

福山試驗林闊葉林生態系生物量與 葉面積指數的累積與分布

林國銓* 洪富文** 游漢明** 馬復京**

摘 要

在宜蘭福山地區的暖溫帶闊葉雨林中，選擇不同孔隙更新時期的兩種林分—建造期與成熟期，各設立一樣區(20m×20m)，以全刈法測定及估算林分生物量及葉面積指數(LAI)。

建造期林分的生物量為196.9 ton/ha，其中喬木佔最大比例為75.5%，灌木及地被植物次之，為21.9%；枯枝落葉層最低；而成熟期林分的生物量高出很多達289.6 ton/ha，喬木所佔比例更高為93.6%，灌木及地被植物只佔4.8%，最小量也是枯枝落葉層。此二林分的生物量大多聚集在11.3 m以下，且各高度均勻分布。成熟期喬木的LAI達5.83，高出建造期者的2.81甚多，顯示成熟期林分的上層樹冠較鬱閉，而建造期林分以分布在灌木及地被植物為主。全林分的LAI成熟期8.39，也高於建造期的5.71。

與蓮華池類似闊葉林比較，福山成熟期林分的地上部生物量及LAI皆略低，但相差有限。與雨量相似的其它熱帶雨林比較，則福山成熟期林分的生物量都較低，但LAI卻相近。其原因可能是颱風定期的干擾，限制福山地區生物量的累積，但葉的生長卻能迅速恢復。至於建造期林分的地上部生物量及LAI偏低，應是正進行孔隙更新所造成。

關鍵詞：建造期、成熟期、孔隙更新、生物量、葉面積指數。

林國銓、洪富文、游漢明、馬復京. 1994. 福山試驗林闊葉林生態系生物量與葉面積指數的累積與分布。林業試驗所研究報告季刊, 9(4):299-315.

Biomass and Leaf Area Index Estimates of Broadleaf Forests in Fu-shan Forest

Kuo-chuan Lin, Fu-wen Horng, Han-ming Yu and Fu-ching Ma

【Summary】

In Fu-shan hardwood forest ecosystem, two sampling plots representing stands at building and mature phase during gap regeneration were selected. All trees in the plots and all shrubs and herbs in subplots were removed and weighted, and the distribution and accumulation of biomass and leaf area index of the stands were calculated.

The aboveground biomass of the stand in building phase was 196.9 ton/ha, of which 75.5% consisted of trees and 21.9% was shrub and herb. The above-

* 臺灣省林業試驗所福山分所

** 臺灣省林業試驗所育林系

1994年 5 月送審 1994年 8 月通過

ground biomass of the stand in mature phase was 289.6 ton/ha, of which 93.6% consisted of trees. The majority of biomass in both stands concentrated below 11.3 m in height. The leaf area index (LAI) of the mature-phase stand (8.39) was larger than that in building-phase stand (5.70), but the tree layer LAI of the former (5.83) was more than double that of the latter (2.80). This indicates better development of the upper canopy in the mature-phase stand.

The aboveground biomass and LAI of the mature-phase stand in Fu-shan area were similar to those of the same type of stand in Lien-hua-chi area. Compared with tropical rain forest with similar annual rainfall, the mature-phase stand in Fu-shan accumulated less biomass but had similar LAI. Disturbances by typhoons in Fu-shan forest may affect the accumulation of woody biomass, but leaf biomass can recover rapidly. The low aboveground biomass and LAI of the building-phase stand may be controlled by the processes of gap regeneration.

Key words: Building-phase, mature-phase, gap regeneration, biomass, leaf area index (LAI).

Lin, Kuo-chuan, Fu-wen Horng, Han-ming Yu and Fu-ching Ma. 1994. Biomass and Leaf Area Index Estimates of Broadleaf Forests in Fu-shan Forest. Bull. Taiwan For. Res. Inst. New Series. 9(4): 299-315.

一、緒 言

養分的聚集與分布是森林生態系養分循環的資本(capital)，而養分的聚集與分布隨著演替的進行將產生改變(Waring and Schlesinger, 1985)。林分的生物量是估算林分養分分布與循環的基礎。林木的葉可藉光合作用進行碳的固定；同時，藉蒸散作用控制林木水分的損失。因此葉面積可供做預測林分的初級生產力(Whittaker and Niering, 1975; Gholz, 1982; Waring, 1983)及林分對環境反應的指標(Gholz *et al.*, 1976; Waring *et al.*, 1978; Gholz, 1982)。此外，葉面積指數(leaf area index, LAI)常用來供做林分估算光合作用及蒸散模式的關鍵特性(洪富文等, 1986; 林國銓, 1989)。故在推算林分生物量時，常一併將LAI加以推估。

不同森林生態系其聚集的生物量有極大的差異，美國西北部太平洋沿岸世界爺林(redwood forest)的生物量可能超過4,000 ton/ha (Waring and Franklin, 1979)，但在Puerto Rico的亞熱帶闊葉樹次生林其地上部生物量只有35.6 ton/ha (Cuevas *et al.*, 1991)。由生物量的巨大差異可知：不同生態系其LAI變異也很大。在美國Oregon州海岸地區的鐵杉林(Tsuga forests)其LAI可達20.0 (Gholz, 1982)，而美國Georgia山麓的櫟及山核桃林(oak-hickory forest)其LAI大約只有4 (Monk *et al.*, 1970)；甚至加拿大的顫楊(*Populus tremuloides* Michx)林分其LAI只有1.8

(Peterson *et al.*, 1970)。故各國都致力於本國森林生態系生物量及LAI的研究，也獲得相當的成果。但台灣在這方面只有零星的研究，而且大多集中在人工林或純林如柳杉(*Cryptomeria japonica* (Linn. f.) D. Don) (游漢明, 1981; 張峻德, 1986; 林世宗, 1989)、杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hooks) (洪富文等, 1985)、山黃麻(*Trema orientalis* (Linn.) Bl.) (林國銓, 1980)、木麻黃(*Casuarina* spp.) (陳財輝和呂錦明, 1988)、孟宗竹(*Phyllostachys pubescens* Mazel.) (高毓斌, 1980)等其生物量的測定。而本省原始的闊葉樹林，僅蓮華池地區的暖溫帶雨林，曾測定過其生物量及葉面積(洪富文等, 1986)，但這類暖溫帶雨林生物量及葉面積動態變化的資料，則極為缺乏。故本研究的目的是在研究不同孔隙更新(gap regeneration)時期暖溫帶雨林其生物量及葉面積的變動，以做為探討這類生態系在孔隙更新期間養分蓄積與分布的基礎，並做為養分循環各種過程(processes)變動測定的基礎。研究地點則以林業試驗所福山分所轄內的原生闊葉林生態系為對象。

二、材料與方法

(一)研究地區

本研究選定林業試驗所福山分所轄內未受人為因素干擾的天然闊葉樹林為對象。該試驗林位於北緯24°34'，東經121°34'，即台北縣烏來鄉福

表 1. 福山地區氣象資料
Table 1. Climatic condition at Fu-shan area

月 份 Month	平均溫度 (°C) Mean temperature	降 雨 量 (mm) Precipitation	降雨日數 (天) Rainy day	平均相對溼度 (%) Mean relative humidity
1	11.6	128.5	17	97.8
2	13.1	81.5	15	97.8
3	14.8	270.0	19	98.8
4	18.6	417.5	22	99.7
5	21.6	197.0	24	99.0
6	23.1	322.5	21	97.8
7	24.8	177.5	11	99.4
8	24.1	173.3	9	99.1
9	22.5	141.0	10	91.6
10	18.2	271.0	8	98.4
11	16.9	325.0	12	97.5
12	14.2	189.3	19	91.6
平均或總計 Mean or total	18.6	2,694.1	187	97.4

資料來源：福山氣象站；測定期間：1992, 6.-1993, 12.

Source: Fu-shan weather station, duration: 1992, 6.-1993, 12.

