

關刀溪森林生態系干擾地之土壤孢子庫

蔡進來¹ 林志欽² 陳明義³

【摘要】在關刀溪森林生態系的 4 處崩塌地與 2 處火燒地分別設置樣區，並分別在其鄰近未受干擾林地設置對照樣區，調查記錄蕨類植物的小苗組成，並取土進行土壤孢子庫的調查研究。在干擾地及其對照樣區共記錄到 10 科 15 種 390 株蕨類小苗，其出現之優勢種彼此頗有差異。由取土發芽試驗結果，共發現 11 科 21 種 6,120 株蕨類植物，以栗蕨、烏毛蕨、粉葉蕨、筆筒樹等陽性物種數量最多，共占 75%。由此可知本干擾地之土壤孢子庫共有 16 科 31 種的蕨類植物（詳見附錄）。崩塌地土壤孢子庫的組成分子與其周圍生長種類有相關，可認為是表土層崩落後由周圍物種的成熟孢子散播而來。松風山火燒後新萌發的蘇鐵蕨新葉有著孢子囊群的高達 87%，可見火燒有促進其產生孢子的效應。不同的干擾因素會影響棲地的土壤孢子庫，隨之左右其更新演替植群的組成。

【關鍵詞】關刀溪森林生態系、干擾地、土壤孢子庫

The Soil Spore Bank of Disturbed Sites in Guandaoshi Forest Ecosystem

Jinn-Lai Tsai¹ Jhih-Chin Lin² Ming-Yih Chen³

【Abstract】The soil spore banks of the pteridophytes at four landslide sites and two burned sites in Guandaoshi forest ecosystem were studied. 390 plants belonging to 10 families and 15 species were found in different plots. Employing the germinating test of sampled soils from the above sites, 6,120 individuals belonging to 11 families and 21 species are recorded. The pteridophyte composition of soil spore bank were dominated by the shade intolerant species of *Histiopteris incisa*, *Blechnum orientale*, *Pityrogramma calomelanos*, and *Sphaeropteris lepifera* are dominant in occurrence and their quantity are 75% in total. The components of soil spore bank in landslide sites are related to the dispersion of spores from the surrounding pteridophytes. There are 31 species belonging to the 16 families of the pteridophytes to be found in the disturbed sites listed in appendix. *Brainea insignis* is fire-adapted species. After the fire, 87% of the new fronds were induced to grow the sori. The different disturbed sites occur their soil spore banks and influence their vegetation succession.

【Key words】Guandaoshi forest ecosystem, disturbed site, soil spore bank.

1. 國立中興大學植物學系副教授
Associate Professor, Department of Botany, NCHU.
2. 國立中興大學植物學系研究生
Graduate Student, Department of Botany, NCHU.
3. 國立中興大學植物學系教授
Professor, Department of Botany, NCHU.

一、前言

森林生態系是陸域環境中之主要生態系，其組成並非穩定不變，而是透過內在與外在各種交互力量相互作用而產生一種動態的平衡。當發生干擾，此平衡關係即被破壞。干擾是指由於自然或人為因素，而使生態系、生物群落或族群結構破壞，改變生物相或生育地環境的事件。內力干擾如林木死亡形成枯立木、枯倒木所釋放的孔隙（gap）等；外力干擾如地震造成崩塌地（landslide）、颱風造成倒木孔隙、林火形成火燒跡地等。

土壤孢子庫（soil spore bank）是指儲存於土壤中具有萌芽能力的蕨類植物孢子。Wee（1974）觀察得知土壤中同時存在種子庫以及孢子庫，其後至 1990 年期間，有關孢子庫之文獻多僅在進行種子庫研究或其他生態研究時有記錄到孢子的存在而已，並未提供足夠的資料評估孢子庫對蕨類植物生存競爭的意義。在此之前普遍認為孢子一經散出即快速萌發，意指棲地中並沒有孢子庫的存在，甚至認為即使孢子庫存在，亦不具備與種子庫相同的功能。直到 1992 年，Dyer 與 Lindsay 回顧前人研究並實地進行實驗後，孢子庫的許多現象才為人所知。本研究於關刀溪森林生態系之火燒地及因九二一地震產生的崩塌地進行，於干擾地及鄰近未受干擾林地設置對照樣區，針對蕨類植物進行小苗消長監測與土壤孢子庫調查，期能對火燒地與崩塌地植群之演替有所瞭解，以提供森林生態系永續經營之參考。

