

研究報告

低海拔山地劣化森林之演替

廖俊奎¹⁾ 周富三¹⁾ 林朝欽^{2,3)}

摘 要

本研究主要目的是調查位於古坑農場劣化森林經過演替後的組成及結構，建構低海拔森林生態系在無農業或其他使用後演替的途徑，共設置24個20×20 m的方形樣區。依據樣區的植相組成使用群團分析法、雙向指標種分析法及列表比較法將樣區劃分為廣東油桐-香楠林型、龍眼-白匏子林型、山黃麻林型、水同木-稜果榕林型及菲律賓饅頭果-澀葉榕林型。使用皮爾森相關係數計算降趨對應分析的主要梯度軸與環境變數及植群變數之間的相關性，結果顯示這些林型是沿著演替梯度由早期、中期、後期3階段排列而成，且有2條演替途徑，一條是乾燥環境的稜線序列，其途徑從山黃麻林型到龍眼-白匏子林型再到廣東油桐-香楠林型；另一條演替途徑是潮濕環境的溪谷序列，其途徑從山黃麻林型到水同木-稜果榕林型再到菲律賓饅頭果-澀葉榕林型。

關鍵詞：古坑農場、劣化森林、演替。

廖俊奎、周富三、林朝欽。2014。低海拔山地劣化森林之演替。台灣林業科學29(Supplement):S13-26。

¹⁾ 林業試驗所六龜研究中心，84443高雄市六龜區中興村198號 Liouguei Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 198 Chunghsing Village, Liouguei Dist., Kaohsiung 84443, Taiwan.

²⁾ 林業試驗所林業森林保護組，10066台北市南海路53號 Division of Forest Protection, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

³⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail: chin@tfri.gov.tw

2014年9月送審 2014年11月通過 Received September 2014, Accepted November 2014.

Research paper

Succession of a Degraded Low-Elevation Mountain Forest

Chun-Kuei Liao,¹⁾ Fu-Shan Chou,¹⁾ Chau-Chin Lin^{2,3)}

【 Summary 】

In this study, we investigated the composition and structure of a degraded low-elevation forest of Gukeng Farm to establish a successional pathway. Twenty-four 20 x 20-m plots were established. Forest types, based on the floristic composition of the plots, were classified using a cluster analysis (CA), two-way indicator species analysis (TWINSPAN), and tabular comparison methods. Five forest types were identified and described: *Aleurites montana-Machilus zuihoensis*, *Euphoria longana-Mallotus paniculatus*, *Trema orientalis*, *Ficus fistulosa-Ficus septica*, and *Glochidion philippicum-Ficus irisana*. Relationships of the major gradient axis of the detrended correspondence analysis (DCA) with both environmental and vegetation variables were calculated using Pearson correlation coefficients. The results showed that these types were interpreted as levels in a successional sequence ranging from an early-successional stage to a mid-successional stage and late-successional stage. There were 2 successional pathways. One occurred in the drier environment, i.e., ridge-type sere, which ranged from the *Trema orientalis* forest type, *Euphoria longana-Mallotus paniculatus* forest type to the *Aleurites montana-Machilus zuihoensis* forest type; the other was in the more-humid environment, i.e., the valley-type sere, which ranged from the *Trema orientalis* forest type, *Ficus fistulosa-Ficus septica* forest type, to the *Glochidion philippicum-Ficus irisana* forest type.

Key words: Gukeng Farm, degraded forest, succession.

Liao CK, Chou FS, Lin CC. 2014. Succession of a degraded low-elevation mountain forest. Taiwan J For Sci 29(Supplement):S13-26.

緒言

研究森林演替(forest succession)的主要目的在記錄森林的組成與結構隨時間變化的過程，並且將此變化過程模式化(modeling)。此種模式化可藉由植群生態學研究的方法達成並了解一個植物社會或一個林分(stand)之組成及結構如何隨時間變化(McCune and Cottam 1985, Tanouchi and Yamamoto 1995, Korb and Ranker 2001, Pickett et al. 2013)。Oliver (1981)依據森林遭受大面積干擾後組成及結構變化，將演替過程分為4個階段：(1)林分起始期(stand initiation)：經過大擾動後，空間及資源釋出，陽性樹種進入，該時期林木尚未長

高，林分層次結構不明顯、(2)林木排除期(stem exclusion)：陽性樹持續生長，林冠閉合，林木下層陰暗，先前進入的下層陽性苗木皆遭到排除，且林木競爭激烈有天然疏伐的現象、(3)下層再現期(understory reinitiation)上層陽性樹因競爭而部分死亡，林冠偶而出現裂隙，下層耐陰性樹苗木出現，成為異齡林結構、(4)老齡林(old growth)：上層林木老朽，下層再現小樹、第二代苗往上補充，當上層老木與下層補充林木屬不同物種，林型將可能產生變化，但若屬同一種，林型將穩定不變，即達極盛相。

為了清楚了解森林整體的演變過程，植群生態學家從族群(population)的層級著手，希望了解樹種的族群結構及空間的分布型(Manabe et. al. 2000)，並用統計方式加以解釋(Loosmore and Ford 2006)，將植群演替的過程模式化。Zhu and Liu (2007)在釐清次生林概念及生態干擾度一文中，根據過去許多學者(Clements 1928, Egler 1954, Connell and Slatyer 1977, Whittaker and Levin 1977, Horn 1981, Pickett and Cadenasso 2005)所依據物種取代過程的差異性，提出的各種演替模式歸納出以下7大類：(1)接替植相演替路徑：指演替的初始階段僅有先驅種能進入並建立，先驅種逐漸改變該生育地的環境條件，有利於演替後期種的建立，逐漸取代先驅種，成為該生育地的優勢植物，是一條不可逆的演替路徑、(2)直接演替路徑：植物社會遭受干擾後，由殘存的植物直接重新恢復干擾前的的植相組成之演替路徑，例如：火災適存植群就是屬於該演替模式、(3)初始植相演替路徑：在演替初始階段，演替晚期優勢種便以低豐量的形式存在，雖然此階段仍以先驅物種佔優勢，但到演替後期就逐漸形成優勢、(4)耐性演替路徑：在演替初始階段，不論先驅種或演替晚期種皆可進入，待環境逐漸改變成對晚期物種有利，早期物種被取代、(5)停滯演替路徑：先驅物種具有排除後期移入者的能力，並且該先驅種能持續佔領優勢，除非先驅物種死亡，演替後期物種才有機會進入、(6)長期擾動演替路徑：在演替過程中，仍有頻繁的干擾發生，可能產生退化演替，所以為一種可逆的演替路徑、(7)恆續植相演替路徑：在演替序列中，演替晚期物種雖取代了先驅種，但先驅種仍以低豐量的狀態留存於演替序列中，