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，其氣象資料則列如表1。而選定的原生天然闊葉樹林係屬暖溫帶雨林(柳楮, 1968)。海拔約600-700 m。喬木以長尾尖櫚(*Castanopsis carlesii* var. *sessilis* Nakai)、紅楠(*Machilus thunbergii* Sieb. et Zucc.)、台灣黃杞(*Engelhardtia roxburghiana* Wall.)、綠樟(*Meliosma squamulata* Hance)、長葉木薑子(*Litsea acuminata* (Blume) Kurata)等樹種較為優勢。

由這些樹種可知本區大多屬於楠櫟林帶(蘇鴻傑和王立志, 1988)，而楠木類和櫟類多屬耐陰性及中性，可推斷其屬於演替中後期亞極盛相(subclimax)的較穩定林分(章樂民, 1961)。但由於孔隙更新的發生(李玉琴, 1992)，有小面積林地形成二次演替(secondary succession)。孔隙更新中，小面積孔隙更新(80 m²以下)佔大部分(Brokaw, 1985a)。且小的孔隙更新，先驅樹種不易侵入，而由原先的優勢樹種侵入(Whitmore, 1989)，或原有幼木快速生長(Canham and Marks, 1985)，抑制其它樹種的發生。由於本區內未發現有以陽性樹種為優勢種的林分，僅有小面積的楠櫟林分，林地內幼木(胸徑小於15 cm，樹高高於1.3 m)較多，偏中性的櫟類比例較高。這類林分屬於孔隙更新中建造期(building

phase)的中、末段，在本文中定義為建造期林分。至於原屬於亞極盛相的林分，本文中定義其屬於孔隙更新中的成熟期(mature phase)林分。

(二) 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建造期與成熟期的林分，各設立20m×20m之大樣區一個，調查其內喬木(胸徑大於10 cm)之組成。並於大樣區的四個角上設立5m×5m之小樣區四個，並調查其內灌木(胸徑小於10 cm，樹高高於1.3 m)及地被植物(低於1.3 m)之組成。建造期樣區海拔高約690 m，西南向，坡度約21°；成熟期樣區海拔高685 m，西向，坡度25°。

2. 樣區生物量之測定

將大樣區內胸徑大於10 cm之林木全部伐倒。每株林木伐倒後，測定樹高，並於幹部1.3 m、枝下高處及前二者中間各取一個圓盤，稱其溼重。而後取回實驗室測定其絕乾重(70°C)。伐倒木由地表至1.3 m為一段，自1.3 m胸高處算起，以2m為一段，每段分別記錄其主幹重，小枝條(著葉枝)重，大枝條(除著葉枝外之枝條)重及葉重，並分別取小枝條、大枝條、葉的小樣本於實驗室中，測定其絕乾重。藤本及附生植物也依照同樣的方法，但不區分枝葉，測定其濕重及絕乾重。

小樣區亦伐倒林內所有灌木(胸徑小於10 cm，樹高高於1.3 m)及地被植物。其中灌木部分測

定方法與大樣區同，但不區分單株，以全區為單位，只測定總重；地被植物部分則僅稱其總重，並取小樣本攜回實驗室，測定絕乾重。藤本及附生植物也依照同樣的方法，但不區分枝葉，測定其濕重及絕乾重。

不論大小樣區皆可由攜回實驗室樣本之絕乾重及其濕重推算出各樣本之絕乾重與濕重比，並由絕乾重與濕重比分別乘以各項濕重，可推算各單株林木（喬木）或小樣區（灌木及地被植物）之生物量。各單株喬木之總和即大樣區喬木之生物量，四小樣區之平均值即小樣區灌木及地被植物生物量，再由此換算成全林分單位面積之生物量。

3. 葉面積指數之估算

葉小樣本在烘乾前取50片較完整之葉片，以面積儀測定單面之葉面積，並測絕乾重，由單葉的葉面積除以其絕乾重即比葉面積 (specific leaf area, SLA)。再由葉生物量及比葉面積可推算單株林木（喬木）或小樣區（灌木及地被植物）的總葉面積，再由此推算林分的葉面積指數。

4. 枯枝落葉層之生物量

於大樣區內隨機選取4個50cm×50cm小樣區，收集區內之枯枝落葉，測絕乾重，並換算成每公頃之重量。

三、結 果

(一) 林分組成

樣區中建造期喬木平均胸徑16.1 cm，樹高10.7 m，樹冠幅寬3.8 m，樹冠長5.4 m，每公頃株數1,350株。成熟期喬木平均胸徑20.8 cm，樹高12.8 m，樹冠幅寬4.8 m，樹冠長6.5 m，每公頃株數1,330株（表2）。各樣區內的主要樹種列如附表1及2。由附表中可知建造期林分中喬木以長尾尖櫨、大明櫨 (*Myrsine sequinii* Levl.)、烏皮茶 (*Pyrenaria shinkoensis* (Hayata) Keng) 紅楠等為主，灌木則以大明櫨、小葉樹杞 (*Ardisia quinqueгона* Blume)、銳葉柃木 (*Eurya acuminata* DC.)、綠樟等為主。成熟期林分喬木以紅楠、台灣黃杞、長葉木薑子、長尾尖櫨等樹種為主，灌木則以銳葉柃木、江某 (*Schefflera octophylla* (Lour.) Harms)、山龍眼 (*Heliconia formosana* Hemsl.)、長尾尖櫨、紅楠等為主。

兩林分的胸徑、樹高、樹冠幅寬、樹冠長皆呈顯著性差異；成熟期林分林木之各項特性皆大於建造期林分者。中、低海拔闊葉林林木的胸徑大於30 cm，可視為成熟木（劉業經等，1994）。在成熟期林分中，19.0%的林木屬於成熟木，其中的7.1%為代表演替成熟期的優勢種：紅楠（柳櫨等，

表 2. 各樣區喬木之基本資料（均數±標準差）
Table 2. Characteristics of the trees in Fu-shan Forest (mean ± standard deviation)

項 目 Item	建造期林分 Building- phase stand	成熟期林分 Mature- phase stand
胸徑 (cm) DBH	16.08±0.95	20.80±1.30
樹高 (m) Tree height	10.71±0.20	12.78±0.37
樹冠幅寬 (m) Crown diameter	3.75±0.22	4.78±0.36
樹冠長 (m) Crown length	5.41±0.23	6.52±0.34
株樹 (株/ha) Tree No. (trees/ha)	1,350	1,330

1961)；而建造期林木中僅5.6%屬於成熟木，其中的1.9%為紅楠，且幼木株數為成熟期者的2.1倍。再由0.3 m處樹幹圓盤的年輪推算各林木的樹齡得知：成熟期林木超過60年生者佔總株數50%以上，其樹種包括耐陰性的紅楠、烏皮茶、綠樟等，甚至紅楠有近130年和140年生者；而建造期僅約15%林木超過60年生；約50%林木樹齡在30-40年生之間。因此，福山地區確實有屬於孔隙更新的建造期林分成塊狀存在。

(二) 地上部生物量的分布

建造期及成熟期林分灌木及地被植物估算之生物量列如表3及4。由表中可知樹幹為最主要生物量堆積處，其生物量分別為31,090及6,520 kg/ha，分別佔下層植物生物量的71.9及46.8%；其次，小枝條分別為10,460及3,960 kg/ha，佔24.2及28.4%；葉則分別為1,670及2,170 kg/ha，佔3.9及15.5%；藤本及附生植物在建造期林分中幾乎不存在，而在近成熟期林分則生物量合計不及10%；下層植物生物量每公頃分別約43,200及13,900 kg。若以高度區分則生物量集中在3.3 m以下，建造期及成熟期林分分別約為24,750及10,640 kg/ha，分別佔總量的57.2及76.3%。

建造期及成熟期林分喬木的生物量經估算後，各部位的生物量列如表5，由表中可發現建造期及成熟期林分喬木的總生物量分別為148,500及271,100 kg/ha。樹幹佔最大生物量，建造期及成熟期分別為104,000及186,600 kg/ha，佔70.1及68.8%；其次為大枝條及小枝條；葉再次之，分別為3,130及5,660 kg/ha，同樣僅佔2.1%；在成熟

表 3. 建造期林分灌木及地被植物不同高度生物量之分布 (kg/ha)

Table 3. Distribution of aboveground biomass with respect to height of shrub and herb at building-phase stand

高度 (m) Height	樹 幹 Bole	小枝條 Small branch	葉 Foliage	總 重 Sum
0~ 1.3	10,261	2,179	1,184	13,624 (31.5) ¹⁾
1.3~ 3.3	10,115	929	82	11,126 (25.7)
3.3~ 5.3	6,338	1,928	102	8,368 (19.4)
5.3~ 7.3	2,471	2,741	92	5,304 (12.3)
7.3~ 9.3	929	1,584	79	2,592 (6.0)
9.3~11.3	833	856	48	1,737 (4.0)
11.3~13.3	142	245	82	469 (1.1)
總重 Total	31,089	10,462	1,669	43,220 (100)
百分率 (%) Percent	71.9	24.2	3.9	100

¹⁾ 括弧內數字為佔全部總重的百分率。¹⁾ Numbers in parentheses are the percent of total biomass.