二、調查項目與方法

（一）樣區概述

惠蓀林場位於南投縣仁愛鄉境內，佔地 7,477ha。關刀溪森林生態系海拔高 700m 至 1,675m，以第三林班氣象觀測站所得資料，本區年均溫 21.0°C，年雨量 2,685mm，平均

相對濕度 83%，依桑偉氏之氣候分類法，屬 AB2，為溫暖重濕氣候（呂等，1993）。區內之植群包括天然闊葉林、次生闊葉林以及杉木與日本扁柏等人工林；天然闊葉林為台灣典型樟櫟林帶（*Machilus-Castanopsis* zone），蕨類商數（PtpH-Q）高達 7.213（呂與歐，1996）。本研究於關刀溪長期生態研究樣區（LTER site）之崩塌地與火燒地設置永久樣區進行調查研究（圖 1）。

（二）小苗調查

於各崩塌地與火燒地設置樣區，並在周圍未受干擾林地下方設置對照樣區，樣區大小為 1m×1m 之正方形，標示樣區內之蕨類植物小苗，記錄物種、株數。

（三）土壤孢子庫調查

土壤孢子庫發芽試驗參考 Wee（1974）與陳（2001）之方法於 2001 年 1 月、3 月、5 月分別於各樣區採集長寬各 20cm，深 5cm 之表土 1 包。取回之土壤於發芽盤進行發芽試驗。發芽盤長 47cm、寬 27cm、高 6cm；發芽盤內先置入約 4cm 高的培養土，再鋪上取回之土壤，每日澆水保持濕潤。另取一發芽盤僅鋪入培養土，作為對照組，以觀察是否有其他外來蕨類植物入侵。由於被子植物發芽與生長較蕨類植物快速，因此在實驗進行中，若發現被子植物出現，即行拔除，以免影響蕨類植物生長。觀察記錄各發芽盤配子體與孢子體出現之時間；孢子體出現後即鑑定物種、記錄數量並移除，若無法鑑定者，則將其自發芽盤移出，植於黑軟盆使其生長，直到可鑑定為止。

三、結果與討論

（一）樣區小苗

至 2001 年 9 月為止在崩塌地、火燒地及其對照樣區共記錄 15 種 390 株蕨類植物的小苗（表 1）。各干擾地之優勢物種與其對照樣區者不同，L1、L2 樣區以中華裏白最為優

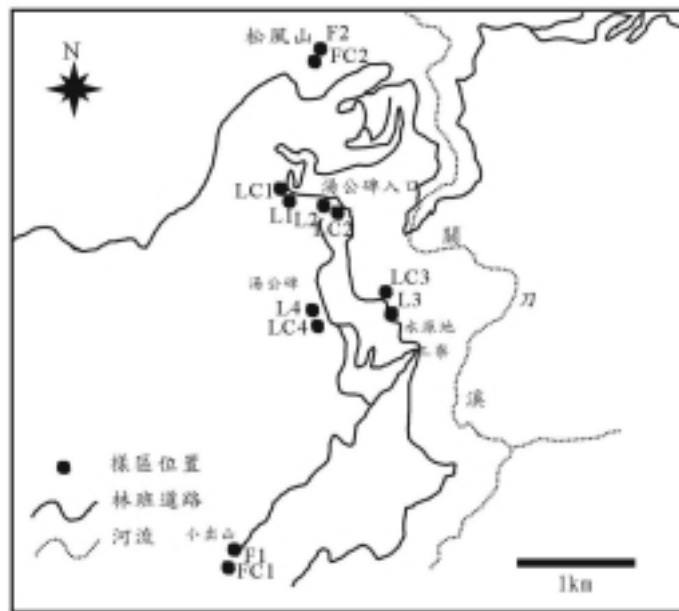


圖 1. 關刀溪森林生態系干擾地研究樣區位置圖

L : 崩塌地樣區 F : 火燒地樣區 C : 對照樣區

Fig. 1. The locations of disturbed sites in Guandaoshi forest ecosystem.

