

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conservation

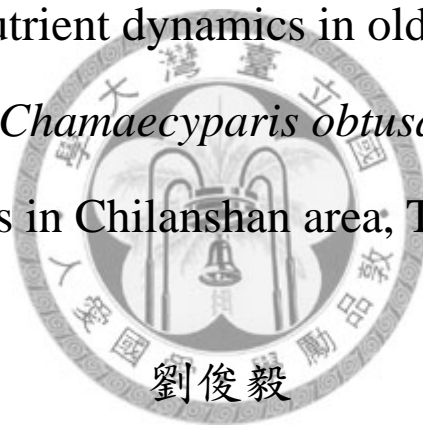
College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

棲蘭山區臺灣扁柏老熟林及次生林枯落物養分動態

Litterfall nutrient dynamics in old-growth and  
second-growth *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*  
stands in Chilanshan area, Taiwan



Chun-I Liu

指導教授：關秉宗 博士

邱志郁 博士

Advisors: Dr. Biing T. Guan

Dr. Chih-Yu Chiu

中華民國九十七年六月

June, 2008

## 誌謝

本論文的完成，首先感謝指導教授關秉宗老師以及邱志郁老師，兩位老師悉心的指導，不時地討論且指引我正確的方向，在實驗、論文各方面也給予許多協助，使我在這些年來有所成長。感謝郭幸榮老師、林世宗老師、鹿兒陽老師百忙中擔任口試委員，給予許多觀念上的指導與寶貴意見。

在棲蘭進行枯落物收集的這段期間，有賴森林保育處及 100 線工作人員幫忙，使枯落物收集工作得以順利完成。感謝林進龍主任在出差事務上的協助，也感謝明輝叔、阿國、春榮叔在收集枯落物及架設樣區上的幫忙。

還有中研院植微所 410 實驗室的各位，芸茜、慧玲、惠合、佩儀、雅嵐、文文、郁欣、育茹、國夫、翁博士、林博士、育翔，無論在口頭報告內容、出差安排、儀器操作、樣本分析上都受到大家很多的幫忙，感謝你們。還有全實驗室最重要的阿姨，總是跟著我們一起趕實驗，辛苦了。

在研究室裡共同生活的眾位研究生們，謝謝各位在這段時間的幫助，阿武學長在寫作上給予許多意見，蘇聲欣學長提供的相關文獻，永翔在實驗及口試時的幫忙，士弘對於統計問題總是有問必答，國書、智偉、立松幫忙出差，柏因煮的美味的湯，還有感謝盈秀、家韶最後幾個月的共同砥礪，讓論文生產更加順利。還有許多曾幫過我的人，也都謝謝你們。

最後，感謝雅慧這些日子共同生活的點滴，很多時候因為有妳的支持才得以繼續下去。感謝磨粉達人大卡，在樣本處理上的專業無人能敵。還有在背後默默支持的父親、母親及在天國的奶奶，是你們的包容與鼓勵讓我成長，謝謝。

## 摘要

枯落物是森林冠層之營養回歸土壤的重要過程之一，因此本研究以棲蘭山區臺灣扁柏(*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*)老熟林及天然更新次生林為對象，於 2005 至 2007 年調查枯落物量動態及落葉養分季節變化。在枯落物收集期間天然下種更新林樣區的年總枯落物量都高於老熟林。臺灣扁柏葉佔枯物物量的比例在各林分及各年間均為最大，約在 79~87.8% 間。

枯落物量及養分濃度季節變化，採用廣義加法模式(Generalized Additive Models, GAMs)分析月累積雨量、月均溫、林分、年分及月分等因子的效應。

研究期間枯落物量的季節變化方面，老熟林與次生林枯落物的變動趨勢大致相同，高峰出現在冬季(11~1 月)、春季(4 月)及夏季(8~10 月)。

影響本研究枯落物量年度間及季節性變化最重要的因素為颱風，兩林分在 2007 年 10 月出現一致性的高峰期，原因為 10 月分颱風擾動而導致大量的枯落物被強風、大雨吹(打)落。另一較小的高峰兩林分兩年都出現在春季(4 月)，原因為林木之生長季節，會使大量的老葉被新葉取代而掉落。

兩個林分落葉氮濃度自冬季進入生長季時有下降的趨勢，而高峰皆出現在夏季。碳濃度在老熟林自冬季到隔年的夏季有下降的趨勢，而天然更新次生林春季到夏季無明顯變化趨勢。鉀濃度在兩林分出現在高峰的時間不同，在老熟林為 2006 年 7 月，更新林則為 2005 年 10 月。鎂濃度在春季時較低，在冬季則又逐漸回升。

影響落葉中元素濃度變化除了養分再移轉作用造成氮元素下降外；鉀元素受到雨水淋洗作用的影響顯著；鈣元素由於會累積在較老的植體中因此濃度高低和落葉是否為老葉有關；鎂元素兩年 6~9 月季節上變動不一致，但在冬季大致上仍與枯落物高峰出現時間一致。

養分再吸收效率各元素季節變動各有不同。各月老熟林葉部氮再吸收效率皆高於次生林，可能和土壤中全氮量有關；季節變動部分出現在春季及秋末至冬季，受到新葉開始生長及老葉掉落前再吸收作用影響。葉部鉀再吸收效率則主要受雨

量影響。鎂的再吸收效率則以春季至夏季時較高。

關鍵字：枯落物、養分動態、養分再吸收效率、老熟林、次生林、臺灣扁柏



## Abstract

The objective of this study was to compare litterfall production and the leaf litter nutrient dynamics in two Taiwan yellow false cypress (*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*) stands. Litterfalls were collected monthly in two stands (second-growth stand and old-growth stand) in Chilanshan area in Taiwan during 2005-2007. Total annual litterfalls in the second-growth stand were higher than that those in the old-growth stand. In both stands, Taiwan yellow false cypress leaf litter comprised about 79~88% of the total annual production.

The effects of monthly precipitation, mean temperature, stand status, and temporal trends on the litterfall production and nutrient concentration dynamics were analyzed by using generalized additive models (GAMs). Monthly litterfall in both types of stands showed a similar seasonal trend with peaks in the winters, the springs, and the summer. The most important factor influencing the litterfall productions was typhoons. Both stands showed a peak amount in October 2007, due to a typhoon. The smaller peaks in springs in both stands were due to leaf replacements.

Leaf-litter nitrogen concentration in both stands showed a decreasing trend from late winter to early spring, and then peaked in the summer. Leaf-litter carbon concentration in the old-growth stand showed a downward trend from winter to summer, whereas in the second-growth stand no significant trend was detected. Potassium concentration in

the two stands showed different patterns. The concentration peaked in July in the old-growth stand, whereas in the second-growth stand the peak occurred in October. In both stands, magnesium concentrations were lower during the growing seasons and returned to a higher level in the winter.

Nutrient resorption efficiency (NRE) showed different patterns between the stands as well as among the nutrients. The nitrogen NRE of old-growth stand was higher than that of the second-growth stand, which was likely due to the total available nitrogen in the soil. The NRE of potassium was strongly affected by the amount of precipitation. The higher the precipitation, the lower the NRE, likely due to leaching. The NRE of magnesium was higher during the growing seasons.



Keywords: litterfall; nutrient; nutrient resorption efficiency; old-growth; second-growth;

Taiwan yellow false cypress

## 目錄

誌謝 .....	i
中文摘要 .....	ii
英文摘要 .....	iv
目錄 .....	vi
表目次 .....	vii
圖目次 .....	viii
壹、前言 .....	1
貳、前人研究 .....	2
參、材料與方法 .....	8
肆、結果 .....	15
伍、討論 .....	44
陸、結論 .....	53
柒、參考文獻 .....	55
附表 1. GAMs 模式配適的方程式及判定係數.....	62
附圖 1. 枯落物總產量 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖.....	63
附圖 2. 臺灣扁柏葉枯落物量 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖.....	64
附圖 3. 臺灣扁柏葉枯落物碳元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖....	65
附圖 4. 臺灣扁柏葉枯落物氮元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖....	65
附圖 5. 臺灣扁柏葉枯落物鉀元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖....	66
附圖 6. 臺灣扁柏葉枯落物鈣元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖....	66
附圖 7. 臺灣扁柏葉枯落物鎂元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖....	67
附圖 8. 對數轉換後枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物量平均觀測值與平均預測值 之散布圖.....	67
附圖 9. 臺灣扁柏葉枯落物及各元素濃度平均觀測值與平均預測值之散布圖.....	68

## 表目次

表 1. 枯落物收集期間所發生歷史颱風資料.....	10
表 2. 老熟林及天然更新次生林各年度年枯落物量與主要組成.....	16
表 3. 老熟林及天然更新次生林各年度之月枯落物量所佔比例.....	17
表 4. 老熟林及天然更新次生林月平均臺灣扁柏葉枯落物量.....	21
表 5. 老熟林及天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物平均元素濃度.....	22
表 6. 老熟林及天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物元素年流量.....	26
表 7. 老熟林及天然更新次生林土壤基本性質.....	29
表 8. 枯落物總產量以 GAMs 模式配適下各因子效應表.....	35
表 9. 臺灣扁柏葉枯落物量以 GAMs 模式配適下各因子效應表.....	36
表 10. 臺灣扁柏葉枯落物碳濃度以 GAMs 模式配適下年分林分因子影響差異..	38
表 11. 臺灣扁柏葉枯落物氮濃度以 GAMs 模式配適下年分林分因子影響差異..	39
表 12. 臺灣扁柏葉枯落物鉀濃度以 GAMs 模式配適下年分林分及雨量因子影響 差異.....	40
表 13. 臺灣扁柏葉枯落物鈣濃度以 GAMs 模式配適下年分、林分因子影響差異 .....	41
表 14. 臺灣扁柏葉枯落物鎂濃度以 GAMs 模式配適下年分、林分因子影響差異 .....	42
表 15. 臺灣扁柏葉枯落物碳、氮、鉀、鈣及鎂濃度以 GAMs 模式配適下雨量、 氣溫及月分因子以平滑函數方式檢測之顯著性.....	43



## 圖目次

圖 1. 鴛鴦湖區附近老熟林及天然更新次生林位置圖.....	9
圖 2. 於研究期間 2005-2007 年鴛鴦湖區附近氣象資料.....	9
圖 3. 一個部分反應曲線的例子.....	14
圖 4-1. 老熟林及天然更新次生林枯落物總產量之季節變化.....	18
圖 4-2. 老熟林及天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物量季節變化.....	18
圖 5-1. 老熟林枯落物各組成季節變動.....	19
圖 5-2. 天然更新次生林枯落物各組成季節變動.....	20
圖 6. 老熟林及天然更新次生林臺灣扁柏葉元素濃度季節變動.....	24
圖 7. 臺灣扁柏葉各元素比值季節性變化.....	28
圖 8. 老熟林及天然更新次生林以線性迴歸方檢測枯落物總產量與臺灣扁柏葉枯落物量相關性.....	31
圖 9. 對數轉換後枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物量觀測值與預測值季節變化.....	32
圖 10. 臺灣扁柏葉枯落物各元素濃度觀測值與預測值之季節變化.....	33
圖 11. 影響枯落物總產量部分因子反應曲線圖.....	35
圖 12. 影響臺灣扁柏葉枯落物量部分因子反應曲線圖.....	36
圖 13. 影響臺灣扁柏葉枯落物碳濃度部分因子反應曲線圖.....	38
圖 14. 影響臺灣扁柏葉枯落物氮濃度部分因子反應曲線圖.....	39
圖 15. 影響臺灣扁柏葉枯落物鉀濃度部分因子反應曲線圖.....	40
圖 16. 影響臺灣扁柏葉枯落物鈣濃度部分因子反應曲線圖.....	41
圖 17. 影響臺灣扁柏葉枯落物鎂濃度部分因子反應曲線圖.....	42

## 壹、前言

森林生態系在不同演替階段，其林分的結構及功能會產生動態的變化，在不同階段林分的生產力也會隨之改變，進而反映在對於養分需求量及利用量上有所不同(Sharma *et al.*, 2002a; Turner and Lambert, 2008)。

養分在森林生態系內主要經由植物吸收，在內部累積與重新分配後，再經過淋溶作用、植物組織脫落回歸林地，最後則經由分解者分解而將養分釋出達到循環(林世宗，1998)。

枯落物，泛指森林生態系統中脫落的葉子、枝條、花、果實、樹皮、芽等，為養分元素從植物體移動到土壤的一個主要路徑，枯落物的生產會直接影響到森林土壤及礦質土壤養分含量，在控制養分循環上為一個極重要的過程(Barnes *et al.*, 1998)。枯落物的量及其養分濃度季節性變化，對於森林內植物個體養分含量也會產生影響(Xu and Hirata, 2002)。因此枯落物所含養分狀況是控制林分生長的關鍵因素之一。

在森林生態系中，淨初級生產力的變化主要可反映在總枯落物量的變化上(Clark *et al.*, 2001)，在早期的研究中發現葉部枯落物為總枯落物組成中平均佔最高的比例，約為 70%(Meentemeyer *et al.*, 1982)，近期國內外的研究亦得到相類似的結果(朱珮綺，2005；蕭怡茹，2005；Rana *et al.*, 2007；Xu *et al.*, 2002)。

因此葉部枯落物除了在森林整體枯落物的養分含量上佔了決定性的因素外，對於森林養分循環具有一定程度的影響，亦可做為評估森林生產力的一個重要指標。

大部分國內枯落物的研究中主要著重在比較單一林分的年間、季節變化(周育如，2002；楊淑瀚，2007)，或是比較同一區域內的不同林分的差異(朱珮綺，2005；蕭怡茹，2005)，較少研究比較不同林齡的林分。本研究針對不同林齡的森林進行枯落物收集及落葉的養分分析，希望藉由枯落物及其葉部養分濃度變化，以求瞭解棲蘭山區臺灣扁柏森林的養分流量與養分循環狀況。

## 貳、前人研究

### 一、枯落物量與組成

枯落物(litterfall)，指森林生態系中所脫落的葉、細枝、花、果實、樹皮、芽等植物器官的總稱(Facelli and Pickett, 1991)。

枯落物量在全球各種森林間變化相當大，Bray and Gorham (1964)彙整比較全球森林，結果發現年枯落物量與其分布的氣候帶有關，枯落物量在赤道帶森林(Equatorial forests)、暖溫帶森林(warm temperate forests)、冷溫帶森林(cold temperate forests)以及極地-高山森林(Arctic-alpinne)依序在 5.5~15.3、2.6~8.1、0.8~6.9 以及 0.8~1.5 t ha<sup>-1</sup> 之間，隨著緯度增加而降低。在相似氣候帶下，枯落物量仍受林型及物種組成等因子影響而造成差異。Wang *et al.* (2008)在中國南方針對杉木純林及混合林進行長達 6 年研究，發現混合林平均年枯落物量明顯比純林高出 24%，Yang *et al.* (2005)於中國南方針對天然林及人工林進行研究，發現天然林的枯落物量都高於人工林，Kavvadias *et al.* (2001)在希臘北方針對針葉林及闊葉林的研究，發現針葉林枯落物量都小於闊葉林，不同針葉林林型(Maritime pine、Black pine、Fir)下，其枯落物量也有明顯差異。

而在即使在氣候條件、林型相同的狀況下，林分年齡的不同亦可影響枯落物量的變動。

劉興旺(1985)於溪頭針對 12、17、23、32、50、71 年生的柳杉(*Cryptomeria japonica* D. Don)林進行研究，發現枯落物量有隨林齡增加的趨勢，且 71 年生的林分枯落物量為所有齡級間最高的。Sharma *et al.* (2002a)於 5、10、15、20、30 及 40 年生的赤楊-小荳蔻(*Alnus-Cardamom*)林分的研究中，發現年枯落物量隨林齡增加，在 15 年生的林分達到最高，但在齡級 15 年生以上的林分隨林齡增加逐漸下降，在 40 年生的林分枯落物量達到最低，表示 15 年生的林分對能量流動及固定已達到最大值。Klopatek (2007)在美國西北太平洋地區針對 22、42 及 450~550 年生的花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)次生林及老熟林進行研究，亦發現年枯落物量在

不同林齡上存在差異，平均年枯落物量依序為 2.65、5.27 及 4.5 t ha<sup>-1</sup>。

枯落物的組成往往以落葉佔最大的比例，國內外許多研究均發現類似的現象。Xu *et al.* (2003)連續三年調查沖繩北部副熱帶森林的枯落物變化，發現落葉量平均佔總枯落物量的 67%。Veneklaas (1991)在哥倫比亞調查山區熱帶雨林的枯落物量變化，結果顯示平均落葉佔總枯落物量 65%。Yoshida and Hijii (2006)的研究顯示日本柳杉林的落葉約佔總枯落物量的 71%。國內枯落物相關研究中也有類似的結果。劉興旺(1985)在柳杉人工林的研究中，其結果亦得到落葉量的比例為最高。佔 39.2~59.1%。林國銓(1997)以宜蘭福山地區闊葉林為研究對象，仍發現枯落物中以落葉最多，佔 58.2~78.7%。林世宗(1998)在棲蘭山區闊葉林進行枯落物及養分之研究，發現其中以落葉量所佔比例最高，達總量的 78%。因此可看出枯落物中落葉的重要性。



## 二、枯落物量年間及季節差異

成熟的林分一般在沒有擾動(disturbance)的情況下，年枯落物量的年間變動相對穩定，但在一些氣候因子的擾動下，如颱風、乾旱等狀況，會造成年枯落物量年度間的劇烈變化。Lin *et al.* (2003)針對亞熱帶闊葉林進行九年的長期研究，發現有強烈颱風侵襲的年度，年枯落物量顯著地增加，差異最高可達年平均值 1.96 倍，且在次年發現到年枯落物量明顯下降，只有年平均值的 55%。Xu *et al.* (2004a)在亞熱帶常綠闊葉林長達五年的研究也發現颱風是造成年枯落物量年間變異的主因，且由颱風造成的枯落物量可達年枯落物量的 20~45%。Beard *et al.* (2005)在波多黎各(Puerto Rico)亞熱帶老熟林的研究發現颶風的強度與枯落物量成正相關，同時也發現在乾旱年度的枯落物量和當年度月累積雨量的平均值成負相關，因此顯示乾旱對於枯落物量的確有相當程度影響。此外 Beard *et al.* (2005)也發現枯落物量要回復至擾動前狀況所需的時間和擾動強度有關，其指出在乾旱或是中度以下的颶風擾動狀況下，大約需要一個月左右的時間來回復，但是在強烈颶風擾動下，卻需

要長達五年的時間。

颱風同時也影響枯落物組成，Xu and Hirata (2002a)針對琉球松(*Pinus luchuensis*)林分的研究發現，由颱風導致枯落物量來自尚未完全成熟的組織，佔年枯落物量 16%~19%，同時枝條掉落量也有明顯增加。

枯落物量在不同季節間存在不同變動情形，氣象因子及植物本身物候現象都會影響枯落物量季節上的差異。許多研究指出枯落物量高峰可能會出現在秋冬兩季。Enright (1999)在紐西蘭北方的針對針闊葉混合林枯落物量進行研究，發現枯落物量大部分來自落葉，高峰出現在秋季。Klopatek (2007)在美國西北太平洋花旗松(Douglas-fir)老熟林及次生林進行研究，發現落葉的高峰出現在 10 月，小枝條(twig)及大枝條(branch)的高峰則與冬季下雪的時間相關。Rana *et al.* (2007)在印度北方的研究指出枯落物高峰會出現在較乾燥的冬季。Liu *et al.* (2000)針對松林(*Pinus tabulaeformis*)、櫟林(*Quercus variabilis*)及兩者混合林所作的研究，亦發現枯落物高峰皆出現在冬季(10 月~12 月)。台灣森林在夏秋兩季時易受到颱風的侵襲，因此亦有可能受到颱風及降雨之影響造成月枯落物量明顯增加(Lin *et al.*, 2003)。另一個枯落物量變動高峰期的時間可能出現在 3~5 月；春季到夏季之間，是由於春季時衰老葉被新葉所取代(林世宗，1998)，造成枯落物量大量增加。

### 三、落葉養分濃度動態

枯落物在森林生態系養分循環上扮演重要角色，是養分從森林植物移動到土壤最主要過程(Perry, 1994)，而其化學性質更是影響養分可得性(Vogt *et al.*, 1986)，進而對植群造成影響。

枯落物組成中一般又以落葉佔最大比例，落葉的養分一般高於其它枯落物組成分(如枝條)，近期或是早期研究皆得到相似結果(Gosz *et al.*, 1972; Yang *et al.*, 2005)，因此落葉的養分濃度動態對森林養分循環有重大影響。

新鮮葉的養分濃度對落葉養分濃度的影響最直接。Kobe *et al.* (2005)曾比較種

內或種間以及不同環境條件下衰老葉及新鮮葉的養分濃度關係，發現兩者是成正相關的( $r^2$ :51~84%)，衰老葉的養分濃度和新鮮葉的濃分有關，因此對落葉養分濃度造成影響。

