

不同耐陰性樹種之遺傳特性及在森林更新之應用

文/圖 郭幸榮 ■ 國立台灣大學森林環境暨資源學系名譽教授(通訊作者)
楊正釗 ■ 行政院農業委員會林業試驗所副研究員

傳統的森林經營係以木材永續生產為目標，育林人員根據營林目標以及考量育林技術難易度和經濟收益，以採用皆伐作業並於短期間內人工建造高密度同齡純林為最普遍，並訂定疏伐作業及短輪伐期作為配套。二次世界大戰後，不論緣於聯合國糧農組織(FAO)之協助或經濟發展之驅動，有眾多國家以經濟思維來主導林業政策及擴大造林投資，因此，巴西、智利、紐西蘭、英國、東南亞、南非、印度、中國等國家人工林面積增加的速度比戰前更快。根據FAO的統計，至2005年，全世界以木材生產為目標的人工林已達約1億1千萬ha，預期到2030年以前還會持續增加。

緣於森林學、生態學及環境科學等之進展，在1980年代，有識之士對以生產木材為目標而建造大面積純林的模式已有所質疑，已工業化國家乃積極謀思森林經營之改革方案，以

提升森林在木材生產以外的功能。1992年，聯合國在里約熱內盧召開以環境及發展為主題之會議，隨後的赫爾辛基及蒙特婁公約則進一步確立了森林永續經營的準則及評估的指標。自此，傳統的木材永續生產乃轉移為森林生態系多目標永續經營，兼顧生態保育、水土維護、木材生產、減碳及社會經濟等功能。為落實新定調的營林目標，育林知識與技術在1995年之後也有劃時代的進展，比前期更重視以生態學理當作育林策略及實務工作之基礎，來操控森林生態系之樹種組成和冠層之垂直結構，誘導同齡純林朝向天然林之複雜性狀發育，而且將各異質性森林生態系作地景配置，傳統育林乃發展為自然導向育林或稱生態育林。

在新的育林趨勢下，影響育林成果的最基本因素仍為樹種篩選。森林更新的樹種必須滿足經營目標，育林作業則要創造適宜目標樹種

生長的微環境條件，以及適時的撫育及保健作業，使森林維持健康活力狀態，方能落實「適地適種」之原則以達成預期目標。因此，評估目標樹種的生態習性乃為育林作業的首要工作。緣於篇幅之限制，本文僅以樹種的耐陰性為題，論述各具有之遺傳特性、在森林動態中所扮演的角色及森林更新時之應用，供林業人員參考，也請指正。

一、種實生產

至目前為止，種子苗仍然為森林更新的最主要材料。非耐陰種(Shade-intolerant Species)，或稱需光種(Light-demanding Species)生長較快速，結實年齡通常較生長緩慢的耐陰種(Shade-tolerant Species)為早。至於結實量的變化，需光種通常能生產大量的小粒種子，且豐歉年不明顯，或豐年間隔年數短，每2-3年即可出現一次豐年。耐陰種的種子通常體型較大，種子產量較少，產量在年度間變化大，即有明顯的豐歉年，大致為豐年之後緊接著為歉年，豐年的間隔年數也較長，如絕大多數殼斗科樹種即有此種趨勢，生產大粒而量少的種子，而且有明顯的豐歉年(圖1)。

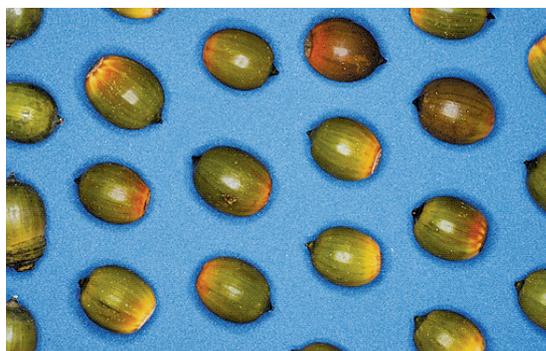


圖1 殼斗科樹種生產大粒而量少的種子，豐歉年現象明顯。圖為青剛櫟種子。

結實量在年度間的變化影響育林作業甚巨，諸如種子採集及儲存、育苗、天然下種更新等作業必須依豐歉年來規劃施行以確保達成預期目標。在生態意義方面，小粒種子因量多而且沒有明顯的豐歉年，有利於拓殖分布的範圍。大粒種子是動物尤其是齧齒類的優質食物源，在結實量為常態的年度，可提供足夠的食物以維持動物族群的大小；豐年時雖會促進族群的增大，惟尚有餘裕種子以繁衍後代；在歉年，則因食物短缺而淘汰病、弱個體以維護取食動物族群的健康(圖2)。

