

# 樹木的另類生存方式—萌櫟

◎林業試驗所森林經營組·蘇聲欣 (sush@tfri.gov.tw)

## 什麼是萌櫟

植物普遍具有營養生長(vegetative growth)的特性，能夠在受到傷害之後快速地癒合、回復個體的健全，也能藉由植體的一部份發育成另一個分株(ramet)。在人類使用植物的長遠歷史中，早已發現到植物的營養生長現象，並且利用這項特性發展出各種栽培植物的技術，諸如插條、分根、嫁接、壓條、組織培養等，均可稱為植物的營養繁殖。而在森林學方面，也有一種利用林木伐採後所產生的萌櫟生長(「櫟」字之注音為ㄌㄧˋㄝˋ，與「櫟」字不同)，以進行林分更新的育林方法，稱之為矮林作業(coppice system)。所謂的萌櫟(sprout)，也是屬於一種營養生長方式，一般是指樹木從殘留根株上重新生長出新枝幹的現象(圖1)。

除了受到人為伐採後的樹木會產生萌櫟之外，在許多森林生態系中，樹木在天然狀態之下也會自行生長出萌櫟。通常在受到擾動(disturbance)過後的森林，例如風害、火災



圖1 從殘留根株上重新生長出枝葉的萌櫟現象。本圖的樹種為紅淡比(蘇聲欣 攝)

等，樹木容易產生萌櫟的反應。也有一些研究指出，在一些火災發生頻繁的林地上，森林的組成會以易於萌櫟的樹種為主。因此，萌櫟不但是樹木的一種自然生長現象，而且對於森林的組成與結構亦有其重要性。對於樹種而言，萌櫟也是一項重要的功能特性(functional trait)，關係到樹木的生活史(life history)與族群的維持策略(Bellingham and Sparrow 2000, Bond and Midgley 2001)。

## 萌櫟的定義與形式

在形態學上，樹木的生長主要分成頂芽與側芽兩種生長點，由頂芽所生成的枝幹是為主幹，而從側芽所發展出來的則是分枝。受到生理上頂芽優勢機制(apical dominance)的影響，側芽的生長往往會受到抑制，所以主幹得以成長為整個植株的主體，這種情形以具有單一主幹的喬木最為典型。然而當樹木受到傷害，或者是外在環境使其生長條件發生劇變時，樹木會從傷口附近、枝幹或根部上的不定芽(adventitious bud)或休眠芽(dormant bud)萌發出新的枝幹。這些枝幹的發生原因不同於主幹、分枝，並非從頂芽或側芽所長出，我們便稱之為萌櫟(Del Tredici 2001)。

萌櫟可能會發生在林木的地下部、主幹、分枝、次級分枝，乃至於到樹冠層最外側的小枝梢，都可能因為受傷或是內在生長條件的改變而生長出萌櫟(Bellingham and Sparrow 2000)。然而，大多數研究的重點均集中在靠近地面的基部所產生的萌櫟。這是因為這一類的萌櫟有可能使植株生長成多重

樹幹的形態(multi-stemmed)，相較於樹冠部位所產生的細小萌櫱枝條，其對於樹木個體、群落動態，乃至於林分的結構與功能，具有較重要的的影響性(Midgley 1996, Del Tredici 2001)。若再按照產生方式與細部位置上的差異，可將萌櫱分成以下四種主要類型(Barnes et al. 1998, Del Tredici 2001)：

#### (一) 根頸萌櫱(collar sprouts)

根頸(collar)原本是指幼苗的莖軸上根部與嫩莖的交會點。對於成熟的樹木而言，根頸則是指位在地表處，或者位於地下但十分貼近地表的部位。樹木在根頸附近會佈滿著許多受抑制芽(suppressed buds)，等到一旦受到傷害的時候，便由此生長出萌櫱。對於大多數的樹木而言，根頸是最常發生萌櫱的部位。有些樹種會在這個部位儲存養分，以提供芽的增殖與生長所需，因而形成膨大的樹幹基部(圖2)。



