

福山闊葉林枯落物及枝葉層之動態變化*

林國銓^{1,2)}

摘要

以宜蘭福山地區的暖溫帶闊葉林為對象，測定其枯落物和枝葉層及其養分的動態變化。經3年之監測，枯落物量各年平均量為5,460-11,840 kg/ha/yr。其中落葉最多，佔58.2-78.7%；小枝條次之，佔13.3-23.4%；其餘為大枝條及果實、樹皮等其它物質。各月份枯落物量的差異極大，其量可由177-4,566 kg/ha/mo，相差約26倍。最大量出現在1994年7月，其原因主要是由於颱風侵襲造成大量的枯落物。故颱風確實對本區闊葉林之枯落物量有決定性的影響。甚至全年度的平均量因此而明顯上升。至於枯落物之養分含量為氮85.5-176.6 kg/ha/yr，磷4.80-9.77 kg/ha/yr，鉀15.6-32.2 kg/ha/yr，鈣37.6-79.3 kg/ha/yr，鎂7.74-15.36 kg/ha/yr。其中以氮最高，磷最低。而枝葉層則無明顯的季節性變化，年度變化的趨勢與枯落物者大致相似。

關鍵詞：枯落物、枝葉層、福山、暖溫帶闊葉林、颱風。

林國銓 1997 福山闊葉林枯落物及枝葉層之動態變化。台灣林業科學 12(2): 135-144。

Dynamics of Litterfall and the Litter Layer in the Fushan Forest of Northeastern Taiwan

Kuo-chuan Lin^{1,2)}

【 Summary 】

Litterfall and the litter layer in a warm temperate broadleaf forest in the Fushan area of northeastern Taiwan were monitored for over 3 yr. The nutrient contents of the litterfall and litter layer were determined. After collection, mean annual litterfall was determined to range from 5,460 to 11,840 kg/ha/yr, of which 58.2-78.7% was composed of foliar litter, 13.3-23.4% was small branch litter, and the remainder was comprised of other plant materials and large branch litter. The variances of mean monthly litterfall were extremely large, and ranged from 177 to 4,566 kg/ha/mo. The largest amount of litterfall occurred in July 1994, which was 26 times larger than the smallest amount in January 1992. The main reason was disturbance from a typhoon in July which caused a massive amount of litterfall. Therefore, the typhoon was the primary factor affecting litterfall occurrence in the forest. Even the annual mean of litterfall increased due to the typhoon. The primary nutrients of litterfall in plots were also calculated. Annual amounts of these nutrients included 85.5-176.6 kg/ha/yr N, 4.80-9.77 kg/ha/yr P, 15.6-32.2 kg/ha/yr K, 37.6-79.3 kg/ha/yr Ca, and 7.74-15.36 kg/ha/yr Mg. Among these nutrients N had the largest values, while P had the smallest values. Meanwhile the biomass of litter layer showed

1) 台灣省林業試驗所福山分所，宜蘭郵政132號信箱 Fushan Station, Taiwan Forestry Research Institute. P.O. Box 132, I-lan, Taiwan, ROC.

2) 通訊作者 Corresponding author

1996年9月送審 1996年11月通過 Received September 1996, Accepted November 1996.

* 本研究承國科會專題研究計畫(NSC 84-2621-B-054-006-A07)經費補助，特予致謝。

no significant variance among seasons, and its trend of annual variation was similar to that of litterfall.

Key words: litterfall, litter layer, Fushan, warm temperate broadleaf forest, typhoon.

Lin, K. C. 1997. Dynamics of litterfall and the litter layer in the Fushan forest of northeastern Taiwan. *Taiwan J. For. Sci.* 12(2): 135-144.

一、緒言

在森林生態系過程(process)中, 枯落物扮演一重要的角色, 它是有機物循環的基礎, 也是有機物及養分由林木轉移至土壤的基本橋樑(Jorgensen *et al.*, 1975)。枯落物的主要成分包括葉、樹皮、小枝、花、果實等, 通常以葉佔最大量(Waring and Schlesinger, 1985)。

全世界區域性森林枯落物量有極大的差異。北半球寒帶林年枯落物量 320 kg/ha/yr, 溫帶針葉林為 4,400kg/ha/yr(Cole and Rapp, 1981), 到熱帶雨林則為 11,500kg/ha/yr(Whitmore, 1984)。這些差異主要由樹種、環境及時間等因素來決定(Welbourn *et al.*, 1981; Klemmedson *et al.*, 1990)。其中熱帶及亞熱帶雨林的枯落物量因樹種不同而有極大的差異。如澳洲北 Queensland 的濕熱帶雨林枯落物量只有 5,400 至 6,000 kg/ha/yr (Herbohn and Congdon, 1993); 在巴西 Pernambuco 地區濕熱帶雨林則達 8,300 kg/ha/yr (Sampaio *et al.*, 1993)。而巴西和哥倫比亞交界的 Rio Negro 盆地, 其亞馬遜雨林的枯落物量更高達 9,900kg/ha/yr (Medina and Cuevas, 1989)。即使同一樹種因生育地氣候因素不同, 枯落物量也會不同(Adams and Attiwill, 1986)。至於枯落物量在季節和年度間的差異, 更是被廣泛探討。在夏威夷 *Eucalyptus* 和 *Albizia* 混合林分最大的枯落物量發生在 8 月及 11 月(Binkley *et al.*, 1992); 在巴西 Pernambuco 地區的濕熱帶雨林, 在乾季時會產生落葉, 但雨季時枝條較易脫落, 但各年度間差異不大(Sampaio *et al.*, 1993)。隨著枯落物的產生, 養分也由樹木轉移至林地(Cole and Rapp, 1981), 如印度的熱帶乾落葉林, 隨枯落物進入林地的養分 N 為 80 kg/ha/yr, P 為 6 kg/ha/yr (Singh, 1989)。