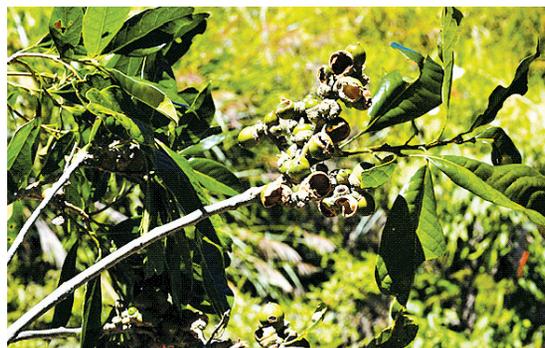


圖2 三斗石櫟種子易遭野生動物取食，然在豐年時會有部分留存以繁衍後代。

二、種子形態及傳播

在樹種間，種子大小及質量的變化幅度相當大。變化的趨勢大致隨著樹種耐陰性的增強而增加，但也有例外者，如紅檜及台灣扁柏的屬性為中度耐陰種，卻生產粒小而質輕的種子(圖3)；反之，無患子及千年桐為需光性樹種，二者皆生產大粒種子。

小粒種子不僅質輕而且種皮粗糙、皺摺或具有翅，以利風傳播而遠離母樹的遮陰範圍，也有機會飛進鄰近的鬱閉林內。相對的，大粒種子如殼斗科樹種的櫟實因貯存大量養分而質



圖3 紅檜種子長度僅約2.5mm，以細小質輕且具翅的特性而能傳播至遠方。圖左為紅檜毬果。

重，致掉落在母樹的近距離範圍內，受母樹的遮蔭，必須靠種子內容物的香氣來吸引動物的取食及搬運才有機會遠離母樹。肉質果如樟科樹種、楊梅、榕類等的種實具有鮮豔的顏色或表皮披覆可反光的蠟質層，藉以誘引鳥類啄食(圖4)，在種皮經磨損、消化但種仁沒被傷害的情況下散布至更遠的新棲地。



圖4 恆春楊梅果實成熟時呈鮮紅色~暗紫色，因鳥獸喜食而獲得傳播拓殖機會。

三、土壤種子庫

散布在土壤表面而被枯枝落葉所覆蓋的大粒種子，由於發芽並不需要光照，致在溫度、水分及其他微環境條件適宜時發芽成苗。至於需光性樹種之小粒種子，光照則為誘導發芽的因子，飛入鬱閉冠層下的種子因為缺乏光照的

刺激而無法發芽。因此，冠層鬱閉的森林常構成需光性樹種拓殖的障礙，尤其是由耐陰樹種組成的鬱閉林，因地表光度極為柔弱，抑制的程度更強。

散布在鬱閉林內而未發芽的種子，在各種環境因素或動物活動而鬆動土壤表面或腐植層後，會有機會埋入其中，或被新掉落的枯枝落葉所覆蓋，尤以小粒種子的機會較大，而且因為不具有香氣而降低被動物取食的機會。埋藏的種子除非土壤很乾燥，否則會吸水而呈澎潤狀態。業已澎潤的種子若具有自行修補細胞膜受傷害的能力，則可宿存較長的期間而成為土壤種子庫(Soil Seed Bank)的組成樹種。至於相思樹、銀合歡等豆科樹種的硬粒種子則因種皮阻礙吸水也有機會成為土壤種子庫(圖5)，惟這2類型種子宿存期的長短尚要看是否受到真菌、細菌的傷害而定。當冠層受到人為或天然因素干擾而有足夠的光照到達地表後，埋藏在淺層土壤之已澎潤種子，因光的刺激而且其他微環境條件也適宜下即會發芽。此種光刺激機制具有重大的生態意義，可避免小粒種子在冠層下光度已微弱至不適宜幼苗生長時發芽，也可避免埋藏在土壤深層或厚的枯枝落葉下的小粒種子之發芽，因其貯存的養分少，小苗在上挺穿越土層或枯枝落葉層之前會因能量已耗盡而死亡。



