

台灣中部沙里仙溪集水區植群生態之研究
II. 台灣雲杉森林動態及族群結構之研究

STUDIES ON THE VEGETATION ECOLOGY OF SALIHSIANHSI
WATERSHED IN CENTRAL TAIWAN
II. STUDIES ON THE FOREST DYNAMICS AND POPULATION
STRUCTURE OF TAIWAN SPRUCE FOREST

研究生：曾 彥 學
指導教授：蘇 鴻 傑 博士
By: Yan-Shyue Tseng
Adviser: Dr. Horng-Jye Su

碩 士 學 位 論 文

A thesis submitted to the Division of Resources Conservation,
Graduate Institute of Forestry, National Taiwan University
in partial fulfillment of the requirements for
the degree of Master of Science

國立台灣大學森林學研究所資源保育組

中華民國八十年五月

DIVISION OF RESOURCES CONSERVATION, GRADUATE INSTITUTE OF FORESTRY,
NATIONAL TAIWAN, UNIVERSITY

May, 1991

目 錄

中文摘要	iii
英文摘要	iv
壹、前言	1
貳、相關文獻評述	4
一、台灣雲杉的生態及分佈	4
二、沙里仙溪上游雲杉之研究史略	5
參、研究區環境概述	7
肆、研究項目與方法	9
一、資料收集	9
二、研究區踏勘	9
三、樣區設置	9
四、野外調查	11
伍、資料整理與分析	12
一、原始資料整理	12
二、直徑級及擬種之區分	12
三、矩陣群團分析	13
四、擬種之星座圖分析	14
五、空間分佈型分析	14
陸、結果	17
一、雲杉林型之植相組成	17
二、A樣區直徑級與樹高級分佈	19
三、A樣區年齡結構	21
四、空間結構	23
五、枯死木的分佈	34
六、塊集內樹種組成與齡級分佈	37
柒、討論與結論	41
一、雲杉林之塊集構造與更新孔隙	41
二、雲杉林之更新過程及林分變化	44
三、未來之研究及展望	45
捌、參考文獻	47
附 錄 植物名錄	53

附 圖 目 錄

圖一、研究地區附近地形示意圖	10
圖二、A樣區直徑級分佈圖	20
圖三、A樣區樹高級分佈圖	20
圖四、A樣區年齡結構分佈圖	22
圖五、A樣區矩陣群團分析小區層級關係樹形圖	25
圖六、群團分析小區型分佈圖	27
圖七、擬種星座圖	29
圖八、台灣雲杉組合塊狀樣區變方分析圖	31
圖九、主要針葉樹種直徑級在小區內出現株數分佈圖	32
圖十、枯死木樹幹位置分佈圖	35
圖十一、枯死木徑級分佈圖	37
圖十二、台灣雲杉不同塊集齡級分佈圖	38
圖十三、台灣雲杉高峰齡級的樹幹分佈圖	38
圖十四、B樣區之針葉樹齡級分佈圖	40

附 表 目 次

表一、沙里仙溪上游台灣雲杉林早期樣區資料表	6
表二、鹿林山測候站氣象資料表	7
表三、A樣區胸高直徑與擬種分級表	13
表四、A樣區植物組成表	18
表五、枯死木樹種分析表	36

摘要

本研究針對台灣中部沙里仙溪集水區上游海拔2600m以上之台灣雲杉純林為研究對象，目的在分析林型組成、林分齡級構造，並識別不同發育階段之塊集，以瞭解其族群動態與更新過程。

經調查分析結果，在一公頃內 100個10m×10m的樣區內，採用24種樹種之不同直徑級林木，以群團分析法將其分為兩個塊集，一為以大徑級台灣雲杉為主所組成之塊集；另一為以小徑級台灣雲杉及中小徑級鐵杉為主所組成之塊集。前者代表成熟期之林分，平均樹高為35公尺，平均胸高直徑40公分，年齡159-317年，平均年齡220年；後者代表建造期之林分，平均樹高20公尺，平均胸高直徑18公分，年齡45-120年，平均年齡約83年。兩個塊集之齡級分佈皆呈鐘形，顯示為不同年代所形成之同齡林，建造期之林下多發生疏伐現象，成熟期之冠層林木亦已達老朽階段。兩林分之組成及齡級有若干差異，經種間相關分析可大致分為兩群植物，且由調查分析結果顯示，台灣雲杉小苗無法更新於建造期及成熟期林下，其幼苗之更新孔隙可見於溪流源頭帶狀溝蝕之林冠疏開地。此種孔隙之面積以研究區內之資料推斷，至少在1600~2400平方公尺以上，故在單株或少數老木死亡所形成之樹冠裂隙中，未見雲杉之更新幼苗。孔隙形成之機制大多為崩塌或地滑之干擾，因本研究區內溝蝕頗多，臺灣雲杉可藉溝蝕作用而更新於此種孔隙，故林中之孔隙期、建造期及成熟期塊集乃呈鑲嵌構造，經由不同塊集之更換而形成全林分之持續與更新。

Summary

The research aims at the study of Taiwan spruce (*Picea morrisonicola* Hay.) pure forest in the upper valley of Salihshianhsi watershed in central Taiwan, with an elevation above 2600 meters . An attempt has been made to analyze the floristic composition and the structure of stand age-classes , and to recognize the patches of different developmental phases so as to understand the dynamics of population and the process of regeneration .

Within a square sample area of one hectare , one hundred plots of 100 square meters was established , encountering twenty-four species of different diameter - classes . The sample can be divided into two patches through cluster analysis ; one is composed mainly of spruce of large diameter-classes , and the other spruce of small diameter-classes and Chinese hemlock of small and middle diameter-classes . The former represents the stand of mature phase . The average height is 35 meters ; the average diameters at breast height is 40 centimeters ;and the age ranges from 159 to 317 with the average age of 220 years.The latter represents the stand of building phase . The average height is 20 meters ;the average diameter at breast height is 18 centimeters ;the age ranges from 45 to 120 with the average age of 83 years . The distribution of the age-classes of both patches presents the shape of a bell and indicates

that they are even-aged forests formed at different times . There is obvious thinning of saplings under the trees of building phase , and the canopy trees of mature phase have reached senescence . There are certain differences between the composition and the age-classes of these two stands , and the species composition can be divided into two groups through species constellation analysis . Furthermore , it is found that the seedlings of spruce can't regenerate under the forests of building and mature phases. The regeneration gaps of the seedlings can be found in the belt of gully erosion near the waterhead . Judging from the data of sampled stand , the area of the gaps ranges from 1600 to 2400 square meters at least . Thus canopy openings resulting from the death of a single or a few old trees provide no regenerations . Most of the mechanisms of the gap generation are the disturbance of land slides and erosions . Because there are many gully erosions in the research field , spruces can regenerate in these gaps , and the forest presents the mosaic structure . Through the interchange of different patches , the whole stand can be regenerated and maintained .

壹、前言

森林演替 (Forest succession) 一直是森林生態學者深感興趣的課題，當安定的原始林經過干擾，形成裸露地後，當地植群的恢復可經由植物之拓殖、族群之建立及種間之競爭而達到最後的安定狀態。傳統的演替觀念，認為演替是一種有方向性 (Directional) 的變化，即有一定的起點及終點 (Whittaker 1953)，但極盛相 (Climax) 並非絕對安定，極盛相樹種之老朽乃自然現象，勢必由其他後代繼承，故極盛森林中仍有小規模之干擾，而自然界中干擾的現象常常發生，規模大小不等，大規模之干擾可視為演替，而小規模之干擾亦為極盛相林中之特性，因此一個永續更新的極盛相社會是呈鑲嵌狀穩定 (Mosaic stability) (Watt 1947; Whitmore 1977; Brokaw 1985; Runkle 1985)。換言之，極盛相森林在空間構造上亦非均質，而是由不同樹種或同一樹種之不同齡級鑲嵌組合而成，鑲嵌塊之間亦有動態之轉換現象，甚至一般視為演替階段之組成植物，也會呈現小的鑲嵌體，夾雜在極盛相之林中，這種不同更新階段鑲嵌組合的現象，Watt (1947) 及 Walter (1976) 稱之為循環式演替 (Cyclic succession)，以別於單一方向的演替，若此種變化僅限於極盛相樹種之不同發育階段之組合，則叫更新複合體 (Regeneration complex)。

以往對於干擾的研究，著重於大面積的干擾，雖然大面積的干擾使植群型在地景 (Landscape) 上可區別，但小型的自然干擾，例如單一樹木的死亡，所形成小塊集 (Patch) 在森林的自然組成和結構上有重要地位，且促成極盛相森林之更新。

若干學者曾敘述溫帶林的更新過程，在更新之初，大量

的幼苗建立在因過老的樹倒伏後，所形成的樹冠疏開(Canopy opening)(Jones 1945, Watt 1947, Nakashizuka 1983)下，Bray (1956) 稱此疏開為孔隙(Gap)。冠層孔隙(Canopy gap) 在林分組成及動態上扮演著重要角色 (Clebsch & Busing 1989)。孔隙的出現使冠層樹種得以補充，以維持該林分組成樹種的豐富度 (Barden 1980)。Runkle (1985) 提出孔隙的大小是影響樹種組成變化的因子，耐陰性樹種偏好小空隙，大空隙則常存有陽性樹種。而由次生樹所構成的集落(Contagion)之平均面積，常與森林中孔隙面積相符(Williamson 1975; Nakashizuka & Numata 1982)，此亦說明在冠層孔隙下之次生樹，將逐漸生長，形成某一齡級或直徑級之塊集，而此種孔隙之出現，填補及閉合，隨著孔隙中林木之發育，由先驅期(Pioneer phase) 經過建造期(Building phase)，而達到成熟期(Mature phase)，各種不同階段之塊集可能鑲嵌出現在森林中，且順序更替，呈週而復始之循環。故樹冠之孔隙可說是此種循環過程之推動力，而更新複合體乃指極盛相森林中之塊集組合(Whitmore 1989)。

在林分之空間結構(Spatial pattern)方面，大樹的分佈常為隨機或接近規則分布，反之小徑木則有集落現象，此種分布型曾有多數學者報導過(Numata 1949; 1954; 1961; Whitford 1949; Curtis & McIntosh 1950; Kitamoto & Shidei 1972; Williamson 1975; Miyata 1977; Kamitani & Maruyama 1978)。樹木分布型之調查與測驗，雖早經學者提出(Greig-Smith 1955)，但近年來因孔隙及塊集動態(Patch dynamic)之受到重視，才引起學者之興趣，並發展出各種測驗方式及電腦程式(Reynold 1988)。

有關森林動態及族群結構之研究，在國外之溫帶林及熱帶林已有不少報告問世，然本省之森林則甚少有這方面之研

究，在林業政策及森林功能明顯轉變之今日，原始林型之保護成了主要的保育工作，而森林動態及更新乃經營保護區之基本知識，故各種林型之動態研究，應是今後主要課題。本試驗以沙里仙流域之植群為研究對象，調查其組成，經分類後，確定林型種類及範圍，針對同一個林型，選擇一代表性較高的地點設置永久樣區。本研究選擇台灣雲杉林型，作初步之族群動態調查，期能獲得更新複合體之構造，並依其族群結構及更新情形，推測森林發育模式，進而提供保育經營管理之參考。

貳、相關文獻評述

一、台灣雲杉的生態及分布

雲杉屬(*Picea*) 隸屬於松科(*Pinaceae*)，全屬約50種，均產於北半球寒帶，化石植物產於白堊紀及第三紀(柳摺 1966; 劉業經等 1988)。綜觀整個雲杉屬之地理分布，台灣為其分布之下限。

台灣雲杉(*Picea morrisonicola* Hay.) 為本省固有種，分布於中央山脈海拔 2300~3200 m 之地區，有時亦可降至 1950m 處，其中除沙里仙溪及大甲溪上游成小群聚生外，多散生於冷杉及鐵杉林中，北起南湖大山，沿中央山脈山脊兩側地帶南行，止於關山(柳摺 1966; 劉崇瑞、廖日京 1982, 黃增泉等 1984)。常生長於坡度較急之山腰或山麓，鮮見純林，與之混生的樹種除鐵杉(*Tsuga chinensis* var. *formosana*)，尚有華山松(*Pinus armadii*)、台灣冷杉(*Abies kawakamii*)、台灣扁柏(*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*) 香杉(*Chunninghamia konishii*)、威氏粗榧(*Cephalotaxus wilsoniana*)、紅檜(*Chamaecyparis formosensis*)。

根據柳摺等人(1961)調查林田山，太平山及沙里仙溪之雲杉林，計取得八個樣區，其平均樹高約33m，平均胸徑 76 公分，優勢木最高年齡可達1000年。雲杉之樹幹通直巨大，林下多為箭竹密覆，而幼樹則多為台灣扁柏及鐵杉、台灣雲杉反罕見。柳摺等並認為在森林鬱閉良好時或林冠完全疏開時，雲杉幼苗皆不易發生，是故台灣雲杉乃為一過渡期之樹種。而按蘇鴻傑(1978)於大甲溪上游取樣調查結果顯示，當先驅之台灣二葉松僅存老樹時，台灣雲杉仍有少量苗木，故推測台灣雲杉為出現於陽性樹種之後的中性樹。

台灣雲杉之生育地，按蘇鴻傑(1984b)所區分之台灣山

地植群帶中屬山地上層帶，與鐵杉相當，構成所謂鐵杉—雲杉林帶，其下側為櫟林帶，即相當於盛行雲霧帶。雲杉最適生育地之氣候屬涼溫帶(Cool-temperate)，其年均溫度(Tm) 8~11°C；溫量指數(WI) 為36~72°C。而本研究區之溫度資料與其相當。台灣雲杉喜好背陽之陰坡，土層肥沃、深厚之立地，故林下植生豐富，競爭亦強烈，上層樹冠略有疏開則其下層即被其他闊葉樹侵入，如玉山木薑子(*Litsea morrisonensis*)、漸尖葉新木薑子(*Neolitsea acuminatissima*)、台灣紅檫木(*Acer morrisonensis*)、小實女貞(*Ligustrum microcarpum*)、太平山英迷(*Viburnum foetidum* var. *rectangulatum*)等，或為頂芽狗脊蕨(*Woodwardia unigemmata*)等密覆，表土無法裸露。

雲杉之材質遜於紅檜、扁柏，其木材多用於造紙或普通建材。東部之林田山被伐採最多，此外太平山茂興線，八仙山之上埔山亦多遭伐採。本研究區之雲杉林在光復前數年雖有日商秋田獲得沙里仙溪一帶伐木權，但並未施以伐採，光復後亦未有伐採記錄，故沙里仙溪上游之雲杉林，至今仍保存相當完整。

二、沙里仙溪上游雲杉林之研究史略

有關沙里仙溪上游之雲杉林，早期曾有柳榕等人(1961)在全省主要林型生態調查時於該區選取四個樣區，主要設置地點為山腰處，其結果節錄於表一：

表一、沙里仙溪上游雲杉林早期樣區資料表(摘自柳桴等 1961)

海拔(m)	方位角	坡 度	樹 種		混 木 層	每公頃株數	每公頃胸高斷面積(m ² /ha)	平均胸高直徑(cm)	平均樹高(cm)	優勢木年齡(year)
			主 要	次 要						
2606	355°	34°	台灣雲杉	華山松	台灣馬褂木 玉山黃連	205	66	54	32	315
2621	345°	42°	台灣雲杉	鐵 杉	玉山黃連 台灣小葉	1346	37	17	15	85
2700	339°	34°	台灣雲杉	鐵 杉	玉山箭竹 玉山黃連 前胡	296	82	71	33	240
2742	311°	20°	台灣雲杉	台灣冷杉	玉山箭竹 荷子蕨	170	123	96	45	334

註：四個樣區中皆採小葉記錄

由上表可看出海拔2621m處之樣區僅為幼齡林，其胸徑較小而密度較高、其上層不完整之林冠為華山松與鐵杉。作者並依全省雲杉林內樹種組成變化推論其雲杉為演進過渡時期之森林，屬不安定集團植生。