養分元素的移動性亦會影響養分動態。可動元素：如磷、鉀、鎂會隨著葉齡增加而下降而非和養分的供應有關；不可動元素，如鈣，濃度會隨著葉齡而上升 (Nilsson *et al.*, 1995)。由於淋溶作用，降水因子會影響枯落物起始養分的濃度，Austin and Vitousek (2000)的研究發現木質素、氮濃度隨雨量增加而增加；磷濃度則有減少趨勢。一般由颱風干擾所造成掉落的枯落物，其化學組成和一般的枯落物不同，其所含養分濃度相對較高，且在氮、磷的分解上也相對較快(Xu *et al.*, 2004b)。葉部氮的再移轉率和其凋落前停留在樹上的時間有明顯的關係，時間愈久移轉率愈高(Arco *et al.*, 1991)，對於落葉的養分濃度也會有影響。

林分年齡對森林生態系的養分循環很重要，成熟的林分相較於幼齡林會吸收較多的養分及有較高的養分利用效率(Nilsson *et al.*, 1995)，因此其落葉養分可能較幼齡林來得低。Hamburg *et al.* (2003)發現枯落物鈣濃度有隨林分年齡增加而下降的趨勢。其認為由於年輕林分或是演替早期的物種能夠有效運用土壤中的鈣，能在地被層的建造一個鈣的存庫(pool)就像在植物體內一樣。

其次由於植物生理上的因素，養分元素間可能存在相關性，Evans (1989)發現在葉子的同化作用和葉所含的氮濃度成線性關係，表示在成熟葉的氮濃度會影響碳的固定。

#### 四、養分利用效率

Killingbeck (1996)提出利用落葉的養分濃度來評估養分再吸收率(resorption proficiency)，以衡量該養分的利用效率。再吸收率表示養分從衰老葉中從流轉並運送到植物其它組織的過程，落葉所含養分越低代表吸收的較完整。其歸納常綠樹種落葉的氮濃度，認為低於 0.7% 表示再吸收率高，顯示養分利用的效率較高，而若高於 1.0% 表示吸收率低，養分利用效率低。

養分再吸收效率(resorption efficiency)亦可藉樹上葉中養分濃度與枯落物中養分濃度之比值來進行比較，如下式：

$$Ratio = \left( \frac{Con_{litter}}{Con_{live}} \right) \times 100$$

其中  $Con_{live}$  表示樹上鮮葉之養分濃度； $Con_{litter}$  表示枯落物所含養分濃度。

養分利用效率可能受到林齡不同的影響。Sharma (1993)於 Himalaya 東部針對 7、17、30、46、56 的赤楊林進行研究，發現除了鈣之外，氮、磷及鉀的利用效率隨著林分年齡上升而下降。

養分利用效率也可能有季節上的變動。Xue and Lou (2002)針對柳杉林進行研究發現在養分移轉的有兩個高峰，一個是在 4、5 月時。由於春季葉子生長及光合作用所需，對養分產生很大的需求，因此有很大一部分的葉子移動到新葉上(Chapin III, 1980)；而另一個高峰則出現在 9 月，此時也是落葉量高峰的時候，有大部分的養分在老葉掉落之前即已移轉。

土壤的養分狀況對於養分的利用上可能也會產生影響。植物內部養分供應除了來自土壤外，透過養分再吸收過程亦能滿足一部分需求。因此土壤中養分有效性的降低，植物的養分利用率會增加(Vitousek, 1982)。

## 五、枯落物與 NPP

淨初級生產量(NPP)是指總初級生產量扣掉總呼吸量，然而 NPP 並無法直接由這兩項的差值獲得，替代性的方法為計算單位時間內生產的有機物質。但由於在這段時間內有機物質仍會藉由分解作用、生物消費(consumption)損失。因此估計一個森林生態系統 NPP，應包括地上部生質量，枯落物(fine litterfall)、生物源揮發性有機物(Biogenic volatile organic compounds, BVOCs)、地上部有機物質因淋溶作用散失量、粗根及細根的生質量、死亡的粗根及細根、被消費者消耗的根部、根部流出的物質、碳水化合物移動到菌根的量等等(Clark *et al.*, 2001)。其中有很大一部分來自於枯落物

NPP 淨初級生產量及生長效率會隨林齡增加而下降，主要有三個假說來解釋：1. 呼吸作用/光合作用比升高。 2. 林木水分傳輸上的限制。 3. 光合作用能力受養分限制(Hunt *et al.*, 1999)。

影響光合作用速率的最大因子，常和葉部養分濃度有關(Evans, 1989)。

而在養分限制方面，尤其以氮元素最重要，因為其常常限制林分的生長(Gower *et al.*, 1996)。一般來說氮的礦化作用及硝化作用速率在次級演替會隨著林齡而下降(Vitousek *et al.*, 1989)。主要受枯落物分解過程的環境因子以及枯落物本身物理及化學性質所影響。許多研究指出在林分成長過程，枯落物的輸入組成會發生改變，C:N 值小的落葉所佔的比例會逐漸下降；而木質(woody)的枯落物(C:N 值大)會漸漸累積。木質枯落物的造成枯落物分解作用減緩；枯落物在分解的過程氮固定作用(immobilization)增加，可利用的氮因此減少。

森林生態系養分需求及吸收約在冠層鬱閉的時候達到最高，但養分吸收下降的速度比養分需求要快得多。因此養分再移轉作用的重要性增加。而養分再移轉作用使枯落物中的 C:N 比增加了，也更進一步造成氮的限制(Gower *et al.*, 1996)。森林的生產力因此開始下降。



## 參、材料與方法

### 一、研究樣區概況

本研究實驗樣區在臺灣東北部地處宜蘭縣大同鄉棲蘭山地區(24°35'N,121°24'E)，屬雪山山脈北段，是一亞熱帶山區。氣候季節性明顯，潮溼且光量低，一年約有 38~40% 的時間受雲霧籠罩，為典型雲霧森林(吳敏如，2004；賴宜鈴，2006)。年均溫約為 13°C，月均溫最高在 6 月，約為 27°C，最低 1 月約為 10°C。雨量豐沛，約從 2000 到 5000 mm 的紀錄皆有，夏季降雨來自於地形雨與颱風，冬季則來自東北季風，並無明顯乾濕季(廖啟政，2004；朱慧君，2005)。高溼度使苔蘚的覆蓋度及豐富度相當高，濃密的苔蘚類覆蓋在林床、倒木、樹幹及樹枝上(劉美娟，2004；鄧振華，2005)。



#### 1. 實驗樣區

本研究以臺灣扁柏林為研究對象，實驗樣區分為兩處(圖 1)：一是老熟林(M)：位於台七線 100 線林道未受干擾的老熟林；另一是天然更新次生林 (Y)：台七線 100 線林道 14 km 處。老熟林林分年齡估計約為 500 年以上，而次生林為 1961 年、1972、1975 年 100 號林道兩側實施檜木天然下種更新林作業的次生林。約 40~50 年生。

#### 2. 氣象資料

2005 年 11 月至 2007 年 11 月的原始氣象資料來源為鳶鴛湖長期生態研究 (YuanYang Lake Long Term Ecological Research, YYL-LTER)計畫監測收集之雨量及氣溫資料。本研究期間月累積雨量與月均溫(圖 2)為原始氣象資料依據枯落物逐月收集之月分區隔定義計算，唯於圖中仍以日曆月表示。

表 1 為本研究期間，影響本研究樣區之歷史颱風資料。2006 年本樣區主要受 1 個颱風侵襲；2007 年影響本樣區之颱風有 4 個。

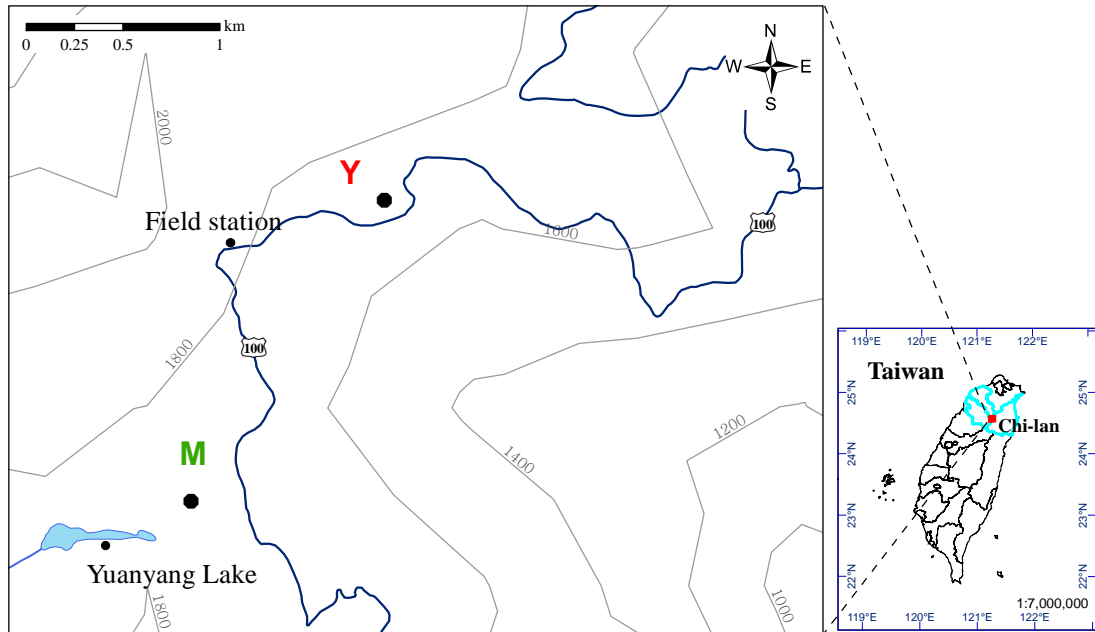


圖 1 棲蘭山區鴛鴦湖區附近老熟林(M)及天然更新次生林(Y)位置圖。  
(GIS 資料來源:中央研究院計算中心 GIS 小組)

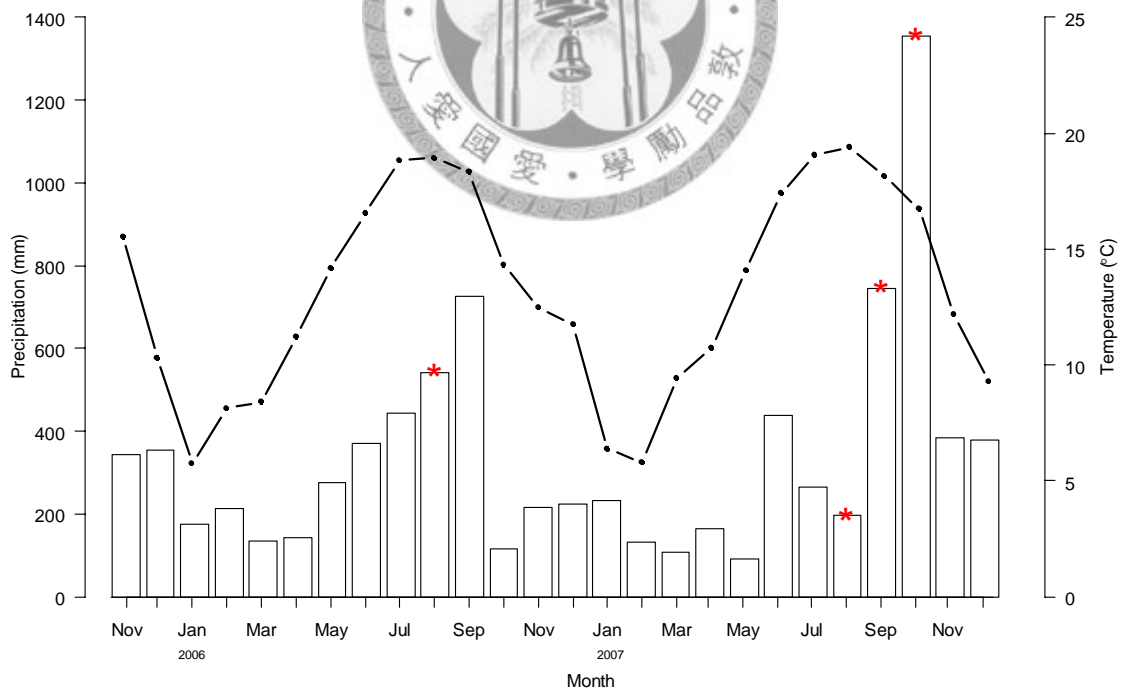


圖 2 於研究期間 2005-2007 年棲蘭山區鴛鴦湖附近氣象資料。(原始資料來源:鴛鴦湖長期生態研究,YYL-LTER)。長條圖為月累積雨量(mm);點線圖表示月均溫(°C);\*符號表示該月受颱風侵襲影響。

表 1 枯落物收集期間所發生歷史颱風資料。(資料來源：中央氣象局網站)

年分	警報時間	颱風名稱	強度	近中心最大風速 ( $\text{m s}^{-1}$ )	登陸狀況	依枯落物收集時序 影響所及之月分
2007	10 / 04-07	柯羅莎	強烈	51	頭城及三貂角間	2007 / 10
2007	9 / 17-19	韋帕	中度	48	移動通過 臺灣北方海面	2007 / 10
2007	8 / 16-19	聖帕	強烈	53	花蓮秀姑巒 溪口附近	2007 / 09
2007	8 / 08-09	梧提	輕度	18	花蓮及臺東 交界附近	2007 / 08
2006	7 / 12-15	碧利斯	輕度	25	宜蘭頭城附近	2006 / 08



## 二、取樣與分析

### 1. 枯落物收集與分類

枯落物收集時間為 2005 年 11 月至 2007 年 12 月。收集網以網目 1 mm × 1 mm 的尼龍網製成，網口面積 1 m<sup>2</sup>，方型，網深約 50 cm，網子最低處距地面約 50 cm 高，避免觸及地面造成枯落物物分解。在兩林分內各設置了 30 個收集網，網子與網子間隔至少大於 20 m，避免枯落物來自同一顆樹。約每間隔一個月收集網中的枯落物一次。每月將各收集網內枯落物分別裝袋，兩林分共 60 袋，以 70°C 烘 3 天以上，直到重量不再改變再進行分類。每月每個網子的枯落物皆採取相同分類標準，分類項目如下：

- (1) 臺灣扁柏葉部(CL)
  - (2) 闊葉樹葉部(BL)
  - (3) 枝條部(B)
  - (4) 繁殖體(RP)：花、果實、種子
  - (5) 樹皮(BK)
  - (6) 其它(OTH)：昆蟲遺骸、蛹、碎屑、苔蘚類…等
- 分類後將各項秤乾重、記錄。



### 2. 臺灣扁柏葉枯落物全碳、全氮、鉀、鈣、鎂元素分析

本研究僅分析枯落物中臺灣扁柏葉的全碳、全氮、鉀、鈣、鎂的濃度，將各收集網內的臺灣扁柏葉進行磨粉，再行測定。

養分濃度的分析方法採用三酸消化法與乾燒法分別測量鉀、鈣、鎂濃度。三酸消化法是取乾重 0.5 g 磨成粉狀的植體樣本於消化管內，加入三酸分解液(硝酸、硫酸、過氯酸，以 4：1：1 之體積比例混合)5 ml，靜置 1 小時使樣本完全侵潤，先以低溫約 80°C 煮 30 分鐘，再以 150°C 高溫煮 90 分鐘。冷卻過濾後定量到 50 ml，再稀釋到適當濃度，以原子吸收光譜儀(Atomic Absorption spectrometry)進行鉀、

鈣、鎂等元素濃度的測定。至於碳及氮則是採乾燒法以錫囊取 6 至 8 mg 的粉末樣本，利用元素分析儀(Elemental analyzer)進行測定。

### 3. 數據處理與分析

#### (1) 枯落物量基本計算方式

枯落物的收集時間為 2005 年 11 月至 2007 年 10 月，共收集了 24 個月的枯落物，在老熟林及次生林每個月均有 30 個收集網的枯落物資料。由於山區天候因素限制採樣日程安排，使逐月採集間隔的時間未能完全一致，因此本研究進行分析前先將枯落物量進行換算再以月分表示。計算方式如下：

各林分各月各收集網內枯落物量(乾重)總和 =  $W$  (g)；

兩次枯落物收集時間的間隔天數 =  $D$ ；

各林分收集網數：30 個；網口面積 =  $1 \text{ m}^2$ ；

**A. 月枯落物量 ( $\text{kg ha}^{-1}$ ):** =  $W / (30 \times 1) / D \times 30$  (換算成一個月量)  $\times 10$  (換算成  $\text{kg ha}^{-1}$ )。除了 2005 年 11 月的間隔天數為自收集網架設完成當日起算。

**B. 年枯落物量 ( $\text{kg ha}^{-1}$ ):** 各林分以 2005 年 11 月至 2006 年 10 月為第一年 (1<sup>st</sup> year)，2006 年 11 月至 2007 年 10 月為第二年(2<sup>nd</sup> year)，將各年 12 個月的月枯落物量加總，各為第一年及第二年的年枯落物量。

#### (2) 元素養分濃度計算方式

各月元素濃度=當月各林分各收集網臺灣扁柏葉枯落物元素濃度之平均。

年平均元素濃度=各年度各月元素濃度平均。

#### (3) 元素年流量

元素月流量=臺灣扁柏葉枯落物月平均元素濃度  $\times$  月枯落物量。

元素年流量=12 個月元素月流量相加。

#### (4) 元素濃度比值(Ratio)

計算方式如下式：

$$Ratio = \left( \frac{Con_{litter}}{Con_{live}} \right) \times 100$$

Con<sub>live</sub> 表示樹上臺灣扁柏葉之養分濃度(資料來源：康家韶，未發表)；Con<sub>litter</sub> 表示枯落物所含養分濃度。受限於樹上臺灣扁柏葉元素濃度數據，只比較與枯落物收集時間重複之月分，其為 2006、2007 年之奇數月分(1、3、5、7、9 及 11 月)。

#### (5) 氣象資料

A. 月累積雨量：並非依實際日曆月方式加總，而是將日累積雨量自每月枯落物收集日當天起算，累加到次月收集日的前一天止，做為次月的累積雨量。除了 2005 年 11 月的累積雨量是由收集網架設完成的當日起算。

B. 月均溫：月分起迄時間計算方式同月累積雨量，將日均溫累加後平均枯落物日期的間隔天數。

#### (6) 土壤基本性質比較

將老熟林及天然更新次生林土壤基本性質(資料來源：康家韶，2008)進行 *t* 檢定，比較兩林分土壤基本性質差異。

#### (7) 統計分析

將各月各收集網枯落物總量、臺灣扁柏葉枯落物量、養分濃度資料建檔於 Excel 軟體中，再利用 R 統計軟體(R Development Core Team, 2008)進行分析與繪圖。

採廣義加法模式(Generalized Additive Models, GAMs)分析月累積雨量、月均溫、林分、年分及月分等等因子的效應。GAMs 模式是傳統參數式迴歸分析的延

伸。其特色在於以非參數式(non-parametric)的函數取代了原本迴歸方程式中的參數式函數，使反應變數與解釋變數之間的反應曲線(response curve)的形式，完全由觀測資料決定。除此之外，GAMs 還能夠接受資料來自於常態分布以外的各種的機率分布(Wood, 2006)。

廣義加法模式利用部分反應曲線圖(圖 3)，代表各因子分別對於反應變數所產生的加法貢獻。藉由統計方法量化了解釋變數與反應變數之間的關係，因此在分析結果的基礎上，便可利用一組氣候因子來解釋、預測枯落物量、養分濃度季節上的變動。

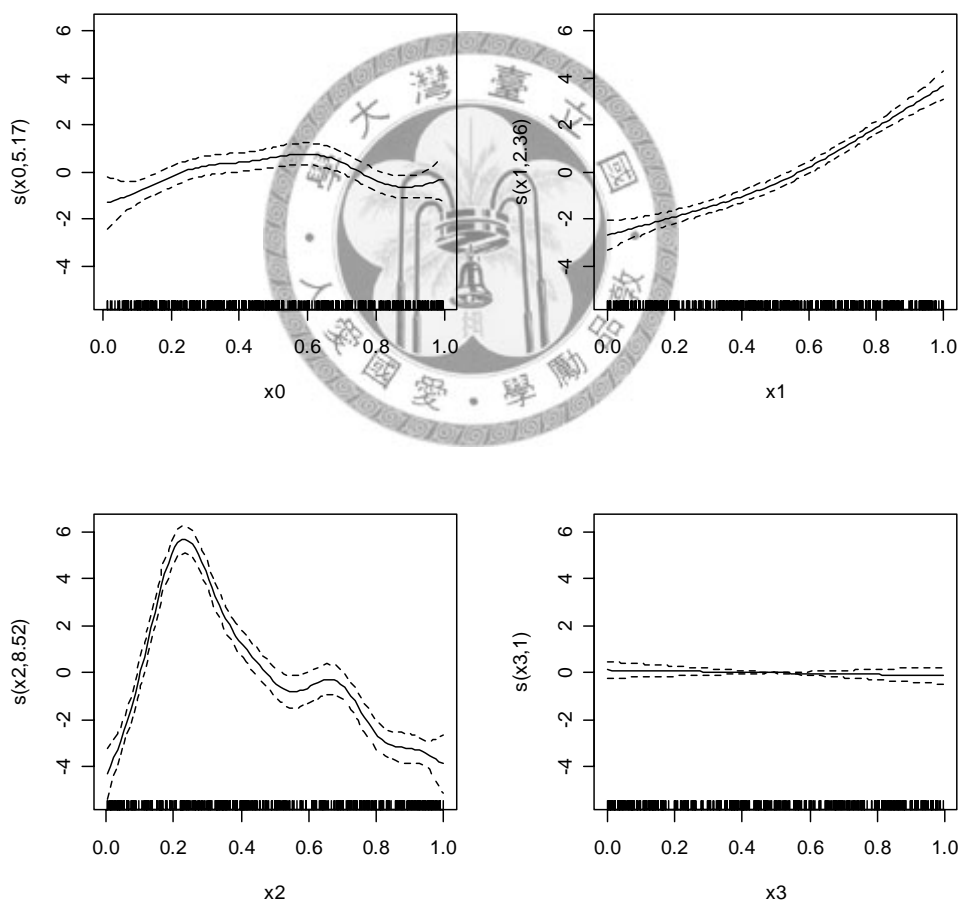


圖 3 一個部分反應曲線的例子。

縱軸括弧內數字為各效應的自由度；橫軸基部為各因子觀測值的分布狀況；實曲線代表反應變數對應各因子的平滑反應曲線；虛曲線表示 95%的信賴區間。

(資料來源：統計軟體 R(2008)程式套件 mgcv)