除非有其它干擾或植物改變生育地類型等原因發生，才有可能使演替前期留存種形成二次優勢。

Pickett and Cadenasso (2005)提出研究演替的方法可分為永久樣區法(permanent plot)和空間取代法(space-for-time substitution)兩種，永久樣區法是設置一塊大面積的樣區，長期監測森林植物組成及結構的變化，然而這通常都需要相當長的時間才能看出其變化；空間取代法則是尋找不同空間分布但環境相似的生育地，卻有不同發育階段的森林，希望以空間來換取時間的因子，排列出植物社會演替的軌跡(successional trajectory)，來了解整個森林演替的過程。

台灣由於過去的密集開發活動，低海拔森林相繼被破壞，導致自然災害發生時缺乏屏障作用。近年來為減低災害威脅與生態旅遊之開創，強調劣化森林之復育。低海拔森林位於海拔500 m以下者，是典型的常綠闊葉林，且接壤農業使用與開發地區，是進行與其周邊劣化森林演替不同階段之比較評估及探討復育策略方法最理想地點。古坑農場位於雲林縣古坑鄉，於1980年交由農業試驗所管轄，原為古坑鄉荷苞村張氏祖墳，1986年台灣省政府為籌設斗六柑桔園藝工作站進行補償墳墓遷移，待墳墓遷移之後，土地閒置成為草地，之後逐漸回復成森林迄今。從不同時期的航空照片(Fig. 1)所示，從1986年墳墓遷移後至1997年整個農場大部分面積皆為草地，2001年至2010年後逐漸演替為森林地，且於2013年10月22日，使用無人飛機(Unmanned Aerial Vehicle, UAV)空拍系統對古坑農場地區進行拍攝(Fig. 2)，並使用ERDAS IMAGINE軟體計算出古坑農場森林的

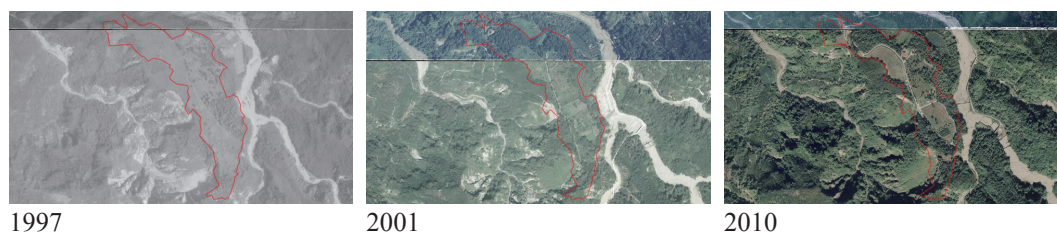
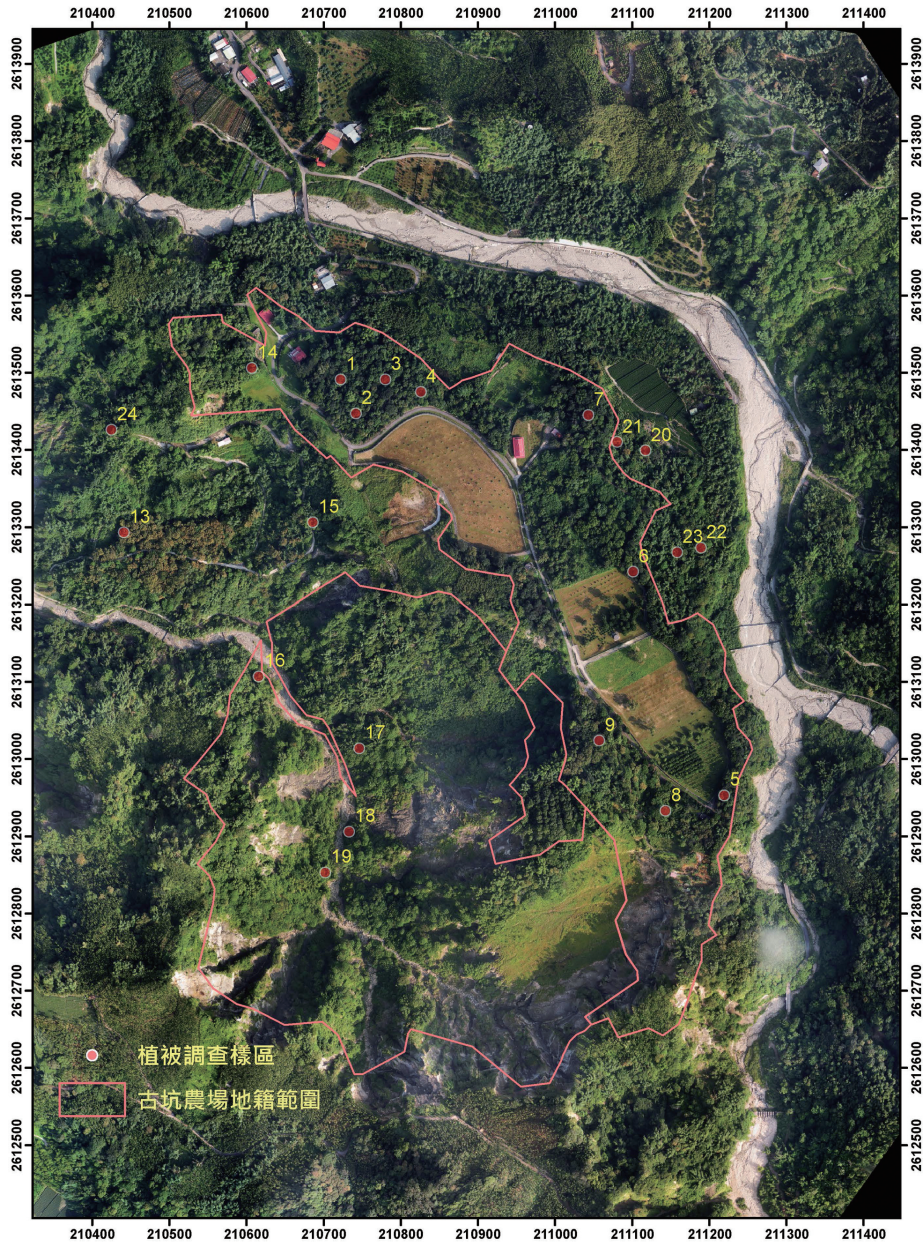


Fig. 1. Aerial photographs of Gukeng Farm in different periods.

