出現頻度紀錄。總工作時數的計算則是從完成相

機架設並運作開始計算，至研究人員取回資料止，一共是2,736小時。

### (三)資料分析

#### 1. 生物多樣性指標

生物多樣性指標主要有物種數(species richness)、Shannon's index和Simpson's index (Magurran and McGill 2011)。Hill (1973)指出此三種多樣性指數可由單一公式統合，並以Hill number代表對物種的豐富度不同程度的加權值。其中Hill number = 0 ( $N_0$ )即為對稀有種加權，等同於傳統的物種數指數；Hill number = 1 ( $N_1$ )即為依物種豐富度加權的有效物種數，等同於Shannon's index的指數值；Hill number = 2 ( $N_2$ )即為對優勢物種加權的有效物種數，等同於Simpson's index的倒數值(Hill 1973)。各指標之計算方法如下：

- $N_0$  (物種數；加權稀有種)

$$N_0 = S$$

其中S為小樣方內之所有樹苗物種數。

- $N_1$  (Shannon's index的指數值；按物種豐富度加權的有效物種數)

$$N_1 = e^{H'}$$

$$H' = -\sum_{i=1}^S [p_i \ln p_i]$$

其中 $p_i$ 為第i種個體數佔總小樣方個體數之比例。此有效物種數從 $H'$  (Shannon's index)轉換而來， $H'$ 代表在森林中隨機遇到一個個體，屬於某一物種的不確定度(uncertainty)。 $N_1$ 指數依照物種的數量加權，當此指數值越高時，表示此小樣方樹種數多且株數分布比例平均。

- $N_2$  (Simpson's index的倒數值；對優勢種加權的有效物種數)

$$N_2 = 1 / \lambda$$

$$\lambda = \sum_{i=1}^S [p_i^2]$$

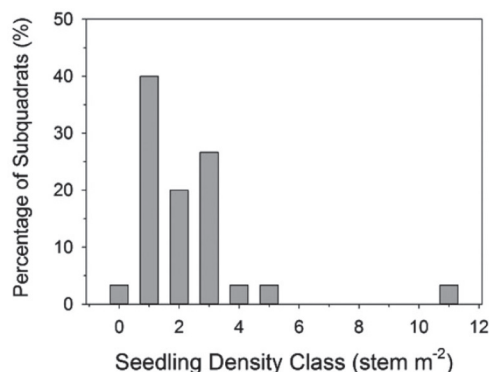
此有效物種數從 $\lambda$  (Simpson's index)轉換而來。 $\lambda$ 表示任意兩個個體屬於同一物種的機率，其值介於0到1之間，若 $\lambda$ 值等於1則此小樣方只由單一物種組成。轉換為 $N_2$ 指數後，當數值越高時，代表優勢的有效物種數越多。

## 2. 植物群落及相關性分析

為了瞭解小苗物種組成在伐木跡地的主要特性，本研究採用植群多變量分析的主成分分析法(PCA, principal component analysis) (Gotelli and Ellison 2004)，植群資料先以Hellinger transformation (Legendre and Gallagher 2001)轉換為各樣方內相對頻度之平方根後，並採用同為Euclidean distance的cluster analysis (Ward's method)將植群分群。Hellinger transformation的主要目的為降低PCA對兩個小樣方內某物種出現度皆為0時的敏感度，亦即不會將之當成為高相似度(Legendre and Gallagher 2001)。Correlation coefficient則使用Pearson correlation ( $r$ )。McCune and Grace (2002)和 Borcard et al. (2018)建議PCA軸和微環境因子相關分析之顯著性應採用permutation test ( $r^2$ )。因此，本研究將環境資料以Z-score normalization後，以permutation analysis求得PCA軸和微環境因子相關之機率植，並只將機率值達顯著(< 0.05)之因子套疊於PCA圖。統計分析使用R軟體(R Core Team 2019)中的FactoMineR (Le et al. 2008)套件做PCA分析、cluster (Maechler et al. 2019)套件做cluster analysis、permutation test使用vegan套件中的envfit function (Oksanen et al. 2019)，而Pearson correlation和Spearman's rank correlation則利用Hmisc (Harrell and Dupont 2019)套件計算。繪圖則使用factoextra (Kassambara and Mundt 2017)套件及ggplot2 (Wickham 2016)套件。

## 三、結果

調查結果共記錄到121株樹苗，平均樹苗植株密度為 $2.0 \pm 2.0$  stems  $m^{-2}$  (mean  $\pm$  standard deviation (SD))。其中40%的樣方樹苗植株密度為 $1.0$  stem  $m^{-2}$ ，而96.7%樣方的樹苗植株密度皆少於 $5.0$  stems  $m^{-2}$  (Fig. 2)。調查到的樹苗物種數共計18種，分屬15科18屬，平均高度為 $29.4$  cm (Table 1)。數量最多的物種前五名依序為香楠、琉球雞屎樹、白孢子、臺灣山桂花 (*Maesa perlaria* var. *formosana*)和山胡椒 (*Litsea cubeba*) (Table 1)。地被草本植物則主要以蕨類