L : landslide plots F : fire-site plots C : control plots

勢，LC1、LC2 則以生芽鐵角蕨為優勢；L3 僅記錄到 2 種 4 株蕨類植物，以中華裏白為主，LC3 以倒葉瘤足蕨為主；L4 以中華裏白、烏蕨為主，LC4 則以生根卷柏為主。將崩塌地樣區之物种與崩塌地周圍物种比較，崩塌地周圍都有中華裏白、烏蕨、烏毛蕨等生長，而樣區小苗之主要物种亦相同，加以各崩塌地表土層皆已崩落，且裸露之地表極易崩落而不穩定，因此推測崩塌地蕨類植物之物种可能來自周圍物种之成熟孢子散播而來。

小出山於 1995 年 12 月 14 日發生火燒，經過五年之演替，F1 樣區周圍鱗大蕨、芒萁、腎蕨生長茂盛，但因為樣區經常曝曬於烈日下而處於極度乾旱狀態，因此物种組成簡單，數量亦少，FC1 則種類少但數量多，以生芽鐵角蕨為主要之物种。

F2 樣區位於松風山。松風山於 2001 年 2 月 18 日發生火燒，火燒 10 週後出現幼孢子體，F2 樣區共調查到 8 株幼孢子體，其中 6 株為蘇鐵蕨。火燒使蘇鐵蕨蕨葉燃燒殆盡，僅存莖幹，然其頂端生長點受大量鱗片保護，並未受火焰傷害，並於一週後開始萌發新葉，四週後即完全展葉，新萌發葉片中著生孢子囊群者比例達 87%，與呂（1990）於惠蓀林場杜鵑嶺研究發現火燒促進蘇鐵蕨著生孢子的結果相似。由於 55°C 以上溫度能對孢子活力造成傷害（Miller, 1968），土壤孢子庫因而受到破壞，而火燒後蘇鐵蕨著生大量孢子，加以惠蓀林場入夏後雨量增加、環境適宜，故樣區中新生之蘇鐵蕨小苗應為孢子成熟發散後所萌發。FC2 樣區地表佈滿落葉，存在土壤中的孢子因此無法萌發，至今未有小苗記錄。

表 1. 干擾地樣區及對照樣區蕨類植物小苗之組成 (單位: 株)
Table 1. The pteridophyte composition of disturbed and control plots.

蕨類種類	物 種 株 數												合計
	L1	LC1	L2	LC2	L3	LC3	L4	LC4	F1	FC1	F2	FC2	
生芽鐵角蕨		10		93						23			126
中華裏白	47	3	11		3		32						96
栗蕨	38						7	8	1				54
烏蕨	2						35						37
生根卷柏			5					13					18
烏毛蕨	9		2		1		5						17
過山龍							4		3				7
倒葉瘤足蕨						2				5			7
蘇鐵蕨											6		6
碗蕨							6						6
稀子蕨								5					5
海島陵齒蕨						5							5
巒大蕨									3				3
南海鱗毛蕨											2		2
筆筒樹							1						1
合計	96	13	18	93	4	7	90	26	7	28	8	0	390

