

研究報告

台灣南部多納針闊葉林土壤種子庫與森林更新

林文智¹⁾ 郭耀綸^{2,5)} 陳永修³⁾ 張乃航⁴⁾ 洪富文⁴⁾ 馬復京⁴⁾

摘要

本研究調查多納森林之樹種及土壤種子庫組成，藉以了解土壤種子庫與森林更新的關係，並比較埋土種子在孔隙及林下兩環境發芽數量的差異。多納森林為針闊葉混生林，優勢種為長尾柯、威氏帝杉、錐果櫟及紅楠。除了威氏帝杉外，其它優勢種的徑級分布均呈反J型，在林下有數量眾多之稚樹庫，應可持續更新。多納森林種子庫共有23種組成植物，先驅種22種，非先驅種僅紅楠1種。種子庫中可發芽種子密度達5,924粒 m⁻²，先驅種即佔99%。以生長型區分，種子庫中以草本植物及灌木為主，發芽數分別達全部的31及68%。現存森林組成中僅有紅楠及光葉柃木也出現在土壤種子庫中。紅楠種子為當年所掉落，可發芽者密度為34粒 m⁻²，可成為林下苗木庫。光葉柃木為灌木，可發芽種子數量達3,418粒 m⁻²，佔發芽總數的57.8%，且由土表至30 cm深均有出現。以上結果可推論多納森林現存非先驅性樹種並不是以土壤種子庫為主要更新來源。埋土種子在孔隙環境的發芽數量為林下環境的2.6倍，顯示林冠孔隙的形成有利於埋土種子的發芽。

關鍵詞：生長型、孔隙、先驅種、結構分布。

林文智、郭耀綸、陳永修、張乃航、洪富文、馬復京。2004。台灣南部多納針闊葉林土壤種子庫與森林更新。台灣林業科學19(1)：33-42。

Research paper

Soil Seed Bank and Forest Regeneration in a Broadleaf-Coniferous Forest of Dona, Southern Taiwan

Wen-Chih Lin,¹⁾ Yau-Lun Kuo,^{2,5)} Yung-Hsin Chen,³⁾ Nan-Hang Chang,⁴⁾
Fu-Wen Horng,⁴⁾ Fu-Ching Ma⁴⁾

¹⁾ 行政院農業委員會林業試驗所六龜研究中心，844高雄縣六龜鄉中興村198號 Liouguei Research Center, Taiwan Forestry Research Institute. 198 Chung-Shin Village, Liouguei, Kaohsiung 844, Taiwan.

²⁾ 國立屏東科技大學森林系，912屏東縣內埔鄉學府路1號 Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology. 1 Hseuhfu Rd., Neipu, Pingtung 912, Taiwan.

³⁾ 行政院農業委員會林業試驗所太麻里研究中心，963台東縣太麻里鄉大王村橋頭6號 Taimali Research Center, Taiwan Forestry Research Institute. 6 Chiaotou, Dawang Village, Taimali, Taidung. 963, Taiwan.

⁴⁾ 行政院農業委員會林業試驗所育林組，100台北市南海路53號 Silviculture Division, Taiwan Forestry Research Institute. 53 Nanhai Rd., Taipei 100, Taiwan.

⁵⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:ylkuo@mail.npust.edu.tw

2003年7月送審 2003年9月通過 Received July 2003, Accepted September 2003.

【 Summary 】

We investigated the species composition of standing trees and the composition of the soil seed bank of a forest at Dona, southern Taiwan. Germination of buried seeds in a forest gap was compared to that in the forest understory. The forest at Dona is a broadleaf-coniferous forest dominated by *Castanopsis carlesii*, *Pseudotsuga wilsoniana*, *Cyclobalanopsis longinux*, and *Machilus thunbergii*. Except for *P. wilsoniana*, the stem diameter distributions of the dominant species were all anti-J shaped, indicating that there were abundant young trees for sustainable regeneration. The soil seed bank was composed of 23 species, including 22 pioneer and 1 non-pioneer species, *M. thunbergii*. The density of germinated seeds in the soil seed bank was 5,924 seeds m⁻², 99% of which were pioneer species. If classified by their growth forms, the majority of the germinated seeds were herbaceous plants (31%) and shrubs (68%). Among all species compositions, only seeds of *M. thunbergii* and *Eurya nitida* var. *nitida*, which is a shrub, occurred in the soil seed bank. Seeds of *M. thunbergii* in the soil seed bank came from the seed rain of the current year, and the density of its germinated seeds was 34 seeds m⁻². The density of germinated seeds of *E. nitida* was 3,418 seeds m⁻², accounting for 57.8% of all germinated seeds in the soil seed bank. Its seeds occurred from the soil surface to 30 cm of depth. These results revealed that the soil seed bank was not the main source for the regeneration of existing non-pioneer tree species in the Dona Forest. In addition, germination of buried seeds in the forest gap was 2.6-fold higher than that in the forest understory, indicating that the formation of forest gaps is advantageous to the germination of buried seeds.