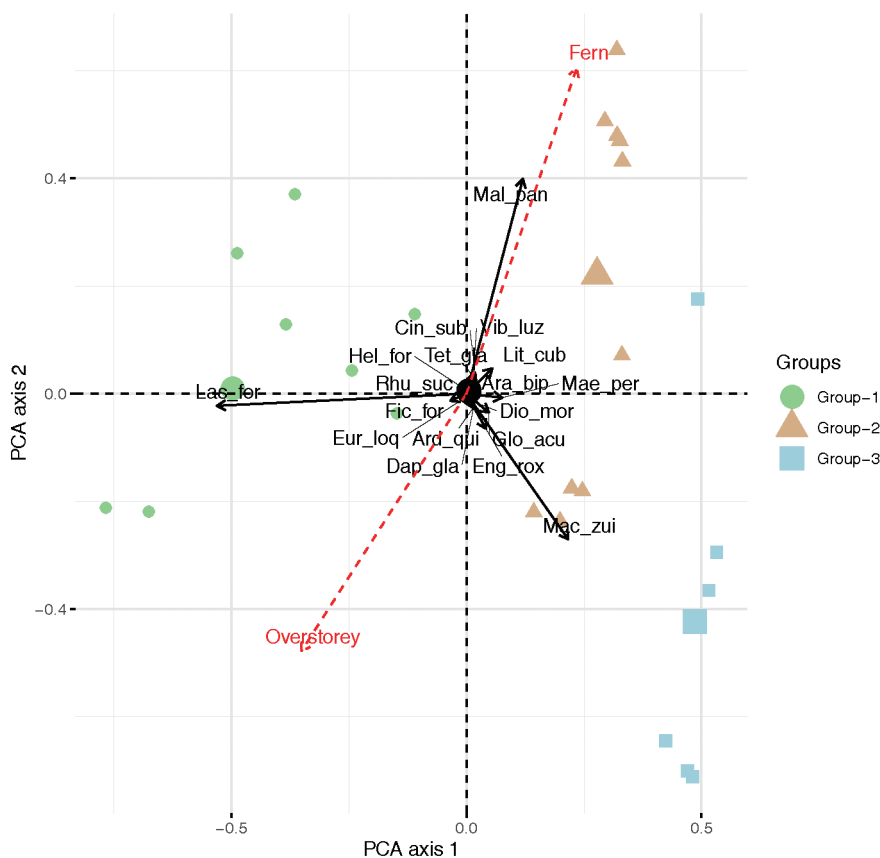


**Fig. 2. Frequency of average woody seedling density (stems  $m^{-2}$ ) of subquadrats in a logged China fir plantation, Huisun Experimental Forest. The x-axis indicates the upper limit of seedling density class. For example,  $x = 2$  includes the frequency of those subquadrats with seedling densities of  $> 1$  and  $\leq 2$  stems  $m^{-2}$ .**

植物如栗蕨 (*Histiopteris incisa*) 和廣葉鋸齒雙蓋蕨為主。

PCA的結果顯示各小樣方之間的組成分布 (Fig. 3)。其中，PCA第一軸和第二軸累計共可解釋取樣樣方變異度的50.4%。將樹苗小樣方的環境因子和PCA第一軸及第二軸做Pearson correlation analysis以及permutation test顯示，樹苗小樣方的上層植被覆蓋度(林冠層和次林冠層覆蓋度的平均值)以及蕨類覆蓋度和PCA第一與第二軸的迴歸關係( $r^2$ )顯著，而其他微環境因子(殘材覆蓋度、坡度以及坡向)與PCA前兩軸的關係則不顯著 (Table 2)，故未標示於Fig. 3之中。利用cluster analysis的結果，將樹苗小樣方的物種組成分成三群，疊圖顯示於PCA的圖上 (Fig. 3)。第一群的優勢與指標物種為耐陰度中等的灌木種類琉球雞屎樹 ( $A_{max}$  class = 3; Table 1)，主要分布在上層植被覆蓋度相對較高之處 (Fig. 3)。第二群的優勢與指標物種為非常不耐陰的先驅喬木物種白孢子 ( $A_{max}$  class = 1; Table 1)，主要分布在上層植被覆蓋度較低，而地被蕨類植物覆蓋度較高的樣方 (Fig. 3)。第三群的優勢與指標物種為中度耐陰性的喬木物種香楠 ( $A_{max}$  class = 3; Table 1)，主要分布在蕨類植物覆蓋度亦相對較低的樣方 (Fig. 3)。





**Fig. 3. Seedling composition in a logged China fir plantation, Huisun Experimental Forest Station. Hellinger transformed species composition data were used to calculate the distance between subquadrats in the principal component analysis (PCA). Characteristic species are indicated by black arrows. Because the coordinates of many species are relatively closer to the origin than the 3 major characteristic species (Mac\_zui, Las\_for, and Mal\_pan), black lines indicate the relative positions of the species to the origin. For species abbreviations please refer to Table 1. Significant correlations of PCA axes with biotic and environmental variables (fern and overstorey cover; red arrows) are indicated. The length and direction of the red arrows indicate their relative correlations with both PCA axes. A cluster analysis was used to group seedling subquadrats, and group mean points are indicated by the large-sized symbols. The number of subquadrats in this figure is 29, because one subquadrat with no woody seedlings was not included in this analysis.**

三種多樣性指數的趨勢非常接近(Appendix 1)。某樣方內只要物種數高，其他兩種指數往往也高。樹苗植株密度和多樣性指數( $N_0$ 、 $N_1$ 、和 $N_2$ )只和次林冠層覆蓋度有顯著負相關(Spearman's rank correlation analysis; Table 3, Fig. 4)，和其他因子則沒有顯著的相關性(Table

3, Appendices 2, 3)。即使用了二次式回歸分析，將可能的非線性關係納入考量，結果仍不顯著(polynomial linear regression  $p > 0.05$ )。這代表於林冠層、次林冠層或蕨類等中等覆蓋之處，樹苗的植株密度或物種多樣性並沒有顯著地高。除此之外，本研究調查到共有16.5%的

**Table 2. Correlations between environmental indices and principal component analysis (PCA) axes of seedling composition in a logged China fir plantation, Huisun Experimental Forest Station. The correlation coefficients ( $r$ ) are Pearson correlation coefficients. Explained variance ( $r^2$ ) and  $p$  values were generated by permutation tests. Variables with a  $p$  value of  $\leq 0.05$  are indicated in bold**