至於台灣地區有關枯落物的資料極為稀少, 只有柳杉(*Cryptomeria japonica* (Linn. f.) D.

Don)、杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.))等人工林零星的資料(徐正鐘, 1981; 劉興旺, 1985)及台灣中部南投魚池鄉蓮華池闊葉林的部分測定(陸象豫等, 1988), 極需要加強這方面資料的收集。因此, 選擇林業試驗所福山分所轄內代表台灣低海拔最主要生態系的暖溫帶闊葉林, 設立樣區, 進行長期監測。其目的在探討闊葉林的有機質和養分由植體進入枝葉層的動態變化, 以作為暖溫帶闊葉林養分循環的基礎資料。

二、材料與方法

(一) 研究地區

本研究以林業試驗所福山分所轄內未受人為干擾的天然闊葉樹林為對象。該林地位於北緯 24° 34', 東經 121° 34', 即台北縣烏來鄉福山村和宜蘭縣員山鄉湖西村交界處。地形上則屬於雪山山脈北段主支稜, 海拔高度由 400 至 1,400 m, 年平均溫度 18.8 °C, 年降雨量 3,459 mm(林國銓等, 1996)。所選定的原生天然闊葉樹林係屬暖溫帶雨林(柳楷, 1968)。海拔約 600-700 m。喬木以鋸葉長尾栲(*Castanopsis carlesii* var. *sessilis* Nakai)、紅楠(*Machilus thunbergii* (Sieb. et Zucc.) Kostermans)、黃杞(*Engelhardtia roxburghiana* Wall.)、綠樟(*Meliosma squamulata* Hance)、長葉木薑子(*Litsea acuminata* (Blume) Kurata)等樹種較為優勢(林則桐, 未發表)。

(二) 研究方法

1. 樣區之選擇

於上述之天然闊葉樹林中, 選擇代表該型生態系的林分, 設立 20 m × 50 m 之樣區二個, 調查其內喬木(胸徑大於 10 cm)之組成。並於樣區中心點的二側對稱位置設立 5 m × 5 m 之小樣區二個, 調查其內灌木(胸徑小於 10 cm, 樹高高於 1.3 m)之組成。二樣區海拔高分別約為 690 及 700 m, 西南向及南向, 坡度約 25° 及 28°。

2. 枯落物之測定

每樣區內逢機放置 50 cm × 50 cm 的收集盤 (trap) 各 10 個, 高度約 1 m, 儘量保持水平。收集盤由木材製成, 周邊高約 15 cm, 底部由具 1 mm 網孔的尼龍網構成。木框上端並屑成尖角, 以減少誤差。同時, 在林地建立一 5 m × 5 m 的大收集網 (1 mm 網孔)。固定在地表, 以供收集直徑大於 2 cm 的枝條之用。收集盤及收集網設立後, 每隔約一個月收集盤內枯落物一次, 立即帶回實驗室, 進行預乾處理 (40 °C, 24 hr), 再依其類別區分為三大類, 即落葉、枝條、其它物質。其中枝條以其最粗直徑是否超過 2 cm 分為大枝條及小枝條兩部份, 而小枝條亦包含小木塊。但大收集網僅收集直徑大於 2 cm 的大枝條, 收集盤則不收集大枝條, 以免增加估算上的困難。枯落物經分類後, 分別以 65 °C 烘至絕乾後稱重, 由此生物量再加上每次收集之天數及面積等資料推算林分枯落物之量。收集期間由 1991 年 7 月初至 1994 年 12 月初, 共收集 3 年 5 個月的資料。

3. 枝葉層之測定

分別於 3、6、9、12 月在各樣區內之森林地表, 以 25 cm × 25 cm 的木框挖取枝葉層 (由表面至土壤表層) 6 個, 依其種類分為落葉、枝條、其它物質等三類, 分別以 65 °C 烘至絕乾後稱重, 以估算枝葉層的動態變化。收集期間由 1992 年 3 月至 1994 年 12 月, 共收集 12 次, 3 年的資料。