Key words: growth form, gap, pioneer species, stem diameter distribution.

Lin WC, Kuo YL, Chen YH, Chang NH, Horng FW, Ma FC. 2004. Soil seed bank and forest regeneration in a broadleaf-coniferous forest of Dona, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 19(1):33-42.

緒言

森林植物的更新方式是影響植群演替的重要因素之一。Garwood (1989)曾將森林植物的更新方式歸納為五種，即種子雨(seed rain)、幼苗庫(seedling bank)、稚樹庫(sapling bank)、土壤種子庫(soil seed bank)及萌蘖(sprouts)。在不同的環境及不同植群，各種更新方式均有其獨特性及重要性，即使同種植物亦可在不同環境條件下顯現不同的更新方式(Houle 1998)。先驅種多以種子雨及土壤種子庫為更新來源，非先驅種則可藉種子雨、幼苗庫、稚樹庫及萌蘖等多種方式更新。森林孔隙的形成將造成微環境資源的顯著變化，而此種改變亦是造成熱帶雨林植群變動的主要因子。因為環境資源的釋放將有利於不同更新機制樹種苗木的生長與發展，例如林下的幼苗庫、稚樹庫及土壤種子

庫均因孔隙的形成而有不同的發展(Whitmore 1989)。

無論是熱帶雨林、溫帶林或寒帶林，均有植物利用土壤種子庫為其更新機制(Garwood 1989, McGraw and Vavrek 1989)。這些土壤種子庫組成以草本植物及灌木居多，少有木本植物，且多屬先驅樹種，因此由土壤種子庫完成更新的植群，其組成多與演替後期森林以耐蔭樹種為主的組成不同(Depuy and Chazdon 1998, Tekle and Bekele 2000)。在臺灣福山及關刀溪森林土壤種子庫的研究顯示，從表層至5 cm深的土層內，土壤種子密度約為1,100-1,200粒 m⁻²，生長型亦多屬草本及灌木；在溫室發芽試驗第十週以後，土壤種子庫亦有蕨類植物的出現(Chang et al. 1998, Chen et al. 2000)。

Simpson et al. (1989)將分析土壤種子庫種類及密度的方法歸納為二類，一為發芽試驗法(seedling emergence technique)，另一為直接計數法(direct counting technique)。前者是將土壤置於溫室中，供給適當的光照、溫度及水份以促使土中的種子發芽。一般而言，將種子置於土表將有利於種子發芽(Baker 1989)。直接計數法則是利用漂浮、篩網或其他的方式，來分離並計算種子的數量與種類。雖然此法能結省大量的溫室空間，但並無法得知種子是否具活力，因此需額外進行發芽試驗或利用化學藥劑做種子活性測試才能得知，且此法常造成小型種子或顏色與土壤相近種子的大量流失，易造成誤差(Gross 1990, Traba et al. 1998)。此外，研究人員需有足夠的經驗才能辨識種子，否則極易誤判植物種類。由發芽試驗法從事土壤種子庫研究所得的結果較合理且較為實用(Simpson et al. 1989, Gross 1990, Victor and Jose 1992)。

本研究調查多納地區森林植群組成，並調查林地土壤種子庫的組成與數量，尋求兩者的關聯。另外，並在人工林的孔隙內進行土壤種子庫發芽試驗，藉以了解不同光環境條件對土壤種子庫發芽的影響。了解森林植物更新機制及其與環境的關聯，將有助於了解森林植群的演替狀況，並可在森林經營上當做調控天然更新的依據。

材料與方法

一、試區概況

本試驗地位於林業試驗所六龜研究中心轄區內最南端的第25林班，行政區屬屏東縣茂林鄉。試區由100個10×10 m的小樣區所組成，面積共1 ha。試區面向東北方，海拔高度1,950 m，經緯度座標位置為東經120°46'39"、北緯22°50'54"。多納地區海拔1,500 m以上的林型屬長尾柯(*Castanopsis carlesii*)林型，以殼斗科及樟科佔優勢，少部份地區有紅檜(*Chamaecyparis formosensis*)為共同優勢種；在2,000 m以上地區常有鐵杉(*Tsuga chinensis*)、威氏帝杉

