

# The Helium Isotopic Ratios of Fumaroles from Tatun Volcano Group of Yangmingshan National Park, N. Taiwan

Tsanyao F. Yang<sup>(1)</sup>

(Manuscript received 03 January 2000 ; accepted 29 April 2000)

**ABSTRACT:** Fluid samples were collected from the Tatun Volcano Group for the helium isotope measurement. Among them, 14 samples were collected in January 1997; meanwhile, the others were collected from the same area two years after the first sampling (Jan. to May 1999). All the samples were measured in two weeks after collection. However, three of them were stored and measured again after two years at the same laboratory for the leakage test of sampling bottles. The two sets of data are consistent with each other, indicating that the vacuum K-glass bottles used in this study are suitable for gas sampling.

Except for few samples with too low He/Ne ratios to do air correction, most samples can be corrected for air contamination. The corrected helium isotopic ratios show a range of 4.0~7.1 times air ratio ( $R_A$ ) with the mean value of  $5.39 \pm 0.77 R_A$ . It is interesting that different samples collected at the same time from the same locality always exhibit coherent corrected results. It may indicate that there is same helium source for both fumarolic gases and bubbling gases of hot spring at the same area of Tatun Volcano Group.

The highest helium isotopic ratio of  $7.06 \pm 0.18 R_A$  is obtained from the fumarolic gas of Da-Yiou-Keng (大油坑; DYK); while, the fumarolic gas from Ma-Tsao (馬槽; MT) exhibited the lowest  $^3\text{He}/^4\text{He}$  ratio of  $3.98 \pm 0.20 R_A$ . It implies that there may be different sources and/or mixing components for helium isotopes at different localities of Tatun Volcano Group.

Assuming that the measured helium isotopes resulted from mixing of the magmatic component ( $7.0 R_A$ ) with the crustal component ( $0.1 R_A$ ), we can estimate that more than 75% of the helium from the fluid samples on average originated from the deep magmatic component. Comparing the helium isotopic data obtained in the last two years, all data show increase of helium isotopic ratios with time. A significant increasing of  $^3\text{He}/^4\text{He}$  ratio probably occurred between January 1997 and January 1999. It suggests that there may be a new input of magmatic source beneath North Taiwan.

**KEYWORDS:** Tatun Volcano Group, Fumarole, Helium Isotopic Ratios, Noble Gas Mass Spectrometer.

## 玉山國家公園沙里仙溪集水區台灣雲杉林之動態與族群結構

蘇鴻傑<sup>(1)</sup>、曾彥學<sup>(2,4)</sup>、劉靜榆<sup>(3)</sup>

(收稿日期：2000年3月21日；接受日期：2000年4月26日)

### 摘要

本研究分析玉山國家公園內沙里仙溪集水區海拔 2600m 處的台灣雲杉純林之林型組成及林分齡級構造，以瞭解其族群動態與更新過程。本研究取一公頃的樣區，內分 100 個 10m×10m 之小區進行每木調查，採用群團分析法將不同直徑級之擬種區分為兩個塊集：一為大徑級台灣雲杉為主所組成之塊集，另一為小徑級台灣雲杉及中小徑級台灣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 35m，平均胸高直徑 40 cm，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 20m，平均胸高直徑 18 cm，年齡 45-120 年，平均年齡約 83 年。兩個塊集之齡級分布皆呈鐘形，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。此外，台灣雲杉小苗無法更新於建造期及成熟期林下，而在帶狀溝蝕所形成之冠層疏開地上發現其更新之幼苗，此種孔隙之面積推算有 1600~2500 m<sup>2</sup> 以上，故在單株或少數老木死亡所形成之樹冠裂隙中，未見台灣雲杉之更新幼苗。因研究區內溝蝕或崩塌地頗多，台灣雲杉可藉此產生的孔隙來更新，而呈現孔隙期、建造期及成熟期三種不同塊集之鑲嵌構造，經由各塊集之更替，使全林分得以持續。

**關鍵詞：**台灣雲杉林、塊集動態、族群結構、冠層孔隙。

### 一、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)。Oliver (1981) 認為森林在大干擾後之發育階段可分為：林分起始 (Stand initiation)、林木排除 (Stem exclusion)、下層再現 (Understory reinitiation) 及老林階段 (Old growth) 等四個時期。

(1) 台灣大學森林系教授，台北市羅斯福路四段 1 號。

(2) 台灣省特有生物研究保育中心，植物組，南投縣集集鎮民生東路 1 號。

(3) 台灣省特有生物研究保育中心，棲地生態組，南投縣集集鎮民生東路 1 號。

(4) 通信聯絡員。

(1) Department of Geology, National Taiwan University, Taipei 106, Taiwan, Republic of China.



所謂的「林分起始階段」是指先驅樹種的定殖。而「林木排除階段」是由於先驅樹種持續生長，當冠層鬱閉後，致使下層再補充的苗木被排除，且冠層樹種因強烈的競爭而有自然疏伐現象。當上層樹種因競爭死亡後而形成小的冠層孔隙，林床可提供耐陰性的幼苗、灌木及草本植物等生長，稱為「下層再現階段」。林分持續發育進而達到「老林階段」，但林木之老朽乃自然現象，勢必由其他後代繼承，故極盛森林中仍有小規模之干擾，並非絕對安定。而且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，而小規模之干擾則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, 1985a; 1985b; 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替代現象，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，由於大型的干擾使植群型在景觀 (Landscape) 上可以區別，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著重要的地位，且可促成極盛相森林之更新。許多學者曾敘述溫帶地區森林的更新過程，在更新之初，大量的幼苗建立在樹倒 (Treefall) 後所形成的樹冠疏開 (Canopy opening) 下 (Jones, 1945; Watt, 1947; Nakashizuka, 1983)，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; Goldblum, 1997; Wilson *et al.*, 1998)。物種豐富度 (Species richness) 的高峰常出現在中演替 (Mid-succession)，這是因為下層的耐陰性種與上層的陽性樹種共存 (Clebsch & Busing, 1989; Batista *et al.*, 1998)。有關孔隙的形狀、面積大小和孔隙間的距離，都影響補充樹種的種類及生長 (Foré *et al.*, 1997; Goldblum, 1997; Brockway & Outcalt, 1998)。冠層孔隙的大小影響林床的環境因子極為顯著，如光度、土壤性質等 (Ponge & Ferdy, 1997; Denslow *et al.*, 1998)。Feller (1998) 研究針葉樹混交林中之種床、光度及競爭植生對冷杉及雲杉幼苗生長情形之影響，認為光度增加可使冷杉幼苗存活率增加，相對的，部份遮陰對雲杉幼苗較為有利，所以小塊集的更新，可促進雲杉幼苗存活及生長。Runkle (1985) 也提出孔隙的大小是影響樹種組成變化的因子，耐陰性樹種偏好小孔隙，大孔隙則常存有陽性樹種。此外，冠層孔隙在原生林 (Primary forest) 和次生林 (Secondary forest) 中並不相同，原生林的冠頂擴張而重疊，所產生之孔隙較大；而次生林中孔隙小但數量多 (Clebsch & Busing, 1989)。歐美地區研究溫帶林的學者，針對這種古老森林 (Old growth forest) 的小型干擾，所導致的林床環境變化、森林結構改變及植物歧異度增高等研究極為重視 (Kneeshaw & Burton, 1997; Busing & White, 1997; Foré *et al.*, 1997; Ponge & Ferdy, 1997; Ansley & Battles, 1998; Rydgren *et al.*, 1998; Busing, 1998)。

在極盛相林分之空間結構 (Spatial pattern) 方面，大樹的分布常為逢機或接近規則分布，反之小徑木則有集落現象，此種分布型曾為許多研究者報導過 (Numata, 1949;

Whitford, 1949; Curtis & McIntosh, 1950; Kitamoto & Shidei, 1972; Williamson, 1975; Mohler *et al.*, 1978; Kamitani & Maruyama, 1978)。當林中有不規則的死亡，部份下層幼苗可遞補成為冠層樹種，而呈典型的「多代林」(蘇鴻傑 1992)，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，可區分為孔隙期 (Gap phase)、建造期 (Building phase) 及成熟期 (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。故冠層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)。

有關樹木分布型或林分之空間結構之調查與測驗，雖早經學者提出 (Greig-Smith, 1952)，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 (Ludwig & Reynolds, 1988)。在臺灣針對單一林型進行森林動態及族群結構研究的文獻 (蘇鴻傑, 1992; 陳子英, 1994; 黃群修, 1994; 林旭宏等, 1995) 甚少。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。本試驗以沙里仙溪流域之植群為研究對象，調查其組成，經分類後 (劉靜榆, 1991)，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，期能瞭解更新複合體之構造，並依其族群結構及更新情形，推測森林發育模式，以提供保育經營管理之參考。

## 二、材料與方法

### (一) 台灣雲杉的生態及分布

本研究主要以台灣雲杉林型為調查對象，台灣雲杉 (*Picea morrisonicola* Hay.) 為台灣特有種，分布於中央山脈海拔 2300~3200m 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，多散生於台灣冷杉及台灣鐵杉林中，北起南湖大山，沿中央山脈山脊兩側地帶南行，止於關山 (柳楷, 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，與之混生的樹種除台灣鐵杉 (*Tsuga chinensis* var. *formosana*) 外，尚有華山松 (*Pinus armadii*)、台灣冷杉 (*Abies kawakamii*)、台灣扁柏 (*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*)、香杉 (*Cunninghamia konishii*)、威氏粗榧 (*Cephalotaxus wilsoniana*)、臺灣紅檜 (*Chamaecyparis formosensis*) 等。根據柳楷等 (1961) 認為，在森林鬱閉良好時或林冠完全疏開時，台灣雲杉幼苗皆不易發生，是故台灣雲杉乃為一過度期之樹種。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。

台灣雲杉之生育地在台灣山地植群帶中屬於山地上層帶，與台灣鐵杉相當，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 (Su, 1984a)。台灣雲杉最適生育地之氣候屬涼溫帶 (Cool-temperate)，其年均溫度 (Tm) 8~11℃；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，或為頂芽狗脊蕨 (*Woodwardia unigemmata*) 等密覆，表土無法裸露。作者曾於沙里仙溪集水區進行植群生態研究，利用多變數分析法將區內之植群分型，文中敘述臺灣雲杉林型之生育環境、伴生植物種類 (劉靜榆，1991；劉靜榆、曾彥學，1999)。在該研究區內台灣雲杉林型主要分布於玉山前峰向北北西坡面海拔約 2500 至 3000m 之間，多為純林。台灣雲杉之分布下限可延伸至海拔 2100m 左右，其生育地之坡度約 28~42 度，向北或西北方，土壤層深厚，含石率 1~2 級，全天光空域 45~59%。直射光空域 39~56%。上層樹冠為台灣雲杉優勢，混生有華山松、臺灣紅檜、臺灣鐵杉或紅豆杉 (*Taxus mairei*) 等針葉樹，下層灌木以闊葉樹為主，如玉山木薑子 (*Litsea morrisonensis*)、漸尖葉新木薑子 (*Neolitsea acuminatissima*)、小實女貞 (*Liquistrium microcarpum*)、太平山英迷 (*Viburnum foetidum* var. *rectangulatum*)、厚葉柃木 (*Eurya glaberrima*)、刺格 (*Osmanthus heterophyllus* var. *bibracteatus*)、阿里山十大功勞 (*Mahonia oiwakensis*)、刺果衛矛 (*Euonymus echinatus*) 等。本林型分布於海拔較低處混生有大量闊葉樹種，形成第二層闊葉樹冠層，其組成主要有昆欄樹 (*Trochodendron aralioides*)、台灣紅榨槭 (*Acer morrisonensis*)、薄葉虎皮楠 (*Daphniphyllum himalaense* ssp. *macropodum*)、高山鴨腳木 (*Sehefflera taiwaniana*) 及狹葉櫟 (*Cyclobalanopsis stenophylloides*) 等。其地被植物在海拔較高處常見有冷杉異燕麥 (*Helictotrichon abietetorum*)、玉山鹿蹄草 (*Pyrola morrisonensis*)、阿里山假寶鐸花 (*Disporum arisanensis*)、頂芽狗脊蕨等。在海拔較低處以曲莖蘭嵌馬藍 (*Parachampionella flexicaulis*)、松田氏冷水麻 (*Pilea matsudai*) 等較為優勢。