表 4. 成熟期林分灌木及地被植物不同高度生物量之分布 (kg/ha)

Table 4. Distribution of aboveground biomass with respect to height of shrub and herb at mature-phase stand

高度 (m) Height	樹 幹 bole	小枝條 Small branch	葉 Foliage	藤本植物 Vein	附生植物 Epiphyte	總 重 Total
0~1.3	2,674	2,448	508	1,041	179	6,850 (49.1) ¹⁾
1.3~3.3	2,435	510	775	62	10	3,792 (27.2)
3.3~5.3	908	637	449	0	9	2,003 (14.4)
5.3~7.3	416	123	282	0	0	821 (5.9)
7.3~9.3	87	239	153	0	0	479 (3.4)
總重 Total	6,520	3,957	2,167	1,103	198	13,945 (100)
百分率 (%) Percent	46.8	28.4	15.5	7.9	1.4	100

¹⁾ 括弧內數字為佔全部總重的百分率。¹⁾ Numbers in parentheses are the percent of total biomass.

期林分中藤本植物及附生植物生物量各佔0.2及0.1%，但建造期林分中藤本及附生植物幾乎不存在。由此可知不論何種林分，樹幹和枝條為喬木總生物量的最主要聚集處，佔其生物量的97%以上。至於全林分不同高度生物量的累積列如圖1。

由圖可知生物量大都聚集在11.3 m以下，而建造期林分在0-5.3 m間，其灌木及地被植物可累積較大比例的生物量；於成熟期林分其生物量則各高度均勻分布，且灌木及地被植物所累積的生物量所佔比例較低。

表 5. 建造期及成熟期林分喬木各部位生物量之分布

Table 5. Estimates of aboveground biomass among tree components for two gap regeneration phases of Fu-shan Forest

項目 Component	建造期 Building phase		成熟期 Mature phase	
	生物量 (kg/ha) Biomass	百分率 (%) Percent	生物量 (kg/ha) Biomass	百分率 (%) Percent
樹幹 Bole	104,034	70.1	186,605	68.8
大枝條 Large branch	33,452	22.5	62,642	23.1
小枝條 Small branch	7,823	5.3	15,515	5.7
葉 Foliage	3,133	2.1	5,657	2.1
藤本植物 Vein	17	-- ¹⁾	397	0.2
附生植物 Epiphyte	15	--	308	0.1
總重 Total	148,475	100.0	271,124	100.0

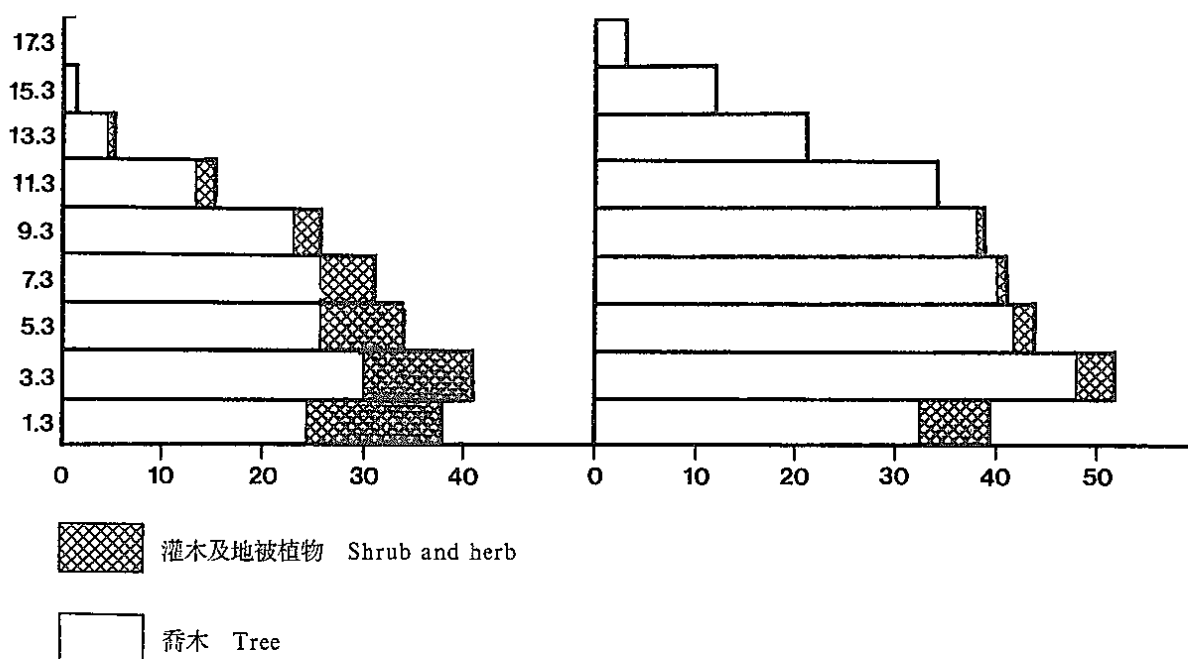
¹⁾ 低於0.1%。¹⁾ Lower than 0.1%.

圖 1. 建造期及成熟期林分不同高度之生物量。

Fig. 1. Distribution of aboveground biomass with respect to height in Fu-shan Forest.

綜合喬木、灌木及地被植物、枯枝落葉層的生物量可推算全林分地上部的生物量，其結果列如圖2。取樣之枯枝落葉經烘乾稱重後，建造期及成熟期林分枯枝落葉層之生物量分別為5.10 ton/ha及4.58 ton/ha。而建造期及成熟期林分地

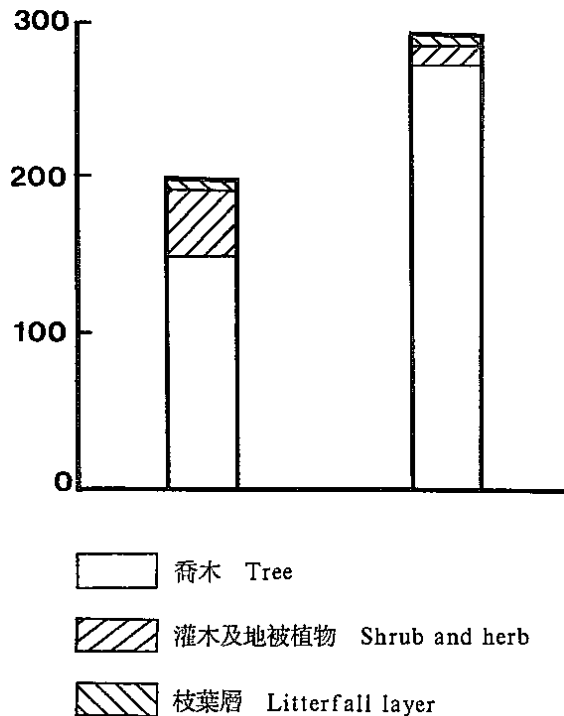


圖 2. 建造期及成熟期林分生物量之分布。
Fig. 2. Distribution of aboveground biomass among strata in Fu-shan Forest.

上部總生物量分別為196.8及289.6 ton/ha；顯示成熟期林分累積的生物量高出甚多。而總生物量中以喬木佔最大比例，分別由佔75.4及93.6%；枯枝落葉層最低，分別為2.6及1.6%。而建造期林分的灌木及地被植物所佔比例為22.0% 高於成熟期的4.8%甚多，顯示建造期林分胸徑小於10cm的林木很多，下層林木仍累積相當大的生物量。

(三)葉面積的分布

灌木及地被植物不同高度之比葉面積列如表6。由表中可知，成熟期林分由於樹冠較鬱閉，在0-1.3 m 高度的葉其比葉面積大於200 cm²/g。而建造期與成熟期林分內主要喬木的比葉面積列如圖3。由圖可知，比葉面積隨高度的上升而下降，

表 6. 灌木及地被植物不同高度之比葉面積(cm²/g)
Table 6. Specific leaf area with respect to height of shrub and herb at two selected stands

高度 (m) Height	建造期 Building phase	成熟期 Mature phase
0~ 1.3	197.5	235.8
1.3~ 3.3	130.0	185.8
3.3~ 5.3	121.7	172.1
5.3~ 7.3	108.8	158.3
7.3~ 9.3	113.9	116.6
9.3~11.3	117.8	-
11.3~13.3	103.5	-