(*Pseudotsuga wilsoniana*)、台灣二葉松(*Pinus taiwanensis*)及台灣五葉松(*Pinus morrissonicola*)與闊葉樹種混生(Chen 1996)。根據多納25林班氣象站(海拔1,870 m) 2002年3月至2003年2月資料顯示，本區年均溫為14.1°C，月均溫最高為7月的17.8°C，最低溫為1月的7.8°C，年平均溼度高達88%，年雨量為2,322 mm。

二、植群調查

為瞭解本試區的植群組成結構，於1999年6月至2000年2月間調查試區內高度超過150 cm且胸徑大於1 cm之樹種，並以鋁牌標定。調查項目包括樹種及胸高直徑，記錄樹高150 cm以下的植物種類，並計算各樹種的重要值指數(importance value index, IVI)，繪製各樹種的族群徑級結構圖。由此可瞭解本試區的優勢植群概況及各樹種所處的演替階段，作為與土壤種子庫中種子組成相互比較的基本資料。

三、土壤種子庫調查

在1999年4月進行預備試驗，調查不同深度埋土種子種類及豐富度，發現由表土至30 cm深處均有種子出現，但30 cm以下即很少。因此在本試區100個小區中，分別以直徑4.5 cm之取土器逢機取一深至30 cm之土體。取出後除腐植層(H)外，其餘每5 cm分為一層，依小區及土壤深度的不同，分別裝入封口袋內。在六龜研究中心將取回的土樣以小於5 mm之厚度平鋪於蛭石上，置於有定時噴水並有充份光照的溫室觀察5個月，記錄土壤中可發芽的種子種類及數量。取土時間分乾溼兩季進行，分別於1999年11月乾季及2000年7至8月溼季進行兩次取土作業，合計於100個10×10 m的小樣區乾溼季共取得200個土壤樣本。本報告是將乾季及溼季取得的土樣所發芽的數據合併。

溫室內的光環境以光量計(LI-190SA, LI-COR, Lincoln, NE, USA)，配合記錄器(LI-1000, LI-COR, USA)測定各處光合作用光量子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFd)。光質則利用紅光/紅外光光譜儀(SK R 100/116, Skye, Llandrindod, UK)予以測定。光量是於

1999年11月至2000年10月期間選擇8 d測定，量測時間為從早上7:00至下午4:00時，每隔10分鐘記錄一次光量平均值。光質則在1999年12月8日9、11、14及16 h，分別測定5個值，再將全天的測定值予以平均。

此外，於1999年11月及2000年9月，於多納森林逢機選取10個小區各取二個直徑4.5 cm，深20 cm的土樣，帶回六龜研究中心，置於大葉桃花心木人工林之孔隙及林下兩種環境，進行土壤種子庫發芽試驗。此大葉桃花心木林平均樹高約11 m，其孔隙是因颱風造成林木風倒而形成，另外再以人工將附近植株冠層枝葉予以修整，形成大小約10×8 m的樹冠孔隙。此發芽試驗共觀察10 wk種子發芽狀況，藉以了解不同樹冠疏開度之不同光環境下，土壤種子庫之種子發芽有何差異。在測定溫室的光量及光質時，亦同時測定大葉桃花心木林孔隙及林下的光量與光質。

結果

族群調查結果顯示，本試區在1 ha範圍內共有26科61種植物。IVI值排名前10名的樹種

如Table 1所示，其中優勢種包括長尾柯、威氏帝杉、錐果櫟(*Cyclobalanopsis longinux*)及紅楠(*Machilus thunbergii*)等。由各優勢種的族群徑級結構圖發現，除了威氏帝杉外，其餘優勢種的族群徑級結構均如同錐果櫟般呈反J型(Fig. 1)，顯示若環境持續不變，威氏帝杉已無法持續更新，而其餘樹種則有大量苗木可為更新的材料。