近期則有郭城孟(1988; 1989)調查沙里仙溪流域之植群，並對此雲杉林之組成結構繪成植群剖面圖，並於1990年設置樣區調查，計算雲杉林之取樣最小面積。

參、研究區環境概述

本研究主要以沙里仙溪集水區為範圍，所選擇之調查對象是雲杉林型，故取樣工作之前需確定該林型分布的實際範圍。經實地勘察，台灣雲杉主要分布在沙里仙溪上游，玉山前峰向北北西之坡面，海拔約2500至3000m之間，而其下限可繼續延伸至海拔2100m左右之櫟林帶，但常為雲杉單株與多數闊葉混生，且單株之徑級極大，可達200公分，可見此處之雲杉僅是演替階段所殘存之巨樹。另外在麟芷山之支脈與玉山前峰北北西坡面交界之處，亦有少量雲杉與紅豆杉(*Taxus mairei*)及其他闊葉樹混生。

本研究區內並未設立測候站，故本區之雨量及溫度資料，全要參考鄰近地區相當海拔之鹿林山測候站(海拔2860m)資料(表二)。

表二鹿林山測候站氣象資料表 (採自 Su 1984a)

月份	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
溫度 $^{\circ}\text{C}$	3.6	4.7	7.3	10.1	11.5	12.4	12.8	12.6	12.2	10	8.3	5.8
雨量mm	111	107	137	146	394	617	543	774	636	150	63	72

由上述資料可看出本區為夏雨型氣候，10月以後雨量驟減，冬雨量(10月至翌年3月)為640mm，僅佔全年雨量(3750mm)的17.1%，但由於海拔高，溫度低，並無明顯之乾季，而其他鄰近地區如對高岳(海拔2270m)年雨量3752mm，八通關(海拔2841m)年雨量3538mm，之雨量分配狀況亦極為類似。

由鹿林山測候站之溫度資料可計算溫量指數(WI)，即將每月均溫高於 5°C 之各月溫度減5後之總和，計算結果得53 $^{\circ}\text{C}$ ，年平均溫為 9.3°C ，此外利用鄰近地區11個測候站資料(內

茅埔、清水溝、和社、東埔、對高岳、阿里山、西巒大、郡大、八通關、鹿林山、玉山)計算直線迴歸，得本研究樣區海拔2600m處一月溫度4.77°C，七月溫度13.42°C，及年平均溫度9.55°C。每年1~2月可能會降雪，而平均霜期可達180天。(以上氣象資料來源蘇鴻傑1984a)。

研究區之地質，據林朝榮(1957)及陳正祥(1961)之描述屬第三紀層之砂頁岩互層，因頁岩質薄而脆弱，一般露於表面者經風化分解，使岩層發生空隙，上部砂岩相繼滾落，且因地層傾斜，故常呈垂直崩壞。此外，研究區位於沙里仙溪斷層上，再加上溪流上游強烈的向源侵蝕，故大型崩塌時而有之。

研究區之地形，由於地勢落差極大，且又位於溪的上游常形成程度不等之帶狀溝蝕，整個研究區地形起伏頗劇。

有關本研究區之土壤狀況並無詳細資料，據梁鉅榮(1961)認為台灣中區高山嶺上針葉林下一般土壤常為灰壤或棕色灰化土混合存在，而陡峻之處易受沖蝕，土壤不易育成，故多為崩積之石質土或岩石露頭。而柳楷(1961)針對沙里仙溪上游雲杉林設樣區調查時曾採取土樣回實驗室分析，但由於土樣運送過程有部分毀損，故資料亦不完全，其分析結果為粘土含量約22%，土壤PH值約6.1，而有效土壤深度可達120cm。據現場觀察，本區土壤在林內大多發育良好，土層深厚，但偶有大石塊散布其中。

肆、研究項目與方法

一、資料收集

首先著手收集有關之地圖、一萬分之一、二萬五千分之一及五萬分之一航照基本圖及等高線圖、並參考路線交通、食宿、水源等資料，以便計劃野外勘察取樣之路線。此外收集有關之地質、地形、土壤、氣候等基本環境資料，並針對研究區內林政措施等有關資料及前人研究文獻，加以彙整，以明瞭過去施業或研究進行之程度。

二、研究區踏勘

踏勘之主要目的是決定研究區之範圍，本研究預定選擇冷杉、鐵杉、或雲杉為研究對象，因林型分布及林分面積大小等均為選擇重點，為瞭解研究區域之地形路線，期對區內植群分布之變異有一初步的掌握，本研究進行之初，曾經勘察之地區如下：

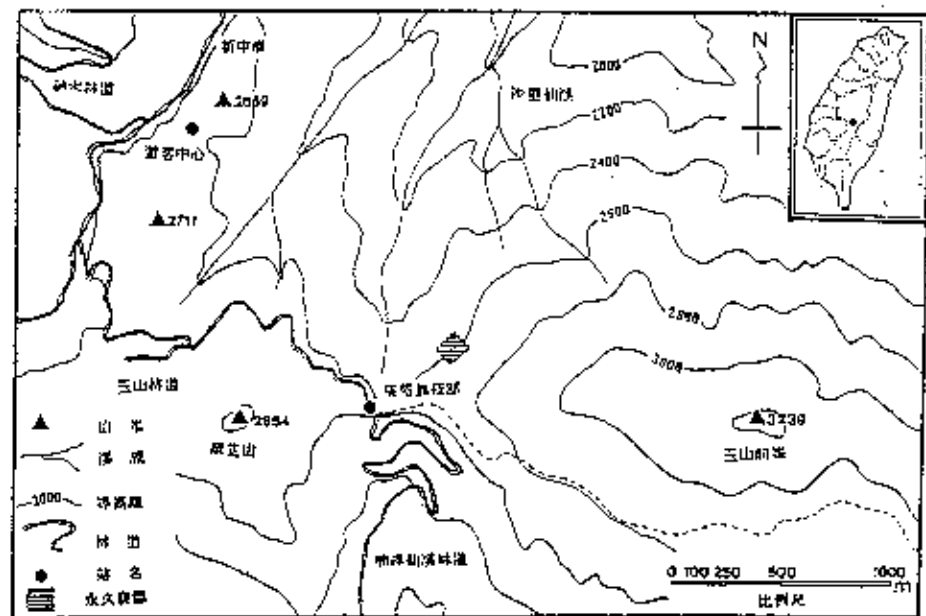
- (1) 東埔山東南向支稜、沿山腹抵麟芷山東北向餘脈。
- (2) 麟芷山附近及其稜線向北支稜。
- (3) 玉山西峰及其稜線。
- (4) 塔塔加鞍部下沙里仙溪步道。
- (5) 塔塔加鞍部下步道橫切往玉山前峰之北向坡面。
- (6) 遊客中心下沙里仙溪步道。

三、樣區設置：

經勘察後本研究選擇之調查對象為雲杉純林。在確定林型範圍後，即可選擇具有代表性之林分設置樣區。而在決定取樣方法時應事先考慮取樣目的、林分之等質性及種類歧異度，就本研究目的而言，宜設置大面積之永久樣區。

永久樣區設在玉山前峰(標高3239m)北北西向坡面，海拔2600m之山腹上(圖一)。A樣區為100m×100m之方形樣

區，區內每隔10m，利用塑膠繩區別之，共設置100個10m×10m的相鄰小區。樣區平均坡度34°，坡向328°，以左上方較高，而右下方地勢較低。林內以台灣雲杉為上層樹冠優勢，另有鐵杉、華山松、台灣冷杉及紅檜等組成樹冠層。灌木層則以玉山木薑子(*Litsea morrisonensis*)、漸尖葉新木薑子(*Neolitsea acuminatissima*)、大葉溲疏(*Deutzia pulchra*)、刺楸(*Osmanthus heterophyllus*)等闊葉樹為優勢。下層地被植物則以玉山木薑子小苗、太平山英迷，頂芽狗脊蕨等為優勢。而玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis*)在本區內則極少見。B樣區為5m×5m之小方形樣區，位在離A樣區約80多公尺的一大型溝蝕崩地上，地勢陡峭，坡度約47°，區內密生台灣雲杉及鐵杉小苗，而地被則由苔蘚類及羊茅類植物形成優勢。



圖一、研究區附近地形示意圖

四、野外調查

(一) A 樣區 (100m×100m)

樣區內所有木本植物每木調查，將其樹幹位置以 10m×10m 的小區為單位，標於坐標紙上。並記錄樣區內樹高大於 1.3m 之種名，胸高直徑 (DBH)，樹高 (H)，而未達 1.3m 者則記錄種名及覆蓋度。

本樣區之上半部 (50m×100m) 之所有針葉樹種在離地 50 公分處利用生長錐鑽取生長木樣。由於有些樹幹內部腐朽，以致於生長木樣無法正確計算年輪數者，將捨棄該資料。

(二) 樣區 B (5m×5m)

記錄樣區內所有植物種名，詳細測量其樹高，地際直徑 (D₀)、年輪數，並計算株數。

本調查工作自民國 79 年 7 月開始至翌年 4 月底完成，共分 13 次上山作業，調查期間並詳細記錄樣區內所有出現之植物，並加以採集，製成臘葉標本，計有蕨類植物 13 科 29 種，裸子植物 3 科 6 種，被子植物 38 科 81 種，總共記錄維管束植物 54 科 116 種，樣區內之植物目錄主要依台灣植物誌之學名及中名並參考廖日京之臺灣樟科植物學名訂正 (1988)，劉業經等之臺灣樹木誌 (1988)，等，列於附錄一。

伍、資料整理與分析

一、原始資料整理

首先將野外調查所得之資料彙整後，選取胸高直徑大於1公分之木本植物共24種，計算各樹種之胸高斷面積(Basal area, BA)及相對胸高斷面積(Relative basal area, RBA)列於表四。

由所有的木本植物中選出六種主要針葉樹，分別將其胸高直徑自5公分始以每10公分為一級，計數各徑級之株數並繪成徑級分布圖(DBH class distribution)。樹高則以每10公尺為單位共分五級，亦計算各級之株數，繪成樹高級分布圖(Height class distribution)此外亦將年齡資料分等級繪成齡級分布圖(Age class distribution)。

二、直徑級及擬種之區分

本研究所選擇之二樣區中，B樣區大致為林分建造初期，僅有雲杉及其他樹種之幼苗及小樹，A樣區則為發育中期至後期之林分，樹冠大致已鬱閉，以一般植群分析觀念而言，可視為雲杉林型，其分布可謂呈均質狀(Homogeneous)，然為調查林分中之塊狀結構，即有必要再深入研究其均質性，並據此劃分其塊集。在樹種較多，異質性較高之森分中，不同塊集可能會有不同樹種之集落，惟本研究區之雲杉林上層為台灣雲杉及少數針葉樹，分布已相當均質，則其塊集中之樹種當大致相同，但可能因孔隙形成之先後不同，導致林齡及生長之差異，若要區分塊集結構，樹木之直徑級或樹高級有必要加以細分，經分級後，每一樹種之各直徑級以一擬種(Pseudospecies)視之，並用於塊集之數示分類中。

本研究將A樣區(100m×100m)內100個小區中所記錄之

主要木本植物共24種，依直徑級將各樹種分成 5級，如表三所示：

表三、樣區A胸高直徑與擬種分級表

擬種	胸高直徑 (DBH) (cm)
1	DBH < 15
2	15 ≤ DBH < 25
3	25 ≤ DBH < 35
4	35 ≤ DBH < 45
5	45 ≤ DBH

依上表之分級，樣區內24個樹種，扣除未出現之級總計得49個擬種。

三、矩陣群團分析 (Matrix cluster analysis)

近代學者常用數學方法從事分類工作，稱為數示分類法 (Numerical taxonomy) (Sokal & Senath, 1963)。本研究設置100個10 m × 10m之小區 (Plot)，甚塊集之分類亦採用此原則。

首先計算任何兩小區間之相似性係數 (Index of similarity)，然後由相似性之高低，將樣區依次序先後合併；此法特稱矩陣群團分析 (Spate & Siegmund 1973; West 1966)，或樹枝圖解法 (Dendrogram) (Mueller-Dombis & Ellenberg 1974)。相似性係數採用Motyka et al. (1950) 依 Srensen (1948) 之公式，加以介量統計所得如下：

$$IS\% = (2MW/MA+MB) \times 100$$
 式中MW代表任何A.B兩小區共同出現擬種之較小介量之總和，MA為樣區A中所有的擬種介量之總和，MB則為B樣區中所有擬種介量之總和。本研究係以A樣區內49種擬種之胸高斷面積計算相似性指數。關於聯結 (Linkage) 之方法，則採用加權配對法 (Weighted pairgrou-

method)(Sokal & Michener 1958; Sokal & Sneath 1963) 聯結後之合成樣區(Synthin plot)，其組成與介量係由兩原始樣區之資料平均之，該合成樣區再加入相似性係數之短陣，並依上原則聯結，最後所有樣區(包括原始樣區與合成樣區)將聯結為一群，形成樹枝圖，再依某一相似性水準，將全部樣區加以分類(蘇鴻傑、林則桐 1979; 劉崇瑞、蘇鴻傑 1983)。

四、擬種之星座圖(Species constellation)分析

除上述利用小區之相似性從事分類工作外，本研究亦採用擬種間之關係來加以分群。以擬種為分群之單位，將種間之關係，以圖解方法表示。此種方法，稱為種之分布序列(Species ordination)(Mueller - Donstallation & Elleberg 1974)，如此完成之圖表則稱為種之星座圖(Species constellation)(Kershaw 1966; 劉崇瑞、蘇鴻傑 1983; 蘇鴻傑 1977)。

本研究總計得到49擬種(Pseudospecies)，由擬種間以小區內之株數密度進行相關性測驗，而由相關係數所排成之矩陣，可檢視植物間有無空間分布之相關存在，並依其相關之程度或水準，繪成種之星座圖，圖中以不同形式之聯結線段來者示顯著水準之高低，正相關程度高者顯著水準($p < 0.001$)以粗實線表示，而 $0.001 \leq p < 0.01$ 則以細實線表示正相關程度較低者($0.01 \leq p < 0.05$)以虛線表示，並將不具相關之植物予以略去。在平面圖上植物位置及距離，須加以若干變形，故圖中所顯示之距離並無意義，其關係是用不同的聯結線段表示。

五、空間分布型分析(Spatial pattern analysis)

本分析法之目的在研究同一植物社會中，某一種或擬種

的分布型(Pattern)，一般而言，分布型基本上有三種；即
 隨機(Random)，集落(Clump)，及規則(Uniform)等三種型式
 ，由於取樣之小區面積大小不同，對研究的結果亦造成差異
 ，而一般集落現象，只有幅度大小不等之區別，故 Greig-
 Smith(1952)建議當進行測驗隨機性時，應採用一系列不同
 大小之樣區，將小樣區組合為區塊(Block)，逐漸增大，作
 重覆幾次之測驗，計算每次測驗中植物介量之變方(Variance)
)，當變方最大時，區塊之面積可代表族群之平均集落面
 積(Mean area of clump)。

本研究中利用組合塊狀樣區法(Blocked-Quadrat Variance methods, BQV)(Reynold 1988)，將100個小區進行合併
 ，首先將小區依2的乘冪次增加，即 2^0 ， 2^1 ， 2^2 ，...將相鄰
 樣區進行合併。最大合併小區數目，不得超過 $N/2$ ；N為小區
 數。其計算公式如下：

當合併的小區數為 $2^0=1$ 時

$$\text{變方值} = \left(\frac{2}{N}\right) \left(\left[\frac{1}{2}(X_1 - X_2)^2\right] + \left[\frac{1}{2}(X_3 - X_4)^2\right] \right. \\ \left. + \dots + \left[\frac{1}{2}(X_{N-1} - X_N)^2\right] \right)$$

X：表小區中雲杉的密度

N：為小區之總數

當合併的小區數為 $2^1=2$ 時

$$\text{變方值} = \left(\frac{4}{N}\right) \left(\left[\frac{1}{4}(X_1 + X_2 - X_3 - X_4)^2\right] + \left[\frac{1}{4}(X_5 + X_6 - X_7 - X_8)^2\right] \right. \\ \left. + \dots + \left[\frac{1}{4}(X_{N-3} + X_{N-2} - X_{N-1} - X_N)^2\right] \right)$$

由於利用組合塊狀樣區法測驗時須配合2的乘冪次方來
 取樣，有時需要大量的樣區數才能分析出平均集落面積然而
 野外取樣技術對如此多的樣區數似乎有困難，故Hill(1973)
 發展出另外一套樣區合併技術，容許樣區重覆合併，但需依
 其排列順序。此法可消除BQV法中受2的乘冪次方之限制，
 稱之重覆配對樣區法(two-term local quadrat variance，

