

玉山國家公園台灣黑熊重要棲息地 —大分地區之植群生態及森林更新

黃美秀^{1,3}，賴秀芬²，林冠甫¹，葉慶龍²

¹國立屏東科技大學野生動物保育研究所；²國立屏東科技大學森林系；³通訊作者
(hwangmh@mail.npust.edu.tw)

[摘要] 玉山國家公園大分地區為瀕危台灣黑熊(*Ursus thibetanus formosanus*)重要的棲息地，該地殼斗科植物，尤其是青剛櫟(*Cyclobalanopsis glauca*)的物候週期及結果變動密切地影響黑熊的活動模式。研究旨在瞭解大分地區森林之青剛櫟物候週期，以及植物社會結構和組成，並評估該森林的演替情形。該區林型的分化主要受到海拔、直射光空域、坡度及地形位置影響。調查 31 樣區共記錄植物 56 科 117 種，雙向指標種分析顯示植群可分為 3 型：短尾葉石櫟–賽山椒型(*Lithocarpus harlandii–Embelia lenticellata*)、西施花–狹葉櫟型(*Rhododendron latoucheae–Quercus stenophylloides*)、細葉饅頭果–青剛櫟型(*Glochidion rubrum–C. glauca*)。後者為樣區的優勢林型，可細分為台灣肉桂–青剛櫟(*Cinnamomum insulari-montanum–C. glauca*)及金毛杜鵑–台灣二葉松(*Rhododendron oldhamii–Pinus taiwanensis*)二亞型。優勢樹種青剛櫟的萌蘖率高達 65%，平均萌蘖枝數為 5 株(S.D. = 3.8)。族群結構分析顯示青剛櫟主要藉由萌蘖的方式更新。由於該區氣候乾燥、動物覓食活動頻繁，推測此區青剛櫟應該不易被其他樹種取代，演替會愈趨於穩定或維持現況；然草食獸對於櫟實及苗木的掠食壓力，對於更新的影響則值得深入評估。

關鍵字：殼斗科、台灣黑熊、櫟實、物候、青剛櫟、萌蘖

The Vegetation Ecology and Regeneration in the Dafen Forest of Yushan National Park: An Important Habitat for Formosan Black Bears

Mei-Hsiu Hwang^{1,3}, Siou-Fen Lai², Kuan-Fu Lin¹, and Ching-Long Yeh²

¹Institute of Wildlife Conservation, National Pingtung University of Science and Technology, ²Forestry Department, National Pingtung University of Science and Technology, ³ Corresponding author
(hwangmh@mail.npust.edu.tw)

ABSTRACT The Dafen oak forest in the Yushan National Park is an important habitat for endangered Formosan black bears (*Ursus thibetanus formosanus*). The phenology and acorn production of the dominant ring-cupped oak (*Cyclobalanopsis glauca*) greatly influence bear activity. The objective of this study was to understand the phenology, structure and composition of the oak forest, and to evaluate its succession stage. We recorded 117 woody species of 56 genera from 31 stands. The differentiation of forest vegetation types was influenced by altitude, direct light sky space, slope, and

topography. Two-way indicator species analysis revealed 3 types: *Lithocarpus harlandii* – *Embelia lenticellata*, *Rhododendron latoucheae* – *Quercus stenophylloides*, and *Glochidion rubrum* – *C. glauca*. The third presented the primary vegetation type, and was further divided into 2 subtypes, i.e., *Cinnamomum insulari-montanum*–*C. glauca* and *Rhododendron oldhamii*–*Pinus taiwanensis*. Sprouting in ring-cupped oaks was prevailing (65% of the trees), with an average of 5 (S.D. = 3.8) sprouts. A population structure analysis indicated that sprouting was the main strategy for forest regeneration. Additionally, because of the locally dry climate, numerous foraging activities of wildlife, we supposed that it may be difficult to replace the intolerant trees, ring-cupped oak, with other species. Thus, the main forest type may tend to maintain stable or the status quo. However, we suggest further study on the impact of the predation pressure on acorn and seedling by abundant herbivores on the forest regeneration.

Keywords: Fagaceae, *Ursus thibetanus formosanus*, acorn, phenology, *Cyclobalanopsis glauca*, sprout

前言

殼斗科(Fagaceae)植物在全球共有9屬約900種(Judd et al. 1999)，主要分布在北半球的溫帶和亞熱帶地區，不僅與人類有密切關係，其堅果也是眾多野生動物包括熊類的重要食物來源(Abrams 2002, McShea 2002)。其果實為堅果(nut)或稱櫟實，種皮和果皮不可分，果實整個位於總苞內。櫟實富含高含量之脂質和碳水化合物(Gray 2001)，尤其對於需要度過嚴寒且食物缺乏的冬季動物，這類富含高能量含量食物的供應對於動物的生存或繁殖則有關鍵性的影響，是其他食物所無法替代的(Kirkpatrick & Pekins 2002)。當櫟實大量結果時，亞洲及美洲地區的黑熊(*Ursus thibetanus*、*U. americanus*)會長距離移動至櫟林，大量覓食樹上果實或落果(reviewed by Hwang et al. 2002)，此覓食活動對於黑熊後續的生殖和生存有重要的影響(Mattson 1998, Vaughan 2002, Costello et al. 2003, Hashimoto et al. 2003, Garshelis & Noyce 2008)。

植物社會的類型及組成通常關係著野生動物的食物來源和遮蔽環境。在很多闊葉及落葉森林生態系中，殼斗科是一重要的組成類群，控制族群及群落的動態，以及調控生態過程(Ellison et al. 2005)。櫟林生態系的變動不僅直接影響動物的棲地利用、行為、生理、豐富度，也間接影響到物種間的複雜交互作用

(McShea et al. 2007)。天然櫟林的更新更涉及各種複雜的過程的，包括櫟實生產、掠食、動物播遷，以及在種子散播處的萌芽、拓殖、生長發育(Schupp 1990, Johnson et al. 2002)。除了全球氣候變遷的影響之外，持續的人為干擾活動如砍伐、火、外來病菌引入等，加上林業經營管理方式和野生動物族群的變動，對於櫟林森林生態系的各種過程和功能都產生不同程度的威脅，其分布範圍也有隘縮的情況，櫟林社會的變動和復育遂逐漸成為當前自然資源保育和保護區經營管理所關注的議題(Healy et al. 1997, Kelly 2002, Rodewald 2003, Stiling et al. 2004, McShea et al. 2007)。

台灣的殼斗科依Flora of Taiwan (Liao 1996)分類，總計58種，7個屬包括水青岡屬或山毛櫟屬(*Fagus*)、栲屬或苦槠屬(*Castanopsis*)、稠屬(*Cyclobalanopsis*)、石櫟屬(*Lithocarpus*)、梾屬(*Limlia*)、柯屬(*Pasania*)、櫟屬(*Quercus*)。殼斗科的分類仍分歧，有的學者將*Cyclobalanopsis*和*Quercus*視為*Quercus*下之二亞屬，兩階級關係親近(Soepadmo 1972)。殼斗科與樟科(*Lauraceae*)植物構成台灣低中海拔主要之林帶(Su 1984)。其中青剛櫟【*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.】是稠屬(另有人歸為櫟屬)，為廣布種，是臺灣常見的常綠喬木，從海平面分布到2,300 m的山區(柳楷 1968)。然目前本島低海拔山坡地林相破壞嚴重，野生青剛櫟族群有急速萎縮之趨勢。

玉山國家公園東側的大分地區是瀕危台灣黑熊(*U. thibetanus formosanus*)重要棲息地，主要的殼斗科植物為青剛櫟，當地所產櫟實是雜食性的台灣黑熊及其他許多動物的食物來源，甚至佔台灣黑熊秋冬季食性的90%以上(Hwang et al. 2002)。野外調查也發現，大分為玉山國家公園台灣黑熊於秋冬季出沒較頻繁的地區，青剛櫟結果量的變動對於台灣黑熊的活動有決定性的影響，同時不同種類的殼斗科櫟實於秋冬季的結果量有逐年波動的現象，黑熊於此季節的食性、活動及運動模式也隨之變動(Hwang et al. 2002, Hwang 2003, Hwang and Garshelis 2007)。因此，瞭解此區櫟林的植物生態及演替趨勢，對於國家公園境內野生動物之經營管理十分重要。

雖然黃明通(1994)對於玉山國家公園八通關越道之森林植群調查範圍包括大分區域，但所調查樣區以古道(沿等高線)為主，並沒有包含大分地區不同地形環境區域的植群生態調查。另就殼斗科而言，目前除在太魯閣國家公園及關刀溪地區分別有相關的青剛櫟族群生態(劉威麟 2000)和物候研究(李權裕、陳明義 2004)之外，國內針對特定殼斗科物種進行生態研究者十分有限，更遑論動物群聚與植物社會演替間關係之研究。因此，除了重要食物資源如櫟實的豐富度之時空變化外，殼斗科森林生態系之植物物候和植群生態的資訊，將有助於瞭解玉山國家公園境內台灣黑熊，以及其他野生動物對於環境資源的利用模式。此外，本研究也將利用植群分型和多樣性分析，以探索大分地區的植被林型及其環境特性，並藉由族群結構分析來評估該地優勢林型的演替狀況，以及預測未來可能發展方向，以初步瞭解對於當地動物群聚可能之影響。

材料與方法

一、研究地區

大分位於花蓮縣卓溪鄉拉庫拉庫溪流域(北緯 23°22' 25" 47，東經 121°05' 21" 49)，地

處中央山脈地區東側玉山國家公園核心，自山風登山口入山需步行 40 km，費時三日。該區海拔由溪床至大分山約 1,100–2,000 m。此區原是布農族人傳統的活動領域，也是日本治台期間八通關越嶺道路東段設置的大分駐在所(林一宏 2005)。