4. 養分濃度之測定

帶回實驗室之枯落物及枝葉層樣本經烘乾、稱重後, 各個成分在一樣區分別以混合成二個樣本為原則, 各樣本分別以磨粉機粉碎後進行養分分析。取 0.4 g 之樣本以濕灰化法灰化後, 全氮以修改的 Kjeldahl 法, 用 Automatic Flow Injection Analysis (LACHAT System) 測定, 磷以鉬藍 (molybdenum blue) 法, 用分光光度計 (spectrophotometer) 測定, 鉀、鈣、鎂則以原子吸收光譜儀測定 (Allen *et al.*, 1986)。所得各養分之測定結果再換算成單位乾重之濃度。

5. 林分枯落物及枝葉層養分含量之估算

上述小樣本各枯落物成分養分濃度, 經分析計算後, 以各成分之月平均濃度分別乘以其生物量, 推算出其養分之含量, 再由每次收集之天數及面積, 推算單位面積及單位時間枯落物所含養

分回歸林地之量。枝葉層則以各成分二年之平均濃度分別乘以其生物量, 推算出養分的含量, 再估算單位面積之量。

三、結果

(一) 林分組成

二樣區中喬木平均胸徑分別為 20.2 及 19.0 cm, 樹高 11.6 及 11.4 m, 每公頃株數分別為 480 及 810 株 (Table 1)。兩林分的胸徑及樹高, 統計上無差異。各樣區內的樹種組成十分類似, 喬木以鋸葉長尾栲、綠樟、山紅柿 (*Diospyros morrisiana* Hance)、山龍眼 (*Helicia formosana* Hemsl.)、紅楠、烏皮茶 (*Pyrenaria shinkoensis* (Hayata) Keng) 等為主, 灌木則以小葉樹杞 (*Ardisia quinquegona* Blume)、山龍眼、柏拉木 (*Blastus cochinchinensis* Lour.)、琉球雞屎樹 (*Lasianthus fordii* Hance)、綠樟等為主。

(二) 枯落物量及其養分含量

由每月收集之枯落物估算出不同月份之枯落物量列如 Fig. 1。由圖中可知枯落物量月份間的差異極大。大致而言, 每年 3、4 月間枯落物會大量發生, 其量可達 640-1,080 kg/ha/mo。7 至 9 月間若有大量產生, 則是颱風造成; 1994 年 7 月強烈颱風提姆造成巨量的枯落物, 其量達 4,566 kg/ha/mo。低量則發生在 12 至 1 月間, 枯落物量在 177-390 kg/ha/mo 間, 其中最低量發生在 1992 年 1 月間。最高量可達最低量的 26 倍。至於 1994 年 11 月及 12 月份的低量, 係因颱風後所造成的極低量, 故不列入比較。而枯落物各成分中落葉

Table 1. Characteristics of trees in the Fushan (福山) Forest.
(mean ± standard deviation)

Item	Plot A	Plot B
DBH ¹⁾ (cm)	20.2 ± 1.7	19.0 ± 0.9
Tree height (m)	11.6 ± 0.5	11.4 ± 0.3
Tree No. (tree/ha)	480	810

¹⁾ Diameter at breast height.