(二) 土壤孢子庫

土壤孢子庫發芽試驗所記錄之蕨類植物物種及數量整理如表 2, 樣區小苗調查及土壤孢子庫試驗所得蕨類植物名錄詳見附錄。周 (1999) 所進行種子庫試驗中, 曾記錄土樣培養至第十三週後開始有蕨類配子體出現, 並長出蕨類小苗。本試驗由林下對照樣區所採取的土樣平均在四週後即出現配子體, 六週後出現幼孢子體, 這可能是因周的試驗中被子植物快速萌發影響蕨類植物配子體之成長所致。發芽試驗中蕨類小苗之累計量呈現持續緩慢上升, 並未有明顯波動。發芽試驗共記錄 11 科 21 種 6,120 株蕨類植物, 其中以栗蕨、烏毛蕨、粉葉蕨、筆筒樹等陽性蕨類植物數量最多, 共占 75% (圖 2)。就發芽盤所萌發之蕨類植物種類比較, 各物種普遍分布於各發芽盤, 並未發現特別出現於某一樣區之特徵種。

崩塌地樣區環境狀況對蕨類植物之孢子

能否進入土壤孢子庫進而萌發建立其族群扮演重要角色。四個崩場地中 L1、L4 較為穩定, L2、L3 仍時有土石滑落現象, 孢子可能無法長存於土壤中, 因此在試驗中 L1、L4 發芽之數量較 L2、L3 多。干擾地樣區之小苗數量明顯較未受干擾之林下對照樣區少。崩塌發生後, 原有土壤表層及森林植群完全移除, 亦即原有孢子庫遭到毀滅性破壞, 因此崩場地樣土所萌發之蕨類植物, 應是崩塌後飄於空氣中之孢子重新落入土壤所致, 崩塌至今僅經過 2 年時間, 數量當然不及未受干擾之林地。火燒則會造成土壤中孢子死亡, 亦使萌發數量不及對照樣區。

孢子之散播受各種環境因素影響。孢子一旦由孢子囊中彈射出來, 即受到諸如地心引力、氣流、降雨、靜電等影響 (Gregory, 1945)。筆筒樹於 LC3 出現高達 516 株, 崩塌地現場發現下方溪谷生長數棵筆筒樹, 因此

表 2. 干擾地樣區及對照樣區土壤孢子庫之組成 (單位: 粒)

Table 2. The composition of soil spore bank at the disturbed and control plots.

蕨類植物種類	孢子數量												
	L1	LC1	L2	LC2	L3	LC3	L4	LC4	F1	FC1	F2	FC2	合計
栗蕨	8	21	428	1	297	12	91	102	765	2	1727		
粉葉蕨	10	50	237		132	6	162	9	10	77	148	8413	
烏蕨	33	126	56		3	110	5	5			4	342	
烏毛蕨	318	856	122		27	7	5	6		1	9	1351	
海金沙	1	3	4						3	129	119	259	
腎蕨	1		1		8						1	11	
中華裏白	1												1
筆筒樹	4	22	29		516		28	25			100	724	
擬密毛毛蕨	12	2	10	18		16		5		1	82	146	
瓦氏鳳尾蕨		2			1	85	14	36					138
姬蕨	3		1	4		62		42	85	284	1	3	484
台灣碗蕨		1		7		4		12			1	4	29
粗柄毛冷蕨				1		2			38			6	48
深山粉背蕨											7		7
三角脈鳳尾蕨				1							1	2	4
半邊羽裂鳳尾蕨											1		1
突尖毛蕨												1	1
金粉蕨											1		1
台灣毛蕨					1								1
箭葉鳳尾蕨				2		1							3
耳葉假金星蕨						1							1
合計	391	1083	11	910	3	1154	149	386	273	1059	220	481	6120

