

研究報告

台灣中部暖溫帶老齡常綠闊葉林的植群動態

胡元瑋¹ 許俊凱¹ 郭礎嘉² 曾喜育² 曾彥學^{2,*}

【摘要】爲了探討老齡林的植群變化，在12年後，複查2003年在北東眼山建立的1公頃動態樣區。從2003到2015年間，樹種的組成從57種增加爲60種，5種自樣區中消失，新記錄8種；DBH \geq 1 cm的立木數量從3,809株增加爲4,179株，淨增加率爲9.7%，其中99.7%的新增立木DBH $<$ 5 cm；胸高斷面積從768,461.86 cm²增加爲804,777.11 cm²，淨增加率爲4.7%。比較2003年與2015年的兩次調查，立木數量與胸高斷面積最優勢的前十種，發現樹種組成的相似度頗高，僅排名稍有變動，顯示在12年當中，樹種的族群結構略有變化，但樹種組成的改變很少，小徑木的大量增加顯示當地所形成的冠層孔隙大於單一樹倒所形成的孔隙，但因樹種豐富度、立木數量和胸高斷面積均沒有減少的跡象，且中、大級徑木仍持續有進級生長，故可推測林分在12年間處於相對穩定的狀態。

【關鍵詞】暖溫帶林、老齡林、干擾、孔隙、耐陰性、植群動態

Research paper

Vegetation Dynamics in a Warm Temperate Old-growth Evergreen Broad-leaved Forest in Central Taiwan

Yuan-Wei Hu¹ Chun-Kai Hsu¹ Chu-Chia Kuo² Hsy-Yu Tseng² Yen-Hsueh Tseng^{2,*}

【Abstract】 In order to explore the vegetation change of old-growth forest, the 1 ha forest dynamic plot established in Peitungyen mountain in 2003 was re-surveyed 12 years later. In 2015, the number of tree species increased from 57 to 60, 5 species had vanished and 8 species were newly recorded. The number of stems which were \geq 1 cm in diameter at breast height (DBH) increased from 3809 to 4179, the net increasing rate was 9.7%, and up to 99.7% of recruits were $<$ 5 cm in DBH. The basal area increased from 768461.86 to 804777.11 cm², the net increasing rate was 4.7%. Comparing the 10 most dominant species (in terms of stem number and basal area) between the 2 surveys, there was a high similarity of species composition, and the ranking only slightly differed. The result indicated that over 12 years, changes in the forest dynamics were mainly structural rather than compositional. A significant increment of small trees indicated that there were some medium-scale disturbances in Peitungyen mountain. According to the increments of species richness, stem number and basal area, coupling with medium and large trees had self-sustained growth, the forest was relatively stable in 12 years.

1. 林業試驗所 Taiwan Forestry Research Institute.

2. 國立中興大學森林學系 Department of Forestry, National Chung Hsing University.

* 通訊作者，402台中市南區興大路145號

Corresponding Author. 145 Xingda Rd., South Dist., Taichung City 402, Taiwan, tseng2005@dragon.nchu.edu.tw

【Key words】 warm temperate forest, old-growth forest, disturbance, gap, shade tolerance, vegetation dynamics

一、前言

老齡林在空間、時間，以及孔隙形成後處於不同更新階段的塊集組成上具有異質性（Watt, 1947; Whitmore, 1989），瞭解組成樹種的族群如何維持，以及冠層和植物社會動態對於自然干擾如何反應，將有助於釐清它們的生存機制（Runkle, 1981; Canham, 1989; Yamamoto, 1992a; Tanouchi and Yamamoto, 1995），因此，大規模且長期的動態調查是必要的。

在北半球中緯度的潮濕地區廣泛分布的常綠闊葉林，是東亞暖溫帶的天然植群，以殼斗科、樟科和金縷梅科為優勢（Kira, 1991; Tagawa, 1995）。這種森林曾經覆蓋了台灣海拔1,500~2,500 m的山地，以北向坡和溪谷為多（Su, 1984），但如今老齡林僅存在於台灣中部的中高海拔地區，或者受到日治時期以降的試驗林場的保護，或者因地勢陡峭不適合人為開發而得以殘存，但族群小（最多只有幾公頃）而分散（邱祈榮等，2009）。北東眼山位於南投縣仁愛鄉，位處中興大學惠蓀林場東峰集水區上游，屬園藝學系之高冷地園藝試驗場範圍，以三角點為中心，覆蓋著以長尾尖葉槭為主要優勢樹種的森林，因林相完整，鮮少受到人為干擾，是真正原始的常綠闊葉林（許俊凱，2006）。

颱風是當地主要的自然干擾，自1996到2015年間，共計有29個颱風曾經過當地並將其涵蓋在路徑範圍內，其中有12個造成影響（資料來源：中央氣象局颱風資料庫）。這些一而再的干擾有利於監測孔隙形成之後的恢復情況，並研究原始老齡常綠闊葉林中的更新和冠層動態。

本研究於2003年在北東眼山東側建立一個1 ha的永久樣區，針對木本植物進行普查，並於2015年完成複查。以12年間的樹木族群構

造（死亡率、增加率及其空間形式）和生長變化（胸高斷面積的減少率和增加率），來探討以下問題：1. 樹木種數的變化為何？2. 組成樹種的耐陰性為何？3. 樹木的增加率和死亡率為何？4. 組成樹種的優勢度變化為何？並將結果與其它老齡林作比較。