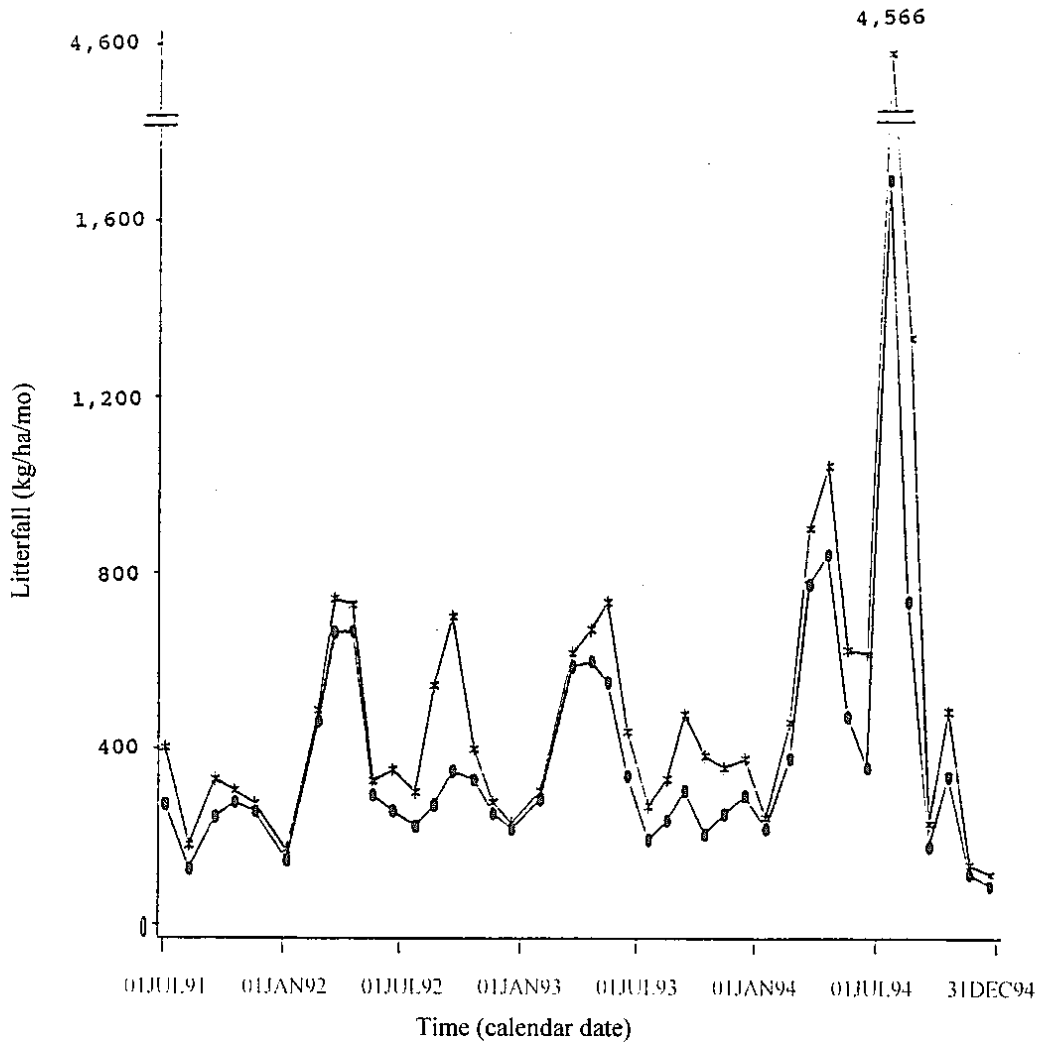


Fig. 1. Temporal distribution of litterfall from July 1991 to December 1994. (* : total litterfall; • : foliage litterfall).

量所佔比例極高，大多在 70%以上。最高者可達 95.2%(1993 年 3 月);最低者僅佔 38.9%(1994 年 7 月)。如此低比例的落葉量，主要來自颱風造成小枝條的大量脫落。1994 年 7 月間小枝條的脫落量達 1,737 kg/ha/mo，佔總枯落量之 38.1%。

至於枯落物的年平均量，列如 Table 2。由表中可知 1992 和 1993 年枯落物的年平均量十分接近，且各成分所佔比例也十分接近，最大量為葉，小枝條、其它物質次之，大枝條最低。但 1994 年總量為前二年的 2.1 或 2.2 倍，其中又以大枝條為 13.3 或 17.6 倍最多，小枝條為 3.5 或 3.8 倍，其它物質為 3.4 或 3.5 倍，葉只有 1.6 倍。就各成

分所佔比例，雖大小次序不變，葉所佔的比例明顯下降，小枝條和大枝條所佔比例明顯上升，尤其大枝條所佔比例為 1992 年者的 8.5 倍。由此可知 1994 年枯落物量受颱風影響而增加，在數量方面主要由於小枝條及葉量的增加，而且很少掉落的大枝條受風害而明顯地脫落。

至於枯落物所含養分的濃度，經分析後，其各成分的平均值及標準差列如 Table 3。由表中可知枯落物各成分間養分濃度差異極大。其它物質的養分濃度與葉近似或略高，僅 Mg 濃度低於葉者。這是由於其它物質包含花、果實、種子、昆蟲屍體等成分，養分濃度皆較高。而小枝條養分

濃度較低，大枝條最低。

至於枯落物的養分含量，經以各月份各成分的平均濃度乘以其生物量，除以收集面積，再推算成一年枯落物的養分含量，其結果列如 Table 4。由表中可知養分流動受到枯落物量的影響，仍以 1994 年養分流動到枝葉層的量最大，1992 和 1993 年的量則十分相近。不論那一年度，各主要養分中皆以 N 量最大，約為其餘養分的 2.2-20.8

倍，其次為 Ca，然後依次為 K, Mg, P。如 1994 年 N 由樹冠轉移至枝葉層的量達 176.6 kg/ha/yr，但 P 量只有 9.8 kg/ha/yr。至於枯落物的成分中，葉在所有主要養分中仍佔最高的比例。在 1992 及 1993 年皆超過 80%，1994 年也在 64% 以上。由於葉在枯落物中佔的比例高 (Fig.1 and Table 2)，其養分濃度也高 (Table 3)，故在養分流動上，比植體中各種有機物的轉移佔更重要的地位。

Table 2. Annual litterfall (kg/ha/yr) among components for 3 yr in the Fushan (福山) Forest.

Component	1992	1993	1994
Foliage	4,296 (78.7) ¹⁾	4,341 (77.5)	6,890 (58.2)
Small branches	723 (13.3)	790 (14.1)	2,771 (23.4)
Large branches	46 (0.8)	61 (1.1)	811 (6.8)
Other material	394 (7.2)	406 (7.3)	1,369 (11.6)
Total	5,459 (100)	5,598 (100)	11,841 (100)

¹⁾ Numbers in parentheses are the percent of the total amount.