研究區域的地質以硬頁岩、板岩及千枚岩為主的畢祿山層(程延年等 1987)。2007 年 10 月起在大分設置的氣象觀測站資料顯示，該年累計降水量為 889 mm，年平均溫為 16.9 ± 3.5°C(mean ± standard deviation)，月均溫以 6 月到 8 月的氣溫較高，皆約 21°C，當日最高溫可達 32.0°C；月均溫以 12 月至 2 月較低，為 11–13°C，當日最低溫可達 3.3°C。各月平均相對濕度為 82%–93%，年平均相對濕度為 86.6 ± 3.1 % (黃美秀等 2008)。

二、青剛櫟物候週期

在大分青剛櫟分布集中的區域設定 8 條穿越線，每條 0.5–1 km 不等，設置以海拔高度和地形為考量，總計 5 km 長(黃美秀、林冠甫 2007)。在每調查樣線上，分別挑選及標記 4–6 棵胸高直徑大於 10 cm 的青剛櫟樣樹，總計 45 棵，每月月初進行一次物候調查。

物候參考李權裕(2004)，分為 7 個時期：抽芽期、幼葉期、展葉期、開花期、落花期、結果期、熟果期。每個月初定期由同一名研究者至現場調查，使用望遠鏡和接近植株觀察各樣樹之物候階段，故同一棵樹可能會同時存在 2 種以上的物候期。青剛櫟於各月份的物候表現狀況，以紀錄到各物候期的樣樹所佔的百分比表示。

三、植群生態

1. 植群取樣

植群調查設定於大分地區海拔 1,200–1,700 m 的範圍，此乃初步現場探勘發現青剛櫟分布的主要範圍。由於樣區地形複雜崎嶇，故植群樣區之劃定考量地形條件及海拔，採用多樣區法(multiple-plot method)之選擇

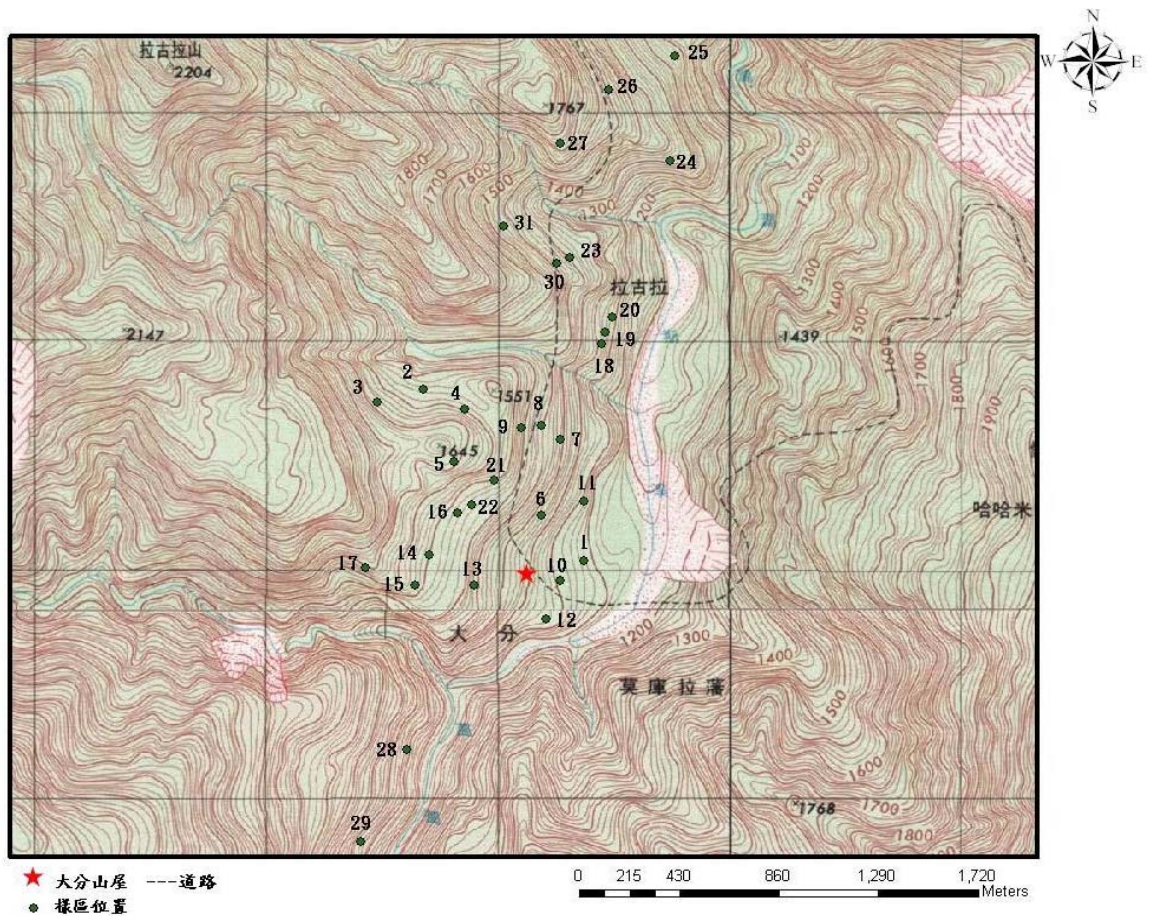


圖 1. 玉山國家公園大分地區植群調查 31 個樣區的分布

性取樣，共設置 31 個樣區(圖 1)。每一樣區由 2 個 10 m×10 m 的小區組成(劉堂瑞、蘇鴻傑 1983)。

2. 植被調查及環境因子觀測與評估

喬木層乃調查胸高直徑(DBH)≥1 cm 之植物，紀錄樹種名稱、胸高直徑及株數。其餘 DBH<1 cm 之樹種(包括小苗)、草本及蕨類，則歸為草本層。植物的覆蓋度是將一小區均分為 4 單位，依草本層各植物出現的株數和覆蓋面積來估計 1-10 級，其中 1：1-2 植物植株，幾乎沒有覆蓋；2：少數植株，覆蓋率小於 1%；3：覆蓋率達 1-4%；4：4-10%；5：11-25%；

6：26-33%；7：34-50%；8：51-75%；9：76-90%；10：91-100% (Curtis & McIntosh 1951)。

研究地區植物分布的可能環境因子，參考蘇鴻傑(1987)測量 7 個環境因子。使用衛星定位儀(Garmin GPSmap 60CSx)測量樣區位置及海拔高度，並以傾斜儀在樣區內不同位置測計 3 次，再求平均值。方位可表示水分指數，現場以羅盤儀測出該地之方位角(Azimuth angle)，再以 Day & Monk (1974)的相對水分指標值圖之 16 方位評定，確認所屬之水分值和方位級數(1-16 之等級)，其中以 1 代表最乾燥，位於南南西邊(SSW)，以 16 代表最潮溼，

位於北北東邊(NNE)。土壤含石率(stoniness)乃於小區中，挖取 8 處地表土壤，觀察岩石、石塊、小碎石和小石礫之含量，主觀估計值為 1-100%。全天光空域(whole light sky space, WLS)和直射光空域(direct light sky space, DLS)則採用夏禹九、王文賢(1985)之方法，目視附近山脊的位置，量測方位角，再製圖以估算未受遮蔽之天空範圍的大小。地形位置(topography)分為稜線、谷地、上坡、中坡、下坡，以 1-5 級數表示。

3. 資料統計與分析

本研究以密度、頻度、優勢度、多樣性等植物社會介量(Phytosociological parameter)，以及重要值指數(Important value index, IVI; Curtis & McIntosh 1951)表示植物社會組成。IVI 為密度(density)、頻度(frequency)、優勢度(dominance)之合成介量，即相對密度、相對頻度、相對優勢度之總和，各介量計算公式如下。

密度 (株數/m²) = 樣區內某樹種之總株數/樣區面積

相對密度 (%) = 某樹種株數/樣區內所有樹種株數總和 × 100

頻度 (%) = 樣區內某樹種出現之小區數目/樣區中小區之總數 × 100

相對頻度 (%) = 某樹種頻度/樣區內所有樹種頻度總和 × 100

優勢度 (cm²/m²) = 樣區內某樹種之胸高斷面積/樣區面積

相對優勢度 (%) = 某樹種斷面積/樣區內所有樹種斷面積總和 × 100

覆蓋度 (%) = 某植物之覆蓋度總和/樣區總數 × 100

相對覆蓋度 (%) = 某植物之覆蓋度/所有植物覆蓋度總合 × 100

重要值指數 (IVI) = 相對密度 + 相對頻度 + 相對優勢度

這些介量皆以百分率表示(最大值 100)，故每一樣區之 IVI 總和恆為 300。IVI 經 100% 為基礎轉換後，以八分制級值(Octave scale)轉

換成 1-9 位級(Gauch 1982)，編輯樣區與樹種及與環境因子之矩陣後，以 PC-ORD 4.17 版套裝軟體(McCune & Mefford 1999)進行植群分析。

本研究使用之植群分析方法有二：(1)植群分類法(Vegetation classification)，將組成相似性較高的樣區集中成一植群型(vegetation type)，故所有林分樣區可分為若干群，以代表不同林型；(2)梯度分析法(Gradient analysis)，亦稱分布序列(Ordination)，即將樣區或植物種排列在具有影響力的環境梯度上，以尋求植群變異和環境梯度之相關性。

