

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20140345

台湾中部暖温带阔叶林年轮特征、生长与树龄结构

詹明勋 何坤益 徐震骐 陈沈佑

(嘉义大学)

摘要:台湾目前对于阔叶树种的生长轮少有研究,尤其对于天然阔叶林的生长趋势与模型的相关研究更是缺乏,许多资料仍相当不足,有鉴于此,本研究将针对台湾中部地区的典型暖温带阔叶林进行生长轮的研究与探讨。神木溪保护林于2003年已设置完成18个长期观察的森林动态样区,本研究采用第13~18共6个样区内所有胸径大于6 cm之阔叶树,依据林分特征调查结果,钻取大于6 cm胸径林木,钻取高度约在胸径位置,共取得22科33属39种合计448支树芯。年轮分析运用实体显微镜配合CCD拍摄,目视各树种内年轮的变异,并加以分类,作为年轮目视判视与计数年轮的依据,并用Velmax系统量测年轮宽度,应用树冠级模式(CCM)、定期生长量模式(PAI)及混合模式(Mixed)建立各冠层生长趋势,并解析各树种树龄结构,以提供台湾最大面积、分布最广之楠櫟及栎林带林分经营之参考。年轮特征上,属于散孔材树种占79%;半环孔材树种占18%;环孔材树种占3%。生长趋势上,所有树种的平均生长速率统计结果为3.53 mm/a。冠层产生垂直层次分化作用明显,显示出其生长的趋势,上主冠层直径增长情形最快,平均生长率为4.47 mm/a;主冠层其次,平均生长率为2.95 mm/a;底冠层速率最慢,平均生长率为2.92 mm/a。PAI模式显示大部分树种的生长趋势是呈现年轮宽度随树龄增加而增加或线性常数的情形。树龄估算以树冠级模式、PAI模式和混合模式3种模式估算,全部平均年龄分别为55、60、59年。混合模式的利用可以降低单独使用树冠级模式或PAI模式的误差率。树龄结构上,依树冠级模式、PAI模式及混合模式龄级分布结果,本样区充满耐阴性树种前生苗与灌木,逐渐形成典型的复层林。树龄出现2种分群,第1种大多为耐阴性树种的小苗,树木建立时间为20世纪后期;第2种在1900年左右形成了1个独立的单峰。年轮不明显区别造成类型分类的困难,轮宽不规则也无法明确定年,PAI模式需要大量的各龄阶树芯数据建立回归模式,所得到的模型才具有足够之代表性,混合模式虽解决了部分树龄推估的误差,但仍有其他问题,因此日后应更进一步进行探讨与分析,方能对森林生态系之永续经营与发展产生一定程度的帮助。本研究提供暖温带阔叶林林分径向生长与树龄结构信息,以供森林收获采伐和森林永续经营参考。

关键词:树龄结构生长;树冠级模式(CCM);年轮特征;生长趋势;混合模式;定期生长量模式(PAI)

中图分类号:S758.5 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2015)03-0084-10

CHAN Ming-hsun; HO Kuen-yih; SYU Jhen-chi; CHEN Shen-yoi. **Growth ring characteristics, growth pattern and age structure of warm temperate broadleaf forest in central Taiwan.** *Journal of Beijing Forestry University* (2015) **37**(3) 84-93 [Ch, 11 ref.] Chiayi University, Chiayi, Taiwan, 60004, China.

Few studies focus on the growth ring of broadleaf trees in Taiwan at present, especially lack of researches in modeling growth rate of natural broadleaf forest. This study thus aims at studying the growth ring of typical warm temperate broadleaf forest in central Taiwan. The 18 long-term forest dynamics plots in shenmuhsi reserved forest were established since 2003. Trees with DBH > 6 cm in 6 plots of 13-18 were coring at breast height. 448 cores in total from 39 species 33 genera 22 families were obtained based on the stand characteristics. Microscope and CCD were used for tree-ring analysis. The transition point between successive annual rings was determined and classified visually, and then was used as the basis for visual determination and calculation of growth ring. We measured ring width using Velmax system. The crown-class model (CCM), PAI regression model, and mixed model were used to describe a crown trend and to analyze the age structures of species, which could be served as the references for the stand

收稿日期:2014-09-16 修回日期:2014-12-30

第一作者:詹明勋,博士,助理教授。主要研究方向:森林计测学、树轮生态学。Email:mhchan@mail.ncyu.edu.tw 地址:60004 嘉义市鹿寮里学府路300号嘉义大学。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

management on most widely distributed *Machiluscastanopsis* and *Quercus* with largest area in Taiwan. Regarding the character of growth ring, 79% samples are diffuse-porous species, 18% semi-ring-porous and 3% ring-porous. Average growth rate for all species is 3.53 mm/a. The significant vertical difference happened in canopy level. The average growth rate is 4.47 mm/a in overstory (upper) trees, which is the fast growing one, 2.95 mm/a in overstory (main) trees, and 2.92 mm/a in understory trees. PAI model denotes that the ring width linearly increases over time in most of the species. With 3 models of crown-class, PAI and mixed the estimated average age was 55, 60 and 59 respectively. The use of mixed model could lower error percentage than using PAI mode and crown-class model. The distribution of age group from CCM, PAI and mixed model revealed that this area is full of shade-tolerant seedlings and shrubs, and then gradually typical multi-layer forest is formed. The trees by age could be divided into two groups. The first group is mostly shade-tolerant seedlings originated at the late 20th century, and the second group formed an independent peak in 1900. Invisibility of growth ring caused the difficulty on classification. Irregularity of ring width resulted in the no way to determine age. PAI model needs large sample data of tree cores from different tree ages to do regression for being representative. Other problems still remain although the mixed model could lower estimation error of tree age. Therefore, it is necessary to further discuss and analyze the information and methodologies for the sustainable management and development of forest ecosystem. The study provides a sample of radial growth and age structure of warm temperate broadleaf stand for better understanding of forest management in this area.