TTLQV), 其公式如下:

當合併小區數為 1 時:

$$\text{變方值} = \left[\frac{1}{N-1} \right] \left(\left[\frac{1}{2} (x_1 - x_2)^2 \right] + \left[\frac{1}{2} (x_2 - x_3)^2 \right] \right. \\ \left. + \dots + \left[\frac{1}{2} (x_{N-1} - x_N)^2 \right] \right)$$

當合併小區數為 2 時

$$\text{變方值} = \left[\frac{1}{(N-3)} \right] \left(\left[\frac{1}{4} (x_1 + x_2 - x_3 - x_4)^2 \right] + \left[\frac{1}{4} (x_3 + x_4 - x_5 - x_6)^2 \right] \right. \\ \left. + \dots + \left[\frac{1}{4} (x_{N-3} + x_{N-2} - x_{N-1} - x_N)^2 \right] \right)$$

依此類推

本研究中組合塊狀樣區法(BQV)共合併5次, 每次合併之小區組皆可計算一變方值, 利用該值繪成曲線圖。而重覆配對樣區法(TTLQV)則可合併50次, 每次合併之小區組亦可計算出一變方值, 並繪成曲線圖, 由圖形分析是否有集落現象。若所繪之曲線呈平緩的水平線則顯示為隨機分布, 若呈明顯的起伏, 則可顯示有集落現象, 根據其高峰處所對應之小區數目, 即可計算集落之面積。

陸、結果

一、雲杉林型之植相組成：

有關研究地區的植相組成，見表四。A樣區所有的樹種可明顯地分成四個層次；樹冠層(20~45公尺)為針葉樹，以台灣雲杉為主，他有鐵杉、華山松、台灣冷杉、紅檜等所共同組成；次樹冠層(4~10)為闊葉樹，如漸尖葉新木薑子、玉山木薑子、台灣紅栴槭，玉山假沙梨、刺楸、薄葉虎皮楠、大葉波疏等所組成，而以漸尖葉新木薑子、玉山木薑子佔優勢，灌木層(1.3~3公尺)則是闊葉樹苗木及部分小灌木所組成，如玉山木薑子、漸尖葉新木薑子、刺楸、高山鴨腳木(*Sehefflera taiwaniana*)、台灣紅栴槭、薄葉虎皮楠之苗木及太平山英迷、小實女貞、薄葉柃木、厚葉柃木、玉山英迷(*Viburnum morrisonense*)、疏果海桐(*Pittosporum illino-coides*)等灌木；地被層(1.3公尺以下)則以蕨類及一些草本、藤本所組成，如頂芽狗脊蕨，台灣瘤足蕨(*Plagiogyria glauca* var. *philippinensis*)、柄囊蕨、尖葉耳蕨、頂囊肋毛蕨(*Ctenitis apiciflora*)等及乞食碗(*Hydrotylehe palensis*)、阿里山落新婦、台灣噴吶草(*Mitella formosana*)、紫花鳳仙花(*Impatiens uniflora*)、刺果衛矛(*Euonymuec hinathus*)、大枝掛繡球(*Hydrangea integrifolia*)等，而以頂芽狗脊蕨佔優勢。

由表四所示，台灣雲杉的斷面積(BA)為24.3143 m^2 /ha，佔所有樹種之62.9%，而華山松為6.0143 m^2 /ha；鐵杉5.2220 m^2 /ha，分別佔所有樹種之15.6%，13.5%，其他闊葉樹則都未達2%。所有樹種的斷面積為38.6328 m^2 /ha。

表四 A樣區植物組成

編號	樹種組成	直徑級所含株數					總計	BA (m ² /ha)	RB (%)
		DBH < 15 cm	15 ≤ DBH < 25	25 ≤ DBH < 36	36 ≤ DBH < 45	45 cm ≤ DBH			
1	台灣客杉 <i>Picea marrisonicola</i>	90	145	80	25	32	372	24.3143	62.
2	鐵杉 <i>Tsuga chinensis</i>	52	54	22	5	3	136	5.2220	13.
3	台灣冷杉 <i>Abies kawakamii</i>	1	1	3	1	4	10	1.4452	3.
4	華山松 <i>Pinus armandii</i>	4	5	8	10	14	41	6.0143	15.
5	紅檜 <i>Chamaecyparis formosensis</i>	1	2	1	0	0	4	2.247	0.
6	戴氏粗榧 <i>Cephalotaxus wilsoniana</i>	3	0	0	0	0	3	0.0059	*
7	漸尖新木薑子 <i>Neolitsea acuminatissima</i>	64	3	0	0	0	67	0.2443	0.
8	玉山木薑子 <i>Litsea marrisonensis</i>	578	2	0	0	0	580	0.4538	1.
9	厚葉柃木 <i>Eurya glaberrima</i>	15	0	0	0	0	15	0.0189	*
10	太平山蕨迷 <i>Viburnum foetidum</i>	48	0	0	0	0	48	0.0075	*
11	台灣紅椴櫟 <i>Acer marrisonense</i>	21	1	0	0	0	22	0.0790	0.
12	玉山假沙梨 <i>Strawvasta nitakayamensis</i>	14	1	0	0	0	15	0.0498	0.
13	刺楸 <i>Osmanthus heterophyllum</i>	47	1	0	0	0	48	0.1435	0.
14	薄葉虎皮楠 <i>Daphniphyllum membranaceum</i>	21	1	0	0	0	22	0.0950	0.
15	小實女貞 <i>Ligustrum macrocarpus</i>	56	0	0	0	0	56	0.0387	0.
16	玉山蕨迷 <i>Viburnum betulifolium</i>	4	0	0	0	0	4	0.0006	0.
17	薄葉柃木 <i>Eurya leptophylla</i>	12	0	0	0	0	12	0.0438	0
18	柃木 <i>Eurya japonica</i>	3	0	0	0	0	3	0.0021	
19	大葉渡玩 <i>Deutzia pulchra</i>	8	0	0	0	0	11	0.1553	0
20	戴氏胡蘆子 <i>Elaeagnus thunbergii</i>	6	0	0	0	0	6	0.0255	
21	高山睡繡球 <i>Hydrangia aspera</i>	1	0	0	0	0	1	0.0038	
22	川上氏鵝耳藤 <i>Carpinus kawakamii</i>	2	0	0	0	0	2	0.0076	
23	高山鴨腳木 <i>Shefflera taiwaniana</i>	35	0	0	0	0	35	0.0317	
24	疏果海桐 <i>Pittosporum illicoides</i>	7	0	0	0	0	7	0.0055	
	合計	1093	219	114	41	53	1520	36.6328	1

註：直徑級之區分相當於號碼(見文中說明)

二、A樣區直徑級與樹高級分布

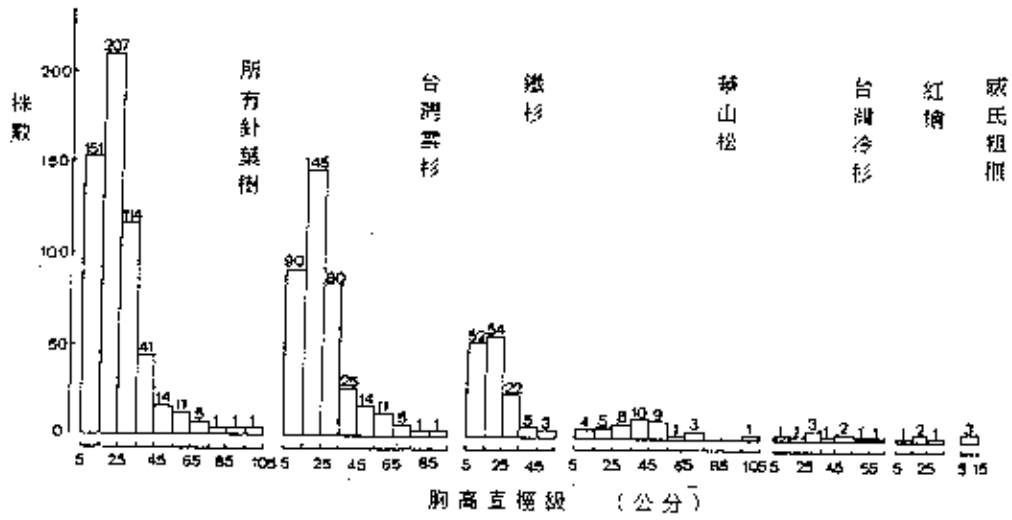
圖二及圖三為樣區A主要針葉樹種的胸高直徑級與樹高級分布圖。由圖二顯示，台灣雲杉胸徑在5~25公分者有235株，佔所有台灣雲杉之63.2%，胸徑越大，其數量則呈梯度銳減，最大徑級達90公分，但最小之一級(5公分以下)則未出現，整個圖形呈一向左偏歪之鐘形(Negative skewed bell shape)，由於其幼樹(DBH<15cm)之更新並不旺盛，且幼苗(DBH<5cm)已不再產生，又因稚樹之枯死率較大，推測該曲線將會漸趨於對稱之鐘形。

鐵杉之中小徑級亦較大徑級為多，整個胸高直徑分布圖亦呈偏歪鐘形，胸徑5~25公分者有106株，佔所有鐵杉之78%，而大徑木(DBH≥45cm)則僅有2%，幼苗(DBH<5cm)亦未發現，與雲杉之情形相似。

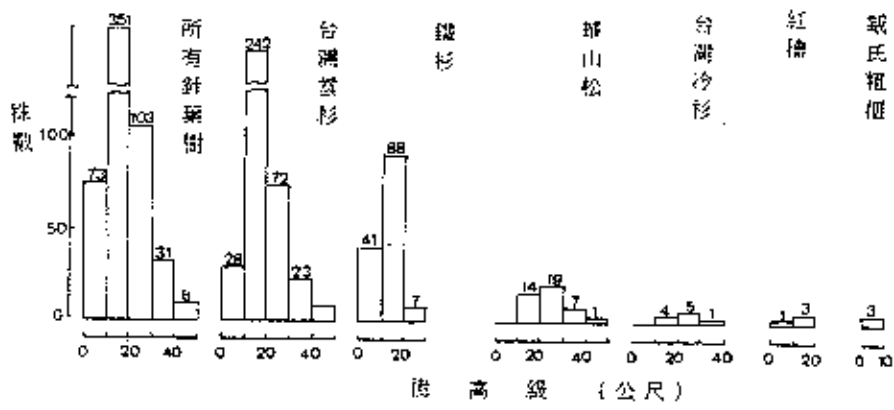
華杉松之徑級分布則顯示不明顯之鐘形曲線，徑級稍集中於35至55公分間，佔所有華山松之46.3%，而最大胸徑可達96公分，可見華山松在樣區內出現不多，枯死率亦較少。冷杉在樣區內偶而出現，最大徑級為72公分，紅檜數量亦不多，胸徑最大者為43公分，而威氏粗榧則僅為小徑木。

綜觀全林分之徑級分布曲線，大致呈現偏歪之鐘形，但幼樹(DBH 5~15公分)的數量較徑級 15~25公分者為少，且新生苗已不再發生，故就A樣區而言，如視為一林分，則可謂正處於同齡林(even-aged stand)之建造期，幼齡木已停止產生，以中徑級最多(Mohler et al. 1978)，此時天然更新疏伐正在進行。

此外，樹高級分布圖(圖三)亦如同胸高直徑級分布圖所顯示，皆是歪鐘形。台灣雲杉的樹高集中在10至20公尺間，有242株，佔所有台灣雲杉之65.1%，而超過30公尺者，僅



圖二 A 樣區直徑級分佈圖



圖三 A 樣區樹高級分佈圖

佔10.5%。區內鐵杉樹高未超過25公尺，多集中在10至20公尺之間，佔所有鐵杉之64.7%；另外華山松及台灣冷杉其樹高都在10公尺以上，主要集中在20至30公尺之間，華山松最高可達43公尺，台灣冷杉則為37公尺；區內最高的樹種為台灣雲杉，高達47公尺。而紅檜及威氏粗榧則未達15公尺。至於樣區內之闊葉樹，樹高大約在10公尺以下，綜觀全區之垂直剖面，較連續之林冠大約在20公尺左右，由雲杉、鐵杉、華山松等樹種組成，此等樹種有少數突出樹(Emergent)。

三、A樣區年齡結構

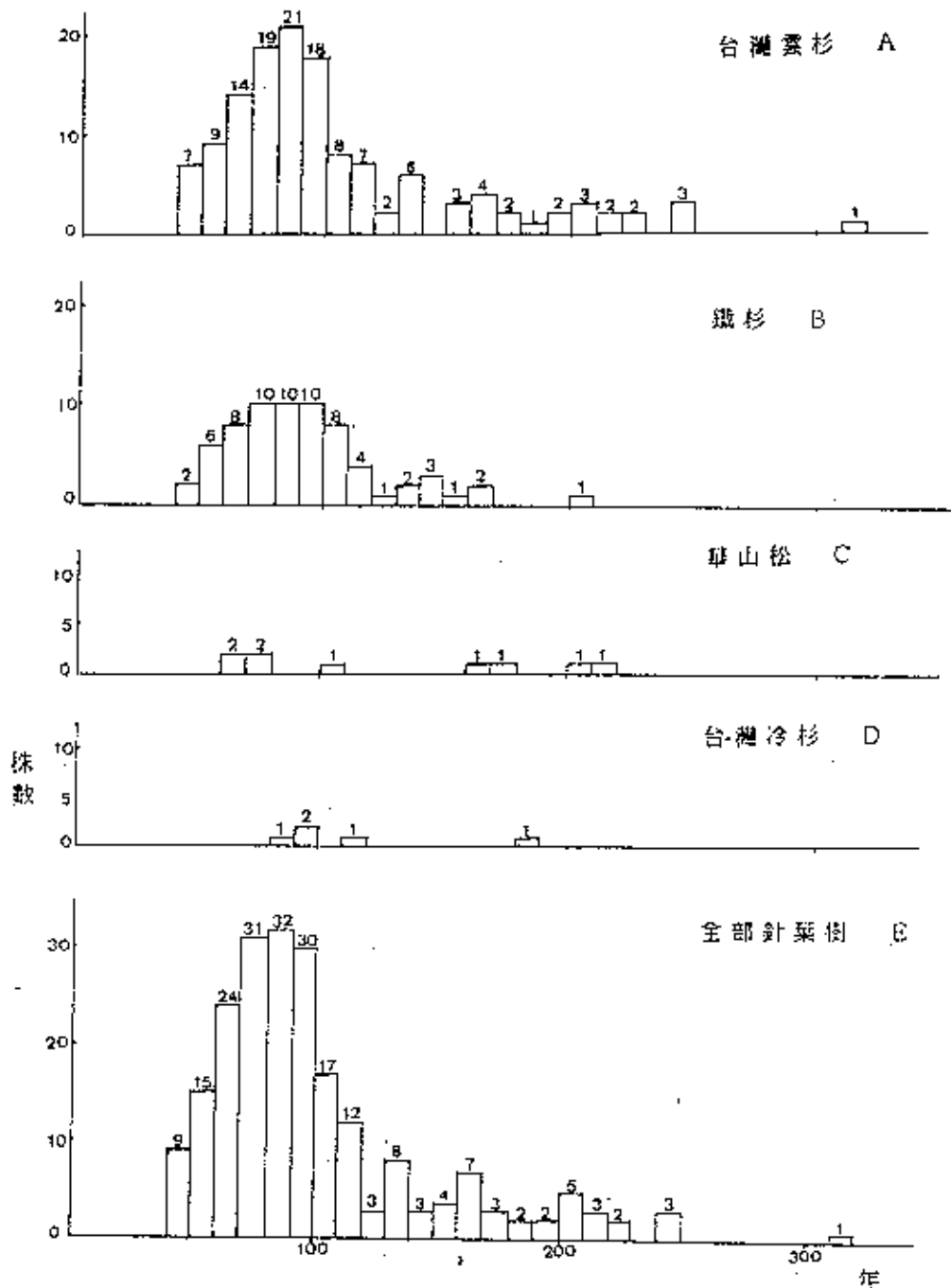
本研究以樣區A的一半為研究年齡結構之對象調本結果顯示，台灣雲杉為樣區內所有針葉樹中壽命(life span)最長者為317年生。