為了解植群型與環境因子間的關係，本研究採用分布序列法(ordination)的降趨對應分析(Detrend correspondence analysis, DCA; Hill 1979)來分析各樣區在空間上的分布型；以及典型對應分析(Cannonical correspondence analysis, CCA; Gauch 1982)，以瞭解影響當地植群分化之主要環境因子。樣區的空間分布與各環境因子間的之相關性則以皮爾森相關係數(Pearson correlation coefficient)檢測。植群型之分類則採用雙向指標種分析(Two-way indicator species analysis; TWINSpan)，鑑定群團間的特徵種，並以列表比較法(Table arrangement)排列樣區及樹種，建立植群型分類綜合表。

本研究植群型命名的原則以特徵種—優勢種做為命名依據(劉棠瑞、蘇鴻傑 1983)。特徵種是比較各林型相，若只出現在於某一特定林型，而其他林型並未出現，則為此特定林型之特徵種。優勢種的選定是以樹種在各樣區的出現數達總樣區數的 1/3，且八分級值達到 5 以上者稱之。若某林型之優勢種同時是特徵種，即此物種在其他樣區皆未出現，而在所出現的樣區又佔相當的數量或優勢時，則以此樹種做為植群型命名。但若優勢種不一定是特徵種時，則另選擇一指標高之特徵種，置於優勢種之前，兩者聯合命名；若下層優勢種明顯，且具有特徵種之地位，亦以下層植物輔助命名之。

為瞭解各林型的歧異度，本研究針對木本植物分析及計算 Simpson 氏歧異度指數 (Odum 1975)、Shannon-Winner 氏歧異度指數 (Shannon & Weaver 1963)、均勻度指數 (Evenness index, Pielou 1966)。

樹木族群的各種年齡或齡級與出現株數之分布關係，稱為族群結構 (Daubenmire 1968) 同一地區同一種植物的直徑與年齡有關 (Knowleds & Grant 1983)。

故針對大分地區的優勢樹種，分析其胸徑 (DBH) 級與株數分布之關係，以推論演替林木更新現況。

結果

一、青剛櫟物候週期

青剛櫟的抽芽期始於 3 月，止於 7 月，4 月為抽芽高峰期；幼葉期及展葉期皆始於 4 月，並持續至 8 月及 10 月，5-7 月為展葉期高峰(表 1)，而於 4-5 月也有觀察到較多落葉。開花期出現於 4-6 月，此時也同時有落花及大量的落葉。2007 年觀察的樣樹結果比例高達 96%，結果期始於 5 月，此時幼果小型且柱頭變黑，8、9 月的果實已可見殼斗和堅果部分，但皆為未熟果。果實至 10 月方較飽滿，成熟期出現於 11 月至次年 2 月，並以 12 月達高峰，80%的樣樹上皆有出現熟果(台灣黑熊可用食物)，其次為 1 月(33%)，至 2 月初僅少數(2%)樹梢有殘存堅果(表 1)。

表1. 2007年6月至2008年5月玉山國家公園大分地區青剛櫟(n=45棵)各物候階段的出現百分比例(%)

月份 ^a	2007 年							2008 年				
	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	1 月	2 月	3 月	4 月	5 月
抽芽期	4.4	2.2	0	0	0	0	0	0	0	8.9	100	0
幼葉期	60	17.8	2.2	0	0	0	0	0	0	0	57.8	2.2
展葉期	95.6	86.7	22.2	8.9	6.7	0	0	0	0	0	6.7	100
開花期	26.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	42.2	88.9
落花期	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7.8	88.2
結果期	20	46.7	73.3	80	95.6	95.6	62.2	0	0	0	0	77.8
熟果期	0	0	0	0	0	13.3	80	33.3	2.2	0	0	0

^a每月例行性調查於月初進行

二、植群分析

1. 植群變異梯度與環境因子

本研究所設置31個樣區共記錄到維管束植物53科83屬108種，包括喬木層木本植物49種，以及草本層83種(含喬木層植物的小苗24種)。大分地區森林喬木層樹種的頻度以青剛櫟 (67%)最高，其他大於10%者依次為台灣二葉松 (44%)、細葉饅頭果(*Glochidion rubrum*) (44%)、呂宋莢蒾(*Viburnum luzonicum*) (26%)、金毛杜鵑(*Rhododendron oldhamii*) (19%)、台灣肉桂 (*Cinnamomum insulari-montanum*) (12%)、山漆(*Rhus succedanea*) (12%)、台灣赤楊(*Alnus formosana*) (11%)。密度 > 10棵/100 m²的樹種，亦以青剛櫟最高 (24.7)，金毛杜鵑 (18)次之。

台灣二葉松和青剛櫟的優勢度分別為 35.3及22.7 cm²/m²，遠高於其他樹種(皆 < 5)。喬木樹種的IVI以青剛櫟最高 (27%)，台灣二葉松 (20%)次之，其餘皆 < 11%。

草本層植物出現頻度 > 30% 者以束草 (*Carex brunnea*)為最 (66%)，依次為青剛櫟小苗(36%)、伏石蕨(*Lemmaphyllum carnosum*) (31%)。相對重要值以束草 (18%)最高，5-10%者包括竹葉草(*Oplismenus compositus*)、青剛櫟、伏石蕨 (*Lemmaphyllum carnosum*)、南海鱗毛蕨 (*Dryopteris varia*)、腎蕨 (*Nephrolepis cordifolia*)。在草本層中所記錄到的青剛櫟，多數是從主幹基部發育的小萌枝，僅有極少數為實生苗。

原始資料矩陣經 DCA，計算出三個軸表示植群變異方向。將青剛櫟的萌枝視為獨立株的情況下，第一至第三軸的特徵值分別為 0.487、0.329、0.207，其變異量依重要性依次遞減。各軸長分為 3.619、3.205、2.075，代表植物在樣區間轉換之平均變異量(表 2)。

若沒有考量青剛櫟的萌枝情況，三軸的特徵值和各軸長的相對值(表 2)與考量青剛櫟有萌枝情況下的分析結果相差不大。故後續本研究探討植群變異與環境因子之關係時，僅就視

青剛櫟萌枝為獨立株的情況分析。

表 2. 大分地區 31 個樣區，在考量青剛櫟有無萌枝的情況下，經降趨對應分析 (DCA) 分析後所得之特徵值和軸長

軸	青剛櫟有萌枝		青剛櫟無萌枝	
	特徵值 (Eigen value)	軸長 (SD)	特徵值 (Eigen value)	軸長 (SD)
第一	0.487	3.619	0.482	3.608
第二	0.329	3.205	0.346	3.223
第三	0.207	2.075	0.214	2.117

DCA 分析顯示第一軸是主要影響樹種組成與植物社會的變異梯度，其次為第二軸和第三軸。在第一軸和第二軸所構成的平面座標上，標出樣區的位置顯示，樣區 2 和樣區 3 的物種組成似乎與其他 29 個樣區差異較大(圖 2)。

CCA 分析所得的三軸之特徵值分別為 0.327、0.266、0.133(表 3)，其變異量顯示在環境梯度上影響植物社會的重要性依次遞減。Monte Carlo 的顯著性測驗顯示，第一軸和第二軸達顯著水準($P < 0.05$)，表示此二軸可解釋植物社會類型和組成變異情況，並瞭解物種與環境變數間之相關性。在環境因子的相關性上，第一軸與海拔、坡度呈正相關($r = 0.749$ 、 0.375)，但與地形位置呈負相關($r = -0.618$)。第二軸與坡度、直射光空域呈正相關($r = 0.394$ 、 0.548)。