農業試驗所雲林古坑農場



航攝日期：2013年10月22日

正射影像製作：林業試驗所

投影座標系統：TWD 97 (EPSG 3826)

Fig. 2. Locations of the study plots on an aerial photograph of Gukeng Farm taken with an unmanned aerial vehicle.

投影面積。農試所試驗地古坑農場現存的森林面積約30公頃，該土地原為墳墓，1986年墳墓遷遺後成為草地，之後在不同時期進行經濟樹種的造林，經由自然演替的力量，造林地下層已發育出不同演替階段的闊葉樹，提供研究植群演替一個很好的材料。本研究主要之目的是調查古坑農場不同林分的植物組成及結構，為建構低海拔森林生態系演替的不同階段，將森林生態系演替空間、時間、生物與非生物資訊加以整合，以獲得森林劣化後恢復的演替序列，作為研擬特定植被類型生態復育的策略之參考。

材料與方法

一、樣區設置與調查

本研究採取空間取代法(Pickett and Cadenasso 2005)，尋找古坑農場不同發育階段的森林，排列出此區域森林演替的過程。因此，在古坑農場的不同林分內，設置24個分散的20×20 m樣區(Fig. 2)，調查樣區內樹高超過1.5 m且胸高直徑(DBH)超過1 cm的所有樹木，記錄樹木名稱並測量其胸高直徑及估測樹木高度。本研究之植物學名是依據Flora of Taiwan (Huang et al. 1993~2003)。

(一)樣區環境因子觀測，主要是依Su (1987)，本研究環境因子的項目與評估方法如下：

1. 海拔高度(Altitude)：樣區的海拔高度直接使用衛星定位儀(Garmin GPSmsp C60SX)測量樣區的中心位置之測量值，採用TWD 97座標系統。
2. 坡度(Slope)：坡度即為樣區內坡面的傾斜度，直接使用坡度計之測量值，將坡度將之測量值轉換成級距資料，0~10°(1級)、11~20°(2級)、21~30°(3級)、31~40°(4)、41~50°(5級)、> 51°(6級)。
3. 坡向(Asspect)：坡向為樣區內坡面的方位，使用羅盤量測坡向，並依據Day和Monk (1974)將圓周分成16方位，以北半球溫帶地區而言，西南向(202.5°)最乾燥，東北向(22.5°)最

潮濕，可給予1 (最乾)至16 (最濕)，來表示相對水分指標值。

4. 地形位置(Topography)：指生育地之微地形狀況，將定性描述轉換成定量的評估，越靠近溪谷水分含量越高，反之越靠近稜線越乾燥。本研究將地形位置區分為(1)稜線；(2)上坡；(3)中坡；(4)下坡；(5)溪谷。
5. 水分合成指數(Synthetic)：依據Whittaker (1960)使用坡度、方位及地形位置求得水分合成指數，坡度以修正指數0~10°(5)、10~20°(4)、20~30°(3)、30~40°(2)、> 40°(1)來表示；方位及地形位置指數同上所述。

(二)樣區組成及結構因子觀測，本研究的評估項目及方法如下：

1. 種數(Species number)：計算每個樣區內樹木的數目。
2. 優勢樹木年齡(Age of dominant tree)：計算樣區中前10株優勢樹木年輪的平均值。選擇香楠、廣東油桐、大葉楠、白匏子、山黃麻、水同木、杜英、稜果榕、澀葉榕等9種樹木，分別砍伐1株優勢樹木，取距離地面0.3 m處的樹木圓盤來計算年輪的數目，以此推算其他優勢樹木的年齡。
3. 樹高(Tree height)：計算樣區中前10株優勢樹木高度的平均值。
4. 垂直結構(Vertical structure)：本研究依據樹木高度將森林的垂直結構分成0~5 m的灌木層(shrub layer)、5~10 m的次冠層(secondary canopy layer)、10~15 m的樹冠層(canopy layer)及15~20 m的突出樹層(emergent tree layer)，計算每個樣區樹木分布的層數。

二、統計與分析

樹木介量採用重要值指數(importance value index)計算(Mueller-Dombois and Ellenberg 1974)，重要值為一合成介量，即是相對密度與相對優勢度總和的平均值，以百分率表示，其計算公式為：

$$IVI (\text{重要值}) = Rdi\% (\text{相對密度}) + Rdoi\% (\text{相對優勢度}) ;$$

Rdi% (相對密度) = (某一樹種之株數/樣區中所有樹種株數之總和) × 100 ;

Rdoi% (相對優勢度) = (某一樹種之胸高斷面積/樣區中所有樹種胸高斷面積之總和) × 100 ;

算出各樹種之IVI值後，除以2轉換為100%基礎值，再依Gauch (1982)之八分制級值(octave scale)，將重要值轉換成0~9共十個級數，將樣區的樹種矩陣與樣區的環境因子矩陣，編輯成PC-ORD套裝軟體(McCune and Mefford 1999)的分析格式。