Key words age structures; crown class model; growth ring characteristics; growth pattern; mixed model; periodic annual increment model

树木的生长常会受到生育地因素及自身生长状况的影响,因此借由树木年轮可以重建以前之干扰、生长情况及死亡率等^[1-3],树轮生态学的研究在温带地区十分进步,但温带地区一般为针叶树种,年轮早晚材带之间的境界相当分明,而阔叶树种一般缺乏明显年轮,故使用阔叶树作为过去森林动态干扰的间接证据^[4]的研究往往是较为困难的。鉴于此 Worbes 等^[5]对热带及亚热带树种提出 4 种年轮判定的基本类型。借由树种胸径阶分析林分动态尚属于间接之研究方式,唯有利用年轮进行分析,才是最为直接的方法,但目前台湾对于生长趋势及树龄结构的研究尚为起步阶段,不同海拔高度和气候带之天然阔叶林的年轮信息仍十分缺乏。台湾林地面积约占全岛面积的 58%,其中天然林占林地总面积的 73%^[6],而楠栎林带及栎林带为台湾森林之天然常绿阔叶林带,形成物种的多样性及丰富自然资源。位于台湾中部之神木溪保护林更为典型暖温带天然阔叶林,林分为典型樟栎群丛优势之阔叶天然林,是树木年轮分析研究的良好地点。因此,本研究于神木溪保护林 13~18 永久动态样区内对所有树种的树芯进行研究,希望经由年轮观察及分析后所得之数据,利用不同树龄估算模式分析各冠层之生长趋势,再以此为基础重建林分之龄级结构,以供阔叶林经营管理之参考。

1 材料与方法

1.1 研究地区

本研究位于南投县信义乡台大实验林对高岳营林区第 31 林班之神木溪保护林区(120°51'27"E, 23°30'51"N),大致位置于和社溪支流出水溪南岸,林区内共设置 18 个长期观察森林动态样区,海拔约 1 300~2 200 m,面积约 181.35 hm²,原生天然林。该地区雨量约 2 400 mm,雨量集中于 4—9 月,气温变化和缓,由 1 月最低温 10.7 °C 至 7 月最高温 19.3 °C,年均温约在 16 °C 左右,相对湿度则在 69%~83.5% 上下。根据崔祖锡等^[7]植物群落组成的调查结果,蕨类植物 11 科 26 属 64 种、裸子植物 1 科 1 属 1 种、双子叶植物 42 科 72 属 81 种、单子叶植物 7 科 13 属 17 种,而本研究获取阔叶树种 22 科 33 属 39 种之树芯。

1.2 研究树种与样本采取之准备

本研究采用第 13 样区至第 18 样区,而每样区皆已完成 6 cm 以上木本植物每木定位(二度分带坐标位置)及种类调查。对于 6 个样区内所有阔叶树树种进行树芯的钻取,钻取位置为胸径高度 1.3 m 处,每种钻取 1 或 2 支树芯,共完成 448 支树芯取样。取得样本后将其风干,以动物性蛋白胶固定至砧木上,最后使用砂纸砂磨树芯,使年轮清晰。

1.3 树轮分析

树轮分析分为目视定年、轮宽量测以及年轮结构的解剖观察与导管分类。目视定年是于年轮上进行伪年轮与缺轮判释且标记出来,再将剩余轮数进行计数借以订年,年数须从树皮至髓心方向计算。轮宽量测以 RINTECH TSAPWin scientific4.67c 软件辅助 Velmex 量测系统进行,测量精度为 0.001 cm,将树芯置于该系统之载台,使用实体显微镜以十字丝对准树轮境界进行树轮宽度的量测。量测结果会自动记录于 TSAPWin 软件中,且对钻取之树芯数量大于 1 支以上者进行交互定年作业。年轮结构的解剖观察与导管分类是观察木材密度的变化及颜色,主要是为了判释短径向直径及厚细胞壁之纤维细胞与木材间之导管排列是环孔材,还是散孔材或半环孔材^[8]。

1.4 树龄估算模式与生长趋势分析

树芯分为到达髓心与未到达髓心。到达髓心树芯可由髓心至树皮间的年轮得知该树种树龄与生长情况,未达髓心树芯则须以同种树种之生长模式进行推估,生长模式分为树冠级模式(CCM)、定期生长量模式(PAI)与混合模式,对具有 10 支以上树芯之树种进行推估。模式的建立参考 Baker^[9]的方法,以胸径大小为基础,运用量测之年轮宽度计算所得之生长速率等信息建立 3 种不同之生长趋势。CCM 模式以树木胸径级划分树冠受光程度等级,该法假设相同树冠级之同一树种具有同样的平均生长速率进行估算,依据二次平均树高作为林分主要直径,CCM 模式之公式为 $a = D/(2d)$, a 为树龄, D 为树干直径, d 为平均年轮宽度。PAI 模式以树木瞬间相对生长率与胸高直径为参数,将树芯各龄级作平均并累加即可得出理论累积直径,再以回归分析得出其乘幂式。该式可作为推估树龄与不完整树芯之年龄,公式为 $y = ax^b$, y 为树龄, a 为生长率, x 为直径。混合模式是参考 Baker 等^[10]发展之模式,以 CCM 模式推算阳性与中性树种,PAI 模式推算耐阴性树种,将二者混合建立树龄结构。

1.5 树龄结构建立

将 CCM 模式与 PAI 模式 2 种树龄估算方法分别进行年龄的推估,再个别以树龄 20 年为一个龄级,根据每龄级之株数制作树龄结构图;混合模式则判断出 CCM 模式中阳性树种与 PAI 模式中的耐阴性树种,将二者混合建立树龄结构。