(三) 枝葉層及其養分含量

由每季收集之枝葉層其量在季節間並無統計上的差異，由此估算出不同年度枝葉層之量列如 Table 5，由表中可知枝葉層之變化與枯落物相似，1992 和 1993 年大致相似，1994 年的量則明顯增加，總量約為前二者之 1.57 倍。而各成分所佔的比例各年度十分接近，葉為 40.1 ~ 43.9%，枝條為 37.1 ~ 40.3%，僅其它物質差異較大為 15.8 ~ 22.3%，可見枝葉層年度間的變化不若枯落物顯

著，也就是受颱風影響較小。至於枝葉層的養分含量列如 Table 6。年度間的差異也和枝葉層的量類似，1992 和 1993 年大致相似，1994 年明顯地增加，各養分約為前二年的 1.52 ~ 1.72 倍，其中以 K 和 P 的增加倍數比量略高，其餘與量類似。至於各主要養分中，也以 N 最高，可為其它養分之 1.9 ~ 42.3 倍，其次為 Ca，再其次為 K, Mg，而以 P 最低。此與枯落物養分含量的大小次序大致相似。

Table 3. Nutrient concentrations (mg/g) among litterfall components in the Fushan (福山) Forest. (mean ± standard deviation).

Nutrient	Foliage	Small branches	Large branches	Other material
N	17.91 ± 0.31	9.47 ± 0.29	7.10 ± 0.69	18.79 ± 0.60
P	0.92 ± 0.02	0.63 ± 0.02	0.51 ± 0.29	0.91 ± 0.42
K	3.30 ± 0.08	1.22 ± 0.08	1.01 ± 0.20	3.68 ± 0.22
Ca	7.34 ± 0.11	4.74 ± 0.14	4.79 ± 0.43	7.88 ± 0.26
Mg	1.54 ± 0.02	0.95 ± 0.03	0.63 ± 0.10	1.29 ± 0.05

Table 4. Nutrient content (kg/ha/yr) among litterfall components in the Fushan (福山) Forest.

Year and component	N	P	K	Ca	Mg
1992					
Foliage	82.91 (83.2) ¹⁾	3.96 (82.5)	14.38 (86.5)	32.07 (84.0)	6.67 (85.1)
Small branches	8.54 (8.6)	0.46 (9.5)	0.69 (4.1)	3.03 (7.9)	0.63 (8.0)
Large branches	0.27 (0.3)	0.02 (0.5)	0.03 (0.2)	0.20 (0.5)	0.03 (0.4)
Other material	7.93 (7.9)	0.36 (7.5)	1.53 (9.2)	2.90 (7.6)	0.51 (6.5)
Total	99.65 (100)	4.80 (100)	16.63 (100)	38.20 (100)	7.84 (100)
1993					
Foliage	71.40 (83.5)	4.00 (81.6)	13.10 (84.2)	30.58 (81.4)	6.49 (83.9)
Small branches	6.65 (7.8)	0.50 (10.2)	0.81 (5.2)	3.54 (9.4)	0.75 (9.7)
Large branches	0.38 (0.4)	0.03 (0.6)	0.10 (0.6)	0.31 (0.8)	0.04 (0.5)
Other material	7.05 (8.3)	0.37 (7.6)	1.55 (10.0)	3.15 (8.4)	0.46 (5.9)
Total	85.48 (100)	4.90 (100)	15.56 (100)	37.58 (100)	7.74 (100)
1994					
Foliage	122.86 (69.6)	6.36 (65.1)	22.83 (70.9)	50.87 (64.2)	10.76 (70.1)
Small branches	25.08 (14.2)	1.75 (17.9)	4.44 (13.8)	15.70 (19.8)	2.52 (16.4)
Large branches	6.57 (3.7)	0.41 (4.2)	0.78 (2.4)	3.59 (4.5)	0.56 (3.6)
Other material	22.12 (12.5)	1.25 (12.8)	4.16 (12.9)	9.10 (11.5)	1.52 (9.9)
Total	176.63 (100)	9.77 (100)	32.21 (100)	79.26 (100)	15.36 (100)

¹⁾ Numbers in parentheses are the percent of the total biomass.

Table 5. Mass (kg/ha/yr) among components of litter layer for 3 yr in the Fushan (福山) Forest.

Component	1992	1993	1994
Foliage	2,513 (43.9) ¹⁾	2,283 (40.1)	3,644 (40.6)
Branches	2,304 (40.3)	2,258 (39.6)	3,333 (37.1)
Other material	902 (15.8)	1,154 (20.3)	1,998 (22.3)
Total	5,719 (100)	5,695 (100)	8,975 (100)

¹⁾ Numbers in parentheses are the percent of the total amount.

