

臺灣島落葉林的主角之一 ——臺灣山毛櫸——

圖、文：黃立彥 / 中興大學森林系研究助理

臺灣島的美麗與哀愁

臺灣島，這顆閃爍在西太平洋的明珠，十六世紀中葉，由於葡萄牙的航海家經過臺灣海面，從海上遠望臺灣，山嶽連綿，森林蔥翠，殊屬美觀，讚稱Ilha Formosa（福爾摩沙），也從此開啟了臺灣島在世界地圖上不可或缺的角色。此後的三百餘年間（16-19世紀），這個福爾摩沙之島，就在荷蘭、西班牙、英、法、日等強權相繼壓迫與競逐下，不僅塑造了島上的世代子民不斷被征服、被割讓、被出賣的歷史宿命，同時在這許多接踵而至的過客與入侵者的筆下，亦描繪出不同階段、變幻多端的美麗與哀愁的世紀表情。福爾摩沙（美麗之島）的乖舛命運兼其變幻不定的歷史表情，也就深刻而細微地呈現在幾世紀以來東西洋的圖錄、版刻以及美術作品的線條與光影之中。

臺灣島上的生物種，在250萬年的演化過程中，歷經四次冰河期的大遷徙及蓬萊造山運動，在如此蕞爾小島上，涵蓋了千變萬化的地形，孕育了繽紛多彩的生命力，也因而塑造出令人嘆為觀止的生命樂章。夏綠林就是在這樣的因緣際會下保留了下來。

臺灣島上溫帶落葉樹數量並不多，且不成為廣泛分布，僅點綴於常綠林之中。嚴格言之，臺灣山區之落葉林群落，僅有臺灣赤

楊、栓皮櫟以及臺灣山毛櫸（臺灣水青岡），前兩種群落均為森林演替早期之植被序列階段（seral stage），其持續的時間並不很長。而臺灣僅有之夏綠林（summer-green forest）臺灣山毛櫸林，則為演替中後期之組成樹種，不僅是臺灣所產山毛櫸屬之唯一種，亦為山毛櫸屬在北半球分布之最南限。



春意盎然之山毛櫸

臺灣山毛櫸現身

山毛櫸屬植物早在第三紀以前即已出現，甚至可追溯到白堊紀（Cretaceous）；其原始之分布中心為北極圈外歐洲之地，由於地質時代氣候之變寒，使山毛櫸分別向南方與東方遷移，其中向東一線在中國西部受到蔥嶺與帕米爾高原之阻隔，又分向東南及

東北兩方進行，東北一線為其主幹，繞過新疆北部之阿爾泰山至西伯利亞至中國東北轉至華北，更有部分植物經由日本轉入華中地區，再由西伯利亞直接向東經白令海峽進入北美之西部。更新世（Pleistocene）因大冰期乾冷氣候的影響，使歐亞及北美大陸山毛櫸植物分布區縮小或間斷，然而此時期氣候對中國影響小，使它保留著較多的第三紀植物區系，山毛櫸屬植物也是其中之一。由於山毛櫸性喜溫涼、濕潤的生態習性，冰期氣候使其分布區退縮到南方亞熱帶山區；冰期後氣候回暖，中國山毛櫸並沒有從南向北擴展，仍保留在亞熱帶的山地常綠落葉闊葉混交林垂直地帶中，主要是因為更新世末期的新構造運動，喜馬拉雅山和青康藏高原的抬升，改變了大氣環流，使東部地區季風氣候加強，西北、華北地區大陸性氣候更加明顯，冬春乾冷；西南季風作用的加強，使西南地區雨量分布不均，乾濕季明顯；而北美與日本的山毛櫸分布區在冰期後又逐漸擴展。

據Hayata（1911）謂與臺灣山毛櫸最相近之種為日本產之日本山毛櫸（*Fagus japonica*），又產於中國川東鄂西一帶之米心山毛櫸（*Fagus engleriana*）亦與日本山毛櫸相近。據陳燦（1937）謂米心山毛櫸亦產於浙江，浙江距臺灣最近，蓋親緣關係相近之種常分布於相鄰之地區，綜觀米心山毛櫸在大陸之分布亦為退縮性之不連續型，似亦為衰老之種；再由本屬植物在地質時代遷移途徑

