

試驗簡報第 006 號
RESEARCH NOTE No.006

蓮華池次生暖溫帶山地雨林空隙
更新的初步報導

洪富文 唐凱軍

A Preliminary Report on the Gap Regeneration
of a Secondary Warm Temperate Montane Rain
Forest at Lien-Hua-Chi

Fu-Wen Horng Kai-Jung Tang

臺灣省林業試驗所

臺灣 臺北

中華民國七十五年三月

TAIWAN FORESTRY RESEARCH INSTITUTE

Taipei, Taiwan, Republic of China

Nov. 1986

蓮華池次生暖溫帶山地雨林空隙 更新的初步報導

洪富文 唐凱軍

摘 要

本文報導蓮華池次生暖溫帶山地雨林空隙更新現象的初步觀察及移出的枯枝落葉層的發芽結果，並根據這些結果，將此一森林的空隙更新過程加以推論。

一、前 言

以往，生態學者將各種自然的干擾視為例外事件；認為如果沒有這些干擾，植羣社會將趨向該地區的一種或多種極盛相社會 (Climax Community)。而事實上，各種自然干擾的現象是常常發生的，應視為自然界的常態現象而非例外現象 (West *et. al.*, 1981)。因此，「一個能自我永續且由耐陰樹種所組成的終極植物社會」實際上是無法大面積存在的 (Whitmore, 1977)。所以從實際的觀點而言，一個地區植羣的穩定不是極盛相社會式的穩定，而是同時存着空隙期 (gap phase)、建造期 (building phase) 及成熟期 (mature phase) 的鑲嵌狀穩定 (mosaic stability) (Bormann and Likens, 1979b; Brokaw, 1985)。

而以往對於干擾的研究着重於大面積的干擾 (如火災、火山爆發) 及人為產生的改變 (如荒廢地、大面積的伐木跡地)。現在則着重於微小的干擾，如倒木及林冠空隙對於森林社會組成、結構及其動態變化的影響 (Doyle, 1981)；這種森林生長的塊狀或條狀的動態變化 (patch or strip dynamics) 已在溫帶及熱帶的各種森林中得到證實

(Bormann and Likens, 1979a; Brokaw 1985a; Hartshorn, 1977; Hibbs, 1982; Veblen and Stewart, 1982; White and Mackenzie, 1985)。

其中最受到注目的是空隙更新 (gap regeneration) 的現象，因為空隙的產生是森林更新的起始點。空隙更新研究所關注的則為空隙的成因、空隙的大小、空隙的微環境及主要樹種 (primary tree species) 與先驅樹種 (pioneer tree species) 在空隙內的生長與生理現象，以及空隙的輪迴率 (gap turnover rate) 與森林組成樹種的複雜性、穩定性等的關係 (Brokaw, 1985b)，並對其在森林及樹種演化上的意義加以推論 (Hartshorn, 1977)。

本文報導蓮華池次生暖溫帶山地雨林的空隙更新現象，並加以討論，以做為進一步探討的基礎。

二、材料與方法

(一) 調查範圍：在林試所蓮華池分所次生暖溫帶山地雨林自然保護區內，約20公頃範圍內的林間步道二側，我們發現的3個林內空隙與蓮華池3號集水區同林型內的一處空隙；以及3號集水區外左側估算同林型生物量的一個 20m×20m 的砍伐跡地

(洪富文等, 1985)。蓮華池次生闊葉林為以樟科、殼斗科樹種為優勢的暖溫帶山地雨林(柳楮, 1970, 唐凱軍, 未發表*)。

(一)方法: 在林內空隙中, 計算苗的種類及數量, 並約略估計空隙的面積。在1985年9月初並在3號集水區左側的20m×20m 砍伐跡地附近, 採取6個完整的50cm×50cm 的枯枝落葉層及其下方10cm 左右的表土, 放入木箱內, 運回臺北, 置於稀疏的喬木下, 定時澆水, 保持濕潤, 觀查其發芽的情形3個月, 以模擬林床種子庫(seed bank) 在空隙下初期的變化。