台灣雲杉之年齡結構由鑽取的150株中獲得134株生長木樣之資料，繪成年齡級分布圖(age-distribution)(圖四-A)。由圖顯示年齡分布亦大致呈左偏之鐘形，其型量(mode)大約在80~90年生，大致與直徑級15~25公分者相當。

鐵杉之年齡結構，由所鑽取之73株中選取68株生長木樣計算得知鐵杉在樣區A中年齡最大者為200年生，最小者為42年生，株數最多之齡級與雲杉相似，主要集中於70至100年之間，佔所有鐵之44%，而使整個齡級分布圖(圖四-B)呈明顯的鐘形模式，其歪度(skewness)較雲杉為小。

華山松由於數量不多，且因其心材常腐朽，故由所鑽取的16株生長木樣中僅獲取9個年齡資料，但其年齡結構分布幅度卻仍極大，最小為67年生，最大者可達220年生以上(參見圖四-C)。

此外台灣冷杉在調查區內之數量亦不多，最大者為182年生，該資料則由7株中的5株獲得，其分布圖顯示於圖四-



圖四 A 樣區年齡結構分佈圖

D。

而全部針葉樹之齡級分佈圖主要集中於100年生以下，但小於40年生之幼樹及幼苗則無調查記錄，於120年生以上之株數亦較少，整個圖形亦呈鐘形分布(圖四-E)。

綜合以上對直徑、樹高及年齡之頻度分析資料，可見本樣區為雲杉之鬱閉林分，接近同齡林之構造，由頻度曲線之幅度，可見林分之建立期間並非限於過去某一狹窄之年代，而是跨越了數十年，此乃一般林然同齡林之通性(Mohler et al. 1978)，由曲線之向左偏歪(偏於中小徑級)，亦可判斷大致為建造期之初期，此時天然疏伐正在作用，預料疏伐充分進行後，曲線可能呈向右偏歪之鐘形，最後可能呈常態曲線之鐘形。然此種研判係以樣區A全林分之資料為根據，如更進一步就各齡級或直徑級之株數分布位置分析，當可看出其中是否有不同齡級之塊集存在，此乃本文研究之主要目標，詳見下文分析。

就A樣區所存活之針葉樹株數分布而言，本生育地及經過一長期之發育(至少三百年)，其中主要的樹種是雲杉及鐵杉，兩者進入之時間可能相差不多，大量發生而留存之林木則為80~100年前出現，其後兩者之競爭顯然較有利於雲杉，因雲杉適於北向坡面之陰濕環境，故逐漸取得優勢，而成為目前所見之雲杉林型。至於數量較少之華山松，其進入時間亦與上述二樹種相當，但因其最小年齡為67年，可見其淘汰之時間當比前二樹種為早，另有冷杉，但數量更少，其適生環境當在更高之海拔，在林中僅是偶然出現而已。

四、空間結構：

(1) 矩陣群團分析

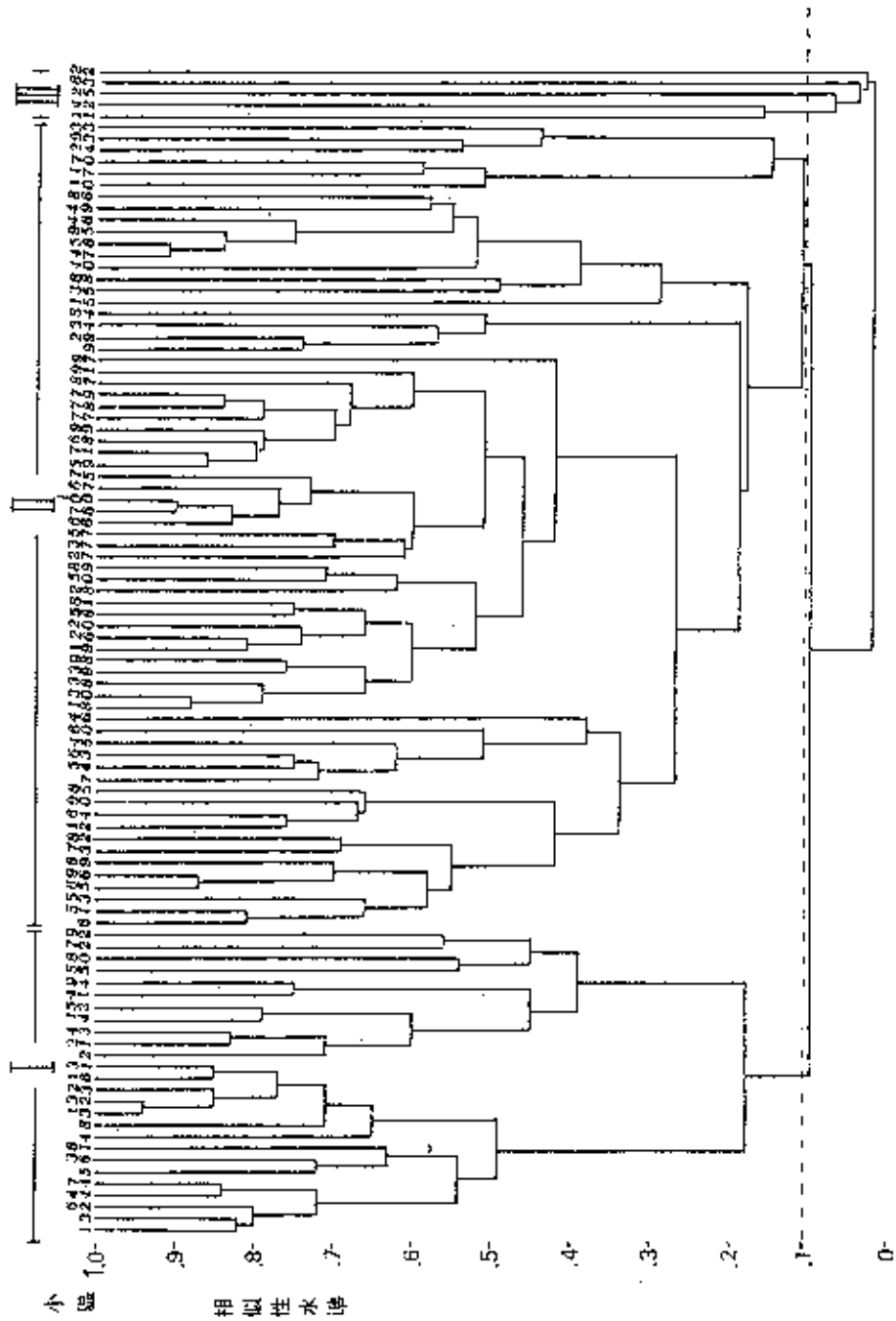
由矩陣群圖分析之樹形圖顯示(請參見圖五)，由於小區內各樹種及變種之胸高斷面積差異相當大，故相似性之變化亦大，小區之聯絡係在相當寬之相似性範圍內進行，至相似性20%以下，才形成較明顯之群團，如將樹形圖的相似性臨界值大略定於0.11(11%)之處，由圖中可分為三個主要型。茲將此三型所屬之小區標示於圖六中，並分別就三型之樹種、直徑及其代表之塊集說明如下：

I、大徑木型

本型的小區主要集中在永久樣區的左上(參見圖六)。區內植物的組成主要以大徑級的針葉樹及闊葉樹所構成。大徑級的針葉樹中，以台灣雲杉為優勢，另有少數華山松，鐵杉等。組成樹冠層，樹高約35—40公尺。樹冠層並未密鬱，略有疏開。區內枯死木多為冠層樹種且枯立木多於倒木。次樹冠層以闊葉樹為主要組成，以漸尖葉新木薑子，玉山木薑子，台灣紅椴、薄葉虎皮楠、刺楸等為主要樹種，樹高約5~10公尺，其冠層並不連接，常以二、三株集生於針葉樹林下。灌木層植物種類繁多，競爭激烈，以玉山木薑子小苗，太平山莢迷、小實女貞為優，蕨類如頂芽狗脊蕨常形成局部的小集落，非常明顯。

II、小徑木型

本型的小區主要集中在永久樣區的右半部。區內植物組成以中、小徑級的台灣雲杉、鐵杉為上層樹冠層，上層樹冠之樹高為17—22公尺，區內並無明顯之次樹冠層，因上層樹冠鬱閉，陽光無法直射林下，故林下及地被稀少，以耐陰性的蕨類如台灣瘤足蕨、柄囊蕨、尖葉耳蕨等為優勢，闊葉樹則以玉山木薑子小苗較多。本區內枯立木特多(參見圖十一)且都是未達樹冠層之枯死木，枯死木的樹種以台灣雲杉較多



圖五 A 樣區距離群體分析小區層級聚類樹形圖

，其次爲鐵杉，平均胸徑爲10.6公分。

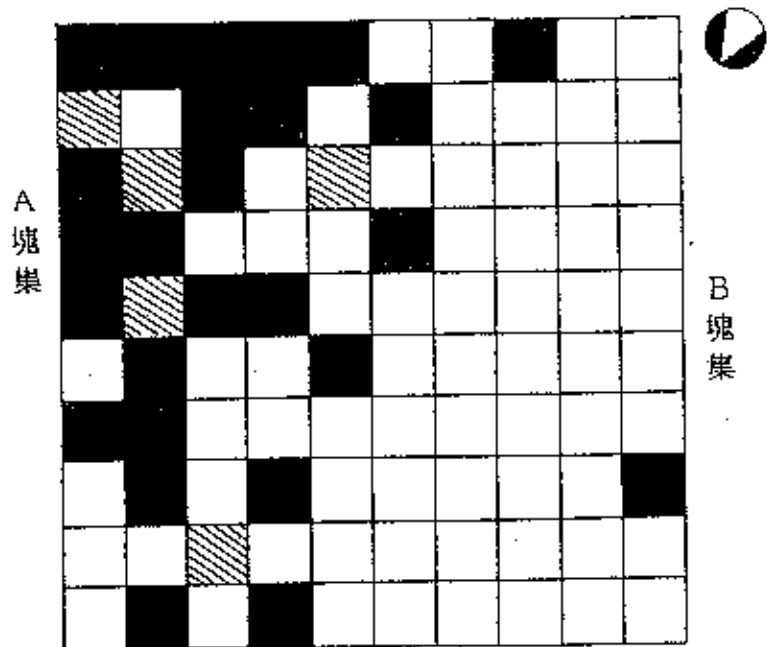
Ⅲ、樹冠裂隙型

本型的小區木多，零星混雜在大徑木型中，且皆分離而不相連。此種小區內沒有針葉樹，僅有少數闊葉樹稚樹及多數地被草本。由樹形圖可見，各小區的相似水準都很低，其原因爲、各小區處於不同時期的樹冠裂苗期，故其裂隙內的植物組成亦有所不同。本型的特色乃小區都有大徑級的針葉樹枯死木且都顯示上層林冠疏開，地被密生闊葉樹，植物種類繁多，值得一提的是區內有數量不少的雲杉種果，然未見雲杉子苗發生，甚至其他針葉樹小苗亦無發生。裂隙下之植物組成，隨其形成時間之不同而異，早期以頂芽狗薊蕨壓倒優勢，填滿地面之空隙，中期由許多闊葉樹小苗及灌木、藤本競爭於其內，其中以太平山莢迷、玉山木薑子小苗、小實女貞、刺格小苗、漸尖葉新木薑小苗等爲優勢。後期以漸尖葉新木薑子、玉山木薑小、刺格、薄葉虎皮楠、台灣紅棉槭等雜樹形成不連續的次冠層，樹高約6—10公尺，胸徑約9—15公分。

由以上三型小區在A樣區內之分布，可見複雜之鑲嵌構造(圖六)，即以10×10平方公尺爲單位，考慮各樹種直徑級之擬種而言，木林分已非均質狀態。圖六偏左上側之部分小區屬大徑級之針葉樹及下層闊葉樹之構造，至於夾雜在內之樹冠裂隙型小區，屬大徑級之針葉樹及下層闊葉樹之構造，至於夾雜在內之樹冠裂隙型小區，僅代表較老林分中之樹冠小孔隙，故樣區內左上側之林分可視爲一個塊集(圖中A塊集)，接近林分發育之成熟期(mature phase)。右下側之林分代表中小徑級之針葉樹構造，亦可視爲另一個塊(圖中B塊集)，以林分發育階段而言，應屬於建造期(building

phase)。由於歸入B塊集之小區較多(見圖五)，故以樣區A之全林分而言，其發育階段即偏向B塊集之建造期，前文分析之直徑級樹高及年齡之頻度，亦顯示全林分屬建造期之特性。

至於成熟林分中之裂隙型小區，是否可態表林分中之孔隙(gap)，則視孔隙之定義而定，一般以孔隙稱之亦無不可，但此種孔隙均不大於100平方公尺，且孔隙下並無上層針葉樹之更新曲或稚樹，按Watt(1947)對更新孔隙之定義，係指一林分中，樹冠層樹種之死亡所發生之地點，而其下方小樹得以補充林冠之缺隙者，此種定義亦被多數學者採用(Bray 1956; Williamson 1925; Whitmore 1978; Runkle 1981; Nakashizuka & Numata 1982)，若接受此一定義，則本研究所分出之樹冠裂隙型小區，就不符合上述條件，故上文特以樹冠裂隙稱之，因此種大小之裂隙雖有利於第二層闊葉樹之生長，然上層針葉樹顯然無法在這麼小的裂隙中出現。一般優勢種之更新孔隙大小並無絕對客觀的標準，然大致與其樹高有關，可用冠層樹(H)與孔隙直徑(D)之比例判斷之，即D/H之比值，比值在1以上，冠層樹種較有可能更新，本研究中所發現之樹冠裂隙甚小，雲杉未見存在裂隙下更新者，故本研究另尋找更新之孔隙，即B樣區，詳見後文分析。



圖六 矩陣群團分析小區型分佈圖之木區
 色部斜線代表A塊集及B塊集
 黑色部斜線代表A塊集及B塊集
 圖六 矩陣群團分析小區型分佈圖之木區
 色部斜線代表A塊集及B塊集
 黑色部斜線代表A塊集及B塊集

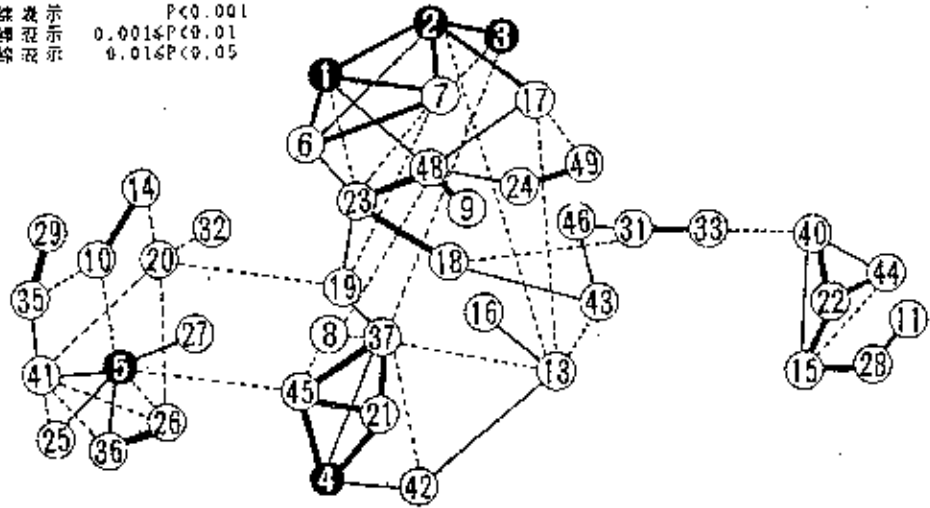
(二) 擬種之星座圖

本研究中之24種木本植物利用表三之胸徑分級準則所分成的49種擬種間之相關性顯示於圖七，圖上顯示出三群擬種之相關組合。事實上，每一群並非完全分離，而經由某些樹種予以聯結，如華山松4&5級(第19、20擬種)，玉山假沙梨1級(第33擬種)及玉山英迷1級(第40擬種)等將三群相連。此類植物稱為中間種(Intermediate species)。在49個擬種中，有顯著正相關者有43個，其他有6個(第12、30、34、38、39、47擬種)則無顯著之正相關，故未出現在圖七中。圖中顯示第一群中針葉樹大徑木與闊葉樹中小徑木有密切關係，而針葉樹大徑木(如鐵杉與雲杉之第5級)則略有顯著的相關，此外由植物組成得知此群乃是一成熟林分的組成，即上述成熟期塊集，其上層林冠由台灣雲杉、華山松、鐵杉、台灣冷杉等大徑木所構成；次樹冠層則由漸尖葉新木薑子、台灣紅榨槭、刺楸等闊葉樹中徑木組成；灌木層主要有玉山木薑子、漸尖葉新木薑子、刺楸、厚葉柃木、薄葉柃木等。