二、方法

(一) 研究區概況

本研究地點位於南投縣仁愛鄉北東眼山，屬中興大學園藝學系之高冷地園藝試驗場範圍，海拔約2,000 m，坡向53°，樣區中心點之TM二度分帶座標為263119、2663575（圖1）。依鄰近之台灣大學梅峰農場的氣象紀錄顯示，平均月均溫為8.3°C（一月）~17.7°C（七月），年均溫為13.3°C，平均年降雨量為2,484 mm，每年的二到八月是濕季，九月到翌年一月是乾季。

(二) 研究方法

1. 樣區設置與調查

於2003年設置一個1 ha的樣區，為便於量測，將100 m×100 m的樣區細分為100個10 m×10 m的小區，將每個小區中所有DBH≥1 cm的木本植物予以標牌，調查樹種、胸徑、植株高度、樹冠長度及相對位置，區分為上層木（T, canopy tree, 樹高≥20 m）、中層木（M, midstory tree, 20 m>樹高≥10 m）和下層木（U, understory treelet, 樹高<10 m）；並記錄DBH<1 cm木本植物的樹種和株數；灌木、草本和蕨類則視為地被，記錄其覆蓋度（以%表示）。胸徑的單位標示至0.1 cm，其餘數值則標示至1 cm。2015年於同一樣區進行複查，調查項目及方法與2003年相同。植物分類及名稱主要依據Flora of Taiwan第二版（Huang *et al.*, 2003）。

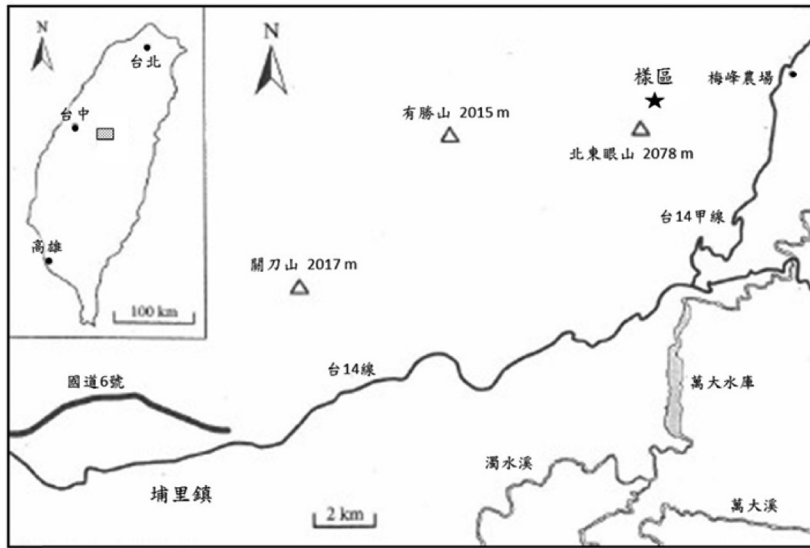


圖1. 北東眼山樣區位置圖

Fig. 1.

2. 資料分析

首先將所有DBH ≥ 1 cm 的木本植物分為存活 (living)、死亡 (dead) 和新增 (recruited) 3類，以對數模式計算立木的死亡率和增加率 (Condit *et al.*, 1995; Sheil and May, 1996; Condit *et al.*, 1996) :

$$M = \frac{\ln(N_b/N_s)}{t} \times 100$$

$$R = \frac{\ln(N_e/N_s)}{t} \times 100$$

其中M為死亡率 (% / 年)，R為增加率 (% / 年)，N_b為2003年的立木數，N_e為2015年的立木數，N_s為12年間存活的立木數，t為時間。

其次計算立木胸高斷面積 (basal area) 的減少率和增加率：

$$L = \frac{BAI}{BA_b \times t} \times 100$$

$$G = \frac{BA_g}{BA_e \times t} \times 100$$

其中L為立木胸高斷面積減少率 (% / 年)，G為立木胸高斷面積增加率 (% / 年)，BAI為12年間減少的立木胸高斷面積，BA_b為2003年的立木胸高斷面積，BA_g為12年間補充的立木胸高斷面積，BA_e為2015年的立木胸高斷面積，t為時間。

最後計算主要樹種的族群變化 (population change) (Condit *et al.*, 1999) :

$$\lambda_s = \frac{\ln(N_{2015}/N_{2003})}{t} \times 100$$

$$\lambda_{ba} = \frac{(BA_{2015} - BA_{2003})/BA_{2003}}{t} \times 100$$

其中λ為12年間的族群生長率，以立木數 (λ_s) 或胸高斷面積 (λ_{ba}) 表示，N為某一樹種當年的立木數，BA為某一樹種當年的胸高斷面積。

三、結果與討論

(一) 樹種的組成

12年間，樹種的組成略有變化，從57種

增加為60種（附錄1）。在2003年所記錄的57個樹種當中，至2015年仍存在者有52種，有5種自樣區中消失（青楓、台灣八角金盤、珍珠花、琉球雞屎樹、海州常山），新記錄8種（赤皮、鬼石櫟、三斗石櫟、大葉石櫟、紅葉樹、昆欄樹、草珊瑚、白花瑞香）。

依據Whitmore（1989）的理論，耐陰種（shade tolerant species）係指種子可以在森林冠層下發芽的樹種，其小苗能在遮蔭的環

境中發育並存活數十年，而不耐陰種（shade intolerant species）的小苗無法在鬱閉冠層下方出現。因此，成樹與小苗的比值越大者，其耐陰性越低，反之則越高。於是我們以2015年的樹種資料為例，並加入DBH<1 cm的小苗（seedling，計有8802株），將其區分為DBH \geq 3 cm的成樹（stem）和DBH<3 cm的稚樹（sapling），再依樹種別求得成樹稚樹比並加以排序（表1）。

表1. 北東眼山樣區2015年主要樹種耐陰性排序表

Table 1.