## (二) 研究區環境概述

沙里仙溪集水區之台灣雲杉林型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，但常為台灣雲杉單株與多數闊葉樹混生，且單株之徑級極大，可達 200 cm，可見此處之台灣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，亦有少量台灣雲杉與紅豆杉及其他闊葉樹混生。

本研究區內並未設立測候站，故本區之雨量及溫度資料，主要參考鄰近地區相當海拔之鹿林山測候站 (海拔 2860m) 資料。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 640 mm，僅佔全年雨量 (3750 mm) 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 3752 mm，八通關 (海拔 2841m) 年雨量 3538 mm，二處的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室指數 (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°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，年平均溫度 9.55°C。本區每年 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 中央氣象局年報資料；Su, 1984b)。

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，位於上方之砂岩

相繼滾落，且因地層傾斜，故常呈垂直崩落。此外，研究區位於沙里仙溪斷層上，再加上該溪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。而柳楮 (1961) 針對沙里仙溪上游台灣雲杉林設樣區調查時，曾採取土樣回實驗室分析，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 120 cm。調查時據現場觀察，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。

## (三) 樣區設置

首先蒐集有關之地圖，如一萬分之一、二萬五千分之一及五萬分之一航照基本圖及等高線圖，用來規劃野外勘察取樣之路線。並著手蒐集與研究區相關之地質、地形、土壤、氣候等基本環境資料，彙整研究區內前人研究文獻及林政措施等有關資料，以明瞭過去施業或研究進行之程度。

本調查工作自 1990 年 7 月開始至翌年 4 月底完成，共分 13 次上山作業。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。

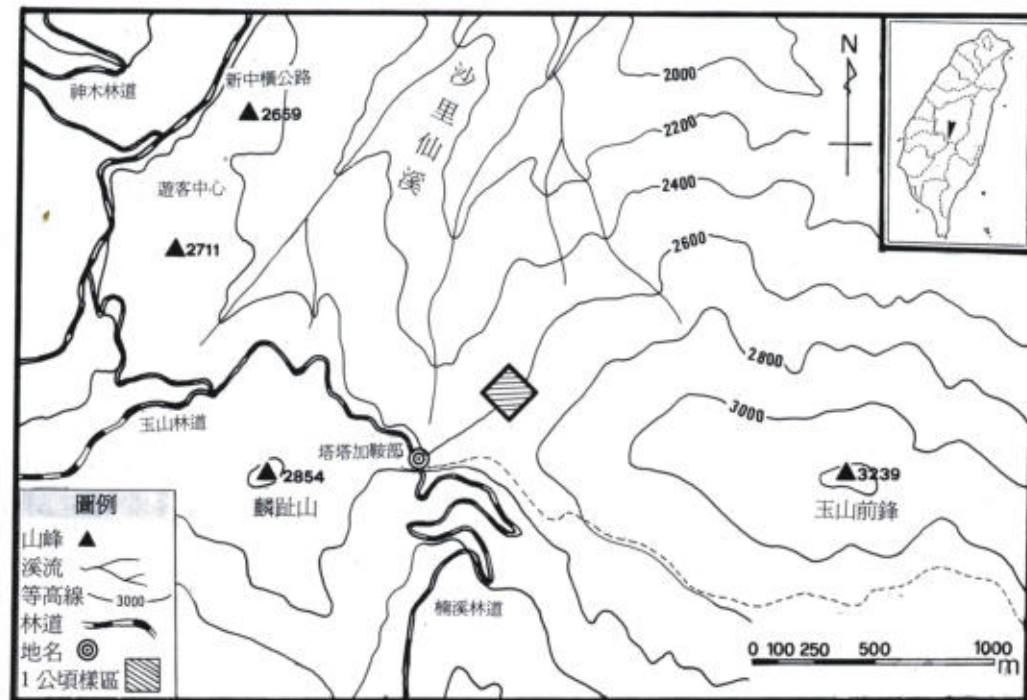
樣區設在玉山前峰 (標高 3239m) 北北西向之坡面，海拔 2600m (圖一)。A 樣區為 100m×100m 之方形樣區，區內每隔 10m 訂樁，並以塑膠繩作為各小區之邊界，共設置 100 個 10m×10m 的相鄰小區。A 樣區之平均坡度 34°，坡向 328°，以左上方地勢較高，而右下方地勢較低，全區高低落差近 56m。林內以台灣雲杉為上層樹冠優勢，另有台灣鐵杉、華山松、台灣冷杉及臺灣紅檜等組成樹冠層。灌木層則以玉山木薑子、漸尖葉新木薑子、大葉溲疏 (*Deutzia pulchra*)、刺格等闊葉樹為優勢。下層地被植物則以玉山木薑子小苗、太平山英迷、頂芽狗脊蕨等為優勢，而玉山箭竹 (*Yushania 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 多公尺的一大溝蝕崩地上，地勢陡峭，坡度約 47°。區內密生台灣雲杉及台灣鐵杉小苗，而地被則以苔蘚類及羊茅類植物為優勢。

## (四) 調查方法

進行 A 樣區內所有木本植物之每木調查，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。此外，本樣區之上半部 (50m×100m) 的所有針葉樹樹種，在離地 50 cm 處，利用生長錐鑽取年輪樣木條 (Core)，攜回實驗室分析。B 樣區則記錄所有植物之種名，並詳細測量其樹高、地際直徑 (D<sub>0</sub>)、計算年輪數。

調查期間詳細記錄樣區內所有出現之植物，加以採集並製成臘葉標本，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，樣區內之植物名錄主要依台灣植物誌之學名及中名，並參考廖日京 (1988) 之臺灣樟科植物學名訂正，劉業經等 (1988) 之臺灣樹木誌等。





圖一、研究地區附近地形示意圖

#### (五) 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 cm 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 1。

由所有的木本植物中選出 6 種主要針葉樹，分別將其胸高直徑自 5 cm 始，以每 10 cm 為一級，計算各徑級之株數並繪成徑級分布圖 (DBH class distribution)。

攜回實驗室分析之年輪樣木條所測得的年齡乃離地 50 cm 之年齡，故真正的年齡需經依樹種推算後再加入。此外，由於生長錐鑽取之木樣很難恰好命中髓心，若偏離情形嚴重或樹幹內部腐朽，以致於生長木樣無法正確計算年輪數者，將捨棄該資料。若無命中髓心，則以最內部的年輪弧度來推算髓心位置，再計算髓心至最內部年輪的距離，該距離若小於 5 mm (大於 5 mm 者，將捨棄該資料)，以此距離除以最內部 10 年的平均年輪寬，即為推算之年輪數 (Kanzaki, 1984)。將年齡資料分等級，繪成齡級分布圖 (Age class distribution)。

#### (六) 直徑級及擬種之區分

本研究選擇之二樣區中，B 樣區大致為林分建造初期，僅有台灣雲杉之幼苗及少數其他樹種之幼苗及小樹，A 樣區則為發育中期至後期之台灣雲杉林分，樹冠大致

已鬱閉，以一般植群分析觀念而言，可視為台灣雲杉林型，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。

表 1、A 樣區植物組成

編號	樹種組成	直徑級所含株數					總計	BA (m <sup>2</sup> /ha)	RBA (%)
		DBH < 15 cm	15 cm ≤ DBH < 25 cm	25 cm ≤ DBH < 35 cm	35 cm ≤ DBH < 45 cm	45 cm ≤ DBH			
1	台灣雲杉 <i>Picea morrissonicola</i>	90	145	80	25	32	372	24.3143	62.9
2	臺灣鐵杉 <i>Tsuga chinensis</i> var. <i>formosana</i>	52	54	22	5	3	136	5.2220	13.5
3	台灣冷杉 <i>Abies kawakamii</i>	1	1	3	1	4	10	1.4452	3.7
4	華山松 <i>Pinus armandii</i>	4	5	8	10	14	41	6.0143	15.6
5	臺灣紅檜 <i>Chamaecyparis formosensis</i>	1	2	1	0	0	4	2.247	0.6
6	威氏粗榧 <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	0.6
8	玉山木薑子 <i>Litsea morrissonensis</i>	578	2	0	0	0	580	0.4538	1.2
9	厚葉柃木 <i>Eurya glaberrima</i>	15	0	0	0	0	15	0.0189	*
10	太平山英迷 <i>Viburnum foetidum</i>	48	0	0	0	0	48	0.0075	*
11	台灣紅檜 <i>Acer morrissonense</i>	21	1	0	0	0	22	0.0790	0.2
12	玉山假沙梨 <i>Stranvaesia nitakayamensis</i>	14	1	0	0	0	15	0.0498	0.1
13	刺楸 <i>Osmanthus heterophyllum</i>	47	1	0	0	0	48	0.1435	0.4
14	薄葉虎皮楠 <i>Daphniphyllum himalaense</i> ssp. <i>macropodum</i>	21	1	0	0	0	22	0.0950	0.2
15	小實女貞 <i>Ligustrum microcarpum</i>	56	0	0	0	0	56	0.0387	0.1
16	玉山英迷 <i>Viburnum betulifolium</i>	4	0	0	0	0	4	0.0006	*
17	薄葉柃木 <i>Eurya leptophylla</i>	12	0	0	0	0	12	0.0438	0.1
18	柃木 <i>Eurya japonica</i>	3	0	0	0	0	3	0.0021	*
19	大葉溲疏 <i>Deutzia pulchra</i>	8	3	0	0	0	11	0.1553	0.4



表 1、A 樣區植物組成 (續)

編號	樹種組成	直徑級所含株數						BA (m <sup>2</sup> /ha)	RBA (%)
		DBH < 15 cm	15 cm ≤ DBH < 25 cm	25 cm ≤ DBH < 35 cm	35 cm ≤ DBH < 45 cm	45 cm ≤ DBH	總計		
20	鄧氏胡頹子 <i>Elaeagnus thunbergii</i>	6	0	0	0	0	6	0.0255	*
21	高山藤蘿球 <i>Hydnangia aspera</i>	1	0	0	0	0	1	0.0038	*
22	川上氏鵝耳櫪 <i>Carpinus kawakamii</i>	2	0	0	0	0	2	0.0076	*
23	高山鴨腳木 <i>Schefflera taiwaniana</i>	35	0	0	0	0	35	0.0317	*
24	疏果海桐 <i>Pittosperum illicoides</i>	7	0	0	0	0	7	0.0055	*
合計		1093	219	114	41	53	1520	38.6328	100