第二群主由台灣雲杉、鐵杉、華山松等中小徑木所組成，而與之有密切相關的闊葉樹有高山鴨腳木、疏果海桐、薄葉虎皮楠、鄧氏胡頹子等。該群中小徑級之針葉樹彼此之間有極顯著的正相關，推測這些針葉樹為同一時期所更新。目前則為發育過程中之建造期，即上述之建造期塊集，此外與中小徑級針葉樹有密切相關的闊葉樹幾乎都是耐陰性強的樹種，故可判釋此植物組成為鬱閉林分，林下僅能存活耐陰性樹種。

第三群為一特別的組成，因各擬種之株數皆未達5株，以乎較不具生態意義。

粗線表示 $P < 0.001$
 細線表示 $0.001 < P < 0.01$
 虛線表示 $0.01 < P < 0.05$



- | | | | | |
|----------|-----------|--------------|------------|-------------|
| 1. 臺灣雲杉1 | 11. 臺灣冷杉1 | 21. 紅檜1 | 31. 臺灣紅檜1 | 41. 傅萊杉木1 |
| 2. 臺灣雲杉2 | 12. 臺灣冷杉2 | 22. 紅檜2 | 32. 臺灣紅檜2 | 42. 杉木1 |
| 3. 臺灣雲杉3 | 13. 臺灣冷杉3 | 23. 紅檜3 | 33. 玉山圓沙梨1 | 43. 大葉溲疏1 |
| 4. 臺灣雲杉4 | 14. 臺灣冷杉4 | 24. 歐氏粗榧1 | 34. 玉山圓沙梨2 | 44. 大葉溲疏2 |
| 5. 臺灣雲杉5 | 15. 臺灣冷杉5 | 25. 漸尖葉新木薑子1 | 35. 刺楸1 | 45. 顯皮胡桐子1 |
| 6. 檫杉1 | 16. 華山松1 | 26. 漸尖葉新木薑子2 | 36. 刺楸2 | 46. 高山胡桐子1 |
| 7. 檫杉2 | 17. 華山松2 | 27. 玉山木薑子1 | 37. 傅萊虎皮楠1 | 47. 川上氏睡耳蕨1 |
| 8. 檫杉3 | 18. 華山松3 | 28. 玉山木薑子2 | 38. 傅萊虎皮楠2 | 48. 高山楊木 |
| 9. 檫杉4 | 19. 華山松4 | 29. 厚葉柃木1 | 39. 小葉女貞1 | 49. 疏果海桐1 |
| 10. 檫杉5 | 20. 華山松5 | 30. 太平山黃連1 | 40. 玉山黃連1 | |

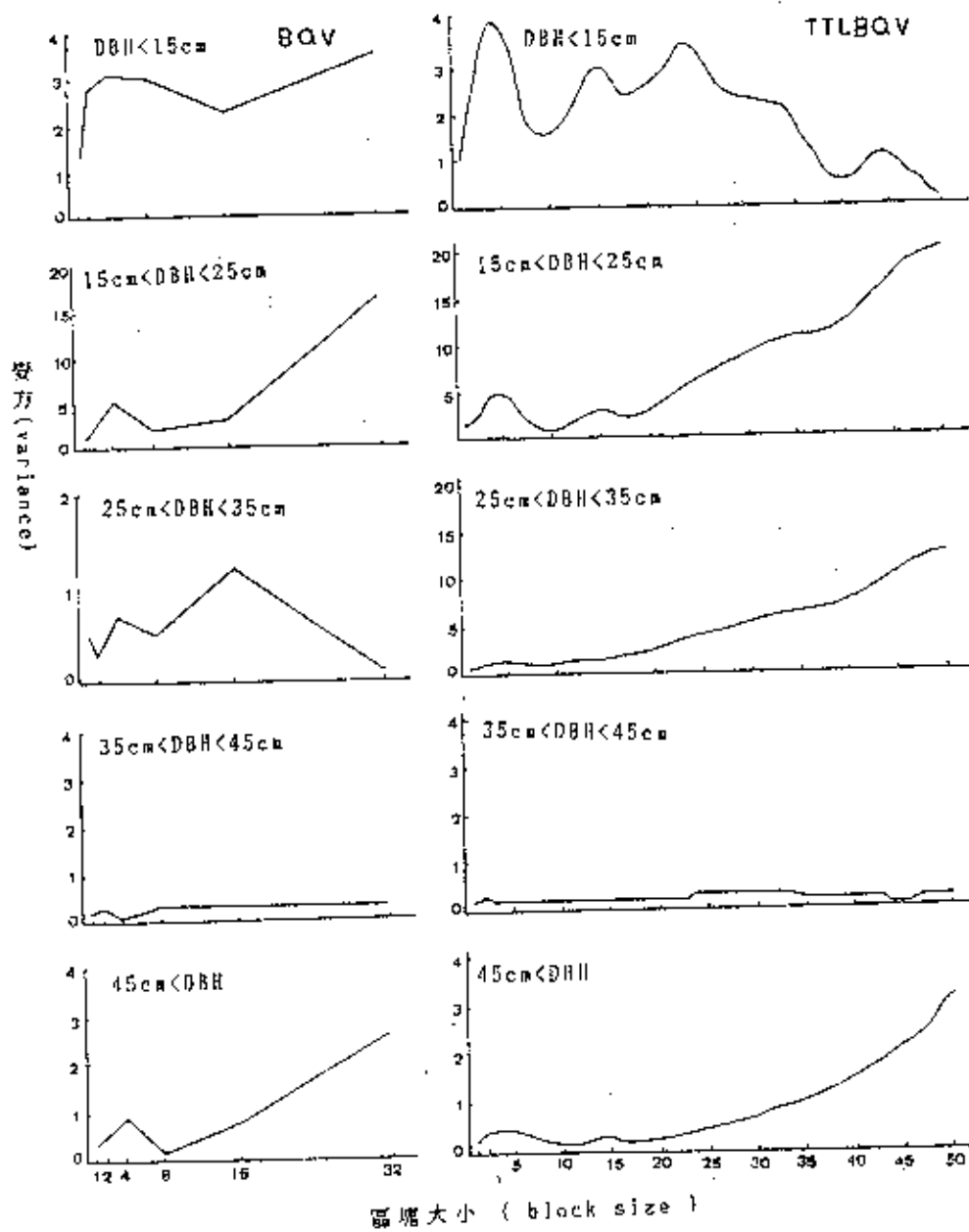
圖上 假種單型專
 假種 相關係數 $|r|$ 是正相關之43個假種相關
 假種 (Pseudospecies) 所繪成之樹種聚類圖
 ● “臺灣雲杉之假種”。

(三) 主要樹種及直徑級級之分布型

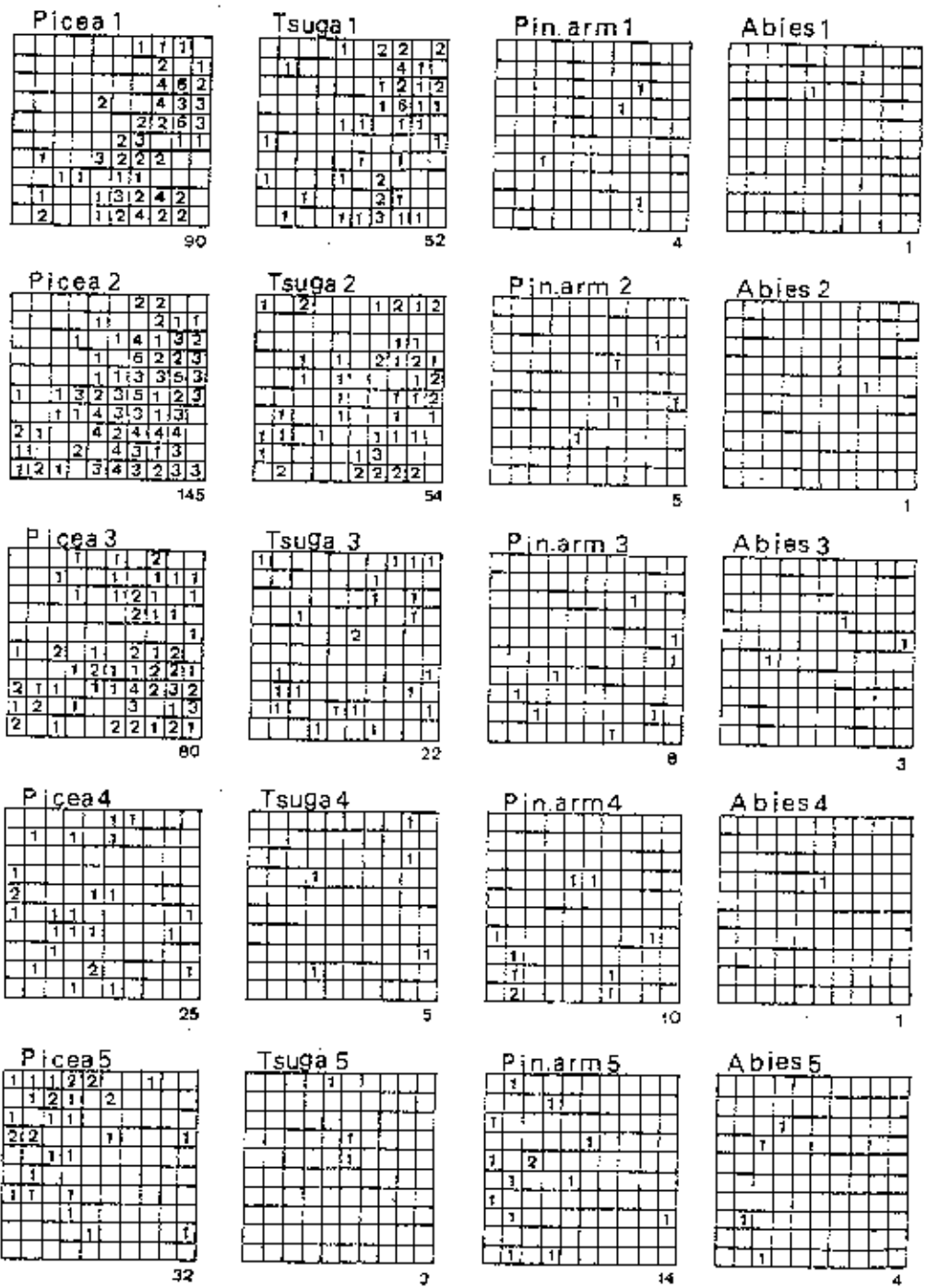
經由上文之空間結構分析，已可顯示樣區A實為兩種發育階段之塊集所組成，此乃因樣區內之樹種或級種有集落分布之現象所促成，以下再進行分布型之測驗，其目的除印証集落現象外，主要的意義乃針對某一級種(直徑級)，偵測其株數之散布型，找出促成上述塊集分化之主要樹種，以瞭解林分發育之過程。

組合塊狀樣區法(BQV)及重覆配對樣區法(TTLQV)之原來設計取樣方式，係將一長帶狀之樣區，跨越所要調查之林分，帶狀區由順序編號的小區連接而成，長可達1000公尺以上，然如將小區排成如本研究區之大方塊亦可使用，不過在推測平均集落面積時，須視小區之排列方式另行研判(Reynold 1988)。在進行測驗時，小區出現太少之級種較不具意義，本研究選擇主要針葉樹及若干出現較多之闊葉樹來分析，其中雲杉之各徑級級種之變方變化圖如圖八所示，四種針葉樹之級種株數在樣區A內之小區分布情形，則示於圖九。

以優勢種雲杉而言，其第一級小徑木之變方有明顯之變化，兩種測驗法均在區塊大小為4~5時呈現高峰，大於此區塊之變方亦有高低不等之改變，小徑木由幼苗發育而來，故可推斷幼樹之發生有明顯之集落現象，如設定此種塊集之形狀為正方形，則其平均集落面積大約為16~25個小區，即1600~2500m²，然此種推論，僅適用於A樣區內，在樣區以外，此種塊集到底延伸多大則無法由分析中研判，參見圖九可知小徑木集中在樣區之右半側，密集出現之小區團塊隱然可見，而未出現之小區則集中在左上側，其大小即為上述所推測之16~25小區。雲杉之第二級中徑木亦可見到起伏之變化，顯示由小徑級延續而來之發育過



圖八 台灣雲杉組合塊狀樣區變方分析圖 (BQV, TTLBQV)



圖九 主要針葉樹種直徑級在小區內出現株數分佈圖

程，在超過區塊為4~5之高峰後，變方雖有下峰，但隨又逐漸上升，顯示另有一高峰將出現，然以100個小區已無法再繼續作更大之組合。雲杉之第三級中徑木以BQV法測驗，可見有二高峰，除區塊為4外，另一高峰在區塊為16出現，以TTLQV法所得結果，除區塊為4時，呈現不顯著之高峰外，面積之增加導致變方持續增大，顯示有更高層次之集落，圖九中可見此徑級之雲杉約出現於樣區之右側，樣區之下側亦有另一密集區塊。雲杉之第4級大徑木所測得之變方均很小(在0.5以下)，其上下波動實可不計，故可級可謂接近隨機分布。至於第5級之老齡木，兩種測驗方法均得到區塊為4~5時為第一高峰，更大之區塊產生更高之變方，但在樣區範圍內已無法偵出下一個高峰，觀圖九可知老齡木集中在樣區之左上側。

其他針葉樹擬種之分布，除鐵杉4級與雲杉小徑級之分布稍類似外(見圖九)，其胸徑級均沒有明顯之集落趨勢。闊葉樹之中，以表三之直徑級區分，大多歸入第一級株數較多元樹種，如玉山木薑子及漸尖葉新木薑子，在測驗中均沒有明顯之集落現象，因分級之方式無法顯示下層闊葉樹之發育階段，惟闊葉樹並非林分之優勢種，在此不進一步探討。

綜觀空間散布型之分析，木林分之塊集結構，主要是由優勢種雲杉之集落分布所形成，雲杉之發育階段主導林分之塊集構造及動態變化。林分之集落鑲嵌體，可見於雲杉之中小徑級，此乃因當初孔隙之出現即為某種大小之區塊，區塊內之林木大致為同齡林，其後因林冠層之鬱閉，天然疏伐淘汰了部分林木，並使不同塊集之直徑生長趨於一致，故雲杉之大徑級(第4級)林木之分布趨於隨機性而無集落現象，但在成熟老齡級中(第5級)，集落之現象又與