樹種	成樹 (DBH \geq 3 cm)	稚樹 (DBH<3 cm)	成樹稚樹比	耐陰性
深山野牡丹	14	1054	0.01	極高
長葉木薑子	56	1081	0.05	
高山新木薑子	25	411	0.06	
變葉新木薑子	55	714	0.08	
假長葉楠	67	775	0.09	
大葉灰木	25	250	0.10	
早田氏冬青	23	207	0.11	
圓葉冬青	12	97	0.12	
豬腳楠	6	39	0.15	
香桂	35	197	0.18	
白花八角	13	69	0.19	
墨點櫻桃	154	734	0.21	
厚皮香	14	51	0.27	
長尾尖葉櫟	132	386	0.34	中
台灣烏心石	109	301	0.36	
細枝柃木	141	375	0.38	
森氏紅淡比	20	49	0.41	
杏葉石櫟	26	35	0.74	低
木荷	34	39	0.87	
香楠	5	5	1.00	
紫珠葉泡花樹	671	656	1.02	
台灣樹參	11	2	5.50	

耐陰性高的樹種以樟科和殼斗科居多，其中豬腳楠 (*Machilus thumbergii*)、長葉木薑子 (*Litsea acuminata*)、變葉新木薑子 (*Neolitsea aciculata* var. *variabilissima*) 和高山新木薑子 (*Neolitsea acuminatissima*) 屬M層的優勢木，深山野牡丹 (*Barthea barthei*) 和墨點櫻桃 (*Prunus phaeosticta*) 則在U層極具優勢。中性樹種以長尾尖葉櫛 (*Castanopsis cuspidata* var. *carlesii*)、台灣烏心石 (*Michelia compressa* var. *formosana*)、細枝柃木 (*Eurya loquaiana*) 和森氏紅淡比 (*Cleyera japonica* var. *morii*) 為代表，其中長尾尖葉櫛可到達T層，台灣烏心石以M層居多，細枝柃木在樣區的U層中廣泛分布，森氏紅淡比則零星分布。耐陰性低的樹種有杏葉石櫟 (*Lithocarpus amygdalifolius*)、木荷 (*Schima superba*)、香楠 (*Machilus zuihoensis*) 和紫珠葉泡花樹 (*Meliosma callicarpaefolia*)，其中杏葉石櫟和木荷可到達T層，香楠在M層零星分布，而紫珠葉泡花樹則在U層極具優勢，推測應與林下透光度較高有關；台灣樹參 (*Dendropanax dentiger*) 在樣區中出現的株數不多，且多位於透光度較高的冠層孔隙邊緣，屬耐陰性極低的樹種。

相對於演替後期的樹種，先驅樹種定殖所需要的干擾規模較大，然而從本研究中耐陰性低的樹種並未出現塊狀定殖 (mass colonization) 來看，顯示樣區內的干擾規模並不是很大，既沒有像台灣赤楊 (*Alnus formosana*)、食茱萸 (*Zanthoxylum ailanthoides*) 等先驅樹種的出現紀錄，就連演替早期的樹種如山胡椒 (*Litsea cubeba*) 也僅零星出現。

干擾會改變森林的結構 (structure, 即立木密度和胸高斷面積) 和組成 (composition, 即樹種和優勢種)，大規模的干擾會使兩者都發生改變，但小規模的干擾僅會對結構造成影響 (Horne and Hickey,

1991; Everham and Brokaw, 1996; Song, 2007)。然而在本研究中，雖然立木數量和胸高斷面積皆有增加，但樹種和優勢種的組成變化並不大，顯示當地的干擾對植群所造成的影響主要在結構而非組成，屬於小規模的干擾。

(二) 樹木的死亡和新增

12年間，DBH \geq 1 cm的立木數量和胸高斷面積皆有增加。在2003年所記錄的3809株立木中，565株死亡，3244株存活，新增935株，淨增加率為9.7% (從3809株增加到4179株)；而2003年的胸高斷面積總和為768,461.86 cm²，至2015年增加為804,777.11 cm²，淨增加率為4.7%。

其中DBH $<$ 5 cm的新增立木佔了全部的99.7%，是所有徑級中最高者 (表2)，因此，所增加的胸高斷面積多來自新增的小徑木；5 cm \leq DBH $<$ 10 cm的立木新增3株，而DBH \geq 10 cm的立木雖然沒有新增株數，年平均增加率合計仍有5.97%，顯示中、大級徑木有進級生長。故可推測當地在12年間所形成的冠層孔隙大於單一樹倒所形成的孔隙，因為小規模干擾所造成的單一樹倒並不會使得小徑木大量出現 (Song, 2007)。

在澳大利亞的亞熱帶雨林中的一項研究指出，由於當地的冠層孔隙主要是由枝條掉落和單一樹倒所造成，經過了40年，當地的立木密度幾乎沒有變化 (Smith and Nichols, 2005; Smith et al., 2005)，因此，在沒有大規模干擾所造成的冠層孔隙的情況下，下層小徑木仍需要一定尺度以上的孔隙才能生存。

此外，小徑木的大量增加也造成了彼此間的競爭，可能會導致下層林木的生長停滯和高死亡率，雖然許多小徑木在生長到達冠層之前便已死亡，但因為下層林木和上層林木的樹種組成具有高度的相似性，故樹種間競爭的變化並不大 (許俊凱, 2006)。

表2. 北東眼山樣區立木數量變化表

Table 2.