## 肆、結果

### 一、枯落物

#### 1. 枯落物量及組成狀況

本研究收集枯落物歷時 2005 年 11 月至 2007 年 10 月。老熟林第一年與第二年之年枯落物量分別為 2,440、4,225kg ha<sup>-1</sup>(表 2)，第二年為第一年的 1.73 倍。兩年枯落物組成均以臺灣扁柏葉為最重要組成(分別佔全年枯落量之 79.3、79%)；枝條、闊葉樹葉部及其它類次之(5.3~7.4%)；樹皮及繁殖體所佔比例最小(0.6~2.0%)。此兩年枯落物各組成的年枯落量第二年均高於第一年，在臺灣扁柏葉枯落物量方面，第二年高出第一年 1,402 kg ha<sup>-1</sup>(為第一年的 1.72 倍)；其它類、枝條及闊葉樹葉子年枯落物量第二年各高出第一年 140、120、43 kg ha<sup>-1</sup>(分別為第一年的 2.08、1.82、1.24 倍)；樹皮及繁殖體第二年較第一年高出 50 及 31 kg ha<sup>-1</sup>(為第一年 3.52 及 3.07 倍)。就各組成比例而言，臺灣扁柏葉年枯落物量第二年雖為第一年 1.73 倍，但所佔比例相似；枝條、樹皮、繁殖體及其它類所佔比例亦相似，第二年較第一年增加 0.3~1.1%；闊葉樹葉子在第二年所佔比例下降 2.1%。

天然更新次生林第一、二年之年枯落物量分別為 3087、4877kg ha<sup>-1</sup>(表 2)，第二年為第一年 1.58 倍。枯落物組成方面以臺灣扁柏葉為最重要組成(82.8、87.8%)；枝條及闊葉枯落量次之(4.5~7%)；繁殖體、樹皮及其它類所佔例最小(0.1~1.6%)。就各組成年枯落物量而言，臺灣扁柏葉、闊葉及枝條枯落量第二年均高於第一年，分別為第一年 1.67、1.02、1.46 倍；繁殖體、樹皮及其它類年枯落物量第一年高於第二年，各為第二年 3、1.14、2.23 倍。就各組成比例而言，除臺灣扁柏葉所佔比例增加外，其餘組成之年枯落量雖有增減，但佔整體年枯落量之比例皆下降。



表 2 老熟林及天然更新次生林各年度年枯落物量 (kg ha<sup>-1</sup>)與主要組成。1<sup>st</sup> year : 2005 年 11 月至 2006 年 10 月；2<sup>nd</sup> year : 2006 年 11 月至 2007 年 10 月。

Components	Old-growth stand		Second-growth stand	
	1 <sup>st</sup> year	2 <sup>nd</sup> year	1 <sup>st</sup> year	2 <sup>nd</sup> year
Taiwan yellow false cypress leaf	1934 <sup>†</sup> (79.3%) <sup>‡</sup>	3336 (79.0%)	2556 (82.8%)	4281 (87.8%)
Broad-leaf	181 (7.4%)	224 (5.3%)	215 (7.0%)	219 (4.5%)
Branch	146 (6.0%)	266 (6.3%)	217 (7.0%)	316 (6.5%)
Reproductive part	15 (0.6%)	46 (1.1%)	9 (0.3%)	3 (0.1%)
Bark	33 (1.4%)	83 (2.0%)	41 (1.3%)	36 (0.7%)
Other	130 (5.3%)	270 (6.4%)	49 (1.6%)	22 (0.5%)
Total litterfall	2440 (100%)	4225 (100%)	3087 (100%)	4877 (100%)

<sup>†</sup>為 12 個月枯落物量之總和

<sup>‡</sup>為佔該年度枯落物量之比例

## 2. 枯落物量季節變化

老熟林第一年(2005 年 11 月至 2006 年 10)枯落物總產量季節性變化中，有兩次高峰期出現(圖 4-1)，11~1 月為第一次高峰(各佔年枯落物量 21.63、13.46、12.03%)(表 3)，4~5 月為第二次高峰(16.57、11.74%)；第二年之季節性變化中，有三次高峰出現，一出現在 1 月(佔年枯落物量 10.82%)，一在 4 月(佔年枯落物量 9.96%)，另則出現在 9~10 月各佔 20.20、21.75%，為該年度枯落物總產量最高峰。在枯落物各組成季節變化方面，臺灣扁柏葉枯落物(圖 4-2)高峰期出現時間和總產量一致，第一年高峰期出現在 11~1 月及 4~5 月；第二年高峰出現在 1、4、及 9~10 月。圖 5-1、5-2 為老熟林及天然更新次生林枯落物各組成季節變動。枝條枯落物量第一年中以 6 月最多，第二年則以 9~10 月為最多。繁殖體的枯落物量第一年以 5 月為最高；第二年以 9~10 月為最高。樹皮部分，第一年以 11 月為最高；第二年以 9~10 為最高。其它類枯落物量第一年以 11 月為最高；第二年以 9~10 月為最高。

天然更新次生林方面，第一年枯落總產量季節性變化有兩次高峰期(圖 4-1)，12~1 月為第一次，4~5 月為第二次；第二年年節性變化中，一在 11~1 月，一在 4 月，另則出現在 8~10 月。就枯落物各組成季節變化方面，臺灣扁柏葉枯落物高峰出現時間與總產量一致(圖 4-2)，第一年出現在 12~1 月及 4~5 月，有兩次高峰出現；第二年出現三次高峰期，一在 11~1 月，一在 4 月，另則在 8~10 月。枝條量季節變動的部分(圖 5-2)，第一年以 11、4 月最多，第二年以 9~10 月最多。繁殖體部分，第一年以 5 月最多，第二年以 9~10 月最多。樹皮枯落物季節變動部分，第一年以 2 月枯落量最多，第二年以 9~10 月為最多。其它類枯落物量，第一年以 9 月為最高，第二年則出現在 8 月分。

表 3 老熟林及天然更新次生林各年度之月枯落物量所佔比例(%)。1<sup>st</sup> year：2005 年 11 月至 2006 年 10 月；2<sup>nd</sup> year：2006 年 11 月至 2007 年 10 月。

Month	Old-growth stand		Second-growth stand	
	1 <sup>st</sup> year	2 <sup>nd</sup> year	1 <sup>st</sup> year	2 <sup>nd</sup> year
11	21.63	7.18	6.87	13.31
12	13.46	3.98	20.78	8.26
1	12.03	10.05	10.82	18.77
2	1.95	4.15	4.78	4.78
3	2.41	7.20	7.03	4.23
4	16.57	9.96	15.57	9.07
5	11.74	3.40	12.62	4.63
6	3.03	3.62	2.43	2.42
7	4.21	4.66	3.30	2.56
8	4.24*	3.83*	8.73*	8.55*
9	4.81	20.20*	4.16	13.65*
10	3.91	21.75*	2.93	9.77*

\*為受颱風影響之月分

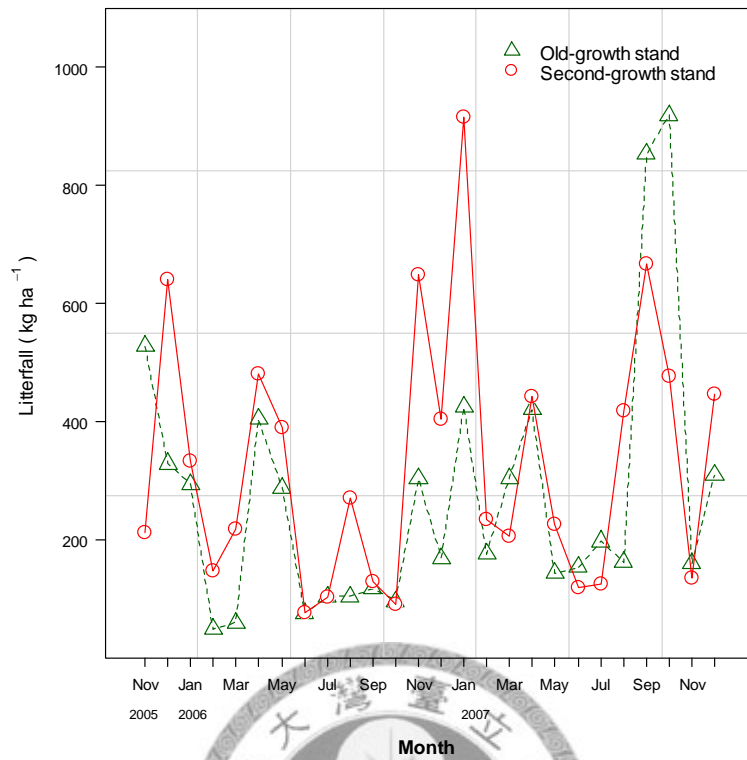


圖 4-1 老熟林及天然更新次生林枯落物總產量之季節變化。

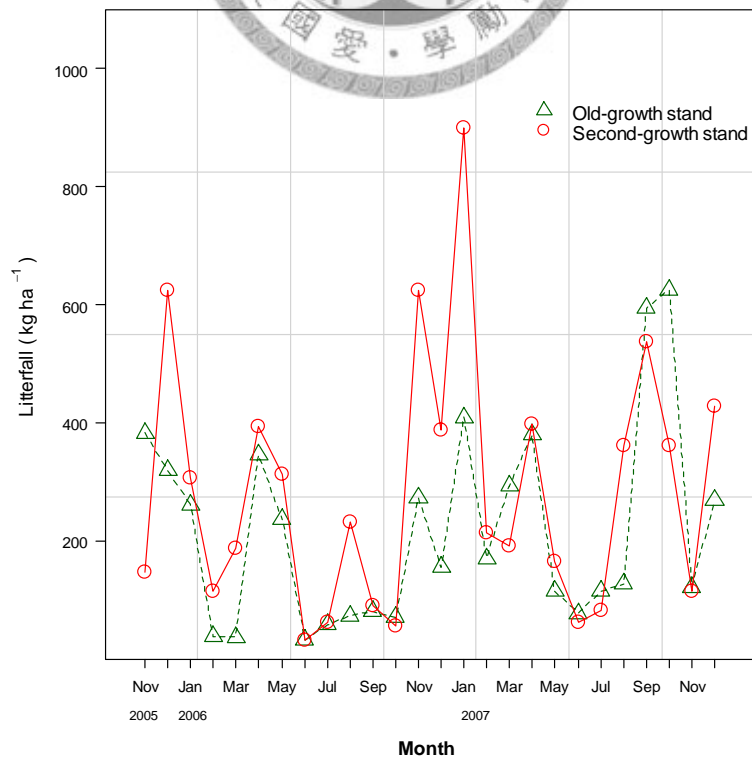


圖 4-2 老熟林及天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物量季節變化。

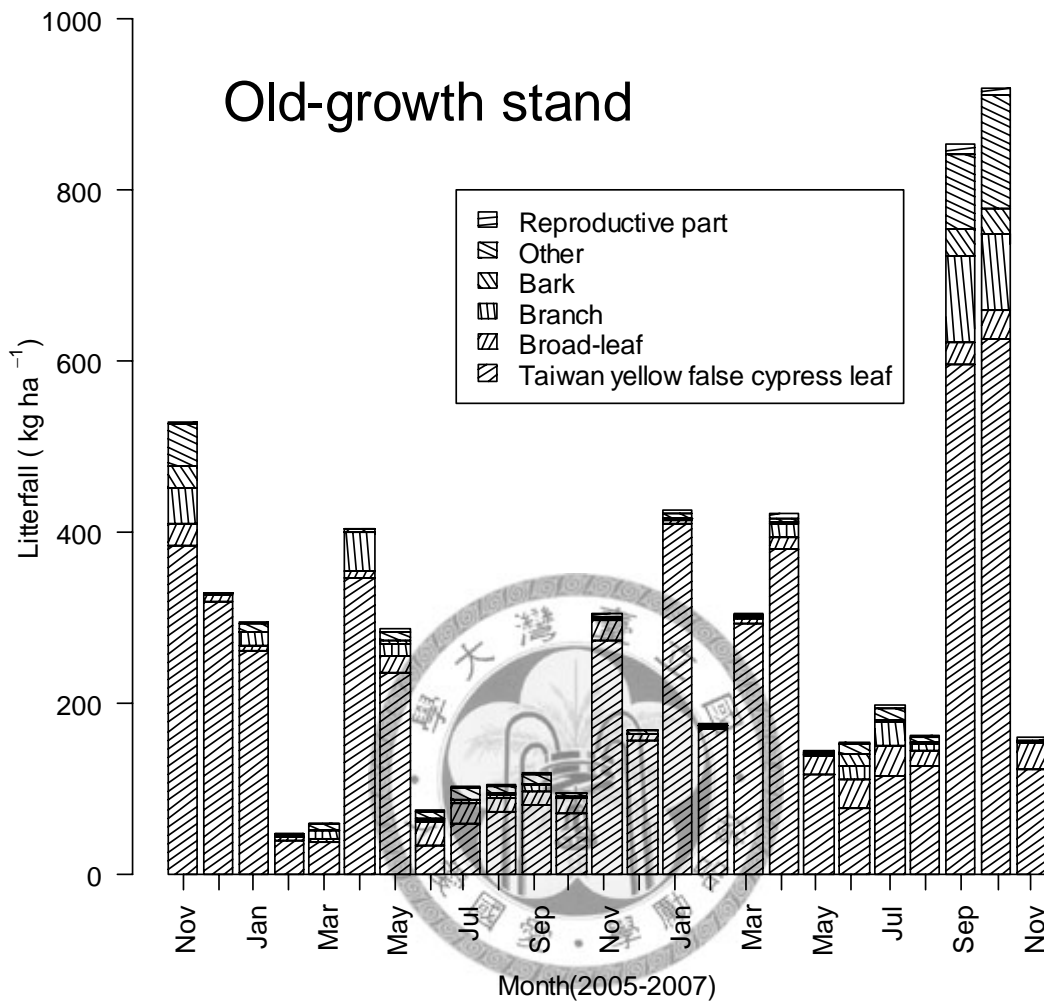


圖 5-1 老熟林枯落物各組成季節變動。

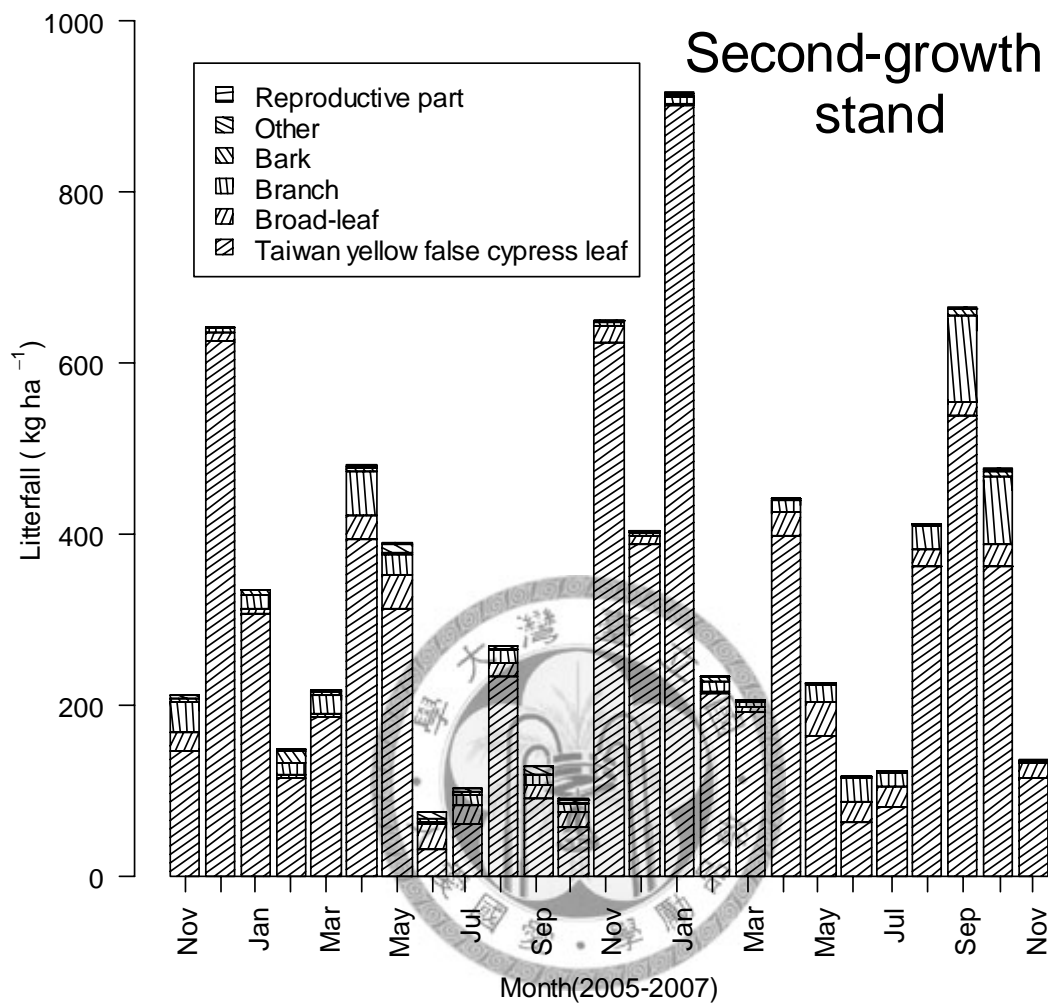


圖 5-2 天然更新次生林枯落物各組成季節變動。

## 二、臺灣扁柏葉枯落物

由於兩試驗地的優勢樹種皆為臺灣扁柏，枯落物組成中又以臺灣扁柏葉枯落物為最主要組成，固僅針對臺灣扁柏葉枯落物進行分析。

### 1. 月枯落物量

表 4 為老熟林及天然更新次生林逐月平均臺灣扁柏葉枯落物量在各年度各林分間之差異。除了 4 月分臺灣扁柏葉枯落物量在各年度各林分間差異不顯著；其餘各月差異皆顯著。

表 4 老熟林及天然更新次生林平均臺灣扁柏葉枯落物量(kg ha<sup>-1</sup>)。

月份	1 <sup>st</sup> year		2 <sup>nd</sup> year	
	老熟林	天然更新次生林	老熟林	天然更新次生林
Nov	383.1±29.1 <sup>†</sup> b	145.9±22.5 <sup>c</sup>	273.2±25.0 <sup>bc</sup>	623.6±52.1 <sup>a</sup>
Dec	318.8±40.6 <sup>b</sup>	624.3±53.0 <sup>a</sup>	155.4±11.1 <sup>c</sup>	388.2±35.6 <sup>b</sup>
Jan	261.5±20.3 <sup>b</sup>	306.3±29.2 <sup>b</sup>	409.1±34.3 <sup>b</sup>	899.8±66.7 <sup>a</sup>
Feb	38.2±3.2 <sup>d</sup>	115.2±8.9 <sup>c</sup>	170.6±10.9 <sup>b</sup>	212.9±12.2 <sup>a</sup>
Mar	36.7±2.2 <sup>c</sup>	186.3±11.7 <sup>b</sup>	293.4±18.2 <sup>a</sup>	191.9±14.6 <sup>b</sup>
Apr	345.9±18.2 <sup>a</sup>	392.7±30.9 <sup>a</sup>	380.1±23.3 <sup>a</sup>	397.1±32.2 <sup>a</sup>
May	235.7±14.1 <sup>b</sup>	312.6±24.7 <sup>a</sup>	115.4±8.2 <sup>c</sup>	164.2±11.9 <sup>c</sup>
Jun	32.1±2.8 <sup>b</sup>	31.5±2.7 <sup>b</sup>	77.5±7.3 <sup>a</sup>	61.9±4.7 <sup>a</sup>
Jul	58.1±4.1 <sup>c</sup>	61.6±5.3 <sup>bc</sup>	114.8±8.1 <sup>a</sup>	81.2±4.2 <sup>b</sup>
Aug	73.4±6.3 <sup>‡</sup> c	232.3±18.5 <sup>‡</sup> b	126.7±9.9 <sup>‡</sup> c	361.1±30.9 <sup>‡</sup> a
Sep	80.0±5.9 <sup>b</sup>	90.9±6.0 <sup>b</sup>	594.8±58.5 <sup>‡</sup> a	537.7±44.8 <sup>‡</sup> a
Oct	70.6±7.8 <sup>c</sup>	56.6±6.4 <sup>c</sup>	625.5±52.0 <sup>‡</sup> a	361.1±32.8 <sup>‡</sup> b