圖2 臺灣天然林的重要組成—殼斗科樹種，常常會發育出根頸萌櫱，形成多重樹幹的形態。本圖的樹種為三斗柯(蘇聲欣 攝)

#### (二) 木塊莖或地下莖萌櫱(lignotubers or rhizomes)

與根頸萌櫱不同，這一類的萌櫱完全是從樹木的地下莖部所生出，而且與主幹分開、具有一定的距離，因此有機會再長出不定根並發育出獨立的分株。這類的萌櫱通常發生在適應頻繁火災擾動或植食壓力的樹種。



圖3 從地下根部發育的根出條。本圖的樹種為黃杞(蘇聲欣 攝)

#### (三) 根出條(root suckers)

樹木從根系發展出的萌櫱稱為根出條(圖3)。其根部在遠離母株的部位會明顯地粗大化生長，而靠近母株的部份則會逐漸老死，因此根出條的產生有助於樹木進行營養繁殖、向外拓殖其生活範圍。

#### (四) 壓條萌櫱

在天然狀態下，樹木的枝幹有時會因為下垂或傾倒而接觸到土壤，之後便可能會生長出不定根與萌櫱，其過程就如同園藝學上的壓條

繁殖技術一樣。這種類型的萌櫟並不常發生，比較可能發生在森林下層的小型木本植物。

## 影響樹木萌櫟的機制

### 一、生理學層面

萌櫟是樹木的一種生長表現，因此背後應當有特定的生理機制在控制。Sakai and Sakai (1998)對三種樹木進行伐除實驗，並且觀察一年後樹木的生長表現，他們發現不同樹種會以不同的生理機制來產生萌櫟。有的樹種具有粗壯的根部可以儲存大量的養分，因此即使移除所有的地上部、使其喪失光合生產能力後，仍然可以利用地下部養分來供給萌櫟生長；另一類的樹種則必須依賴平時地上部枝幹的養分供輸來生長出萌櫟，而無法在伐除地上部之後再長出萌櫟。

### 二、演化學層面

從樹種特性來看，大部份的裸子植物並不具有萌櫟的能力，但是在被子植物方面，萌櫟現象則是十分普遍 (Bond and Midgley 2001, Del Tredici 2001)。另一方面，過去有許多樹木萌櫟的研究將所有的樹種區分成萌櫟者與非萌櫟者兩大類別，然而Vesk and Westoby (2004)提出，樹種之間萌櫟能力的高低應該是一種連續性的變化，直接採用二分法來區分並不合適。Bond and Midgley (2003)針對單一屬*Banksia*(山龍眼科)之內的85個分類群來分析，也得到相同的結論。因此，萌櫟能力可能是一種正在發展中的非保守 (conserved)特性，所以會呈現梯度性的變化並散見在各個分類群。

那麼，樹木的萌櫟現象是否會影響到樹種的演化呢？從個體的生存、族群的維持來看，Bond and Midgley (2001)認為會萌櫟的樹種同時具有營養繁殖與有性繁殖兩種生活策略，所以會較佔優勢。而只能依靠種子繁殖的樹種，則會受到較大的滅絕壓力(Midgley 1996)。也有學者推測這正是目前被子植物比起裸子植物，無論在數量與種類上都佔優勢的原因之一(Barnes et al. 1998)。而如果從種化(speciation)、擇汰(selection)的過程來看，萌櫟能力強的樹種往往可以安然渡過擾動，因此生命力較強、壽命較長。但是這同時也會降低族群的汰換率(turnover)(因為世代時間較長)，從長期來看，它們會受到較少的擇汰壓力，而導致較低的種化速率(Bond and Midgley 2003)。綜合以上觀點，萌櫟現象對於樹種演化過程的影響可能有兩種層面，一方面可以幫助樹木渡過環境上的逆境、免於滅絕，甚至可形成優勢，另一方面則會減緩樹種在演化上的腳步。