徑級 (cm)	2003年 立木	死亡	年平均死亡率M (%)	2015年 立木	新增	年平均增加率R (%)
<5	2666	380	1.28	2996	932	2.25
5~10	540	97	1.65	542	3	1.68
10~20	329	50	1.37	352	0	1.94
20~40	159	21	1.18	175	0	1.98
40~80	73	12	1.50	76	0	1.83
≥80	42	5	1.06	38	0	0.22
合計	3809	565	1.34	4179	935	2.11

有研究指出，中至大規模的干擾所帶來的立即效應，是樹種豐富度、立木密度和胸高斷面積的減少，而在這3個特徵之中，又以胸高斷面積恢復的速度最慢，尤其當胸高斷面積的減少是由大徑木的死亡所造成的結果時，此效應將更為明顯 (Smith and Nichols, 2005; Smith *et al.*, 2005; Song, 2007)。在本研究中，樹種豐富度、立木數量和胸高斷面積均沒有減少的跡象，顯示林分在12年間處於相對穩定的狀態。

在個別的樹種中，以墨點櫻桃 (174株)、深山野牡丹 (165株) 和紫珠葉泡花樹 (111株) 的小徑木增加最多，約占所有新增小徑木的一半 (48.13%)，推測與12年來林分的長期穩定有關。而死亡率最高的前三名依序是深山野牡丹 (49株)、台灣烏心石和紫珠葉泡花樹 (皆為39株)、台灣樹參 (38株)，其中深山野牡丹和紫珠葉泡花樹在新增和死亡的數量上均名列前茅，推測應與其生長快速、植株矮小且在U層極具優勢的生長特性有關，台灣烏心石的死亡與新增的數量相當 (分別為39株與45株)，顯示整體族群的變化不大，台灣樹參從2003年的52株減少為14株，且沒有新增立木，推測應與其耐陰性極低和種間競爭有關。在中、大級徑木 (DBH ≥ 40 cm) 中，有12株死亡，分別是長尾尖葉櫨、杏葉石櫨、台灣烏心石、香桂 (*Cinnamomum subavenium*)、木荷和台灣蘋果 (*Malus*

doumeri)，風倒與枯立均有，顯示它們的死亡與干擾有部分相關。而此種垂直型式也會影響因徑級大小不同而造成的死亡率。新增的立木多集中在較老和新生成的孔隙中，因為與鬱閉的冠層相比，它們的光度較高，推測這是由於孔隙中DBH < 1cm小苗的進級生長所造成的 (Canham, 1989)。

與其它雨林相比，本研究樣區內樹木的年平均死亡率並不高 (Hubbell and Foster, 1990; Rankin-De-Merona *et al.*, 1990; Chao, 2001)，但有可能樣區內大樹的年平均死亡率在2003至2015年之間的某些年較平均值為高，卻因調查期間拉長而下降，Lewis等人 (2004) 亦曾指出，樹木的年平均死亡率會隨著調查期間的增加而降低。依據中央氣象局的颱風資料庫顯示，自2003年起至2015年止，經過當地的颱風共計21個，平均每年1.8個，較Tu等人 (2009) 所統計的歷年平均颱風數量為低，因此這可能是造成本研究樣區內樹木的年平均死亡率偏低的因素之一。

前人研究顯示，不同林型的立木增加率和死亡率分別為0.5-7.7%/年和0.5-3.8%/年 (Lieberman and Lieberman, 1987; Nakashizuka *et al.*, 1992; Felfili, 1995; Bellingham *et al.*, 1999; Bunyavejchewin, 1999; Burslem and Whitmore, 1999; Marod *et al.*, 1999; Masaki *et al.*, 1999; Umeki and Kikuzawa, 1999; Runkle, 2000)，

與本研究結果相符 (R=2.11%/年, M=1.34%/年) ; 胸高斷面積的增加率和減少率分別為 1.11-1.82%/年和 0.88-1.85%/年 (Nakashizuka *et al.*, 1992; Marod *et al.*, 1999; Masaki *et al.*, 1999; Umeki and Kikuzawa, 1999; Runkle, 2000) , 亦與本研究結果相符 (G = 1.36%/年, L = 1.03%/年) 。

(三) 優勢種的族群變化

從立木數量來看, 經過了12年, 紫珠葉

泡花樹依然是最優勢的樹種, 從954株/ha增加到1,081株/ha (表3) , 在2003年最優勢的10個樹種之中, 只有長尾尖葉櫨、早田氏冬青和香桂的族群生長率為負值; 族群生長率較高的為大葉灰木、墨點櫻桃和變葉新木薑子, 它們在2015年的優勢度排名分別是第九、第三和第八。比較12年間前10名的優勢樹種, 有8種相同, 且排名幾乎沒有變化。

表3. 北東眼山樣區主要樹種立木數量排名及族群變化表

Table 3.