1. †：各月分枯落物量±標準差

2. ‡：受颱風侵襲之月分

3. 各列橫向(a, b, c, d)英文字母不同者表示經 LSD test 分群，彼此間有顯著差異(p<0.05)。

## 1. 元素濃度

本研究期間第一年，老熟林臺灣扁柏葉枯落物之碳、鉀濃度高於天然更新次生林(表 5)，氮、鈣及鎂濃度則低於天然更新次生林；於研究期間第二年，天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物各元素濃度皆高於老熟林。

老熟林臺灣扁柏葉枯落物碳、氮、鉀、鈣及鎂濃度皆以第一年高於第二年；天然更新次生林除了鉀濃度第一年低於第二年外，碳、氮、鈣及鎂皆以第一年的濃度較高。

表 5 老熟林及天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物平均元素濃度( $\text{mg g}^{-1}$ )。1<sup>st</sup> year：2005 年 11 月至 2006 年 10 月；2<sup>nd</sup> year：2006 年 11 月至 2007 年 10 月。

Year	Site	C	N	K	Ca	Mg
1 <sup>st</sup> year	Old-growth stand	521.25	8.57	1.10	12.69	1.08
	Second-growth stand	515.89	8.75	1.08	14.67	1.09
2 <sup>nd</sup> year	Old-growth stand	513.87	7.77	1.07	12.49	1.00
	Second-growth stand	514.64	8.34	1.11	14.19	1.03

## 2. 元素濃度季節變動

### (1) 碳濃度

老熟林臺灣扁柏葉碳濃度部分，第一年高峰在 11、1 月，在夏季濃度較低；第二年高峰出現在 1 月，隨後有逐漸下降的趨勢，濃度最低出現在 10 月分(圖 6)。

天然更新次生林方面，第一年有兩個高峰，一在 11 月，另則在 7 月；第二年在 1 月出現高峰，濃度最低出現在 5 月時(圖 6)。

### (2) 氮濃度

老熟林方面，第一年高峰出現在 6~8 月，春季時氮濃度較低；第二年自 11 月開始下降至 3 月，3 月過後開始攀升至 6 月最達高峰，在 10 月分出現另一高峰(圖 6)。

天然更新次生林部分，第一年高峰一在 6~8 月，另則在 11 月，春季時氮濃度較低；第二年 2 月為氮濃度最低時期，進入春季後逐漸攀升，6 月達到高峰，於 10 月分有一次較小的高峰(圖 6)。

### (3) 鉀濃度

就老熟林而言，第一年有兩個高峰，一個出現在 6~8 月，另一個在 10 月，以冬、春季較低；第二年在 11~4 月時濃度偏低，在 6、10 月各出現一次高峰(圖 6)。

天然更新次生林在第一年鉀濃度季節變化上有三個高峰出現，一在 10 月，一在 6 月，另則在自 11 月；第二年的部分，冬、春季節濃度偏低，進入夏季後在 6 月達到高峰，在 10 月出現另一個高峰(圖 6)。



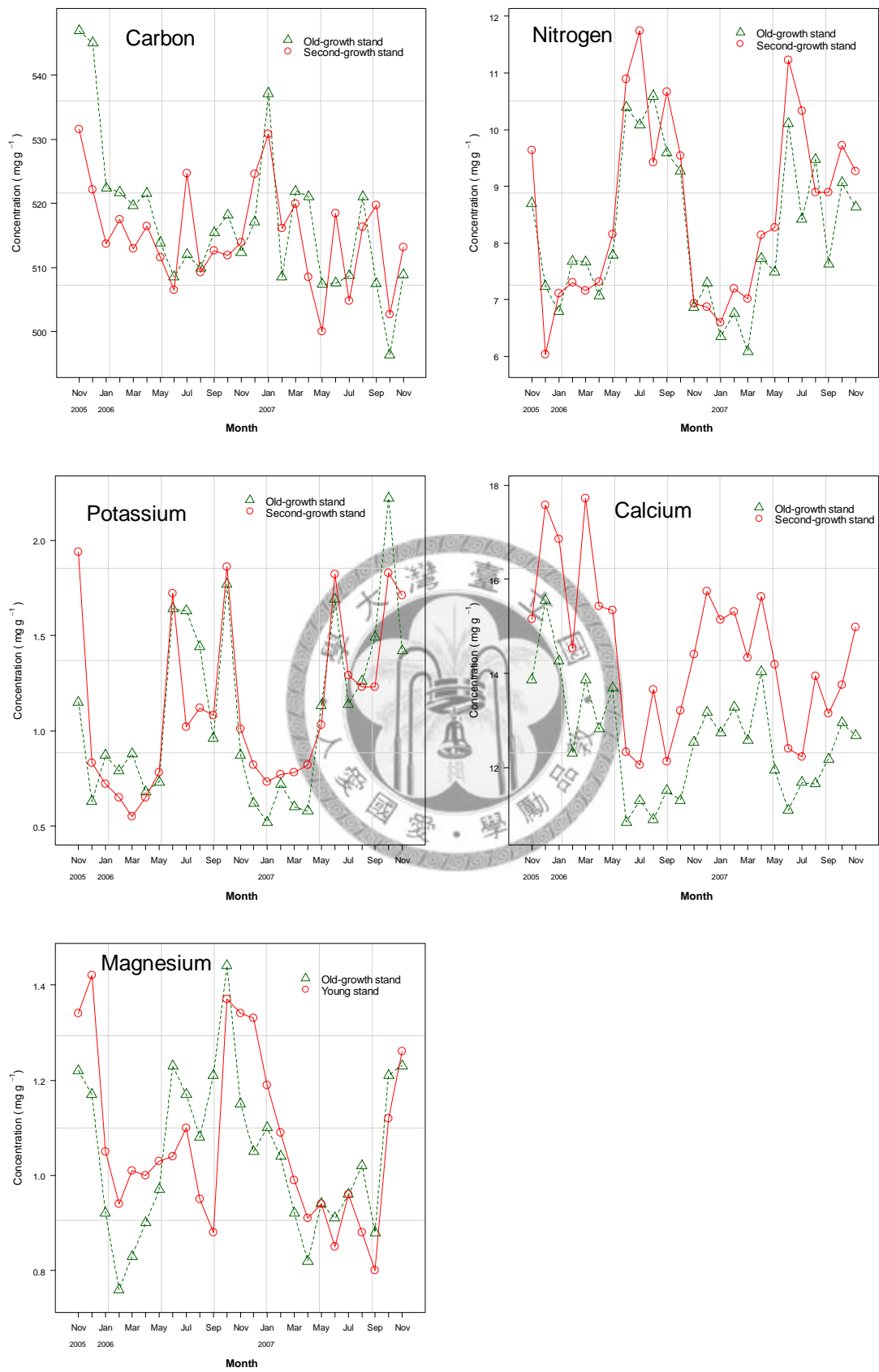


圖 6 老熟林及天然更新次生林臺灣扁柏葉碳、氮、鉀、鈣及鎂元素濃度季節變動。

#### (4)鈣濃度

於研究期間天然更新次生林鈣濃度整體高於老熟林(圖 6)。

第一年老熟林臺灣扁柏葉鈣濃度的高峰出現在 12 月，次高峰在 1~5 月間，夏季時濃度最低；第二年 11 月至 4 月濃度偏高，在 6 月達最低，隨後又逐漸上昇至 10 月(圖 6)。

天然更新次生林第一年的高峰期現在 12、1 及 3 月，在春未到夏季為濃度較低的期間；第二年高峰期在 12~1 月及 4 月，6、7 月的濃度最低(圖 6)。

#### (5)鎂濃度

老熟林第年一年高峰出現在 10、11、12 月，2 月鎂濃度最低；第二年的高峰在 10、11 月，以 4~6 月濃度最低(圖 6)。

天然更新次生林第一年高峰出現在 10~12 月，春季濃度偏低，濃度最低出現在 9 月；第二年高峰出現在 11~12 月，隨後逐漸下降，至 9 月濃度最低(圖 6)。



### 3. 元素年流量

元素流量的估算，是藉由臺灣扁柏葉枯落物的元素濃度與枯落物量之乘積所求得。各林分枯落物元素年流量則是將各月所得結果加以累積而求得(表 6)。各元素流量大小依序，最高為碳約在 1023~2230 kg ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup> 間；其次是鈣 26.32~63.69 kg ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>，氮 15.24~32.71 kg ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>；鎂 2.11~4.68 kg ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>；鉀 1.79~4.31 kg ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>。

就林分間差異而言，於研究期間天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物各元素年流量皆高於老熟林。

各元素流量在年與年間的差異，皆以第二年高於第一年。

表 6 老熟林及天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物元素年流量(kg ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>)。

Year	Site	C	N	K	Ca	Mg
1 <sup>st</sup> year	Old-growth	1023	15.24	1.79	26.32	2.11
	Second-growth	1342	20.77	2.25	40.67	2.94
2 <sup>nd</sup> year	Old-growth	1800	27.15	4.05	44.65	3.57
	Second-growth	2230	32.71	4.31	63.69	4.68

### 三、養分比值(Ratio)

養分比值低的月份代表枯落物中養分濃度較低，因此表示養分再吸收率較明顯。

#### 1. 碳

老熟林與天然更新次生林葉部碳再吸收效率最高出現在 5、7 及 11 月；最低出現在 1 月時，但兩年碳再吸收效率季節上變動情形不一致(圖 7)。

#### 2. 氮

整體來說，老熟林葉部氮再吸收效率皆高於天然次生林。在季節變動上兩林分的趨勢大致相同，約在 7 月時降到最低；於 1 月或 3 月時達到最高(圖 7)。

#### 3. 鉀

葉部鉀再吸收效率在老熟林及天然次生林間差異不如氮明顯(除了 2006 年 7 月老熟林特別低)。在季節變動上，高峰出現時間大約相同，在 1、3 達到最高；約在 7、9 月時出現最低點(圖 7)。



#### 4. 鈣

葉部鈣再吸收效率大致上皆為負值，以老熟林高於天然次生林。兩林分鈣吸收效率最低點出現時間不一致；最高點出現時間則大致相同，約 7 月及 9 月。

#### 5. 鎂

整體上，天然次生林葉部鎂再吸收效率高於老熟林。在兩林分季節變動的趨勢上約在 9 月時會出現一次高峰，除了老熟林在 2006 年 3 月時出現一次高峰；最低點出現時間亦大致相同，在 9 月及 11 月時有最低的鎂再吸收效率。

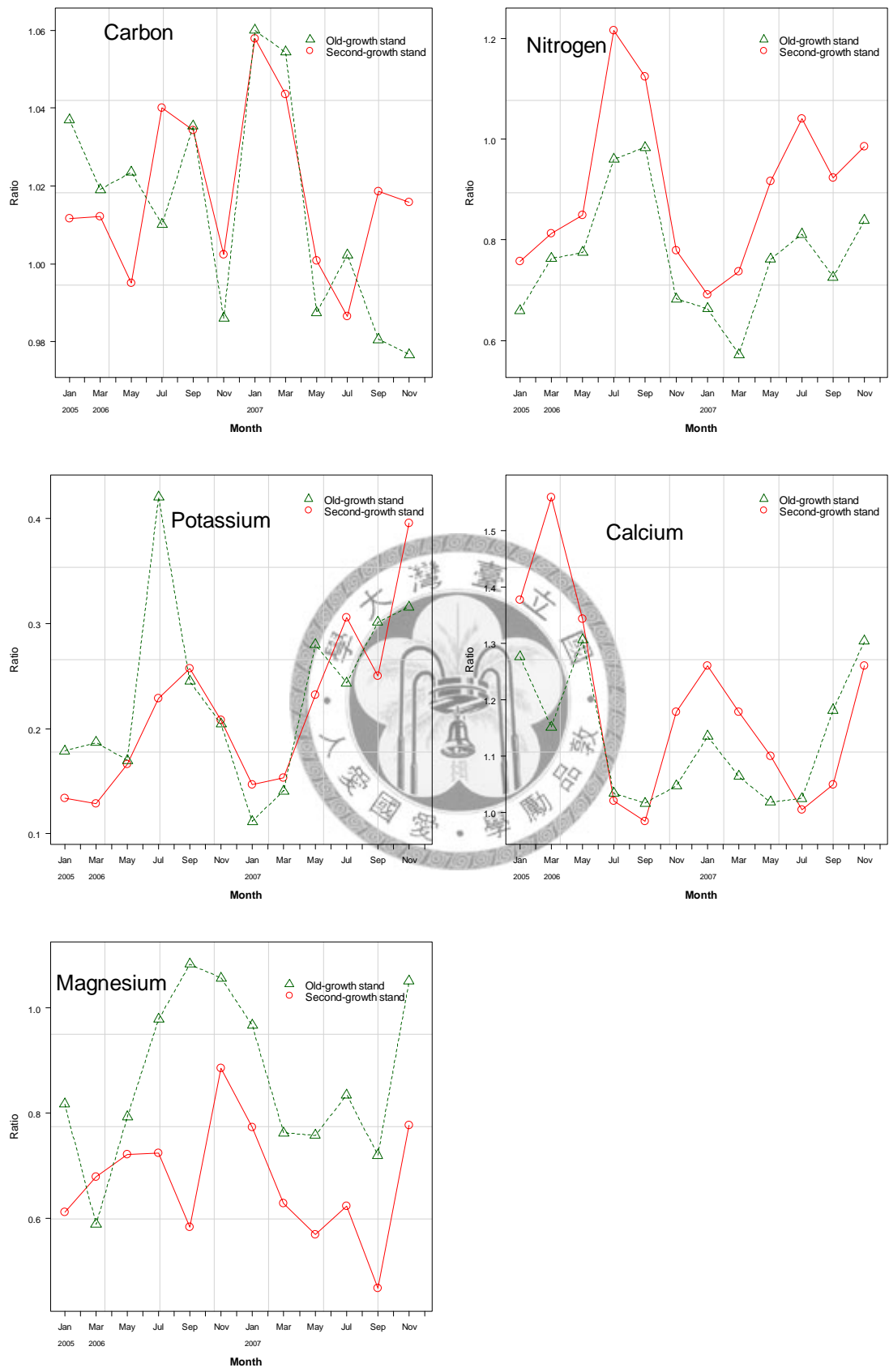


圖 7 臺灣扁柏葉各元素比值季節性變化。

### 三、土壤基本性質

#### 1. 土壤 pH 值

表 7 為老熟林及天然更新次生林土壤基本性，整體來說土壤屬強酸性。兩林分無論  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  或  $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$  皆以老熟林低於天然更新次生林，但兩林分  $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$  無顯著差異，而  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  呈顯著差異。

#### 2. 土壤有機碳及全氮量

兩林分土壤有機碳呈顯著差異，天然更新次生林顯著高於老熟林，全氮量則無顯著差異(表 7)。

#### 3. 土壤可交換性鈉、鉀、鈣及鎂

土壤可交換陽離子中，可交換性鈉含量無顯著差異。可交換性鉀、鈣、鎂含量皆以天然更新次生林顯著高於老熟林(表 7)。

表 7 老熟林(M)及天然更新次生林(Y)土壤基本性質。(資料來源：康家韶，未發表)。

Site	$\text{pH}[\text{H}_2\text{O}]$	$\text{pH}[\text{CaCl}_2]$	C (%)	N (%)	C/N	Exchangeable cations [ $\text{cmol}_{(+)}$ $\text{kg}^{-1}$ ]					BS (%)
						Na	K	Ca	Mg	CEC	
M	3.53 <sup>b†</sup>	2.65 <sup>a</sup>	37.78 <sup>b</sup>	1.62 <sup>a</sup>	23.10 <sup>a</sup>	0.18 <sup>a</sup>	0.91 <sup>b</sup>	6.02 <sup>b</sup>	1.82 <sup>b</sup>	80.72 <sup>b</sup>	11.34 <sup>a</sup>
	(0.04) <sup>‡</sup>	(0.04)	(3.57)	(0.09)	(1.63)	(0.02)	(0.07)	(1.68)	(0.21)	(8.85)	(1.71)
Y	3.74 <sup>a</sup>	2.77 <sup>a</sup>	47.48 <sup>a</sup>	1.89 <sup>a</sup>	25.55 <sup>a</sup>	0.20 <sup>a</sup>	1.26 <sup>a</sup>	13.32 <sup>a</sup>	2.79 <sup>a</sup>	118.29 <sup>a</sup>	14.87 <sup>a</sup>
	(0.06)	(0.05)	(2.22)	(0.10)	(2.02)	(0.01)	(0.09)	(2.09)	(0.20)	(9.34)	(1.54)

註：1. <sup>†</sup>：平均值；<sup>‡</sup>：標準差。

2. 各欄英文字母不同者表示經  $t$  檢定彼此間有顯著差異( $p < 0.05$ )。

#### 四、GAMs 模式

##### 1. 臺灣扁柏葉枯落物量及元素濃度估計值

將各月枯落物總產量與臺灣扁柏葉枯落物量進行線性迴歸分析(圖 8)，比較兩者間相關性。無論在老熟林或是天然更新次生林兩者相關性皆良好( $R^2 > 0.95$ )，故枯物落量以 GAMs 模式配適時，除枯落物總產量外亦針對臺灣扁柏葉枯落物量進行配適。

附表 1 為 GAMs 模式配適之方程式，以年分(第一年、第二年)、月分、試驗地(老熟林及天然更新次生林)、月累積雨量及月均溫等 5 個解釋變數，配適枯落物總產量、臺灣扁柏葉枯落物量及各元素濃度。GAMs 模式配適結果的基本檢測如附圖 1~7。其中枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物量以原始數據(未經對數轉換)進行配適時，發現殘差值(y 軸)會隨估計值(x 軸)增加而增加(附圖 1-1、2-1，右上圖)，表示變異數不均質。將枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物量進行對數轉換後，殘差值的變異數趨向均質(附圖 1-2、2-2，右上圖)，殘差值不會隨著估計值增加而增加或呈現趨勢，故採用經對數轉換後之模式。

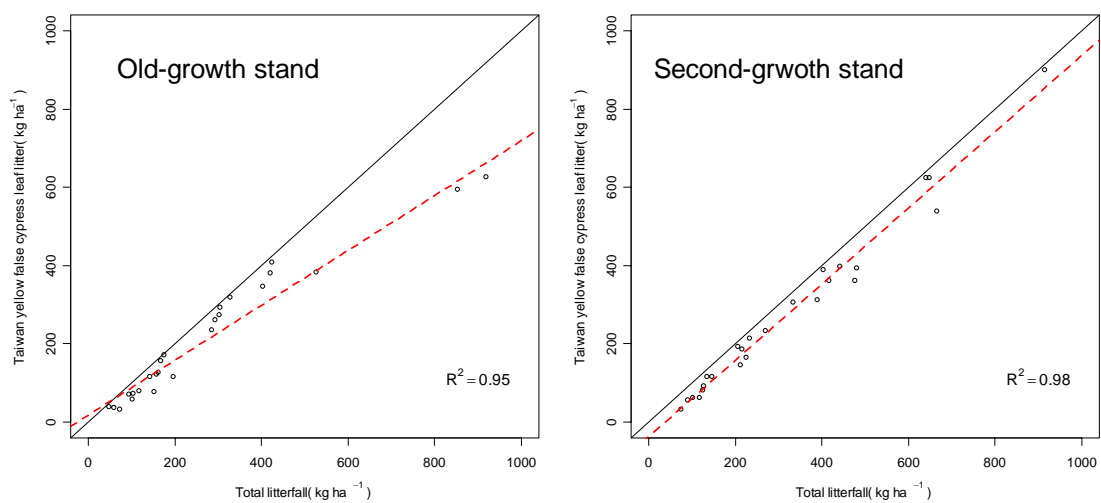


圖 8 老熟林及天然更新次生林以線性迴歸方檢測枯落物總產量與臺灣扁柏葉枯落物量相關性。虛線為迴歸線；實線為過原點 45° 線。





附表 1 之  $R^2$  值為針對各林分各月各收集網枯落物量及元素濃度配適之判定係數，配適結果皆在 0.7 以下。若以各林分各月之平均枯落物量及平均元素濃度和模式估計值進行迴歸分析(附圖 8、9)，觀測值與估計值之間的判定係數( $R^2$ )皆達 0.8 以上，顯示配適結果良好；且平均預測值之季節變化情形與平均觀測值變化趨勢大致上吻合(圖 9、10)。顯示此模式在配適各林分各收集網之枯落物量及元素濃度上，雖未能達到很有效的解釋能力，但對各林分各月之平均枯落量及平均元素濃度的解釋能力良好。