四、討論

亞熱或熱帶雨林的年枯落物量約為 6.0 ~ 11.5 ton/ha/yr (Whitmore, 1984)。也有年枯落物量超過 14 ton/ha/yr 者 (Proctor *et al.*, 1983; Herbohn and Congdon, 1993)。福山闊葉林在未受颱風侵襲影響時枯落物量僅達 5.46 ~ 5.60 ton/ha/yr (Table 2)，與雨林比較顯然偏低。與南投縣溪頭地區 71 年生柳杉林比較，其枯落物量只有 2.30 kg/ha/yr (劉興旺, 1985)，福山闊葉林顯然較高。而同一時期 Horng *et al.* (1995) 在福山闊葉林測定枯落物量，在受颱風影響較小的年度，其量為 3.0 ~ 4.5 ton/ha/yr，顯然比本研究低。是否因林分組成所造成，因缺乏資料無法比較。但收集盤的數目、大小及收集時間、頻度也會影響到枯落物的量

(Lowman, 1988)，或許也是形成差異的原因。

一般而言，成熟穩定的森林，其年枯落物量在年度間應無差異 (Brasell *et al.*, 1980; Cuevas *et al.*, 1991; Sampaio *et al.*, 1993)。但受到自然因素影響如颱風 (Horng *et al.*, 1995)、乾旱 (Hegarty, 1991)、雪崩 (Arthur and Fahey, 1992) 等都會造成枯落物量年度間的差異。台灣地區受颱風侵襲的頻度甚高。如發生颱風常會造成全年枯落物量的上升，如南投縣霧社 32 年生柳杉年枯落物量達 7.15 ton/ha/yr (徐正鐘, 1981)，南投縣蓮華池的天然闊葉林達 8.46 ton/ha/yr (陸象豫等, 1988) 都高出福山地區的 5.60 ton/ha/yr 甚多，這都是測定的那一年正好有颱風侵襲所造成。而福山地區在 1994 年遭到 5 個中度以上颱風的侵襲，故當年的枯落物量達 11.84 ton/ha/yr，較無颱風年度的枯落物量增加一倍 (Table 2)，也大於前述的柳杉林及蓮華池闊

葉樹林。同時 Horng *et al.*(1995)在福山地區同一個時期測定枯落物量，也得到有颱風年度的枯落物量約增加一倍的類似結果。颱風不但影響年枯落物量，也影響枯落物各成分所佔的比例，受颱風

的影響葉佔的比例由 77.5 ~ 78.7%降至 58.2%，其餘成分所佔比例皆上升，尤其大枝條所佔比例為前 2 年的 6.4 ~ 8.5 倍(Table 2)，顯示颱風對林

Table 6. Nutrient content (kg/ha/yr) among components of litter layer for 3 yr in the Fushan (福山) Forest.

Year and component	N	P	K	Ca	Mg
1992					
Foliage	58.09 (59.5)	1.15 (49.7)	7.23 (45.9)	26.31 (50.4)	2.70 (49.2)
Branches	25.61 (26.2)	0.62 (26.9)	3.03 (19.2)	20.63 (39.6)	2.24 (40.8)
Other material	14.00 (14.3)	0.54 (23.4)	5.49 (34.9)	5.22 (10.1)	0.55 (10.0)
Total	97.70 (100)	2.31 (100)	15.75 (100)	52.16 (100)	5.49 (100)
1993					
Foliage	52.77 (55.1)	1.04 (44.5)	6.56(39.6)	23.90 (47.1)	2.45 (45.8)
Branches	25.10 (26.2)	0.61 (25.9)	2.97 (17.9)	20.23 (39.8)	2.20 (41.1)
Other material	17.91 (18.7)	0.69 (29.6)	7.03 (42.5)	6.67 (13.1)	0.70 (13.1)
Total	95.78 (100)	2.34 (100)	16.56 (100)	50.80 (100)	5.35 (100)
1994					
Foliage	82.24 (55.3)	1.66 (44.3)	10.48 (38.8)	38.16 (48.0)	3.91 (46.7)
Branches	37.05 (24.3)	0.90 (23.9)	4.38 (16.2)	29.85 (37.5)	3.24 (38.8)
Other material	31.01 (20.4)	1.20 (31.8)	12.17 (45.0)	11.55 (14.5)	1.22 (14.5)
Total	152.30 (100)	3.76 (100)	27.03 (100)	79.56 (100)	8.37 (100)

¹⁾Numbers in parentheses are the percent of the total amount.

木的破壞力。而前述柳杉林落葉在發生颱風的年度只佔枯落物的 51.0%，比例更低。

至於枯落物季節性的變化，福山闊葉林月份間的差異極大，每年大致上有二個高峰期，一在春季(3 ~ 5 月)，一在颱風季節。春季形成大量落葉的原因為春季大量老葉被新葉取代而脫落。至於颱風季節則視颱風侵襲的程度而不同。1992 年有二個輕度颱風，故在 9 月形成一個小的高峰；1993 年無颱風侵襲，故未形成高峰；1994 年 7 至 10 月共 5 個中度以上颱風侵襲，因而在 7、8 月形成兩個巨量的枯落物，尤其是 7 月的量，更是 8 月份的二倍以上(Fig. 1)，顯示第一個入侵的強烈颱風提姆造成枝葉大量的破壞。這種一年二高峰期枯落物型式，在其它森林生態系，也十分常見(Binkley *et al.*, 1992; Herbohn and Congdon, 1993)，但形成的原因可能不同。一般而言，春季