圖5 相思樹種子成熟時若環境持續乾燥則不會發芽，而成為土壤種子庫一員。

形成土壤種子庫的樹種雖然其遺傳特性為種子幾乎都具有休眠性，但在光刺激之前，因吸水膨潤而生理活化，致大多已解除休眠，光只是扮演誘發種子發芽程序的進行，而非供解除休眠之需。因此，種子持續維持休眠狀態不是構成土壤種子庫的必要也不是充分條件。另外，土壤溫度的變化也會改變埋藏種子的生理狀態，對某些樹種的發芽具有替代光刺激的可能，致埋藏在2cm以下的種子雖然所接受的光度已不足，但當土壤溫度升高至30°C以上且變化幅度大時會誘導種子發芽，如山胡椒及台灣檫樹可能有高溫促進發芽的反應。

緣於小粒種子有較多機會埋入土壤中以組成土壤種子庫，因而與天然林的冠層主要組成樹種多為耐陰種有所不同。當老齡林或天然林施行皆伐或受到環境因子的嚴重創傷之後，新的大面積開放空間主要由需光性種子發芽佔據，且啟動植群二次演替(Secondary Succession)，因此，若期盼由土壤種子庫重建的新林分其組成樹種與原林分的樹種相類似乃為不可能達成之任務。

存在土壤表層的種子，縱使為光誘導發芽的類型，光度仍須在適宜的範圍才能順利發芽，過強的光照可能反而抑制發芽。光度過強的抑制機制有其生態意義，強光照會導致土壤溫度急劇上升，土壤水分因而快速蒸發而陷於過度乾燥狀態，剛發芽的柔弱小苗在此種微環境下將會因吸水不足而受熱害甚或死亡。在育苗作業方面，種子在播種之後先覆蓋薄層的土壤或保濕介質再架設蔭棚，不僅可維持適宜種子發芽的微環境條件，也可避免小苗受到熱害，惟小粒種子覆土厚度不宜超過1cm，以避免受光量不足而不發芽，

或導致剛發芽小苗無法穿越土層而死亡。在天然更新方面，人為鬆動表土以提高種子埋入土壤中的機會及改善發芽所需的微環境條件乃合乎學理的作業，國內外的實際案例也證實會提高新林建造成功的機會。

四、幼苗生長及苗木庫

大粒種子不僅可在缺乏光照的環境下發芽，而且養分的貯藏量較多，致發芽初期的幼苗生長較為迅速，而且所具有的能量可突出較深厚的土壤或枯枝落葉層，對病蟲害的抵抗能力也較強，故成苗率通常較高，此機制可平衡種子生產量較少的劣勢。相對的，小粒種子的優勢為子葉在種子發芽出土時即轉變為綠色，在光照強度可誘導發芽的微環境下可立即進行光合作用，短期內即生長真葉，隨後有較強的光合作用能力而提升生長速率，致經過半年至1年生長期之後，苗木大小即可能與大粒種子的苗木沒有明顯差距，甚或超越之。小粒種子苗的另一利基為根系可迅速生長伸入較深層的土壤中，以提高吸水能力，而逃避強光照引起的乾燥傷害，對其他逆境的抵抗能力也較強。

需光性樹種雖具有較強的光合作用能力之優勢，但也有較高的光補償點之劣勢，在受冠層遮蔭的環境下，因入射光量不足致淨光合作用微弱，無法滿足長期生存的需求而枯死。因此，冠層必須有孔隙使林內的相對光度提升到40%以上，需光性樹種才得以生存，60%以上時才會生長良好。相對的，耐陰樹種的優勢為光補償點較低，冠層下的相對光度在10%左右時即可長期生存，而構成苗木庫(Seedling Bank)或稱前生樹(Advance Regeneration)，俟冠層因

人為或天然因素的干擾、破裂，入射光增加而提升相對光度至30%-40%後，即可獲得快速的生長而抵達冠層。光度調控光合作用速率的機制及不同耐陰性樹種間適應光度變化能力的差異，在育林實務方面，可藉各樹種種子的大小作為指標來預測其幼苗是否可在冠層下生長良好，但也有例外者，非一體適用。在生態意義方面，苗木究竟可在光照充足下生長良好或在冠層遮蔭下長期生存而形成苗木庫，乃緣於樹種間耐陰性的遺傳差異，故同一樹種苗木無法兼具這2種特性。