三、結果與討論

(一)林內空隙: 自然保護區內, 沿步道發現的3個空隙其中的2個與3號集水區內空隙均為最近因單株倒木所造成。我們可以確定的是3號集水區內空隙在1984年9月一場大雨後, 土壤鬆動, 無法支持巨大的林木重量, 加上林木根部部分老化腐爛而伏倒; 保護區內的2個空隙有相同的跡象。雖然兩者形成的日期不確定, 但從根株周圍土壤受攪動而裸露的狀況而言, 應當是近1~2年內形成的。這三個空隙的面積大約為35~60m² 間。其中所長出的均為林木幼苗。除了3號集水區內空隙中有少量的主要樹種的幼苗長出, 如變葉木薑子(*Neolitsea variabilissima*)、鵝掌柴(江某)(*Schefflera octophylla*)外, 均為白栢(*Sapium discolor*)、白匏仔(*Mallotus paniculatus*)與銳葉山黃麻(*Trema virgata*), 而在較老的一個空隙, 其面積因周圍林冠的生長而縮小, 只有於空隙的中心存有平均高為60cm 的白栢, 空隙邊緣全為建造後期或成熟期樹種的苗木, 如山紅栢(*Diospyros morrisiana*)、香桂(*Cinnamomum randaiense*)、厚殼桂(*Cryptocarya chinensis*)、長葉木薑子(*Litsea acuminata*)及九節木(*Psychotria rubra*) (表1), 而3號

集水區外左側的砍伐跡地(100m²)內, 多數為白栢與白匏仔, 高度已超過1m, 生長勢旺盛, 密度大得無法通過其間。根據國外所做的觀察, 林內空隙愈大, 先驅樹種的幼苗愈多, 長得愈旺盛(Brokaw, 1985b)。而較小空隙周圍林冠的側向生長, 將使先驅樹種的生長困難(Hibbs, 1982)。

以空隙大小及其間先驅樹種的生長勢而言, 這次初步調查的空隙中之先驅樹種只有在20m×20m 的(人造)空隙內有機會長入冠層, 成為林冠樹種, 其餘兩者內之先驅樹種, 將如較老空隙內者, 逐漸為後期樹種的林下幼苗所取代。

(二)移出林下的枯枝落葉層之發芽: 6個50cm×50cm 枯枝落葉層及所附表土發芽3個月之結果, 主要出現的苗木為白栢、白匏仔與銳葉山黃麻(表2)。移出林下的枯枝落葉層及所附的表土受到的光度較在林下為高, 而林下的光質亦不同於林外。有些先驅樹種的發芽必需要有高的紅光/紅外光的比率。在密林下, 紅外光較多, 阻止其發芽, 移除林冠, 紅光較多, 則促進其發芽, 許多試驗顯示發芽需要長期暴露於紅光中, 紅外光則常抑止紅光促進發芽的作用(Brokaw, 1985b)。在20m×20m 的砍伐跡地下側的林冠下, 亦出現白栢的幼苗, 距空隙愈近, 幼苗的密度愈大, 也愈高。根據這些觀察及簡單的試驗, 我們初步認為蓮華池次生暖溫帶山地雨林的空隙更新產生的先驅樹種為白栢、白匏仔及銳葉山黃麻, 且其出現與光度、光質有密切的關係。

(三)綜合討論: 枯枝落葉層及所附表土的發芽試驗、林內空隙幼苗產生的情況與蓮華池4號集水區皆伐後2年內, 跡地內出現的樹種幾乎全為白栢、銳葉山黃麻、白匏仔等, 初步證實了林地種子庫存着先驅樹種的種子; 一旦環境適合, 如光度、光質的改變, 就能迅速發芽、生長。而所有空隙內種子庫發芽的樹種組成一致性很高, 亦顯示着這種林地