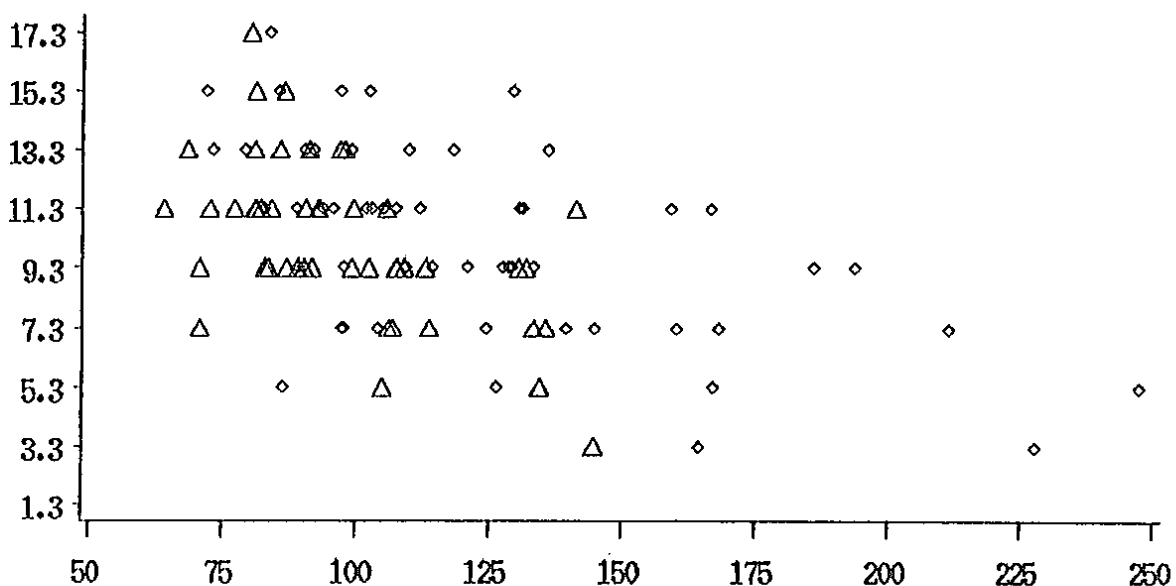


圖 3. 建造期及成熟期林分主要樹種之比葉面積。
Fig. 3. Specific leaf area of major tree species with respect to height in Fu-shan Forest.

且樹種間變化很大。可見樹冠下部的葉片為增加光合作用的機會，而增加葉面積。樹冠較鬱閉的成熟期林分，比葉面積較大，有大於200 cm²/g者，甚至在7.3 m以下葉的比葉面積仍有大於200 cm²/g者(台灣黃杞)，而建造期之比葉面積，由於樹冠較稀疏，未有大於150 cm²/g者。

由葉生物量及比葉面積，可推算林分上層樹冠各樹種每公頃的葉面積，其結果列如表7。由表中可知建造期林分就葉面積而言，以長尾尖櫚為最優勢，其葉面積達6,740 m²，佔樹冠葉面積之24.1%，其餘小西氏灰木(*Symplocos cochinchinensis* subsp. *laurina* (Retz.) Noot.)、薯豆(*Elaeocarpus japonicus* Sieb. & Zucc.)、烏皮

茶等亦佔10%以上為次優勢樹種，而株樹較多的紅楠和大明橘(附表1)仍多屬幼齡木，故葉面積較低。至於成熟期林分以紅楠最優勢，葉面積達14,070 m²，佔樹冠葉面積的24.1%，其次為長尾尖櫚的11,190 m²，佔19.2%，長葉木薑子亦達9,960 m²，佔17.1%。這三種樹種的葉面積都超過或接近10,000 m²。構成上層樹冠葉面積的60%以上。再加上台灣黃杞的葉面積6,900 m²，合計佔上層樹冠葉面積的70%以上，這四種樹種葉面積皆佔上層樹冠葉面積的11%以上，也是近熟期林分中株樹最多的樹種(附表2)，顯示此一林分在演替中已漸趨於成熟。而上層樹冠的總葉面積，建造期林分為28,000 m²，成熟期林分為58,300 m²，

表 7. 二種林分每公頃上層樹冠主要樹種之葉面積及其佔樹冠之百分率
Table 7. Estimates of leaf area (m²) per hectare of major tree species in Fu-shan Forest

建造期林分 Building-phase stand			成熟期林分 Mature-phase stand		
樹種 Species	葉面積 (m ²) Leaf area	百分率 (%) Percent	樹種 Species	葉面積 (m ²) Leaf area	百分率 (%) Percent
長尾尖櫚 <i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>sessilis</i>	6,744	24.1	紅楠 <i>Machilus thunbergii</i>	14,065	24.1
小西氏灰木 <i>Symplocos cochinchinensis</i> subsp. <i>laurina</i>	3,487	12.5	長尾尖櫚 <i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>sessilis</i>	11,190	19.2
薯豆 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	3,234	11.5	長葉木薑子 <i>Litsea acuminata</i>	9,959	17.1
烏皮茶 <i>Pyrenaria shinkoensis</i>	3,185	11.4	臺灣黃杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	6,934	11.9
錐果櫟 <i>Cyclobalanopsis longinux</i>	2,696	9.6	山紅柿 <i>Diospyros morrisiana</i>	2,980	5.1
紅楠 <i>Machilus thunbergii</i>	2,512	9.0	小西氏灰木 <i>Symplocos cochinchinensis</i> subsp. <i>laurina</i>	2,811	4.8
大明橘 <i>Myrsine sequinii</i>	2,015	7.2	厚殼桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	2,103	3.6
綠樟 <i>Meliosma squamulata</i>	1,462	5.2	赤皮 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>	2,017	3.5
厚殼桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	1,136	4.1	三斗石櫟 <i>Pasania ternaticupula</i>	1,901	3.3
其他樹種 Other species	1,506	5.4	錐果櫟 <i>Cyclobalanopsis longinux</i>	1,570	2.7
			其他樹種 Other species	2,737	4.7
合 計 Total	27,977	100.0		58,267	100.0

亦為成熟期林分者高出甚多，也顯示出其已形成較完整而成熟的樹冠。

至於林分不同高度葉面積指數(LAI)之分布列如圖4，由圖中可知建造期林分的主要LAI來自位於0-1.3 m處的地被植物，其LAI為2.34佔全林分LAI的41.0%，灌木所佔LAI極低，每2m區間

皆佔5%以下；而上層樹冠 LAI 則主要分布在 7.3-13.3 m 間。成熟期林分則不同，位於 0-1.3 m 地被植物的LAI僅佔全林分的13.4%，而灌木的LAI在1.3-7.3m間，每2m區間皆大於0.45，佔全林分的5%以上。至於上層樹冠則集中在9.3-15.3 m間，較建造期林分者略高，即使在15.3-17.3 m間，

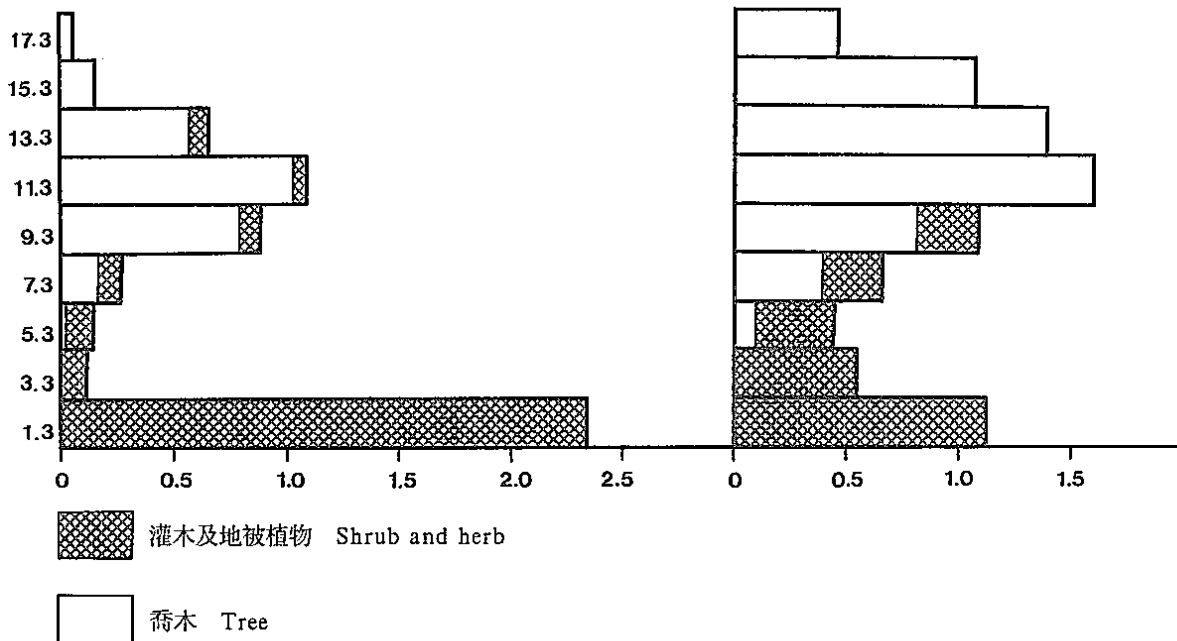


圖 4. 建造期及成熟期林分不同高度之葉面積指數(LAI)。
Fig. 4. Estimates of LAI with respect to height.