因此，樣區植群的分化受到海拔、地形位置、直射光空域、坡度影響，且影響程度依次漸減(圖 3)。

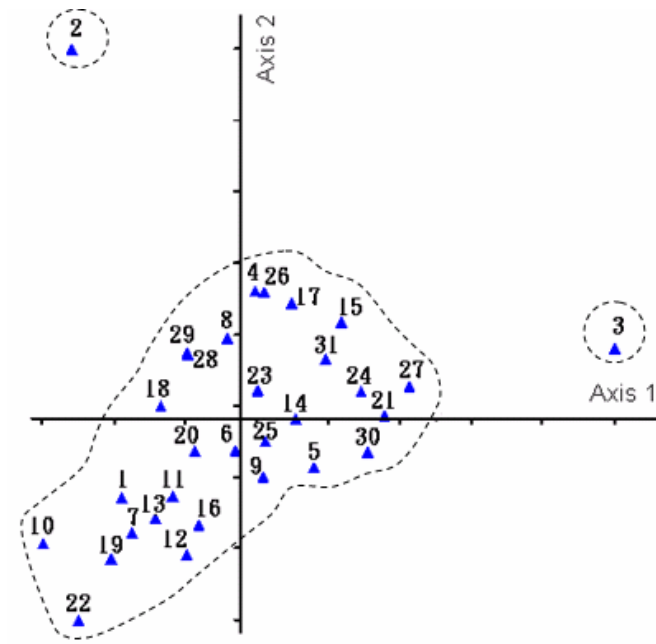


圖 2. 大分地區 31 個樣區進行 DCA 分析後，在第一軸和第二軸的分布圖

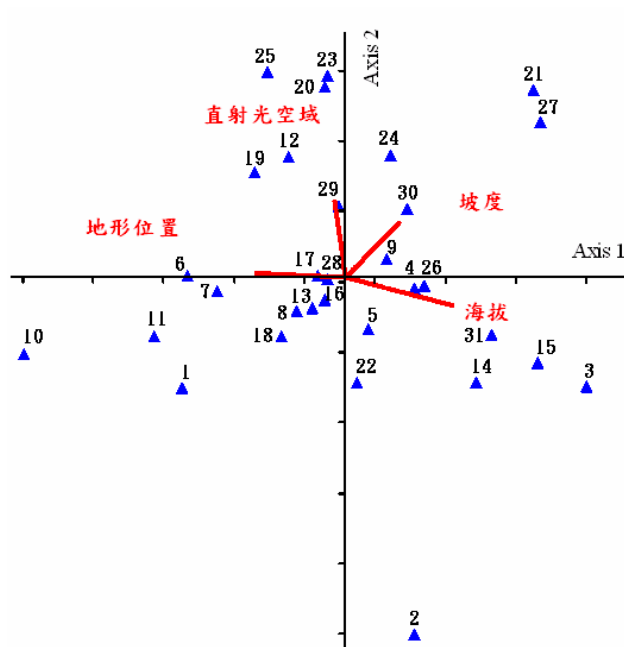


圖 3. 以 CCA 分析大分地區 31 個樣區與環境因素之關係

表 3. 大分地區 31 個樣區的各项環境因子，與 CCA 分析所得前三軸之相關係數

	第一軸	第二軸	第三軸
Monte Carlo			
顯著性測驗			
環境變數與物種間的相關性	0.901	0.887	0.869
特徵值	0.327	0.266	0.133
P 值	0.02**	0.005**	0.9
環境因子^a			
含石率	-0.165	-0.09	0.21
地形位置	0.618*	0.026	0.239
坡度	0.375*	0.394*	-0.486
方位	0.121	-0.185	0.137
海拔	0.749*	-0.202	0.266
直射光空域	-0.072	0.548*	0.182
全天光空域	-0.172	0.38	0.106

^a 皮爾森相關係數 (Pearson correlation coefficient)；*：P<0.05，具有顯著水準，表示此軸可以解釋植物社會類型和組成變異情況

2. 植群型分類

TWINSPAN 之層級切分及配合 DCA 之分析結果顯示，樣區植群型可分成 3 型(表 4)：1、短尾葉石櫟－賽山椒型 (*Lithocarpus harlandii*-*Embelia lenticellata* type)；2、西施花－狹葉櫟型 (*Rhododendron latoucheae*-*Quercus stenophylloides* type)；3、細葉饅頭果－青剛櫟型(*Glochidion rubrum*-*C. glauca* type)。前二型僅 1 個樣區組成；其餘樣區皆屬細葉饅頭果－青剛櫟型，並可再區分出 2 亞型(subtype)：台灣肉桂－青剛櫟(*Cinnamomum insulari-montanum*-*C. glauca*)及金毛杜鵑－台灣二葉松(*Rhododendron oldhamii*-*Pinus taiwanensis*)亞型。

(1) 短尾葉石櫟－賽山椒型

本林型僅由第 2 樣區組成，位於海拔 1,535 m 坡度平坦的谷地，直射光空域為 48%，樹冠鬱閉度高。特徵種有小葉莢蒾(*Viburnum parvifolium*)、台灣紅榨槭(*Acer rubescens*)、短尾葉石櫟。樹冠層的優勢樹種有台灣赤楊(*Alnus formosana*)、台灣山枇杷(*Eriobotrya deflexa*)、山櫻花(*Prunus camipanulata*)、短尾葉石櫟。灌木層的優勢樹種有賽山椒、台灣山桂花(*Maesa perlaria* var. *formosana*)、呂宋莢蒾(*Viburnum luzonicum*)。地被層的優勢種有束草(*Carex brunnea*)、竹葉草、南海鱗毛蕨、台灣懸鉤子(*Rubus formosensis*)、縮羽鐵角蕨(*Asplenium incisum*)、腎蕨。

(2) 西施花－狹葉櫟型

本林型僅由第 3 樣區所組成，位於海拔高度 1,602 m，坡度 20°之稜線上，直射光空域為 58%。特徵種有大頭茶(*Gordonia axillaris*)、西施花、狹葉櫟、華參(*Sinopanax formosanus*)。樹冠層的優勢樹種有台灣二葉松、圓果青剛櫟(*Quercus globosa*)、巒大越橘(*Vaccinium randaiense*)、西施花、狹葉櫟。灌木層的優勢種以呂宋莢蒾、金毛杜鵑為主。地被層的優勢種有束草、南海鱗毛蕨、瓦葦(*Lepisorus thunbergianus*)、伏石蕨。

(3) 細葉饅頭果－青剛櫟型

本林型為大分地區主要的植群型，31 樣區中除了第 2、3 區之外皆屬之。海拔高介於 1,218-1,645 m，地形以中坡居多，坡度為 18 ± 10.2°，直射光空域為 64.2 ± 6.8%。

① 台灣肉桂－青剛櫟亞型

本亞型由 21 樣區(表四)組成，海拔高約 1,386 ± 109 m，地形以中坡為主(62%)，坡度為 17.2 ± 10°，直射光空域 63.2 ± 6.8%。特徵種包括小梗木薑子(*Litsea hypophaea*)、賽山椒、大葉溲疏(*Deutzia pulchra*)、水麻(*Debregeasia orientalis*)、笑靨花(*Spiraea prunifolia*)、黃連木(*Pistacia chinensis*)、樟葉槭(*Acer albopurpurascens*)、台灣粗榧(*Cephalotaxus wilsoniana*)、山柿(*Diospyros japonica*)、台灣五葉松(*Pinus morrisonicola*)、

表 4. TWINSpan 分析大分地區之林型分類表

林型 亞型	A	B																C													
	B1																B2														
樣區編號	0	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	2	1	2	2	2	0	0	1	2	2	1	3	0	1	2	2	2	3	0	
	2	6	9	2	1	1	7	0	2	4	3	9	9	8	0	3	8	6	8	4	5	6	5	1	5	7	1	4	7	0	3
杜虹花	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	3	4	3	5	-	3	-	-	-	-	-	-	-
小梗木薑子	3	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
小葉莢蒾	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
台灣紅榨槭	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
短尾葉石櫟	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
賽山椒	7	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	6	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
大葉溲疏	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	4	-	3	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
水麻	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
笑靨花	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
黃連木	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	5	3	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
樟葉槭	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
台灣粗榧	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
山柿	-	-	-	-	-	-	5	4	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
台灣五葉松	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
台灣肉桂	-	-	6	6	7	6	4	5	5	-	-	5	-	-	5	5	6	-	-	3	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
野桐	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
台灣胡桃	-	-	-	-	-	6	7	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
厚葉捕魚木	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
紅子莢蒾	-	-	-	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
紅楠	-	-	-	6	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
梅	-	-	-	-	-	5	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
樟樹	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
鄧氏胡頹子	-	-	-	3	5	-	6	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
台灣山枇杷	6	-	-	-	-	-	4	-	5	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
山漆	-	-	-	4	5	4	5	4	6	5	5	-	4	-	3	5	-	3	4	-	-	-	-	5	4	-	-	4	-	-	-
台灣朴樹	-	-	-	5	5	3	6	7	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-

A：短尾葉石櫟—賽山椒型；B：細葉饅頭果—青剛櫟型；C：西施花—狹葉櫟型。B1：台灣肉桂—青剛櫟亞型；B2：金毛杜鵑—台灣二葉松亞型。（虛線框：該林型的命名樹種；灰色填滿：亞型的命名樹種）

表 4. TWINSPAN 分析大分地區之林型分類表(續)

林型 亞型	A	B																C													
		B1								B2																					
樣區編號	0	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	2	1	2	2	2	0	0	1	2	2	1	3	0	1	2	2	2	3	0	
	2	6	9	2	1	1	7	0	2	4	3	9	9	8	0	3	8	6	8	4	5	6	5	1	5	7	1	4	7	0	3
山櫻花	6	-	-	-	-	4	-	4	-	4	5	-	-	-	-	5	4	4	3	4	-	4	3	-	-	-	-	-	-	-	
台灣櫟	-	-	-	-	4	-	6	-	-	-	5	-	-	4	5	-	5	-	-	3	6	-	-	-	-	4	4	-	-	-	
青剛櫟	-	9	8	8	7	8	6	7	8	8	8	8	8	8	6	8	6	8	6	8	7	7	7	6	8	6	5	6	6	8	-
細葉饅頭果	3	5	7	7	6	5	6	5	5	-	5	-	6	6	7	6	7	6	6	6	7	6	-	3	3	4	3	6	4	4	-
台灣二葉松	-	-	-	-	5	-	8	-	7	8	7	6	8	6	8	7	8	7	8	7	6	-	6	6	8	7	8	7	7	7	7
台灣山桂花	5	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	7	-	-	-	-	-	
呂宋莢蒾	4	-	4	-	6	4	4	3	-	5	3	-	-	5	6	5	-	7	6	5	4	6	7	3	5	4	-	-	7	4	
小花鼠刺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	
台灣赤楊	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	4	-	3	4	-	-	5	7	-	6	-	5	4	-	-	
金毛杜鵑	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	4	7	6	-	8	4	4	5	5	8	7	-	7	
圓果青剛櫟	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	7	4	6	
米碎稔木	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	
車桑子	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	
假長葉楠	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	
巒大越橘	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	4	6	-	3	5	-	-	5	
化香樹	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	7	-	-	
栓皮櫟	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	
珠砂根	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	
大頭茶	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	
西施花	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	
狹葉櫟	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	
華參	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	
銳葉高山櫟	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	

A：短尾葉石櫟—賽山椒型；B：細葉饅頭果—青剛櫟型；C：西施花—狹葉櫟型。B1：台灣肉桂—青剛櫟亞型；B2：金毛杜鵑—台灣二葉松亞型。(虛線框：該林型的命名樹種；灰色填滿：亞型的命名樹種)