### 三、生態學層面

樹種本身的特性、年齡、體型等內在因素會決定樹木是否具有萌櫟的潛力，那麼，究竟是由什麼外在因素來「引發」樹木產生萌櫟現象呢？一般均認為造成樹木萌櫟的原因是因為擾動的作用，例如火災、風害、乾旱、洪水氾濫、地表崩坍、植食壓力、人為砍伐等 (Bond and Midgley 2001, Del Tredici 2001)。

此外，樹種在種子更新與萌櫟更新這兩種更新策略之間會有明顯的取捨關係(Bellingham and Sparrow 2000, Bond and Midgley 2001)。樹木為了產生萌櫟，平時就必須將體內的資源分配給產生不定芽的部位或者儲存在



圖4 生長於森林下層的小型樹木—山龍眼，常常在傾倒後發展出許多萌櫟。圖中的直立枝幹都是來自於同一株樹(蘇聲欣 攝)

地下部，而相對地就減少了進行開花結實、行有性繁殖的能力。在許多實證研究都發現，歸類為萌櫟者的樹種往往很少觀察到其產生種子，而且種子苗也十分罕見(Bellingham et al. 1994, Kruger et al. 1997, Nanami et al. 2004)。就維持森林群落的角度來看，萌櫟能力不但能將外界傷害所帶來的死亡風險分散於不同枝幹間，也有助於樹木在受傷後快速回復，甚至有可能呈現「不死」(immortality)的狀態，因此可以讓樹木建立起存續席位(persistence niche)與空間上的集中優勢；而種子生產則是維持樹種遺傳多樣性的主要途徑，並且可經由種子傳播機制進行遠距離的拓殖，所以代表著是族群的新增機制(recruitment)。這兩者構成了不同樹種在生活史策略上的「存續與新增的取舍關係」(persistence-recruitment tradeoff)，因而有助於樹種之共存(Bond and Midgley 2001)。

由此可知，萌櫟現象是樹木適應外在環境壓力的一種重要生存策略。它使得樹種在維持其族群大小時，不再只仰賴種子苗的補充，也可避免授粉失敗、種子傳播限制、幼苗死亡、幼樹競爭等許多更新限制(Bond and Midgley 2001, Kubo et al. 2005)。此外，在孔隙、開闊地或是樹種分布上的邊緣處，有時樹木的幼苗難以直接建立，此時周圍的森林便可藉由樹木的

萌櫟現象，快速地填補孔隙、拓殖範圍，獲得新的光照、土壤水分與養分的來源(Putz and Brokaw 1989, Barnes et al. 1998, Dietze and Clark 2008)。對於森林下層的樹木而言，萌櫟更是一種維持生存與擴張領域的重要方式(圖4)。

## 結語

長久以來，生態學家在探討天然林的動態過程時，往往只把焦點放在樹木的新增、死亡等族群消長變化上，而忽略了樹木也可以採用另類的方式—萌櫟生長，來增加存活率、達成族群的存續。然而，若未能將這項既普遍且重要的樹木特性納入考量，不但會使得我們對於森林群落的認識不夠完整，對於在發展有關森林經營、森林動態與林木生長的預測模式上，也可能導致有偏差的評估。臺灣地處颱風擾動頻繁的地區，森林中的許多重要樹種均可見到萌櫟生長的特性(尤其是殼斗科、樟科樹種)，由此可見，這樣的樹木生存方式對於臺灣天然林的組成、結構與動態必定具有重要意義。然而，國內過去雖然斷續有論文報導過部分樹種具有萌櫟生長的現象，但整體而言仍少有針對樹木萌櫟的專題研究。本文除了與同好者分享知識之外，也希望能拋磚引玉，吸引更多研究同儕一起探究這個問題。⊙