Environmental index	PCA axis 1		PCA axis 2		Permutation test	
	$r$		$r$		$r^2$	$p$ value
Herbaceous plant cover (%)	-0.022		0.358		0.129	0.174
Ferns (%)	<b>0.181</b>		<b>0.466</b>		0.250	<b>0.026</b>
Monocots (%)	-0.053		-0.060		0.006	0.937
Dicots (%)	-0.011		-0.341		0.116	0.197
Spiny plants (%)	0.026		-0.065		0.005	0.952
Overstory (%)	<b>-0.271</b>		<b>-0.369</b>		0.209	<b>0.035</b>
Subcanopy cover (%)	-0.291		-0.194		0.123	0.168
Canopy cover (%)	-0.124		-0.378		0.158	0.103
Woody debris cover (%)	-0.101		-0.207		0.053	0.481
Slope	0.259		-0.026		0.068	0.398

**Table 3. Spearman's rank correlation analysis between diversity and density indices and other environmental indices. Variables with a  $p$  value of  $\leq 0.05$  are indicated in bold**

Environmental index	Density		$N_0$		$N_1$		$N_2$	
	$r$	$p$ value	$r$	$p$ value	$r$	$p$ value	$r$	$p$ value
Herbaceous plant cover (%)	0.086	0.658	0.031	0.873	-0.027	0.889	-0.013	0.949
Ferns (%)	0.110	0.571	0.068	0.727	0.034	0.860	0.059	0.761
Monocots (%)	0.084	0.666	0.226	0.239	0.197	0.305	0.193	0.315
Dicots (%)	0.325	0.085	0.164	0.397	0.116	0.550	0.104	0.592
Spiny plants (%)	-0.134	0.490	-0.148	0.442	-0.174	0.367	-0.198	0.304
<b>Subcanopy cover (%)</b>	-0.414	<b>0.026</b>	-0.367	<b>0.050</b>	-0.383	<b>0.040</b>	-0.373	<b>0.046</b>
Canopy cover (%)	0.014	0.941	-0.283	0.137	-0.298	0.116	-0.298	0.116
Woody debris cover (%)	-0.091	0.638	-0.043	0.825	-0.068	0.727	-0.072	0.709
Slope	-0.242	0.206	-0.109	0.574	-0.056	0.774	-0.067	0.731
Aspect	-0.050	0.797	-0.276	0.148	-0.333	0.078	-0.342	0.070

樹苗具有兩個以上的分枝，種類主要為香楠、琉球雞屎樹、山胡椒和白匏仔。在地被蕨類植物覆蓋度較低的小樣方，樹苗萌蘖產生的分枝數也較高，使得小樣方內總枝條數和主幹比 (branch ratio) 較高 ( $p = 0.002$ ,  $r^2 = 0.46$ ,  $n = 17$ ) (Fig. 5)。

於調查期間記錄到在樣區內活動的中大型哺乳類動物種類共有四種，其中以臺灣獼猴 (*Macaca cyclopis*) 出現的頻度 (occurrence index 5.12) 為最高、其他依次為臺灣山羌 (*Muntiacus*

*reevesi micrurus*)、臺灣野山羊 (*Capricornis swinhoei*) 和赤腹松鼠 (*Callosciurus erythraeus taiwanensis*) (Table 4)。

#### 四、討論

本研究發現此林地 在砍伐後，未有人為介入的情形下 (亦即被動復育)，已發生了原生樹種的天然更新。樹苗的平均植株密度為  $2.0 \pm 2.0$  (stems  $m^{-2}$ )，這大約是臺灣其他地區平均樹苗植株密度之下限 (如福山 1.5 到 12.7 stems

$m^{-2}$  (Chang-Yang et al. 2013)、蓮華池崩塌地 5到19 stems  $m^{-2}$  (Chang et al. 2017)), 因此本區的樹苗植株密度並不算高。本研究並沒有調查到任何杉木或其他外來樹種的小苗, 此結果支持Lu and Ou (1996)所提出的推論: 在造林地裡的杉木無法天然更新。也代表樣區目前尚沒有受到外來樹種的入侵。各樣方內三種多樣性指數( $N_0$ 、 $N_1$ 、和 $N_2$ )的結果之所以非常接近(Appendix 1), 應是每個小樣方的樹苗個體數偏少(植株密度 $2.0 \pm 2.0$  stems  $m^{-2}$ )所造成。在小樣方樹苗個體數偏少的情況下, 多一個個體, 往往就可能多一個物種, 多樣性也就因此而提高。而本研究各群中優勢樹苗的光合作用潛力可和環境因子相互呼應(Fig. 3), 支持光合作用潛力值可作為物種耐陰程度的指標(Kuo and Yeh 2015)。以下分別根據被動復育所需條件中的種源因子與建立因子(Chiu and Hsu 2015)加以討論。

### 1. 樹苗組成與鄰近森林種源

將本研究結果和同一地區前人研究的結果相比較發現, 有幾種優勢原生喬木樹種, 無法在林下產生小苗。Lu and Ou (1996)調查了同一林班地的大樹, 發現林班地優勢樹種主要為臺灣黃杞、香桂、山紅柿、變葉新木薑子、小葉赤楠和木荷等。本研究目前並沒有調查到變葉新木薑子、小葉赤楠和木荷的樹苗。在整個砍伐跡地中, 有零星的木荷樹苗分布在本研究的小苗樣方外圍, 但變葉新木薑子和小葉赤楠的樹苗仍闕如。雖然本研究地區於1999年9月21日地震後, 曾有過大規模的崩塌(Feng and Lin 2003), 導致大樹死亡, 但目前變葉新木薑子和小葉赤楠仍存在於附近約200 m遠的原生林之中, 且該原生林下亦可見到不少這幾個樹種的小苗。由於本研究地點不遠之處仍有原生種源, 變葉新木薑子和小葉赤楠在伐木跡地沒有樹苗, 有可能是這些物種的種子傳播受限或伐木跡地無法提供種子發芽或小苗生存的環境。