採用分布序列法中的降趨對應分析法(detranded correspondence analysis, DCA)，來分析植群在空間上的分布特性，植群之分類採用群團分析法(Cluster analysis, CA)，使用Sorensen相似性指數 $IS = 2c/(a+b)$ ，式中a為樣區A的物種數，b為樣區B的物種數，c為樣區A及樣區B共有的物種數，來比較樣區間彼此的相似程度，並使用Group Average (UPGMA)的連接方式，逐一將樣區聯結成樹狀圖(dendrogram)；並使用雙向列表比較法(Two-way indicator species analysis, TWINSpan)以二分法逐一將樣區切分成群，根據群團分析法及雙向列表比較法之分群結果，以列表比較法(Table comparison method)的原則(Braun-Blanquet 1965)，將樣區及物種排列成類似列表比較法的格式。植群型名稱之命名原則是採用特徵種-優勢種的方式，若特徵種剛好也是優勢種，則以此樹種名稱命名之。採用皮爾森相關係數(Pearson correlation coefficient)之計算公式，來測試樣區的樹木組成與環境因子、樣區組成及結構因子之相關程度，皮爾森相關係數的範圍在-1及+1之間，數值愈大代表相關程度愈強，正負符號則代表相關是正向或負向。

結果

一、樹木組成

在24個400 m²的樣區中，總共調查到1745株樹木，有71種維管束植物，分別屬於30科56屬。大戟科(11種)、桑科(10種)、樟科(8種)為主要的類群，扣除廣東油桐(*Aleurites montana*)、

三年桐(*Aleurites fordii*)、阿拉比卡咖啡(*Coffea arabica*)、印度紫檀(*Pterocarpus indicus*)、柚木(*Tectona grandis*)、白柏(*Sapium discolor*)、波羅蜜(*Artocarpus heterophyllus*)等7種外來樹木，古坑農場的森林組成以樟科楠木屬及桑科榕屬植物為優勢，屬於典型的台灣低海拔榕楠林帶的次生常綠闊葉林。

二、梯度分析

木本植物重要值的原始資料矩陣經降趨對應分析後，其中S24樣區為離群者(outlier)，將此樣區別除後重新分析，產生3個主要的變異軸，各軸的軸長(length of gradient)分別為4.28、1.92、0.80，單位為樹種轉換之平均標準偏差(SD)，固有值(Eigenvalue)分別為0.74、0.35與0.19，此3軸的變異量大小皆依次遞減，表示第一軸是影響植群分化最大的變異梯度，其次為第2軸及第3軸，茲將23個樣區的第1軸與第2軸之序列分數，標示在平面圖的位置(Fig. 3)，顯示有些樣區會呈現群團的現象。

三、植物社會分類與描述

群團分析法之樹狀圖如Fig. 4所示，選擇25%相似水準作為切分依據，將15個樣區分成4個群團，分別為群團1 (S1、S2、S3、S4、S5、S6、S7、S9、S14)、群團2 (S20、S21、S22、S23)、群團3 (S8、S12、S13、S15、S16、S17、S18、S19)、群團4 (S10、S11)。雙向指標種分析樣區的層級切分結果如Fig. 5所示，所切分出的4個樣區群團與群團分析法一致，再依列表比較法之相關集中原則，重新調整樣區及樹種之順序，導出植群分化之綜合表(Table 1)。將23個樣區的植群型劃分為：A.廣東油桐-香楠林型(*Aleurites montana*-*Machilus zuihoensis* forest type)、B.龍眼-白匏子(*Euphoria longana*-*Mallotus paniculatus* forest type)、C.山黃麻林型(*Trema orientalis* forest type)、D.水同木-稜果榕林型(*Ficus fistulosa*-*Ficus septica* forest type)、E.菲律賓饅頭果-澀葉榕林型(*Glochidion philippicum*-*Ficus irisana* forest type)。茲分別描述如下：

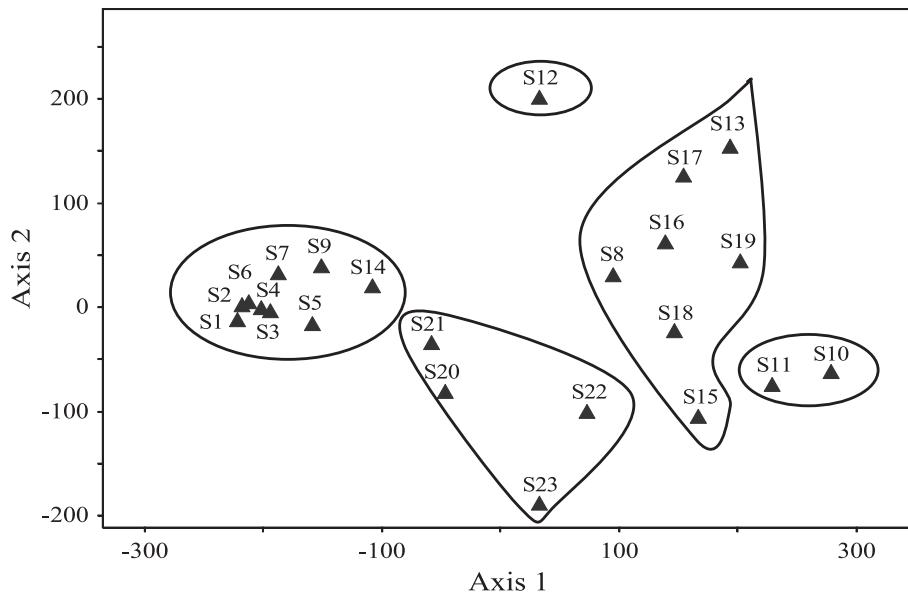


Fig. 3. Ordination of plots for the first 2 axes of the detrended correspondence analysis.