看來，似由日本至華中，再由華中至臺灣；故臺灣山毛櫸與華中所產之米心山毛櫸或為相關種（vicarious species），緣於日本之日本山毛櫸，或此三種均為相關種而緣於歐洲之歐洲山毛櫸（*Fagus sylvatica*）。臺灣所產或為冰期後之殘存者，至於本種進入臺灣之時期，當在與大陸分離之前，為一古固有種（Paleoendemic species）。根據地質年代花粉化石的分析得知，廣布於溫帶地區的山毛櫸屬，在中更新世的冰期是臺灣東北部的主要成林分子，且數量不只一種；而當時的分布極可能達到北迴歸線附近的臺灣中部。

1906年日人小西成章首度於北插天山發現臺灣山毛櫸，證實此屬植物亦存在於臺灣本島，也揭開臺灣山毛櫸神秘的面紗；隨後陸續於北插天山至南邊的盧平山及北邊的喀博山發現臺灣山毛櫸；1974年於拉拉山發現另外一片臺灣山毛櫸純林；而至九十年代，復於宜蘭山區發現另一片面積900餘公頃之純林。



夏綠林

臺灣山毛櫸的命運與歸宿

當一植物被列為稀有時，可由很多方面來討論，以古植物學的觀點，地球的氣候環境一直在改變，在環境改變的過程中，必定會產生新的物種，而另一些物種會因為不能適應環境而趨於滅亡，使得整個族群的特性產生變化，然而環境的變化持續不斷且有不同的方向，族群經過反覆的淘汰使得其對於環境的適應力愈來愈薄弱，最後有些物種只能生存在一個非常狹小的環境裡，終至滅亡。

臺灣島上的臺灣山毛櫸林分布地點主要分為兩部分，一是以插天山自然保留區為主的西半部族群，另一為東半部宜蘭山區以銅山為範圍的族群，由於生育地環境不同，也顯現出兩種截然不同的生長型態。

過去對臺灣山毛櫸所做的研究，皆指出其天然更新不佳，推論其天然更新不良的原

因有下列六點：1.結實量不高；2.果實於生育地易腐爛；3.種子具休眠性，須經三個月層積才能發芽；4.下層植物過於豐盛，阻礙種子著床與發芽；5.林床之光度不足與濕度過高，影響臺灣山毛櫸種子之發芽及稚樹之易罹病害；6.種子發芽後無法與林床植物競爭而死亡。

臺灣山毛櫸為耐陰性植物，性喜溫涼濕潤的氣候環境，當臺灣山毛櫸成樹時，對於生育環境的要求較低，亦即耐性極限（limit of tolerance）較大，然而同樣的環境條件卻極不利於臺灣山毛櫸的開花、種子生存、種子發芽和小苗生長。摒除遺傳或生物上的影響因子，生育地環境的不適合可能更嚴重地影響臺灣山毛櫸的更新，而複雜的生育地環境並非僅由各環境因子所構成，更包括各環境因子間彼此之交互作用所造成的影響，也就是集成水準觀念（Integrative level concept），這些交互作用新產生的因子更可能是



秋天之山毛櫸更見秋意蕭瑟

促使臺灣山毛櫸趨於衰退生長的主要原因，然而卻常被忽略或無法得知。以臺灣山毛櫸種子來說，在經過了上半年冬季低溫層積而萌芽後，萌發的小苗經過天擇的篩選，僥倖存活下來，然而此階段的耐性範圍較窄，枯枝落葉層太厚、光度的不足、林床植物的阻礙、溫度與濕度的不適合、甚至異體受害（allelopathy）等現象，雖未影響臺灣山毛櫸母樹之生存，然皆成為臺灣山毛櫸天然更新過程中的障礙之一。由於臺灣山毛櫸於冬季長達4個月的無葉狀態，種子於發芽時期有機會接受足夠之陽光，復因氣候潮濕且枯枝落葉層夠厚，種子於林床上可以長期保持濕潤，是以種子仍可大量萌發。