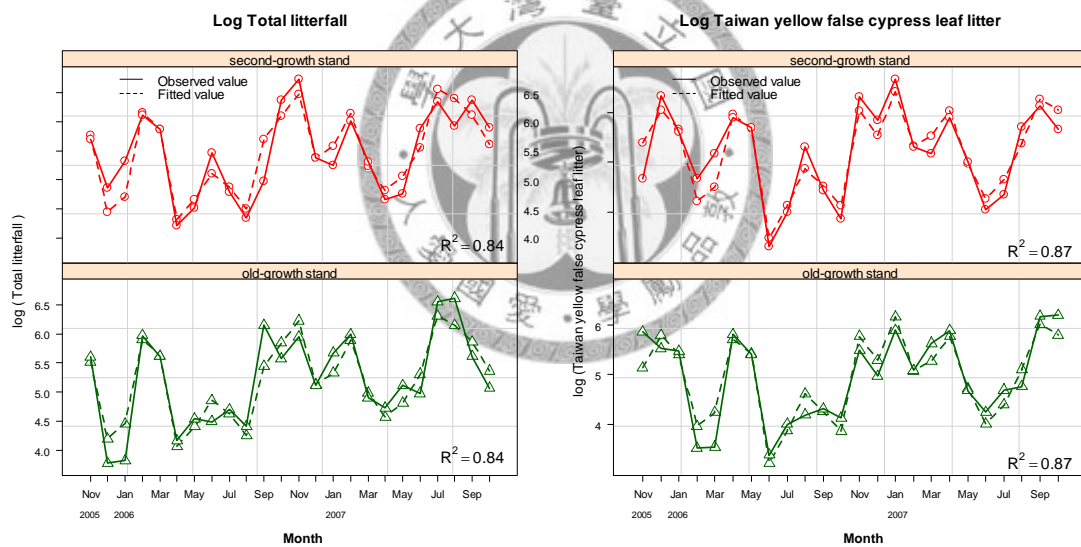


圖 9 對數轉換後平均枯落物總產量及平均臺灣扁柏葉枯落物量觀測值與預測值季節變化情形。實線為觀測值與虛線為預測值。

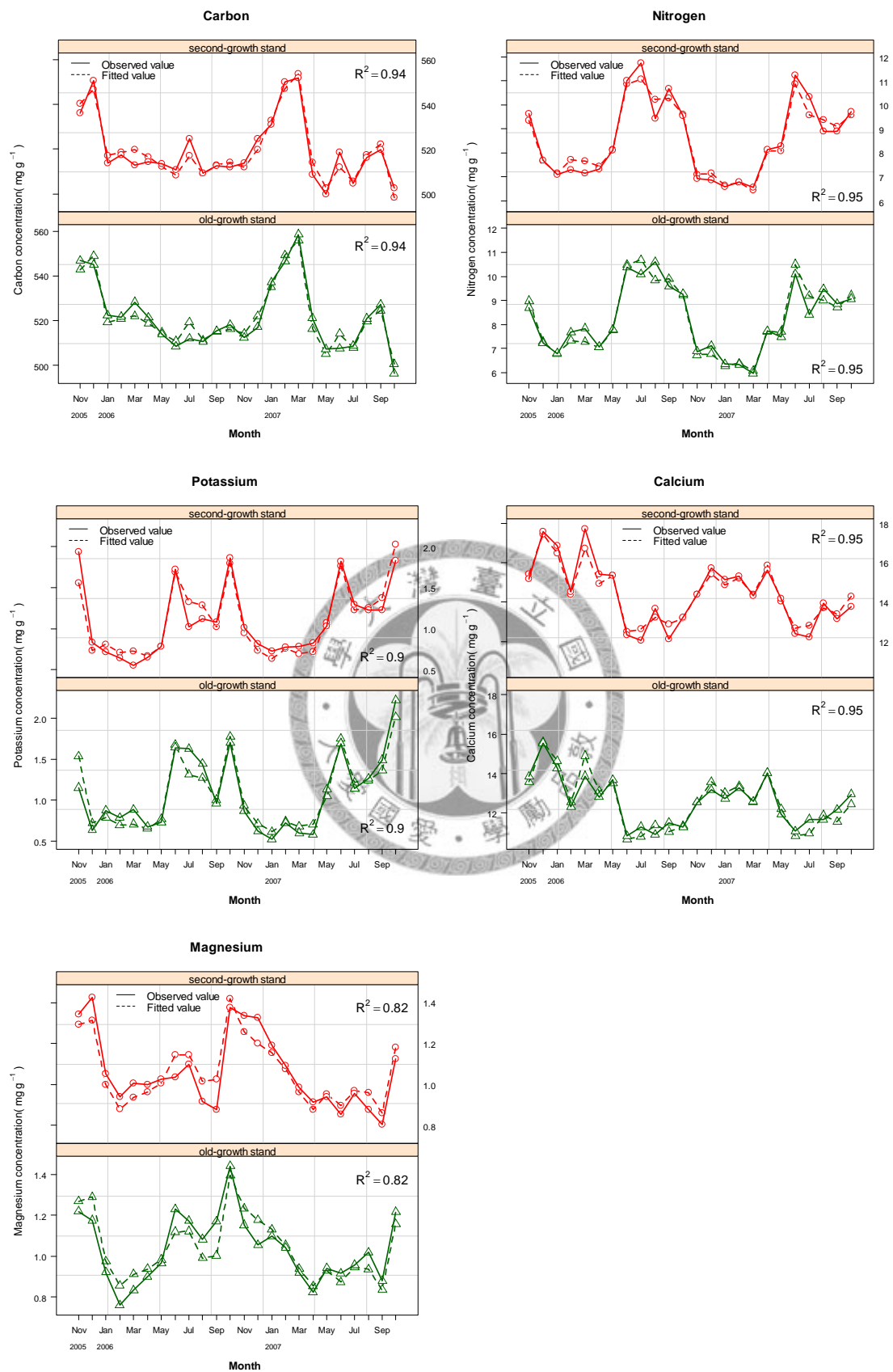


圖 10 臺灣扁柏葉枯落物各元素平均濃度觀測值與預測值季節變化情形。實線為觀測值與虛線為預測值。

## 2. 枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物量林分、年度差異及月分、雨量、溫度因子效應檢定

圖 11、12 為影響枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物部分因子(月分、雨量、溫度)反應曲線圖。

### (A) 林分差異

綜合兩個年度，比較枯落物總產量在不同林分間的差異，發現天然更新次生林顯著高於老熟林(表 8-1)。天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物量亦顯著高於老熟林(表 9-1)。

### (B) 年度差異

枯落物總產量的年度間差異，以第二年(2006/10-2007/11)顯著高於第一年(2005/10-2006/11)(表 8-1)。臺灣扁柏葉枯落物量亦以第二年顯著高於第一年(表 9-1)。



### (C) 月分效應

月分因子效應對枯落物總產量的影響顯著(表 8-2)。月分因子效應對臺灣扁柏葉枯落物量的影響亦顯著(表 9-2)。

### (D) 雨量效應

雨量對於枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物量的影響皆顯著(表 8-2、9-2)。

### (E) 溫度效應

溫度效應對於枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物的影響皆顯著(表 8-2、9-2)。

表 8-1 枯落物總產量以 GAMs 模式配適下，年分、林分因子影響之差異。†：多因子 GAMs 模式配適下，會以各項因子(Factor)中依字母排序第一位的類別(歸入 Intercept)與其它類別做比較，表中以「—」表示。

Factor	Estimate		p-value
	(Intercept)		
	(Intercept)	4.730±0.040	<0.001
Year	1 <sup>st</sup> year	— †	—
	2 <sup>nd</sup> year	0.964±0.066	<0.001
Site	M	—	—
	Y	0.250±0.032	<0.001

表 8-2 枯落物總產量以 GAMs 模式配適下，以平滑函數方式檢測受雨量、氣溫及月分因子影響之顯著性及各因子自由度。

Factor	edf	p-value
Precipitation	9.000	<0.001
Temperature	3.795	<0.001
Month	9.000	<0.001

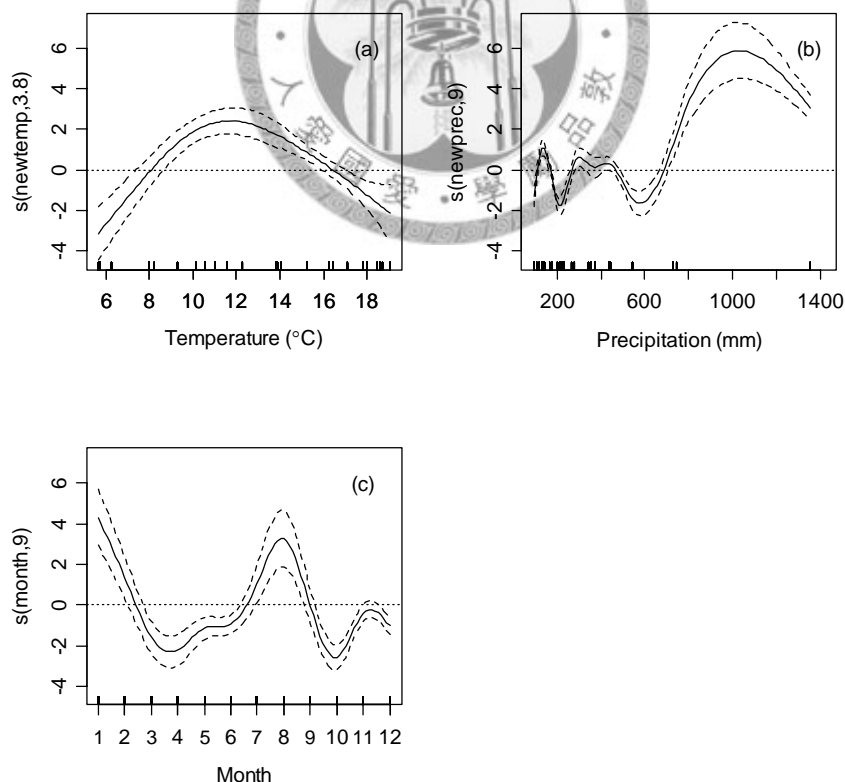


圖 11 影響枯落物總產量部分因子反應曲線圖。(a)溫度(b)雨量(c)月分。縱軸括弧內數字為各效應的自由度；橫軸基部為各因子觀測值的分布狀況；實曲線代表枯落物總產量對應各因子的平滑反應曲線；虛曲線表示 95%的信賴區間。

表 9-1 臺灣扁柏葉枯落物量以 GAMs 模式配適下，年分、林分因子影響之差異。

Factor	Estimate		<i>p</i> -value
	(Intercept)	4.422±0.041	<0.001
Year	1 <sup>st</sup> year	—	—
	2 <sup>nd</sup> year	1.056±0.069	<0.001
Site	M	—	—
	Y	0.254±0.033	<0.001

表 9-2 臺灣扁柏葉枯落物量以 GAMs 模式配適下，以平滑函數方式檢測受雨量、氣溫及月分因子影響之顯著性及各因子自由度。

Factor	edf	<i>p</i> -value
Precipitation	9.000	<0.001
Temperature	3.815	<0.001
Month	9.000	<0.001

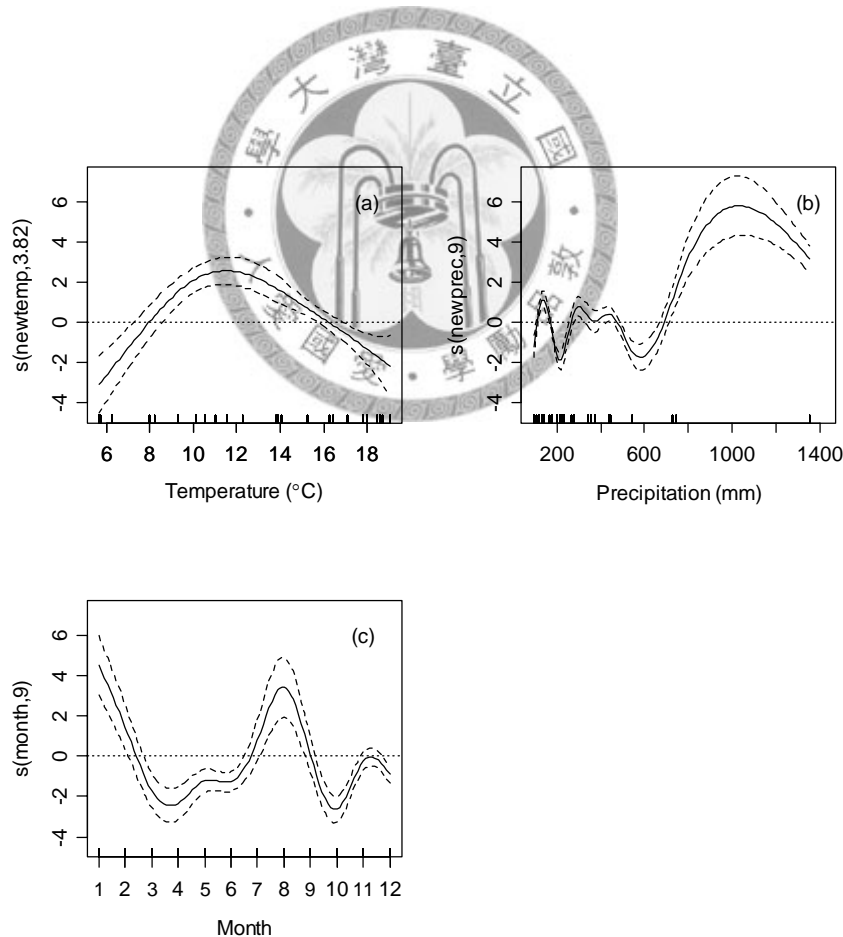


圖 12 影響臺灣扁柏葉枯落物量部分因子反應曲線圖。(a)溫度(b)雨量(c)月分。縱軸括弧內數字為各效應的自由度；橫軸基部為各因子觀測值的分布狀況；實曲線代表枯落物總產量對應各因子的平滑反應曲線；虛曲線表示 95%的信賴區間。

### 3. 元素濃度林分、年度差異及月分、雨量、溫度因子效應檢定

以 GAMs 模式配適得到各解釋變數對觀測值效應之結果如表 10~15；圖 13~17 為影響臺灣扁柏葉枯落物各元素濃度部分因子(月分、雨量、溫度)反應曲線圖。

#### (A) 林分差異

綜合兩個年度，整體上老熟林臺灣扁柏落葉碳濃度明顯高於天然更新次生林(表 10)；氮、鈣、鎂濃度明顯低於天然更新次生林(表 11、13、14)；鉀濃度在兩林分間差異不顯著(表 12)。

#### (B) 年度差異

綜合兩個林分，第二年落葉碳濃度顯著高於第一年(表 10)；氮、鎂濃度則以第一年顯著高於第二年(表 11、14)；鉀、鈣濃度在兩個年度間差異差不顯著(表 12、13)。



表 10 臺灣扁柏葉枯落物碳濃度以 GAMs 模式配適下，年分、林分因子影響之差異。

Factor	Estimate		<i>p</i> -value
	(Intercept)	517.691±0.552	<0.001
Year	1 <sup>st</sup> year	—	—
	2 <sup>nd</sup> year	8.361±0.849	<0.001
Site	M	—	—
	Y	-2.334±0.498	<0.001

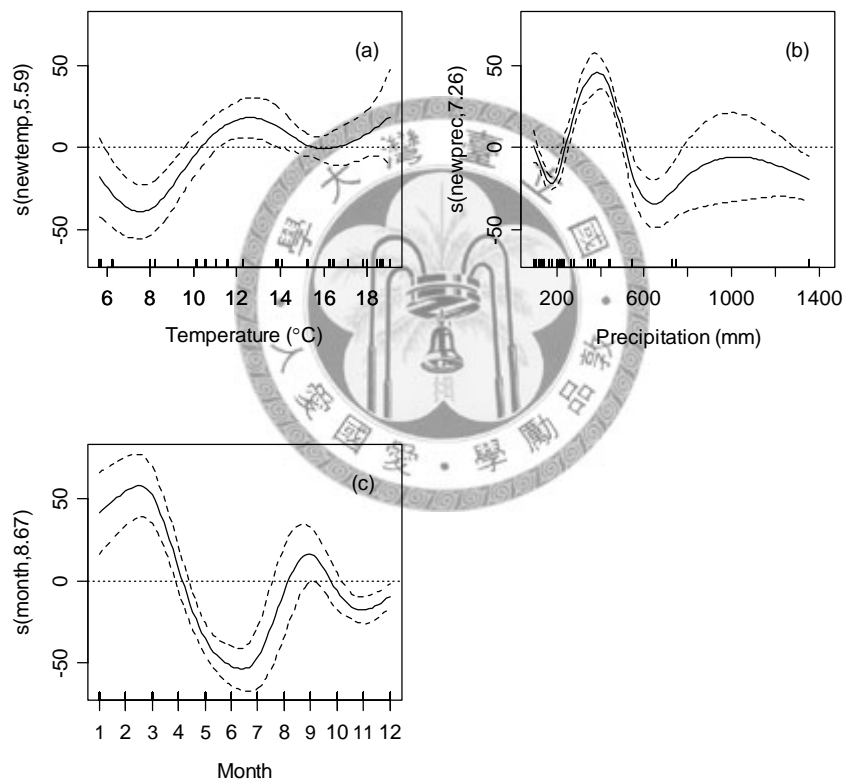


圖 13 影響臺灣扁柏葉枯落物碳濃度部分因子反應曲線圖。(a)溫度(b)雨量(c)月分。縱軸括弧內數字為各效應的自由度；橫軸基部為各因子觀測值的分布狀況；實曲線代表枯落物總產量對應各因子的平滑反應曲線；虛曲線表示 95%的信賴區間。

表 11 臺灣扁柏葉枯落物氮濃度以 GAMs 模式配適下，年分、林分因子影響之差異。

Factor	Estimate		<i>p</i> -value
	(Intercept)		
Year	1 <sup>st</sup> year	—	—
	2 <sup>nd</sup> year	-1.236±0.213	<0.001
Site	M	—	—
	Y	0.383±0.067	<0.001

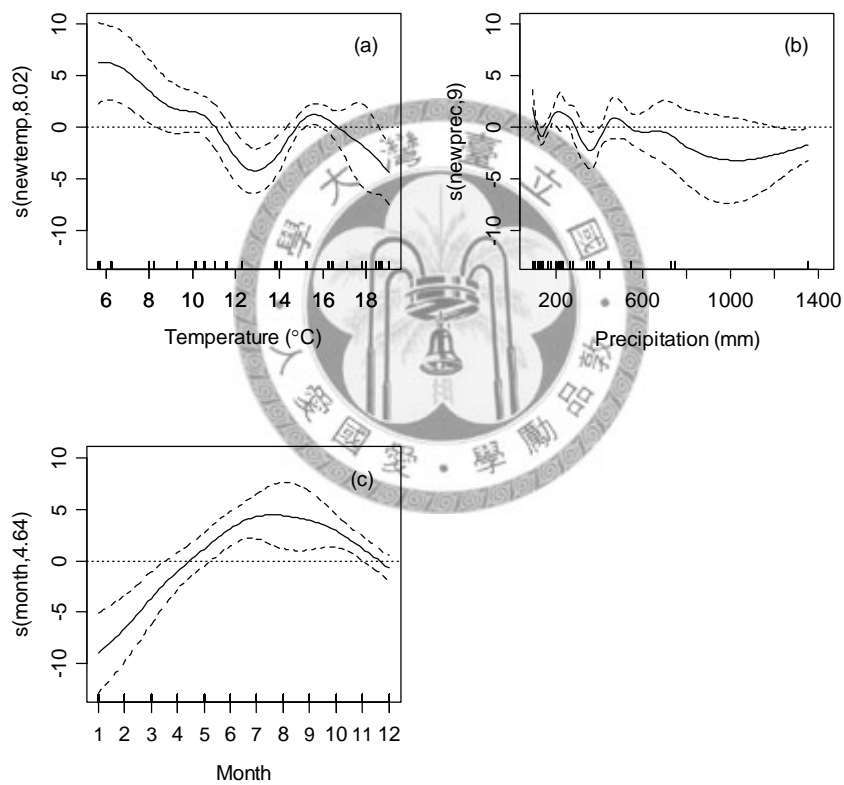


圖 14 影響臺灣扁柏葉枯落物氮濃度部分因子反應曲線圖。(a)溫度(b)雨量(c)月分。縱軸括弧內數字為各效應的自由度；橫軸基部為各因子觀測值的分布狀況；實曲線代表枯落物總產量對應各因子的平滑反應曲線；虛曲線表示 95%的信賴區間。



表 12 臺灣扁柏葉枯落物鉀濃度以 GAMs 模式配適下，年分、林分及雨量因子影響之差異。

Factor	Estimate		<i>p</i> -value
	(Intercept)	1.655±0.064	<0.001
Year	1 <sup>st</sup> year	—	—
	2 <sup>nd</sup> year	-0.033±0.033	0.326
Site	M	—	—
	Y	0.014±0.019	0.433