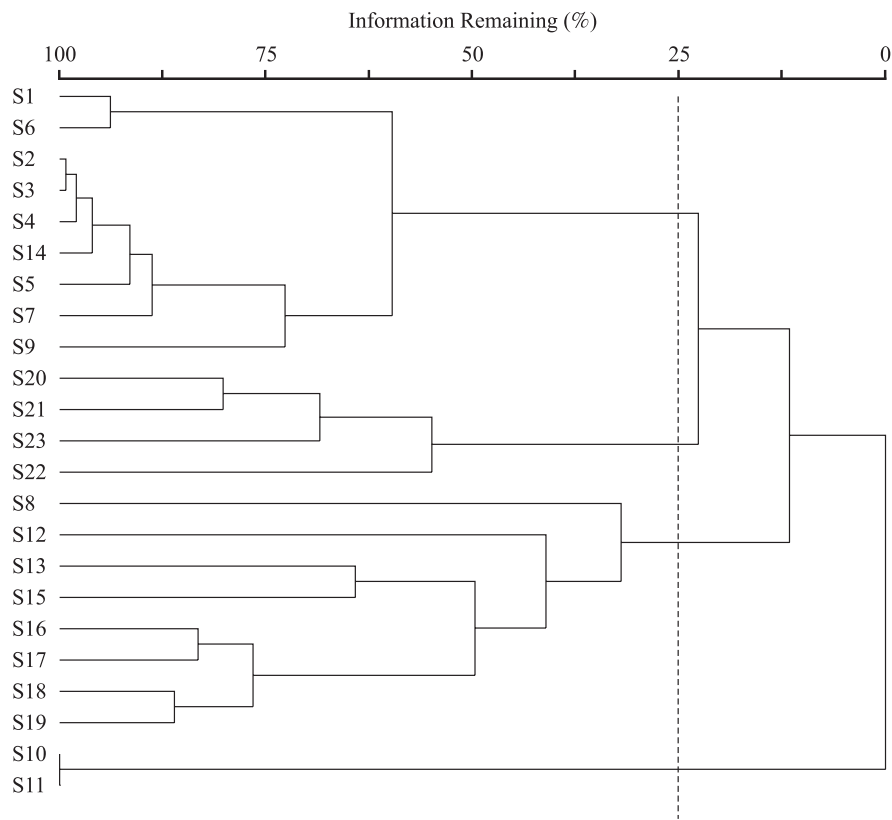


Fig. 4. Average-linkage dendrogram of the 23 plots cut with the 25% similarity threshold using an agglomerative cluster analysis.

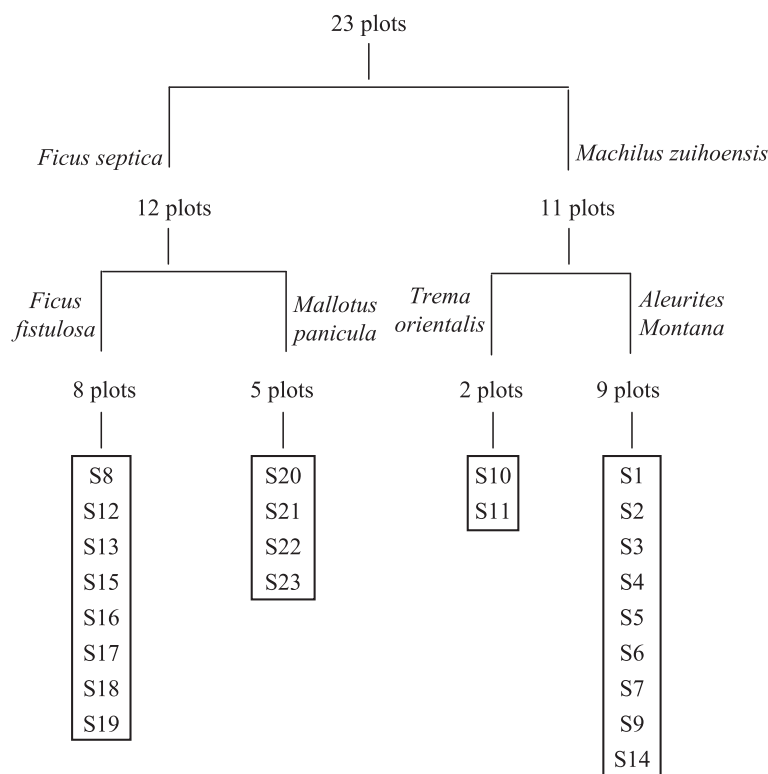


Fig. 5. Hierarchical divisive dendrogram of 15 plots using a two-way indicator species analysis (TWINSPAN).

A. 廣東油桐-香楠林型 (*Aleurites Montana*-*Machilus zuihoensis* forest type)

1. 樣區組成：此林型由S1、S2、S3、S4、S5、S6、S7、S9、S14等9個樣區組成。
2. 生育地及形相：主要分布於海拔317~435 m的稜線或上坡面，坡度3~22°。樹冠層平均高度為15 m，主要的樹木組成有香楠、廣東油桐，屬於常綠闊葉林。
3. 樹木組成：
 - (1) 特徵種：廣東油桐。
 - (2) 突出樹：香楠、廣東油桐。
 - (3) 樹冠層：香楠、廣東油桐、山黃麻、香思樹 (*Acacia confusa*)、白柏、杜英 (*Elaeocarpus sylvestris*)。
 - (4) 次冠層：香楠、廣東油桐、大香葉樹 (*Lindera megaphylla*)、錫蘭饅頭果 (*Glochidion zeylanicum*)、烏皮九芎 (*Styrax formosana*)、三刈葉 (*Melicope semecarpifolia*)、披針葉饅頭

果 (*Glochidion lanceolatum*)、大葉楠 (*Machilus japonica*)、額垂豆 (*Archidendron lucidum*)、鵝掌柴 (*Grammitis adspersa*)、厚殼樹 (*Ehretia acuminata*)、小梗木薑子 (*Litsea hypophaea*)、白匏子。

(5) 灌木層：香楠、大香葉樹、樹杞 (*Ardisia sieboldii*)、呂宋莢迷 (*Viburnum luzonicum*)、額垂豆、鵝掌柴、小梗木薑子、白匏子、九節木 (*Metapetrocomea peltata*)。

4. 註記：此林型為早期廣東油桐的造林地，經自然演替後的成熟林。

B. 龍眼-白匏子 (*Euphoria longana*-*Mallotus paniculatus* forest type)

1. 樣區組成：此林型由S20、S21、S22、S23等4個樣區所組成。
2. 生育地及形相：主要分布於海拔387~412 m的上坡面，坡度5~25°。樹冠層平均高度