若和未砍伐前的杉木林下植被相比較, 可以發現不少本研究調查到的樹苗種類, 在砍伐前即已有胸高直徑大於1 cm的個體(Lu and Ou

1996)。也就是說, 這些原生樹種早已於人工林下建立族群。例如, Lu and Ou (1996)調查發現在杉木林下, 胸高直徑大於1 cm且較優勢的原生樹種有白匏子、山紅柿、琉球雞屎樹、裡白饅頭果、香桂和香楠等。本研究亦調查到上述物種的小苗, 可推測這些原生種類在未來會成為的林冠層、次林冠層或灌木層的優勢樹種。

### 2. 樹苗組成與鄰近森林土壤種子庫種源

有幾種在本研究中調查到的優勢小苗樹種, 不同於砍伐前杉木林下的優勢樹種。例如, 本研究中調查到的臺灣山桂花和山胡椒, 並不是Lu and Ou (1996)調查中的優勢物種。本研究推測可能因為砍伐造成微環境的改變, 而有利這兩種物種的種子萌發與小苗存活, 因此在砍伐過後大量出現。將本研究結果和Chen et al. (2003)於鄰近森林所調查的土壤種子庫結果比較, 可以發現共同的物種有白匏子、臺灣山桂花、山胡椒、裡白饅頭果、裡白櫨木(*Aralia bipinnata*)和柃木屬(*Eurya* spp.)等。由於伐木作業不會刻意移除表層土壤, 這些樹種有可能是透過存於土壤種子庫的種子, 在伐木跡地建立族群。Chen et al. (2003)在同一林班地調查崩塌地與未崩塌地之樹苗發現, 在未崩塌的杉木林下的主要樹苗種類為薯豆(*Elaeocarpus japonicus*)和裡白饅頭果, 而在崩塌地的則為白匏子、山胡椒和青楓(*Acer serrulatum*)。本研究有調查到前人研究的裡白饅頭果、白匏子和山胡椒, 但是並未調查到薯豆和青楓的樹苗。這樣的結果有可能是受限於單次研究調查之故, 持續的監測將可能會記錄到這次調查闕如的物種。綜上所述, 可以推論本研究記錄到的臺灣山桂花、裡白饅頭果、白匏子和山胡椒等, 應從土壤種子庫中的種子萌發而來。

### 3. 樹苗組成建立與伐木跡地之環境因子

樹苗的組成主要受到上層植被(林冠層和次林冠層)和地被蕨類覆蓋度的影響, 而其他環境因子的影響力則低(Fig. 3)。研究樣區的杉木人工林在行列疏伐後, 現地留下的林冠層物種主要為杉木, 次林冠層物種主要為原生物種(如

厚殼桂、山紅柿和香楠等)。這些次林冠層物種應是伐木前已在杉木下透過天然更新而建立族群。上層植被覆蓋度較高之處，樹苗優勢種為中度耐陰的琉球雞屎樹( $A_{\max}$  class = 3)，而殘留杉木林冠層覆蓋度較低之處，樹苗優勢種為先驅植物白匏子( $A_{\max}$  class = 1) (Fig. 3)。值得注意的是，蕨類覆蓋度較低的地方，則以香楠( $A_{\max}$  class = 3)為優勢。根據Table 1，本研究調查到數量最多的前五名樹苗中，有四種為耐陰度中等的樹種(香楠、琉球雞屎樹、臺灣山桂花、山胡椒)，只有一種為不耐陰的種類(白匏子)。其中，根據Kuo and Yeh (2015)的研究，山胡椒這個屬(*Litsea*)的耐陰度雖可歸類為中等耐陰(Table 1)，但在野外觀察中，山胡椒應是屬於該屬植物中較為偏向喜好於向陽地的種類。因此，前五種優勢樹苗種類中，應有兩種(白匏子與山胡椒)屬於不耐陰的種類。這結果亦符合Fig. 3所示：琉球雞屎樹生長在林冠層覆蓋度較高的小樣方，而白匏子、山胡椒則生長在林冠層覆蓋度較低的小樣方。香楠屬於中度耐陰物種，也就是其種子可在鬱閉林下可萌發及存活，但PCA的結果顯示其小苗偏向存活於蕨類覆蓋度較低處(Fig. 3)。本研究中，在第一群群落中優勢的琉球雞屎樹和第三群優勢的香楠雖然都屬於中度耐陰的植物為主，但兩者的整體生態棲位仍是有所不同(Fig. 3)。根據在其他地區的野外觀察，琉球雞屎樹出現的生育地通常比香楠的潮濕，因此第一群和第三群樣區可能在土壤水分上有所差異，抑或只是母樹的分布位置不同，這都尚待進一步的研究才能確定。無論如何，綜合以上結果，喬木樹種香楠有最大的潛力可成為林冠層優勢物種。