在樹種較多且異質性較高之林分中，不同塊集可能有不同樹種之集落。而本研究區之台灣雲杉林上層為台灣雲杉及少數針葉樹，分布相當均質，因此其塊集中之樹種亦大致相同。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 (Pseudo-species) 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，DBH < 15 cm 為擬種 1；15 cm ≤ DBH < 25 cm 為擬種 2；25 cm ≤ DBH < 35 cm 為擬種 3；35 cm ≤ DBH < 45 cm 為擬種 4；45 cm ≤ DBH 為擬種 5，樣區內 24 個樹種，扣除未出現之級，總計得 49 個擬種。

#### (七) 矩陣群團分析及塊集分布圖

本研究以樣區中每個 10m×10m 之小區為單位，利用矩陣群團分析 (Matrix cluster analysis, MCA) 或稱樹枝圖解法 (Dendrogram) (West, 1966; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974)。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。相似性係數採用 Sørensen (1948) 之公式， $IS\% = 2MW / (MA + MB) \times 100$ ；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 A 樣區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，則採用平均聯結法 (Average linkage) 中的加權配對法 (Weighted pair-group method) (Sokal & Michener, 1958; Sokal & Sneath, 1963)，每次將相似性最高的兩樣區或合成樣區合併成新樣區，聯結後之合成樣區 (Synthetic 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矩陣，並依上原則再續行下一回合聯結，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 (蘇鴻傑、林則桐，1979；劉崇瑞、蘇鴻傑，1983)。再依某一相似性水準，將全部小區加以分類，依所得的結果，將不同類的小區繪製「塊集分布圖」。

#### (八) 擬種之星座圖 (Pseudo-species constellation) 分析

除上述利用小區之相似性從事分類工作外，本研究另採用擬種間之關係來加以分群。以種為分群之單位，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-Donstellation & Ellenberg, 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，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，繪成擬種之星座圖，圖中以不同形式之聯結線段來表示顯著水準之高低，正相關程度高者 ( $p < 0.001$ ) 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。

#### (九) 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。因此 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) (Greig-Smith, 1952; 1983; Ludwig & Reynolds, 1988)，將 100 個小區進行合併，首先將小區依 2 的乘幂次增加，即  $2^0, 2^1, 2^2, 2^3, \dots$  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，

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

X：表小區中台灣雲杉的密度

N：為小區之總數

當合併的小區數為  $2^1 = 2$  時，

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

由於利用組合塊狀樣區法測驗時須配合 2 的乘幂次方來取樣，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 的乘幂次方之限制，稱之重覆配對樣區法 (two-term local quadrat variance, TTLQV) (Ludwig & Reynolds, 1988)，其公式如下：

當合併小區數為 1 時，



變方值 =  $[1/(N-1)] \{ [1/2(X_1 - X_2)^2] + [1/2(X_2 - X_3)^2] + \dots + [1/2(X_{N-1} - X_N)^2] \}$   
當合併的小區數為 2 時，

變方值 =  $[1/(N-3)] \{ [1/4(X_1 + X_2 - X_3 - X_4)^2] + [1/4(X_3 + X_4 - X_5 - X_6)^2] + \dots + [1/4(X_{N-3} + X_{N-2} - X_{N-1} - X_N)^2] \}$

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 (TTLBQV) 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。

#### (十) 枯死木的分布圖

記錄所有枯死木之位置、大小、死亡狀態及周圍環境等，詳細轉繪成枯死木分布圖，有助於判斷干擾因子，並可與塊集結構配合探討。

### 三、結 果

#### (一) 台灣雲杉林型之植相組成

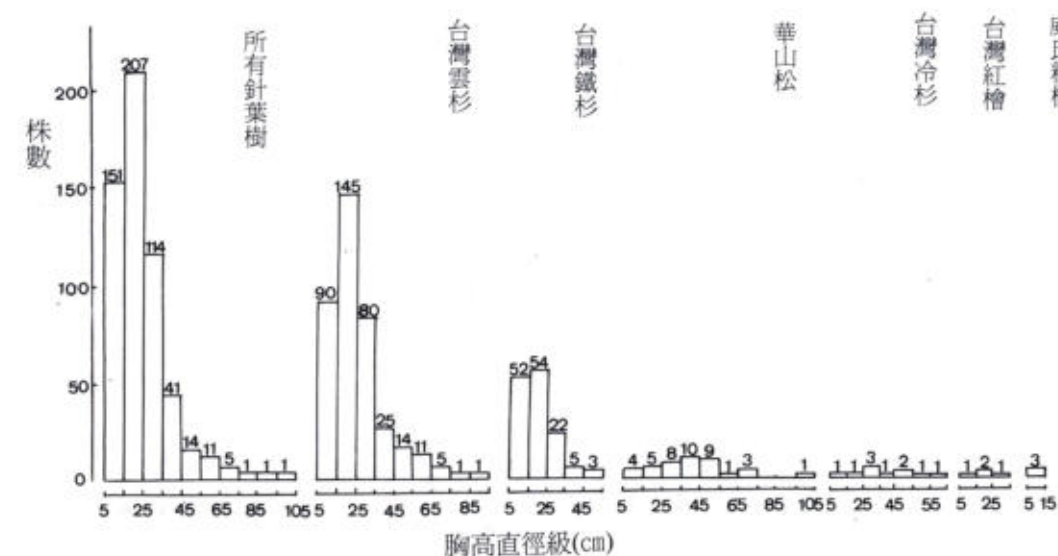
有關研究地區的植相組成 (表 1)，A 樣區所有的樹種可明顯地分成四個層次，樹冠層 (20~45m) 為針葉樹，以台灣雲杉為主，其他有台灣鐵杉、華山松、台灣冷杉、台灣紅檜等所共同組成。次樹冠層 (4~10m) 為闊葉樹，如漸尖葉新木薑子、玉山木薑子、台灣紅檜、玉山假沙梨、刺楸、薄葉虎皮楠及大葉溲疏等所組成，而以漸尖葉新木薑子、玉山木薑子佔優勢。灌木層 (1.3~3m) 則是闊葉樹苗木及部分小灌木所組成，如玉山木薑子、漸尖葉新木薑子、刺楸、高山鴨腳木、台灣紅檜、薄葉虎皮楠之苗木及太平山英迷、小實女貞、薄葉柃木、厚葉柃木、玉山英迷 (*Viburnum betulifolium*)、疏果海桐 (*Pittosporum illicoides*) 等灌木。地被層 (1.3m 以下) 則由蕨類、草本及蔓藤本所組成，如頂芽狗脊蕨、台灣瘤足蕨 (*Plagiogyria glauca* var. *philippinensis*)、柄囊蕨 (*Peranema cyatheoides*)、尖葉耳蕨 (*Ploystichum parvipinnulum*)、頂囊肋毛蕨 (*Ctenitis apiciflora*)、乞食碗 (*Hydrotyle hepalsensis*)、台灣噴吶草 (*Mitella formosana*)、紫花鳳仙花 (*Impatiens uniflora*)、刺果衛矛 (*Euonymus echinatus*) 及大枝掛繡球 (*Hydrangea integrifolia*) 等，而以頂芽狗脊蕨佔優勢。

由表 1 所示，所有樹種的斷面積 (BA) 合計為 38.6328 m<sup>2</sup>/ha，台灣雲杉的斷面積為 24.3143 m<sup>2</sup>/ha，佔所有樹種之 62.9%。而華山松為 6.0143 m<sup>2</sup>/ha，台灣鐵杉 5.2220 m<sup>2</sup>/ha，分別佔所有樹種之 15.6%、13.5%，其他闊葉樹則都未達 2%。

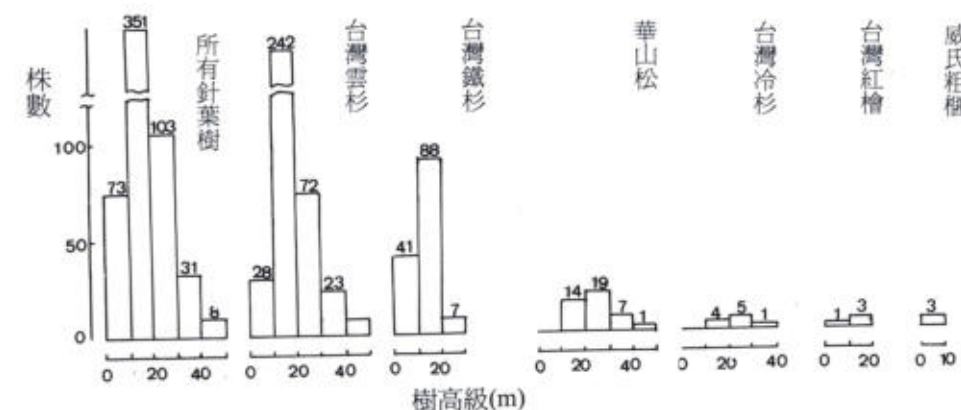
#### (二) A 樣區之直徑級與樹高級分布

圖二及圖三為 A 樣區中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 cm 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 cm，但最小之一級 (5 cm 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 < 15 cm) 之更新並不旺盛，且幼苗 (DBH < 5 cm) 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。台灣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 cm 者有 106 株，佔所有台灣鐵杉之 78%，而大徑木 (DBH ≥ 45 cm) 則僅有 2%，幼苗 (DBH < 5 cm) 亦未發現，與台灣雲杉之情形相似。華山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 cm 間，佔所有華山松之 46.3%，最大胸徑可達 96 cm，樣區內華山松的數量不多，枯死率亦較少。台灣冷杉在樣區內偶而出現，最大徑級為 72 cm。台灣紅檜數量亦不多，胸徑最大者為 43 cm。而威氏粗榧則僅為小徑木。



圖二、A 樣區直徑級分佈圖



圖三、A 樣區樹高級分佈圖



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 cm) 的數量較徑級 15~25 cm 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示，皆呈歪鐘形。台灣雲杉的樹高集中在 10 至 20m 間的有 242 株，佔所有台灣雲杉之 65.1%，而超過 30m 者，僅佔 10.5%。區內台灣鐵杉樹高皆未超過 25m，亦多集中在 10 至 20m 之間，佔所有台灣鐵杉之 64.7%。另外華山松及台灣冷杉其樹高都在 10m 以上，主要集中在 20 至 30m 之間，華山松最高可達 43m，台灣冷杉則為 37m。而臺灣紅檜及威氏粗榧則未達 15m。至於樣區內之闊葉樹，樹高大約在 10m 以下。綜觀全區之垂直剖面，較連續之林冠大約在 20m 左右，由台灣雲杉、台灣鐵杉、華山松等樹種組成，區內最高的樹種為台灣雲杉，高達 47m，成為少數的突出樹 (Emergent) 之一。