LAI亦佔5%以上，顯示成熟期林分的LAI分布較均勻。以林分的LAI而言，成熟期的8.39也高出建造的5.70甚多，形成濃密的樹冠。

四、討 論

(一)地上部生物量的分布

福山地區闊葉林與台灣地區不同林分生物量的比較列如表8。由表中可知福山地區成熟期闊葉林與蓮華池屬於成熟期闊葉林的喬木生物量相近。僅福山者樹幹生物量略低，而枝條與葉生物量略高。但全林分地上部生物量則以蓮華池者高出約10%。由於蓮華池地區喬木生物量的計算係以胸徑15 cm以上的樹木為標準，本研究以胸徑10 cm以上的樹木為準，故形成其灌木生物量較高，而葉生物量較低。至於其它林分，杉木在20年生時生物量達最大(洪富文等, 1985)，但也只有福山成熟期林分者的60%左右。同在台灣中部生長的柳杉，生物量較高，其在25年生時也只有福山

林分者的70%左右。即使在35年生達最大生物量時(197-209 ton/ha)(游漢明, 1981)，也仍不及福山者的80%。但在南投人倫林區21年生柳杉地上部生物量可達268 ton/ha(張峻德, 1986)，已與福山地區闊葉林者相近；甚至在南投縣溪頭實驗林35年生柳杉，若每公頃為1,613株，地上部生物量可達335 ton/ha(林世宗, 1989)，已高於福山地區闊葉林者。而這兩種台灣中、低海拔最常見的針葉樹林，其葉的含量卻較高，柳杉林葉生物量為17-19 ton/ha，約為福山成熟期林分者的3倍，而杉木在8年生時葉生物量達最大約12 ton/ha(洪富文等, 1985)，也為福山者的2倍。位於海岸地區的木麻黃林分，雖然已鬱閉，但因尚屬幼年期，或者林分過密，故生物量極低；山黃麻由於株數較少，也未達成熟期，故生物量也極低。

林分生物量的累積常受到氣溫和降雨的影響。Whittaker (1975)認為寒帶林生物量為200 ton/ha，溫帶林為300-350 ton/ha，熱帶雨林可達450 ton/ha。但他忽略了降雨的影響。就印度

表 8. 臺灣地區不同林分生物量之比較

Table 8. Biomass of forest ecosystems in Taiwan

項 目 Item	山黃麻 ¹ <i>Trema</i> <i>Orientalis</i>	木麻黃 ² <i>Casuarina</i> spp.	柳 杉 ³ <i>Cryptome-</i> <i>ria</i> <i>japonica</i>	杉 木 ⁴ <i>Cunning-</i> <i>hamia</i> <i>lanceo-</i> <i>lata</i>	蓮華池闊葉林 ⁵ <i>Lien-hua-chi</i> hardwood forest	福山闊葉林 Fu-shan hardwood forest	
						建造期 Building phase	成熟期 Mature phase
DBH (cm)	21.0	6.0	20.1	13.8	29.6	16.1	20.8
Ht (m)	14.3	6.6	16.9	—	17.1	10.7	12.8
株數 (株/ha) Tree No. (trees/ha)	520	5,480	1,650	2,300	—	1,330	1,330
地上部生物量 (ton/ha)* Aboveground biomass				138			
樹幹 Bole	39-40	44	145-167	17	192	104	187
枝條 Branch	20-23	17	13-17	5	74	41	78
葉 Foliage	2	1	17-19	160	5	3	6
總計 Total	61-66	62	176-196	(186)**	271 (321)	148 (197)	271 (290)
LAI	—	—	—	—	(9.01)	(5.70)	(8.39)

* 指喬木部分 trees only

** 括弧內數字為全林分 whole stand in parentheses

1. 7-9年生山黃麻林，位於高雄六龜(林國銓，1980) 7-9 yrs old *Trema orientalis* stand in Liu-kuei, Kao-hsiung county.
2. 8年生木麻黃林，位於苗栗後龍(陳財輝與呂錦明，1988) 8 yrs old *Casuarina* spp. stand in Hou-lung, Miaoli county.
3. 25年生柳杉林，位於臺大溪頭實驗林(游漢明，1981) 25 yrs old *Cryptomeria japonica* plantation in NTU Hsi-tou experiment forest.
4. 20年生杉木林，位於南投蓮華池(洪富文等，1985) 20 yrs old *Cunninghamia lanceolata* plantation in Lien-hua-chi, Nan-tow county.
5. 次生闊葉林，位於南投蓮華池(洪富文等，1986) secondary hardwood forest in Lien-hua-chi, Nan-tow county.

熱帶林而言，降雨量大於2,400 mm，則生物量可達400-600 ton/ha；降雨量若為1,200-3,000 mm，則生物量為300-350 ton/ha；降雨量若僅有750-1,400 mm，則生物量只有50-200 ton/ha (Singh, 1989)。在印度屬於亞熱帶的天然柳桉林(Sal forest)生物量為292-717 ton/ha (Bargali and Singh, 1991)。福山地區年降雨量可超過2,500 mm (表1)，但生物量只達290 ton/ha，屬於低生物量。東南亞方面，在New Guinea的淺山雨林地上部生物量為310 ton/ha；同樣New Guinea也有成熟淺山雨林地上部生物量卻達773 ton/ha；馬來西亞Pasoh的淺山雨林地上部生物量為475或664 ton/ha；在泰國 Khao Chong 地區半常綠雨林地上部生物量達331 ton/ha (Whitmore, 1984)。在中南美洲亞馬遜河流域方面，位於巴西和哥倫比亞交界的Rio Negro盆地，其雨林不同林分生物量的範圍可由234到423 ton/ha，其中具有乾季的林分其生物量較低(Medina and Cuevas, 1989)。而巴西亞馬遜河中游的雨林地上部生物量可達744 ton/ha (Golley, 1983)。上述

熱帶雨林的生物量都高於福山地區者或與福山地區者相似。除了其它自然因素外，颱風可能是最重要的影響因素。福山地區位於亞熱帶，雨量充沛(表1)，闊葉林應可累積大量的生物量。但可能受每年颱風侵襲的危害，生長受到影響，無法形成巨大喬木。故其喬木之平均樹高低於蓮華池者達4.5 m以上(表8)。此也與美國東部林分受颱風影響，無法累積大量生物量的情形類似(Waring and Franklin, 1979)。但比利時Virelles-Blaimont地區櫟混淆林(*Quercus* spp.)地上部生物量為156 ton/ha (Packham and Harding, 1982)；美國Georgia山麓的闊葉樹林地上部生物量為157 ton/ha (Monk et al., 1970)；美國Wisconsin州北部顛楊，*Acer rubrum* L., 糖槭(*Acer saccharum* Marsh.), *Betula Papyrifera* Marsh., 四種樹種組成的純林或混淆林，其地上部生物量為95-119 ton/ha (Crow, 1978)；加拿大Alberta省的顛楊地上部生物量只有77 ton/ha (Peterson et al., 1970)。這些林分由於生長季節較短或其它因素，生物量低於福山地區林分的生物量。但在

Puerto Rico 的亞熱帶次生闊葉樹林, 其地上部生物量只有36 ton/ha (Cuevas *et al.*, 1991)。此林分的氣候條件雖然與福山地區者相似, 但生物量卻不到福山地區林分的20%。故闊葉林遭人為破壞後, 生物量會大量減少, 不易恢復(Cuevas *et al.*, 1991)。