進行土壤種子庫發芽試驗的溫室，白天平均光量為140 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，相對光量為30%；光質方面，溫室內的R:FR比質約為1.04。土壤種子庫共發生23種植物，發芽總數為1,884株，換算成密度為5,924株 m^{-2} ，其中以光葉柃木(*Eurya nitida* var. *nitida*)及霧社懸子(*Rubus linearifolius*)數量最多(Table 2)，分別佔發芽總數的57.7及22.6%。依不同演替階段區分，土壤種子庫中先驅性植物共有22種出現，共發芽1,873株，佔發芽總數的99.4%，而非先驅性的冠層優勢樹種僅紅楠1種，僅發芽11株，顯示本試區土壤種子庫主要的組成是以先驅性植物為主。以植物生長型(growth form)而言，多納森林土壤種子庫以灌木最多，佔發芽總數的67.9%，其次是草本植物的31%，而喬木及藤本

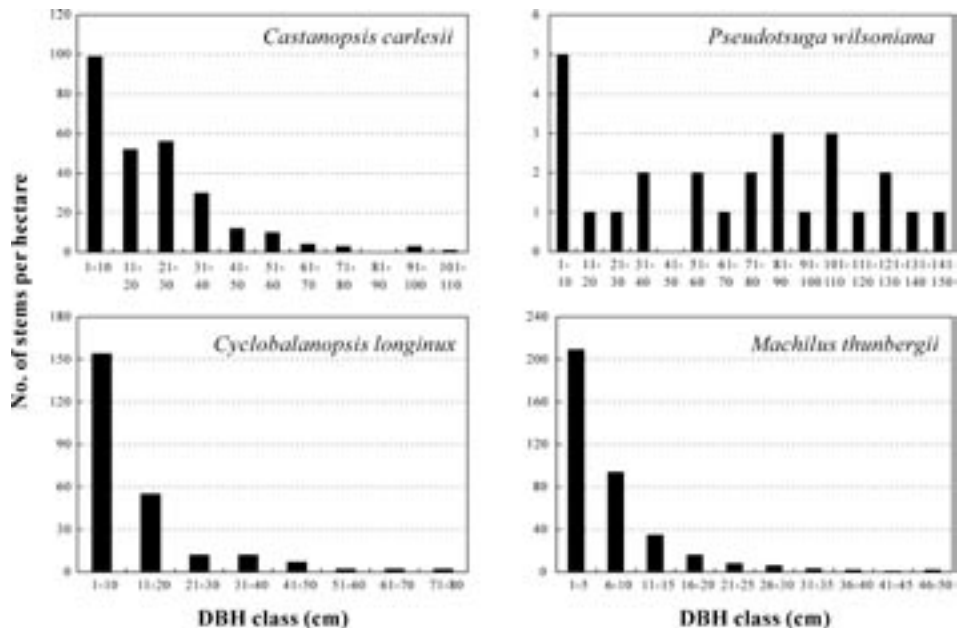


Fig. 1. Stem diameter distributions of 4 dominant tree species in the Dona Forest.

Table 1. The IVI rankings of the top 10 species in the Dona Forest

Rank	Species	Relative dominance	Relative density	Relative frequency	IVI
1	<i>Castanopsis carlesii</i>	27.40	4.26	4.40	36.06
2	<i>Pseudotsuga wilsoniana</i>	22.96	0.41	1.09	24.46
3	<i>Illicium tashiroi</i>	5.14	9.82	4.56	19.52
4	<i>Cyclobalanopsis longinux</i>	10.26	3.88	4.40	18.54
5	<i>Machilus thunbergii</i>	4.70	5.93	5.21	15.84
6	<i>Dendropanax pellucidopunctata</i>	1.09	9.35	5.16	15.60
7	<i>Elaeocarpus japonicus</i>	3.49	5.74	4.99	14.22
8	<i>Eurys nitida</i> var. <i>nitida</i>	1.13	6.67	5.10	12.90
9	<i>Litsea lii</i>	0.46	6.80	5.10	12.36
10	<i>Microtropis fokienensis</i>	0.16	6.32	4.94	11.42

Table 2. Species composition and number of germinated seeds at various soil depths in the Dona Forest