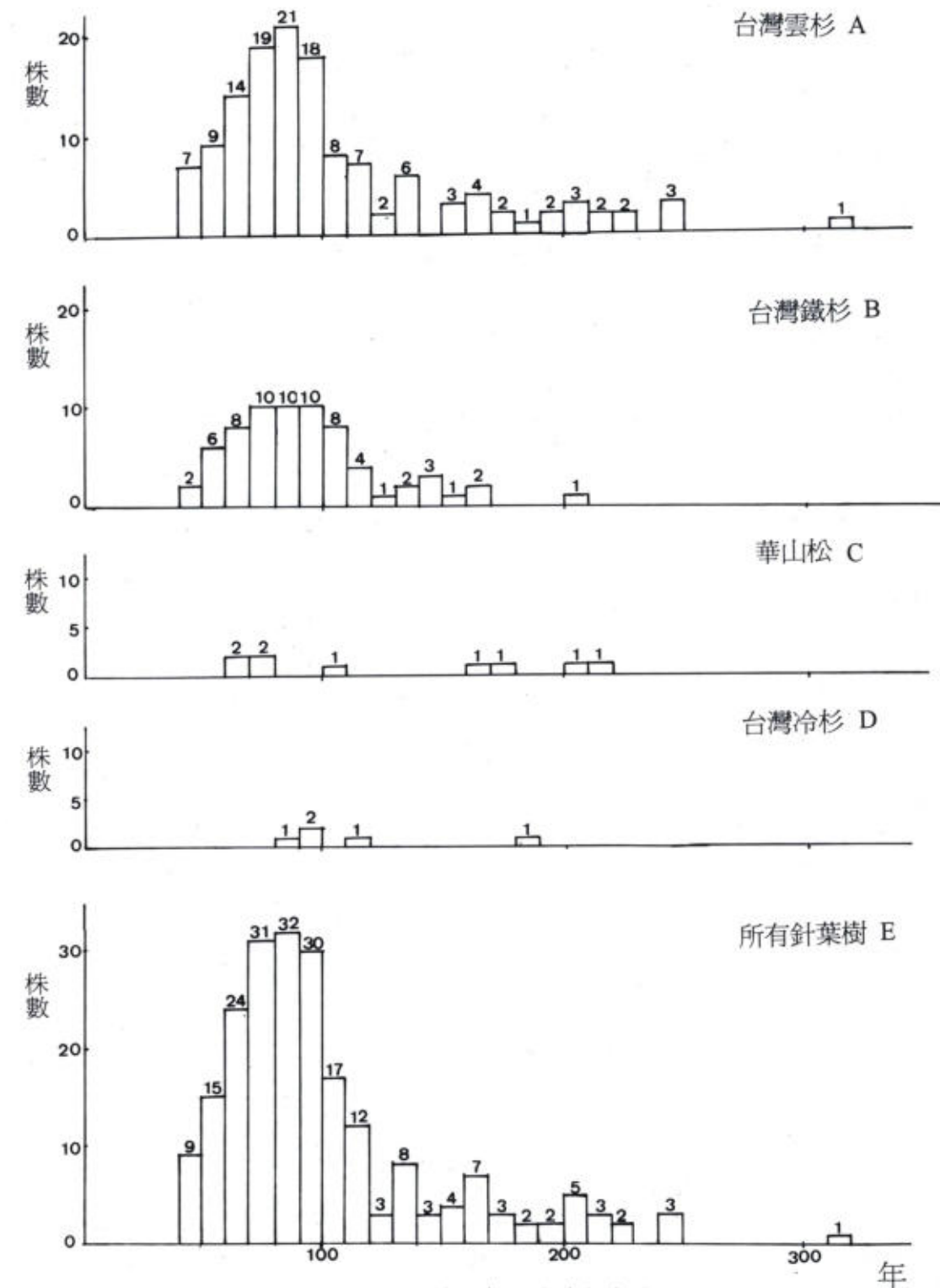
### (三) A 樣區之年齡結構

本研究以 A 樣區的一半為研究年齡結構之對象，由調查結果顯示，樣區內所有樹種中壽命 (Life span) 最長者為台灣雲杉，最長為 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 (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 cm 者相當。台灣鐵杉之年齡結構，由所鑽取之 73 株中選取 68 株生長木樣計算得知，台灣鐵杉在 A 樣區中年齡最大者為 200 年生，最小者為 42 年生，株數最多之齡級與台灣雲杉相似，主要集中在 70 至 100 年之間，佔所有台灣鐵杉之 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) 較台灣雲杉為小。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極大，最小為 67 年生，最大者可達 220 年生以上 (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~D。而全部針葉樹之齡級分布圖主要集中於 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，可見本樣區為台灣雲杉之鬱閉林分，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，此乃一般天然同齡林之通性 (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 A 樣區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。

就 A 樣區所存活之針葉樹株數分布而言，本生育地乃經過一長期之發育 (至少三百年)，其中主要的樹種是台灣雲杉及台灣鐵杉，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台灣雲杉，因台灣雲杉適於北向坡面之陰濕環境，故逐漸取得優勢，而成為目前所見之台灣雲杉林型。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。A 樣區的台灣冷杉數量更少，其適生環境當在更高之海拔，在林中僅是偶然出現而已。



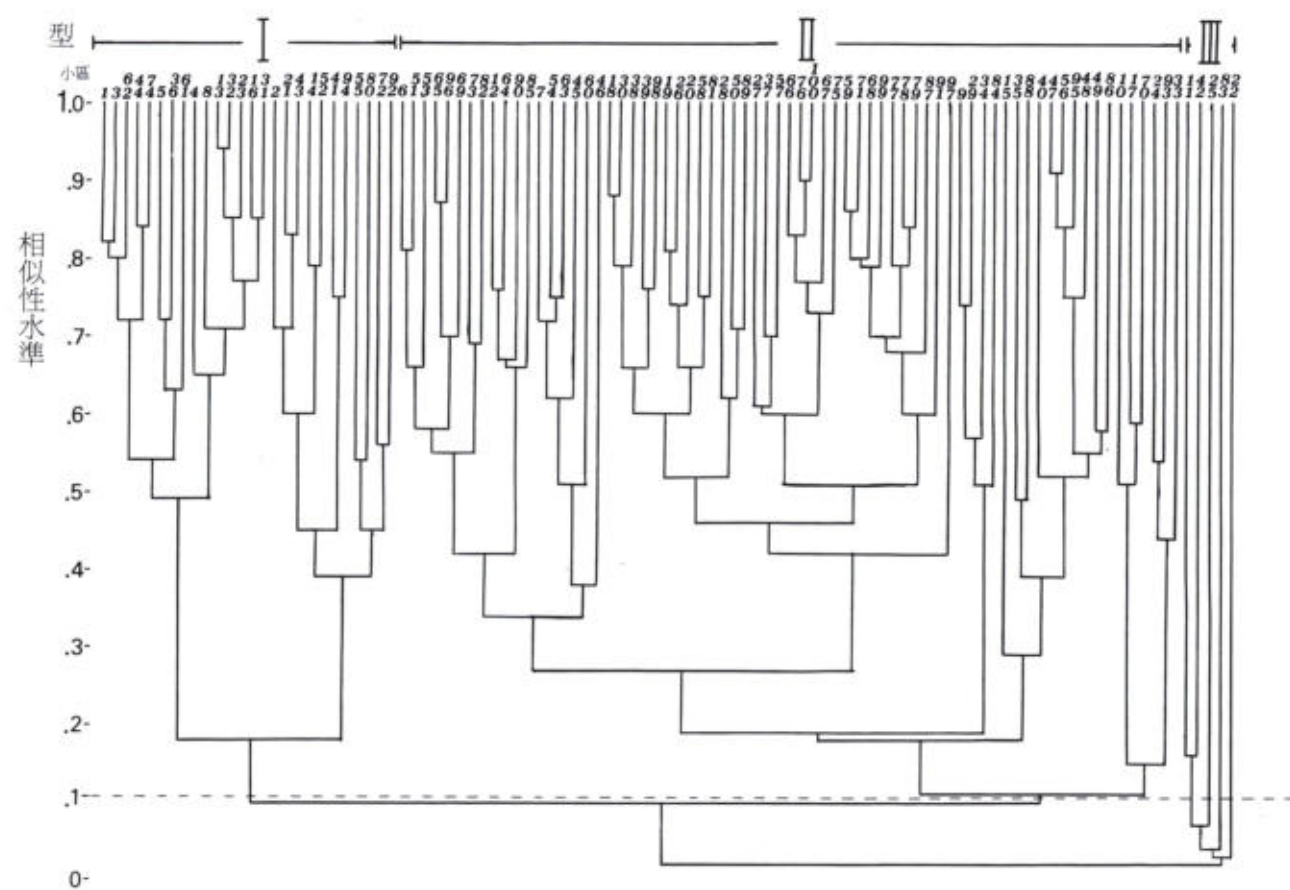
圖四、A 樣區年齡結構分佈圖



## (四) A樣區之空間結構

## 1. 矩陣群團分析

由矩陣群團分析之樹形圖(圖五)顯示,由於小區內各樹種及擬種之胸高斷面積差異相當大,故相似性之變化亦大,小區之聯結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:



圖五、A樣區矩陣群團分析小區層級關係樹形圖

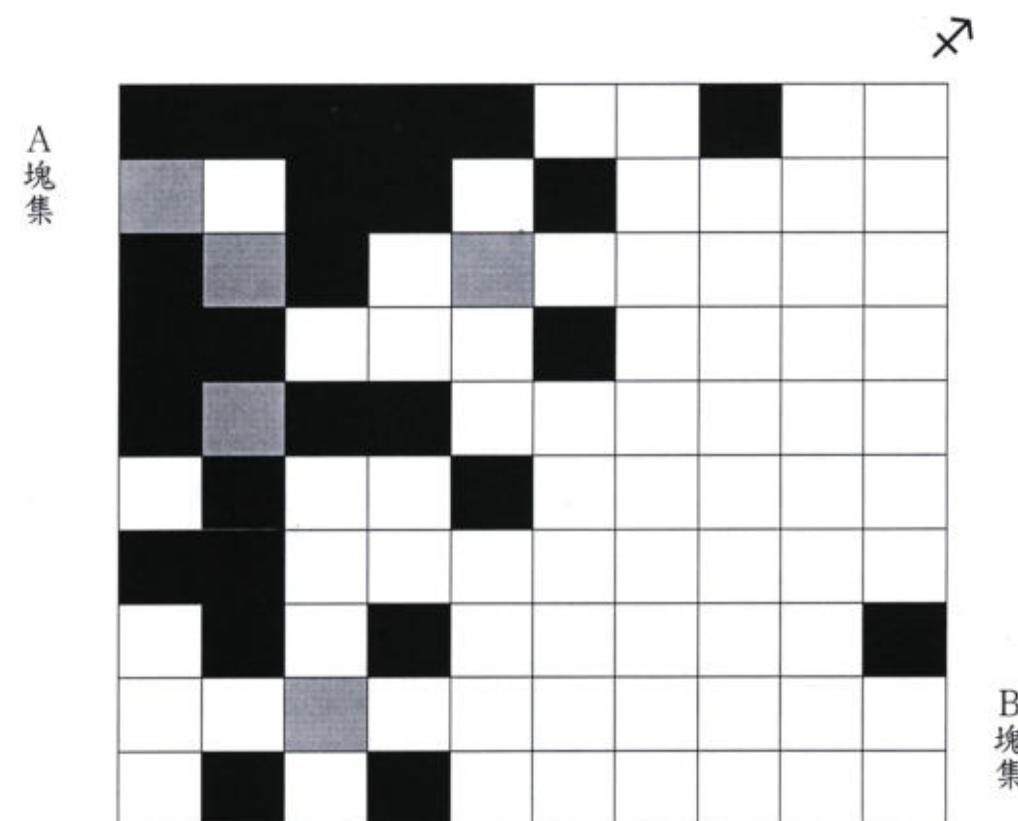
## I、大徑木型

本型的小區主要集中在永久樣區的左上方(圖六之黑色部份)。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、台灣鐵杉等組成樹冠層,樹高約35~40m,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、台灣紅榨槭、薄葉虎皮楠、刺楸等為主要樹種,樹高約5~10m,其冠層並不連接,常二、三