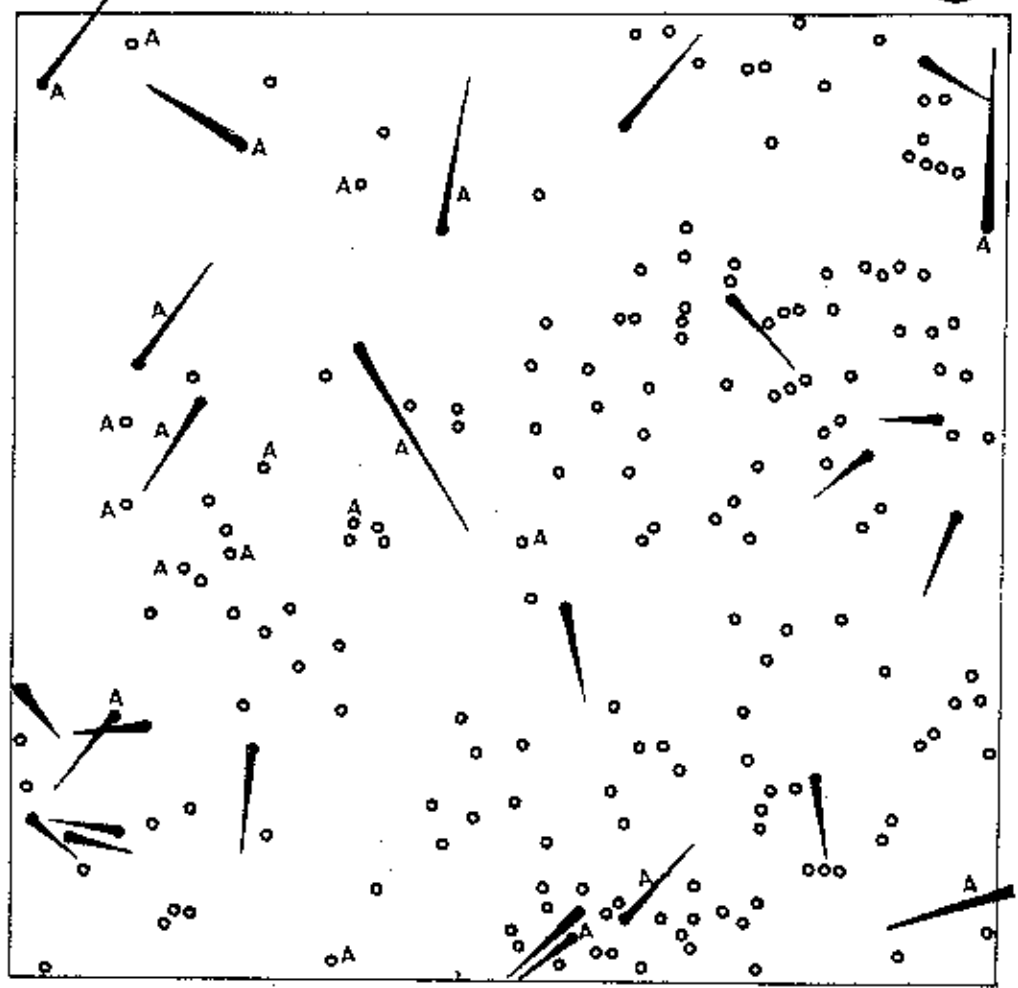
老齡木之塊集相符合，而出現在樣區之左上角。若使用年齡為分級之準則，當更能刪除同齡木之直徑生長差異，而顯示更明顯的兩個塊集(見後文分析)。

五、枯死木的分佈

有關研究區內所有枯死木，包括枯立木及倒木的樹幹位置分佈參見圖十，依林木枯死時樹冠的位置可分為冠層枯死木及未達冠層枯死木。冠層枯死木大多集中在研究樣區的左半部，即成熟期之塊集，林木之死亡乃由於已達成熟而衰老致死，林分中因冠層枯死頗外，冠層裂隙亦多。而未達冠層之枯死木則的集中在研究樣區的右半部，即建造期之塊集，因木林分內枯立木多，且為小徑級，故可驗證右半部林分尚處於疏伐期(*thinning phase*)，林木因競爭失利而自然疏伐，由於枯死木都未達冠層，故林冠仍呈鬱閉。

此外，倒木之方向大致為隨機性，而未見某一盛行方向，且研究區內大部分之倒木並未發現因根拔而產生的墩，故推測研究區內之樹倒並非某種強烈之盛行風所導致。

由枯木之統計資料顯示(表五)，區內枯死木總計196株，包括170株枯立木及26株倒木。其中因幹皮嚴重腐朽無法鑑定樹種者有10株。而最大徑級者為華山松枯立木50公分。雲杉枯死木有146株，佔所有枯死木之74.5%，最大徑級為42公分，其枯死木徑級分佈圖(圖十一)在6~15公分時數量最多，有86株，佔所有雲杉之58.9%，鐵杉枯死木有38株，其胸徑最大者為18公分，主要亦集中在6~15公分，且其枯死木皆為未達林冠之自然疏伐木，而在研究樣區中則大多分佈於右半部。此一塊集屬建造期，在此之樹種幼苗大量出現後，於達到胸徑為6~15公分時，死亡率最大，以致此級存活木株數落後於下一級(16~25公分)之數量(參見圖二)。亦



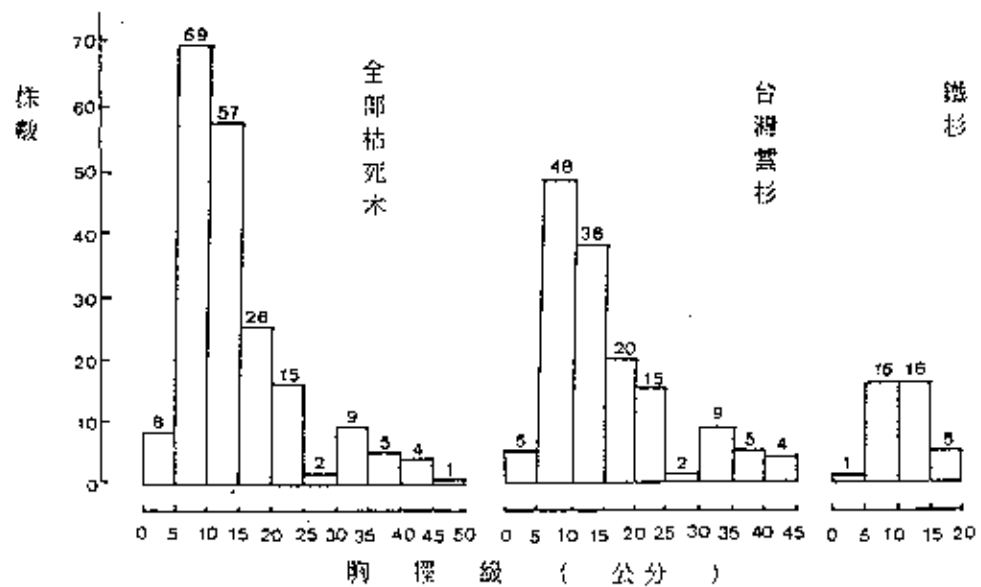
圖十 枯死木樹幹位置分佈圖
 上圖“○”表示枯立木，“●”表示枯倒木，所有的枯木中
 DBH最大為華山松(50cm)，為一枯立木。“A”代表DBH>26cm
 即指冠層樹枯死者。

促使存活木之直徑級分佈呈現向左偏歪之鐘形。

綜觀全林分中倒木之株數，僅佔所有枯死木之13%，顯示在區內外力干擾較少，多為自然死亡，且以6~15公分之幼樹為主，此期為明顯之疏伐期，疏伐後生長空間較充裕，而不同齡級之直徑生長較為接近，故雲杉第4級之林木有趨於隨機分佈之趨勢。此外徑級21公分以上皆除一株華山松外，全為雲杉，且在徑級30~40公分處形成另一個高峰(Peak)，此一時期雲杉又出現較大之死亡率，且多為冠層之倒木，屬於成熟期之老朽木，多見於樣區左側之塊集。經過此一老朽之作用，原來中小徑級之集落現象再度出現於老齡級(雲杉第5級)之塊集中。

表五 枯死木樹種分析表

樹種	類別	枯死木 直徑級 (公分)										合計
		0~5	6~10	11~15	16~20	21~25	26~30	31~35	36~40	41~45	46~50	
華山松	枯立木										1	1
台灣冷杉	枯立木		1									1
雲杉	枯立木	1	12	15	5							33
	幹折		1									1
	倒木		3	1								4
	小計	1	16	16	5							38
台灣雲杉	枯立木	5	42	35	18	9	2	2	1	2		114
	幹折		1	1	2	4			1	1		10
	倒木		5	2	2	2		7	3	1		22
	小計	5	48	38	20	15	2	9	5	4		146
無法鑑定者 (Unknown)	枯立木	1	3	2	1							7
	幹折	1	1	1								3
	小計	2	4	3	1							10
合計		8	59	57	26	15	2	9	5	4	1	156



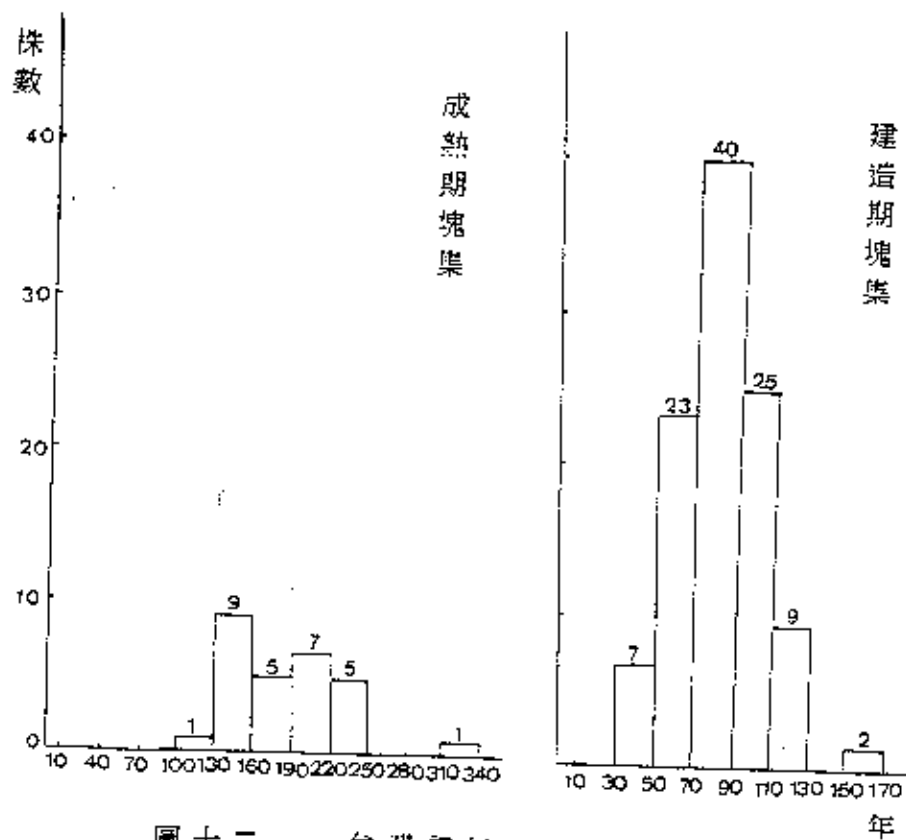
圖十一 枯死木徑級分佈圖

六、塊集內樹種組成和年齡級分佈

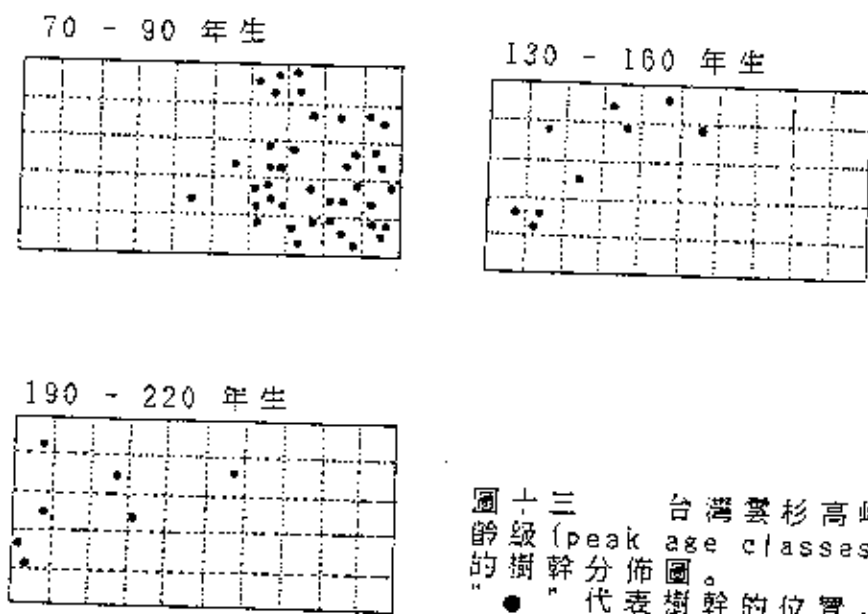
(一) 鬱閉林分塊集

前文曾利用矩陣群圖分析將A樣區之鬱閉林分區分為兩個不同的塊集(Patch)(圖六)，在此利用樣區上半部之年齡資料，分別探討兩塊集台灣雲杉之年齡結構。

成熟期塊集之齡級分佈圖顯示於圖十二A，此塊中計有雲杉28株，由100年生至317年生皆有，其年齡幅度(range)高達217年，但主要之齡級在130~250年間。建造期塊集之齡級構造顯示於圖十二B，在106株雲杉中，其年齡分佈由44~169年生，而70~90年生之株數即佔總株數之38%。若將70~90年生，130~160年生及190~220年生之雲杉樹幹在樣區中之分佈狀況分別繪成樹幹分佈圖(圖十三)，則可明顯看出不同齡級之樹木分佈位置確實有差異，幼齡的樹密生於樣區之右半部，老齡的樹則散生左半部，兩種塊集之區分更為顯著。



圖十二 台灣雲杉不同塊集齡級分佈圖



圖十三 台灣雲杉高峰齡級 (peak age classes) 的樹幹分佈圖。
● 代表樹幹的位置。

前文分析樣區內之齡級分佈，起初並未區分為兩塊集（見圖四），經過塊集之區別後，圖十二之建造期齡級分佈呈現明顯之同齡林鐘形曲線，可見此一塊集是由70~90年前的一個孔隙所形成。成熟期塊集之年齡分佈仍為向左偏歪的鐘形，且隱約可見有二型量，此與雲杉在直徑級30~40公分處所出現之較高死亡率有關（見上文分析），至於為何會出現之型量及一個較高之死亡率時，其間是~~否~~有較嚴重之外力干擾，因年代久遠，如有干擾亦無法由生育地之痕跡判斷。

(二)更新空隙內幼苗之組成結構

樣區B為樣區A附近之崩塌地，可發現雲杉及鐵杉之幼苗，故視為更新孔隙之代表樣區，亦即孔隙期階段。將區內53棵針葉樹幼苗，調查其樹高(H)，地際處直徑及年輪數，並繪成齡級分佈圖(圖十四)。

台灣雲杉計取得21棵，最大者為11年生，樹高57cm，地際直徑(D₀)14mm，而最小者為3年生(H=20cm，D₀=13mm)。其中以6~8年生之株數最多，佔總株數之71.4%，而齡級分佈圖則呈峰度較小之鐘形。

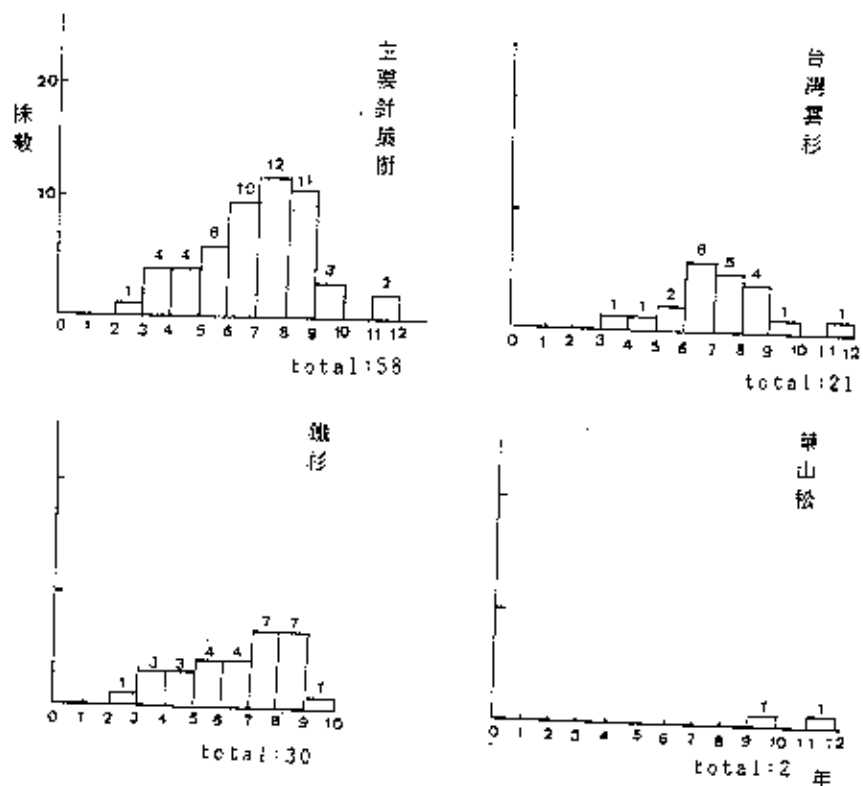
鐵杉共有30棵，最大者為9年生(H=90cm，D₀=13mm)，最小者僅2年生(H=17cm，D₀=2mm)，其中6~8年生者佔總株數之60%，而齡級分佈圖則呈偏右之鐘形。