樹種	2003年		2015年		族群生長率 (%/年)
	立木數量	排名	立木數量	排名	
紫珠葉泡花樹	954	1	1081	1	1.04
墨點櫻桃	413	2	557	2	2.49
台灣烏心石	310	3	317	4	0.19
深山野牡丹	259	4	319	3	1.74
細枝柃木	242	5	258	5	0.53
長尾尖葉櫨	234	6	231	6	-0.11
長葉木薑子	185	7	208	7	0.98
變葉新木薑子	147	8	187	8	2.01
早田氏冬青	128	9	82	13	-3.71
香桂	103	10	99	11	-0.33
大葉灰木	89	12	148	9	4.24
高山新木薑子	98	11	116	10	1.41
合計	3135	-	3601	-	1.15

從胸高斷面積來看, 經過了12年, 長尾尖葉櫨仍是最優勢的樹種, 在2003年最優勢的10個樹種, 到了2015年依然相同, 且排名的變化並不大 (表4) , 族群生長率顯著減少的為台灣烏心石和木荷, 推測係與中、大級徑木的死亡有關。

兩相對照來看, 長尾尖葉櫨的立木數量並無顯著變化, 但胸高斷面積的累計族群生長率較12年前增加了8.40%, 可視為在林分穩定的狀態下, 徑級生長的結果; 杏葉石櫟、假長

葉楠、木荷和杜英多為中、大級徑木, 故在立木數量排名中並未進入前十名; 紫珠葉泡花樹和墨點櫻桃以大量的中、小級徑木在胸高斷面積中排名分居第五和第十, 且立木數量和胸高斷面積的累計族群生長率均有顯著增加 (紫珠葉泡花樹為12.48%、46.80%, 墨點櫻桃為29.88%、20.76%) ; 變葉新木薑子和長葉木薑子在兩項排名中略同, 族群生長率亦然。以上種種, 均可證明12年來林分處於無大規模干擾的穩定狀態之中。

表4. 北東眼山樣區主要樹種胸高斷面積排名及族群變化表

Table 3.

樹種	2003年		2015年		族群生長率 (%/年)
	胸高斷面積 (cm ²)	排名	胸高斷面積 (cm ²)	排名	
長尾尖葉櫨	253348.24	1	274577.39	1	0.70
杏葉石櫨	162627.81	2	162521.16	2	-0.01
假長葉楠	98679.70	3	115721.76	3	1.44
木荷	49248.32	4	44347.65	5	-0.83
紫珠葉泡花樹	38335.65	5	56277.65	4	3.90
台灣烏心石	29606.49	6	22067.46	6	-2.12
變葉新木薑子	18823.10	7	21883.56	7	1.35
長葉木薑子	16911.98	8	19284.59	8	1.17
杜英	12447.19	9	15831.34	9	2.27
墨點櫻桃	12121.26	10	14641.85	10	1.73
合計	692149.74	-	747154.41	-	0.66

四、結論

與Song *et al.* (2010) 在相同地區所得到的結果相比，最大的差異為本研究結果立木數量和胸高斷面積均有增加，而上揭研究顯示雖然立木密度大量增加，胸高斷面積卻減少，判定與颱風干擾所造成的大徑木死亡有關；因該研究期間為1995~2007年，而本研究期間為2003~2015年，故似可斷定該研究結論中所指的颱風干擾，多集中在1995~2003年之間。其次，就優勢種的排名相較，在該研究於2007年所列入立木密度前十名的樹種中，有3種於本研究中2003年的排名中並未列入，分別為：台灣樹參、豬腳楠和森氏紅淡比，而該研究於2007年所列入胸高斷面積前十名的樹種中，亦有3種於本研究中2003年的排名中並未列入，分別為：鬼石櫨、豬腳楠和薯豆，經查豬腳楠和鬼石櫨在該研究中屬中、大級徑木，且偶居冠層優勢，而在本研究中僅屬中、小級徑木，生長在M層和U層，而台灣樹參、森氏紅淡比和薯豆在本研究中雖亦有出現，但數量偏少，推測係因樣區位置不同所造成的微環境差異所

致。

與南台灣低海拔的南仁山動態森林樣區相比（葉定宏，2006；Chao *et al.*, 2010），在2次調查期間，本研究樣區的立木密度和胸高斷面積變化較為顯著，這可能是因為兩地的干擾機制不同，且植群對於突然增加的颱風的反應不同所致。本研究樣區位於中央山脈的西側，附近有許多超過3,000 m的高山，可降低來自於東側的東北季風和颱風的影響；而南仁山樣區地處恆春半島，附近沒有高山屏障，因此暴露在東北季風和颱風的頻繁影響之下。對於一個經常處在干擾之下的森林來說，干擾所造成的影響以及森林對於干擾所產生的反應通常較不明顯，因此，本研究樣區內立木密度的顯著增加，可視為一個處於低度干擾下的森林對於突然增加的干擾頻度反應的結果（Song *et al.*, 2010）。

整體來說，在研究樣區內持續有一些局部性的干擾，雖然缺少側枝生長的資料，但從立木的資料顯示，孔隙的癒合作用應該比形成作用頻繁，因此我們可以斷定，在整個研究期間

內，原有的鬱閉冠層部分大致上仍維持完整，而這也可以用成熟森林中的孔隙生成率較低來解釋 (Miura *et al.*, 2001)。

樹木的死亡有時與徑級大小有關 (Nakashizuka *et al.*, 1992; Runkle, 1998, 2000; Marod *et al.*, 1999)，但也有例外 (Lieberman & Lieberman, 1987; Swaine *et al.*, 1987)。干擾所造成的死亡通常以上層為主，但就森林的整體結構來說，下層的小徑木會因為無法忍受鬱閉冠層下的遮蔭，或被其它倒木壓斷，而導致較高的死亡率，大徑木則可能因衰老，活力下降，對自然干擾的忍受力降低而死亡，因此以中徑級的樹木最能適應干擾。故我們可以推論，干擾所造成的死亡與樹木的徑級大小有關，而死亡率的高低又需視當地的干擾體系而定。