株集生於針葉樹林下。灌木層植物種類繁多,以玉山木薑子小苗,太平山英迷及小實女貞較為常見,地被層常由頂芽狗脊蕨形成局部的優勢。

## II、小徑木型

本型的小區主要集中在永久樣區的右半部(圖六之空白部份)。區內植物組成以中、小徑級的台灣雲杉、台灣鐵杉為上層樹冠,上層樹冠之樹高為17~22m,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。本型之小區內枯立木特多,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,其次為台灣鐵杉,平均胸徑為10.6cm。



圖六、矩陣群團分析小區型分佈圖

註:黑色部分代表大徑木型,空白部分代表小徑木型,灰色部分代表樹冠裂隙型。左上側之小區歸為A塊集,右下側之小區歸為B塊集。

## III、樹冠裂隙型

本型的小區不多,零星混雜在大徑木型中,且皆分離而不相連(圖六之灰色部份)。本型之小區內沒有針葉樹,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，其原因乃各小區處於不同時期的樹冠裂隙期，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，下層密生闊葉樹，植物種類繁多。值得一提的是，區內有多量的台灣雲杉毬果，然未見台灣雲杉小苗發生，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，早期以頂芽狗脊蕨呈壓倒性優勢，填滿地面之空隙；中期由許多闊葉樹小苗、小灌木及藤本等競爭其內，依序以太平山英迷、玉山木薑子小苗、小實女貞、刺格小苗、漸尖葉新木薑子小苗等為優勢；後期以漸尖葉新木薑子、玉山木薑子、刺格、薄葉虎皮楠、台灣紅榨槭等闊葉樹，形成不連續的次冠層，樹高約 6~10m，胸徑約 9~15 cm。

由以上三型小區在 A 樣區內之分布，可見複雜之鑲嵌構造，即以 10m×10m 為單位，就各樹種直徑級之擬種而言，本林分已非均質狀態。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，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為一個塊集（圖六中 A 塊集），接近林分發育之成熟期。右下側之林分代表中小徑級之針葉樹構造，亦可視為另一個塊集（圖六中 B 塊集），以林分發育階段而言，應屬於建造期。由於歸入 B 塊集之小區較多（圖五），故以 A 樣區之全林分而言，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。

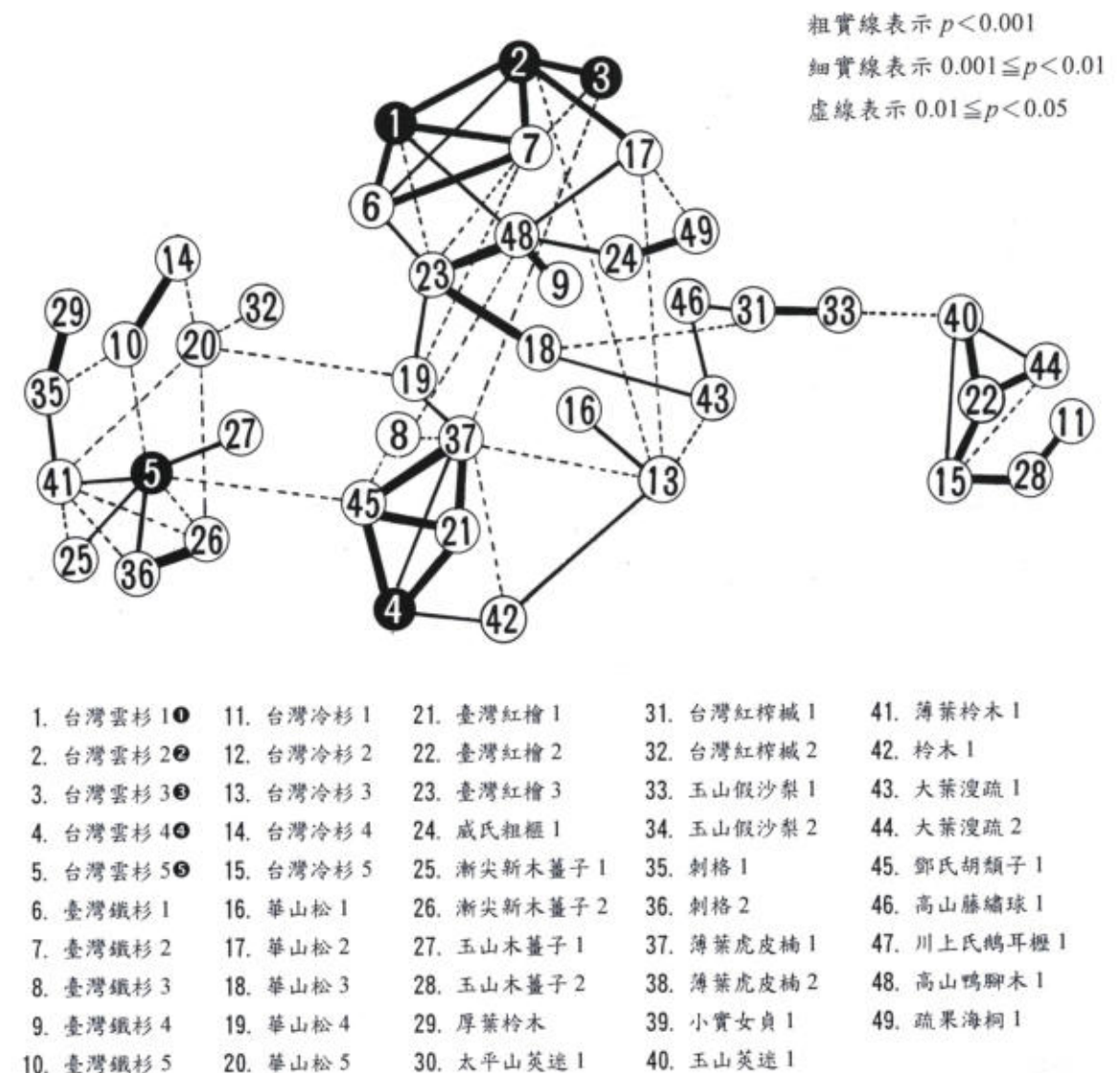
至於成熟林分中之裂隙型小區，是否可代表林分中之孔隙，則視孔隙之定義而定，一般以孔隙稱之亦無不可，但此種孔隙均不大於 100 m<sup>2</sup>，且孔隙下並無上層針葉樹之更新苗或稚樹。按 Watt (1947) 對更新孔隙之定義，係指一林分中，樹冠層樹種之死亡所發生之地點，而其下方小樹得以補充林冠之缺隙者，此種定義亦被多數學者採用 (Bray, 1956; Williamson, 1975; Whitmore, 1978; Runkle, 1981; Nakashizuka & Numata, 1982)。若接受此一定義，則本研究分出之樹冠裂隙型就不符合上述條件，故上文特以樹冠裂隙稱之。因為這種大小之裂隙，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，可用冠層樹高 (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，台灣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。

## 2. 擬種之星座圖

本研究中之 24 種木本植物利用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。

圖七中顯示，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 (如台灣鐵杉與台灣雲杉之第 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、台灣鐵杉、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、刺格等闊葉樹中徑木所組成；灌木層主要有玉山木薑子、漸尖葉新木薑子、刺格、厚葉柃木、薄葉柃木等。第二群主由台灣雲杉、台灣鐵杉、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。該群內中小徑級之針葉樹彼此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爲鬱閉林分，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，似乎較不具生態意義。



圖七、擬種星座圖

註：根據 49 個擬種中之相關係數有顯著正相關的 43 個擬種所繪成，●~●表台灣雲杉之擬種



### 3. 主要樹種及直徑級擬種之分布型

經由上文之空間結構分析，已可顯示A樣區實為兩種發育階段之塊集所組成，此乃因樣區內之樹種或擬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擬種（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。

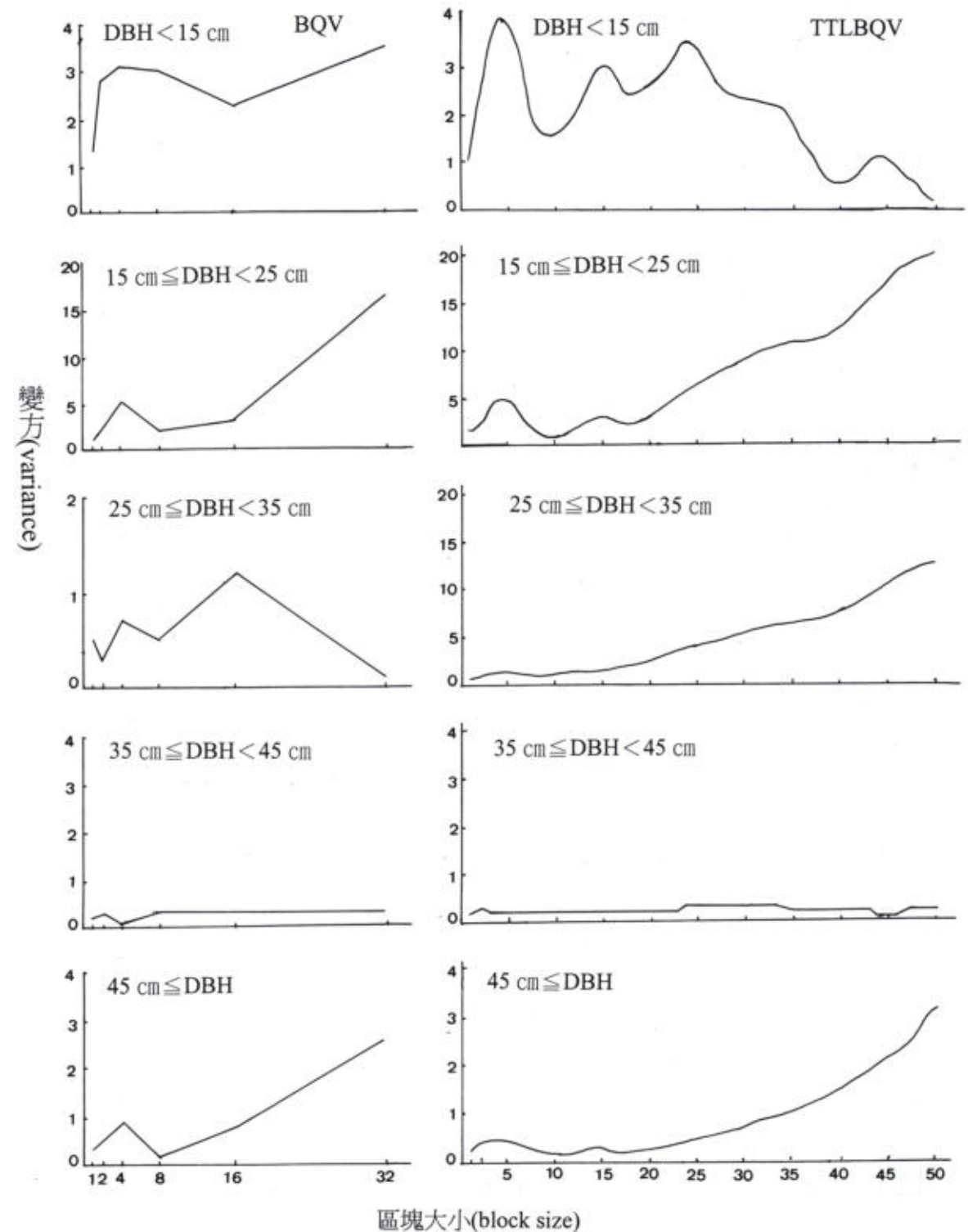
組合塊狀樣區法 (BQV) 及重覆配對樣區法 (TTLBQV) 之原來設計取樣方式。係將一長帶狀之樣區，跨越所要調查之林分，帶狀樣區由順序編號的小區連接而成，長可達 1000m 以上，然如將小區排成如本研究區之大方塊亦可使用，不過在推測平均集落面積時，須視小區之排列方式另行研判 (Ludwig & Reynolds, 1988)。在進行測驗時，小區出現太少之擬種較不具意義，本研究選擇主要針葉樹及若干出現較多之闊葉樹來分析，其中台灣雲杉之各徑級擬種之變方變化圖如圖八所示，四種針葉樹之擬種株數在A樣區內之小區分布情形，則示於圖九。