五、森林孔隙動態

天然林冠層的優勢林木通常屬於生長較緩慢的中度至耐陰性樹種，但有些林分則有群狀或較大面積的塊狀中度需光性至需光性樹種鑲嵌其間。天然林間冠層垂直結構及樹種組成的異質性係緣於二種主要因素所造成，一為森林發育過程其組成樹種壽命之長短，二為受氣象因子干擾的頻度及強度。林內若存有需光性樹種，因其壽命通常較短，枯死後所留下的小孔隙已不適其種子發芽及苗木生長，這些小孔隙將被耐陰種之前生樹所填補，這是在演替後期的天然林常不見需光性樹種存在的主要原因。

在氣象因素如強風干擾但不嚴重的情況下，冠層的耐陰種林木因木材的密度較高，抵抗力較強，致枯死率較低，惟枝條仍可能折斷。冠層林木因枝折或單株倒伏所創造的小孔隙會誘發周邊林木的枝條生長、擴張而佔據，也有機會由耐陰種的前生樹加速生長所填補。若為嚴重程度的干擾，使群集或大面積林木受害，所創造的大型開放空間將會有強烈的直射光以誘發需光性樹

種種子庫的發芽，也可能使某些中度耐陰性樹種共伴發生而構成新的林分，啟動植群的二次演替。因此，在天然林內，可藉需光性樹種的年齡結構及鑲嵌樣式來評估災害性因子傷害的時間及強度。在育林學，不論是小孔隙由前生樹所填補或大面積的森林天然重建，皆稱為天然更新(Natural Regeneration)，也用以評估森林受到不同程度傷害後其原有樹種的復建潛力，稱為森林彈性(Forest Resiliency)，作為是否需要人工栽植苗木以補強天然更新之不足或建立目標樹種林分之依據。

在生態學方面，無論是氣象因素或生物因素的干擾所創造的各種大小空間，如果其微環境條件如光、溫度、溼度等受到周邊林木所影響或調控，稱為孔隙(Gap)。探討森林內孔隙在創造之後的植群生長、競爭及建立過程所呈現的變動樣式，稱為孔隙動態(Gap Dynamic)。在小孔隙，入射光因受周邊林木冠層的截留而缺乏直射光，只有較柔弱的穿越光及散射光，光質(紅光/紅外光的比值)也降低、劣化。當干擾因素較強而導致群集的林木受到傷害，冠層破裂擴大，則接受直射光照之中心區與受冠層截光影響之邊緣區間光度會有明顯的差異，其他微環境因子的變化也因不同。另外，在北半球的孔隙，北緣區在春、秋二季因太陽軌道南移而有直射光的機會，但南緣區則整年缺乏直射光，此種變化樣式隨著緯度的增加而愈為明顯。由於孔隙大小、形狀的變化以及緯度高低和地形的效應，使孔隙內的不同小區塊間會具有不同的微環境條件，而適合不同耐陰性樹種在同一孔隙內生長及競爭，即小區塊具有篩選樹種的效果。當孔隙直徑擴大至周邊冠層高度的1.5倍左右時(若冠層高度為20m，則孔隙直

徑約30m)，受到光直射的中心區會擴大，孔隙內能量增多，但周邊的林木冠層卻會阻擋空氣的水平流動，致在白天有出現極端高溫、夜晚因輻射散熱而結霜的可能性。如果孔隙再擴大至冠層高度的2倍以上時，稱為塊狀空間(Patch)，其邊緣冠層的影響已相對減少，水平氣流較順暢，出現極端高或低溫的機會反而下降，微環境條件的變化已近似森林被嚴重破壞如火災或皆伐後的開闊地，森林的重建已利於需光性樹種。在育林作業方面，可模仿孔隙大小所導致的微環境變化及其植群的動態樣式，規劃不同的森林更新作業法，創造適宜不同耐陰性樹種生長及建造的微環境條件，以控制新林分的樹種組成。