在暖溫帶森林中，受損樹幹的萌蘗在維持族群上扮演了極重要的角色 (Bellingham *et al.*, 1996)，而此一現象在本研究中的長尾尖葉槲也觀察得到，此種更新方式與孔隙形成的時間無關，但少部分耐陰性較低的闊葉樹，如台灣樹參和山胡椒等，會進入較早形成的孔隙中，卻很少在鬱閉冠層下方生存，此種更新方式通常都發生在超過500 m²的孔隙中，而此一大小的孔隙在許多孔隙動態的森林中很少存在 (Naka, 1982; Brokaw and Scheiner, 1989; Yamamoto, 1992b)。這些樹種在林分中被當成具有先驅種的特性 (Whitmore, 1989)，而在鬱閉冠層底下終年光條件不佳的常綠闊葉林中，其種子可能會發芽，但無法建立族群並存活。在本研究樣區之外，觀察到一些落葉闊葉樹種似乎可以在不斷干擾所造成並持續擴大的孔隙中更新，而此種立地條件對它們在常綠闊葉林中更新並維繫其族群來說是必要的。

在一個破碎的地景 (fragmented landscape) 中，物種的存續與否，取決於鄰近塊集中是否有相同的物種出現，並發生再定殖 (recolonization) (Scheffer *et al.*, 2009)。因

此，完整而健全的森林生態系不僅保有自我更新的機制，更能提供各類樹種不同的生存條件，以因應外在環境的劇變或威脅。

五、引用文獻

- 中央氣象局颱風資料庫 (無日期)。民105年6月20日，取自：中央氣象局網頁：http://rdc28.cwb.gov.tw/TDB/ntdb/pageControl/ty_warning
- 邱祈榮，陳子英，謝長富，劉和義，葉慶龍，王震哲 (2009) 台灣現生天然植群圖集。行政院農業委員會林務局。420頁。
- 許俊凱 (2006) 台灣中部北東眼山天然林群落結構與種豐富度模式之研究。國立中興大學森林學系博士論文。169頁。
- 葉定宏 (2006) 南仁山欖仁溪樣區木本植物社會15年期動態。國立臺灣大學森林學系博士論文。99頁。
- Bellingham, P.J., T. Kohyama and S. Aiba (1996) The effects of a typhoon on Japanese warm temperate rainforests. *Ecological Research*, 11, 229–247.
- Bellingham, P.J., G. H. Stewart and R.B. Allen (1999) Tree species richness and turnover throughout New Zealand forests. *Journal of Vegetation Science*, 10, 825–832.
- Brokaw, N.V.L. and S. M. Scheiner (1989) Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, 70, 538–541.
- Bunyavejchewin, S. (1999) Structure and dynamics in seasonal dry evergreen forest in northeastern Thailand. *Journal of Vegetation Science*, 10, 787–792.
- Burslem, D.F.R.P. & T. C. Whitmore (1999) Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 10, 767–776.
- Canham, C.D. (1989) Different responses to gaps

- among shade-tolerant tree species. *Ecology*, 70, 548-550.
- Chao, K. J. (2001) Short-term dynamics of woody floristic community in a lowland rain forest, Nanjenshan, southern Taiwan [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 150 p.
- Chao, K. J.; W. C. Chao, K. M. Chen and C. F. Hsieh (2010) Vegetation dynamics of a lowland rainforest at the northern border of the Paleotropics at Nanjenshan, southern Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science*, 25, 27-38.
- Condit, R., P.S. Ashton, N. Manokaran, J.V. LaFrankie, S.P. Hubbell and R.B. Foster (1999) Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 354, 1739-1748.
- Condit, R., S.P. Hubbell and R.B. Foster (1995) Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, 65, 419-439.
- Condit, R., S.P. Hubbell, J.V. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R.B. Foster and P.S. Ashton (1996) Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, 84, 549-562.
- Everham, E. M. and N. V. L. Brokaw (1996) Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Botanical Revolution*, 62(2), 113-185.
- Felfili, J.M. (1995) Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-91). *Journal of Tropical Ecology*, 11, 67-83.
- Horne, R. and J. Hickey (1991) Ecological sensitivity of Australian rain-forest to selective logging. *Australian Journal of Ecology*, 16(1), 119-129.
- Huang, T. C. and Editorial Committee of the Flora of Taiwan (eds.) (2003) *Flora of Taiwan*, 2nd ed., Vol. 6. Department of Botany, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, ROC.
- Hubbell, S. P. and R. B. Foster (1990) Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. In: Gentry A. H. editor. *Four neotropical rainforests*. New Haven, CT: Yale Univ. Press. 522-541.
- Kira, T. (1991) Forest ecosystems of east and southeast Asia in a global perspective. *Ecological Research*, 6, 185-200.
- Lewis, S. L. et al. (2004) Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Tropical Ecology*, 92, 929-944.
- Lieberman, D. and M. Lieberman (1987) Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-82). *Journal of Tropical Ecology*, 3, 347-358.
- Marod, D., U. Kutintara, C. Yarwudhi, H. Tanaka and T. Nakashisuka (1999) Structural dynamics of a natural mixed deciduous forest in western Thailand. *Journal of Vegetation Science*, 10, 777-786.
- Miura, M., T. Manabe, N. Nishimura and S. Yamamoto (2001) Forest canopy and community dynamics in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest, southwestern Japan: a 7-year study of a 4-ha plot. *Journal of Ecology*, 89, 841-849.
- Naka, K. (1982) Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. *Botanical*