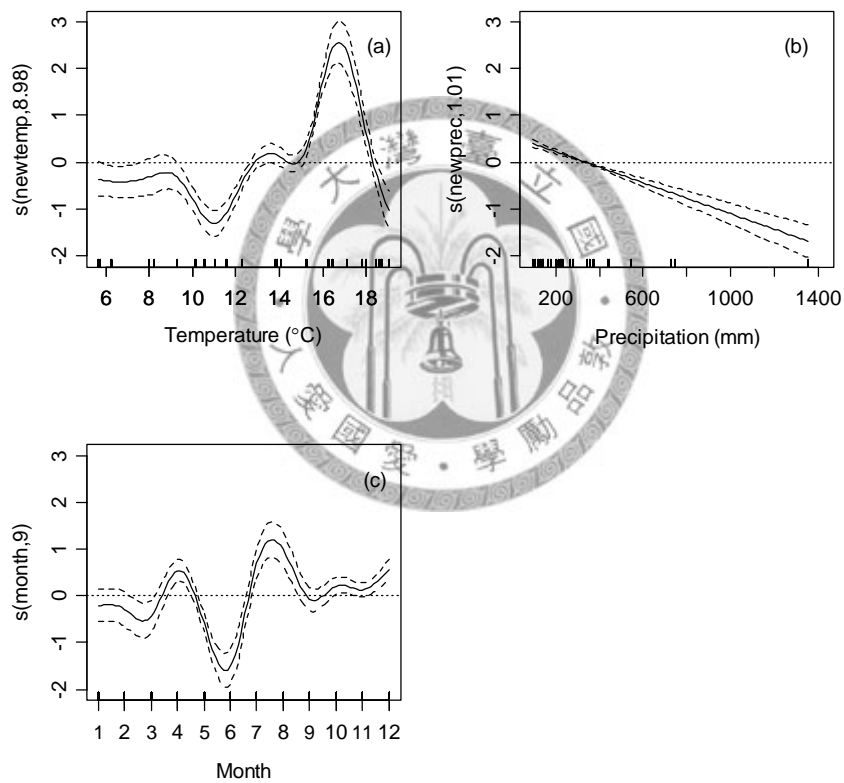


圖 15 影響臺灣扁柏葉枯落物鉀濃度部分因子反應曲線圖。(a)溫度(b)雨量(c)月分。縱軸括弧內數字為各效應的自由度；橫軸基部為各因子觀測值的分布狀況；實曲線代表枯落物總產量對應各因子的平滑反應曲線；虛曲線表示 95%的信賴區間。

表 13 臺灣扁柏葉枯落物鈣濃度以 GAMs 模式配適下，年分、林分因子影響之差異。

Factor	Estimate		<i>p</i> -value
	(Intercept)	12.520±0.146	<0.001
Year	1 <sup>st</sup> year	—	—
	2 <sup>nd</sup> year	0.136±0.236	0.564
Site	M	—	—
	Y	1.834±0.118	<0.001

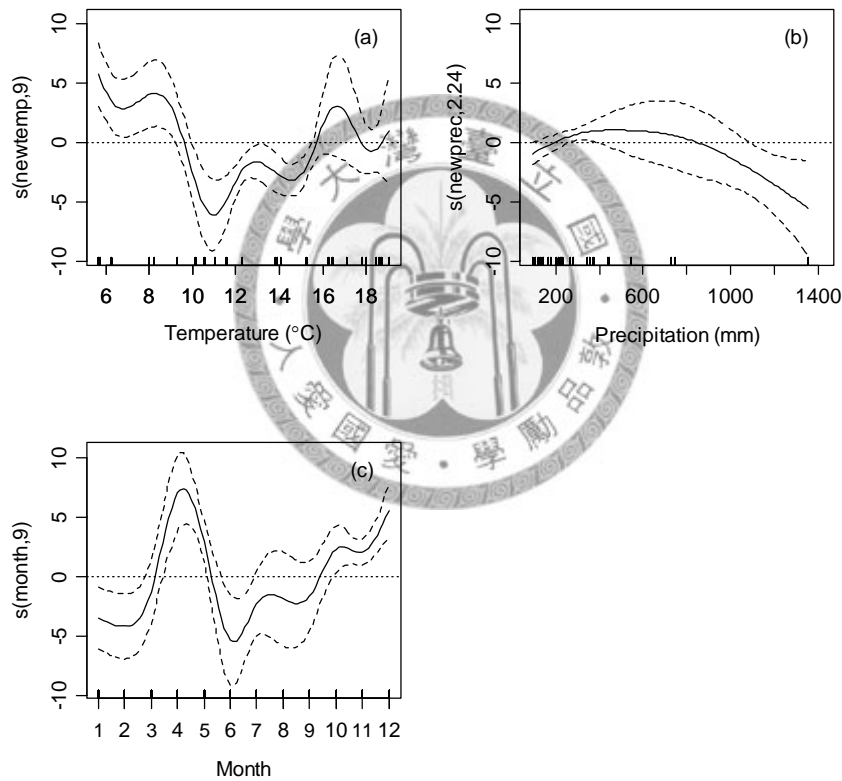


圖 16 影響臺灣扁柏葉枯落物鈣濃度部分因子反應曲線圖。(a)溫度(b)雨量(c)月分。縱軸括弧內數字為各效應的自由度；橫軸基部為各因子觀測值的分布狀況；實曲線代表枯落物總產量對應各因子的平滑反應曲線；虛曲線表示 95%的信賴區間。

表 14 臺灣扁柏葉枯落物鎂濃度以 GAMs 模式配適下，年分、林分因子影響之差異。

Factor	Estimate		<i>p</i> -value
	(Intercept)	1.113±0.016	<0.001
Year	1 <sup>st</sup> year	—	—
	2 <sup>nd</sup> year	-0.147±0.027	<0.001
Site	M	—	—
	Y	0.025±0.013	0.048

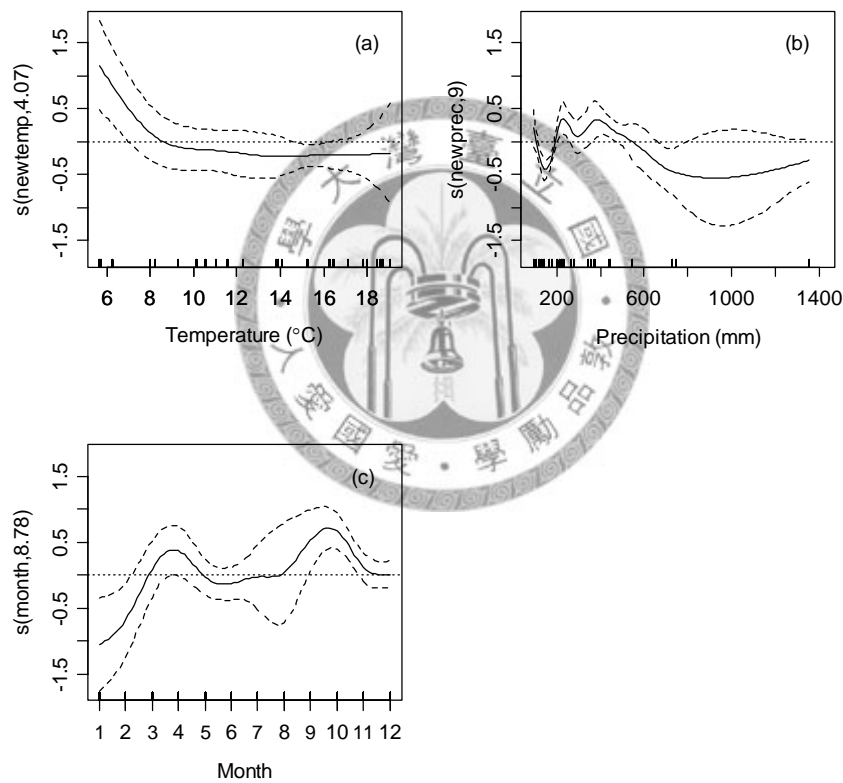


圖 17 影響臺灣扁柏葉枯落物鎂濃度部分因子反應曲線圖。(a)溫度(b)雨量(c)月分。縱軸括弧內數字為各效應的自由度；橫軸基部為各因子觀測值的分布狀況；實曲線代表枯落物總產量對應各因子的平滑反應曲線；虛曲線表示 95%的信賴區間。

### (C) 月分效應

月分因子效應對碳、氮、鉀、鈣及鎂濃度的影響皆顯著(表 15)。

### (D) 雨量效應

雨量對碳、氮、鉀、鈣及鎂濃度的影響顯著(表 15)。而鉀濃度經 GAMs 模式配適，發現與雨量關係為線性(edf = 1.0，表 15)，隨雨量增加而減少(圖 15b)。

### (E) 溫度效應

溫度對於各元素濃度的影響亦顯著(表 15)。

表 15 臺灣扁柏葉枯落物碳、氮、鉀、鈣及鎂濃度以 GAMs 模式配適下，雨量、氣溫及月分因子以平滑函數方式檢測之顯著性。

Element	Factor	edf	<i>p</i> -value
Carbon	Precipitation	7.3	<0.001
	Temperature	5.6	<0.001
	Month	8.7	<0.001
Nitrogen	Precipitation	9.0	<0.001
	Temperature	8.0	<0.001
	Month	4.6	<0.001
Potassium	Precipitation	1.0	<0.001
	Temperature	9.0	<0.001
	Month	9.0	<0.001
Calcium	Precipitation	2.2	<0.001
	Temperature	9.0	<0.001
	Month	9.0	<0.001
Magnesium	Precipitation	9.0	<0.001
	Temperature	4.1	<0.001
	Month	8.8	<0.001

## 伍、討論

### 一、枯落物

#### 1. 年枯落物量

本研究在宜蘭縣大同鄉棲蘭山區之老熟林及天然更新次生林，老熟林第一、二年年枯落物量分別為 2440、4225 kg ha<sup>-1</sup>；天然更新次生林第一、二年年枯落物量分別為 3087、4887 kg ha<sup>-1</sup>，不論老熟林或天然更新次生林第二年枯落物總產量都顯著高於第一年(表 8-1)。

根據中氣象局歷史颱風資料(表 1)顯示，於研究期間本試驗地受共受 5 個颱風侵襲，颱風侵襲常挾帶強風及豪大雨。根據 GAMs 模式分析，雨量對枯落物總產量影響的效應顯著(表 8-2)；圖 11b 顯示月累積雨量約自 800 至 1400 mm 間，對枯落物總產量有極強正向的效應；於研究期間(2005 年 11 月至 2007 年 10 月)月累積雨量(圖 2)高於 800 mm 的月分只有第二年 10 月(約 1350 mm)，與颱風發生時間相符。故推測颱風擾動為影響本研究枯落物總產量年間差異主因。

在國內外相關研究中，亦發現相類似結果。Lin *et al.*, (2003)在福山亞熱帶闊葉林進行長達九年的研究，發現在有強烈颱風侵襲的年度，年枯落物量顯著地增加，差異最高達 1.96 倍。Xu *et al.* (2004a)在日本亞熱帶常綠闊葉林進行長達 5 年的研究，其觀察受颱風影響年度的年枯落物量最高可達未受颱風影響年度的 1.53 倍。本研究年枯落物量年間差異在老熟林為 1.73 倍；在天然更新次生林為 1.58 倍。研究期間第一年兩林分主要受 1 個颱風(碧利斯，輕度)影響(表 1)；第二年 8~10 月間共有 4 個颱風(梧提、聖帕、韋帕、柯羅莎，輕度到強烈)，颱風影響的頻度及強度明顯不同。

## 2. 枯落物組成

本研究老熟林及天然更新次生林枯落物組成成分，以臺灣扁柏葉為最主要成分(表 2)。與許多研究相比，因各研究樣區氣候、林型、地形等皆不同，故在數值上有差異，但大致上所佔比例相似。各成分中均以落葉所佔比例最高。

早期 Bray and Gorham (1964)彙整各枯落物相關研究指出落葉佔枯落物總產量約為 60~76%；枝條佔 12~15%；樹皮佔 1~14%；其它佔 1~16%。近期 Sundarapandian and Swamy (1999)的研究指出枯落物中亦以落葉佔總量比例 73~81%為最高；木質枯落物(woody litter)佔 12~20%；花、果實及種子佔 3~9%；其它類佔 0.4~2%。結果與本研究所得比例相一致，本研究以臺灣扁柏葉佔枯落物總產量 79~88%為最高；枝條約佔 6.3~7%；繁體體佔 0.1~1.1%；其它類佔 0.5~6.4%。

兩林分間枯落物組成的比例大致相同，但老熟林其它類枯落物量(包含昆蟲遺骸、碎屑、苔蘚類等)高於天然更新次生林。這是由於老熟林林木枝條枯落時，常伴隨大量苔蘚類附著其上，相較下次生林伴隨落下的苔蘚類少了許多，此為造成差異主因。

## 3. 枯落物量季節變化

枯落物總產量季節變動主因來自臺灣扁柏葉枯落物，臺灣扁柏為各樣區優勢樹種，其落葉是枯落物中最重要的組成，和枯落物總產量相關性良好(圖 8)，且所佔比例高達 79~88%(表 2)，其變化趨勢會帶動枯落物總產量改變。

兩林分於研究期間(2005 年 11 月至 2007 年 10 月)，臺灣扁柏葉枯落物整體變化趨勢大致相同；各年度內季節變化亦相似，各有 2~3 個高峰(圖 4-2)。一在兩年春季(4 月)；一在兩年秋末到冬季(11~1 月)；另則在夏末到秋季(2006 年 8 月、2007 年 8~10 月)。一年內枯落物量季節變化型式有很多種，有單高峰(Enright, 1999)、雙高峰(Wang *et al.*, 2008)，甚或沒有明顯季節變化(Veneklaas, 1991)。差別在形成原因各有不同。

圖 11a 顯示月均溫約在 9~15°C 間及月累積雨量在 100~200 mm 間對臺灣扁柏葉枯落物量產生正面效應，根據氣象資料(圖 2)其相對應月分為春季 3~5 月，與臺灣扁柏葉枯落物量 4 月高峰(圖 4-2)相符。同時本研究兩年度 4 月分臺灣扁柏葉枯落物量在試驗地及年分間差異並不顯著(表 4)，顯示其可能是由內在週期性的生理因子造成枯落物量的增加，而非出現頻率及強度較不固定的外力擾動。春季為林木生長季節，發芽長新葉取代老葉，老葉大量掉落導致落葉量增加(林世宗，1998)。劉興旺 (1985)於台大實驗林溪頭營林區柳杉人工林的研究亦指出春季柳杉落葉量出現高峰的現象。故推測於 3~5 月分大量落葉的原因是春季時大量新葉替換老葉所造成。

本島於夏、秋兩季易受颱風侵襲，常挾帶強風及豪大雨，且本研究樣區位於東北部，受侵襲的頻度更是高於其他區域。夏秋兩季臺灣扁柏葉枯落物量的高峰，一在 2006 年 8 月(圖 4-2)，主要是受到中度颱風碧利斯侵襲；另在 2007 年 8~10 月，主要原因是在此期間共有梧提、聖帕、韋帕及柯羅莎(輕度、強列、強列、中度)4 個颱風影響。2007 年 10 月更連續受到強烈颱風韋帕及中度颱風柯羅莎的影響，枯落物量大增。

圖 12b 顯示月累積雨量在 800~1400 mm 間，亦即颱風過境時所挾帶大量雨水，對臺灣扁柏落葉量有極強正面效應。兩年度 9 月累積雨量相近且在 700 mm 以上，但只有 2007 年 9 月受颱風侵襲，2007 年 9 月分枯落量亦顯著高於 2006 年 9 月。Lin *et al.* (2003)在福山長達九年的研究亦指出，中度及輕度的颱風雖常伴隨大量的降雨，但對於枯落物量增加的效應遠不如強烈颱風。故推測颱風挾帶的強風為本樣區夏、秋初枯落物量增加的主因。

於本研究期間另有落葉高峰出現在 11 月至翌年 1 月。不論常綠或落葉性喬木，許多研究指出秋冬之際落葉量的增加主要和此期間的低溫與乾季土壤溼度降低有關(Xu and Hirata, 2002b; Wang *et al.*, 2008)。

於本研究期間(2005 年 11 月到 2007 年 10 月)年雨量豐沛，約 3800~4200 mm；兩年度 11~1 月之月累積雨量分布於 170 mm~350 mm；圖 12b 亦顯示月累積雨量在 170~350 mm 間對枯落物量正向效應並不明顯，故臺灣扁柏葉枯落量受土壤溼度影響可能性較低。就溫度方面，Saito(1980)在日本針對日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc)的研究指出在 10 月枯落物量增加是由大量老葉死亡造成，和單日最低溫低於 7°C 有關，且落葉的狀況會持續到早春。本研究兩年度月均溫最低出現在 1、2 月，在 5.6~7.9°C 之間(圖 2)，故推測 2007 年 1 月枯落物量大增的主因。至於 2005 年 11、12 月及 2006 年 11 月月均溫在 10~15°C 之間，因此受低溫影響的可能性較低，可能是由其它生理上的因素所造成。





## 二、臺灣扁柏葉枯落物元素濃度

### 1. 林分間差異

植物葉片一般在凋落前，其所含養分有一部分會進行再吸收(resorption)作用，直接供給植物生長利用，可減少對土壤養分的依賴(Aerts and Chapin, 2000)。土壤肥力較低的林分，其利用養分的效率會高於土壤肥力較高的林分，其葉片凋落前再吸收的養分也較多(Prescott *et al.*, 1989)，相對落葉中所含養分元素濃度便較低。本研究亦得到類似的結果，臺灣扁柏葉枯落物元素濃度除了鉀元素外，在林分間的差異皆顯著(表 10~14)，其中天然更新次生林臺灣扁柏葉枯落物氮、鈣及鎂濃度顯著高於老熟林，顯示老熟林養分再吸收的程度高於次生林；土壤中可交換性鈣及鎂含量亦以天然更新次生林顯著高於老熟林(表 7)。在氮濃度方面，兩林分土壤中全氮量差異雖不顯著，但仍以天然更新次生林高於老熟林，土壤中可供利用的氮量應較高。鉀濃度由於移動性高，在林分內部循環主要透過穿透水(throughfall)移動(Vitousek, 1982)，易受雨水淋洗作用影響，棲蘭山區雨量豐沛，年雨量在 3800 mm 以上，極易影響枯落物中鉀元素移動，使鉀元素在林分間差異不顯著。

### 2. 元素濃度季節變動

枯落物所含元素濃度的季節變化可能來自個體差異、葉齡(老葉或新葉)、元素的移動性、颱風擾動等等。一般植物葉片在衰老、掉落前，可移動性元素(氮、磷、鉀、鎂等)會進行移轉作用，因此落葉中殘餘的養分濃度會較新鮮葉片來得低(Perry, 1994)。而颱風會造成新鮮葉子提早掉落，養分移轉作用不完全，使枯落物養分濃度增加(Lin *et al.*, 2003)。

就氮濃度而言，兩林分氮濃度差異顯著(表 11)，但季節上變動趨勢大致相同(圖 5)。圖 13c 顯示氮濃度在 1~4 月時較低；6、7 月達到最高；秋季進入冬季後又開始下降。與臺灣扁柏葉枯落物量季節變動情形相較(圖 4-2)，發現枯落物量高峰時(11~1 及 4 月)氮濃度偏低；枯落物量低時(6、7 月)濃度升高。顯示自冬季至春季掉

落的老葉在枯落前其氮元素有移轉現象；6、7月因光合作用旺盛，葉綠素大量合成，造成落葉中氮濃度升高。圖 14b 顯示雨量高於 700 mm 時氮濃度有些微下降的趨勢，但信賴區間相對來說過大，可能由於颱風效應雖會造成大量新鮮葉掉落使枯落物中元素濃度上昇，但在颱風過境後枯落物收集前枯落物受到雨水淋溶作用影響使濃度降低，且颱風效應造成的枯落物分解速率高於一般枯落物(Xu *et al.*, 2004a)，亦可能有部分枯落物開始分解。

鉀濃度在林分及年度間的差異不顯著，但季節變化上顯著受雨量影響(表 15)，呈負線性相關(圖 15b)，雨量越高鉀濃度有下降趨勢，且大致上也和氮濃度同樣在枯落物量高峰時有較低的鉀濃度。雖然可動元素在葉片枯落前會進行再移轉作用，但在棲蘭山區多雨的環境下，由淋溶作用造成鉀濃度的下降可能佔了很大比例，為影響季節變動的主因。Rees *et al.* (2006) 針對臺灣扁柏葉分解的研究亦發現鉀元素受淋溶作用影響相當大，兩個月內枯落物即因淋溶作用損失 80% 的鉀。