Species	Growth form ¹⁾	Number of germinated seeds at various soil depths (cm)							Sum	Percentage of total (%)
		H ²⁾	0-5	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30		
Non-pioneer species										
<i>Machilus thunbergii</i>	T	11	0	0	0	0	0	0	11	0.58
Pioneer species										
<i>Alnus formosana</i>	T	0	2	0	0	0	1	0	3	0.16
<i>Broussonetia papyrifera</i>	T	0	0	0	0	1	0	0	1	0.05
<i>Buddleia asiatica</i>	S	0	1	1	0	0	1	0	3	0.16
<i>Cerastium ianthes</i>	H	4	21	19	10	3	9	0	66	3.50
<i>Debregeasia edulis</i>	S	47	28	5	5	8	10	0	103	5.47
<i>Erigeron canadensis</i>	H	0	3	2	0	1	0	1	7	0.38
<i>Eupatorium formosanum</i>	H	9	28	12	4	2	3	0	58	3.08
<i>Eurya nitida</i> var. <i>nitida</i>	S	43	337	311	159	79	92	66	1087	57.69
<i>Evodia meliaefolia</i>	T	0	2	0	0	0	0	0	2	0.11
<i>Fraxinus formosana</i>	T	0	0	1	0	0	0	0	1	0.05
<i>Gnaphalium affine</i>	H	0	1	1	0	0	0	1	3	0.16
<i>Kadsura japonica</i>	L	0	1	0	0	0	0	0	1	0.05
<i>Litsea cubeba</i>	S	1	3	4	5	2	1	1	17	0.90
<i>Mallotus japonicus</i>	T	1	0	0	0	0	0	0	1	0.05
<i>Polygonum chinense</i>	H	0	2	1	1	0	0	1	5	0.27
<i>Rubus formosensis</i>	H	0	2	0	3	1	0	1	7	0.38
<i>Rubus linearifolius</i>	H	40	145	104	48	37	30	21	425	22.56
<i>Saurauia oldhamii</i>	S	1	0	0	0	0	0	0	1	0.05
<i>Schisandra arisanensis</i>	L	0	1	0	0	0	0	0	1	0.05
<i>Scirpus ternatanus</i>	H	0	4	2	1	2	2	5	16	0.85
<i>Solanum verbascifolium</i>	S	1	1	1	0	0	0	0	3	0.16
<i>Villebrunea pedunculata</i>	S	0	31	18	1	0	8	4	62	3.29
Total		158	613	482	237	136	157	101	1884	100

¹⁾ T, tree; S, shrub; H, herb; L, liana.

²⁾ Humus layer.

植物合計僅有發芽總數的1% (Table 3)。在物種數方面，以草本植物的8種(35%)最多，其次是灌木的7種(30%) (Table 3)，顯示多納森林土壤種子庫組成中以草本及灌木之物種數較多，喬木層植物的種子很少出現在土壤種子庫中。

就土層深度區分，以分布在0-5 cm的種子發芽植株最多，而在H層至15 cm的土層中，發芽種子數量已佔發芽總數的79% (Fig. 2)。在土壤表層的種子數量並不多，僅佔15 cm以內土層種子總數的10%，且其中含有多數當年生的種子，例如已發芽的11顆紅楠種子均出現於土壤表層。

由發芽時間的先後，可將本研究土壤種子庫植物發芽類型分為兩型(Fig. 3)。第一型的植物在溫室中5 wk內有超過88%的種子可發芽，約12 wk內即可完全發芽，均屬種子植物。第二型的植物在溫室中經過15 wk後才開始大量發

芽，屬於蕨類孢子植物，而在前15 wk均無此類植物的出現。

多納森林取回的土樣於人工林孔隙及林下不同環境的發芽試驗，經過10 wk後在孔隙環境內種子的發芽數量達285株，顯著高於林下的109株，兩者相差2.6倍，顯示孔隙環境對埋土種子的發芽有顯著的促進作用。人工林孔隙與林下的R:FR比值分別為1.04與0.49，兩處的相對光量分別為15及3%，林下環境白天平均光量只有 $16 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。林下環境所發芽的植株大部份呈匍匐狀，多數僅能存活約1或2 wk，且生長緩慢，因此不易辨認樹種的種類，僅能確認有光葉柃木及霧社懸子2種。而在孔隙環境下，發芽的小苗生長正常，在10 wk調查中僅有約3%的小苗死亡，所發芽的小苗種類共有7種，分別為光葉柃木、霧社懸鉤子、台灣澤蘭 (*Eupatorium formosanum*)、水麻(*Debregeasia*

Table 3. Species richness and abundance of germinated seeds in the soil seed bank of the Dona Forest

	Growth form				
	Tree	Shrub	Herb	Liana	Total
Species richness	6 (20%) ¹⁾	7 (30%)	8 (35%)	2 (9%)	23 (100%)
Abundance of germinated seeds	19 (1.0%)	1276 (67.9%)	587 (31.0%)	2 (0.1%)	1884 (100%)

¹⁾ Numbers in parentheses denote the percentage of each growth form among all growth forms.