形成大量的原因多為落葉的發生(Johnson and Risser, 1974; Herbohn and Congdon, 1993)。而乾、濕季的變化可能也是形成枯落物季節變化的主因。乾季枯落物量大的原因為減少水分的損失(Haines and Foster, 1977)或因水分不足造成大量落葉(Tanner, 1980)。至於雨季的大量枯落物可能受風及雨的影響(Brasell *et al.*, 1980; Rai and Proctor, 1986)，因此，降雨量與枯落物量的關係仍未有定論，或者完全無關(Tanner, 1980; Gong and Ong, 1983; Proctor *et al.*, 1983)。

福山闊葉林其落葉在枯落物中所佔比例，若無明顯的颱風干擾，其年平均量之比例可達 77.5 ~ 78.7%(Table 2)，較一般熱帶雨林的平均值 70%(Spain, 1984)為高。但受到颱風干擾時落葉所佔比例則降至 58.2%(Table 2)，顯然受到枝條被風吹落的影響。至於落葉所佔比例亦因季節而變

化。一般而言，春季的枯落物量大主要由於大量落葉所造成，故落葉所佔比例可達 75.2 ~ 95.2%，此與澳洲的熱帶雨林相似(Spain, 1984)。而夏季由颱風所形成的大量枯落物則主要由枝條造成，落葉所佔比例則明顯下降，在 1994 年 7 月形成量大枯落物量時落葉所佔比例反而最低，只有 38.5%。至於其它季節落葉所佔比例也有極大的起伏(67.8 ~ 95.1%)，但與枯落物量無明顯的關係。

與 New Guinea 的山地雨林比較，其 4 個不同生育地落葉養分的平均濃度為 N, 11.25 mg/g; P, 0.59 mg/g; K, 4.55 mg/g; Ca, 13.05 mg/g; Mg, 2.93mg/g (Edwards, 1982)。福山闊葉林落葉的養分濃度 N 和 P 較高，其餘較低(Table 3)。至於養分由樹冠進入枝葉層的量，主要受到枯落物量及其各成分養分濃度的影響。1994 年由於產生了大量的枯落物，養分流動速度加快，但由於養分濃度最高的落葉在當年的枯落物中所佔比例下降。使枯落物量雖增加了二倍以上，養分流動的速度卻大多在 2 倍以下(Table 4)。前已述及福山闊葉林的枯落物量在未受颱風影響時低於一般的亞熱及熱帶雨林，故其養分流入枝葉層的速度一般也較為緩慢，如與澳洲的熱雨林比較，枯落物所含養分皆以澳洲的雨林較高，尤其 Ca 的含量，澳洲的枯落物可達 146 ~ 238 ton/ha/yr(Brasell *et al.*, 1980)，為福山者之 3 ~ 5 倍；與 Amazonian 的熱帶雨林相較，其原始林枯落物養分每公頃含量為 N, 115.0 kg; P, 3.6 kg; K, 28.5 kg; Ca, 114.2 kg; Mg, 15.9 kg (Dantas and Phillipson, 1989)，各養分含量皆以福山者較低，尤其以 Ca 和 Mg 量相差量較大 (Table 4)。

枝葉層在季節性的變化上不若枯落物明顯。但枝葉層中落葉所佔比例(40.1 ~ 43.9%)明顯地低於枯落物者(58.2 ~ 78.7%)(Table 2 and 5)。這可能是葉在林地迅速分解之故。至於其它物質在枝葉層中所佔比例偏高(Table 5)，則可能是取樣時，細根、地下莖等極不易區分，而被視為枝葉層加以計算，這也增加了枝葉層估算的困難。而枝葉層的年度變化則與枯落物類似，即 1992 和 1993 年大致相似，1994 年受颱風影響，也明顯地增加 (Table 5)。一般而言，單一年枯落物的大量增加，會影響枝葉層 3 年，以後即恢復原有之量(Sampaio *et al.*, 1993)。但福山闊葉林是否也能恢復？或是

枯落物的量在颱風的次年會大量減少而影響到枝葉層的累積，也尚不明瞭。因此有待進一步繼續監測，才能找到答案。

謝誌

本計畫承國科會補助(計畫編號 NSC84-2621-B-054-006-A07)，特此致謝。

引用文獻

- 林則桐 福山試驗林天然闊葉林植被之調查(未發表)。
- 林國銓、洪富文、游漢明、馬復京 1996 福山試驗林闊葉林生態系地上部養分之聚集與分布。台灣林業科學 11(1): 29-42。
- 柳楮 1968 台灣植物群落分類之研究(I)台灣植物群落系之分類。林業試驗所試驗報告第 166 號。25 頁。
- 徐正鐘 1981 柳杉、杉木枯落物量及養分含量季節變化之研究。碩士論文。中興大學。台中，中華民國。51 頁。
- 陸象豫、漆陞忠、盧惠生 1988 不同林相枯落物層物理及水文特性之研究。林業試驗所研究報告季刊 3(1): 363-377。
- 劉興旺 1985 柳杉枯落物量及養分含量之年齡及季節變化。碩士論文。台灣大學。台北，中華民國。93 頁。
- Adams, M. A., and P. M. Attiwill. 1986. Nutrient cycling and nitrogen mineralization in eucalypt forests of south-eastern Australia. *Plant and Soil* 92: 319-339.
- Allen, S. E., H. M. Grimshaw, and A. P. Rowland. 1986. Chemical analysis. Pages 285-337 in P. D. Moore, and S. B. Chapman, eds. *Methods in plant ecology* (2nd edition). Blackwell Scientific, Palo Alto, California, USA.
- Arthur, M. A., and T. J. Fahey. 1992. Biomass and nutrients in an Engelmann spruce-subalpine fir forest in north central Colorado: pools, annual production, and internal cycling. *Can. J. For.*