Table 1. Synoptic table of forest types in the study area

Microtopography		Slope and ridge						Valley								
Forest types		A			B			C	D				E			
Successional series		Late			Middle			Early	Middle				Early			
Plots		S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	
Species		0	0	0	1	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	1
		2	3	4	4	5	7	1	6	9	0	1	2	3	0	1
		5	6	7	8	8	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aluerites fordii</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>Crateva adansonii</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Liquidambar formosana</i>		3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glochidion zeylanicum</i>		3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhus succedanea</i>		0	3	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cinnamomum osmophloeum</i>		0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coffea arabica</i>		0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cheirostylis tortilacinia</i>		0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Archidendron lucidum</i>		0	5	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helicia cochinchinensis</i>		0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Osmanthus matsumuranus</i>		0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neolitsea konishii</i>		0	3	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eurya chinensis</i>		0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Artocarpus heterophyllus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Metapetrocomea peltata</i>		5	4	3	3	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Melicope semecarpifolia</i>		4	4	4	0	5	0	6	0	2	0	3	0	0	0	0
<i>Styrax formosana</i>		3	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Viburnum luzonicum</i>		0	4	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elaeocarpus sylvestris</i>		5	0	4	0	4	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Citrus grandis</i>		0	0	0	0	4	3	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>Tectona grandis</i>		0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lindera communis</i>		0	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acacia confusa</i>		0	0	0	3	0	0	6	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Lindera megaphylla</i>		0	4	4	5	0	3	3	0	7	0	0	0	0	0	6
<i>Ardisia sieboldii</i>		4	4	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Aleurites montana</i>		7	6	6	6	6	7	8	8	0	0	6	0	0	0	0
<i>Litsea hypophaea</i>		4	4	4	4	4	5	4	6	1	2	0	2	3	0	4
<i>Machilus zuihoensis</i>		8	8	8	7	7	8	6	7	8	5	4	4	0	0	2
<i>Sapium discolor</i>		0	0	0	0	5	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Euphoria longana</i>		0	0	0	0	0	4	0	0	0	6	5	2	0	0	0
<i>Glochidion zeylanicum</i>		0	3	0	0	5	0	0	4	3	3	0	0	0	0	0
<i>Mallotus paniculatus</i>		5	6	6	6	5	0	5	5	5	9	8	8	8	3	6
<i>Grammitis adspersa</i>		5	5	5	5	5	3	5	3	5	0	0	2	6	0	0
<i>Machilus kusanoi</i>		0	0	4	6	0	6	0	4	3	3	0	2	0	0	0
<i>Celtis sinensis</i>		0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	4	2	0	0	0
<i>Trema orientalis</i>		0	0	0	0	5	0	0	0	0	5	0	6	0	9	9
<i>Macaranga tanarius</i>		0	0	0	4	3	0	0	0	0	0	5	4	6	0	5

con't

<i>Lagerstroemia subcostata</i>	3 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 0 0 0 0 3 0	3
<i>Ardisia cornudentata</i>	2 0 0 0 0 0 0 0 0	0 3 0 0	0 0	0 2 4 0 0 0 0	4
<i>Morus australis</i>	0 3 0 0 0 0 0 0 0	0 0 3 4	0 0	4 6 0 5 4 3 4	0
<i>Ficus septica</i>	0 0 0 4 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	7 7 8 7 8 8 0	4
<i>Ficus variegata</i>	0 0 0 4 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	6 4 5 0 0 7 0	0
<i>Ficus fistulosa</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 5 0	0 0	0 6 5 6 7 0 8	0
<i>Saurauia tristyla</i>	0 0 0 2 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 5 5 4 0 0 0	0
<i>Ficus irisana</i>	0 0 0 2 0 0 0 0 0	0 4 0 0	0 0	4 5 7 5 4 5 3	7
<i>Ehretia acuminata</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 7	0 0 0 0	0 0	0 0 0 0 0 0 6	0
<i>Turpinia formosan</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 2	0 4 0 0	0 0	0 2 0 0 0 0 0	5
<i>Glochidion philippicum</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	2 0 0 0	0 0	0 0 1 2 0 0 0	5
<i>Dendrocnide meyeniana</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 6 0 0	0 0	4 0 0 0 0 0 0	0
<i>Glycosmis citrifolia</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 3	0 0	0 0 0 0 0 0 0	2
<i>Clerodendrum kaempferi</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 2	0 0 0 0 0 0 0	0
<i>Rhus javanic</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 7 0	0 0	0 0 0 0 0 0 0	0
<i>Pisonia grandis</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 6 0	0 0	0 0 0 4 0 0 0	0
<i>Maesa peralaria</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 3 0 4	0 0	3 0 0 2 0 1 0	0
<i>Broussonetia papyrifera</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 7	0 0	7 0 0 5 0 0 0	0
<i>Ficus erecta</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 2 1 1 3 0 3	0
<i>Callicarpa formosana</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 3 0	0 0	0 2 0 3 0 0 0	0
<i>Hibiscus taiwanensis</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	3 5 0 0 4 0 0	0
<i>Leea guineensis</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	4 0 3 0 3 0 0	2
<i>Eriobotrya deflexa</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 2 0 0 0 0 0	0
<i>Ardisia quinquegona</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 0 0 1 0 0 0	0
<i>Phoebe formosana</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 0 0 4 0 0 0	0
<i>Bischofia javanica</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 0 0 2 0 1 0	0
<i>Pterocarpus indicus</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 0 0 0 0 7 0	0
<i>Gardenia jasminoides</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 0 0 0 0 0 0	3
<i>Glochidion rubrum</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 0 0 0 0 0 0	3
<i>Ilex asprella</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0	0 0	0 0 0 0 0 0 0	3

為10 m，主要的樹木組成有白匏子、山黃麻、血桐(*Macaranga tanarius*)，屬於常綠闊葉林。

3. 樹木組成：

(1)特徵種：龍眼。

(2)樹冠層：白匏子、山黃麻、血桐。

(3)次冠層：白匏子、羅氏鹽膚木(*Rhus javanica*)、鵝不踏(*Pisonia grandis*)、構樹(*Broussonetia papyrifera*)、龍眼。

(4)灌木層：白匏子、羅氏鹽膚木、鵝不踏、構樹、龍眼、香楠、台灣山桂花、大葉楠

(*Machilus japonica*)、玉山紫金牛(*Ardisia cornudentata*)、水同木(*Ficus fistulosa*)、小梗木薑子。