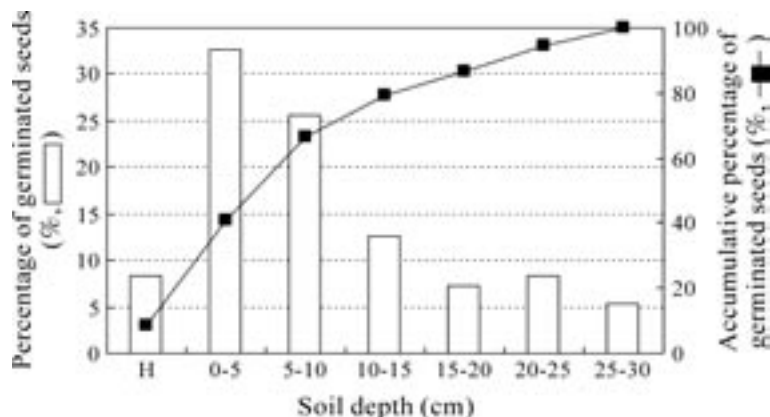


Fig. 2. Percentage and accumulative percentage of germinated seeds at each soil depth. H denotes the humus layer.

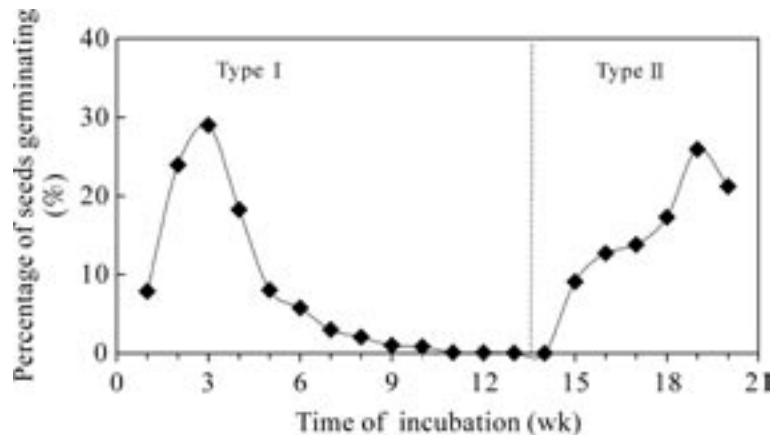


Fig. 3. Two types of germination patterns in the soil seed bank of the Dona Forest. Type I represents the germination pattern of the Spermatophyta which completed germination before the 13th week. Type II represents the germination pattern of the Pteridophyta whose spores germinated after 13 weeks of incubation.

edulis)、卷耳(*Cerastium ianthes*)、長梗紫芋麻(*Villebrunea pedunculata*)及山胡椒(*Litsea cubeba*)。

討論

本研究僅針對樹高1.5 m以上的植群進行調查，但在作業中亦有觀察高度1.5 m以下植株的狀況。威氏帝杉及部份先驅樹種，例如山胡椒的小苗雖有出現，但多半無法在鬱閉林下存活，然可在試區外的林冠孔隙中發現上述樹種的苗木，顯示這些樹種苗木的存活與生長需要較高光量的環境。多納森林的優勢樹種，例如紅楠及長尾柯等，在林下不但有眾多稚樹，而且可產生生長良好的小苗，亦即可同時兼有稚樹庫及小苗庫。

本研究土壤種子發芽試驗的結果顯示，試區中無論是優勢的針葉樹或闊葉樹種，其種子均甚少出現於土壤種子庫中，此與過去在熱帶及亞熱帶的研究結果類似(Chen et al. 2000, Tekle and Bekele 2000)。多納森林優勢樹種的種子可能因形體較大，不易進入土壤中，或是數量稀少，不易在取樣時發現。若將土壤種子庫的組成與現地森林植群的組成加以比較，在土壤種子庫中的喬木及灌木種類，僅有紅楠及

光葉柃木2種也同時出現在當地森林植群。紅楠種子是唯一在本研究土樣中出現的非先驅樹種，數量很少且為當年生的種子。就光葉柃木而言，本植物並非當地森林的冠層優勢種，但因其能耐蔭故可在林下生存。現地觀察發現，森林內樹高1.5 m以上胸徑3 cm以下之光葉柃木稚樹雖然為數眾多，但卻少有幼苗出現。然而在多納地區的造林地，當除草除蔓作業造成地表光量增加後，常可發現光葉柃木的幼苗大量出現，此意味著本樹種在種子發芽及幼苗階段是需光的。