鈣濃度在年度間差異不顯著；以天然更新次生林顯著高於老熟林(表 13)，但兩個林分的變化趨勢大致相同。圖 16a 顯示約在月均溫在 6~9°C 間對鈣濃度有正面的效應；圖 16c 顯示約在 4 月及 11~12 月時鈣濃度有增加的趨勢，綜合以上顯示鈣濃度高峰出現在 11~1 及 3~4 月間，大致上與枯落物量高峰出現時間相符(圖 4-2)。鈣在植體生長上有許多重要功能，如氣孔控制、酵素觸媒、高生長、葉形等等，但在植體內的移動性不佳(McLaughlin and Wimmer, 1999)，且鈣在葉部及枝條有隨著植體年齡上升而累積增加的趨勢(Liu *et al.*, 2004)。本研究老熟林天然更新次生林於秋冬之際至春初落下之臺灣扁柏葉鈣濃度較高，可能由於這段期間落下多為老葉，相對於新葉累積之鈣濃度較高。圖 16b 顯示月累積雨量約 1000 mm 以上鈣濃度有下降的趨勢，可能由於颱風侵襲所掉落之臺灣扁柏葉新葉所佔比例增加，鈣濃度因此降低。

就鎂濃度而言，圖 17a 顯示鎂濃度在月均溫約 8°C 以下時較高，在 8°C 以上鎂濃度並不隨著溫度增加而變化；圖 17c 顯示約在 4、10 月時鎂濃度有增加趨勢，高峰出現時間大致上與鈣相同和枯落物高峰出現時間一致(圖 4-2)。圖 17c 顯示兩個年度 6~9 月鎂濃度變動情形不太一致。鎂最主要存在於葉部葉綠素裡，鎂含量的季節性變動可能代表在不同季節光合作用活動的不同(Larcher, 1995)，且鎂元素的移動性介於鈣元素及鉀、氮等元素間(Vitousek, 1982)，故除了藉由枯落物移動到土壤外，在枯落物掉落前亦有少部分會進行移轉(Liu *et al.*, 2004)。



### 三、再吸收效率(nutrient resorption efficiency, NRE)

就氮而言，各月老熟林葉部氮再吸收效率皆高於次生林(圖 7)。對植物來說，養分自枯落的葉片中再吸收(resorption)回組織有助於其對環境的適應，植物能再次利用這些回收的養分，並且提高養分留存量(retention)(Aerts and Chapin, 2000)。因此可減少植物對於土壤養分的依賴(Aerts, 1996)。兩林分土壤中全氮量雖無明顯差異，但以次生林高於老熟林，故可能為老熟林氮再吸收效率較高的原因。在季節變動部分，兩林分葉部氮再吸收效率的高峰出現在約在春季及秋末至冬季。春季時的高峰可能是由於新葉開始生長，大量的氮移轉到新葉所導致；而秋末至冬季時的高峰，則可能是和老葉掉落前進行的再吸收作用有關。而 7 月再吸收效率偏低部分則可能由於此時期落下之臺灣扁柏葉多為成熟葉，養分濃度較高(圖 6)，氮再吸收效率因此降低。而造成負值出現原因除了枯落物中較多成熟葉外，推測可能於樹上葉片採樣時有可能採到相對養分濃度較低的葉片，因此造成負值。不過兩林分葉部氮再吸收效率的季節性變動是一致的。

在鉀元素部分，雖然土壤中可交換性鉀離子以次生林高於老熟林，但兩林分各月葉部鉀再吸收效率差異不明顯。由於鉀移動性高易受雨水淋溶作用影響，再吸收效率高峰出現時間約在 1、3 月，與本研究期間月累積雨量相對較少的月分相符；在雨量較多的月分，由於樹上葉子與葉枯落物受到強烈淋溶作用影響，使再吸作用不明顯，再吸收效率因此下降。

鈣在植體中有隨年齡增加而累加的趨勢(Liu *et al.*, 2004)，故在枯落物中鈣濃度較樹上葉片鈣濃度高，Xue and Luo (2002)亦發現枯落物中鈣濃度高於樹上葉中鈣濃度，故鈣濃度的比值皆小於 1。土壤中可交換性鈣離子亦以次生林高於老熟林。

兩林分葉部鎂再吸收效率大致上以春季至夏季時較高。鎂為葉綠素構成之元

素，和植物行光合作用有關(Larcher, 1995)，夏季日照時間長光合作用旺盛，葉綠素大量合成，可能再吸收效率增加。兩林分以次生林鎂再吸收效率較高，但土壤中亦以次生林可交換性鎂含量較高，和其它元素趨勢不同。



## 陸、結論

- 一、臺灣扁柏老熟林及天然更新次生林年枯落物量(1<sup>st</sup> year、2<sup>nd</sup> year)分別為(3087、4877 kg ha<sup>-1</sup>)及(2440、4225 kg ha<sup>-1</sup>)，天然更新次生林兩年年枯落物量都高於老熟林。颱風侵襲所伴隨之強風為造成枯落物量年間差異之主因。
- 二、兩個林分的枯落物組成皆以臺灣扁柏葉所佔的比例最大，在 79%~87.8%之間，幾乎構成兩林分枯落物之主體，影響枯落物總產量整體季節上變動。
- 三、影響本研究枯落物量季節性變化最重要的因素為颱風，其次為生長季節造成季節性變動。兩林分在 2007 年 10 月出現一致性的高峰期，原因為 10 月分颱風擾動而導致大量的枯落物被強風吹落，造成當月枯落物量佔整年枯落物量比例高達 21.75%。另一較小的高峰兩林分兩年都出現在 4 月，原因為林木於生長季節，會使大量的老葉被新葉取代而掉落，所以造成當月的枯落量上升。11 月至翌年 1 月枯落物量的高峰主要是由於低溫所造成。
- 四、影響本研究臺灣扁柏葉元素濃度季節性變化之原因各有不同，冬季至春季氮濃度較低是由於大部分養分在枯落物凋落前已進行移轉；鉀元素由於移動性高，極易受雨量影響，和月累積雨量呈負相關；鈣元素濃度高峰大致和臺灣扁柏葉冬季及春初高峰出現時間相同，是由於鈣元素有隨著植體年齡增加而累積的趨勢；鎂濃度則由於其移動性介於高移動性元素如鉀、氮及低移動性的鈣間，故除部分高峰出現時間與枯落物量高峰相同外，兩年夏季時濃度變化情形較不一致。
- 五、養分再吸收效率各元素季節變動各有不同。各月老熟林葉部氮再吸收效率皆高於次生林，可能和土壤中全氮量有關；季節變動部分出現在春季及秋末至冬季，受到新葉開始生長及老葉掉落前再吸收作用影響。葉部鉀再吸收效率主要受雨量影響，在雨量較多的月分強烈淋溶作用影響下，使再吸收作用不明顯，再吸收效率因此下降。鈣在植體中有隨年齡增加而累加的趨勢，故造成鈣再吸收效率幾為負值。土壤中可交換性鈣離子以次生林高於老熟林，大

致上老熟林鈣再吸收效率高於次生林。鎂再吸收效率以春季至夏季時較高，可能受到光合作用活動影響有關；和土壤中可交換性離子的趨勢與其它元素趨勢不同，需進行更進一步探討。



## 柒、參考文獻

- 朱珮綺 (2005) 台大實驗林神木溪保護林兩相鄰林分枯落物動態與其養分之研究。國立臺灣大學森林環境暨資源學系碩士論文 92 頁。
- 朱慧君 (2005) 臺灣扁柏森林生態系養分存量與枯落物養分流量之研究。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文 93 頁。
- 林世宗 (1998) 棲蘭山闊葉林枯落物及其養分之變動。中華林學季刊 **31**: 115-130。
- 林國銓 (1997) 福山闊葉林枯落物及枝葉層之動態變化。台灣林業科學 **12**: 135-144。
- 周育如 (2002) 惠蓀林場枯落物養分迴歸量與分解速率之季節變動。國立中興大學森林學系碩士論文 64 頁。
- 吳敏如 (2004) 以微氣候模式估算雲霧森林中台灣扁柏的雲霧沉降量。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文 78 頁。
- 康家韶 (2008) 棲蘭山區亞熱帶雲霧林台灣扁柏冠層養分之動態。國立臺灣大學森林環境暨資源學系碩士論文 101 頁。
- 廖啟政 (2004) 台灣鴛鴦湖保留區內台灣扁柏小苗更新與殘材的關係。生態學與演化生物學研究所碩士論文 84 頁。
- 楊淑瀚 (2007) 溪頭天然闊葉林枯落物及其落葉氮、磷濃度之動態變化。國立臺灣大學森林環境暨資源學系碩士論文 83 頁。
- 劉美娟 (2004) 鴛鴦湖森林生態系地表苔蘚植物對養分循環之影響。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文 120 頁。
- 劉興旺 (1985) 柳杉枯枝落葉量及養分含量之年齡及季節變化。國立台灣大學森林學研究所碩士論文 93 頁。
- 賴宜鈴 (2006) 光環境對臺灣棲蘭山區亞熱帶雲霧林內兩種檜木小苗生長與建立之影響。國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所博士論文 128 頁。
- 鄧振華 (2005) 鴛鴦湖台灣扁柏天然下種更新林附生性苔蘚植物組成、分佈與生物



- 量之研究。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文 170 頁。
- 蕭怡茹 (2005) 烏來地區次生林、柳杉林、桂竹林三種林分枯落物物量之動態變化。國立臺灣大學森林環境暨資源學系碩士論文 44 頁。
- Adu-Bredu, S., Yokota, T., Ogawa, K., & Hagihara, A. (1997) Tree size dependence of litter production, and above-ground net production in a young hinoki(*Chamaecyparis obtusa*) stand. *Journal of Forest Research*, **2**, 31-37.
- Aerts, R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *The Journal of Ecology*, **84**, 597-608.
- Aerts, R. and Chapin, F.S. III (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, **30**, 1-67.
- Arco, J.M.d., Escudero, A., and Garrido, M.V. (1991) Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, **72**, 701-708.
- Austin, A.T. and Vitousek, P.M. (2000) Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawai'i. *The Journal of Ecology*, **88**, 129-138.
- Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R., and Spurr, S.H. (1998) *Forest Ecology*, 4<sup>th</sup> edn. John Wiley and Sons, Inc.
- Beard, K.H., Vogt, K.A., Vogt, D.J., Scatena, F.N., Covich, A.P., Sigurdardottir, R., Siccama, T.G., and Crowl, T.A. (2005) Structural and functional responses of a subtropical forest to 10 years of hurricanes and drought. *Ecological Monographs*, **75**, 345-361.
- Bray, J.R. and Gorham, E. (1964) Litter production in forests of world. *Advances in Ecological Research*, **2**, 101-157.
- Chapin III, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 233-260.

- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., and Chambers, J.Q. (2001) Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, **11**, 371-384.
- Enright, N.J. (1999) Litterfall dynamics in a mixed conifer-angiosperm in northern New Zealand. *Journal of Biogeography*, **26**, 149-157.
- Evans, J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, **78**, 9-19.
- Facelli, J.M. and Pickett, S.T.A. (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, **57**, 1-32.
- Gosz, J.R., Likens, G.E., and Bormann, F.H. (1972) Nutrient content of litter fall on the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Ecology*, **53**, 770-784.
- Gower, S.T., McMurtrie, R.E., and Murty, D. (1996) Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 378-382.
- Hamburg, S.P., Yanai, R.D., Arthur, M.A., Blum, J.D., and Siccama, T.G. (2003) Biotic control of Calcium cycling in northern hardwood forests: acid rain and aging forest. *Ecosystems*, **6**, 399-406.
- Hatcher, P.E. (1990) Seasonal and age-related variation in the needle quality of five conifer species. *Oecologia*, **85**, 200-212.
- Huang, J., Wang, X., and Yan, E. (2007) Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Forest Ecology and Management*, **239**, 150-158.
- Hunt, E.R.J., Lavigne, M.B., and Franklin, S.E. (1999) Factors controlling the decline of net primary production with stand age for balsam fir in Newfoundland assessed using an ecosystem simulation model. *Ecological Modelling*, **122**, 151-164.

- Kao, W.Y., Lu, C.S., & Chang, Y.C. (2004) Foliar nutrient dynamics of five dominant plant species in Yuanyang Lake Nature Preserve, Taiwan. *Taiwania*, **49**, 49-56.
- Kavvadias, V.A., Alifragis, D., Tsiontsis, A., and stamatelos, G. (2001) Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management*, **144**, 113-127.
- Killingbeck, K.T. (1996) Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, **77**, 1716-1727.
- Klopatek, J.M. (2007) Litterfall and fine root biomass contribution to nutrient dynamics in second- and old-growth Douglas-fir ecosystems. *Plant and Soil*, **294**, 157-167.
- Kobe, R.K., Lepczyk, C.A., and Iyer, M. (2005) Resorption efficiency decrease with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, **86**, 2780-2792.
- Larcher, W. (1995) *Physiological Plant Ecology*, 3<sup>rd</sup> edition. Springer.
- Lin, K.C., Hamburg, S.P., Tang, S.I., Hsia, Y.J., and Lin, T.C. (2003) Typhoon effects on litterfall in a subtropical forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **33**, 2184-2192.
- Liu, C.J., Westman, C.J., and Ilvesniemi, H. (2000) Matter and nutrient dynamics of pine (*Pinus tabulaeformis*) and oak (*Quercus variabilis*) litter in north China. *Silva Fennica*, **35**, 3-13.
- Liu, X.L., Xu, H.Y., Berninger, F., Luukkanen, O., and Li, C.Y. (2004) Nutrient Distribution in *Picea likiangensis* trees growing in a plantation in West Sichuan, Southwest China. *Silva Fennica*, **38**, 235-242.
- McLaughlin, S.B. and Wimmer, R. (1999) Tansley Review No. 104 - Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist*, **142**, 373-417.
- Meentemeyer, V., Box, E.O., and Thompson, R. (1982) World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience*, **32**, 125-128.

- Nilsson, L.O., Hüttel, R.F., Johansson, U.T., and Jochheim, H. (1995) Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems - present status and future research directions. *Plant and Soil*, **168-169**, 5-13.
- Pérez, C.A., Armesto, J.J., Torrealba, C., and Carmona, M.R. (2003) Litterfall dynamics and nitrogen use efficiency in two evergreen temperate rainforests of southern Chile. *Austral Ecology*, **28**, 591-600.
- Perry, D.A. (1994) *Forest Ecosystems*, The Johns Hopkins University Press.
- Prescott, C.E., Corbin, J.P., and Parkinson, D. (1989) Biomass, productivity, and nutrient-use efficiency of aboveground vegetation in four Rocky Mountain coniferous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **19**, 309-317.
- R Development core Team. (2008) R: A language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rana, B.S., Saxena, A.K., Rao, O.P., and Singh, B.P. (2007) Nutrient return to the soil through litterfall under certain tree plantations on sodic wastelands in northern India. *Journal of Tropical Forest Science*, **19**, 141-149.
- Rees, R., Chang, S.C., Wang, C.P., and Matzner, E. (2006) Release of nutrients and dissolved organic carbon during decomposition of *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana* leaves in a mountain forest in Taiwan. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **169**, 792-298.
- Saito, H. (1980) Seasonal fluctuations of litterfall in evergreen coniferous (*Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc.) [*Chamaecyparis obtusa*] plantation in Mt. Watamuki-yama, Shiga [Japan]. *Japanese Journal of Ecology*, **30**, 87-98.(in Japanese with English summary)
- Sharma, E. (1993) Nutrient dynamics in Himalayan alder plantations. *Annals of Botany*, **72**, 329-336.
- Sharma, G., Sharma, E., Sharma, R., and Singh, K.K. (2002a) Performance of and age

- series of *Alnus*-Cardamom plantations in the Sikkim Himalaya: productivity, energetics and efficiencies. *Annals of Botany*, **89**, 261-272.
- Sharma, G., Sharma, R., Sharma, E., and Singh, K.K. (2002b) Performance of an age series of *Alnus*-cardamon plantations in the Sikkim Himalaya: nutrient dynamics. *Annals of Botany*, **89**, 273-282.
- Sundarapandian, S.M. & Swamy, P.S. (1999) Litterproduction and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management*, **123**, 231-244.
- Turner, J. and Lambert, M.J. (2008) Nutrient cycling in age sequences of two *Eucalyptus* plantation species. *Forest Ecology and Management*, **255**, 1701-1712.
- Veneklaas, E.J. (1991) Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, **7**, 319-336.
- Vitousek, P. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, **119**, 553-572.
- Vitousek, P.M., Matson, P.A., and Cleve, K.V. (1989) Nitrogen availability and nitrification during succession: primary, secondary, and old-field series. *Plant and Soil*, **115**, 229-239.
- Vogt, K.A., Grier, C.C., and Vogt, D.J. (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, **15**, 303-377.
- Wang, Q., Wang, S., and Huang, Y. (2008) Comparisons of litterfall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and a mixed stand in southern China. *Forest Ecology and Management*, **255**, 1210-1218.
- Wood, S.N. (2006) Generalized Additive Models: An Introduction with R. Chapman &

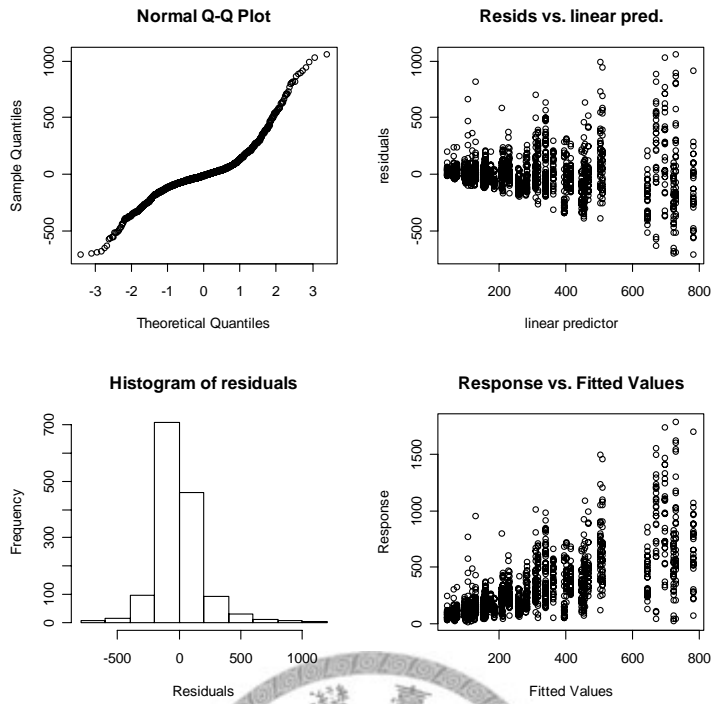
Hall/CRC.

- Xu, X.N. and Hirata, E. (2002) Forest floor mass and litterfall in *Pinus luchuensis* plantations with and without broad-leaved trees. *Forest Ecology and Management*, **157**, 165-173.
- Xu, X., Enoki, T., Hirata, E., and Tokashiki, Y. (2003) Pattern and chemical composition of fine litterfall in a subtropical forest in northern Okinawa Island, Japan. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 229-237.
- Xu, X., Hirata, E., and Shibata, H. (2004a) Effect of typhoon disturbance on fine litterfall and related nutrient input in a subtropical forest on Okinawa Island, Japan. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 271-282.
- Xu, X., Hirata, E., Enoki, T., and Tokashiki, Y. (2004b) Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical forest after typhoon disturbance. *Plant Ecology*, **173**, 161-170.
- Xue, L. and Lou, S. (2002) Seasonal changes in the nutrient concentrations of leaves and leaf litter in a young *Cryptomeria japonica* stand. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **17**, 495-500.
- Yang, Y.S., Guo, J.F., Chen, G.S., Xie, J.S., Gao, R., Li, Z., and Jin, Z. (2005) Litter production, seasonal pattern and nutrient return in seven natural forests compared with a plantation in southern China. *Forestry*, **78**, 403-415.
- Yoshida, T. and Hijii, N. (2006) Spatiotemporal distribution of aboveground litter in a *Cryptomeria japonica* plantation. *Journal of Forest Research*, **11**, 419-426.