以優勢種台灣雲杉而言，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，故可推斷幼苗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 1600~2500 m<sup>2</sup>。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，密集出現之小區圍塊隱然可見，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。台灣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程，在超過區塊為 4~5 之高峰後，變方雖有下降，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。台灣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 TTLBQV 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台灣雲杉系出現於樣區之右側，樣區之下側亦有另一密集區塊。台灣雲杉之第 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。

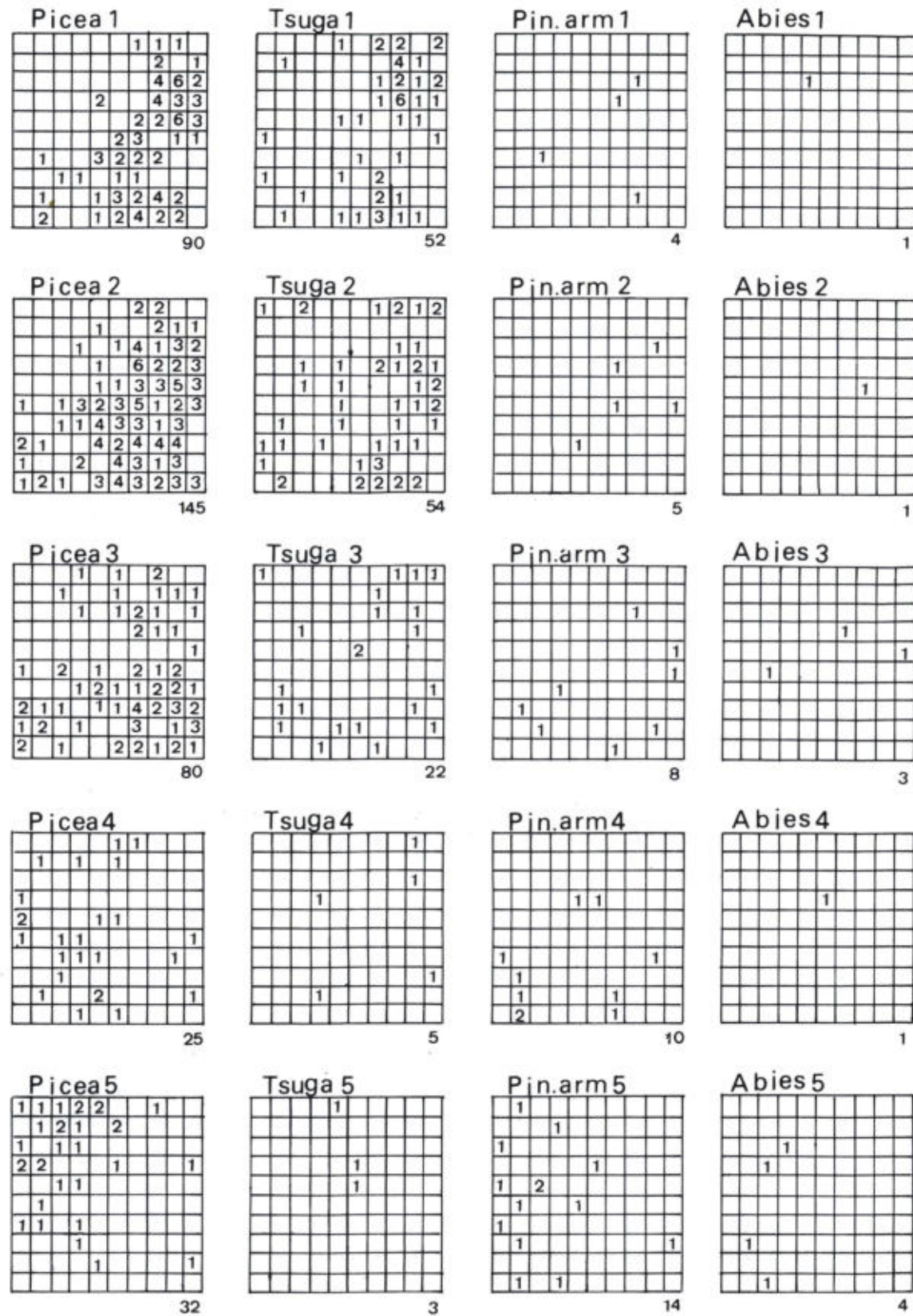
其他針葉樹擬種之分布，除台灣鐵杉4級與台灣雲杉小徑級之分布稍類似外 (圖九)，其胸徑級均沒有明顯之集落趨勢。闊葉樹之中以直徑級來區分擬種後，大多歸入第一級，株數較多之樹種如：玉山木薑子及漸尖葉新木薑子，在測驗中均沒有明顯之集落現象，這可能因為分級的方式無法顯示下層闊葉樹之發育階段，惟闊葉樹並非本林分之優勢種，在此不進一步探討。

綜觀空間散布型之分析，本林分之塊集結構，主要是由優勢種台灣雲杉之集落分布所形成，台灣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台灣雲杉之中小徑級，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，故台灣雲杉之大徑級 (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。



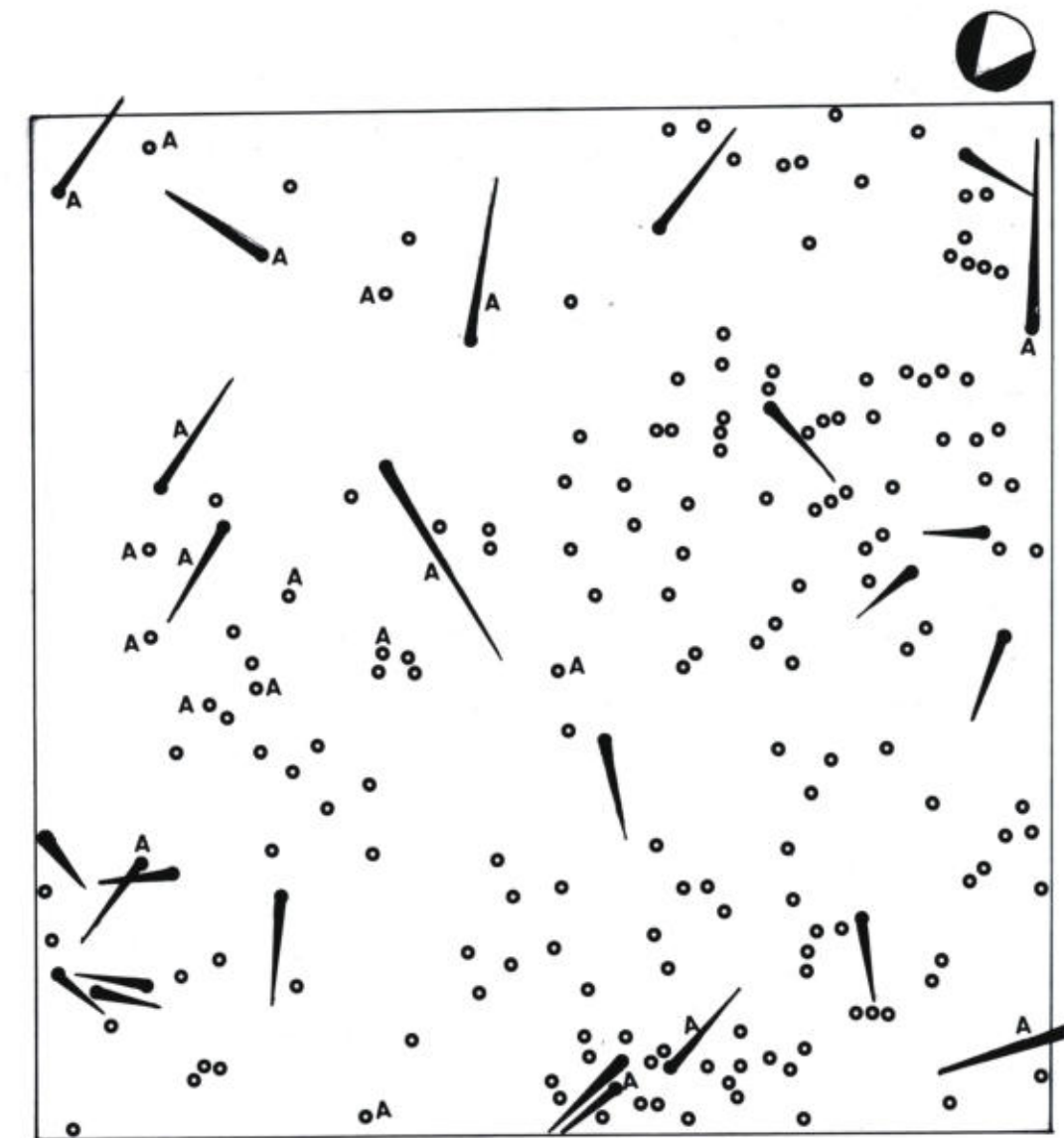




圖九、主要針葉樹種直徑級在小區內出現株數分佈圖

## (五) 枯死木的分布

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布參見圖十，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多，故冠層裂隙亦多。而未達冠層之枯死木則多集中在研究樣區的右半部，即建造期之塊集，因本林分內枯立木多，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土墩，故推測研究區內之樹倒並非某種強烈之盛行風所導致。



圖十、枯死木樹幹位置分佈圖

註：●表枯立木 ●表枯倒木 A 表冠層枯死木 (DBH>26cm)



由枯木之統計資料顯示 (表 2)，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 cm。台灣雲杉枯死木有 146 株，佔所有枯死木之 74.5%，最大徑級為 42 cm，由枯死木徑級分布圖 (圖十一) 得知，胸徑介在 6~15 cm 間之台灣雲杉枯死木數量有 86 株，佔雲杉枯死木之 58.9%。台灣鐵杉枯死木有 38 株，其胸徑最大者為 18 cm，主要亦集中在 6~15 cm，且其枯死木皆為未達林冠之自然疏伐木，並多分布於 A 樣區之右半部，此一塊集屬建造期。塊集內之幼苗大量出現，當達到胸徑為 6~15 cm 時，死亡率最大，以致此級之存活株數低於下一級 (胸徑 16~25 cm) (圖二)，亦促使存活木之直徑級分布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%，顯示在區內外干擾較少，多為自然死亡，且以 6~15 cm 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，故台灣雲杉第 4 級之林木有趨於達機分布之趨勢。此外徑級 21 cm 以上者除一株華山松外，全為台灣雲杉，且在徑級 30~40 cm 處形成另一個高峰 (Peak)，此一時期台灣雲杉又出現較大之死亡率，且多為冠層之枯木，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 (台灣雲杉第 5 級) 之塊集中。