4. 註記：此林型為天然次生林，雖然樹冠層都由陽性的先驅樹種所組成，但灌木層已有具耐陰性的香楠及大葉楠樹種。

C. 山黃麻林型(*Trema orientalis* forest type)

1. 樣區組成：此林型由S10、S11等2個樣區所組成。

2. 生育地及形相：主要分布於海拔389~392 m的平緩坡面，坡度為3°。樹冠層平均高

度為7 m，主要的樹木為山黃麻，屬於常綠闊葉林。

3. 樹木組成：

(1)特徵種：山黃麻。

(2)樹冠層：山黃麻、白匏子、血桐。

(3)灌木層：山黃麻、白匏子、血桐、相思樹(*Acacia confusa*)、白柏、龍船花(*Clerodendrum kaempferi*)。

4. 註記：此林型屬於演替初期的森林，組成結構相當簡單。

D. 水同木-稜果榕林型(*Ficus fistulosa*-*Ficus septica* forest type)

1. 樣區組成：此林型由S8、S13、S15、S16、S17、S18、S19等7個樣區所組成。

2. 生育地及形相：主要分布於海拔312~432 m的溪谷或坡面，坡度5~25°。樹冠層平均高度為12 m，主要的樹木組成有大葉楠、澀葉榕(*Ficus irisanana*)、稜果榕、幹花榕(*Ficus variegata*)、印度紫檀(*Pterocarpus indicus*)，屬於常綠闊葉林。

3. 樹木組成：

(1)特徵種：水同木。

(2)突出樹：山黃麻。

(3)樹冠層：大葉楠、澀葉榕、稜果榕、幹花榕、印度紫檀。

(4)次冠層：稜果榕、水同木、大香葉樹、台灣雅楠(*Phoebe formosana*)、澀葉榕、幹花榕。

(5)灌木層：水同木、鵝掌柴、澀葉榕、幹花榕、水冬瓜(*Saurauia tristyla*)、小葉桑(*Morus australis*)、火筒樹(*Leea guineensis*)。

4. 註記：此林型屬於台灣低海拔溪谷型的榕楠林。

E. 菲律賓饅頭果-澀葉榕林型(*Glochidion philippicum*-*Ficus irisanana* forest type)

1. 樣區組成：此林型由S12單一様區所組成。

2. 生育地及形相：主要分布於海拔327 m的溪谷，坡度為30°。樹冠層平均高度為12 m，主要的樹木組成有澀葉榕、鵝掌柴、大葉楠、菲律賓饅頭果、朴樹，屬於常綠闊葉林。

3. 樹木組成：

(1)特徵種：菲律賓饅頭果。

(2)樹冠層：澀葉榕、鵝掌柴、大葉楠、菲律賓饅頭果、朴樹。

(3)次冠層：澀葉榕、鵝掌柴、大葉楠、菲律賓饅頭果、山香園(*Turpinia formosana*)、九芎(*Lagerstroemia subcostata*)。

(4)灌木層：澀葉榕、鵝掌柴、山香園、燈檉花(*Ilex asprella*)、樹杞(*Ardisia sieboldii*)。

4. 註記：殘存的小面積天然林。

四、植物社會與環境因子的關係

採用皮爾森相關係數來測試樣區的樹木組成與環境因子、樣區組成及結構因子之相關程度，計算結果如Table 2所示，可知本研究地區之植群型與樹種的空間分布，主要的變異梯度(第1軸)與樹高、層數及優勢樹木年齡之相關程度最高，皮爾森相關係數分別為-0.787、-0.584、-0.577。此3項因子對植群分化之影響最大，然而實際的影響因子則是演替時間。第2軸所顯示的植群變異，則與地形位置及水分指數有相關，皮爾森相關係數分別為0.507、0.464，此2項因子是以樣區的微地形、方位、坡度所轉換之評估值，實際上則是在顯示生育地的水分含量，所以植群型之分化主要是受到水分梯度之影響。

討論

一、植物社會的組成與結構

林分(stand)的歷史會影響森林的組成與結構(White and Pickett 1985, White and Jentsch 2001, Peters et al. 2011)。古坑農場現存的森林組成與結構亦是受到土地利用歷史的影響，在1986年以前整個農場為墳墓地，每年的清明節，當地的居民都會進行掃墓祭拜的儀式，清除組先墓園的雜草樹木，所以大部分面積皆為草地。待1986年墳墓遷移之後，部分面積進行造林，部分面積做為熱帶果樹的栽植試驗地，部分廢棄的草地經不同演替時間逐漸發育成現今的森林(廣東油桐-香楠林型、龍眼-白

Table 2. Pearson correlations between environmental variables and the three axes of the detrended correspondence analysis ordination

Factor	Variant axes		
	First axis	Second axis	Third axis
Elevation	-0.270	-0.246	0.170
Slope	0.297	0.380	0.222
Aspect	0.494	0.491	-0.271
Topography	0.463	0.507**	-0.136
Synthetic moisture index	0.447*	0.464*	-0.311
Age of the dominant tree	-0.577**	0.523	-0.271
No. of species	-0.308	0.350	0.043
Vertical structure	-0.584**	0.232	-0.152
Tree height	-0.787**	0.196	-0.245

* Significant at the $p < 0.05$ level, ** significant at the $p < 0.01$ level.

匏子林型、山黃麻林型、水同木-稜果榕林型及菲律賓饅頭果-澀葉榕林型)。由此可見，人類的干擾明顯會影響植物社會的組成及結構，O'Neill (2001)指出人類是影響環境及生態系結構的關鍵種，所以未來古坑農場森林生態系經營必須將人類的因素納入考量。

二、演替階段與模式

Guisan and Zimmermann (2000)依照環境影響植物生長的層級，將環境變數區分為間接變數(indirect variables)、直接變數(direct variables)以及資源變數(resource variables)。而間接變數將間接影響到直接變數與資源變數，資源變數將直接反應於植物生長與分布狀況。本研究中的坡度因子為直接變數；海拔高度、方位、地形位置、水分指數為間接變數，其中海拔高度可轉換成溫度，方位、地形位置、水分指數皆轉換成水分；樣區的優勢樹木年齡、種數、層數及樹高為資源變數。本研究使用皮爾森相關係數來測試樣區的環境變數與資源變數之間的相關程度，結果顯示DCA的第1軸與樣區的優勢樹木年齡、層數及樹高因子呈顯著負相關，此3項因子皆與林分演替的時間有關，表示本研究的5種林型主要是沿著演替的時間序列梯度排列。DCA的第2軸則與地形位置及水分指數因子呈顯著正相關，表示本研究的5種林型分化是受到水分梯度的影響。因此，本研究將