台灣肉桂、野桐(*Mallotus japonicus*)、台灣胡桃(*Juglans cathayensis*)、厚葉捕魚木(*Grewia biloba*)、紅子莢蕨(*Viburnum formosanum*)、紅楠(*Machilus thunbergii*)、梅(*Prunus mume*)、樟樹(*Cinnamomum camphora*)、鄧氏胡頹子(*Elaeagnus thunbergii*)、台灣山枇杷。

樹冠層的優勢樹種有杜虹花(*Callicarpa formosana*)、小梗木薑子、台灣五葉松(*Pinus morrissonicola*)、台灣肉桂、台灣胡桃、紅楠、山漆(*Rhus succedanea*)、台灣朴樹(*Celtis formosana*)、山櫻花、台灣檫(*Zelkova formosana*)、青剛櫟、細葉饅頭果(*Glochidion rubrum*)、台灣二葉松、台灣赤楊。灌木層的優勢種有賽山椒、水麻、笑靨花、紅子莢蕨、台灣山桂花、鄧氏胡頹子、金毛杜鵑。地被層的優勢種有束草、竹葉草、薄葉艾納香(*Blumea aromatica*)、腎蕨、粗毛鱗蓋蕨(*Microlepia strigosa*)、骨牌蕨(*Lemmaphyllum rostratum*)、海洲骨碎補(*Davallia trichomanoides*)、南海鱗毛蕨、瓦葦、伏石蕨、台灣劍蕨(*Loxogramme formosana*)、台灣懸鉤子、台灣何首烏(*Polygonum multiflorum* var. *hypoleucum*)、台灣崖爬藤(*Tetrastigma umbellatum*)、山素英(*Jasminum nervosum*)、木防己(*Cocculus orbiculatus*)、台灣溲疏(*Deutzia taiwanensis*)、玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis*)等。

② 金毛杜鵑—台灣二葉松亞型

本亞型由 8 樣區(表 4)組成，海拔高約 $1,526 \pm 102$ m，多為在稜線，坡度為 $19.8 \pm 11.5^\circ$ ，直射光空域 $67.9 \pm 6.4\%$ 。特徵種有米碎柃木(*Eurya chinensis*)、車桑子(*Dodonaea viscosa*)、假長葉楠(*Machilus pseudolongifolia*)、栓皮櫟(*Quercus variabilis*)、珠砂根(*Ardisia crenata*)。樹冠層優勢種有山漆、青剛櫟、細葉饅頭果、台灣二葉松、呂宋莢蕨、台灣赤楊、圓果青剛櫟、密大越橘。灌木層優勢樹種有金毛杜鵑、車桑子、米碎柃木、珠砂根。地被層優勢種有台灣舌蕨(*Elaphoglossum luzonicum*)、台灣懸鉤子、瓦

葦、伏石蕨、竹葉草、束草、南海鱗毛蕨、骨牌蕨、腎蕨、鐵掃帚(*Lespedeza cuneata*)、鐵角蕨(*Asplenium tripteropus*)、苗栗崖爬藤(*Tetrastigma formosanum*)、書帶蕨(*Haplopteris flexuosa*)、海州骨碎補、粗毛鱗蓋蕨、普萊氏堇菜(*Viola nagasawai* var. *pricei*)、絨毛石葦(*Pyrrosia linearifolia*)、椴葉懸鉤子(*Rubus alnifoliolatus*)、落地生根(*Kalanchoe pinnata*)、雷公根(*Centella asiatica*)、擬芫瓦葦(*Lepisorus monilisorus*)、擬密葉卷柏(*Selaginella stauntoniana*)、縮羽鐵角蕨、山薔薇(*Rosa sambucina*)、火炭母草(*Polygonum chinense*)等。

3. 物種多樣性及族群結構

研究樣區整體喬木層之 Simpson 氏和 Shannon-Winner 氏歧異性指數分別為 0.803 及 0.969，均勻度指數為 0.563。細葉饅頭果—青剛櫟林型各項多樣性指數均較其他兩林型高，其中台灣肉桂—青剛櫟亞型歧異度指數亦較金毛杜鵑—台灣二葉松亞型高，但二亞型的均勻度指數則相近(表 5)。

細葉饅頭果—青剛櫟林型中喬木的 IVI 較高($\geq 2.0\%$)且佔優勢($> 1 \text{ cm}^2/\text{m}^2$)的樹種，包括有山漆、台灣赤楊、台灣二葉松、台灣肉桂、青剛櫟、細葉饅頭果。樣區於此林型所記錄的株數以青剛櫟最多，細葉饅頭果次之，二者之齡級分布皆呈反 J 型(圖 4)，台灣肉桂亦是。台灣二葉松、台灣赤楊、山漆的齡級分布呈鐘形。

野外實際觀察青剛櫟，發現許多胸高徑較小的植株多屬於主幹萌生，呈叢狀生長。青剛櫟的胸徑在考量萌蘗的情況下，測量 ≥ 1 cm 的萌枝的胸徑，為 1–42 cm，95% 皆不及 20 cm，其中又以 1–10 cm 者佔多數(65%，圖四)。若將源自於同一個萌蘗主幹的所有萌枝皆視為同一植株，則共 449 株，其中 35% 為獨立植株，65% 有長出萌蘗枝幹。不計主幹下的萌蘗枝數為 2–25 株不等，其中 71% 為 2–5 株，平均萌蘗數為 5.0 ± 3.8 株，顯示萌蘗生長十分活躍(圖 5)。

表 5. 玉山國家公園大分地區植群之喬木物種多樣性

林型	Simpson 氏 歧異度指數	Shannon-winner 氏歧異度指數	均勻度 指數
短尾葉石櫟--賽山椒型	0.536	0.57	0.548
西施花--狹葉櫟型	0.698	0.7	0.7
細葉饅頭果--青剛櫟型	0.785	0.919	0.566
台灣肉桂--青剛櫟亞型	0.735	0.881	0.562
金毛杜鵑--台灣二葉松亞型	0.682	0.757	0.573
全林分	0.803	0.969	0.563

討論

一、青剛櫟物候

殼斗科堅果的生長期依類群而異，在春天開花結實，入秋後，體積快速變大，在當年秋冬成熟者稱為一年型(Johnson et al. 2002)，青剛櫟即屬之。在平地 3 月下旬，屬雌雄異花的青剛櫟，為葇荑花序的雄花自頂芽展開，穗狀花序的雌花序頂生於一年生的枝條，其胚至 7 月則為球形，至 8 月中旬子葉充滿整個種子(黃子銘 2003)。本研究樣區為中海拔，青剛櫟結果週期顯然較低海拔(黃子銘 2003)晚，但生長週期則與太魯閣國家公園地區(450–1200 m)的觀察結果相近(劉威麟 2000)。二地區的花序皆在 4 月逐漸成熟，此時也是幼葉抽出及生長之際，果實則至 10 月開始成熟。大分地區以種子陷阱收集青剛櫟落果資料顯示，落果期發生於 10 月至次年 2 月，11 月至 12 月為果實掉落量的高峰，佔所有落果量之 70%(黃美秀、林冠甫 2007)。

本研究發現青剛櫟於不同年度之物候期的出現和持續時間，以及百分比似乎有差異。例如青剛櫟的結果狀況在 2008 年明顯地較 2007 年早，前者於 5 月便有 78% 的樣樹出現結果期，但相似比例的结果期在 2007 年卻得至 9 月方觀察到(表一)。這並非因 2007 年有

結果的樣樹較少所致，該年結果期的最高紀錄達 96%，顯示大部分的樣樹皆有結果。櫟實結果量受很多因素影響，包括遺傳、植株空間分布、氣候、動物活動、疾病及微棲地條件等(Johnson et al. 2002, Koenig & Knops, Lusk et al. 2007)。然本研究受限於調查環境因素及時間不足，無法對結果物候變化進行詮釋，建議建立長期監測系統以深入研究。

就青剛櫟的生命週期而言，本研究的物候資料因跨年及隔月收集之限制，無法詳盡地呈現出各物候階段於數量上的連續變化。影響物候週期的因素複雜，除了受局部地區物候或生物因素影響之外，加上儼然已成為全球性的議題的氣候變遷，大分地區青剛櫟森林物候週期及相關環境條件的長期監測，不僅有助於後續詮釋園區內台灣黑熊及其他野生動物利用森林資源的模式，對於殼斗科森林生態系的瞭解也將十分重要。

二、植群類型及生態

目前台灣針對青剛櫟進行族群生態方面只有在太魯閣國家公園(劉威麟 2000)。該研究劃分三型：青剛櫟林型、青剛櫟—太魯閣櫟(*C. g.-Quercus tarokoensis*)林型、青剛櫟—細葉饅頭果林型，其中第三型與大分地區的主要林型相似。比較太魯閣及本研究樣區的青剛櫟—細