六、同齡林之建造

同齡林(Even-aged Stand)為傳統以生產木材為目標而建立的林分結構，主要由皆伐作業伐採天然林或達輪伐期的人工林，在短期內以天然下種或人工栽植苗木方式重建同齡級林分(林木年齡差距小於輪伐期的1/5)。本法技術簡單，可生產大小相近的木材，為過去所普遍採用的更新法，我國至目前為止也模仿施行。本法的伐木跡地暴露在全光下，適宜需光性樹種的種子發芽、苗木生長及林分建造，目前主要用於短輪伐期(5-30年)之紙漿、工業及能源用材林之更新及需光性樹種之保育。皆伐更新法若用於耐陰樹種之建造，在初期因苗木生長較緩慢、對雜草競爭能力較弱，需提高刈草頻度，刈草年數需延長至5-6年或更長。苗木因受各種逆境為害的機會也較大，成活率通常較低而行補植，否則會被需光性闊葉樹種所侵入、壓抑。我國過去所建造之柳杉、檜木等耐陰樹種

林分即採行密集且多年的刈草、除蔓作業，也行補植，然仍有一些林分被需光性雜草或非目標闊葉樹種所侵入，而發育成為不完全鬱閉林相，嚴重者因立木度太低致影響木材生產目標而歸為造林失敗。但從物種的多樣性而言，這些侵入的植種卻獲得重建的機會，林分結構因而複雜化，各森林功能反而較為平衡。

皆伐更新法最受訾議者為在林分更新初期林地缺乏林木之覆蓋保護，表土易被豪雨沖蝕流失，不被當地居民及社會大眾所接受。森林冠層下所建構的棲地也在更新期完全消失，對棲息的動、植物有毀滅性的傷害。因此，通常認為同齡純林的模式並不符合多目標永續經營，必須予以改善。森林經營已發展國家乃藉縮小更新面積、延長輪伐期、建造2樹種以上尤其是針、闊葉樹種混生林及採行系列性的疏伐等策略來緩和和大面積皆伐的缺失。

小面積皆伐對環境衝擊的程度確實較小，因此，在表土沖蝕潛在風險較高的坡地，宜將更新林分劃分成多個小區，各小區面積縮小至0.5-2ha，全林分分成2-3次完成伐採更新，惟仍以建造同齡林為目標。小區內的光環境大致已可達到保育或建造需光性樹種如檉木、台灣二葉松等林分的需求。若擬建造殼斗科或其他科屬中的中度耐陰性樹種，可將面積再縮小至0.5ha以下，以避免林地大面積暴露。

長輪伐期主要用以生產大徑的優質木材以供建築及家具用途，為適宜高價值木材生產的模式。長輪伐期也減少對林地干擾的頻度，對環境及生物保育皆較友善。森林經營已發展的國家已多將輪伐期予以延長，如德國及芬蘭將皆伐更新法所建造的雲杉林分之輪伐期延長為

90-100年；美國華盛頓州的花旗松林之輪伐期訂為60年；日本柳杉及扁柏輪伐期也已修改為80年甚或更長；熱帶的柚木輪伐期長者為70年。因此，將輪伐期予以延長確可供調控營林利益、環境維護及生物保育等功能之平衡。

同齡林若以2種以上不同耐陰性樹種所組成，則需光種因生長較快速，在建造初期其樹冠即高出生長較緩慢的耐陰種，致可持續獲得充足的光照而維持優勢生長至衰退為止。耐陰種在需光種的遮蔭下也獲得理想的生長環境，致全林分的生產力有可能優於需光種或耐陰種所構成的純林。另外，也緣於樹種間生長速率的差異，混生林的冠層會分離而複雜化，進而構成比純林更多樣的棲地條件，為森林經營已發展國家近年來所積極推展的模式。原生的闊葉樹種為這種趨勢下最受重視的目標樹種，因針、闊葉混生林所構成的棲地較針葉樹種純林或混生林多樣，根系結構較為複雜，枯枝落葉的分解較迅速、養分回歸期較短，對環境的永續經營更友善(圖6)。

疏伐作業可在輪伐期內獲得收益，也可改善留存木的生長及材質，為傳統森林經營的重要育林作業。目前則更重視疏伐的生態意義，中度的疏伐作業(下層疏伐之株數疏伐率在35-45%之間)，由於疏開冠層而提高林內的光度，利於耐陰樹種的前生樹之生長。系列或強度疏伐(株數疏伐率45%以上)則可促進土壤種子庫的發芽，增加地表植群的覆蓋度而防止表土沖蝕，也可以在疏伐孔隙增植目標樹種來強化冠層結構。因此，將系列或強度疏伐作業作為延長輪伐期的配套無論在生物保育或水土資源之維護皆具有正面意義，值得我國採行。