2 结果与讨论

2.1 取样结果

样区调查立木共 22 科 33 属 39 种,计 411 株,

以樟科(Lauraceae) 218 株最多,壳斗科(Fagaceae) 58 株为次,省估油科(Staphyleaceae) 29 株,荨麻科(Urticaceae) 28 株,山茶科(Theaceae)、桦木科(Betulaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、槭树科(Aceraceae)各 11 株,木兰科(Magnoliaceae) 8 株;胡桃科(Juglandaceae) 5 株,杜英科(Elaeocarpaceae)、鼠刺科(Escalloniaceae)各 3 株,粗榧科(Cephalotaxaceae)、虎皮楠科(Daphniphyllaceae)、木犀科(Oleaceae)、杜鹃花科(Ericaceae)各 2 株,榆科(Ulmaceae)、马鞭草科(Verbenaceae)、忍冬科(Caprifoliaceae)、海桐科(Pittosporaceae)、五加科(Araliaceae)、鼠李科(Rhamnaceae)各 1 株,调查结果(表 1)符合台湾中部典型樟栎群丛优势之阔叶天然林,树芯钻取的部分则取得 448 支树芯,其中 363 支通过髓心,其余 85 支并无通过髓心。

2.2 年轮分析

2.2.1 年轮境界

年轮之树轮境界为订年上之重要依据,在各树种树芯之年轮的观察中发现,乌心石、红楠及变叶新木姜子 3 种树种的边材与心材年轮明显清晰,占有树种的 8%;长叶木姜子与日本女贞 2 种心材年轮为明显或尚为明显,边材年轮则为明显,占有树种的 5%;其余 34 种树种之年轮边材年轮明显或尚为明显,心材年轮则不明显,推测为心材含水率低和颜色较深之故。年轮清晰与否除了树种生长特性以外,生长环境亦会影响,通常生长过程中温度高低的明显气候变化直接影响了树木的细胞生长,气候温度越分明,年轮就越清晰。

2.2.2 导管分类

阔叶树为被子植物,构成要素与排列情形较为复杂,与针叶树相较之下变化为多,导管为树木本身作为输导与支持的功用,其排列、形状等会因树种而异,这些差异可作为鉴别之特征,依导管分布方式可分为环孔材、半环孔材与散孔材。于本研究中,属于散孔材树种为 31 种,占全部树种的 79%,其横切面上导管平均分布于整个年轮中,导管大小皆略为相同,虽向轮外侧处有逐渐减小之趋势,但大小差异并不明显;属于半环孔材共 7 种,占全部树种的 18%,部分樟科及壳斗科为此种,其横切面上导管于年轮较狭窄时呈环孔排列,年轮较宽阔时则为散孔排列,会介于环孔性与散孔性之间;而所有树种中,只有榆科的阿里山榆的导管为环孔性排列,在横切面上可以观察到其导管沿着春材做紧密排列。Bailey^[11]曾提出环孔材的形成可能会受到季节之影响的推测,原因是典型环孔材大多生于寒暑分明或干湿季分明

表1 神木溪护林13~18样区之树芯资料

Tab.1 Tree cores information of plot 13-18 in Shenmuhsi reserved forest

科名 Family	树种 Species	株数 Number of trees	生长轮清晰度			年轮导管 分类 Classification of vessel	年轮特征 Characteristics of growth ring	树芯 Sample of tree core		
			Visibility of growth ring		数量 Number			过髓心 Pith crossed	无过髓心 Pith uncrossed	
			心材 Heart wood	边材 Sap wood						
粗榧科 (Cephalotaxaceae)	台湾粗榧 (<i>Cephalotaxus wilsoniana</i>)	2	-	+	2	A	2	2	0	
木兰科 (Magnoliaceae)	乌心石 (<i>Michelia compressa</i>)	8	+	+	2	A	9	6	3	
樟科 (Lauraceae)	山肉桂 (<i>Cinnamomum insularimontanum</i>)	9	-	+	2	A	11	7	4	
	台湾雅楠 (<i>Phoebe formosana</i>)	7	-	+	2	A	8	7	1	
	长叶木姜子 (<i>Litsea acuminata</i>)	80	±	+	3	A	86	74	12	
	屏东木姜子 (<i>Litsea akoensis</i>)	1	-	+	3	A	1	1	0	
	假长叶楠 (<i>Machilus japonica</i>)	33	-	+	3	A	35	25	10	
	红楠 (<i>Machilus thunbergii</i>)	8	+	+	2	A	8	7	1	
	高山新木姜子 (<i>Neolitsea acuminatissima</i>)	2	-	+	2	A	2	2	0	
	变叶新木姜子 (<i>Neolitsea variabilissima</i>)	27	+	+	2	A	32	29	3	
	琼楠 (<i>Beilschmiedia erythrophloia</i>)	51	-	+	2	B	58	49	9	
蔷薇科 (Rosaceae)	山枇杷 (<i>Eriobotrya deflexa</i>)	9	-	+	2	A	9	6	3	
	台湾石楠 (<i>Photinia lucida</i>)	2	-	+	2	A	2	1	1	
鼠刺科 (Escalloniaceae)	小花鼠刺 (<i>Itea parviflora</i>)	3	-	+	2	A	3	3	0	
五加科 (Araliaceae)	华参 (<i>Sinopanax formosana</i>)	1	-	+	2	A	1	1	0	
忍冬科 (Caprifoliaceae)	吕宋荚蒾 (<i>Viburnum luzonicum</i>)	1	-	+	2	A	1	1	0	
虎皮楠科 (Daphniphyllaceae)	台湾虎皮楠 (<i>Daphniphyllum membranaceum</i>)	2	-	+	2	A	2	1	1	
桦木科 (Betulaceae)	台湾赤杨 (<i>Alnus formosana</i>)	1	-	+	2	A	1	1	0	
	阿里山千金榆 (<i>Carpinus kawakamii</i>)	10	-	+	2	C	10	8	2	
壳斗科 (Fagaceae)	鬼栎 (<i>Lithocarpus castanopsisifolius</i>)	20	-	+	3	A	21	13	8	
	大叶校栎 (<i>Pasania kawakamii</i>)	5	-	+	3	A	5	4	1	
	狭叶栎 (<i>Cyclobalanopsis stenophylloides</i>)	31	-	+	3	A	33	18	15	
	键子栎 (<i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i>)	2	-	+	3	C	2	1	1	
胡桃科 (Juglandaceae)	化香树 (<i>Platycarya strobilacea</i>)	5	-	+	2	A	6	5	1	
榆科 (Ulmaceae)	阿里山榆 (<i>Ulmus uyematsui</i>)	1	-	+	1	D	2	1	1	