多納森林的土壤中有超過5,900粒 m^{-2} 有活力可發芽的種子，但此結果並不表示孔隙發生時埋土種子均有機會發芽。因為這些種子在土壤剖面的分佈是從腐植層至土深30 cm處均有，若孔隙發生時並未伴隨植株根倒，則只有接近土壤上層的種子才有機會感受到環境的變化而發芽。較深處的種子可能會因土壤的阻隔而無法發芽。

不同植物的種子是否能以土壤種子庫的形式存在，除了與該種子能否進入土壤，以及影響種子活力的環境條件是否適宜(Dalling et al. 1997)外，各樹種的遺傳特性亦有重要影響(Teketay and Granstrom 1997)。一般而言，正儲型(orthodox)的種子如果環境條件適宜，則可

維持較長期的活力，儲藏時間甚至可達百年以上；異儲型(recalcitrant)的種子則相反，即使給予適當的環境條件，其儲存壽命亦不超過1-2 yr(Wang et al. 1995, Chien and Yang 1997)。小粒的草本植物種子及小粒的闊葉樹種子如樺木屬(*Betula*)樹種，其種子是屬正儲型，如環境適宜則可長期保存，而紅豆杉(*Taxus mairei*)、殼斗科及部份樟科植物則屬異儲型的種子(Barnes et al. 1997)，掉落林地後在1、2 yr內即發芽成為苗木庫，否則種子即喪失活力。本研究中土壤種子庫的組成，多屬小粒的草本植物或灌木，大形種子如殼斗科及樟科植物，則甚少在多納森林的土壤出現。本研究曾在腐植層發現有殼斗科種子，然其均無法發芽，而僅有少數屬異儲型特性的紅楠新鮮種子出現於腐植層。此結果顯示，小粒草本植物或灌木種子，較有可能以土壤種子庫為其更新機制，除了種子小型有利於進入較深的土層外，其耐儲存的特性亦為重要因素之一。異儲型植物的種子可能因不耐儲存而死亡，或因種子較大不易進入土壤中，致無法以土壤種子庫為其更新材料。

福山和關刀溪森林土壤種子庫可發芽種子密度約為1,100-1,200粒 m^{-2} (Chang et al. 1998, Chen et al. 2000)，而多納針闊葉林的土壤中有活力的種子達5,924粒 m^{-2} ，密度明顯較高。此項差異可能是因為多納森林屬原始林，長久以來未受干擾，因此土壤可儲藏大量長壽命的種子，尤其是有大量的光葉柃木種子。光葉柃木因種子細小極易進入土壤內，當土壤深度達25-30 cm時，其密度仍有208粒 m^{-2} 。柃木類的種子在多納森林中部次生林土壤中也大量被發現(Higo et al. 1995)。此外，福山及關刀溪的土壤剖面在5 cm以下即為黏土層，少有種子，所以取土深度均只有5 cm，且屬次生林，與本研究的取土深度30 cm及原始林相差很大。因此，不同的森林狀況及土壤條件均可影響土壤種子庫中種子的組成及豐量(Kalamees and Zobel 1998)。

埋土種子從陰暗的林下移至光量及R:FR比值均較高的溫室時，大部份種子均可於短期內發芽(Garwood 1989, Terheerdt et al. 1996)。野

外亦可能產生類似的環境條件，例如在倒木孔隙形成時，因光環境急劇改變，加上根倒時土壤的擾動，有機會將土壤較下層的種子帶至表層，形成有利埋土種子發芽的微環境，土壤種子庫的種子在短時間內即可大量發芽。本研究發現山胡椒有活力的種子中有87%可在3 wk內發芽，光葉柃木則有超過85%的種子可在5 wk內完成發芽。然而本研究土壤種子短時間內大量發芽的結果，應與土壤鋪設厚度小於5 mm有關。若土壤鋪設的厚度在10 mm以上，太陽輻射將被土壤阻擋，可能影響種子的發芽時間，導致有些研究在處理5-6個月後仍有種子發芽(Gross 1990, Dalling et al. 1994)。Dalling et al. (1994)指出，埋土種子的發芽試驗，若土壤鋪設的厚度大於10 mm，將顯著抑制種子的發芽，因而低估有活力種子的數量，若鋪設的厚度在5 mm以下，則種子庫組成及豐量的估算才較為可信。