附表 1 GAMs 模式配適的方程式及判定係數( $R^2$ )。S 代表平滑函數。

Observed Value	GAMs model's formula	$R^2$
Total production	$\log(\text{total production}) \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + s(\text{temp}, \text{bs}='ts') + s(\text{prec}, \text{bs}='ts') + s(\text{month}, \text{bs}='ts')$	0.563
Taiwan cypress-leaf	$\log(\text{cypressleaf}) \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + s(\text{temp}, \text{bs}='ts') + s(\text{prec}, \text{bs}='ts') + s(\text{month}, \text{bs}='ts')$	0.627
Carbon concentration	$\text{tc} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + s(\text{temp}, \text{bs}='ts') + s(\text{prec}, \text{bs}='ts') + s(\text{month}, \text{bs}='ts')$	0.691
Nitrogen concentration	$\text{tn} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + s(\text{temp}, \text{bs}='ts') + s(\text{prec}, \text{bs}='ts') + s(\text{month}, \text{bs}='ts')$	0.565
Potassium concentration	$\text{k} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + s(\text{prec}, \text{bs}='ts') + s(\text{temp}, \text{bs}='ts') + s(\text{month}, \text{bs}='ts')$	0.577
Calcium concentration	$\text{ca} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + s(\text{prec}, \text{bs}='ts') + s(\text{temp}, \text{bs}='ts') + \text{age} + s(\text{month}, \text{bs}='ts')$	0.346
Magnesium concentration	$\text{mg} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + s(\text{prec}, \text{bs}='ts') + s(\text{temp}, \text{bs}='ts') + \text{age} + s(\text{month}, \text{bs}='ts')$	0.286

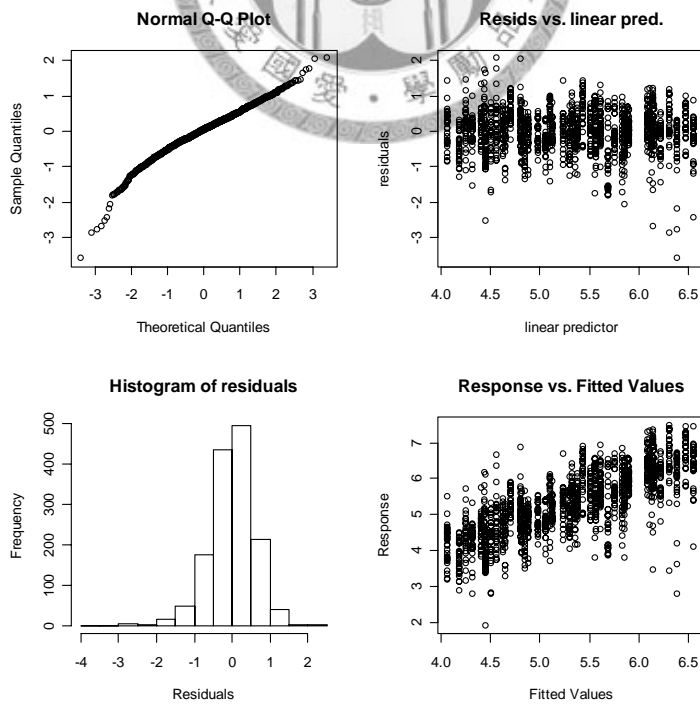




附圖 1-1 枯落物總產量 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。

formula : Total production =

$$\text{as.factor(year)} + \text{age} + \text{s(month, bs='ts')} + \text{s(temp, bs='ts')} + \text{s(perc, bs='ts')}$$

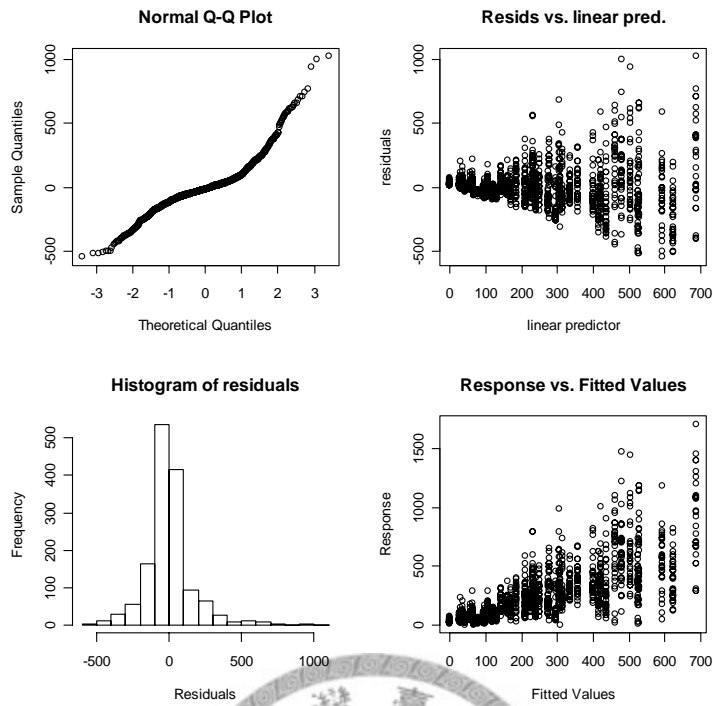


附圖 1-2 枯落物總產量 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。

formula : log (Total production) =

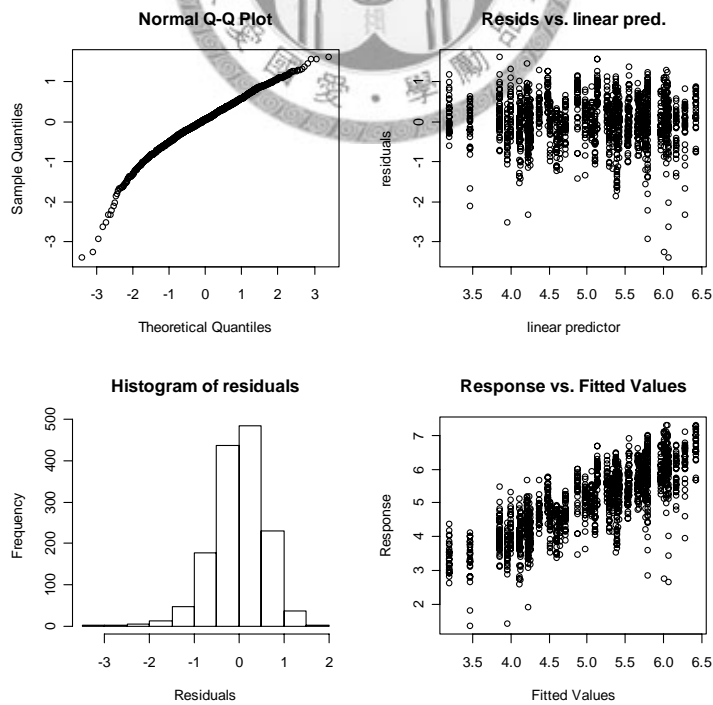
$$\text{as.factor(year)} + \text{age} + \text{s(month, bs='ts')} + \text{s(temp, bs='ts')} + \text{s(perc, bs='ts')}$$





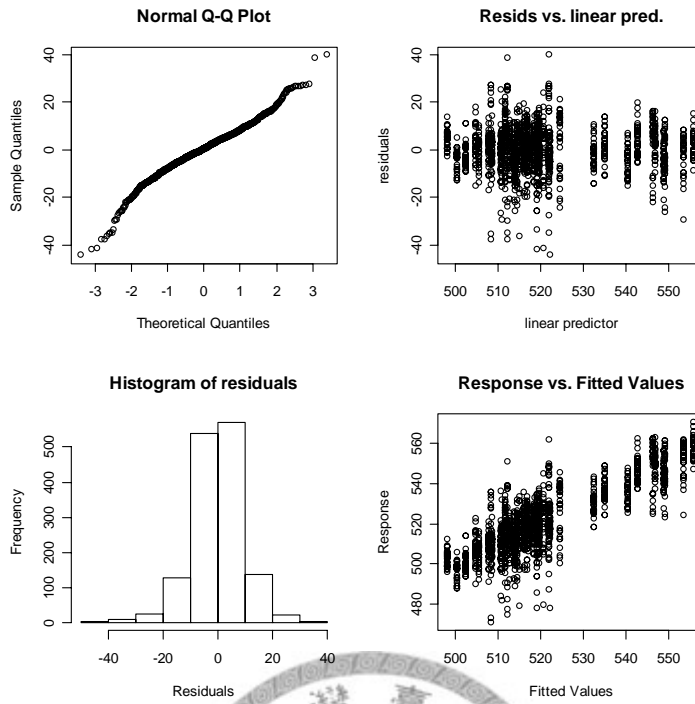
附圖 2-1 臺灣扁柏葉枯落物量 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。

formula : cypress-leaf litterfall =  
 $as.factor(year)+age+s(month,bs='ts')+s(temp,bs='ts')+s(prec,bs='ts')$

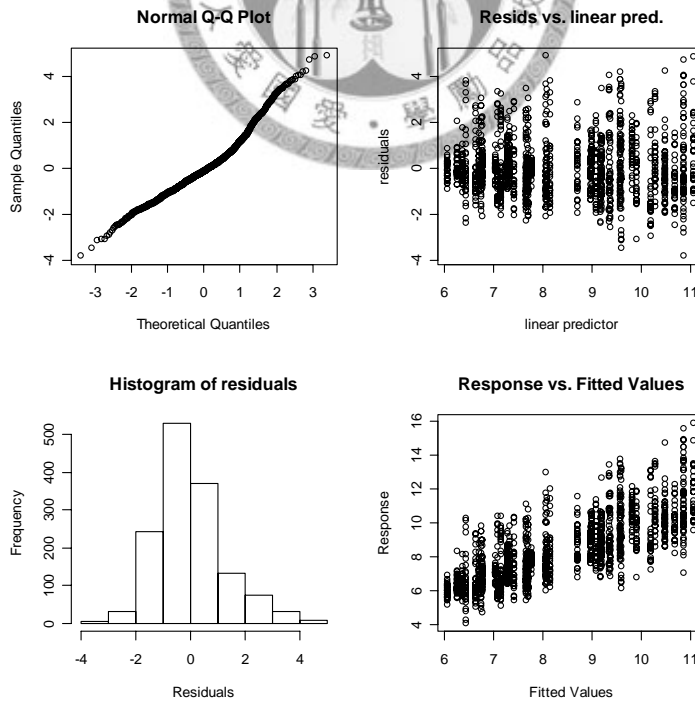


附圖 2-2 臺灣扁柏葉枯落物量 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。

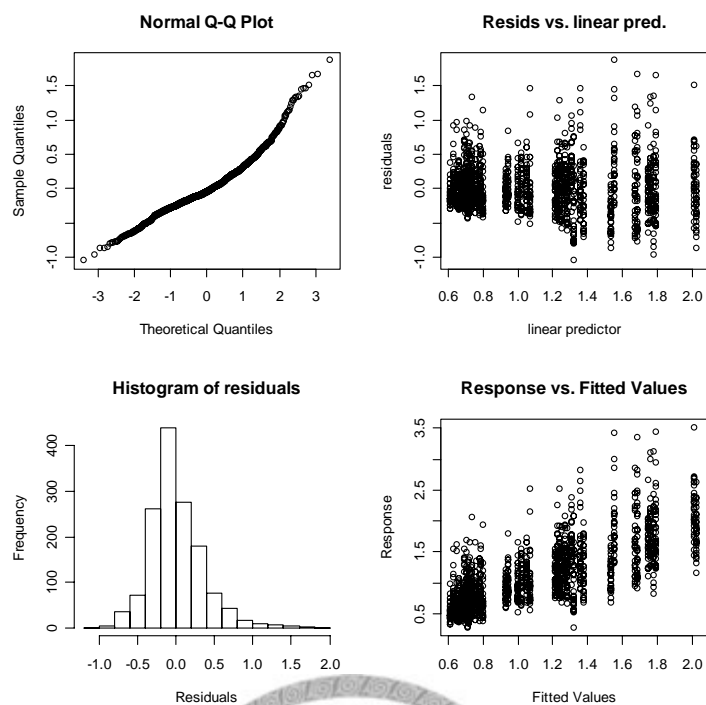
formula :  $\log(cypress-leaf\ litterfall) =$   
 $as.factor(year)+age+s(month,bs='ts')+s(temp,bs='ts')+s(prec,bs='ts')$



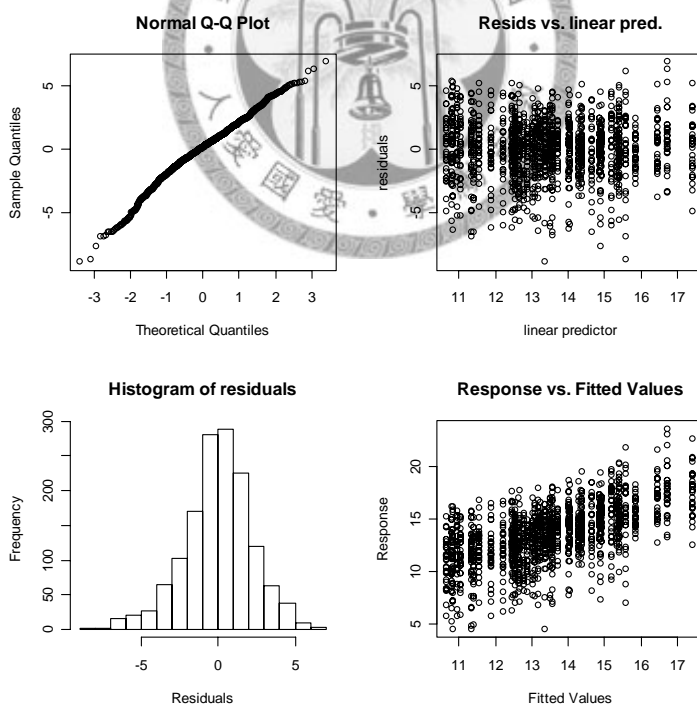
附圖 3 臺灣扁柏葉枯落物碳元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。  
 Formula: carbon = as.factor(year) + site + s(temp, bs='ts') + s(prec, bs='ts') + s(month, bs='ts')



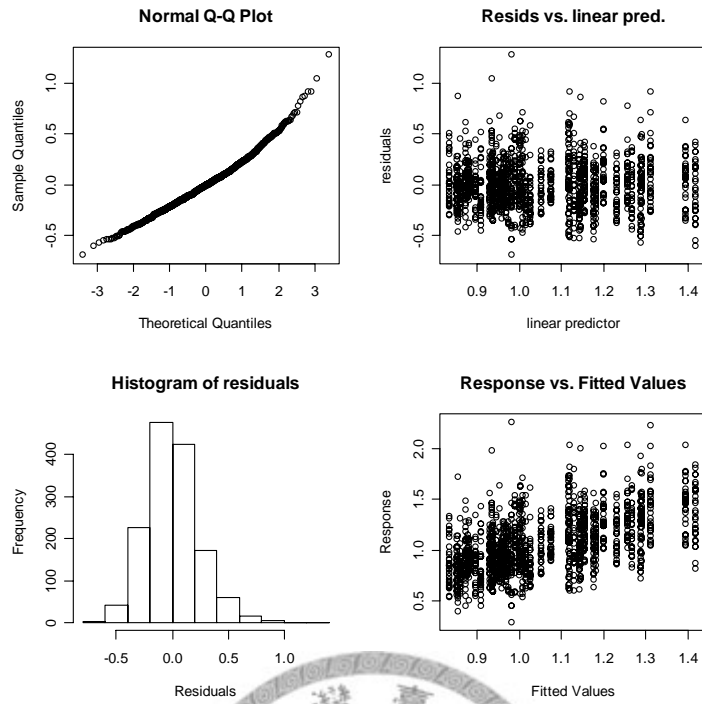
附圖 4 臺灣扁柏葉枯落物氮元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。  
 Formula: nitrogen = as.factor(year) + site + s(temp, bs='ts') + s(prec, bs='ts') + s(month, bs='ts')



附圖 5 臺灣扁柏葉枯落物鉀元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。  
 Formula: potassium = as.factor(year) + site + s(temp, bs='ts') + s(prec, bs='ts') + s(month, bs='ts')

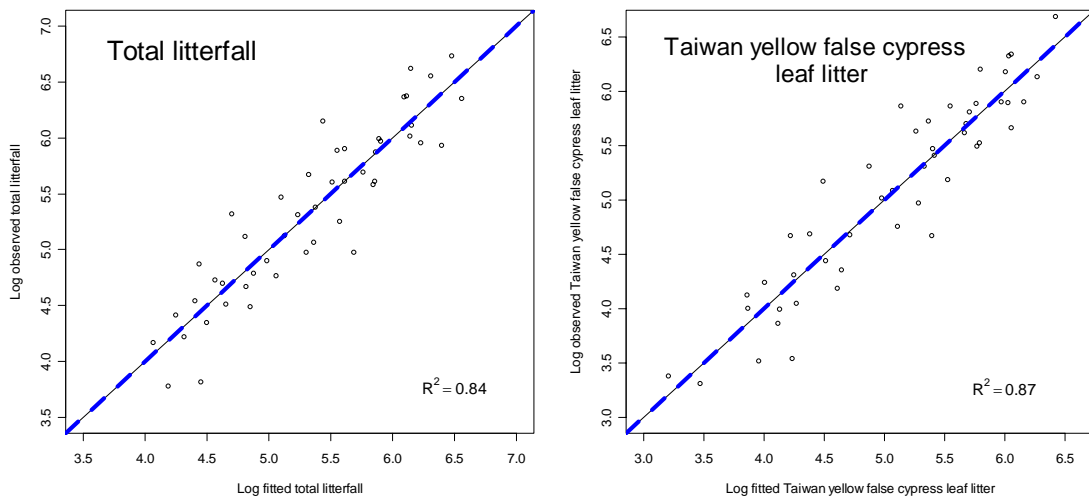


附圖 6 臺灣扁柏葉枯落物鈣元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。  
 Formula: calcium = as.factor(year) + site + s(temp, bs='ts') + s(prec, bs='ts') + s(month, bs='ts')

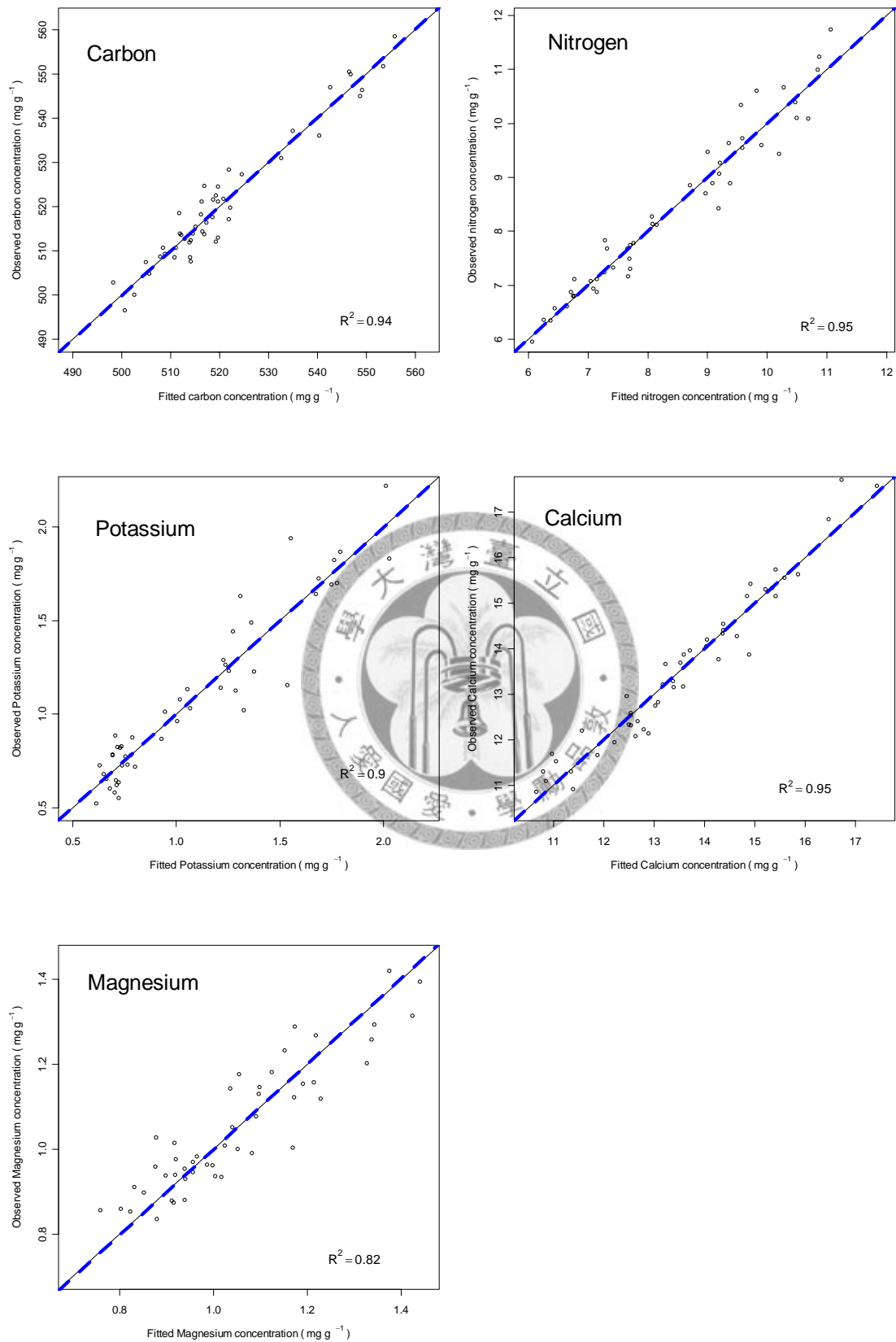


附圖 7 臺灣扁柏葉枯落物鎂元素濃度 GAMs 配適模式合適性之基本檢測圖。

Formula: magnesium = as.factor(year) + site +  
 $s(\text{temp}, \text{bs}='ts') + s(\text{prec}, \text{bs}='ts') + s(\text{month}, \text{bs}='ts')$



附圖 8 對數轉換後枯落物總產量及臺灣扁柏葉枯落物量觀測值平均與預測值平均之散布圖。橫軸為觀測值，縱軸為 GAMs 模式之預測值，實線為 45° 直線，虛線為迴歸線。



附圖 9 臺灣扁柏葉枯落物各元素濃度觀測值平均與預測值平均之散布圖。橫軸為觀測值，縱軸為 GAMs 模式之預測值，實線為 45° 直線，虛線為迴歸線。