表 1(续)

科名 Family	树种 Species	株数 Number of trees	生长轮清晰度		年轮导管 分类 Classification of vessel	年轮特征 Characteristics of growth ring	树芯		
			Visibility of growth ring				Sample of tree core		
			心材 Heart wood	边材 Sap wood			数量 Number	过髓心 Pith crossed	无过髓心 Pith uncrossed
荨麻科 (Urticaceae)	长梗紫苕麻 (<i>Villebrunea pedunculata</i>)	28	-	+	2	A	32	30	2
海桐科 (Pittosporaceae)	疏果海桐 (<i>Pittosporum illicioides</i>)	1	-	+	2	B	1	1	0
杜英科 (Elaeocarpaceae)	杜英 (<i>Elaeocarpus sylvestris</i>)	1	-	+	2	A	3	3	0
	猴欢喜 (<i>Sloanea formosana</i>)	2	-	+	2	A	3	3	0
山茶科 (Theaceae)	柃木 (<i>Eurya japonica</i>)	1	-	+	2	A	1	1	0
	大头茶 (<i>Gordonia axillaris</i>)	12	-	+	2	A	7	7	0
杜鹃花科 (Ericaceae)	西施花 (<i>Rhododendron leptosanctum</i>)	2	-	+	2	A	3	3	0
鼠李科 (Rhamnaceae)	毕禄山鼠李 (<i>Rhamnus pilushanensis</i>)	1	-	+	2	A	1	0	1
槭树科 (Aceraceae)	尖叶槭 (<i>Acer kawakamii</i>)	2	-	+	2	A	3	3	0
	青枫 (<i>Acer oliverianum</i>)	2	-	+	2	A	2	1	1
	樟叶槭 (<i>Acer albopurpurascens</i>)	6	-	+	2	B	6	3	3
省沽油科 (Staphyleaceae)	台湾山香圆 (<i>Turpinia formosana</i>)	29	-	+	2	A	32	31	1
木犀科 (Oleaceae)	日本女贞 (<i>Ligustrum liukiense</i>)	2	±	+	2	A	2	2	0
马鞭草科 (Verbenaceae)	杜虹花 (<i>Callicarpa formosana</i>)	1	-	+	2	A	2	2	0

注:生长轮清晰度中,+表示清晰度为佳,±为尚可,-为差;年轮导管分类中,1表示环孔材,2表示散孔材,3表示半环孔材;年轮特征数据来源于文献[11]。Notes:“+” refers to that the visibility of growth ring is superior,“±” visibility medium, and“-” visibility poor. In the classification of the vessel: 1 refers to ring-porous, 2 diffuse-porous and 3 semi-ring-porous. The data of the characteristic of growth ring was from reference [11].

的地区。本研究地区观察结果得到多半树种皆为散孔材,而半环孔材多为壳斗科植物。

2.2.3 年轮特征观察及判别

据 Worbes 等^[5]将年轮结构分为 4 种类型,定年依据类型分别为 A、B、C、D 4 种类型:A 型依照树轮边界及一系列或数列具短半径与厚壁细胞之组成造成木材密度的变化为定年依据;B 型主要于豆科(Leguminosae)上出现,以树轮边界之单列或多列的薄壁细胞的规律作为依据;C 型是薄壁细胞及纤维细胞相互交替不断出现的现象,以此规律性作为依据;D 型为年轮上导管直径大小变化与出现频度的规律性作为依据。以此 4 种区分方式判断 39 种树种的年轮特征,结果得到 33 种为类型 A,3 种为类型 B,2 种为类型 C,1 种为类型 D,此研究地区年轮

特征类型多为类型 A。

2.3 生长趋势分析

依 Worbes 等分类所得之年轮境界为订年依据后,以 TSAPWin 测得树芯每年轮宽数据,再以 CCM 模式与 PAI 模式绘制生长趋势图。

2.3.1 CCM 模式

立木树冠在垂直结构的分布位置,可以初步显示其生长的优势。胸径 12.5 cm 以上非幼龄木的树高平均数为 14.4 m,均数平均数为 4.8,进行林分垂直结构分析,最大树高 19.2 m 以上为上主冠层,以琼楠、长叶木姜子、假长叶楠、狭叶栎为主要植物群落;最大树高 19.2 m 以下、9.6 m 以上树种为主冠层,以变叶新木姜子、台湾山香圆、山肉桂、大头茶为主要植物群落;最大树高低于 9.6 m 为底冠层,长梗紫苕麻、台湾雅楠为主要植物群落,此区不分树种之

直径平均生长率为 3.53 mm/a, 利用年龄与累积直径建立 CCM 3 种树冠级的生长趋势图。

表 2 列出各冠层主要树种。上主冠层 12 种树种 CCM 直径平均生长率为 3.0 ~ 8.0 mm/a; 全树种

直径平均生长率为 4.47 mm/a; 最高值出现在上主冠层中; 较高生长速率物种为桦木科的台湾赤杨, 生长率为 7.8 mm/a; 而推估可达到的最大树龄级则是以木兰科的乌心石与樟科的琼楠之 140 以上为最大。