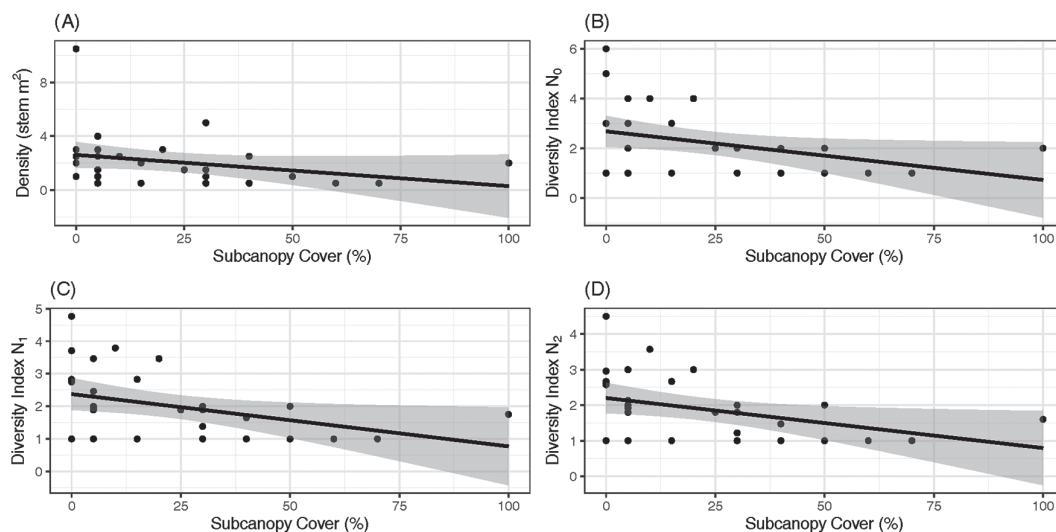
#### 4. 樹苗群落結構建立與伐木跡地之環境因子

在樹苗的結構方面，次林冠層覆蓋度越低，林下樹苗的植株密度及物種多樣性則越高(Table 3, Fig. 4)。因此，先前預測在中等覆蓋度(光度)的林下環境可同時讓耐陰與非耐陰物種小苗生存，進而有較高物種多樣性的現象，並沒有在本研究中觀察到。根據在低次林冠層覆蓋度處，高樹苗植株密度(Fig. 4A)及樹種多樣

性的結果(Fig. 4B-D)，似乎應該要移除次林冠層以增加原生樹種小苗的密度和多樣性。但事實上，這是不妥當的做法。因為這些次林冠層樹種都是原生的，應是在杉木未砍伐前即已在林下成功建立族群(KJC 野外觀察)。移除原生種的大樹來促進林下原生種小苗的建立是本末倒置的做法。

以樹苗植株密度與地被植物覆蓋度沒有顯著相關的結果來看，地被植物不會透過負面競爭效應及正面保護效應改變小苗的生存(Table 3, Appendix 2)。本研究也發現地被植物覆蓋度對於樹苗物種多樣性沒有的影響(Table 3, Appendix 3)。本研究於2018年調查時發現，人工林砍伐過後雖然釋放出新的棲地與陽光，在一年半後卻被生長較為快速的地被草本蕨類植物(栗蕨和廣葉鋸齒雙蓋蕨)覆蓋。過往的研究發現草本植物會抑制樹苗的出現(Royo and Carson 2006)，但本研究不耐陰的白匏子卻分布在這些蕨類植物覆蓋度較高的小樣方(Fig. 3)。這現象不應解讀成蕨類植物促進白匏子的出現。較合理的解釋是，蕨類植物和白匏子於差不多的時間(即伐木過後)進入相同的生育地，並一起快速長高，造成這兩物種在時間與空間上有了相關性。雖然如此，由於白匏子與地被植物緊鄰在一起，其與蕨類之間的競爭，仍可能影響到白匏子長期的生長與存活。未來應監測這些白匏子個體的生長率及存活率。

以地被植物覆蓋度高處，樹苗頂芽受損率低的結果來推測，地被植物對樹苗仍有降低植食(herbivory)或機械傷害(mechanical damage，如折斷)的保護作用。在蕨類植物覆蓋度較低的小樣方中時，樹苗具有分枝的比例較高(Fig. 5)。樹苗的分枝現象通常是頂芽優勢被破壞後所導致，也就是這些有分枝的樹苗其頂芽曾受過損傷。換句話說，在地被蕨類覆蓋度較低處，樹苗頂芽有較高的損傷趨勢。樹苗頂芽的損傷可能為無脊椎動物(如昆蟲)的植食或脊椎動物的植食與機械傷害所造成。由於無脊椎動物傾向於在地被植物覆蓋度高的地區活動，而較大型的脊椎動物則主要在植物覆蓋度低處活動(Song et al. 2012)，因此地被蕨類覆蓋度較

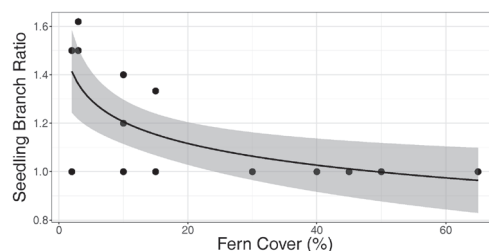


**Fig. 4. Relationships between subcanopy cover and seedling regeneration. Densities and diversities of seedlings were all significantly negatively correlated with subcanopy cover. (Spearman’s rank correlation analysis,  $p = 0.026, 0.050, 0.040,$  and  $0.046,$  respectively).**

**Table 4. Animal occurrence index ([effective photos / working hours] × 1000 h) of medium to large mammals in a logged China fir plantation, Huisun Experimental Forest Station**

Species	Chinese name	Camera		
		C1	C2	C3
<i>Macaca cyclopis</i>	臺灣獼猴	5.12	3.65	4.39
<i>Muntiacus reevesi micrurus</i>	臺灣山羌	5.85	0.73	0.00
<i>Capricornis swinhoii</i>	臺灣野山羊	0.73	2.56	0.00
<i>Callosciurus erythraeus taiwanensis</i>	赤腹松鼠	0.37	0.00	0.00

低處的頂芽損傷可能是Table 4中的中大型哺乳動物(如臺灣山羌、臺灣野山羊)的活動，或是藍腹鵲(*Lophura swinhoii*)、竹雞(*Bambusicola sonorivox*)等其他底棲性鳥類的活動造成。值得注意的是，臺灣野山羊在惠蓀林場內其他區域OI值的平均值為0.18 (陳相伶, unpublished data)，但在杉木伐木跡地內OI值卻高達2.56 (Table 4)，顯示本研究的伐木跡地及其周圍是在林場內臺灣野山羊的重要活動範圍。本研究中，地被植物雖然沒有顯著地影響到樹苗的密度或物種多樣性，但還是有減少脊椎動物於樹苗附近活動的潛力，進而降低樹苗的損傷率。若將樹苗樣區中的地被清除，或可進一步確定地被植物對樹苗的保護效應。



**Fig. 5. Regression between fern cover and seedling branch ratio in a logged China fir plantation, Huisun Experimental Forest Station. Branch ratio = total number of branches in a subquadrat / total number of stems in a subquadrat. Only subquadrats with ≥ 3 seedlings were used in this analysis ( $y = \log x + \epsilon; p = 0.002,$  adjusted  $r^2 = 0.46, n = 17$ ).**