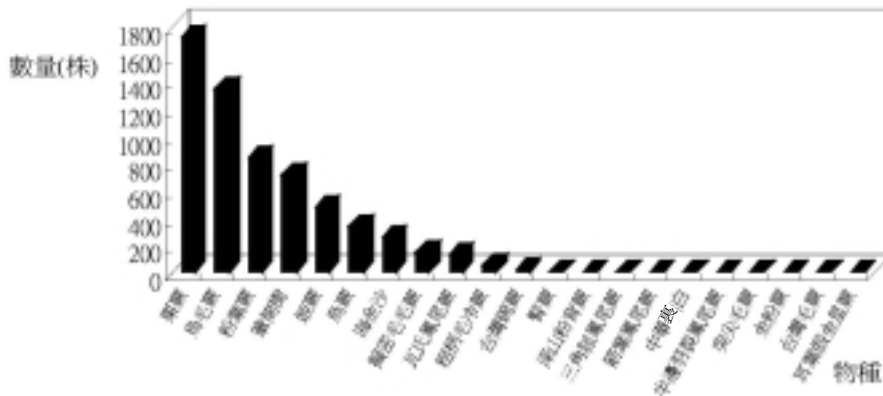


圖 2. 土壤孢子庫之蕨類植物組成

Fig. 2. The pteridophyte composition of soil spore bank.

LC3 筆筒樹孢子應來自溪谷中筆筒樹孢子，隨上升氣流所落下。其他發芽盤常見之筆筒樹於崩場地現場並不存在，而林下常見之鬼杪欏卻未在發芽盤中出現，這可能是林下氣流之擾動較小，而鬼杪欏植株亦不高，使孢子傳播距離受限。筆筒樹為陽性蕨類植物，樹高可達 10m，極易經由氣流之流動將孢子傳播至遠方。Page (1979) 曾估算 *Dicksonia antarctica* 單一葉片能散出高達 7 億 5 千萬顆孢子，豐富之孢子產量，使筆筒樹成為孢子庫中主要物種之一。

整體而言，各發芽盤萌發之物種頗為類似，有種類少但數量多的趨勢。若與現場樣區所調查之蕨類物種比較，則發芽盤所出現之物種如栗蕨、粉葉蕨、瓦氏鳳尾蕨、三角脈鳳尾蕨、筆筒樹、腎蕨等是現場所沒有的，因此孢子庫中的確存在著許多種類的孢子，即使樣區周圍不存在的物種，豐富的孢子產量依然隨風飄散而進入孢子庫中，等待適合的機會萌發生長。干擾地即使因干擾使孢子庫受到毀滅性移除，但空氣中飄散的孢子亦馬上進入孢子庫中。值得注意的是，溫室中由於環境單一，可能會影響某些蕨類植物之萌發，使我們無法察覺其存在於孢子庫中，例如附生性蕨類植物或對濕度要求特別高的膜蕨科植物，因此土壤孢子庫中孢子數量可能遠比目前所知更多。

四、引用文獻

呂金誠 (1990) 野火對台灣主要森林生態系

影響之研究。國立中興大學植物學研究所博士論文。

呂金誠、李明益、歐辰雄 (1993) 惠蓀實驗林場楠櫛帶次生林植群生態之研究。中興大學實驗林研究報告 16(1):1-28。

呂金誠、歐辰雄 (1996) 關刀溪長期生態研究區森林植群之初期研究。中興大學實驗林研究彙刊 18(1):77-108。

周文郢 (1999) 關刀溪森林生態系孔隙更新之研究。國立中興大學植物學系碩士論文。

陳志煌 (2001) 關刀溪森林生態系干擾地土壤種子庫及小苗組成之研究。國立中興大學植物學系碩士論文。

Dyer, A. F. and S. Lindsay. (1992) Soil spore banks of temperate ferns. *Am. Fern J.* 82(3):89-122.

Gregory, P. H. (1945) The dispersion of air-borne spores. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 29:26-72.

Miller, J. H. (1968) Fern gametophytes as experimental material. *Bot. Rev.* 34:361-440.

Page, C. N. (1979) Experimental aspects of fern ecology. In A. F. Dyer (eds), '*The Experimental Biology of Ferns*', pp.552-589. Academic Press, New York.

Wee, Y. C. (1974) Viable seeds and spores of weed species in peat soil under pineapple cultivation. *Weed Res.* 14:193-196.