* 唐凱軍, 蓮華池試驗集水區植生初步調查研究。

表1. 蓮華池次生暖溫帶山地雨林內 5 個空隙的更新狀況。

空隙位置	空隙大小	樹 種	(株數)	平均高度	空隙成因 (存在時間)
自然保護區內	7m×5m	白 柏	(122)	8cm	單株伏倒 (< 2 年)
		白 匏 仔	(9)	4cm	
		銳葉山黃麻	(24)	<4cm	
自然保護區內	6m×10m	白 柏	(7)	15cm	單株伏倒 (< 2 年)
		白 匏 仔	(1)	10cm	
自然保護區內	4m×4m	白 柏	(6)	60cm	
		香 桂	(34)		
		山 紅 柿	(3)		
		厚 殼 桂	(4)		
		九 節 木	(4)		
		長葉木薑子	(6)		
		紅花八角	(3)		
		紅 皮	(1)		
		裡白饅頭果	(1)		
		臺灣山香圓	(1)		
		薯 豆	(1)		
		變葉新木薑子	(1)		
		小 葉 樹 杞	(1)		
		3 號集水區內	5m×7m		
白 匏 仔	(9)			<10cm	
野 桐	(2)				
變葉新木薑子	(5)				
3 號集水區左側	20m×20m	白 柏	(*)	>100cm	砍伐跡地 (1 年)
		白 匏 仔	(*)	50~100cm	

? 成因及存在時間不詳，但超過 2 年以上。

* 株數過多，未加計算，但白柏的數量應為白匏仔的 4 倍以上。

** 本表樹種學名：白柏 (*Sapium discolor*)、白匏仔 (*Mallotus paniculatus*)、銳葉山黃麻 (*Trema virgata*)、香桂 (*Cinnamomum randaiense*)、山紅柿 (*Diospyros morrisiana*)、厚殼桂 (*Cryptocarya chinensis*)、九節木 (*Psychotria rubra*)、長葉木薑子 (*Litsea acuminata*)、紅花八角 (*Illicium arborescens*)、長紅皮 (*Styrax suberifolia*)、裡白饅頭果 (*Glochdion acuminatum*)、臺灣山香圓 (*Turpinia formosana*)、薯豆 (*Elaeocarpus japonica*)、變葉新木薑子 (*Neolitsea variabilissima*)、小葉樹杞 (*Ardisia quinqueгона*)、野桐 (*Mallotus japonica*)、鵝掌柴 (江棗) (*Schefflera octophylla*)。

種子庫應當是長期累積形成的，才有可能使得這二、三樹種的種子能相當均勻而密緻的分佈於這個地區的森林。

以這些林內空隙幼苗的出現、生長與空隙出現的先後、大小及其影響幼苗發育的情形而言，蓮華池次生暖溫帶山地雨林的空隙更新過程，可能循着下述的方式進行：

表2. 蓮華池次生暖溫帶山地雨林枯枝落葉層及所附表土在林外發芽3個月(1985, 9~12)長出之苗木及其數量。

樣本編號	3個月後新生的苗木	(株數)
1	白 柏	(3)
	白 匏 仔	(2)
	銳 葉 山 黃 麻	(2)
	小 葉 樹 杞	(1)
2	白 匏 仔	(6)
	銳 葉 山 黃 麻	(3)
	小 葉 樹 杞	(2)
	野 牡 丹	(1)
3	白 柏	(5)
	白 匏 仔	(5)
	銳 葉 山 黃 麻	(2)
4	白 柏	(1)
	白 匏 仔	(4)
	銳 葉 山 黃 麻	(3)
5	白 柏	(8)
	白 匏 仔	(2)
	銳 葉 山 黃 麻	(1)
	小 葉 樹 杞	(1)
6	白 柏	(2)
	白 匏 仔	(7)
	銳 葉 山 黃 麻	(5)
	小 葉 樹 杞	(1)
	百 香 果	(2)

倒木形成的空隙 → 白柏、白匏仔、銳葉山黃麻* 等先驅樹種出現 (種子來源為原存於林地之種子庫)