林分的生物量及其分布, 隨演替中孔隙更新的進行而改變 (Doyle, 1981; Peet, 1981; Waring and Schlesinger, 1985)。福山地區闊葉林成熟期地上部全林分生物量為建造期者的1.47倍(圖2)。就其組成而言, 成熟期林分的喬木生物量較高, 為建造期林分喬木的1.82倍; 而灌木及地被植物則較低, 僅為建造期者的0.32倍; 枯枝落葉層的生物量則相差不大, 成熟期者為建造期者之0.90倍(圖2)。因此顯示建造期林分由於樹冠未完全鬱閉, 灌木及地被植物仍有極大的生存空間, 其生物量可佔全林分生物量約22%(圖2)。隨演替中孔隙更新的進行, 上層樹冠完全鬱閉, 喬木累積大量生物量, 此可由成熟期林分具較大的胸徑和樹高, 但株數並未明顯減少, 可獲證明(表2)。但灌木及地被植物的生物量在成熟期林分佔全林分生物量已降到5%以下(圖2)。這主要是灌木隨上層林木的生長而大量減少的原故。此可由在建造期林分灌木及地被植物的樹幹部分生物量達31 ton/ha, 葉生物量為1.7 ton/ha, 而成熟期者樹幹部分為6.5 ton/ha, 葉為2.2 ton/ha(表3及4); 成熟期林分, 灌木及地被植物樹幹生物量大量減少, 而葉生物量反而增加, 獲得證明。在達成熟期的林木的下層植物只剩下低矮且葉片較大的陰性樹種, 此可由下層植物具較高的比葉面積獲得佐證(表6)。此外, 到成熟期藤本及附生植物會明顯地增加, 成熟期林分這兩類植物的生物量為建造期林分者的20倍以上(表5), 這可能和這兩類植物的耐陰性有關。至於生物量在林分內不同高度的分布, 灌木及地被植物在成熟期林分明顯地集中在0到1.3 m間, 生物量在此區間幾達所有灌木及地被植物生物量的50%(表4)。而在建造期林分灌木及地被植物的生物量則分布較均勻, 僅不到1/3的生物量集中在0-1.3 m間(表3)。建造期林分中灌木由於對光的競爭, 使其樹高快速生長可達11.3 m以上, 但胸徑生長相對地十分緩慢。就全林分生物量分布而言, 建造期與成熟期林分大致相似, 皆集中在11.3 m以下, 成熟期林分生物量在此區間分布較均勻(圖1)。但建造期林分由於灌木及地被植物的生物量較大, 故在0-3.3 m間累積較大的生物量。

台灣地區闊葉林生態系在演替過程中, 常受颱風及人類活動的干擾, 形成二次演替, 福山地

區也不例外。而福山地區的二次演替常以孔隙更新為主(李玉琴, 1992)。由於福山試驗林位於哈盆自然保護區範圍內, 故人為的干擾因素已降至最低, 颱風往往就成了形成孔隙更新的最主要因素。如形成大面積的孔隙(gap), 陽性樹種才有機會侵入 (Brokaw, 1985a; Brokaw and Scheiner, 1989), 這種林分林相單純, 在孔隙期(gap phase)初期生物量較低如高雄六龜地區的山黃麻7-9年生地上部喬木生物量僅有66 ton/ha (林國銓, 1980)。但先驅樹種的生物量可能快速累積, 如美國 New Hampshire 州 Hubbard Brook 實驗林 *Prunus pensylvanica* L. 林分在14年生時生物量已接近700 ton/ha (Marks and Bormann, 1972)。一般在純林時生育地可達其最大生物量 (Shugart *et al.*, 1981; Waring and Schlesinger, 1985), 此後陽性樹種死亡, 孔隙出現, 其它樹種侵入, 生物量明顯下降, 逐漸形成混淆性。這種生物量的下降, 在純林變成混淆林時非常顯著, 且需要較長時間, 才能恢復 (Peet, 1981; Shugart *et al.*, 1981)。但在亞熱帶的闊葉林, 這種生物量的下降, 則不明顯且恢復期亦短 (Shugart *et al.*, 1981); 而在形成混淆林後, 生物量亦僅呈小幅度變動 (Doyle, 1981), 以福山地區整個林相觀察, 應為已接成熟期的林分。但定期受到颱風危害, 孔隙更新常小面積發生, 形成二次演替。此一現象常在熱帶雨林中發生 (Brokaw, 1985b)。本研究取樣面積僅0.04 ha, 故能發現位於孔隙地區且為建造期的林分, 其生物量極低, 與成熟期者形成明顯對比。

(二) 葉面積的分布

由於福山地區成熟期林分其喬木之LAI達5.83高於建造期者之2.80甚多(表7), 顯示其上層樹冠較鬱閉, 故成熟期林分其7.3 m以下灌木及地被植物的比葉面積高出建造期者甚多(表6)。同時, 成熟期林分其0-1.3 m處的比葉面積高達235.8 cm²/g(表6), 也高於蓮華池闊葉林其2 m以下林木幼苗及灌叢的213.2 cm²/g (洪富文等, 1986)。由於下層植物會以增加表面積及降低厚度, 即減輕重量, 使單位重量的表面積增加, 以增加對光線的吸收 (Monk *et al.*, 1970; Lewandowska and Jarvis, 1977)。故本研究的結果與理論符合(表6及圖3)。同時, 本研究以不同高度的比葉面積推算全林的LAI, 也能獲得更精確的結果 (Shelton and Switzer, 1984; Burton, *et al.*, 1991)。但美國東北部大湖區以糖槭為優勢種的闊葉林, 其下層幼苗的比葉面積達366-427 cm²/g (Burton *et al.*, 1991), 高出福山成熟期者甚多。這可能由於溫帶地區林木的光線更為不足, 需要

更大的表面積以吸收光線。就喬木而言，成熟期林分比葉面積的範圍為71.9–247.3 cm²/g，而建造期為64.0–144.7 cm²/g（圖3），顯示其樹冠上層葉的比葉面積差異不大，但樹冠下層葉則大不相同，成熟期林分下層葉的比葉面積高出甚多。而前述糖槭林分之樹冠層比葉面積為131–319 cm²/g (Burton *et al.*, 1991) 也高出福山成熟期林者很多。

福山地區闊葉林中成熟期林分LAI為8.39，建造期LAI為5.70（表8）皆低於蓮華池同類型闊葉林的9.01（洪富文等，1986）。但蓮華池地區闊葉林若扣除本研究未能加以計算的藤本類，則與福山地區成熟期者相似。同時，蓮華池地區杉木人工林其LAI在30年生時達最大，為8.42（洪富文等，1986），與福山地區成熟期林分者相似。一生態系的LAI主要受植群種類、植群的發育、環境因子等的影響，環境因子中又以水分及溫度為最主要的控制因素（Waring, 1983; 林國銓，1989）。美國西北部針葉樹者林分可累積大量的LAI，如Oregon州250到450年生以花旗松（*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco）為優勢種的針葉林，其總葉面積可達20–42 m²/m² (Gholz *et al.*, 1976)；其餘Oregon州西部的 *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. 林總葉面積為47 m²/m² (Gholz, 1982)，及Cascades Mountains地區的花旗松林最大總葉面積更達51.5 m²/m² (Waring *et al.*, 1978)。此一區域的林分能累積大量的葉面積主要是樹齡已達百年以上，無天然災害的干擾，溫暖的冬天延長其生長季節，對養分利用效率較高等因素所造成（Waring and Franklin, 1979）。一般林分則很少累積如此大的葉面積，如前述美國東北部的糖槭林分其LAI為7–8 (Burton *et al.*, 1991)，比福山地區者略低；而前述加拿大Alberta省的顛楊林分其LAI則僅有1.8 (Peterson *et al.*, 1970)。故一般在溫帶的闊葉樹不論其為常綠或落葉樹，由於日照時間短，其LAI一般皆較低 (Cooper, 1975)。至於熱帶雨林，在泰國南部的雨林其LAI達11.4 (Cooper, 1975) 高於福山地區成熟期闊葉林者；而前述位於馬來西亞Pasoh的林分，其LAI為7.1–8 (Whitmore, 1984) 則略低於福山地區者。另外，前述亞馬遜河流域Rio Negro盆地的雨林其LAI為7.5 (Medina and Cuevas, 1989) 也比福山地區者低。

福山地區近成熟林已形成較完整的上層樹冠，其喬木的LAI已達5.83，佔全林分LAI的約70%；而建造期喬木的LAI為2.80，僅佔全林分LAI約50%（表7及8）。顯示葉面積的量和分布皆隨演替而改變。一般而言，LAI隨演替的改變，與林分