表 2、枯死木樹種分析表

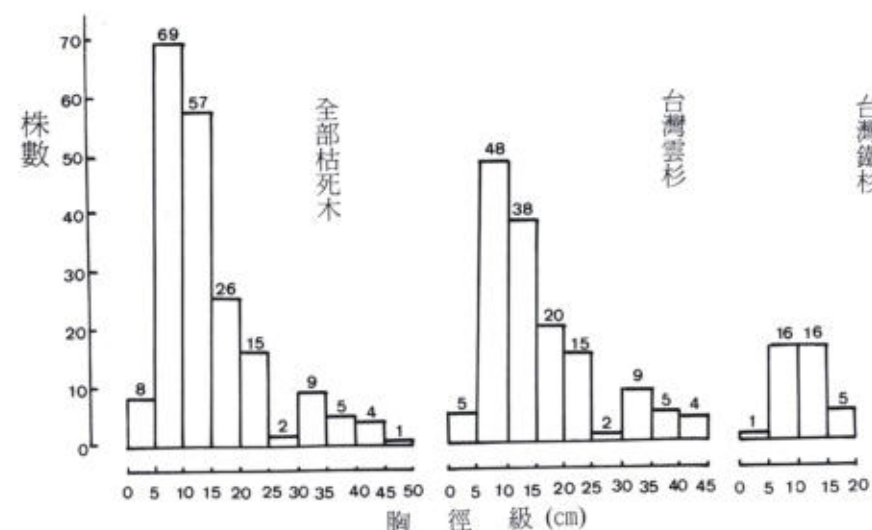
樹種	類別	枯死木胸徑級 (cm)										合計
		0~5	6~10	11~15	16~20	21~25	26~30	31~35	36~40	41~45	46~50	
華山松	枯立木										1	1
臺灣冷杉	枯立木		1									1
臺灣鐵杉	枯立木	1	12	15	5							33
	幹折		1									1
	倒木		3	1								4
	小計	1	16	16	5							38
臺灣雲杉	枯立木	5	42	35	16	9	2	2	1	2		114
	幹折		1	1	2	4			1	1		10
	倒木		5	2	2	2		7	3	1		22
	小計		48	38	20	15	2	9	5	4		146
無法鑑定者	枯立木	1	3	2	1							7
	幹折	1	1	1								3
	小計	2	4	3	1							10
合計		8	69	57	26	15	2	9	5	4	1	196

#### (六) 塊集內樹種組成和年齡級分布

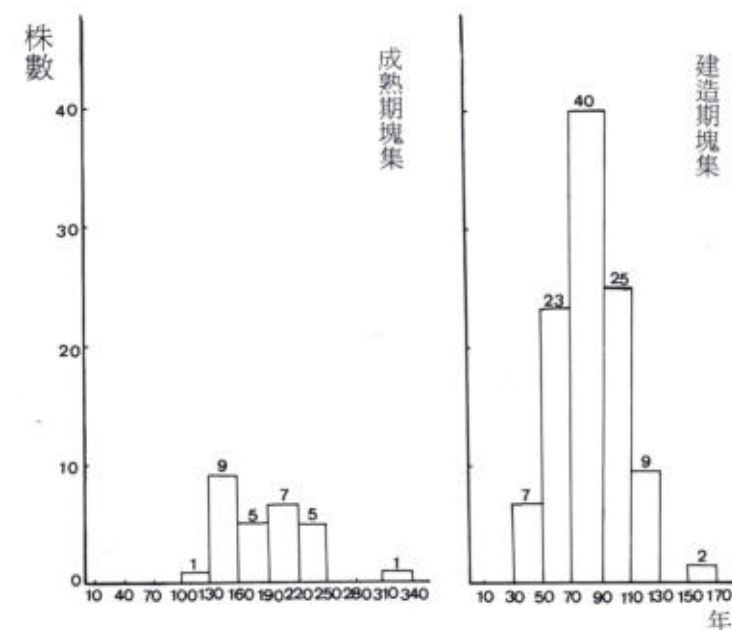
##### 1. 鬱閉林分塊集

前文曾利用矩陣群團分析將 A 樣區之鬱閉林分區分為兩個不同的塊集 (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布圖顯示於圖十二~A，此塊集中計有台灣雲杉 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 株台灣雲杉中，其年齡分布由 44 年至 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 年生之台灣雲杉樹幹在樣區中之分布狀況分別繪成樹幹分布圖 (圖十三)，則可明顯看出不同齡級之樹木分布位置確實有差異，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。

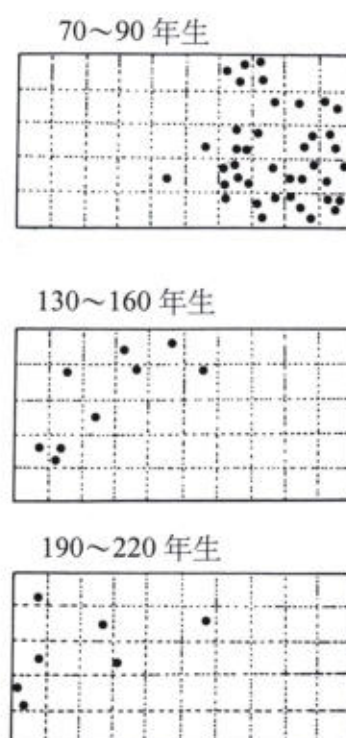


圖十一、枯死木徑級分佈



圖十二、台灣雲杉不同塊集齡級分佈圖





圖十三、台灣雲杉高峰齡級的樹幹分佈圖

前文分析樣區內之齡級分布，起初並未區分為兩塊集（圖四），經過塊集之區別後，圖十二之建造期齡級分布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布仍為向左偏歪的鐘形，且隱約可見有二型量，此與台灣雲杉在直徑級 30~40 cm 處所出現之較高死亡率有關（見上文分析），至於為何會出現二型量及一個較高之死亡率時期，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。

## 2. 更新空隙內幼苗之組成結構

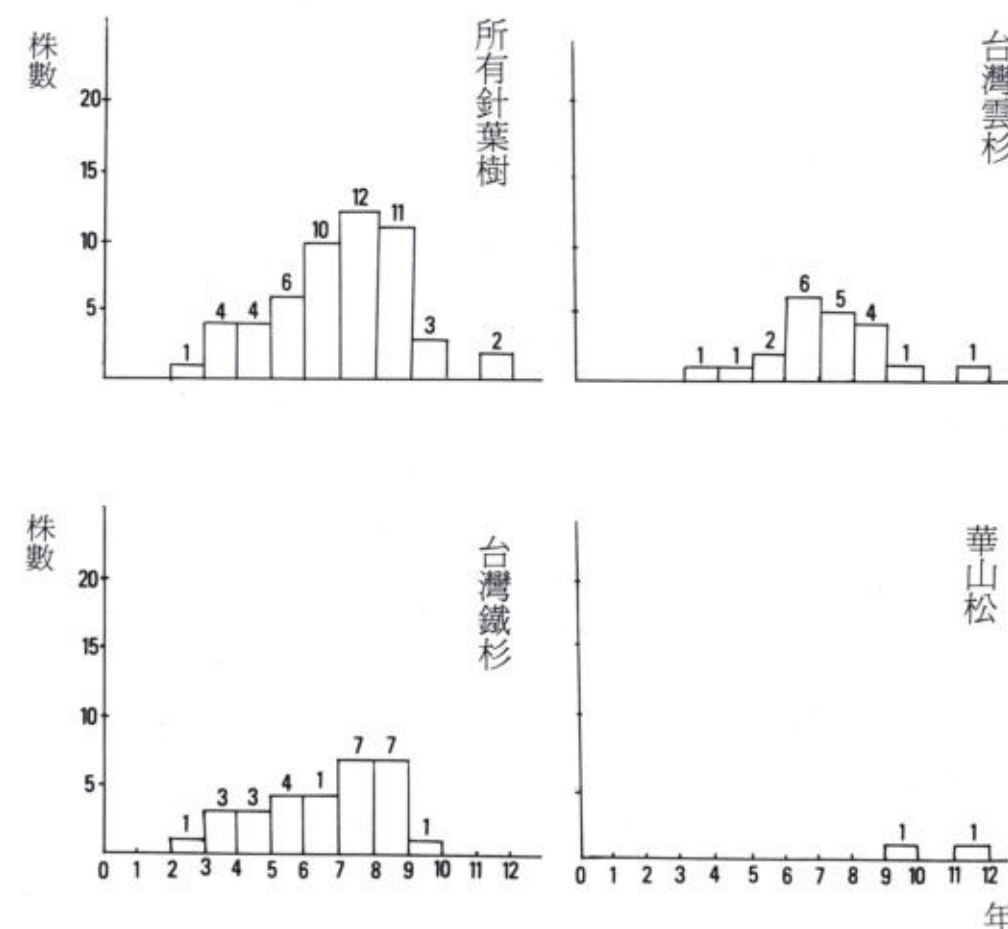
B 樣區為 A 樣區附近之崩塌地，可發現台灣雲杉及台灣鐵杉之幼苗，故視為更新孔隙之代表樣區，亦即孔隙期階段。本研究將 B 樣區內之 53 棵針葉樹幼苗，分別測量其樹高 (H)、地際直徑 ( $D_0$ ) 及年輪數，並繪成齡級分布圖（圖十四）。

台灣雲杉計取得 21 棵，最大者為 11 年生，樹高 57 cm，地際直徑 14 mm，而最小者為 3 年生 ( $H=20$  cm,  $D_0=13$  mm)，其中以 6~8 年生之株數最多，佔總株數之 71.4%，而齡級分布圖則呈峰度較小之鐘形。台灣鐵杉共有 30 棵，最大者為 9 年生 ( $H=90$  cm,  $D_0=13$  mm)，最小者僅 2 年生 ( $H=17$  cm,  $D_0=2$  mm)，其中 6~8 年生者佔總株數之 60%，而齡級分布圖則呈偏右之鐘形。此外，尚有華松兩株分別為 9 年生 ( $H=45$  cm,  $D_0=11$  mm) 及 11 年生 ( $H=69$  cm,  $D_0=12$  mm)。所有針葉樹幼苗之齡級分布顯示為鐘形。

出現在小樣區內及其周圍 10m×10m 範圍之闊葉樹有褐毛柳 (*Salix fulvopubescens*)、台灣茶藨子 (*Ribes formosanum*)、台灣紅檜、玉山女貞 (*Ligustrum*

*morrisonense*)、披針葉金銀花 (*Lonicera acuminata*)、玉山英迷、阿里山瑞香 (*Daphne arisanensis*)、台灣繡線菊 (*Spiraea formosana*) 及裡白懸鉤子 (*Rubus mesogaeus*)，地被層則以玉山薊 (*Cirsium kawakamii*)、落新婦 (*Astilbe longicarpa*)、玉山櫻草 (*Primula miyabeana*)、茅草類及苔蘚類為主，其他尚有高山芒 (*Miscanthus transmorrisonensis*)、厚唇粉蝶蘭 (*Platanthera angustata*)、玉山報莖籬簫 (*Anaphalis margaritacea* subsp. *Morrisonicola*)、虎杖 (*Polygonum cuspidatum*)、三花萼草 (*Triplostegia glandulifera*) 等，其中除少數闊葉樹屬耐陰性樹種外，大多為演替早期之陽性植物。可見台灣雲杉幼苗為不耐陰的樹種，其更新的孔隙需有相當大之面積，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，台灣雲杉、台灣鐵杉及華山松等針葉樹之出現時間大約相當，沒有明顯之差異。以數量而言，台灣鐵杉及台灣雲杉亦頗接近，而華山松則較少，顯然在孔隙形成之初，台灣鐵杉與台灣雲杉均有同等之機會及適應性，但隨著林分之發育，在研究區之生育地有利於台灣雲杉，故台灣鐵杉之數量逐漸減少，而台灣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