圖6 原生的闊葉樹種在發展異齡混生林趨勢下已逐漸被重視，台灣的大型殼斗科樹種如赤皮(本圖)、錐果櫟、狹葉櫟、長尾柯、火燒柯、三斗石櫟、大葉石櫟等，在未來應多加採用為造林樹種。

七、複層林之建造

複層林(Two-storied Stand)或稱雙齡級林(Two-aged Stand or Two-cohort Stand)，林分由2種齡級明顯不同(年齡差距大於輪伐期的1/5)的林木所建構而成為二段林相，暫時或持續共存至下層林木達輪伐期時一併伐採。

在歐洲國家，於林分更新之際將一部分林木以單株或群集方式予以保留不伐採，使長成巨木，也藉其遮蔭來構成適宜下層林木生長的微環境，林地不會完全暴露。在此種更新模式，不論是天然下種或人為栽植，下層林木的目標樹種以中度耐陰樹種為最適宜。上層林木

留存的株數視群集的大小及下層林木的耐陰性來決定，每公頃50株至100株不等。經10-15年之後，下層林木已生長至3m以上可免於雜草的壓抑，而且本身需要較強的光照以提升光合作用能力，上層林木以漸伐(分期伐)方式予以伐採，逐漸解除對下層林木的過度遮蔭及減少對水分、養分的競爭，至最後一次終伐完全伐採上層林木為止，下層林木則視密度配合施行疏伐作業。此種模式因上、下層林木僅共存一段期間，而稱為短期複層林。若上層林木尚有繼續生長成大徑木的潛力，而下層林木的生長並未受上層林木的過度壓抑，或由於其他因素，如林道不能通行或伐運成本高昂，則上層林木不予伐採，讓二層林木共存至下層林木達輪伐期時一併伐採，為歐洲最常施行的長期複層林模式。

日本所施行的短期複層林與歐洲國家相類似，長期複層林的模式則有較多的變化，主因為常以不耐陰的松類或闊葉樹種作為上層林木，來保護下層的高價值耐陰樹種如柳杉、扁柏在幼齡期免於受霜雪之害，惟因上層林木生長停止的年齡較早，或因病害而無法與下層林木長期共存至輪伐期。另一模式為柳杉或扁柏林分經過計畫性的系列疏伐，在最後一次疏伐前後栽植柳杉、扁柏或其他耐陰的目標樹種，或在強度疏伐之後栽植下層林木，至下層林木達輪伐期時一併伐採。美國的奧立岡及華盛頓二州另有變異的施業法，在花旗松林將已屆輪伐期的優形木以單株、群狀或塊狀留存，也將分叉木、心腐木、枯立木等併同保留下來，前者以生產大徑木為目標，後者為提供保育鳥類棲息、築巢之需，也兼具維護其他生物棲地之功能。

林內光度的控制為決定本更新法成敗的關鍵因素，因此，必須審慎控制上層林木的冠層覆蓋度，監測入射的相對光度在更新期之變化，大致以維持在30-40%最適宜。建造初期若超過40%，會因光度過強而導致下層耐陰樹種的幼木受害枯死，或因需光性雜草過度生長之競爭而使苗木生長不佳，必須增加刈草次數及延長刈草期來改善之。隨著下層林木的長大及其枝條數增多，下層枝條會被上層枝條所遮蔭而受光量不足，必須漸伐上層林木來增強林內的相對光度至40-60%，即上冠層的投影覆蓋度下降至約30-40%，以提升下層林木的光合作用能力。下層林木若由2樹種以上組成，為了配合不同樹種的光度需求，或避免樹種間生長競爭而導致生長緩慢的樹種被壓抑、淘汰，同一樹種以群狀或塊狀栽植為宜，導引未來的林分結構由多種不同耐陰性樹種組成的群狀或塊狀鑲嵌樣式，且冠層的垂直結構會比單純的複層林複雜，而朝向天然林的性狀發育。