生物量相似，演替初期LAI快速上升，達最大量後，可能保持在此一範圍變動，或略微下降後保持小幅度變動，直至受到重大干擾為止 (Waring and Schlesinger, 1985)。林分遭嚴重破壞後，在熱帶地區，若土壤養分未有重大改變，LAI能在短時間內即恢復；在溫帶地區的針葉樹林則需百年以上才能恢復 (Waring and Schlesinger, 1985)。但如果成熟的闊葉樹林經過伐木，而由灌木自然侵入取代原有樹種，則可能在3年內即達到原有闊葉林的LAI (Marks, 1974)。就純林而言，當LAI達最大時，由於林木處於競爭最激烈的狀況，故通常不能維持太久，故穩定的LAI通常比最大的LAI低10–20% (Marks and Bormann, 1972; Waring and Schlesinger, 1985)。就混淆林而言，在先驅的純林演替成混淆林時，由於優勢種的消失，LAI可能會暫時下降。當優勢種死亡或倒伏後形成孔隙，其它樹種侵入，因此需過一段時間，LAI才能逐漸恢復 (Peet, 1981)。福山地區建造期林分可能是孔隙更新所形成。由於LAI仍與成熟期者有一段差距，究竟需要多少時間才能達到成熟期，仍待進一步研究。

熱帶雨林其LAI的變動，當孔隙更新時可在50年內達其最大LAI，而後由於樹種間競爭的結果，LAI會下降10–20%，然後保持一穩定狀態 (Doyle, 1981)。由於福山地區易定期受到颱風侵襲，孔隙更新可能不斷定期發生，林分的LAI不易長期保持在最大量，故LAI在演替期間的變動可以此一模式加以解釋。但前已述及，這必須以福山地區整個闊葉樹林視為一生態系，才能達到此一平衡狀態。建造期林分的LAI僅為成熟期者的68.1%（表8），已超過平衡狀態的變動，顯示此一林分確實在進行孔隙更新。然而前已述及福山地區成熟期林分的LAI與蓮華池地區者相近（表8），但LAI達8.39是否為其最大量之LAI，或為平衡狀態LAI之量，仍待進一步研究。但可以確定的是，由於孔隙更新不斷地在緩慢進行，福山地區闊葉林，可能永遠無法達到其在先驅樹種形成純林時的最大LAI (Bormann and Likens, 1979)。

謝 誌

本計畫承國科會補助（計畫編號NSC 82-0202-B-054-07-A07），特此致謝。

引用文獻

李玉琴. 1992. 福山地區低海拔闊葉樹林孔隙更新與林分動態之研究。碩士論文，台灣大

- 學, 台北, 中華民國。
- 林世宗. 1989. 不同栽植距離下柳杉林分之生長及其養分動態之研究。博士論文, 台灣大學, 台北, 中華民國。
- 林國銓. 1980. 山黃麻生物量及養分含量之研究。中華林學季刊, 13(2):77-85.
- 林國銓. 1989. 葉面積與林木生長及其環境。127-135頁, 夏禹九、趙榮台、金恆鑣編輯, 生態原則下的森林經營研討會論文集。台灣省林業試驗所, 台北, 中華民國。
- 洪富文、孫正春、黃松根. 1985. 蓮華池地區不同林齡杉木人工林地上部生物量之分布。林業試驗所試驗報告第444號。
- 洪富文、夏禹九、唐凱軍. 1986. 蓮華池次生暖溫帶山地雨林地上部生物量及葉面積之估算。林業試驗所試驗報告第465號
- 柳槽. 1968. 台灣植物群落分類之研究(I) 台灣植物群系之分類。林業試驗所試驗報告第166號。
- 柳槽、葛錦昭、楊炳炎. 1961. 台灣主要林型生態之調查。林業試驗所試驗報告第72號。
- 高毓斌. 1980. 孟宗竹林之地上部生物量、淨生產量及氮積聚。碩士論文, 台灣大學, 台北, 中華民國。
- 章樂民. 1961. 大元山植物生態之研究。林業試驗所試驗報告第70號。
- 陳財輝、呂錦明. 1988. 苗栗海岸砂丘木麻黃人工林之生長及林分生物量。林業試驗所研究報告季刊, 3(1):333-343.
- 張峻德. 1986. 台灣中北部柳杉林分之生物量生產力。中華林學季刊, 19(4):45-85.
- 游漢明. 1981. 不同齡級柳杉林分地上部之生物量與淨生產量。碩士論文, 台灣大學, 台北, 中華民國。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄. 1994. 台灣樹木誌。國立中興大學農學院叢書第七號第二版, 中興大學, 台中, 中華民國。
- 蘇鴻傑、王立志. 1988. 台灣北部南勢溪上游集水區之森林植群。台大實驗林研究報告, 2(4):89-100.
- Bargali, S. S. and S. P. Singh. 1991. Aspects of productivity and nutrient cycling in an 8-year-old *Eucalyptus* plantation in a moist plain area adjacent to central Himalaya, India. Canadian Journal of Forest Research 21:1365-1372.
- Bormann, F. H. and G. E. Likens. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem, Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Brokaw, N. V. L. 1985a. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. Pages 53-69 in S. T. A. Pickett, and P. S. White, editors. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Brokaw, N. V. L. 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology 66(3):682-687.
- Brokaw, N. V. L. and S. M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. Ecology 70(3):538-541.
- Burton, A. J., K. S. Pregitzer, and D. D. Reed. 1991. Leaf area and foliar biomass relationships in northern hardwood forests located along an 800 km acid deposition gradient. Forest Science 37(4):1041-1059.
- Canham, C. D. and P. L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. Pages 197-216 in S. T. A. Pickett, and P. S. White, editors. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Cooper, J. P. 1975. Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge University Press, London, England.
- Crow, T. R. 1978. Biomass and production in three contiguous forests in northern Wisconsin. Ecology 59(2):265-273.
- 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.
- Doyle, T. W. 1981. The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest: an application of a tropical forest succession model. Pages 56-73 in

- D. C. West, H. H. Shugart, and D. B. Botkin, editors. Forest succession: concept and application. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Gholz, H. L. 1982. Environmental limits on aboveground net primary production, leaf area, and biomass in vegetation zones of the Pacific Northwest. *Ecology* 63(2):469-481.
- Gholz, H. L., F. K. Fitz, and R. H. Waring. 1976. Leaf area differences associated with old-growth forest communities in the western Oregon Cascades. *Canadian Journal of Forest Research* 6:49-57.
- Golley, F. B. 1983. The abundance of energy and chemical elements. Pages 101-115 in F. B. Golley, editor. Tropical rain forest ecosystems. Elsevier Scientific, New York, New York, USA.
- Lewandowska, M. and P. G. Jarvis. 1977. Changes in chlorophyll and carotenoid content, specific leaf area and dry weight fraction in Sitka spruce in response to shading and season. *New Phytologist* 79:247-256.
- Marks, P. L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecological Monographs* 44: 73-88.
- Marks, P. L. and F. H. Bormann. 1972. Revegetation following forest cutting: mechanisms for return to steady-state nutrient cycling. *Science* 176:914-915.
- 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, editor. Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Monk, C. D., G. I. Child, and S. A. Nicholson. 1970. Biomass, litter and leaf surface area estimates of an oak-hickory forest. *Oikos* 21:138-141.
- Packham, J. R. and D. J. L. Harding. 1982. Ecology of woodland processes. Edward Arnold, Longon, England.
- Peet, R. K. 1981. Changes in biomass and production during secondary forest succession. Pages 324-338 in D. C. West, H. H. Shugart, and D. B. Botkin, editors. Forest succession: concept and application. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Peterson, E. B., Y. H. Chan, and J. B. Cragg. 1970. Aboveground standing crop, leaf area, and caloric value in an aspen clone near Calgary, Alberta. *Canadian Journal of Botany* 48:1459-1469.
- Shelton, M. G. and G. L. Switzer. 1984. Variation in the surface area relationships of loblolly pine fascicles. *Forest Science* 30:355-363.
- Shugart, H. H., D. C. West, and W. R. Emanuel. 1981. Patterns and dynamics of forests: an application of simulation models. Pages 74-94 in D. C. West, H. H. Shugart, and D. B. Botkin, editors. Forest succession: concept and application. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Singh, K. P. 1989. Mineral nutrients in tropical dry deciduous forest and savanna ecosystems in India. Pages 153-168 in J. Proctor, editor. Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Waring, R. H. 1983. Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. Pages 327-354 in A. MacFadyen, and E. D. Ford, editors. Advances in ecological research, Volume 13. Academic Press, New York, New York, USA.
- Waring, R. H. and J. F. Franklin. 1979. Evergreen coniferous forests of the Pacific Northwest. *Science* 204:1380-1386.
- Waring, R. H. and W. H. Schlesinger. 1985. Forest ecosystems: concepts and management. Academic Press, London, England.
- Waring, R. H., W. H. Emmingham, H. L.