- Magazine of Tokyo*, 95, 385–399.
- Nakashizuka, T., S. Iida, H. Tanaka, M. Shibata, S. Abe, T. Masaki and K. Niiyama (1992) Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. *Vegetatio*, 103, 105–112.
- Masaki, T., H. Tanaka, H. Tanouchi, T. Sakai and T. Nakashizuka (1999) Structure, dynamics and disturbance regime of temperate broad-leaved forests in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 10, 805–814.
- Rankin-De-Merona, J. M., R. W. Hutcuins and T. E. Lovejoy (1990) Tree mortality and recruitment over a five year period in undisturbed upland rainforest of the central Amazon. In: Gentry A. H. editor. *Four neotropical rainforests*. New Haven, CT: Yale Univ. Press. 573-584.
- Runkle, J. R. (1981) Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62, 1041-1051.
- Runkle, J.R. (1998) Changes in southern Appalachian canopy tree gaps sampled thrice. *Ecology*, 79, 1768–1780.
- Runkle, J.R. (2000) Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 81, 554–567.
- Scheffer, M., J. Bascompte, W. A. Brock, V. Brovkin, S. R. Carpenter, V. Dakos, H. Held, E. H. van Nes, M. Rietkerk and G. Sugihara (2009) Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 461, 53-59.
- Sheil, D. and R.M. May (1996) Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology*, 84, 91-100.
- Smith, R. G. B. and J. D. Nichols (2005) Patterns of basal area increment, mortality and recruitment were related to logging intensity in subtropical rainforest in Australia over 35 years. *Forest Ecological Management*, 218(1-3), 319-328.
- Smith, R. G. B., J. D. Nichols and J. K. Vanclay (2005) Dynamics of tree diversity in undisturbed and logged subtropical rainforest in Australia. *Biodiversity Conservation*, 14(10), 2447-2463.
- Song, G. Z. M. (2007) Patterns of development of regeneration of tree species in a subtropical rainforest [dissertation]. Brisbane: University of Queensland. 206p.
- Song, G. Z. M., K. C. Yang, C. H. Hou, J. K. Lin, C. F. Hsieh, S. W. Fan and W. C. Chao (2010) Tree population dynamics over 12 yr in a warm temperate broad-leaved evergreen forest at Mt Peitungyen, central Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science*, 25(1), 17-27.
- Su, H. J. (1984) Studies on the climate and vegetation type of the natural forest in Taiwan. (I) Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quarterly Journal of Chinese Forestry*, 17(4), 57-73.
- Swaine, M.D., D. Lieberman & F. E. Putz (1987) The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3, 359–366.
- Tagawa, H. (1995) Distribution of lucidophyll oak-laurel forest formation in Asia and other areas. *Tropics*, 5, 1-40.
- Tanouchi, T. and S. Yamamoto (1995) Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broadleaved forest in Aya district, Southwestern Japan. *Vegetatio*, 117, 51-60.
- Tu, J. Y., C. Chou and P. S. Chu (2009) The abrupt shift of typhoon activity in the vicinity of Taiwan and its association with western

- North Pacific-East Asian climate change. *Journal of Climate*, 22(13), 3617-3628.
- Umeki, K. and K. Kikuzawa (1999) Long-term growth dynamics of natural forests in Hokkaido, northern Japan. *Journal of Vegetation Science*, 10, 815-824.
- Watt, A. S. (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 70, 536-538.
- Whitmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70, 536-538.
- Yamamoto, S. (1992a) Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of western Japan. *Botanical Magazine of Tokyo*, 105, 29-45.
- Yamamoto, S. (1992b) The gap theory in forest dynamics. *Botanical Magazine of Tokyo*, 105, 375-383.

六、附錄

附錄1. 北東眼山樣區樹木名錄

科名 Family	學名 Species
胡桃科 Juglandaceae	黃杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i> Wall.
殼斗科 Fagaceae	長尾尖葉櫟 <i>Castanopsis cuspidata</i> (Thunb.) Schottky var. <i>carlesii</i> (Hemsl.) Yamaz.
殼斗科 Fagaceae	赤皮 <i>Cyclobalanopsis gilva</i> (Blume) Oerst. ²
殼斗科 Fagaceae	杏葉石櫟 <i>Lithocarpus amygdalifolius</i> (Skan ex Forbes & Hemsl.) Hayata
殼斗科 Fagaceae	鬼石櫟 <i>Lithocarpus castanopsisifolius</i> (Hayata) Hayata ²
殼斗科 Fagaceae	三斗石櫟 <i>Pasania hancei</i> (Benth.) Schottky var. <i>ternaticupula</i> (Hayata) J. C. Liao ²
殼斗科 Fagaceae	短尾葉石櫟 <i>Pasania harlandii</i> (Hance) Oerst.
殼斗科 Fagaceae	大葉石櫟 <i>Pasania kawakamii</i> (Hayata) Schottky ²
山龍眼科 Proteaceae	紅葉樹 <i>Helicia cochinchinensis</i> Lour. ²
木蘭科 Magnoliaceae	台灣烏心石 <i>Michelia compressa</i> (Maxim.) Sargent var. <i>formosana</i> Kaneh.
八角科 Illiciaceae	白花八角 <i>Illicium anisatum</i> L.
樟科 Lauraceae	香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i> Miq.
樟科 Lauraceae	長葉木薑子 <i>Litsea acuminata</i> (Blume) Kurata
樟科 Lauraceae	山胡椒 <i>Litsea cubeba</i> (Lour.) Pers.
樟科 Lauraceae	假長葉楠 <i>Machilus japonica</i> Siebold & Zucc.
樟科 Lauraceae	豬腳楠 <i>Machilus thumbergii</i> Sieb. & Zucc.
樟科 Lauraceae	香楠 <i>Machilus zuihoensis</i> Hayata
樟科 Lauraceae	青葉楠 <i>Machilus zuihoensis</i> Hayata <i>mushaensis</i> (F. Y. Lu) Y. C. Lin
樟科 Lauraceae	變葉新木薑子 <i>Neolitsea aciculata</i> (Bl.) Koidz var. <i>variabilissima</i> (Hayata) J. C. Laio
樟科 Lauraceae	高山新木薑子 <i>Neolitsea acuminatissima</i> (Hayata) Kaneh. & Sasaki