在本研究中樹苗更新與殘材覆蓋度並沒有顯著的相關(Table 3)。此結果與Su et al. (2018)於臺灣更高海拔的檜木林內研究的結果並不一致。在本研究的野外調查中，只有記錄到一棵長在杉木的殘材上的白匏子樹苗。根據野外觀察，現階段杉木殘材分解過後的表皮遇雨後非常黏滑，仍不適於原生樹種小苗之著根。Chen et al. (2014)於中國的研究指出，人工杉木林下的新植杉木小苗生長不佳，可能是因為母樹分泌的化學物質會抑制同種小苗的生長。而這些杉木殘材的化學物質也可能會影響其他樹種小苗的生長。雖然目前杉木殘材並非本樣區內原生種樹苗重要的更新棲地(c.f. Su et al. 2018)，但在殘材更徹底分解後，這結論或許會被推翻。殘材是否會影響樹木更新，仍需長時間研究才能確定。

以管理角度來看，由於伐木後的樹苗群落分群受到上層植被(林冠層及次林冠層)覆蓋度與地被植物覆蓋度的影響，因此若希望伐木跡地能發展出以不同物種為優勢的群落，營造幾種不同植被層覆蓋度高低組合是一個可以嘗試的主動復育方法。本研究結果顯示原生樹種所構成次林冠層，其覆蓋度越低處，下方樹苗植株密度及物種多樣性越高。因此，即使沒有人力介入(被動復育)，那些原生大樹數量較少(覆蓋度低)的地區，其林下原生種樹苗的高植株密度與高物種多樣性，仍會讓這些地區的植被往多植株與多物種的森林發展。在這種已有原生樹種天然更新的人工林，疏伐後，在適當的主動與被動復育的經營下，是有機會發展成物種多樣性高的森林。

## 結論

本研究調查結果顯示疏伐一年半後的杉木林跡地已發生被動復育(天然次生演替)。由於鄰近森林原生樹種的種子能順利傳播到跡地，且當地土壤也不乏土壤種子庫，因此多數樹種沒有種源缺乏的問題。樹苗物種組成主要受到蕨類植物及上層植被覆蓋度的影響，而群落結構(樹苗的物種多樣性及植株密度)則與殘留次林

冠層覆蓋度有顯著負相關。因此，在本伐木跡地未來有關生態復育之後續追蹤，本研究認為應在本伐木跡地以及鄰近原始林地，應持續進行樹苗調查及試驗，例如地被移除試驗，以了解地被植物對人工林更新及物種存活之影響。綜合觀之，由於各層植被覆蓋度所營造出的棲地多樣性，不耐陰、中度耐陰和耐陰樹苗其實可以在伐木跡地同時出現，並非如古典演替序列依序出現，也因此提高跡地整體的物種多樣性。本研究建議在經營管理人工林伐木跡地時，可營造出不同程度的林冠層及次林冠層覆蓋度，以利於不同耐陰性物種的天然更新，進而促進樣區整體原生樹種的物種多樣性。對於某些在天然闊葉林中很優勢但未發現小苗的樹種(例如：小葉赤楠等)，仍需要了解其更新所需要的微環境及限制因子，才能全面地促進伐木跡地的生態復育與天然更新。

## 植物學名

本研究所引用植物學名根據Editorial Committee of the Flora of Taiwan (1994~2003)。植物科名則是根據the Angiosperm Phylogeny Group (2016)以及Taiwan Biodiversity Information Facility (2019)訂正。

## 謝誌

本研究由衷感謝調查志工、國立中興大學實驗林管理處、惠蓀林場何明軒先生和其他林場人員提供的與協助。並感謝審查委員對本研究之論述所提出的建議。本研究由國立中興大學實驗林管理處之經費補助。

## 引用文獻

Asner GP, Keller M, Lentini M, Merry F, Souza Jr. C. 2009. Selective logging and its relation to deforestation. In: Keller M, Bustamante M, Gash J, Silva Dias P, editors. Amazonia and global change. Washington, DC:

American Geophysical Union. p 25-42.

**Barnes BV, Zak DR, Denton SR, Spurr SH. 1997.** Forest ecology. 4<sup>th</sup> ed. New York: J Wiley & Sons. 774 p.

**Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2018.** Numerical ecology with R. 2<sup>nd</sup> ed. Cham: Springer.

**Chang-Yang C-H, Lu C-L, Sun I-F, Hsieh C-F. 2013.** Long-term seedling dynamics of tree species in a subtropical rain forest, Taiwan. *Taiwania* 58(1):35-43.

**Chang L-W, Chen Y-T, Hwong J-L. 2017.** Damage and regeneration of trees in the Liehu-achih Forest Dynamics Plot in central Taiwan after typhoons disturbance. *Taiwan J For Sci* 32(1):1-14.

**Chazdon RL. 1998.** Tropical forests—log ‘em or leave ‘em? *Science* 281(5381):1295-6. doi:10.1126/science.281.5381.1295.

**Chazdon RL. 2003.** Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 6(1-2):51-71. doi:10.1078/1433-8319-00042.

**Chen L-C, Wang S-L, Wang P, Kong C-H. 2014.** Autoinhibition and soil allelochemical (cyclic dipeptide) levels in replanted Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations. *Plant Soil* 374:793-801.

**Chen M-Y, Chen C-H, Lin S-K. 2003.** The composition of soil seed bank and seedlings in the earthquake landslide sites of Guandaushi forest ecosystem. *Q J For Res* 25(2):97-108. [in Chinese with English summary].

**Chiu C-A, Hsu H-S. 2015.** An optimal approach to degraded land: passively natural recovery by spontaneous succession vs. actively ecological restoration by human intervention. *Q J For Res* 37(2):85-98. [in Chinese with English abstract].