臺灣山毛櫸在其開花結實方面似乎沒有問題存在，仍然可以產生足夠的種子用於繁殖後代，可能的問題就是豐欠年間隔的長短，但根據採集標本的記錄，臺灣山毛櫸的豐欠年尚未長達數十年之久，並不足以構成其更新不良之主因，因此最有可能的原因，就是生育地環境的劇烈改變所導致的影響，然而到底是哪些環境因子的改變造成這種結果？根據前人所做的研究結果推測，造成更新苗木大量死亡的原因，應為地被植物變異情形、枯枝落葉層厚度的差異、土壤物理化學生物因子的改變及氣候的劇烈變化。對照1960年代前後的植群調查結果，及古化石植物分析結果，地被植物的組成並未發生太大的改變，現今佔優勢的地被植物玉山箭竹與臺灣縮足蕨，存在於生育地的時間甚早於目

前存在的臺灣山毛櫸族群，因此推翻了地被植物的改變造成更新不良的假設；枯枝落葉層厚度的改變方面，枯枝落葉的主要成分為臺灣山毛櫸、玉山箭竹與較少之其他落葉性樹種落葉，亦包括了斷折枯倒的樹幹枝條，另外就是竹類地下莖相互交織，所形成一般植物幼苗根系難以穿過的一個層墊。然而根據現場調查結果及以往的地被植物生長情形研判，枯枝落葉層的厚度除了有微環境的差異所導致的劇烈改變外，整體而言，此項因素仍不至成為造成族群變動如此劇烈的主因；土壤各因子的變化方面，可能有植物的自體受害作用（allelopathy）、菌根共生及其他有無機離子濃度的影響，然而因為無此方面的研究調查資料可供比較，因此對臺灣山毛櫸更新的影響程度無法判斷，須結合這方面的研究結果才能下結論；氣候方面，當地並未設置任何氣象資料站，因此對於各種氣象因子，例如光度、濕度、溫度、雨量的資料並無法獲得。根據地質時代物種演進的推論，由於山毛櫸性喜溫涼、濕潤的生態習性，在其退縮生長的過程當中，必定選擇相似的生長環境，而目前臺灣山毛櫸的生育地環境，根據研究區周圍的氣象資料分析，屬於溫帶重濕性氣候，溫度、濕度及雨量皆為臺灣山毛櫸所適合生長；光度因沒有資料可比較，而從孔隙對天然更新所造成的影響來討論。

孔隙中的樹種更新主要分成兩種形式：

(1)苗木建立在孔隙形成之前；(2)苗木建立在

孔隙形成之後。第一群樹種是演替後期的主要組成樹種，它們可以在一個鬱閉林地上生長，並以被壓的小苗和幼木存在，直到孔隙產生之後，再快速地生長至樹冠層，填補孔隙；另一群是需光性的先驅樹種（pioneers），此類苗木只能在孔隙中建立而不會發生在鬱閉森林中。根據前人研究，臺灣山毛櫸屬於中性至耐陰性樹種，其更新形式屬於第一種，苗木建立在孔隙形成之前，以被壓的小苗和幼木存在於鬱閉林地上，直到孔隙產生再快速生長。

綜上所述，目前對於臺灣山毛櫸的更新，似乎隱含著更新不良的事實，卻又不禁感到懷疑，事實真是如此嗎？更新不良的原



冬來仍可見山毛櫸挺拔枝幹

因又在哪裡？每一個生命的生活史，都是一部歷史！僅有在收集足夠的資訊之後，才能為其定生死吧！

臺灣山毛櫸四季風貌

沈睡中，新芽也不知不覺地膨大起來。

二月下旬，當大夥都還在睡夢中，已有些許迫不及待的新芽搶著露臉，褪掉一層層的百褶外衣，探出頭來與雲、與霧、與松蘿、與檜木打招呼，也正式昭告天下：臺灣山毛櫸秀於焉登場。三月，就像大夥沈睡前約定好似的，一時間，翠綠爬滿山頭，滿山的臺灣山毛櫸頓時成為山頭的主角。

臺灣山毛櫸是雌雄同株的植物，三月雄花盛開，相隔一週，雌花登場，如此欣欣向榮的情形持續到四月底止，此時翠嫩綠葉已逐漸茁壯，變換成屹立不搖的墨綠巨人，而亞當與夏娃也在時間的流逝中，完成了傳宗接代的神聖使命，一顆顆胚珠悄悄地變成一粒粒的種子。當種子成形後，松鼠與飛鼠也加入這場秀的演出，大快朵頤一頓臺灣山毛櫸種子大餐。