→ 空隙大 (>100m²**)，白柏、白匏仔進入中、上林冠。
→ 空隙小 (<100m²?)，白柏、白匏仔死亡，空隙為後期樹種取代。

*銳葉山黃麻生長緩慢，似難成為喬木。

**熱帶地區空隙 <100m² 者，為小孔隙，其間的先驅樹種無法長入中、上林冠 (Brokaw, 1985a, b)。

當然，除了光度與光質，空隙大小外，空隙產生的時間、種子來源的接近程度、種子擴散的機制、空隙內介質(土壤、樹冠殘留物、倒木)的狀況、空隙的微氣候改變、根的競爭、菌根感染的可能性等 (Hartshorn, 1977; Brokaw, 1985b) 對於空隙內幼苗的發育、生長之影響程度如何? 值得進一步探討。

另外，80年以來，侵臺的颱風穿過臺灣中部者有38次，約佔同時期登陸本島颱風總數13% (郭文餘、楊之遠, 1980)。這些颱風及其他原因帶給蓮華池地區的強風、豪雨頻度不比熱帶地區低 (Doyle, 1981)；它們是否為此地區小空隙形成的主要環境因素? 以及蓮華池次生暖溫帶山地雨林的空隙輪迴率到底是多少? 這些影響此地區次生闊葉林之組成、結構、動態變化及其穩定性的因素都需要我們長期的調查並更進一步的試驗才能得到比較滿意的答案。

參 考 文 獻

柳 榕, 1970, 臺灣植物羣落分類之研究, III 臺灣闊葉樹林諸羣系及熱帶疏林羣系之研究, 國科會研究彙刊 4, II: 1~36。

洪富文、夏禹九、唐凱軍, 1985, 蓮華池暖溫帶山地雨林地上部生物量及葉面積之估算, 林試所報告 no. 465。

郭文鏞、楊之遠, 1980, 臺灣農業氣候區域規劃, 中央氣象局。

*野牡丹 (*Melastoma candidum*)、百香果 (*Passiflora edulis*)，其餘學名請參考表 1。

- Bormann, F. H., and G. E. Likens. 1979a. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. *Amer. Scientist* 67:660-669.
- Bormann, F. H., and G. E. Likens. 1979b. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-verlag, N. Y.
- Brokaw, N. V. L. 1985a. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Brokaw, N. V. L. 1985b. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. Chap. 4, p. 53-69, in S.T.A. Pickett and P.S. White(eds) the ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, N.Y.
- Dogle, T.W. 1981. The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest: an application of a tropical forest succession model. Chap. 6, 56-73, in D.C. West, H.H. Shugart, and D. B. Botkin(eds) *Forest Succession, Concept and Application*. Springer-verlag, N. Y.
- Hartshorn, G. S. 1977. Treefalls and tropical forest dynamics. Chap. 26, p. 617-638, in P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann(eds). *Tropical trees as living systems*. Cambridge, London.
- Hibbs, D. E. 1982. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 12:522-527.
- Veblen, T. T., and G. H. Stewart. 1982. On the conifer regeneration gap in New Zealand: The dynamics of *Libocedrus bidwilli* stands on south island. *J. Ecol.* 70:413-436.
- West, D.C., H.H. Shugart, and D.B. Botkin. 1981. *Forest Succession, Concepts and Application*. Springer-verlag, N. Y.
- Whitmore, T. C. 1977. Gap in the forest canopy. Chap. 27, p. 639-655, in P. B. Tomlison and M. H. Zimmermann (eds) *Tropical trees as living systems*. Cambridge, London.
- White, P. S., and M. D. Mackenzie. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce fir forests. *Can. J. For. Res.* 15: 233-240.

A Preliminary Report on the Gap Regeneration
of a Secondary Warm Temperate Montane Rain
Forest at Lien-Hua-Chi

Fu-Wen Horng

Kai-June Tang

Abstract

An observation of the gap regeneration and the seed germination on removed seedbeds of the forest floor in a secondary warm temperate montane rain forest at Lien-Hua-Chi, was reported. According to these results, gap regeneration processes in this forest are hypothesized.