土壤種子庫是先驅植物重要的天然更新材料，尤其是在火燒跡地、倒木孔隙或由地震山崩形成的崩坍地，這些土中的先驅植物種子更是重要的、立即可用的生態復育材料。由土壤種子庫種子發芽成長形成次生林的微環境，又可令較耐蔭的樹種進入，形成多樣性豐富的林況。因此，如何善用這些數量龐大且立即可用的埋土種子在天然更新或生態復育上，是林學家應重視的課題。

結論

多納森林為針闊葉混生林，優勢種為長尾柯、威氏帝杉、錐果櫟及紅楠。除了威氏帝杉外，其它優勢種的族群徑級結構均呈反J型，在林下有數量眾多之稚樹庫，應可持續更新。土壤種子庫的組成及數量以灌木及草本為主，且多數屬於先驅種植物，數量達99%，與多納針闊葉林由非先驅種為優勢的組成差異很大。土壤種子庫中有79%以上的種子分佈在土表至15 cm深。當光及水份充足時，種子植物的種子有99%以上可在12 wk內發芽，16 wk後才有大量的蕨類植物發生。孔隙形成後，顯著增加的光

量及R:FR比值可顯著促進埋土種子的發芽。

引用文獻

Baker HG. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, editors. Ecology of soil seed banks. San Diego, CA: Academic Press. p 9-21.

Barnes BV, Zak DR, Denton SR, Spurr SH. 1997. Forest ecology. New York: Wiley. p 94-121.

Chang NH, MA FC, Yu HM, Hsui YR. 1998. Dynamics of soil seed bank and seedlings in the Fushan broadleaf forest. Taiwan J For Sci 13:279-89. [in Chinese with English summary].

Chen MY, Chou WC, Tsai JL. 2000. Studies on tree-fall gap regeneration in Guandaushi forest ecosystem. Q J For Res 22(1):23-31. [in Chinese with English summary].

Chen YH. 1996. Studies on the vegetation ecology of a watershed along the upper reaches of the Dona Wenchuan River, Liukuei. Taiwan J For Sci 11:275-87. [in Chinese with English summary].

Chien CT, Yang JJ. 1997. Effect of seed maturity on storability of *Litsea acuminata* seeds. Taiwan J For Sci 12:346-55. [in Chinese with English summary].

Dalling JW, Swaine MD, Garwood NC. 1994. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. Funct Ecol 9:119-21.

Dalling JW, Swaine MD, Garwood NC. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. J Trop Ecol 13:659-80.

Depuy JM, Chazdon RL. 1998. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forest in NE Costa Rica. Biotropica 30:223-37.

Garwood NC. 1989. Tropical soil seed banks:

a review. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, editors. Ecology of soil seed bank. San Diego, CA: Academic Press. p 149-209.

Gross KL. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. J Ecol 78:179-93.

Higo M, Shinohara A, Kodama S. 1995. The regeneration behavior of major component species in the secondary forest dominated by *Pinus densiflora* and *Quercus serrata* in central Japan. For Ecol Mgmt 76:1-10.

Houle G. 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. Ecology 79:807-18.

Kalamees R, Zobel M. 1998. Soil seed bank composition in different successional stages of a species rich wooded meadow in Laelatu, western Estonia. Acta Oecol 19:175-80.

McGraw JB, Vavrek MC. 1989. The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, editors. Ecology of soil seed banks. San Diego, CA: Academic Press. p 91-105.

Simpson RL, Leck MA, Parker VT. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issue. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, editors. Ecology of soil seed banks. San Diego, CA: Academic Press. p 3-8.

Teketay D, Granstrom A. 1997. Seed viability of Afrotropical tree species in forest soils. J Trop Ecol 13:81-95.

Tekle K, Bekele T. 2000. The role of soil seed banks in the rehabilitation of degraded hillslopes in southern Wello, Ethiopia. Biotropica 32:23-32.

Terheerdt GNJ, Verweij GL, Bekker RM, Bakker JP. 1996. An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. Funct Ecol 10:144-52.

Traba J, Levassor C, Peco B. 1998. Concentrating samples can lead to seed losses in

soil bank estimations. *Funct Ecol* 12:975-82.

Victor R, Jose GG. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *J Veg Sci* 3:617-24.

Wang SP, Lin TP, Chien CT. 1995. Class-

ification of storage behavior of forest tree seeds. *Bull Taiwan For Res Inst New Ser* 10:255-76. [in Chinese with English summary].

Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-8.