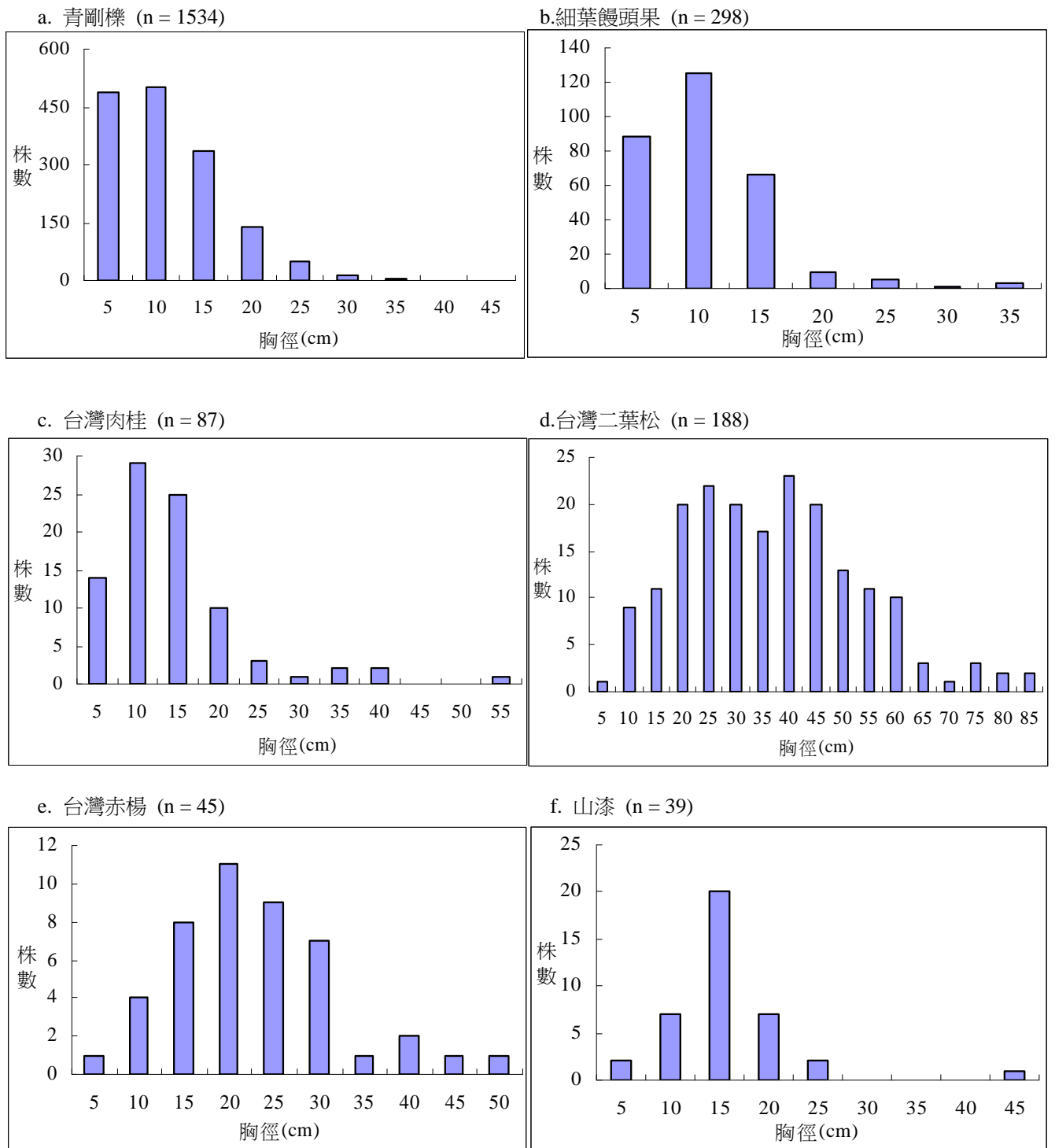


圖 4. 大分地區優勢林型(細葉饅頭果—青剛櫟)之主要樹種(a: 青剛櫟, b: 細葉饅頭果, c: 台灣肉桂, d: 台灣二葉松, e: 台灣赤楊, f: 山漆)族群結構

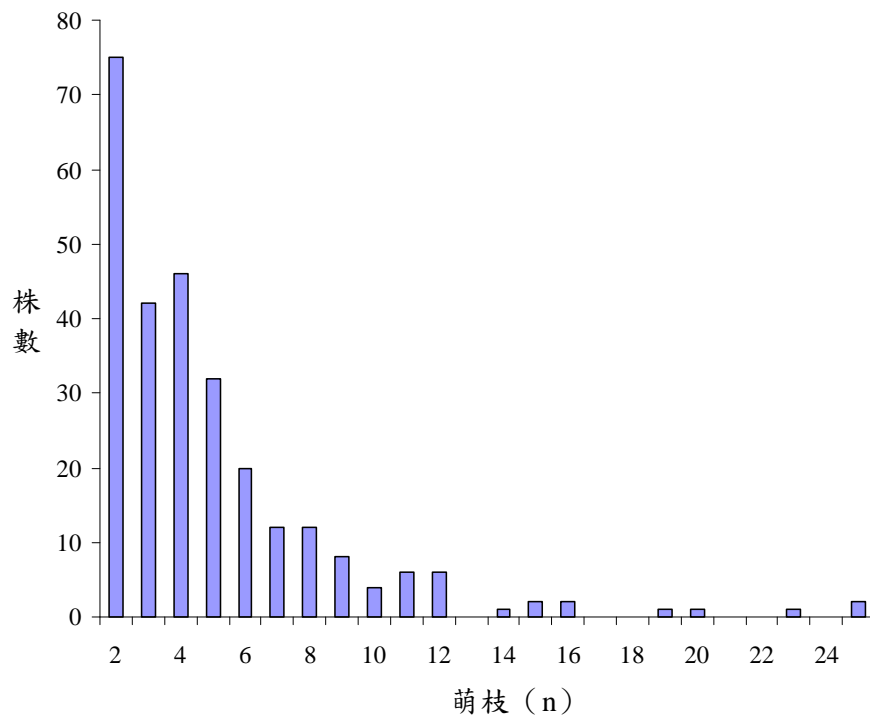


圖 5. 大分地區青剛櫟在考量萌蘖情況下，主幹產生萌枝的數量分布圖

葉饅頭果林型得知，前者青剛櫟的海拔較低(400–1,100 m)，多呈鑲嵌狀且分散；而後者的分佈海拔較高(1,200–1,645 m)且集中；各樣區 IVI 於前者平均為 $36.2 \pm 3.7(n=3)$ ，於後者為 $32.7 \pm 21.52(n=29)$ 。本研究青剛櫟 IVI 略低，除了為地區性差異之外，可能亦與本研究之取樣並非以針對青剛櫟較佔優勢的區域取樣有關，例如金毛杜鵑—台灣二葉松亞林型的優勢樹種即非青剛櫟。

大分地區植群的分化主要受到海拔、直射光空域、坡度及地形位置的影響。然 3 種植群型中的短尾葉石櫟—賽山椒型和西施花—狹葉櫟型則各只有 1 個樣區，其餘皆細葉饅頭果—青剛櫟林型。初步比較顯示主要林型的細葉饅頭果—青剛櫟林型的直射光空域似乎較其他二林型高。此結果雖然某些程度可能受非系統性的取樣影響，但大致也反應出研究者長期活動於該區的整體觀察狀況。

青剛櫟為台灣分佈極廣的樹種，已知以青剛櫟為名之相關植群型，包括青剛櫟—黃連木—台灣櫟林型(*C. g.*–*Pistacia chinensis*–*Zelkova serrata*，傅國銘 2002)，青剛櫟—栓皮櫟植群型(*C. g.*–*Quercus variabilis*，黃明通 1994)，青剛櫟—黃杞林型(*C. g.*–*Engelhardtia roxburghiana*，陳俊雄、蘇鴻傑 2003)，以及青剛櫟—呂送莢蕨(高瑞卿、蘇鴻傑 2001)。依台灣森林植物之 6 分區來看，青剛櫟於中部林區分佈於海拔 700–2,200 m，相似海拔分布之樹種另有台灣櫟、赤楊、山枇杷、短尾葉石櫟、紅楠、台灣肉桂、樟葉槭、狹葉高山櫟、台灣蘋果(*Malus formosana*)、大頭茶等(林渭訪等 1968)。青剛櫟分布於低中海拔的楠櫟林帶(500–1,500 m)和櫟林帶(1,500–2,500 m；Su 1984)之間，此區不僅是殼斗科分布的主要範圍，也是台灣黑熊分布的主要海拔範圍(黃美秀等 2006)。因此這些青剛櫟優勢的森林，除

了殼斗科的結果可提供台灣黑熊秋冬季的食物來源之外，許多伴生樹種如樟科植物、台灣蘋果、台灣山枇杷等(Hwang et al. 2002)，亦可供應黑熊和其他偶蹄類動物於各季節的食物所需，顯示此類林相對於台灣黑熊之重要性。

族群結構可瞭解族群動態，揭示族群消長和更新狀況，例如於天然林演替初期，樹種直徑分布通常呈鐘形分布，隨著演替過程最後會形成反 J 形分布之穩定狀態(劉棠瑞、蘇鴻傑 1983)。本樣區主要林型為細葉饅頭果-青剛櫟林型，青剛櫟、細葉饅頭果、台灣肉桂等喬木的胸徑級分布，皆呈反 J 型(圖四)，而且樹種計算尚未涵蓋徑級更小(<1 cm)的幼苗和稚樹，顯示這些幼樹數量遠多於老樹，可持續更新。徑級分布曲線呈鐘形分布的台灣二葉松、台灣赤楊、山漆，推測為演替初期的優勢樹種，故未來若無大干擾介入，這些陽性的先驅樹種則可能被他種取代(Tanouchi & Yamamoto 1995)。故此林型應該可視為一趨向穩定的植群社會。此結果與其他以青剛櫟為名的相關林型的原始森林社會之觀測結果相似(青剛櫟-黃杞林型)(陳俊雄、蘇鴻傑 2003)。