此外尚有華松兩株分別為9年生(H=45cm，D₀=11mm)，及11年生(H=69cm，D₀=12mm)。所有針葉樹幼苗之齡級分佈顯示為鐘形。

出現在小樣區內及其周圍10m×10m範圍之闊葉樹有褐毛柳、台灣茶藨子、台灣紅栴槭、玉山女貞、披針葉金銀

花、玉山葵迷、阿里山瑞香、台灣繡線菊及裡白懸勾子。草本則以川上氏薊、阿里山落新婦、高山報春花、茅草類及苔蘚類為主，其他尚有高山芒、原唇粉蝶蘭、白花香青、虎杖、三花茅草等。除少數闊葉樹屬耐蔭性中等樹種，可發現於雲杉林下以外，諸如褐毛柳，及若干灌木與多數草本均為演替早期之陽性植物，可見雲杉為不耐蔭樹種，其幼苗之更新孔隙而有相當大之面積，已具有一般次生演替之特性，所不同者，在成熟期階段之主要樹種均可見於一種孔隙內。

由B樣區之孔隙期組成樹種及齡級構造觀之，雲杉、鐵杉及華山松等針葉樹之出現時間大約相當，消有明顯之差異，以數量而言，鐵杉及雲杉亦頗接近，而華山松則較少，顯然在孔隙形成之初，鐵杉與雲杉均有同等之機會及適性，但隨著林分之發育，在研究區之生育地有利於雲杉，故鐵杉之數量逐漸減少，而雲杉在建造期及成熟期則取得優勢，正如A樣區所見者。



圖十四 B樣區之針葉樹齡級分佈圖

柒、討論與結論

一、雲杉林之塊集構造與更新孔隙

經本研究之早期勘察及後期取樣工作，在A、B兩樣區內分析出雲杉林發育階段之三種塊集，代表孔隙期、建造期及成熟期。在沙里仙溪上游，此種塊集普遍呈鑲嵌構造而存在於雲杉林中，故雲杉林能持續，視其更新能力及機制而決定，除了考慮生育地之適應性外，其他植物之競爭亦有影響。換言之，一樹種能否形成極盛相林，取決於林分發育之環境及當地競爭植物之多寡。以本研究而言，雲杉林在海拔2500公尺以上形成優勢森林，另一樹種鐵杉則在同一海拔地帶之不同生育地成優勢林型。按塊集動態之理論，極盛相森林如由不同發育階段之塊集組合而成，則塊集之間應有動態變化，即塊集間之順序取代，並呈平衡狀態存在。在此值得探討的是，成熟期塊集最後之動向如何？成熟林木之老朽乃自然現象，故如何回復到最初之孔隙期應是更新的關鍵。由此推論，上述之林分週期似可再加入第四階段，即退化期 (degenerate phase)，此時老朽之林木常由外界因素予以推毀，此即干擾 (disturbance) 之觀念 (Whitmore 1989)。

大規模之干擾導致植物之毀滅及生育環境之劇變，常誘發初期或次級演替，然在較為安定之極盛相林中，小規模之干擾亦經常出現，應視為極盛期之特性，干擾之地點由於上層樹冠之破壞，在初期可視為孔隙，其後則由於林木再重新生長，進而不同之發育階段，即屬不同之塊集，此種變化在某一方面而言，類似一般之演替現象，故亦有學者稱之為小演替 (Microsuccession) (Daubenmire 1968)，但近來則多成塊集動態 (Patch dynamic) 稱之。由此觀之，干擾及孔隙之發生實乃促成極盛相森林持久更新之動力，然干擾之限度不

同，更新的機制也不一樣。

不同程度的干擾會產生孔隙後種歧異度及植物組成的不同變化。孔隙之癒合，大致上分為兩大類，一為干擾後的反應為植群的重新建立；因陽性樹種大量侵入，涉及大幅度植相的新組織，並填補空隙(reorganization)(Marks 1974; Hara 1985)。

而依干擾形式則可分為內力及外力兩種，前者如小面積之干擾來自樹冠樹種的自然死亡，其形成孔隙之面積較小，孔隙周圍之冠層樹種常以側邊生長立即填補孔隙，若為多株林木之枯死式枯倒，則孔隙下如有前生幼苗亦可迅速加速生長，重新加入冠層，否則即需由林地上之種子或林外入侵之種子重新建立。因此，孔隙內之植群變化及樹種組成主要表于干擾強度及微環境之變化幅度。

另一種干擾形式為外力干擾，如地滑或大面積風倒成火災等，此種干擾所形成的孔隙面積較大，而干擾後的反應則為植被的重新建立，早期主要組成樹種以陽性光驅樹為主。然所謂外力與內力之干擾有時亦不易區分，且常交加出現，而更新孔隙之大小，亦無客觀之分類標準，能否經由不同大小的孔隙達成更新則決定於極盛相樹種之耐陰性及孔隙形成之頻度及機制。由此推論，某一林分之重新發育，究竟算是演替，抑或極盛相林之循環更新，亦可有不同之解說方式。一般處理方式，如僅考慮干擾地上植群之變化，而不涉及附近林型者，即以演替視之；然如所處理者為某一林型分布範圍內之干擾地及變化，而發現干擾地之植群與周圍林型之植物更新有密切關係者，即以孔隙更新或塊集動態處理，前者強調有方向性的變化，後者則以循環之變化為重點。

一般所謂穩定之極盛相森林，乃指當上層林冠疏開，形

成某種大小之孔隙後，下層林床仍有上層優勢種苗木更新於其中，即孔隙的產生為更新的起始點。本研究所調查的雲杉林內，由單一或少數幾棵台灣雲杉枯死所形成的冠層疏開，本文稱為樹冠裂隙，大都由周圍冠層樹的側枝伸展而填滿。其下層地被有闊葉樹種大量入侵，如玉山木薑子、漸尖葉新木薑子、刺楸、高山鴨腳木、薄葉虎皮楠、太平山莢迷、小實女貞等。前文曾述孔隙內林床上雖有頗多的雲杉毬果，但卻無台灣雲杉之小苗發生，然在雲杉林中許多因溪流向源侵蝕的溝狀崩塌地上則可發現大量的台灣雲杉的幼樹外尚有華山松及陽性光驅闊葉樹混生其間，如褐毛柳、台灣茶藨子等。由於雲杉生育地具有小型崩塌之出現，孔隙更新方式乃於此進行。

由上述更新方式顯示台灣雲杉需要較大面積的孔隙才有幼苗更新。此與研究區附近其他極盛相繼林的樹種略有不同。根據在沙里仙溪上游高海拔地區之勘察結果，冷杉及鐵杉多能在較小的空隙中或在母樹遮蔽下完成更新。國外研究孔隙動態之學者(Nakashizuka 1983; Hara 1985; Yamamoto 1989)亦多發現多種山毛櫸、鐵杉及冷杉等樹種能在孔隙形成前即已出現更新者，而當孔隙發生後，苗木迅速生長，而達到林冠層。

本調查發現台灣雲杉之幼苗無法在鬱閉林分下更新，甚至在老木單株枯死之小裂隙下，幼苗亦不出現，雲杉之更新孔隙，為林中干擾發生之地點，如本文所見之溪源崩塌地，其所需面積遠比單株死亡所生之冠層孔隙為大，由於在此種孔隙內之某一時段大量出現幼苗，故在其後繼續發育之建造期林分中，其齡級分布多呈同齡林之鐘形分布，形成塊集，至於孔隙或塊集的面積大小，本研究取樣有限，無法作一般性之統計，但由A樣區內所得之集落面積，已達1600-2000

m²，可見實際面積可能比此值更大。

產生孔隙之干擾機制，除本研究發現若干溪源及山坡上側之崩塌與地滑外，亦不排除其他外在因素，如火災、風倒等。小的火災跡地可能有雲杉幼苗出現，如在集水區之北坡陰濕環境，週期性火災發生之機率較低，可能有利於雲杉之更新及成林，但如火災有循性發生之可能(如南坡向陽之地)，則雲杉雖在早期出現幼苗，接下來可能有利於鐵杉及台灣二葉松之發育。此外，風倒之發生可能與林木之老朽同時存在，故成熟林中老朽木之自然死亡，常伴隨外在因素出現，導致新的孔隙形成，如此週而復始，形成雲杉林中之塊集構造。

二、雲杉林之更新過程及林分變化

上文曾述雲杉幼苗需要大型的裸露地才會出現，而同時出現的針葉樹幼苗尚有鐵杉，且鐵杉的數量較雲杉稍多。但由孔隙期漸漸發展至建造期之疏伐時，鐵杉的數量則大為減少。調查中顯示(表一)鐵杉之株數不及雲杉的一半。推其原因為該生育地為陰坡，適合雲杉生存，雖然鐵杉能在此更新，但因雲杉之競爭力較強，故而形成雲杉優勢。

在建造期之鬱閉林分內，由於環境適宜、台灣雲杉迅速形成上層林冠優勢，針葉樹種僅有壽命(life span)較長的華山松能有少數繼續存活，其餘的陽性闊葉樹如褐毛柳、台灣茶藨子、台灣繡線蕨等及一些陽性草本植物都因林冠鬱閉而相繼消失，林下植物種類呈梯度銳減，只剩耐陰性較強之蕨類及苔蘚、地衣類植物生存，而大量的雲杉亦因競爭失利而遭自然疏伐，故此時的林分會呈現一特殊的景象，即林內未達樹冠之枯立木特別多。但是林冠完全鬱閉，極少疏開。

隨著長時間的自然疏伐後，建造期之塊集轉變為成熟林

之塊集，此時之林分齡級構造呈現狹窄之鐘形，為典型之同齡林。成熟的老齡木，亦會有些枯死而形成裂隙，這些干擾舒解了競爭壓力，同時將會出現較多的闊葉樹種或偏陽性陽性的蕨類植物，這些樹種在裂隙下形成優勢，而在整個雲杉成熟林內則構成不連續之次樹冠層，其高度約與雲杉冠層相差十多公尺或數十公尺。由於這類樹種的存在，將使該林分維持較高的種歧異度。

本研究所取樣之老齡木林分中，最高年齡為317年，此時冠層之雲杉已有枯死現象，樣中大多冠層之枯死木均出現在成熟期之塊集中，此種林分能繼續維持多久取決於雲杉之壽命，而未來是否被其他林型取代，則看雲杉林下之其他樹種組成，以附近是否有經過此種取代而形成之森林，而能否經由孔隙期之回而維持其永續更新，應考慮上述之干擾機制。對於雲杉林在不同地點之極盛相性質，如忽略生育地條件，可能導致不同之推測。究竟雲杉是次生林演替之中途階段，抑或為具有塊集構造之極盛相林型，可能要視生育地之環境而定，雲杉在台灣之分布，可降低到海拔2000公尺之山區，但在2500公尺以上之山谷或溪流源頭，由於崩塌或火災等干擾因素較頻繁，有利於雲杉之早期發育，經由建造期而達到成熟期，此時雖有若干闊葉樹可出現在老齡林下，但在這一林帶範圍內，林下之闊葉樹種未見有單獨形成闊葉林者，可見雲杉林係經由孔隙動態之機制，達成更新過程，而維持其在此一地帶之極盛相林型。本研究之A樣區及附近林分，即為此種更新複合體之構造。

三、未來之研究及展望

有關台灣森林塊集動態或孔隙更新之研究，目前方在起步階段，同一林型或同一樹種之更新方式，宜廣泛探討在其

全部分布範圍內之分析結果，才能得致一般性之結論，此次調查僅限於沙里仙溪上游之雲杉林，對台灣各地之雲杉林而言，是否有代表性宜進一步深入研究。

本研究雖以1公頃之大樣區為調查對象，但其結果經分析後，取樣面積仍嫌不足，如欲充分探討台灣雲杉之空間結構，尚擴大調查面積。本研究生主要證實雲杉林內確實有塊集現象，並由孔隙期、建造期及成熟期之塊集組合為鑲嵌構造，但整個林分內之塊集平均面積則無法推算，全林分的空隙面積比例、孔隙出現速率及林分更新之回歸率等重要資料，因取樣有限亦無法得知。鑑於本省森林動態之相關資料極為缺乏，而雲杉之純林又較為罕見，為此，本文建議有關單位於沙里仙溪上游設永久樣區(Permanent plot)，並期能分期進行調查及觀測，累積數十年之記錄即可提供完整之更新及族群動態資料。

捌、參考文獻：

- 林朝榮 1957 臺灣地形 臺灣省文獻委員會 臺北 424pp.
- 柳楷,葛錦昭,楊柄炎 1961 臺灣主要林型生態調查 林業試驗所報告 第72號
- 柳楷 1966 臺灣產松柏類植物地理之研究 林業試驗所報告 122 : 1-33
- 梁鉅榮 1961 臺灣山地之土壤 臺灣銀行季刊 12(4):78-95
- 陳正祥 1961 臺灣地誌 欽明產業地理研究所報告 94(3):909-935
- 郭城孟 1988 東埔玉山區維管束植物細部調查 I 157pp. 內政部營建署
- 郭城孟 1989 東埔玉山區維管束植物細部調查 II 136pp. 內政部營建署
- 郭城孟 1990 東埔玉山區維管束植物細部調查 III 68pp. 內政部營建署
- 黃增泉等 1984 玉山國家公園植物生態景觀調查 71pp. 內政部營建署
- 廖日京 1988 臺灣樟科植物學名訂正 自行出版
- 劉崇瑞、廖日京 1982 樹木學 上、下冊 台灣商務印書館 台北
- 劉崇瑞、蘇鴻傑 1978 大甲溪上游臺灣二葉松天然林之群落組成及相關環境之研究 臺大實驗林研究報告第121號 P207-239
- 劉崇瑞、蘇鴻傑 1983 森林植物生態學 台灣商務印書館 台北 462pp
- 劉崇經、呂福原、歐辰雄 1988 臺灣木本植物誌 國立中興大學農學院
- 蘇鴻傑 1977 臺灣北部烏來一小集水區闊葉樹林群落生態之研究(II)地形與樹木分布型及其取樣方法之關係 臺大實驗林研究報告第119號 P201-215
- 蘇鴻傑 1978 中部橫貫公路沿線植被景觀之調查與分析 臺大與觀光局合作研究報告

- 蘇鴻傑、林則桐 1979 木柵地區司森林植群之矩陣群團及分佈
序列 臺大實研究報告究報告第124號 P187-210
- 蘇鴻傑 1978 大甲溪上游臺灣二葉松天然林之群落組成及相關環
境因子之研究 臺大實驗林研究報告第121號
- Barden, L.S. 1980 Tree replacement in small canopy gap of
a cove hardwood forest in the southern Appalachians.
Oikos 35:16-19.
- Bray, J.R. 1956 Gap phase replacement in a maplebasswood
forest. *Ecology*. 37:598-600.
- Brokaw, N.V.L. 1985 Gap-phase regeneration in a tropical
forest. *Ecology*. 66:682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1985 Treefalls, regrowth, and community
structure in tropical forests. pp.53-69, In: S.T.A.
Pickett and P.S. White, (eds.) *The Ecology of Natural
Disturbance and Patch Dynamics*. Academic press, N.Y.
- Celbsch, E.E.C. & Busing, R.T. 1989 Secondary succession,
Gap dynamics, and Community structure in a Southern
Appalachian cove forest. *Ecological Society of Ame-
rica* pp.728-735.
- Connell, J.H. 1978 Diversity in tropical rain forests and
coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Curtis, J.T. & McIntosh, R.P. 1950 The interrelations of
certain analytic and synthetic phytosociological
characters. *Ecology*, 31:434-455.
- Daubenmire, R. 1968 *Plant communities : A textbook of
plant san ecology*. Harper & Row, Inc., New york. 300p.
- Greig - smith, P. 1952 The use of random and contiguous
quadrats in the study of the structure of plant com-

- munities. *Annals of Botany* 16:293-316.
- Hara, M. 1985 Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jap. J. Ecol.*, 35:337-343.
- Hill, M.D. 1973 The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61:225-236.
- Jones, E.W. 1945 The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *New Phytol.*, 44:130-148.
- Kamitani, T. & Maruyama, K. 1978 Structure of natural *Abies mariessi* forest in Mt. Naeba (I). Stratification and pattern of spatial distribution in closed stand. *Bull. Niigata Univ. For.*, 11:37-49. In Japanese with English summary.
- Kershaw, K.A. 1966 Quantitative and dynamic ecology. 2nd ed. American Elsevier Pub. Co., New York. 183p.
- Kitamoto, T. & Shidei, T. 1972 Studies on the spatial pattern in forest trees (I). Distribution of dominant and suppressed trees in even-aged forest. *Bull. Kyoto Univ. For.*, 43 : 152-161. In Japanese with English summary.
- Mark, P.L. 1974 The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystem. *Ecol. Monog.*, 44:73-88.
- Miyata, I. 1977 Studies on the spatial distribution of forest trees I. Analysis of distributional pattern of trees in natural monospecific stands of *Pinus densiflora* Sieb. & Zucc. Reports from the Ebino Biological Laboratory, Kyushu Univ., 2:11-30.