複層林隨著林齡的增長，上層林木的高生長會逐漸停滯，或頂梢受到強風的傷害而折斷，下層林木卻可持續生長，將導致二層林木的高度逐漸相近，使林分的冠層結構趨近於同齡林。惟當林齡再增長之後，原為下層林木的耐陰性樹種可繼續生長致其高度則可超越原為上層林木的需光性樹種，冠層再度分離，需光性樹種乃淪為劣勢種。

八、異齡林之建造

同齡純林的多目標功能低於老齡林或天然林，主因在於缺乏冠層的垂直結構及複雜的根系。因此，以擇伐更新法建造異齡林(Uneven-

aged Stand，林分由3種以上齡級的林木所組成)為近年來森林經營已發展國家另一暢行的更新模式。老齡林或天然林冠層的多層垂直結構係由多種因素不定期干擾冠層所誘導而成。天然林在發育過程中，因冠層林木的單株、群狀或塊狀受害或死亡而創造的孔隙，其形狀、大小會有明顯的差異，而由不同耐陰樹種所填補。另有一部分林木可能由萌蘗而來，導致林分由不同齡級、不同樹種以單株、群狀或塊狀鑲嵌而成。擇伐更新法乃模仿此種建造及發育過程，目標為維持林分的結構類似於天然林。

不論以天然下種或人工栽植所建造，以生產木材為目標之高密度同齡純林在達到成熟期之前，穿越冠層的光量甚為有限，尤其是耐陰樹種所組成的林分其地表光度甚為柔弱，下層植群稀少甚或完全消失，地表植群覆蓋不足，致森林的多樣化功能低落。國內耐陰樹種如柳杉、檜木的未成熟鬱閉人工林，林內相對光度大約為5-10%，有一部分林分地表植群的覆蓋度也有明顯不足的現象。森林經營已發展的國家乃引用複層林或異齡林之建造模式來改善針葉樹種同齡純林的樹種組成及冠層垂直結構，以提高多樣化功能。

建造異齡林所採用的擇伐更新法，最弱度的樣式為單株擇伐，伐採的成熟林木散布於全林內，所釋放的孔隙小，只適合耐陰性樹種之天然下種更新或人為栽植。如果迴歸期短，只有5-10年，則未來的新林分將為多種齡級林木所組成的平衡異齡林(林分內所有齡級林木所占面積約略相同)，林木直徑大小與其株數之結構關係為反J形分布之健康狀態，冠層垂直結構多層化。根據瑞士及日本所施行的案例，單株擇

伐更新法因林木的生長空間相近且長期變動小，致可生產年輪寬度均勻的高品質木材，生產量也高於未經經營的對照林分，惟林分生長量之估算及伐木、集材作業困難，施行不易。

大部分的天然林係由多樹種的異齡林木以單株、群狀或塊狀交雜鑲嵌而成，甚或有需光性樹種分布其間，群狀擇伐更新法即模仿此種林分的成林過程。伐採群的大小則依目標樹種的耐陰程度而變化，但也要受林地的地理條件所限制，如在較陡的坡面，伐採面積不宜過大，以0.5ha為限。因此，群狀擇伐所創造的孔隙大小、形狀會有很大變化，小孔隙的直徑可能只有周邊成熟林木冠層高度的0.5-1倍或面積約為0.01-0.05ha，大者可能達到冠層高度的1.5-2倍，面積0.1-0.5ha左右。若為了同時保育非耐陰性樹種，則在坡度比較平緩的林地，孔隙的面積可擴大到0.5-1ha，即冠層高度的3-5倍，微環境變化近似於小面積皆伐更新法所創造的開闊空間，但因鑲嵌在異齡林內，仍歸為塊狀擇伐更新法。

群狀擇伐所建造的新林分因由不同耐陰性樹種的多種齡級林木鑲嵌而成，致異質性高於同齡林或複層林，成熟林木具有活性枝條的樹幹長度也較同齡林為長，致幹形值(樹高/直徑之比值)會下降而強化對風的抵抗能力。另因樹種組成的多樣化及冠層垂直結構的複雜化，較能阻止病蟲害的擴散。因此，所建林分將會更健康、穩定，而達成多功能永續經營的目標。

依據上述各國學者之學理論述及實務經驗，參酌國內現有山地人工林之地形條件，建議各級耐陰樹種適宜之擇伐更新作業法及伐採面積如表1所示，國內常見樹種之耐陰性則列於表2，以供參考。