演替序列區分為3個演替階段：早期演替階段、中期演替階段、後期演替階段，以及2條演替途徑，分別為乾燥環境的稜線序列，其途徑從山黃麻林型到龍眼-白匏子林型再到廣東油桐-香楠林型；另一條演替途徑是潮濕環境的溪谷序列，其途徑從山黃麻林型到水同木-稜果榕林型再到菲律賓饅頭果-澀葉榕林型。與Li (1997)在台灣西北區楠櫛林帶之森林植物社會演替之研究結果相似。

本研究的演替模式類型符合接替植相演替路徑，即Clements (1928)的初始演替、Egler (1954)的接替植相演替、Horn (1981)的義務性演替、Connell and Slatyer (1977)的促進演替模式、Whittaker and Levin (1977)的取代演替。早期演替階段的山黃麻林型僅由山黃麻、白匏子、血桐等陽性的先驅樹種所建立，並成為森林的優勢樹種，類似Oliver (1981)的林分起始期，其組成物種相當簡單且林分結構層次不明顯。中期演替階段的龍眼-白匏子林型及水同木-稜果榕林型，類似Oliver (1981)的林分排除期，雖然陽性樹種持續生長，形成較鬱閉的樹冠層，但會有競爭天然疏伐的現象，下層陽性的苗木皆遭到排除，且有少數的耐陰性樹苗出現。後期演替階段的廣東油桐-香楠林型及菲律賓饅頭果-澀葉榕林型，則類似Oliver (1981)的林下再現期，上層陽性樹因競爭而大部分死亡，耐陰性的樹木逐漸成為樹冠層的優勢木，

下層耐陰性樹苗木大量出現，成為異齡林的結構。

結論

本研究於2013年期間，在農業試驗所古坑農場進行植群演替之研究，結果顯示影響古坑農場內植群分化之主要因子為演替時間和水分梯度。依據此兩項因子來推測區內5種林型之演替階段及途徑，可區分為3個演替階段：早期演替階段、中期演替階段、後期演替階段，以及2條演替途徑，一條是乾燥環境的稜線序列，其途徑從山黃麻林型到龍眼-白匏子林型再到廣東油桐-香楠林型；另一條演替途徑是潮濕環境的溪谷序列，其途徑從山黃麻林型到水同木-稜果榕林型再到菲律賓饅頭果-澀葉榕林型。

致謝

感謝林業試驗所六龜研究中心施欣慧、林怡君、黃文政、羅榮裕、謝招治等人協助野外調查工作，農業試驗所總所及嘉義分所農業長期生態研究團隊之行政支援，特此一並致謝。

引用文獻

- Braun-Blanquet J. 1965.** Plant sociology: the study of plant communities. Fuller GD, Conrad HS, translators, revisers, and editors. New York and London: McGraw-Hill. p 439.
- Clements FE. 1928.** Plant succession and indicators. New York: HW Wilson. p 453.
- Connell JH, Slatyer RO. 1977.** Mechanisms of succession in natural communities and their roles in community stability and organization. *Am Nat* 111:1119-44.
- Egler FE. 1954.** Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition. A factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-7.
- Gauch HG. 1982.** Multivariate analysis in community ecology. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. p 298.
- Guisan A, Zimmermann NE. 2000.** Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Model* 135:147-86.
- Horn HS. 1981.** Some cause of variety in patterns of secondary succession. In: West DC, Shugart HH, Botkin DB, editors. *Forest succession: concepts and application*. Berlin: Springer-Verlag. p 24-35.
- Huang TC (editor). 1993~2000.** Flora of Taiwan, 2nd ed. Vols. 1-5. Taipei, Taiwan: Editorial Committee, Department of Botany, National Taiwan Univ.
- Korb JE, Ranker TA. 2001.** Changes in stand composition and structure between 1981 and 1996 in four front range plant communities in Colorado. *Plant Ecol* 157:1-11.
- Li CF. 1997.** Vegetation succession of the *Machilus-Castanopsis* zone in the northwestern region of Taiwan [thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. p 102.
- Loosmore NB, Ford ED. 2006.** Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. *Ecology* 87(8):1925-31.
- Manabe TN, Nishimura M, Yamamoto S. 2000.** Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecol* 151:181-97.
- McCune B, Cottam G. 1985.** The successional status of a southern Wisconsin oak woods. *Ecology* 38:29-37.
- McCune B, Mefford MJ. 1999.** PC-ORD: multivariate analysis of ecological data. Vers. 4. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974.** Aims and methods of vegetation ecology. New York: J Wiley. p 547.
- Oliver CD. 1981.** Forest development in North America following major disturbance. *For Ecol Manage* 3:153-68.
- O'Neill RV. 2001.** Is it time to bury the eco-

system concept? Ecology 82:3275-84.

Peters DPC, Lugo AE, Chapin FS. 2011. Cross-system comparisons elucidate disturbance complexities and generalities. Ecosphere 2:part 81.

Pickett STA, Cadenasso ML. 2005. Vegetation dynamics In: van der Marrel E, editor. Vegetation ecology. Oxford, UK: Blackwell. p 172-98.

Pickett STA, Cadenasso ML, Meiners SJ. 2013. Vegetation dynamic. In: van der Maarel E, Franklin J, editors. Vegetation ecology. Hoboken, NJ: J Wiley. p 107.

Su HJ. 1987. Forest habitat factors and their quantitative assessment. Q J Chin For 20:1-14.

Tanouchi H, Yamamoto S. 1995. Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district,

southwestern Japan. Vegetatio 117:51-60.
White PS, Jentsch A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. Progr Bot 62:399-449.

White PS, Pickett STA. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett STA, White PS, editors. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando, CA: Academic Press. p 3-13.

Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountain, Oregon and California. Ecol Monogr 30:279-338.

Whittaker RH, Levin SA. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. Theor Populat Biol 12:117-39.

Zhu JJ, Liu SR. 2007. Conception of secondary forest and its relation to ecological disturbance degree. Chin J Ecol 26:1085-93.