- Gholz, and C. C. Grier.** 1978. Variation in maximum leaf area of coniferous forests in Oregon and its ecological significance. *Forest Science* 24:131-140.
- Whitmore, T. C.** 1984. Tropical rain forests of the Far East. Clarendon Press, Oxford, England.
- Whitmore, T. C.** 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3):536-538.
- Whittaker, R. H.** 1975. Communities and ecosystems. Second edition. Collier MacMillan, London, England.
- Whittaker, R. H. and W. A. Niering.** 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology* 56:771-790.

附表 1. 建造期林分之主要樹種

Appendix 1. Major tree species in building-phase stand of Fu-shan forest

樹 種 Species	株數 (%) Tree No.
喬木 Tree	
長尾尖櫨 (<i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>Sessilis</i> Nakai)	17.0
大明橘 (<i>Myrsine sequinii</i> Levl.)	17.0
烏皮茶 (<i>Pyrenaria shinkoensis</i> (Hayata) Keng)	15.1
紅楠 (<i>Machilus thunbergii</i> Sieb. et Zucc.)	15.1
綠樟 (<i>Meliosma squamulata</i> Hance)	7.5
薯豆 (<i>Elaeocarpus japonicus</i> Sieb. & Zucc.)	5.7
錐果櫟 (<i>Cyclobalanopsis longinux</i> (Hayata) Schott.)	3.8
江某 (<i>Schefflera octophylla</i> (Lour.) Harms)	3.8
臺灣黃杞 (<i>Engelhardtia roxburghiana</i> Wall.)	3.8
小西氏灰木 (<i>Symplocos cochinchinensis</i> subsp. <i>laurina</i> (Retz.) Noot.)	3.8
長葉木薑子 (<i>Litsea acuminata</i> (Blume) Kurata)	1.9
厚殼桂 (<i>Cryptocarya chinensis</i> (Hance) Hemsl.)	1.9
香桂 (<i>Cinnamomum randaiense</i> Hayata)	1.9
日本灰木 (<i>Symplocos lucida</i> (Thunb.) Sieb. et Zucc.)	1.9
灌木 Shrub	
大明橘 (<i>Myrsine sequinii</i> Levl.)	14.3
小葉樹杞 (<i>Ardisia quinqueгона</i> Blume)	12.5
銳葉柃木 (<i>Eurya acuminata</i> DC.)	8.9
綠樟 (<i>Meliosma squamulata</i> Hance)	8.9
烏皮茶 (<i>Pyrenaria shinkoensis</i> (Hayata) Keng)	7.1
山紅柿 (<i>Diospyros morrisiana</i> Hance)	5.3
江某 (<i>Schefflera octophylla</i> (Lour.) Harms)	5.3
長尾尖櫨 (<i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>Sessilis</i> Nakai)	5.3
臺灣糊得 (<i>Ilex ficoidea</i> Hemsl.)	3.6
香桂 (<i>Cinnamomum randaiense</i> Hayata)	3.6
紅楠 (<i>Machilus thunbergii</i> Sieb. et Zucc.)	3.6
短尾柯 (<i>Pasania brevicaudata</i> (Skan) Schott.)	3.6
楊桐 (<i>Adinandra formosana</i> Hayata)	3.6
小葉赤楠 (<i>Syzygium buxifolium</i> Hook. & Arn.)	1.8
山龍眼 (<i>Helicia formosana</i> Hemsl.)	1.8
杜英 (<i>Elaeocarpus sylvestris</i> (Lour.) Poir.)	1.8
狗骨仔 (<i>Tricalysia dubia</i> (Lindl.) Ohwi)	1.8
虎皮楠 (<i>Litsea acutivena</i> Hayata)	1.8
紅皮 (<i>Styrax suberifolia</i> Hook. & Arn.)	1.8
錐果櫟 (<i>Cyclobalanopsis longinux</i> (hayata) Schott.)	1.8
薯豆 (<i>Elaeocarpus japonicus</i> Sieb. & Zucc.)	1.8
主要地被植物 Major herb	
長尾尖櫨 (<i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>Sessilis</i> Nakai)	
圓葉雞屎樹 (<i>Lasianthus playiophyllus</i> Hance)	
文山雞屎樹 (<i>Lasianthus bunzanensis</i> Simizu)	
生根卷柏 (<i>Selaginella doederleinii</i> Hieron.)	
紫金牛 (<i>Ardisia japonica</i> Blume)	
月桃 (<i>Alpinia</i> sp.)	
大明橘 (<i>Myrsine sequinii</i> Levl.)	
瘤足蕨 (<i>Plagiogyria adnata</i> (Blume) Bedd.)	
毛柄蹄蓋蕨 (<i>Monomelangium pullingeri</i> (Bak.) Tagawa)	
山羊耳 (<i>Symplocos glauca</i> (Thunb.) Koidz.)	
短尾柯 (<i>Pasania brevicaudata</i> (Skan) Schott.)	
倒葉瘤足蕨 (<i>Plagiogyria dunnii</i> Copel.)	
鈴壁龍 (<i>Psychotria serpens</i> Linn.)	
薄葉風藤 (<i>Piper arboricola</i> DC.)	

附表 2. 成熟期林分之主要樹種

Appendix 2. Major tree species in mature-phase stand of Fu-shan forest

樹 種 Species	株數 (%) Tree No.
喬木 Tree	
紅楠 (<i>Machilus thunbergii</i> Sieb. et Zucc.)	19.0
臺灣黃杞 (<i>Engelhardtia roxburghiana</i> Wall.)	14.3
長葉木薑子 (<i>Litsea acuminata</i> (Blume) Kurata)	11.9
長尾尖櫚 (<i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>Sessilis</i> Nakai)	11.9
小西氏灰木 (<i>Symplocos cochinchinensis</i> subsp. <i>laurina</i> (Retz.) Noot.)	7.1
墨點櫻桃 (<i>Prunus phaeosticta</i> (Hance) Maxim.)	4.8
錐果櫟 (<i>Cyclobalanopsis longinux</i> (Hayata) Schott.)	4.8
綠樟 (<i>Meliosma squamulata</i> Hance)	4.8
烏皮茶 (<i>Pyrenaria shinkoensis</i> (Hayata) Keng)	4.8
赤皮 (<i>Cyclobalanopsis gilva</i> (Blume) Oerst.)	4.8
虎皮楠 (<i>Litsea acutivena</i> Hayata)	2.4
山紅柿 (<i>Diospyros morrisiana</i> Hance)	2.4
厚殼桂 (<i>Cryptocarya chinensis</i> (Hance) Hemsl.)	2.4
三斗石櫟 (<i>Pasania ternaticupula</i> (Hayata) Schott.)	2.4
小花鼠刺 (<i>Itea parviflora</i> Hemsl.)	2.4
灌木 Shrub	
銳葉柃木 (<i>Eurya acuminata</i> DC.)	20.0
江某 (<i>Schefflera octophylla</i> (Lour.) Harms)	16.7
山龍眼 (<i>Helicia formosana</i> Hemsl.)	10.0
長尾尖櫚 (<i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>Sessilis</i> Nakai)	10.0
紅楠 (<i>Machilus thunbergii</i> Sieb. et Zucc.)	10.0
三斗石櫟 (<i>Pasania ternaticupula</i> (Hayata) Schott.)	6.7
綠樟 (<i>Meliosma squamulata</i> Hance)	6.7
大葉木犀 (<i>Osmanthus matsumuranus</i> Hayata)	3.3
有樟 (<i>Cinnamomum micranthum</i> (Hayata) Hayata)	3.3
伯拉木 (<i>Blastus cochinchinensis</i> Lour.)	3.3
烏皮茶 (<i>Pyrenaria shinkoensis</i> (Hayata) Keng)	3.3
黃藤 (<i>Daemonorops margaritae</i> (Hance) Beccari)	3.3
長葉木薑子 (<i>Litsea acuminata</i> (Blume) Kurata)	3.3
主要地被植物 Major herb	
紫金牛 (<i>Ardisia japonica</i> Blume)	
山龍眼 (<i>Helicia formosana</i> Hemsl.)	
波氏星蕨 (<i>Microsorium buergerianum</i> (Miq.) Ching)	
瓶蕨 (<i>Vandenboschia auriculata</i> (Blume) Copel.)	
伏石蕨 (<i>Lemmaphyllum microphyllum</i> Presl)	
青棉花 (<i>Pileostegia viburnoides</i> Hook. f. & Thoms.)	
柚葉藤 (<i>Pothos chinensis</i> (Raf.) Merr.)	
長果藤 (<i>Aeschynanthus acuminatus</i> Wall.)	