表1 擇伐更新法之伐採面積及適宜樹種之耐陰性

更新作業法	單株擇伐	群狀擇伐	塊狀擇伐 (或小面積皆伐)
伐採面積(ha)	0.01-0.05	0.05-0.5	0.5-1
孔隙直徑/冠層高	0.5-1	1-2	>2
適宜樹種的耐陰性	高度耐陰	耐陰 中度耐陰	中度不耐陰 不耐陰

表2 台灣常見樹種(含外來種)之耐陰性

高度耐陰種	耐陰種	中度耐陰種	中度不耐陰種 (中度需光種)	不耐陰種 (需光種)
毛柿*、黃心柿*、山香圓*、象牙樹*、蘭嶼肉豆蔻*、蘭嶼柿*、台灣赤楠*、鐵色*、台灣假黃楊*、菲島福木*、台灣紅豆杉、小西氏石櫟。	白樹仔*、恆春哥納香*、瓊楠*、三斗石櫟*、錐果櫟*、猴歡喜*、狹葉櫟*、土肉桂*、狗骨仔*、樹杞*、大葉楠*、紅楠*、黃杞*、厚皮香*、台灣冷杉、台灣鐵杉、紅檜、台灣扁、巒大杉、威氏粗榧、竹柏、日本柳杉、烏來柯。	江某*、牛樟*、棋盤腳*、穗花棋盤腳*、青楓*、台灣肉桂*、烏心石*、山桐子*、台灣海桐*、香楠*、大頭茶*、石朴*、港口木荷*、銀葉樹*、大葉山欖*、山櫻花*、台灣苦槠**、捲斗櫟*、樹青*、霧社槭楠**、赤皮*、小梗木薑子*、瓊崖海棠*、台灣雅楠、杜英*、月橘*、蓮葉桐**、台灣雲杉、羅漢松、台灣杉、台灣肖楠。	青剛櫟*、台灣三角楓**、海欖果**、台灣欖樹**、無患子**、水黃皮**、楓香**、栓皮櫟**、紅柴**、茄冬**、野核桃*、櫟木*、九芎*、榕樹*、欖仁*、流蘇*、繖楊*、樟樹*、槲櫟*、光臘樹*、台灣五葉松、台灣華山松、杉木、威氏帝杉、短柱山茶、榔榆、山胡椒、台灣樹、木荷、楊梅、烏柏、板栗、大葉桃花心木、柚木。	山芙蓉*、苦楝*、黃槿*、構樹*、血桐*、相思樹*、臭娘子*、山黃麻*、野桐*、白匏子*、白柏*、黃連木*、台灣赤楊**、水柳*、台灣二葉松、印度紫椴、白千層、阿勃勒、刺桐類、桉樹類、木麻黃類、油桐類、泡桐類。

資料來源：郭耀翰，2014，*為依光合作用潛力所分級，**為專家學者依野外觀察所分級。其餘樹種係綜合本文所述遺傳特性所推論，尚待檢驗修正。

九、結語

以皆伐更新法建造大面積同齡純林的傳統模式並不符合森林多功能經營目標之需求，目前主要用於紙漿、工業及能源材生產林之收穫、更新，在山地則應將更新面積縮小至0.5-1 ha以緩和土壤沖蝕，惟尚可保育或建造需光性樹種林分；也將同齡純林之輪伐期予以延長且施行系列性疏伐以降低缺失。目前森林經營已發展國家另朝向建造複層林或異齡林的方向發展，且選用2樹種以上建造混生林，尤其是材質優良的闊葉樹種最受重視。無論採行何種更新法，首要工作為慎選樹種，瞭解其耐陰性，再模仿天然因素建造不同結構、組成森林的過

程，來規劃森林更新法，以創造適宜目標樹種生長需求的微環境條件。我國現有之針葉樹種純林係以生產木材為目標所建造，林務局若為了朝向森林生態系多功能之新經營目標邁進，而將約22萬ha之針葉樹種人工純林的結構予以改善或伐採更新，應參酌國內外緩和同齡純林缺失之作業法以及建造複層或異齡林的成功案例，依各經營分區所訂之經營目標慎選樹種，評估其耐陰性，再依據地形來規劃適宜的更新及撫育作業法，且在同一事業區內將異質性林分作地景配置，於具體成果展現之後，林業才能獲得社會各界的信任而永續經營。🌱

參考文獻(請逕洽作者)