而總有一些迫不及待要長大。六月下旬，當殼斗顏色從綠轉褐色時，先遣的種子部隊已打開保護傘（總苞形成的殼斗），奔向未知的前程，然而這只是序曲；九月，主力部隊登場，大部分的果實皆已成熟開裂，三角形的堅果灑落滿林地，對於臺灣山毛櫸母樹而言，是離別？是希望？是不捨？是企盼？一粒粒的果實即代表一個個永不放棄的希望，來年春天，皆有可能長成一株株小生命，再有千萬個不願意，也必須放手讓他們自由地遨翔。

金風西吹，天氣漸寒，時序進入秋季，一波波冷鋒南下，樹頭上一片片葉子也感應到秋天的氣息，當所有枝頭上的果實皆已找

到新的落腳處後，葉子也完成它在這一生長季的任務而準備功成身退。十一月，是臺灣山毛櫸最金碧輝煌的季節，金黃色則是它專屬的顏色，當滿山的葉片皆浸染成金黃，似乎也只剩下讚嘆、驚豔與喜悅。「白髮空垂三千丈，一笑人間萬事。問何物能令公喜？我見青山多嫵媚，料青山見我應如是。情與貌，略相似。」也只有心靈相契、志同道合的人，才能領略出此一番心境吧！

陣陣西風，吹落無數的金黃，帶走了秋季，也帶來一季的淒涼，自此，也宣告冬季的真正來臨。滿樹的金黃，轉眼間掉落滿地，僅留下崢嶸枝條，伴著凜冽的北風，度過漫漫寒冬。四季分明的變化，使臺灣山毛櫸成為臺灣唯一一種擁有北國風情的樹種，然而侷限於數量稀少且分布範圍狹隘，是以得一窺其貌的有緣人並不多，站在生態保育的觀點，自然不希望有太多人為的破壞與干擾；然而為使更多人能夠一睹其美麗面貌，臺灣山毛櫸乃唯一極有推廣價值之樹種，但囿於其繁殖更新尚未有進一步突破，是以仍有極大的困難，此或許是相關單位需進一步思考之處。

結語

當一物種存活時間夠久，便會與他種生物發展出相依相存的共生關係，如同榕果與榕果小蜂之間，如此我們稱為共同演化或平行演化。臺灣山毛櫸是第三紀的活化石植物，根據國外研究顯示，與之相關的生物甚

多，而臺灣亦已發現夸父綠小灰蝶（北插天山綠小灰蝶）及插天山圓翅鍬形蟲與山毛櫸之間的緊密關係，當臺灣山毛櫸數量銳減甚至消失後，唇亡齒寒的結果，常導致高度依存的生物滅絕。

臺灣山毛櫸的命運妾身未明，雖說大多數的研究結果都傾向於其現階段更新不良，然筆者認為其有待更多的研究結果方有定論。因為，基於長期演化背景的思考，臺灣島約莫250萬年自然史，4次冰河大遷徙及其後數十萬年的演化過程中，並無人為經營，臺灣山毛櫸林理應早以消逝殆盡，抑或演化迄今恰好正是其滅絕期？設若不是臺灣山毛櫸林存有其自然演替更新機制，又如何能存活至今？因此建議能先將臺灣山毛櫸的物候現象準確調查出，並依據此一研究結果採集種子，進而進行一系列的繁殖試驗，以期找出其繁殖發芽之最適條件，以利將來能用於大量造林所需苗木的來源。

後記

囿於稀有植物保護的規定及生育地保留區相關法令的限制，臺灣山毛櫸相關的研究闕如，如果臺灣山毛櫸會說話的話，我想它會大嘆：「知我者，兩三子。」

天氣漸冷，臺灣山毛櫸的葉子也變黃了吧？回想當年，能跟一群志同道合，亦師亦友的夥伴一起浪漫，一起瘋狂，一起紮營在臺灣山毛櫸母樹下話家常，就覺得很幸福。📍