- Res. 22: 315-325.
- Binkley, D., K. A. Dunkin, D. DeBell, and M. G. Ryan.** 1992. Production and nutrient cycling in mixed plantations of *Eucalyptus* and *Albizia* in Hawaii. *For. Sci.* 38(2): 393-408.
- Brasell, H. M., G. L. Unwin, and G. C. Stocker.** 1980. The quantity, temporal distribution and mineral-element content of litterfall in two forest types at two sites in tropical Australia. *J. Ecol.* 68: 123-139.
- Cole, D. W., and M. Rapp.** 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. Pages 341-407 in D. E. Reichle, ed.. *Dynamic properties of forest ecosystems.* Cambridge University Press. New York, New York, USA.
- Cuevas, E., S. Brown, and A. E. Lugo.** 1991. Above- and belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. *Plant and Soil* 135: 257-268.
- Dantas, M., and J. Phillipson.** 1989. Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary Amazonian 'terra firme' rain forest. *J. Trop. Ecol.* 5: 27-36.
- Edwards, P. J.** 1982. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litter fall. *J. Ecol.* 70: 807-827.
- Gong, W. K., and J. E. Ong.** 1983. Litter production and decomposition in a coastal hill dipterocarp forest. Pages 275-285 in S. L. Sutton, T. C. Whitmore, and A. C. Chadwick, eds. *Tropical rain forest: ecology and management.* Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Haines, B., and R. B. Foster.** 1977. Energy flow through litter in a Panamanian forest. *J. Ecol.* 65: 147-155.
- Hegarty, E. E.** 1991. Leaf litter production by lianes and trees in a sub-tropical Australian rain forest. *J. Trop. Ecol.* 7: 201-214.
- Herbohn, J. L., and R. A. Congdon.** 1993. Ecosystem dynamics at disturbed and undisturbed sites in north Queensland wet tropical rain forest. II. Litterfall. *J. Trop. Ecol.* 9: 365-380.
- Horng, F. W., H. M. Yu, and F. C. Ma.** 1995. Typhoons of 1994 doubled the annual litterfall of the Fu-shan mixed hardwood forest ecosystem in northeastern Taiwan. *Bull. Taiwan For. Res. Inst. New Series* 10(4): 485-491.
- Johnson, F. L., and P. G. Risser.** 1974. Biomass, annual net primary production, and dynamics of six mineral elements in a post oak-blackjack oak forest. *Ecology* 55: 1246-1258.
- Jorgensen, J. R., C. G. Wells, and L. J. Metz.** 1975. The nutrient cycle: key to continuous forest production. *J. For.* 73: 400-403.
- Klemmedson, J. O., C. E. Meier, and R. E. Campbell.** 1990. Litter fall transfers of dry matter and nutrients in ponderosa pine stands. *Can. J. For. Res.* 20: 1105-1115.
- Lowman, M. D.** 1988. Litterfall and leaf decay in three Australian rainforest formations. *J. Ecol.* 76: 451-465.
- Medina, E., and E. Cuevas.** 1989. Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Rio Negro basin. Pages 217-240 in J. Proctor, ed. *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems.* Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Proctor, J., J. M. Anderson, S. C. L. Fogden, and H. W. Vallack.** 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *J. Ecol.* 71: 261-283.
- Rai, S. N., and J. Proctor.** 1986. Ecological studies on four rainforests in Karnataka, India. II. Litterfall. *J. Ecol.* 74: 455-463.
- Sampaio, E. V. S. B., A. Dall'olio, K. S. Nunes, and E. E. P. Lemos.** 1993. A model of litterfall,

- litter layer losses and mass transfer in a humid tropical forest at Pernambuco, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 9: 291-301.
- Singh, K. P.** 1989. Mineral nutrients in tropical dry deciduous forest and savanna ecosystems in India. Pages 153-168 in J. Proctor, ed. *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Spain, A. V.** 1984. Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rainforests. *J. Ecol.* 72: 947-961.
- Tanner, E. V. J.** 1980. Litterfall in montane rain forests of Jamaica and its relation to climate. *J. Ecol.* 68: 833-848.
- Waring, R. H., and W. H. Schlesinger.** 1985. *Forest ecosystems: concepts and management*. Academic Press, London, England. 340 pp.
- Welbourn, M. L., E. L. Stone, and J. P. Lassoie.** 1981. Distribution of net litter inputs with respect to slope position and wind direction. *For. Sci.* 27: 651-659.
- Whitmore, T. C.** 1984. *Tropical rain forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford, England. 498 pp.