- Mohler, C.L., Marks, P.L. & Spragel, D.G. 1978 Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. *Jy. Ecol.* 66:599-614.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974 Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York. 547p.
- Nakashizuka, T. & Numata, M. 1982 Regeneration process of climax beech forest I. structure of a beech forest with the undergrowth of sasa. *Jap. J. Ecol.* 32:57-67.
- Nakashizuka, T. 1983 Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests III. structure and development processes of sapling populations in different aged gaps. *Jap. J. Ecol.* 33:409-418.
- Numata, M. 1949 The basis of sampling in the statistics of plant communities. *Studies on the structure of plant communities.* III. *Bot. Mag., Tokyo*, 62:35-38.
- 1954 Some special aspects of the structural analysis of plant communities. *J. Coll. Arts & Sci., Chiba Univ.*, 1:194-202.
- 1961 Statistical methodology in plant ecology . *Bull. Intern. Stat. Inst.* 38(part IV):547-553.
- Oliver, C.D. 1981 Forest development in North America following major disturbance. *Forest Ecology and Management* 3:153-168.
- Runkle, J.R. 1979 Gap phase dynamics in climax mesic forests. *Dissertation.* Cornell University, Ithaca, New York, USA.
- 1981 gap regeneration in some old-growth forest of the eastern United States. *Ecol.* 62:1041-

1051.

- 1985 Disturbance regimes in temperate forest
. pp.17-13 The ecology of natural disturbance and
patch dynamics. Academic Press, New York, USA.
- Reynolds J.F. 1988 Statistical Ecology. John Wiley & Sons.
New York pp.337.
- Runkle, J.R. 1985 Disturbance regimes in temperate forest
. pp. 17 - 13 in S. T. A. Pickett and P. S. White,
editors The ecology of natural disturbance and patch
dynamics.
- Sokal, R.K. & Michener, C.D. 1958 A statistical method for
evaluating systematic relationships. Univ. Kansas
Sic. Bull 38:1409-1438.
- Sokal, R.K. & Sneath, P.H.A. 1963 Principles of numerical
taxonomy. Freeman, San Francisco. 359p.
- Spatz, G. & Siegmund, J. 1973 Eine Methode zur tabellaris-
chen Ordination, Klassifikation and "o" kologischen
Auswertung von pflanzensoziologischen Bestandsaufna-
hmen. Vegetatio 28:1-17
- Srensen, T. 1948 A method of establishing groups of equal
amplitude in plant sociology based on similarity of
species content. Det kong. Danske Vidensk. Selsk.
Biol. skr. (Copenhagen) 5:1-34.
- Su, H.J. 1984 Studies on the climate and vegetation type
of the natural forest in Taiwan (I) Analysis of the
variation in climatic factors. Quart. Journ. Chin.
For., 17(4):57-73.
- Su, H.J. 1984 Studies on the climate and vegetation type
of the natural forest in Taiwan (II) Altitudinal ve-

- getation zones in relation to temperature gradient
 Quart. Journ. Chin. For., 17(4):57-73.
- Walter, H. 1976 "Die ökologischen system der kontinente (Biogeosphäre)", 131pp. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Watt, A.S. 1947 Pattern and process in the plant community
 . J. Ecology, 35:1-22.
- West, N.E. 1966 Matrix cluster analysis of montane forest
 vegetation of the Oregon Cascades. Ecology 47 : 975-
 981.
- Whitaker, R.H. 1953 A consideration of climax theory: The
 climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23
 : 41- 78.
- Whitford, P.B. 1949 Distrubution of woodland plants in
 relation to succession and clonal growth. Ecology,
 30:199-208.
- Whitmore, T.C. 1977 Gap in the forest canopy. pp.639-655.
 Tropical tree as Living Systems. Cambridge, London.
- 1978 Gaps in the forest canopy. In "Tropi-
 cal Trees as Living Systems" (P. B. Tomlinson and M.
 H. Zimmermann, eds.), pp.639-655. Cambridge Univ. Press,
 London and New York.
- 1989 Canopy gaps and the two major groups
 of forest trees Ecology 70(3):536-538.
- Williamson, G.B. 1975 Pattern and seral composition in an
 old-growth beech-maple forest. Ecology, 56:727-731.
- Yamamoto, S. 1989 Gap dynamic in climax fagus crenata
 forest Bot. Mag. Tokyo 120:93-114.

植物名錄

I. PTERIDOPHYTA 蕨類植物門

2. LYCOPODIACEAE 石松科
Lycopodium fordii Bak. 福氏石松
3. SELAGINELLACEA 卷柏科
Selaginella labordei Hieron. ex Christ. 玉山卷柏
Selaginella tamariscina (Beauv.) Spring 萬年松
14. HYMENOPHYLLACEAE 膜蕨科
Mecodium polyanthos (Sw.) Copel. 細葉錢蕨
18. PLAGIOGYRIACEAE 瘤足蕨科
Plagiogyria euphlebia (Kunze) Mett. 華中瘤足蕨
Plagiogyria glauca (Blume) Merr. var. *philippinensis* Christ 臺灣瘤足蕨
20. BLECHNACEAE 烏毛蕨科
Woodwardia unigemmata (Makino) Nakai 頂芽狗脊蕨
23. POLYPODIACEAE 水龍骨科
Crypsinus quasidivaricatus (Hay.) Copel. 玉山箭蕨
Lemmaphyllum microphyllum Presl 伏石蕨
Lepisorus morrisonensis (Hay.) H. Ito 玉山石葦
Lepisorus pseudo-ussuriensis Tagawa 擬烏蘇里瓦葦
Microsorium buergerianum (Miq.) Ching 波氏星蕨
25. VITTARIACEAE 書帶蕨科
Vittaria flexuosa F'ee 書帶蕨
26. DENNSTAEDTIACEAE 碗蕨科
Monachosorum henryi Christ 稀子蕨
29. PTERIDACEAE 鳳尾蕨科
Onychium contiguum (Wall.) Hope 高山金粉蕨
Pteris ensiformis Burm. 箭葉鳳尾蕨
30. ADIANTACEAE 鐵線蕨科
Pitrogramma calomelanos (L.) Link 粉葉蕨
32. ASPIDIACEAE 三叉蕨科
Ctenitis apiciflora (Wall.) Ching 頂囊肋毛蕨

34. DRYOPTERIDACEAE 鱗毛蕨科

Dryopteris lepidopoda Hay. 厚葉鱗毛蕨

Dryopteris reflexosquamata Hay. 瘤苞鱗毛蕨

Peranema cyatheoides Don 柄囊蕨

Polystichum hancockii (Hance) Diels 韓氏耳蕨

Polystichum parvipinnulum Tagawa 尖葉耳蕨

Polystichum stenophyllum Christ 芽胞耳蕨

36. ATHYRIACEAE 蹄蓋蕨科

Athyrium oppositipinum Hay. 對生蹄蓋蕨

Athyrium subrigescens (Hay.) Hay. 姬蹄蓋蕨

Cornopteris decurrenti-alatum (Hook.) Nakai 貞蕨

Cystopteris moupinensis Franch. 寬葉冷蕨

Diplazium kawakamii Hay. 川上氏雙蓋蕨

Lunathyrium pycnosorum (Christ) Koidz. 亞蹄蓋蕨

II. SPERMATOPHYTA 種子植物門

I IA. GYMNOSPERMAE 裸子植物亞門

4. CEPHALOTAXACEAE 粗榧科

Cephalotaxus wilsoniana Hay. 臺灣粗榧 (威氏粗榧)

6. PINACEAE 松科

Abies kawamii (Hay.) Ito 臺灣冷杉

Picea morrisonicola Hay. 臺灣雲杉

Pinus armadii Franch. 華山松

Tsuga chinensis (Franch.) Pritz. ex Diels var.

formosana (Hay.) Li ex Keng 鐵杉

8. CUPRESSACEAE 檜科

Chamaecyparis formosensis Matsum. 紅檜

I IB. ANGIOSPERMAE 被子植物亞門

I IB. a. DICOTYLEDONEAE 雙子葉植物綱

3. SALICACEAE 楊柳科

Salix fulvopubescens Hay. 褐毛柳

4. BETULACEAE 樺木科

Carpinus kawakamii Hay. 阿里山千金榆(川上氏
鵝耳櫪)

8. URTICACEAE 蕁麻科

Elatostna minutum Hay. 絨莖樓梯草

Pellionia trilobulata Hay. 裂葉赤車使者

Urtica thunbergiana Sieb. & Zucc. 咬人貓

13. POLYGONACEAE 蓼科

Polygonum chinense L. 火炭母草

Polygonum nepalense Meisn. 野蕎麥

27. LAURACEAE 樟科

Litsea morrisonicola Hay. 玉山木薑子

Neolitsea acuminatissima (Hay.) Kanehira &

Sasaki 漸尖葉新木薑子(高山新木薑子)

31. BERBERIDACEAE 小蘗科

Berberis kawakamii Mizush 臺灣小蘗

32. LARDIZABALACEAE 木通科

Akebia chingshuiensis Shimizu 清水木通

45. THEACEAE 茶科

Eurya acuminata DC. 銳葉柃木

Eurya glaberrima Hay. 厚葉柃木

Eurya japonica Thunb. 柃木

Eurya leptophylla Hay. 薄葉柃木

53. SAXIFRAGACEAE 虎耳草科

Astilbe macroflora Hay. 阿里山落新婦

Chrysesplenium lanuginosum Hook. f. & Thoms. var.

formosanum (Hay.) Hara 臺灣貓兒眼睛草

Deutzia pulchra Vidal 大葉溲疏

Hydrangea angustipetala Hay. 狹瓣八仙花

Hydrangea aspera Don 高山藤繡球

Hydrangea integrifolia Hay. & Matsum. 大枝掛

繡球

Mitella formosana (Hay.) Masamune 臺灣噴噴草

Schizophragma integrifolium Oillv. var. *faurei* (

Hay.) Hay. 圓葉鑽地風

54. PITTOSPRACEAE 海桐科

Pittosporum illicoides Makino 疏果海桐

55. ROSACEAE 薔薇科

Prinsepia scandens Hay. 假皂莢 (扁核木)

Rosa transmorrisonensis Hay. 高山薔薇

Rubus formosensis Ktze. 臺灣懸鉤子

Rubus glandulosocalycinus Hay. 腺萼懸鉤子

Rubus hirsutopungens Hay. 毛刺懸鉤子

Rubus liui Yang & Lu 柳氏懸鉤子

Rubus pectinellus Masim. var. *trilobus* Koidz.

刺萼寒莓

Stranvaesia niitakayamensis (Hay.) Hay.

玉山假沙梨 (夏皮楠)

57. LEGUMINOSAE 豆科

Galactia tenuiflora (Klein & Willd.) Wight &

Arn. 細花乳豆

58. OXALIDACEAE 酢醬草科

Oxalis acetosella L. subsp. *japonica* (Fr. & Sav

.) Hara 山酢醬草

62. DAPHNIPHYLLACEAE 虎皮楠科

Daphniphyllum himalaense (Benth.) Muell.-Arg.

subsp. *macropodum* (Miq.) Huang 薄葉虎皮楠

70. ACERACEAE 槭樹科

Acer morrisonense Hay. 臺灣紅榨槭

Acer serrulatum Hay. 青楓

73. BALSAMINACEAE 鳳仙花科

Impatiens uniflora Hay. 紫花鳳仙花 (吊船花)

75. CELASTRACEAE 衛矛科

Euonymus echinatus Wall. 刺果衛矛

79. RHAMNACEAE 鼠李科

Rhamnus pilusanensis C.M. Wang 畢祿山鼠李

87. THYMELAEACEAE 瑞香科

Daphne arisanensis Hay. 臺灣瑞香 (阿里山瑞香)

88. ELAEAGNACEAE 胡頹子科

Elaeagnus thunbergii Serv. 鄧氏胡頹子

91. STACHYURACEAE 旌節花科
Stachyurus himalaicus Hook. f. & Thomson ex
 Benth. 通條木
94. CUCURBITACEAE 瓜科
Gynostemma pentaphyllum (Thunb.) Makino 絞股藍
106. ARALIACEAE 五加科
Hedera rhombea (Miq.) Bean var. *formosana*
 (Nakai) Li 臺灣常春藤
Schefflera taiwaniana (Nakai) Kanehira 臺灣鵝
 掌柴 (高山鴨腳木)
107. UMBELLIFRAE 繖形科
Hydrotyle nepalensis Hook. 乞食碗
109. PYROLACEAE 鹿蹄草科
Pyrola morrisonensis (Hay.) Hay. 玉山鹿蹄草
112. PRIMULACEAE 報春花科
Primula miyabeana Ito & kawakamii 玉山櫻草 (高
 山報春花)
118. OLEACEAE 木犀科
Ligustrum microcarpus Kanehira & Sasaki 小實女貞
Osmanthus heterophyllus (Don) Green var.
bibracteatus (Hay.) Green 刺格 (異型葉木犀)
120. GENTIANACEAE 龍膽科
Gentiana flavo-maculata (Hay.) Hay. 黃花龍膽
Tripterospermum lanceolatum (Hay.) Hara ex
 Satake 玉山肺形草
129. LABIATAE 唇形科
Melissa axillaris Bakh. f. 蜂草 (山薄荷)
Salvia Hay. na Makino ex Hay. 白花鼠尾草
131. SCROPHULARIACEAE 玄參科
Ellisophyllum pinnatum (Wall.) Makino 海螺菊
139. CAPRIFOLIACEAE 忍冬科
Lonicera acuminate Wall. 阿里山忍冬 (漸尖葉金
 銀花)
Viburnum foetidum Wall. var. *rectangulatum*

(Graebner) Rehder 太平山莢迷 (卵葉莢迷)

Viburnum luzonicum Rolfe var. *morrisonense* Hay.

玉山莢迷

140. VALERIANACEAE 敗醬科

Triplostegia glandulifera Wall. 三萼花草

142. CAMPANULACEAE 桔梗科

Peracarpa carnosus (Wall.) Hook. f. & Thoms. 山桔梗

Pratia nummularia (Lam.) A. Br. & Asch. 普刺特草

144. COMPOSITAE 菊科

Ainsliaea reflexa Merr. var. *nimborum* Hand.-

Mazz. 玉山鬼督郵

Anaphalis margaritacea (L.) Benth. 白花香青

Aster taiwanensis Kitamura 臺灣馬蘭

Cirsium kawakamii Hay. 玉山薊

Eupatorium tashiroi Hay. 田代氏澤蘭

Senecio scandens Ham. ex D. Don 蔓黃苑

IIB. b. MONOCOTYLEDONEAE 單子葉植物綱

9. LILIACEAE 百合科

Disporopsis arisanensis Hay. 阿里山假寶鐸花

Disporum pullum Salisb. 萬壽竹

Liriope minor (Maxim.) Makino 小麥門冬

Tricyrtis stolonifera Matsum. 山油點草

15. SMILACACEAE 菝葜科

Smilax elongata-umbellata Hay. 細葉菝葜

Smilax lanceifolia Roxb. 臺灣土茯苓

26. GRAMINEAE 禾本科

Helictotrichon abietetorum (Ohwi) Ohwi 冷杉異

燕麥

Miscanthus transmorrisonensis Hay. 高山芒

Poa acroleuca Steud. 白頂早熟禾

Yushania niitakayamensis (Hay.) Keng f. 玉山

箭竹

38. ORCHIDACEAE 蘭科

Calanthe caudatilabella Hay. 尾唇根節蘭

Platanthera angustata (Blume) Lindl. 厚唇粉蝶蘭