昆欄樹科 Trochodendraceae	昆欄樹 <i>Trochodendron aralioides</i> Siebold & Zucc. ²
金粟蘭科 Chloranthaceae	草珊瑚 <i>Sarcandra glabra</i> (Thunb.) Nakai ²
茶科 Theaceaeae	紅淡比 <i>Cleyera japonica</i> Thunb.
茶科 Theaceaeae	森氏紅淡比 <i>Cleyera japonica</i> Thunb. var. <i>morii</i> (Yamamoto) Masam.
茶科 Theaceaeae	毛果柃木 <i>Eurya gnaphalocarpa</i> Hayata
茶科 Theaceaeae	細枝柃木 <i>Eurya loquaiiana</i> Dunn
茶科 Theaceaeae	粗毛柃木 <i>Eurya strigillosa</i> Hayata
茶科 Theaceaeae	木荷 <i>Schima superba</i> Gard. & Champ.
茶科 Theaceaeae	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i> (Wight & Arn.) Sprague
薔薇科 Rosaceae	台灣蘋果 <i>Malus doumeri</i> (Bois.) Chev.
薔薇科 Rosaceae	墨點櫻桃 <i>Prunus phaesticta</i> (Hance) Maxim.
薔薇科 Rosaceae	霧社山櫻花 <i>Prunus taiwaniana</i> Hayata
槭樹科 Aceraceae	青楓 <i>Acer serrulatum</i> Hayata ¹
清風藤科 Sabiaceae	紫珠葉泡花樹 <i>Meliosma callicarpaefolia</i> Hayata
清風藤科 Sabiaceae	綠樟 <i>Meliosma squamulata</i> Hance
冬青科 Aquifoliaceae	阿里山冬青 <i>Ilex arisanensis</i> Yamam.
冬青科 Aquifoliaceae	台灣糊櫨 <i>Ilex ficoidea</i> Hemsl.
冬青科 Aquifoliaceae	糊櫨 <i>Ilex formosana</i> Maxim.
冬青科 Aquifoliaceae	圓葉冬青 <i>Ilex goshiensis</i> Hayata
冬青科 Aquifoliaceae	早田氏冬青 <i>Ilex hayataiana</i> Loes.
衛矛科 Celastraceae	福建賽衛矛 <i>Microtropis fokiensis</i> Dunn
杜英科 Elaeocarpaceae	薯豆 <i>Elaeocarpus japonicus</i> Siebold & Zucc.
杜英科 Elaeocarpaceae	杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i> (Lour.) Poir.
瑞香科 Thymelaeaceae	白花瑞香 <i>Daphne kiusiana</i> Miq. var. <i>atrocaulis</i> (Rehder) Maekawa ²
野牡丹科 Melastomataceae	深山野牡丹 <i>Barthea barthei</i> (Hance) Krass
山茱萸科 Cornaceae	桃葉珊瑚 <i>Aucuba chinensis</i> Benth.
五加科 Araliaceae	台灣樹參 <i>Dendropanax dentiger</i> (Harms ex Diels) Merr.
五加科 Araliaceae	台灣八角金盤 <i>Fatsia polycarpa</i> Hayata ¹
杜鵑花科 Ericaceae	珍珠花 <i>Vaccinium dunalianum</i> Wright var. <i>caudatifolium</i> (Hayata) H. L. Li ¹
杜鵑花科 Ericaceae	巒大越橘 <i>Vaccinium randaiense</i> Hayata
紫金牛科 Myrsinaceae	珠砂根 <i>Ardisia crenata</i> Sims
紫金牛科 Myrsinaceae	山桂花 <i>Maesa japonica</i> (Thunb.) Moritzi ex Zoll.
柿樹科 Ebenaceae	山紅柿 <i>Diospyros morrisiana</i> Hance

灰木科 Symplocaceae	阿里山灰木 <i>Symplocos arisanensis</i> Hayata
灰木科 Symplocaceae	台灣灰木 <i>Symplocos formosana</i> Brand
灰木科 Symplocaceae	大葉灰木 <i>Symplocos grandis</i> Hand.-Mazz.
灰木科 Symplocaceae	平遮那灰木 <i>Symplocos heishanensis</i> Hayata
灰木科 Symplocaceae	玉山灰木 <i>Symplocos morrisonicola</i> Hayata
灰木科 Symplocaceae	枇杷葉灰木 <i>Symplocos stellaris</i> Brand
木犀科 Oleaceae	大葉木犀 <i>Osmanthus matsumuranus</i> Hayata
茜草科 Rubiaceae	琉球雞屎樹 <i>Lasianthus fordii</i> Hance ¹
馬鞭草科 Verbenaceae	巒大紫珠 <i>Callicarpa randaiensis</i> Hayata
馬鞭草科 Verbenaceae	海州常山 <i>Clerodendrum trichotomum</i> Thunb. ¹
忍冬科 Caprifoliaceae	玉山糯米樹 <i>Viburnum integrifolium</i> Hayata
忍冬科 Caprifoliaceae	壺花莢蒨 <i>Viburnum urceolatum</i> Sieb. & Zucc.

¹ 只在2003年調查中出現的樹種

² 只在2015年調查中出現的樹種