附錄：關刀溪森林生態系干擾地之土壤孢子庫名錄

(含土壤孢子庫試驗及樣區小苗調查之蕨類植物)

Appedix : A list of the composition of soil spore bank in Guandaushi forest ecosystem.

(including disturbed bank in plots, control plots and seedlings in the sites.)

-
- | | |
|--|---|
| 1.鐵線蕨科 Adiantaceae | 10.石松科 Lycopodiaceae |
| 粉葉蕨 <i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link | 過山龍 <i>Lycopodium cernuum</i> L. |
| 2.鐵角蕨科 Aspleniaceae | 11.蓀蕨科 Oleandraceae |
| 生芽鐵角蕨 <i>Asplenium normale</i> Don | 腎蕨 <i>Nephrolepis auriculata</i> (L.) Trimen |
| 3.蹄蓋蕨科 Athyriaceae | 12.瘤足蕨科 Plagiogyriaceae |
| 粗柄毛冷蕨 <i>Cystopteris tenuisecta</i> (Bl.) Mett. | 倒葉瘤足蕨 <i>Plagiogyria dunnii</i> Copel. |
| 4.烏毛蕨科 Blechnaceae | 13.鳳尾蕨科 Pteridaceae |
| 烏毛蕨 <i>Blechnum orientale</i> L. | 深山粉背蕨 <i>Cheilanthes farinosa</i> (Forsk.) Kaulf. |
| 蘇鐵蕨 <i>Brainea insignis</i> (Hook.) J. Sm. | 金粉蕨 <i>Onychium siliculosum</i> (Desv.) C. Chr. |
| 5.杪櫛科 Cyatheaceae | 箭葉鳳尾蕨 <i>Pteris ensiformis</i> Burm. |
| 筆筒樹 <i>Sphaeropteris lepifera</i> (Hook.) Tryon | 三角脈鳳尾蕨 <i>Pteris linearis</i> Poir. |
| 6.碗蕨科 Dennstaedtiaceae | 半邊羽裂鳳尾蕨 <i>Pteris semipinnata</i> L. |
| 台灣碗蕨 <i>Dennstaedtia formosae</i> Chr. | 瓦氏鳳尾蕨 <i>Pteris wallichiana</i> Ag. |
| 碗蕨 <i>Dennstaedtia scabra</i> (Wall.) Moore | 14.海金沙科 Schizaeaceae |
| 栗蕨 <i>Histiopteris incisa</i> (Thunb.) J. Sm. | 海金沙 <i>Lygodium japonicum</i> (Thunb.) Sw. |
| 姬蕨 <i>Hypolepis punctata</i> (Thunb.) Merr. | 15.卷柏科 Selaginellaceae |
| 稀子蕨 <i>Monachosorum henryi</i> Christ | 生根卷柏 <i>Selaginella doederleinii</i> Hieron. |
| 鬚大蕨 <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn subsp.
<i>wightianum</i> (Wall.) Shieh | 16.金星蕨科 Thelypteridaceae |
| 7.鱗毛蕨科 Dryopteridaceae | 擬密毛毛蕨 <i>Cyclosorus</i> × <i>intermedius</i> Shieh &
Tsai |
| 南海鱗毛蕨 <i>Dryopteris varia</i> (L.) Ktze. | 突尖毛蕨 <i>Cyclosorus acuminatus</i> var.
<i>kuliangensis</i> Ching |
| 8.裏白科 Gleicheniaceae | 台灣毛蕨 <i>Cyclosorus taiwanensis</i> (C. Chr.) H. Ito |
| 中華裏白 <i>Diplazium chinensis</i> (Rosenst.)
DeVol | 耳葉假金星蕨 <i>Phegopteris subaurita</i> (Tag.) |
| 9.陵齒蕨科 Lindsaeaceae | |
| 海島陵齒蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i> (Lam.) Mett.
var. <i>commixta</i> (Tag.)Kram. | |
| 烏蕨 <i>Sphenomeris chusana</i> (L.) Copel. | |
-