表 2 神木溪保护林区 13 ~ 18 样区内主要树种之 CCM 模式

Tab. 2 CCM model of main species in plot 13-18 of Shenmuhsi reserved forest

冠层 Canopy layer	树种 Species	株数 Number of trees	直径生长 速率 Growth rate/ (mm·a ⁻¹)	平均高度 Average height/m	最大高度 Maximum height/m	树芯树龄 Sample age			
						树芯个数 Number of sample	最小值 Minimum/a	最大值 Maximum/a	平均值 Average/a
上主冠层 Overstory (upper)	琼楠 (<i>Beilschmiedia erythrophloia</i>)	51	3.4 ± 0.08	13.7	25.0	45	19	146	51
	长叶木姜子 (<i>Litsea acuminata</i>)	80	3.0 ± 0.11	12.6	20.0	57	10	103	55
	假长叶楠 (<i>Machilus japonica</i>)	33	5.2 ± 0.18	16.1	24.0	20	11	92	53
	狭叶栎 (<i>Cyclobalanopsis stenophylloides</i>)	31	3.8 ± 0.09	14.6	22.5	28	22	104	51
主冠层 Overstory (main)	变叶新木姜子 (<i>Neolitsea variabilima</i>)	27	2.6 ± 0.12	13.3	18.5	23	20	176	53
	台湾山香圆 (<i>Turpinia formosana</i>)	29	3.0 ± 0.13	8.7	12.5	17	22	137	54
	山肉桂 (<i>Cinnamomum insulari montanum</i>)	9	3.2 ± 0.17	12.1	17.0	6	33	84	57
	大头茶 (<i>Gordonia axillaris</i>)	12	3.2 ± 0.17	13.5	18.0	9	48	83	67
底冠层 Understory	长梗紫苧麻 (<i>Villebrunea pedunculata</i>)	28	3.7 ± 0.20	7.3	5.1	8	11	27	21
	台湾雅楠 (<i>Phoebe formosana</i>)	7	2.6 ± 0.33	8.5	9.0	4	26	31	29

注: 表中直径生长速率为平均值 ± 标准偏差 (SD), 其他只有单株树种无标准偏差 (SD); 树芯树龄为 TSAPWin 量测之树龄。Notes: The growth rate is described as average value ± one standard deviation, no standard deviation for other attributes; sample ages were measured by TSAPWin.

主冠层 17 种树种树冠级直径平均生长率为 2.1 ~ 7.2 mm/a, 该冠层所有树种的直径平均生长率 2.95 mm/a; 依 CCM 推估树龄特征值, 樟科的变叶新木姜子和省估油科的台湾山香圆生长速率略低, 但树龄可达 130 年以上; 槭树科的尖叶槭有较高的生长速率, 树龄可达 40 年左右。

底冠层 6 种树种树冠级直径平均生长率 2.4 ~ 3.8 mm/a, 该冠层所有树种的直径平均生长率 2.92 mm/a, 生长速率最低值出现在底冠层; 依 CCM 模式推估之树龄特征值, 荨麻科的长梗紫苧麻有较高的生长速率, 树龄可达 20 年以上。

各冠层产生垂直层次分化作用明显, 显示出生长的趋势, CCM 模式假设同样树冠等级的树种有相同的平均生长率, 而上主冠层的受光程度最高, 直径增长情形最快, 主冠层其次, 底冠层速率最慢。例如, 20 ~ 60 年的增长情形, 上主冠层约 24 cm, 主冠

层约 15 cm, 底冠层只有约 9 cm (图 1)。

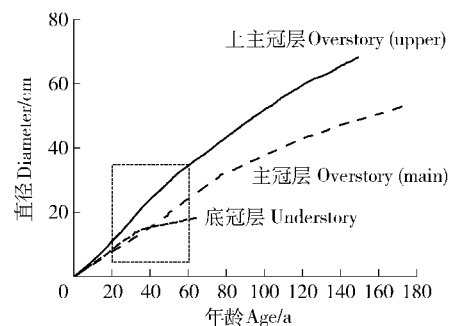


图 1 不同冠层之生长趋势图

Fig. 1 Growth trends of different canopies

2.3.2 PAI 模式

乘幂式 $y = ax^b$ 适用于生长速度呈现稳定增加或减少的树种, 多数树种符合此生长模式。以回归式即可利用累积直径推算树龄, 依据本研究可用之树

芯资料达 10 支以上的树种树芯之样本分析完成 PAI 模式数据(表 3)。

树芯数据达 10 株以上的树种有 7 种,以乘幂式 $y = ax^b$ 作趋势线(图 2,变叶新木姜子趋势线图略)。其中 a 值代表的生长速率为瞬间相对生长率,以长叶木姜子最高,其次依序为假长叶楠、琼楠、狭叶栎、台湾山香圆、鬼栎,最低为变叶新木姜子; b 值代表年轮宽度随时间改变的速率情形, $b > 1.1$ 代表年轮宽度会随树龄的增加而减少,本研究没有树种符合

此情形。大约 $b = 1(0.9 < b < 1.1)$ 代表年轮宽度随时间变化呈现一个线性常数,有狭叶栎、台湾山香圆、鬼栎、变叶新木姜子。 $b < 0.9$,年轮宽度随树龄的增加而增加,有长叶木姜子、假长叶楠、琼楠。结果显示此区大部分树种的生长趋势为年轮宽度随树龄的增加而增加或线性常数的情形。大多数树种具有林下更新的能力,等到上层树冠有孔隙时,便能生长至树冠层,其树种为耐阴性树种。