**Chiu L-W, Huang Q-X, Wu C-C, Hsieh H-T. 2015.** The summary of the fourth National Forest Resource Survey. *Taiwan For J* 41(4):1-13. [in Chinese].

**Connell JH. 1978.** Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199(4335):1302-10.

**Editorial Committee of the Flora of Taiwan. 1994-2003.** Flora of Taiwan, Vol. 1-6. 2nd ed. Taipei, Taiwan: Department of Botany, National Taiwan Univ.

**Experimental Forest Management Office, NCHU. 2015.** Executive report of 2015 plantation conversion of the third and fourth forest compartments in Huisun Forest Station. Taichung, Taiwan National Chung Hsing Univ (NCHU).

**Feng F-L, Huang C-C. 1997.** Landscape pattern and changes of land use in Hui-Sun Experiment Forest Station. *Q J Chin For* 30(4):387-400. [in Chinese with English summary].

**Feng F-L, Lin H-P. 2003.** Analysis and restoration of landslide in HuiSun Forest Experimental Station after 921 Chi-Chi earthquake. *Q J For Res* 25(4):1-20.

**Harrell Jr FE, Dupont C. 2019.** Hmisc: Harrell Miscellaneous R package vers. 4.2-0. Available at <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>. Accessed 13 Sept 2019.

**Harrison RD, Swinfield T. 2015.** Restoration of logged humid tropical forests: an experimental programme at Harapan Rainforest, Indonesia. *Trop Conserv Sci* 8(1):4-16.

**Hill MO. 1973.** Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-32.

**Holl KD, Aide TM. 2011.** When and where to actively restore ecosystems? *For Ecol Manage* 261:1558-63.

**Horng F-W. 2003.** Current situation and re-evaluation of multistory plantations. *Q J For Res* 25(4):97-102.

**Kassambara A, Mundt F. 2017.** factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. Available at R package vers. 1.0.5. <https://CRAN.R-project.org/>

- package=factoextra. Accessed 11 Nov 2019.
- Kuo Y-L, Yeh C-L. 2015.** Photosynthetic capacity and shade tolerance of 180 native broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 30(4):229-43.
- Lack AJ. 1991.** Dead logs as a substrate for rain forest trees in Dominica. *J Trop Ecol* 7:401-5.
- Le S, Josse J, Husson F. 2008.** FactoMineR: an R Package for multivariate analysis. *J Stat Softw* 25(1):1-18. doi:10.18637/jss.v025.i01.
- Legendre P, Gallagher ED. 2001.** Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia (Berl)* 129:271-80.
- Lin Y-C. 2018.** Survival limitations of seedlings in the Nanjenshan tropical rainforests, Taiwan [MS thesis]. Taichung, Taiwan: International Master Program of Agriculture, National Chung Hsing Univ.
- Lu K-C, Ou C-H. 1996.** A preliminary study on the forest vegetation of Guandaushi Forest ecosystem. *J Exp For NCHU* 18(1):77-108. [in Chinese with English summary].
- Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K. 2019.** cluster: cluster analysis basics and extensions. R package vers. 2.0.8. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/cluster/cluster.pdf>. Accessed 13 Sept 2019.
- Magurran AE, McGill BJ. 2011.** Biological diversity. Oxford, UK: Oxford Univ Press.
- McCune B, Grace JB. 2002.** Analysis of ecological communities. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, et al. 2019.** vegan: community ecology package. R package vers. 2.5-4. Available at <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Accessed July 2019.
- Osunkoya OO, Ash JE, Hopkins MS, Graham AW. 1992.** Factors affecting survival of tree seedlings in north Queensland rainforests. *Oecologia* 91(4):569-78.
- Pei J-CK, Chiang P-J. 2002.** Present status and conservation of Formosan clouded leopard and other medium-to-large mammals at Tawu Nature Reserve and vicinities (I). Series No. 90-6. Taipei, Taiwan: Forestry Bureau, Council of Agriculture, Executive Yuan. 56 p.
- R Core Team. 2019.** R: a language and environment for statistical computing. Available at <https://www.R-project.org/>. Accessed 26 Jan 2020.
- Royo AA, Carson WP. 2006.** On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Can J For Res* 36(6):1345-62. doi:10.1139/x06-025.
- Sheil D, Burslem DFRM. 2003.** Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends Ecol Evol* 18(1):18-26.
- Song G-ZM, Yates DJ, Doley D. 2012.** Rain-forest understorey ferns facilitate tree seedling survival under animal non-trophic stress. *J Veg Sci* 23:847-57.
- Su H-J. 1984.** Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (II) Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Q J Chin For* 17(4):57-73.
- Su S-H, Chiu C-M, Peng P-H. 2018.** Impacts of forest management regimes on the ground vegetation diversity and natural regeneration of *Chamaecyparis* forests. *Taiwan J For Sci* 32(2):124-40.
- Taiwan Biodiversity Information Facility. 2019.** The Plantae database. Available at <http://www.taibif.tw/zh>. Accessed 31 Jan 2019.
- The Angiosperm Phylogeny Group. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J Linn Soc* 181:1-20.
- van der Meer PJ, Sterck FJ, Bongers F. 1998.** Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rainforest at Nouragues,



French Guiana. *J Trop Ecol* 14:119-37.

**Walker LR, del Moral R. 2008.** Lessons from primary succession for restoration of severely damaged habitats. *Appl Veg Sci* 12:55-67.

**Wang C-C, Ou C-H. 2002.** The flora of Hue-Sun Forest Station (I) Pteridophytes. *Q J For Res*

24(4):1-14. [in Chinese with English summary].