青剛櫟大樹喜光，幼樹稍耐蔭(鄭萬鈞 1985)，在中國江蘇寶華山區闊葉林中，青剛櫟與紫楠(*Phoebe sheareri*)構成極盛相之優勢組成(An et al. 2001)。於本樣區的齡級分布曲線呈反 J 型，推測這可能與青剛櫟族群除了利用種子之外，也利用樹木枝幹基部或根部無性生殖所產生的萌蘖苗(sprout seedling)來擴增其族群數量有關(劉威麟 2000)。萌蘖苗通常是母體樹幹受到傷害如傾斜、斷折而萌生，因得自母體的根系支持，老齡枯死之根株可以藉持續發育的萌蘖幼苗，而達更新和延續目的。本研究結果與太魯閣國家公園的青剛櫟的萌蘖情況相似，其平均萌枝數量為 3-11 株不等，中間年齡植株的萌枝數量較多，而齡級較大和較小植株個之萌枝數較少(劉威麟 2000)。樣區青剛櫟徑級 20 cm 以上的株數不及 5%，且其中 30 cm 的株數分布趨少但穩定，顯示萌蘖發育幼苗競爭汰選，大部分萌枝幼苗無法發育

成樹。此情況在其他櫟林亦有紀錄(Pons & Pausas 2006)。

本研究現場發現萌枝的大小和數量似乎有地理環境的差異，太魯閣地區較陡、乾燥處的萌蘖較普遍，而在本研究則發現在上坡、中坡或土石易崩落的地區，青剛櫟的萌枝胸徑較小(多未到達 1 cm)，數量較多，但位於陵線或較平坦處，萌枝較少，若有萌枝，胸徑則較大。在過去農墾地或有曾遭人為砍伐的痕跡，從靠近樹幹基部處萌生樹枝的情況則很普遍。而在沒有人為干擾時，天然干擾如颱風或地層鬆動崩落，則可能造成樹木枯倒或受物理性破壞，從而促進萌蘖的生長。在樣區土石鬆動(當地地質特色及動物活動所致)的稜線或陡坡處，此情況更容易發生。

森林植物的更新方式是影響植群演替之重要因素，不同的環境及不同樹種的更新方式均有其獨特性及重要性(Houle 1998)。更新方式包括種子雨(seed rain)、幼苗庫(seedling bank)、稚樹庫(sapling bank)、土壤種子庫(soil seed bank)、萌蘖(sprouts, Garwood 1989)。以種子雨、土壤種子庫為主要更新來源的植群多為先驅種植物，或是演化後期森林的耐陰樹種(Depuy & Chazdon 1998, Tekle and Bekele 2000, 林文智等 2004)。青剛櫟種子不具休眠行為，屬於典型之異儲型(recalcitrant seed storage)，不耐乾旱，種子的含水率越低，壽命越短(林讚標 1996)。此類種子壽命通常僅有數個月，落地後若遇環境適當則發芽成為幼苗庫，否則種子可能因不耐儲存而喪失活力，或因種子較大不易進入土壤中，而無法以土壤種子庫為其更新材料(林文智等 2004)。

太魯閣國家公園地區青剛櫟族群呈 III 存活曲線，早期個體有高死亡率，表示大量的果實中僅有部分會發育成小苗，而且幼苗死亡率極高(劉威麟 2000)。監測大分地區青剛櫟的結果量發現，自然落果中有高達 85% 是動物啃食後掉落的碎片，顯示樹上極大部分的果實提供了當地野生動物(主要是鳥類和哺乳動物)的食物來源(黃美秀等 2008)。此與在太魯閣地區的

研究發現所有成熟的青剛櫟果實中，只有近10%是完好的情況相似(劉威麟 2000)。雖然這少數的完好種子仍有可能發芽，而達到族群繁衍的目的，但是現場觀察落地的果實通常也很快便被動物移除，或被昆蟲蛀蝕，或發霉腐朽，導致有效的種子庫存量減，地上落果至次年3月僅剩0.02顆/m²，而4月初隨機抽查地面，甚至皆未發現任何完整果實，故於林地上留存具發芽能力的種子並不多(黃美秀等2008)。此與在其他溫帶及熱帶的櫟林的觀察相似，這些森林櫟實被動物掠食(acorn predation)的壓力通常很大，有時甚至幾近移除了該年生產的全部櫟實(Crewley 1992, Chambers & MacMahon 1994, Sun et al. 2004)。由於在大分的青剛櫟森林成樹枯死的情況並不常見，故若要藉由種子雨及土壤種子庫的機制而達到族群更新，其程度可能十分低。此推測與野外的實際觀察相符。大分森林底層胸高徑不及1 cm的植株大多是萌生，雖無計數實生苗所佔的比例，然底層開闊空曠，不易見到其獨立幼苗或幼樹，顯示此地區青剛櫟的種子若有機會發芽，可能也難以長成大樹。

幼苗或稚樹順利發育成樹，或幼苗能否成功在當地成為優勢物種，受很多因素影響，包括種子產生、散播、發芽、存活及生長等，這些階段又受到許多生物及非生物因子左右，其中後者則包括種子發育所需溫度、水分、氧氣、及光度，影響幼苗生長的光量、氣候變遷所致之乾旱、土壤沖蝕造成根部裸露等(Streng et al., 1989)。大分樣區的等高線在大尺度上呈向陽的東北-西南走向，地處乾燥，降雨量低，碎石多且土石易崩落，此整體物候環境推測對於種子萌芽及幼苗的發育並非有利環境。此外，青剛櫟幼苗多為集群分佈，因為部分種子成熟後雖有可能因動物播遷而散佈於他處，但因果實重，故大部分仍掉落於母樹之下(劉威麟 2000)。母樹效應會因物候環境的限制及樹下種苗的競爭作用，對種子的發育產生不利的影響(Pons & Pausas 2006)。

櫟實被動物掠食(acorn predation)的作用 是限制櫟林的更新的重要因素之一(Chambers & MacMahon 1994, Sun et al. 2004)。其中草食動物過度的啃食(browsing or grazing)，除了直接減少種子庫之外，也會因啃食及踐踏幼苗和稚樹，而破壞其發育，其作用甚至可能不亞於光線或水分對於櫟樹更新的影響(Baraza et al. 2004, Cierjack & Hensen 2004, Pulido & Dí'az 2005)。例如，在西班牙，野豬(*Sus scrofa*)會減少林下冬青櫟(*Q. ilex*)約一半的幼苗(Gómez & Hódara 2008)。大分地區大型野生動物資源豐富，除了台灣黑熊之外，該地大型動物如水鹿(*Cervus unicolor*)、野山羊(*Naemorhedus swinhoei*)、野豬、山羌(*Muntiacus reevesi*)都是青剛櫟果實及幼樹的潛在掠食者。因此，一旦有幼苗長出，該地物候環境加上動物的覓食活動，皆會干擾小苗的後續生長發育或造成死亡。

植物社會的物種多樣性可反映其發育情形，通常發育成熟穩定的生態系，其歧異度指數多介於0.6-0.8之間；當指數愈高，即歧異度愈大，愈有穩定該社會之功能(劉崇瑞、蘇鴻傑 1983)。本樣區之三林型之樹種歧異度0.5-0.9(表六)，顯示樣區森林發育或可能已趨近完全。此區地處偏遠，至少近三十年來鮮無人為活動干擾，故在沒有人類干擾的情況下，該地可觀察到的天然外力干擾包括林火、颱風、地震崩塌等，加上大型食草動物族群因國家公園境內近年來的保護而有增加趨勢，這些變化對於大分森林生態系植物更新的影響，則需待長期監測及更多研究釐清。

結論

青剛櫟為台灣中低海拔闊葉林重要組成樹種，也是玉山國家公園大分地區主要的優勢樹種，其櫟實為許多野生動物重要的食物來源，尤其是台灣黑熊。此區森林社會的物候生態及演替對於這些野生動物的族群動態及行為生態將有莫大的影響。大分地區青剛櫟受到

過去人類活動砍伐的影響，櫟實遭活動頻繁的動物啃食和踐踏，再加上當地氣候乾燥和不定期的自然外力的干擾作用下，該森林主要是藉由砍伐及自然的萌蘖方式更新。推測此區青剛櫟應該不易被其他樹種取代，其演替可能會愈趨於穩定或維持現況。此外，有鑑於此區植群組成的特殊性，以及對於野生動物的重要性，建議進一步研究探討影響樣區青剛櫟森林生態及演替的機制，包括種子命運、小苗的更新作用、野生動物的掠食作用，以及其他物候環境因素的限制。

致謝

本研究承蒙內政部營建署玉山國家公園管理處提供經費補助及行政上協助，東華大學夏禹九教授慷慨借予氣象監測儀器一套，以及兩位審查委員、許富雄博士、楊吉宗副主任對本研究提供寶貴的建議，特此感謝。野外調查的繁重工作特別感謝林廷輝、張書德、林淵源、高瑩山、何冠助、林晨意、徐欣業、顏坤程、邱菊霞、洪雅麗、賴彥成、高曼菁、劉秉宏、吳坤真等人，特此一併感謝。

引用文獻

- 李權裕，2004。關刀溪森林生態系殼斗科植物之物候週期與天然更新之研究，國立中興大學生命科學院碩士論文，共 68 頁。
- 李權裕、陳明義，2004。關刀溪森林生態系殼斗科植物之物候週期，特有生物研究，6(2): 95-110。
- 林一宏，2005。八二籽一四五米【八通關越道路東段史話】，內政部營建署玉山國家公園管理處，共 285 頁。
- 林文智、郭耀綸、陳永修、張乃航、洪富文、馬復京，2004。台灣南部多納針闊葉林土壤種子庫與森林更新，台灣林業科學，19(1): 33-42。
- 林渭訪、章樂民、柳樞，1968。台灣之森林植