表 3 主要树种之 PAI 生长模式

Tab. 3 PAI growth patterns of main species

树种 Species	株数 Number of trees	生长速率回归式 Allometric growth equation	R^2
琼楠(<i>Beilshmedia erythrophloia</i>)	45	$Y = 3.503X^{0.8781}$	0.7861
长叶木姜子(<i>Litsea acuminata</i>)	57	$Y = 8.966X^{0.5894}$	0.7052
假长叶楠(<i>Machilus japonica</i>)	20	$Y = 5.057X^{0.7060}$	0.7580
狭叶栎(<i>Cyclobalanopsis stenophylloides</i>)	28	$Y = 3.320X^{0.9149}$	0.8450
鬼栎(<i>Lithocarpus castanopsisifolius</i>)	14	$Y = 2.790X^{0.9532}$	0.9254
变叶新木姜子(<i>Neolitsea variabilima</i>)	23	$Y = 2.403X^{1.0824}$	0.6900
台湾山香圆(<i>Turpinia formosana</i>)	17	$Y = 3.101X^{0.9960}$	0.9508

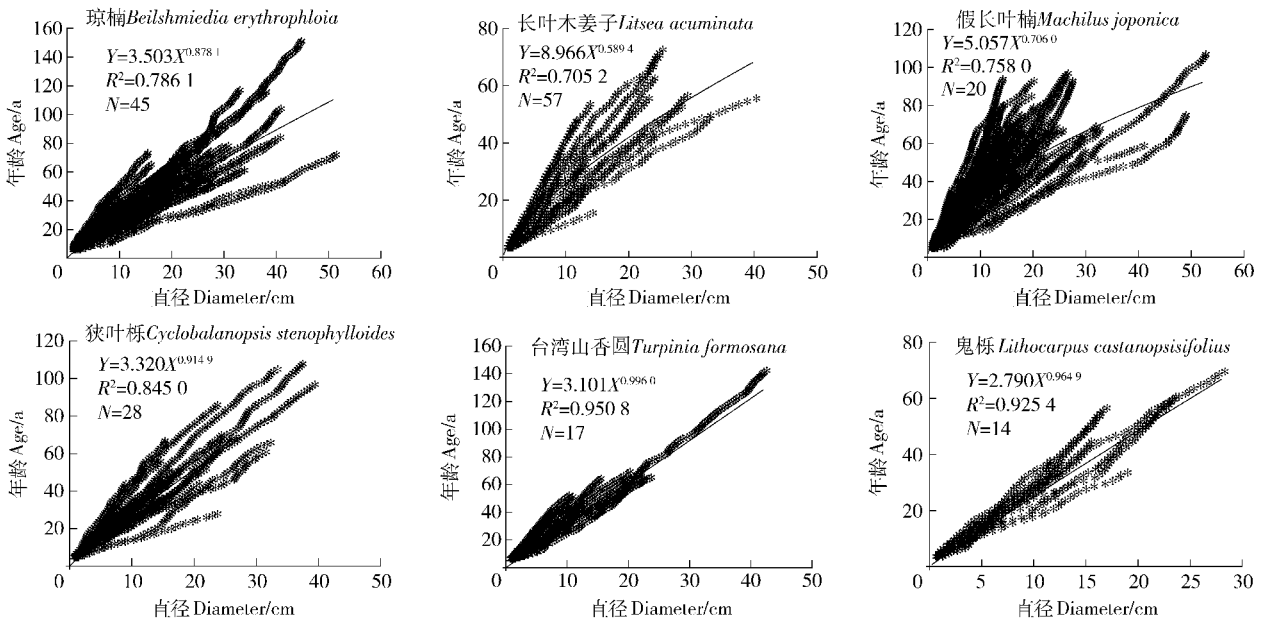


图 2 利用年龄与累积直径建立之 PAI 模型

Fig. 2 PAI model established by age and cumulative diameter

2.4 树龄结构

2.4.1 CCM 模式

CCM 模式的平均生长速率的树龄,估算于不同和相同树种间的树龄差异相当大,表 4 为样区所有树种的最低、最高、平均树木年龄,树龄最大的为 393 年的鬼栎(树龄推估为 273 年),树龄最小则为 31 年的假长叶楠(树龄推估为 25 年)。相同树种

中,许多树种的最小与最大树龄有差异性,差异最多的为鬼栎。

各树种龄级分布(图 3)情形大部分以幼龄木数量为多,以树龄 60 年以内之数量为最多,中、老龄木数量急剧下降,只有零星几株分布,呈现 J 型分布,显示林木更新情形良好。

树冠层的区分和样区树木年龄的分布,可了解

样区树龄结构的形态。超过 130 年的树木在上主冠层和主冠层均有分布,底冠层主要为分布在 60 年以下的树木。上主冠层树木共 245 株 12 个树种,占 60.5%,年龄分布在 10 ~ 149 年;主冠层树木共有 120 株 17 个树种,占 29.6%,年龄分布在 14 ~ 176 年;底冠层树木共有 40 株 6 个树种,占 9.9%,年龄分布在 10 ~ 64 年。冠层垂直层次分化明显,显示出生长的趋势,上主冠层直径增长情形最快;主冠层其次;底冠层速率最慢,其林下充满耐阴种之前生苗与灌木,典型的复层林逐渐形成(图 1 虚线框处)。

2.4.2 PAI 模式

将所有树芯样本数大于 10 支之树种进行树龄估算分析,7 个树种的龄级分布情形(图 3)和树冠

级模式大致相同。

树龄最大为 329 年的鬼栎,最小则是 36 年的假长叶楠及狭叶栎(表 4)。相同树种中,发现许多树种的最小与最大树龄差异性并不大,差异最大的是鬼栎的 277 年;差异最小的是假长叶楠的 64 年。树龄结构部分,林下充满耐阴性树种前生苗与灌木,其中琼楠的生态幅度颇大,出现于森林演替早期直到后期成为优势种。

长叶木姜子有大量的小苗出现,随着龄级的增加,植株的数目逐渐减少。幼龄木在竞争之后有一定数量的植株可以达到主冠层地位,显示此类树种在森林中更新良好,在中期的森林中,有能逐渐成为主要树种的趋势,属于耐阴性树种。

表 4 CCM 模式及 PAI 模式估算各树种上主冠层和主冠层之年龄

Tab.4 Estimated ages of species at overstory (upper) and overstory (main) by CCM and PAI model