**Whitmore TC. 1989.** Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3):536-8. doi:dx.doi.org/10.2307/1940195.

**Wickham H. 2016.** ggplot2: elegant graphics for data analysis. New York: Springer-Verlag.

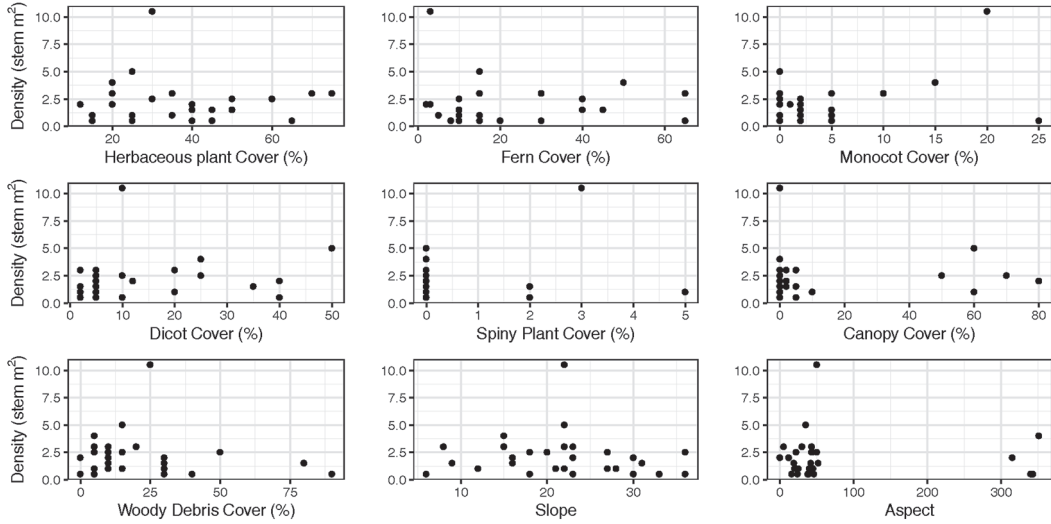
**Appendix 1. Woody seedling density, diversity indices, and micro-environmental variables in a China fir logged forest in the Huisun Experimental Forest**

(X, Y) coordinates	Group	Stem		Woody							Slope (°)	Aspect (°)
		density (stems <sup>m</sup> - <sup>2</sup> )	N <sub>0</sub>	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>	debris cover (%)	Herbaceous plant cover (%)	Fern cover (%)	Subcanopy cover (%)	Canopy cover (%)		
(12, 08)	Group-2	1	1.0	1.0	1.0	0	40	30	5	0	23	343
(12, 10)	Group-1	3	5.0	4.8	4.5	5	35	30	0	5	23	5
(12, 12)	Group-2	1	1.0	1.0	1.0	30	25	20	30	0	36	46
(12, 14)	Group-2	4	3.0	2.5	2.1	5	20	50	5	0	15	351
(12, 16)	Group-3	5	2.0	1.4	1.2	15	25	15	30	60	22	35
(12, 18)	Group-3	1	2.0	2.0	2.0	15	15	15	5	60	28	20
(14, 08)	Group-2	1	1.0	1.0	1.0	0	15	8	15	5	33	340
(14, 10)	Group-1	2	2.0	1.8	1.6	0	20	3	100	80	30	315
(14, 12)	Group-1	3	3.0	2.7	2.6	10	20	15	0	2	22	5
(14, 14)	Group-1	1	1.0	1.0	1.0	30	25	20	60	0	6	39
(14, 16)	Group-3	11	6.0	3.7	3.0	25	30	3	0	0	22	50
(14, 18)	Group-2	2	3.0	2.8	2.7	30	12	2	0	0	16	0
(16, 08)	Group-1	1	1.0	1.0	1.0	90	40	15	5	5	18	38
(16, 10)	Group-1	2	2.0	1.9	1.8	30	40	10	25	2	9	42
(16, 12)	Group-1	1	1.0	1.0	1.0	40	45	10	70	5	23	24
(16, 14)	Group-1	1	2.0	2.0	2.0	10	15	10	50	0	21	45
(16, 16)	Group-1	2	2.0	1.9	1.8	10	50	40	5	0	16	19
(16, 18)	Group-3	3	2.0	1.6	1.5	50	50	40	40	0	20	43
(18, 08)	Group-2	1	1.0	1.0	1.0	5	35	5	0	10	22	40
(18, 10)	Group-1	3	4.0	3.8	3.6	15	30	10	10	0	36	22
(18, 12)	Group-2	3	2.0	2.0	1.9	5	60	40	5	50	27	44
(18, 14)	Group-2	1	1.0	1.0	1.0	5	65	65	40	0	30	16
(18, 16)	Group-1	3	1.0	1.0	1.0	10	30	10	0	70	18	50
(18, 18)	Group-1	3	4.0	3.5	3.0	20	75	65	20	0	15	30
(20, 08)	Group-2	1	2.0	2.0	2.0	10	15	10	30	0	27	25
(20, 10)	Group-3	1	1.0	1.0	1.0	30	25	5	50	10	12	43
(20, 12)	Group-2	2	3.0	2.8	2.7	10	40	2	15	2	23	12

		con <sup>1</sup>													
(20, 14)	NA	0	0.0	0.0	0.0	0.0	15	75	70	0	0	29	41		
(20, 16)	Group-3	2	2.0	1.9	1.8	80	45	45	30	5	31	52			
(20, 18)	Group-2	3	4.0	3.5	3.0	10	70	65	5	0	8	43			
Average		2.0±2.0	2.1±1.4	1.9±1.1	1.8±1.0	20.3±21.5	36.2±18.5	24.3±21.6	21.7±24.9	12.4±24.0	22.0±7.9	72.6±106.7			

N, Hill number; NA, not applicable; SD, standard deviation.

**Appendix 2. Scatter plots of woody seedling density and micro-environmental variables in a logged China fir forest, Huisun Experimental Forest Station (Spearman's rank correlation analysis, all  $p$  values > 0.05)**



**Appendix 3. Scatter plots of woody seedling species richness ( $N_0$ ) and micro-environmental variables in a logged China fir forest, Huisun Experimental Forest Station (Spearman's rank correlation analysis, all  $p$  values > 0.05)**