- 物，中華林學季刊，1(2): 1-78。
- 林讚標，1996。林木種子採集、處理、儲藏、休眠與發芽，林業叢刊第 66 號，台灣省林業試驗所，共 68-73 頁。
- 柳樞，1968。臺灣產殼斗科植物地理之研究，林業試驗所報告第 165 號，共 24 頁。
- 夏禹九、王文賢，1985。坡地日輻射潛能的計算，台灣省林業試驗所試驗簡報第 1 號，共 28 頁。
- 高瑞卿、蘇鴻傑，2001。台灣東部立霧流域森林植群分析，國家公園學報，11(2): 231-254。
- 陳俊雄、蘇鴻傑，2003。台灣西北內陸區森林植群分析。國家公園學報 13(2): 1-25。
- 傅國銘，2002。丹大地區植群生態之研究，國立中興大學森林研究所碩士論文，共 145 頁。
- 程延年、葉貴玉、劉進金、何恭算，1987。玉山國家公園東埔玉山區地質調查暨解說規畫研究報告(二)，國立自然科學博物館，共 36 頁。
- 黃子銘，2003。青剛櫟之胚胎學，國立台灣大學森林所碩士論文，共 61 頁。
- 黃明通，1994。玉山國家公園八通關越嶺道之森林植群調查與分析，國立中興大學森林研究所碩士論文，共 142 頁。
- 黃美秀、林冠甫，2007。玉山國家公園台灣黑熊族群生態學及保育研究(2/4)，內政部營建署玉山國家公園管理處，共 48 頁。
- 黃美秀、林冠甫、賴秀芬，2008。玉山國家公園台灣黑熊族群生態學及保育研究(3/4)，內政部營建署玉山國家公園管理處，共 75 頁。
- 黃美秀、姚中翎、王穎、李培芬，2006。台灣黑熊的分佈圖繪製及保育現狀之探討，行政院農業委員會林務局，共 77 頁。
- 劉威麟，2000。太魯閣國家公園青剛櫟族群生態之研究，國立東華大學碩士論文，共 68 頁。
- 劉棠瑞、蘇鴻傑，1983。森林植物生態學，第

- 一版，臺灣商務印書館，台北，共 462 頁。
- 鄭萬鈞(主編)，1985。中國樹木志(第二卷)，中國林業出版社，北京，共 2398 頁。
- 蘇鴻傑，1987。森林生育地因子及其定量評估，中華林學季刊，20(1): 1-14。
- Abrams MD. 2002. The postglacial history of oak forests in eastern North America. In: W. J. McShea and W. M. Healy. (eds.) Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife, pp. 34-45. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- An S, M Liu, Y Wang, J Li, X Chen, G Li, and X. Chen. 2001. Forest plant communities of the Baohua Mountains, eastern China. *Journal of Vegetation Science* 12: 653-658.
- Baraza E, JM Gómez, JA Hódar, and R. Zamora. 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany* 82(3): 357-364.
- Chambers JC. and JA MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Cierjacks A and I Hensen. 2004. Variation of stand structure and regeneration of Mediterranean holm oak along a grazing intensity gradient. *Plant Ecology* 173: 215-223.
- Costello CM, DE Jones, RM Inman, KH Inman, BC Thompson, and HB Quigley. 2003. Relationship of variable mast production to American black bear reproductive parameters in New Mexico. *Ursus* 14(1): 1-16.
- Curtis JT and RP McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- Daubenmire R. 1968. *Plant communities: A textbook of plant synecology*. Harper & Row, Inc., New York, USA, 300 pp.
- Day FP. and CD Monk. 1974. Vegetation patterns on a southern Appalachian watershed. *Ecology* 55: 1064-1074.
- Depuy JM and RL Chazdon. 1998. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forest in NE Costa Rica. *Biotropica* 30: 223-37.
- Ellison AM, MS Banks, BD Clinton, EA Colburn, K Elliott, CR Ford, DR Foster, BD Kloeppel, JD Knoepp, GM Lovett, J Mohan, DA Orwig, NL Rodenhouse, WV Sobczak, KA Stinson, JK Stone, CM Swan, J Thompson, B Von Holle, and JR Webster. 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment* 3: 479-486.
- Garshelis DL and KV Noyce. 2008. Seeing the world through the nose of a bear—diversity of foods fosters behavioral and demographic stability. In: T. E. Fulbright and D. G. Hewitt. (eds.) *Frontiers in wildlife science: linking ecological theory and management applications*. pp. 139-163. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Garwood NC. 1989. Tropical soil seed banks: a review. In: M. A. Leck, V. T. Parker and R. L. Simpson. (eds.) *Ecology of soil seed bank*. pp. 149-209. Academic Press, San Diego, California.
- Gauch HG. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 298pp.
- Gómez JM and JA Hódar. 2008. Wild boars (*Sus scrofa*) affect the recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *Forest ecology and management* 256: 1384-1389.
- Gray RM. 2001. *Digestibility of foods and anthropogenic feeding of black bears in Virginia*. Thesis, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia.
- Hashimoto Y, M Kaji, H Sawada, and S Takatsuki. 2003. Five-year study on the autumn food habits of the Asiatic black bear in relation to nut production. *Ecological Research* 18: 485-492.
- Hill MO. 1979. *TWINSPAN-AFORTRAN programme for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes*. Cornell University, Ithaca, California.
- Houle G. 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecology* 79: 807-18.
- Hwang MH. 2003. *Ecology of Asiatic black bears (Ursus thibetanus formosanus) and people-bear interactions in Yushan National Park, Taiwan*. Dissertation, University of Minnesota, Twin Cities, Minnesota, 181pp.

- Hwang MH and DL Garshelis. 2007. Activity patterns of Asiatic black bears in the Central Mountains of Taiwan. *Journal of Zoology* 271: 203-209.
- Hwang MH, DL Garshelis, and Y Wang. 2002. Diets of Asiatic black bears in Taiwan, with methodological and geographical comparisons. *Ursus* 13: 111-125.
- IUCN. 2008. 2008 IUCN red list of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>.
- Johnson PS, SR Shifley, and R Rogers. 2002. *The Ecology and Silviculture of Oaks*. CABI Publishing, Wallingford Oxon, UK, 528pp.
- Judd WS, CS Campbell, EA Kellogg, and PF Stevens. 1999. *Plant systematics*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, UK, 464pp.
- Kelly DL. 2002. The regeneration of *Quercus petraea* (*sessile oak*) in southwest Ireland: a 25-years experimental study. *Forest Ecology and Management* 166: 207-226.
- Kirkpatrick RL and PJ Pekins. 2002. Nutrition value of acorns for wildlife. In: W. J. McShea and W. M. Healy. (eds.) *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. pp. 173-181. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland
- Koenig WB and JM Knops. 2002. The behavioral ecology of masting in oaks. In: W. J. McShea and W. M. Healy. (eds.) *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. pp. 129-148. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Liao JC. 1996. Fagaceae. In: Huang, T.-C. et al. (eds.). *Flora of Taiwan*, 2nd ed. Pp. 51-123. Editorial Committee, Department of Botany, National Taiwan University, Taipei, Taiwan.
- Lusk JJ, RK Swihart, and JR Goheen. 2007. Correlates of interspecific synchrony and interannual variation in seed production by deciduous trees. *Forest Ecology and Management* 242: 656-670.
- Mattson DJ. 1998. Diet and morphology of extant and recently extinct northern bears. *Ursus* 10: 479-496.
- McCune B and MJ Mefford. 1999. PC-ORD. *Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- McShea, W. J. 2000. The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations. *Ecology*: 228-238.
- McShea WJ, WM Healy, P Devers, T Fearer, FH Koch, D Stauffer, and J Waldon. 2007. Forestry matters: decline of oaks will impact wildlife in hardwood forests. *Journal of Wildlife Management* 71: 1717-1728.
- Odum EP. 1975. *Ecology: The link between the natural and the social sciences*. Holt, Rinehart and Winston, Publishers. New York, 244 pp.
- Pielou EC. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13: 131-144.
- Pons J and JG Pausas. 2006. Oak regeneration in heterogeneous landscapes: the case of fragmented *Quercus suber* forests in the eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 231: 196-204.
- Pulido FJ and M Di'az. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole cycle approach. *E`coscience* 12: 92-102.
- Rodewald AD. 2003. Decline of oak forests and implications for forest wildlife conservation. *Natural Areas Journal* 23: 368-371.
- Schupp EW. 1990. Annual variation in seedfall, post-dispersal predation and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71: 504-515.
- Shannon CE and W Weaver. 1963. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana, 117 pp.
- Soepadmo E. 1968. A revision of the genus *Quercus* L. subg. *Cyclobalanopsis* (Oersted) Schneider. *Malesia. Garden Bulletin (Singapore)* 22: 255-427.
- Stiling P, D Moon, G Hymus, and B Drake. 2004. Differential effects of elevated CO₂ on acorn density, weight, germination, and predation among three oak species in a scrub-oak forest. *Global Change Biology* 10: 228-232.
- Su HJ. 1984. Studies on the climate and vegetation type of the natural forest in Taiwan (I). Analysis of the variation in climatic factors. *Quarterly Journal of Chinese Forestry* 17(3): 1-14.
- Sun S, X Gao, and L Chen. 2004. High Acorn Predation Prevents the Regeneration of *Quercus liaotungensis* in the Dongling Mountain Region of North China. *Restoration Ecology* 12: 335-342.
- Tanouchi H and S Yamamoto. 1995. Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetatio* 117: 51-60.
- Tekle K and T Bekele. 2000. The role of soil seed banks in the rehabilitation of degraded

黃美秀，賴秀芬，林冠甫，葉慶龍

hillslopes in southern Wello, Ethiopia.
Biotropica 32: 23-32.
Vaughan MR. 2002. Oak trees, acorns, and bears.
In: W. J. McShea and W. M. Healy. (eds.)

Oak forest ecosystems: ecology and
management for wildlife. pp. 224-240.
Johns Hopkins University Press, Baltimore,
Maryland.