冠层	树种 Species	直径生长 Growth rate/ (mm·a ⁻¹)	株数 Number of trees	平均树龄 Average tree age/a		最小树龄 Minimum tree age/a		最大树龄 Maximum tree age/a	
				CCM	PAI	CCM	PAI	CCM	PAI
				上主冠层 Overstory (upper)	琼楠(<i>Beilshmedia erythrophloia</i>)	3.4 ± 0.08	45	97	138
	长叶木姜子(<i>Litsea acuminata</i>)	3.0 ± 0.11	57	83	59	44	41	177	94
	假长叶楠(<i>Machilus japonica</i>)	5.2 ± 0.18	20	68	62	31	36	131	100
	狭叶栎(<i>Cyclobalanopsis stenophylloides</i>)	3.8 ± 0.09	28	111	101	36	36	279	237
	鬼栎(<i>Lithocarpus castanopsisifolius</i>)	3.8 ± 0.16	14	167	144	57	52	393	329
主冠层 Overstory (main)	变叶新木姜子(<i>Neolitsea variabilissima</i>)	2.6 ± 0.13	23	125	105	50	39	227	199
	台湾山香圆(<i>Turpinia formosana</i>)	3.0 ± 0.13	17	76	70	44	40	187	171

建立较先驱树种晚的假长叶楠,属于耐阴性树种。这时正处于孔隙不发达的时期,冠层有一定程度的郁闭,不利于孔隙种假长叶楠苗木更新,因此假长叶楠的苗木数量相对较少,随着森林环境的稍微改变,苗木便依当时环境呈现阶段性更新。台湾雅楠则由于本身数量较少,推测与假长叶楠有类似的情况,属于孔隙更新的树种,相对于长叶木姜子与琼楠,其耐阴性仍有其差异存在。

各冠层的树龄分布情形,上主冠层树木,年龄分布为 36 ~ 329 年;主冠层树木,年龄分布为 39 ~ 199 年。和树冠级模式树龄估算结果比较,上主冠层与主冠层的 PAI 模式估算结果皆较低。

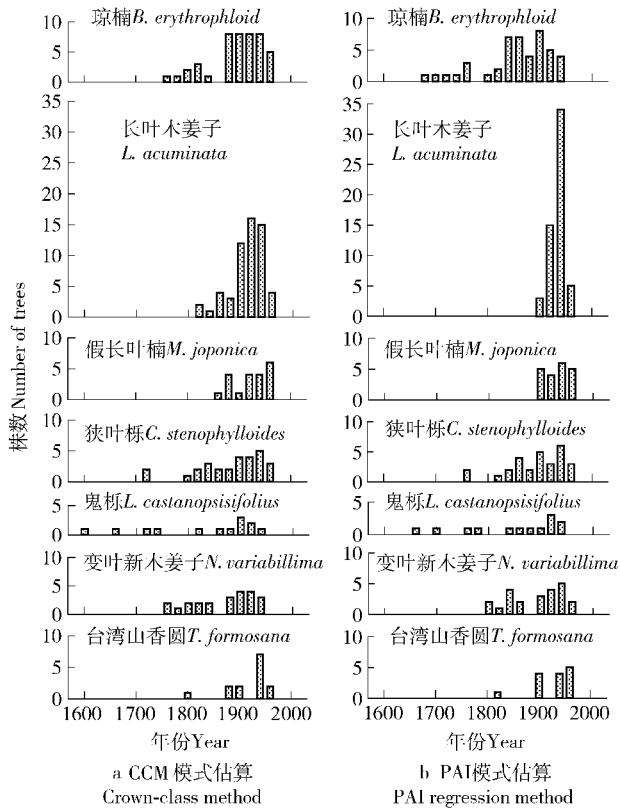
综合比较树冠级和 PAI 回归模式推估之树木建立年代发现,树冠级模式树龄分布出现 2 种分群,第 1 种大部分为耐阴性树种的小苗,树木建立时间为 20 世纪中、后期,琼楠、长叶木姜子在 1900 年左右形成了一个独立的单峰;PAI 回归模式树龄分布也出现 2 种分群,和树冠级模式类似,不同的是第 1 种大部分为耐阴性树种的小苗,更趋近 20 世纪后期,

即幼龄木的数量比树冠级模式多(图 3)。

2.4.3 混合模式

经 CCM 及 PAI 模式的龄级分布情形结果发现,上主冠层与底冠层的耐阴性树种较多,采用 PAI 模式中上主冠层与底冠层的所有树种年龄推估数据(表 4)作为混合模式分析;CCM 模式则采用主冠层的所有树种年龄推估数据作为混合模式分析。

CCM 模式估算的年龄平均为 60 年、PAI 模式估算的年龄平均为 55 年、混合模式估算的年龄为 59 年。3 种方法估算树龄结构图(图 4)中,CCM 模式估算的年龄较平均分散且老熟龄级中有部分缺乏,PAI 模式较集中于年轻的龄级,混合模式则包含上述 2 种方法之特色。此外,在 3 种方法估算树龄结构图中,2000 及 1980 龄级中没有天然更新之苗木,乃因 DBH 径级太小。而树种龄级分布情形以幼龄木数量居多,尤以树龄 60 年以内之数量为最多,中、老龄木数量急剧下降,只有零星几株分布,混合模式的分布情形更趋近于 J 型分布,有效呈现样区的龄级分布情形,显示林木更新情形良好。乔木的小苗



以树木建立时间推估树木年龄 Estimated tree age by planted year

图3 CCM模式与PAI模式7种树种之树龄结构图

Fig. 3 Age structure of 7 species established by CCM and PAI model

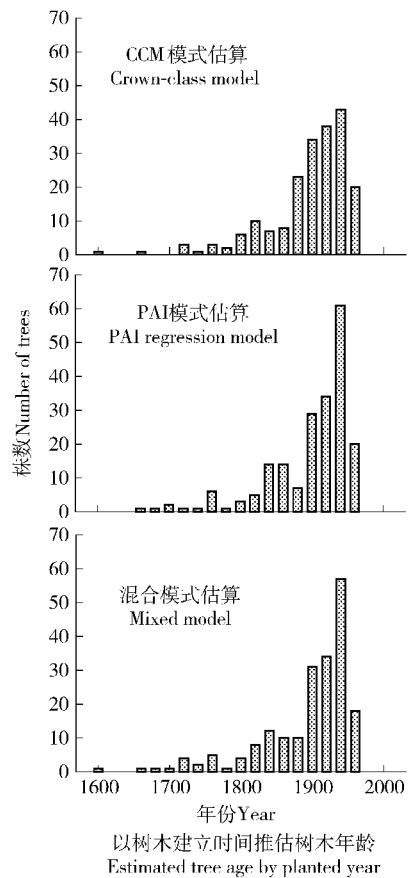
乃是森林动态发展之重要因子,因为冠层之主要树种是否能持续更新延续,其关键在于子代能否建立足够的苗木库,并克服林下各种环境。

3 结论

本研究完成神木溪保护林区中的13~18永久动态样区内所有胸高直径大于6 cm之木本植物调查。调查立木共411株,得知样区内阔叶树种共有22科33属39种样区,以樟科218株为最多,其次为壳斗科58株,上主冠层存在少数的台湾赤杨,为台湾中、高海拔常见的阳性先驱树种,由此可知,本样区已非初生林分,经演替成为茂密的阔叶次生林。

样区内取得所有树种的树芯样本共448支,进行年轮的特征与构造分析研究。年轮的特征部分,依导管的分布与排列方式,属于散孔材树种共31种,占全部树种的79%;属于半环孔材树种共7种,占全部树种的18%;榆科的阿里山榆是唯一属于环孔材的树种。依 Worbers 等的4种年轮类型区分,其中A类型的有33种、B类型的有3种、C类型的有2种、D类型的有1种。

生长趋势部分,所有树种的平均生长率统计结果显示,上主冠层平均生长速率差异明显。全部不



以树木建立时间推估树木年龄 Estimated tree age by planted year

图4 由CCM、PAI与混和模式估算之树龄结构图

Fig. 4 Age structure established by CCM, PAI and mixed model

分树种的平均生长率为3.53 mm/a。各冠层产生垂直层次分化作用明显,显示出其生长的趋势,上主冠层的受光程度最高,直径增长情形最快,平均生长率为4.47 mm/a;主冠层和底冠层差距不大,分别为2.95和2.92 mm/a。只有主冠层中的台湾山香圆,最大树龄137年、最大树高12.5 m,而平均树高8.7 m;大多数为林下灌木型木本植物,平均生长率仅3.0 mm/a,为主冠层平均生长速率略高于底冠层之原因。

树龄推估时,CCM模式、PAI模式、混合模式3种方法估算的树龄结构分别为60年、55年及59年,其中使用混合模式能减少CCM模式及PAI模式的不足之处。

然而年轮特征辨别不易,年轮之间变异过大,以及年轮界限不明显和伪年轮的问题干扰订年判释,所幸可取得部分枯立木之圆盘,便于交互定年,降低判别上的误差。混合模式虽可减少部分推估的误差,但仍有其他问题,如混合模式中的PAI方法,若树芯未钻到的部分过大,中间将存在无法推估的间段,只能再以其他更长的树芯进行推估,且PAI模式需要以大量的各龄阶树芯数据建立回归模式,所得到的模型才具有足够的代表性。

参 考 文 献

- [1] HENRY J D, SWAN J M A. Reconstructing forest history from live and dead plant material: an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire[J]. *Ecology*, 1974, 55: 772-783.
- [2] SWETNAM T W, LYNCH A M. Multi-century, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks [J]. *Ecological Monographs*, 1993 63: 399-424.
- [3] FOSTER D R, ORWIG D A, MCLACHLAN J S. Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1996, 11: 419-424.
- [4] BAKER P J, BUNYAVEJCHEWIN S, OLIVER C D, et al. Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in western Thailand[J]. *Ecological Monographs*, 75 (3):317-343.
- [5] WORBES M, FICHTLER E. Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology[M]//JUNK W J, PIEDEDE M T F, WITTMANN F. Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable. Berlin: Springer, 2010: 603.
- [6] 管立豪. 第三次台湾森林资源及土地利用调查[R]. 台北:农业委员会林务局, 1995:258.
- KUAN L H. Third survey of forest resources and land use in Taiwan[R]. Taiwan: Forestry Bureau, Council of Agriculture, 1995: 258.
- [7] 崔祖锡,应绍舜. 台大实验林神木溪保护林植群组成与植株空间分布型之研究[J]. *中华林学季刊*, 2004, 37(3): 237-257.
- TSUI T H, YING S S. Compositions and spatial patterns of forest vegetation in Shenmuhsi forest reserve in experimental forest of national Taiwan university [J]. *Quarterly Journal of Chinese Forestry*, 2004, 37(3):237-257.
- [8] SPEER J H. Fundamentals of tree-ring research[M]. Phoenix: University of Arizona Press, 2010: 333.
- [9] BAKER P J. Tree age estimation for the tropics: a test from the southern Appalachians[J]. *Ecological Applications*, 2003, 13: 1718-1732.
- [10] BAKER P J, BUNYAVEJCHEWIN S, OLIVER C D, et al. Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in western Thailand [J]. *Ecological Monographs*, 2005, 75(3): 317-343.
- [11] BAILEY I W. The cambium and its derivative tissues (IV): the increase in girth of the cambium[J]. *American Journal of Botany*, 1923, 10:499-509.

(责任编辑 冯秀兰
责任编辑委 惠刚盈 张春雨)