#### 四、討 論

##### (一) 台灣雲杉林之塊集構造與更新孔隙

經本研究之先期勘察及後期取樣工作，在A、B兩樣區內分析出台灣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台灣雲杉林中，故台灣雲杉林能生存於此一地區，形成鐵杉—雲杉林帶之主要林型。然一極盛相森林之持續，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，台灣雲杉林在海拔2500m以上形成優勢森林，另一樹種台灣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摧毀，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)，但近來則多以塊集動態稱之。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。不同程度的干擾產生孔隙後，種歧異度及植物組成會有不同的變化，孔隙之癒合大致上分為兩大類，一為干擾後植群重新建立；因陽性樹種大量侵入，造成植物相大幅度的改變。另一種為干擾前即已存在的植群得以重新組織，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示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、大面積風倒或火災等，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先驅樹為主。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。本研究調查的台灣雲杉林內，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、太平山英迷、小實女貞等。前文曾述，孔隙內之林床上雖有頗多的台灣雲杉毬果，但卻無台灣雲杉之小苗發生，然在台灣雲杉林中許多因溪流源侵蝕的溝狀崩塌地上，除可發現大量的台灣雲杉的幼苗外，尚有華山松及陽性先驅闊葉樹混生其間，如褐毛柳、台灣茶藨子等。由於台灣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，台灣冷杉及台灣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，台灣雲杉之更新孔隙，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產生之冠層孔隙為大，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 m<sup>2</sup>，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台灣雲杉幼苗出現，如在集水區之北坡陰濕環境，週期性火災發生之機率較低，可能有利於台灣雲杉之更新及成林，但如火災有循環性發生之可能 (如南坡向陽之地)，則台灣雲杉雖在早期出現幼苗，接下來可能有利於台灣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，形成台灣雲杉林中之塊集構造。

##### (二) 台灣雲杉林之更新過程及林分變化

上文曾述台灣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台灣鐵杉，且台灣鐵杉的數量較台灣雲杉稍多，但由孔隙期漸漸發展至建造期之疏伐時，台灣鐵杉的數量則大為減少。調查結果顯示A樣區中台灣鐵杉之株數不及台灣雲杉的一半，推其原因為，該生育地位於陰坡，適合台灣雲杉生存，雖然台灣鐵杉能在此更新，但因台灣雲杉之競爭力較強，故而形成台灣雲杉優勢。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，針葉樹種僅有少數能夠繼續存活，其餘的陽性闊葉樹如褐毛柳、台灣茶藨子、台灣繡線菊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、苔蘚類及地衣類植物生存。而大量的台灣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，且林冠完全鬱閉，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，這些干擾舒緩了競爭壓力，同時將會出現較多的闊葉樹種或偏陽性的蕨類植物，這些樹種在裂隙下形成優勢，而使整個台灣雲杉成熟林內構成不連續之次樹冠層，其高度約與台灣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，此時冠層之台灣雲杉已有枯死現象，樣區中大多數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，取決於台灣雲杉之壽命，而未來是否被其他林型取代，則看台灣雲杉林下之其他樹種組成，以及附近是否有經過此種取代而形成之森林。此外，能否經由孔隙期之回歸而維持其永續更新，應考慮上述之干擾機制，台灣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，究竟台灣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。台灣雲杉在台灣之分布可降低到海拔 2000m 之山區，但在 2500m 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，有利於台灣雲杉之早期發育，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。可見台灣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。

## 五、結 論

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，本研究主要證實台灣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、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，則因取樣有限而無法推算，如欲充分探討台灣雲杉之空間結構，尚需擴大調查面積。

## 六、引用文獻

- 林旭宏、賴國祥，1995。台灣特有針葉林族群動態之研究 III. 中橫沿線台灣雲杉林族群動態之研究，台灣省特有生物研究保育中心執行成果，第 20-43 頁。
- 林朝榮，1957。臺灣地形，臺灣省文獻委員會 臺北，共 424 頁。
- 柳楮，1966。臺灣產松柏類植物地理之研究，林業試驗所報告 122: 1-33。
- 柳楮、葛錦昭、楊柄炎，1961。臺灣主要林型生態調查，林業試驗所報告 72: 1-65。
- 梁鉅榮，1961。臺灣山地之土壤，臺灣銀行季刊，12(4): 78-95。
- 陳子英，1994。台灣北部南櫟林帶櫟木林型主要樹種天然更新方式之研究。臺大森研所博士論文(指導教授：蘇鴻傑博士)，共 135 頁。
- 陳正祥，1961。臺灣地誌，數明產業地理研究所報告，94(3): 909-935。

- 黃群修，1994。雪山北坡臺灣冷杉森林動態與族群結構之研究，臺灣大學森林研究所碩士論文(指導教授：蘇鴻傑博士)，共 58 頁。
- 黃增泉等，1984。玉山國家公園植物生態景觀調查，內政部營建署，共 77 頁。
- 廖日京，1988。台灣樟科植物之學名訂正，台灣大學森林系 自行出版。
- 劉崇瑞、廖日京，1982。樹木學，台灣商務印書館。
- 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，121: 207-239。
- 劉崇瑞、蘇鴻傑，1983。森林植物生態學，台灣商務印書館，共 462 頁。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄，1988。臺灣木本植物誌，國立中興大學農學院，共 925 頁。
- 劉靜榆，1991。台灣中部沙里仙溪集水區植群生態之研究 I. 植群分析與森林演替之研究，國立臺灣大學森林研究所碩士論文(指導教授：蘇鴻傑博士)，共 131 頁。
- 劉靜榆、曾彥學，1999。玉山國家公園沙里仙溪集水區植群生態之研究，國家公園學報，9(1): 11-31。
- 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，119: 201-215。
- 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，第 95-176 頁。
- 蘇鴻傑、林則桐，1979。木柵地區森林植群之矩陣群團及分佈序列，臺大實驗林研究報告，124: 187-210。
- 蘇鴻傑，1992。北大武山針闊葉樹自然保護區植群生態之研究—鐵杉林之組成結構與塊集動態，臺灣省林務局保育研究系列，共 150 頁。
- Ansley, J. S. and J. J. Battlse. 1998. Forest composition, structure, and change in an old-growth mixed conifer forest in the northern Sierra Nevada. *J. Torrey Bot. Soc.* 125: 297-308.
- Barden, L. S. 1980. Tree replacements in small canopy gap of a cove hardwood forest in the southern Appalachians. *Oikos* 35: 16-19.
- Batista, W. B., W. J. Platt and R. E. Macchiavelli. 1998. Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology* 79(1): 38-53.
- Bray, J. R. 1956. Gap phase replacement in a maple basswood forest. *Ecology* 37: 598-600.
- Brockway, D. G. and K. W. Outcalt. 1998. Gap-phase regeneration in longleaf pine wiregrass ecosystems. *Forest Ecology and Management* 106: 125-139.
- Brokaw, N. V. L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. In: Leigh, E. G. et al. (eds.). *The Ecology of a Tropical Forest*. p.101-108. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Brokaw, N. V. L. 1985a. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- Brokaw, N. V. L. 1985b. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. In: Pickett, S. T. A. and P. S. White. (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. p.53-69. Academic Press, New York.
- Busing, R. T. and P. S. White. 1997. Species diversity and small-scale disturbance in an old-growth temperate forest: a consideration of gap partitioning concepts. *Oikos* 78: 562-568.
- Busing, R. T. 1998. Composition, structure and diversity of cove forest stands in the Great



- Smoky Mountains: a patch dynamics perspective. *Journal of Vegetation Science* **9**: 881-890.
- Celbsch, E. E. C. and R. T. Busing. 1989. Secondary succession, gap dynamics, and community structure in a Southern Appalachian cove forest. *Ecological Society of America* p.728-735.
- Ceska, A. and H. Reemer. 1971. A computer program for identifying species relevance groups in vegetation studies. *Vegetatio* **23**: 255-277.
- Clark, J. S., E. Macklin and L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecology Monographs* **68**(2): 213-235.
- Curtis, J. T. and R. P. McIntosh. 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. 300pp.
- Dalling, J. W., S. P. Hubbell and K. Silvera. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* **86**: 674-689.
- Feller, M. C. 1998. Influence of ecological conditions on Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) germinant survival and initial seedling growth in south-central British Columbia. *Forest Ecology and Management* **107**: 55-69.
- Foré, S. A., J. L. Vankat and R. L. Schaefer. 1997. Temporal variation in the woody understory of an old-growth *Fagus-Acer* forest and implications for overstory recruitment. *Journal of Vegetation Science* **8**: 607-614.
- Goldblum, D. 1997. The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *Journal of Vegetation Science* **8**: 125-132.
- Greig-Smith, P. 1952. The use of random and contiguous quadrat in the study of the structure of plant communities. *Annals of Botany* **16**: 293-316.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*, 3<sup>rd</sup> ed. University of California Press, Berkeley, CA.
- Hara, M. 1985. Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jap. J. Ecol.* **35**: 337-343.
- Hill, M. O. 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. and K. Maruyama. 1978. Structure of natural *Abies mariessi* forest in Mt. Naeba. I. Stratification and patterns of spatial distribution in closed stand. *Bull. Niigata Univ. For.* **11**: 37-49. (In Japanese with English summary)
- Kanzaki, M. 1984. Regeneration in subalpine coniferous forests. I. Mosaic structure and regeneration process in a *Tsuga diversifolia* forest. *Bot. Mag. Tokyo* **97**: 297-311.
- Kelty, M. J. 1986. Development patterns in two hemlock-hardwood stands in southern New England. *Can. J. For. Res.* **16**: 885-891.
- Kershaw, K. A. 1966. *Quantitative and dynamic ecology*. 2<sup>nd</sup> ed. American Elsevier Pub. Co., New York. 183pp.
- Kitamoto, T. and T. Shidei. 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.
- Kneeshaw, D. D. and P. J. Burton. 1997. Canopy and age structures of some old sub-boreal *Picea* stands in British Columbia. *Journal of Vegetation Science* **8**: 615-626.
- Ludwig J. A. and J. F. Reynolds. 1988 *Statistical Ecology*. John Wiley & Sons. U.S.A. 337 pp.
- Mark, P. L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pennsylvanica* L.) in the main-tendency of stability in northern hardwood ecosystem. *Ecological Monographs* **44**:73-88.
- Mohler, C. L., P. L. Marks and D. G. Spragel. 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. *Journal of Ecology* **66**: 599-614.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974 *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons. New York. 547pp.
- Nakashizuka, T. and M. Numata. 1982. Regeneration 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. III. Studies on the structure of plant communities. *Bot. Mag. Tokyo.* **62**: 35-38.
- Oliver, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbance. *Forest Ecology and Management* **3**: 153-168.
- Ponge, J. F. and J. B. Ferdy. 1997. Growth of *Fagus sylvatica* saplings in an old-growth forest as affected by soil and light conditions. *Journal of Vegetation Science* **8**: 789-796.
- Runkle, J. R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forest of the eastern United States. *Ecology* **62**:1041-1051.
- Runkle, J. R. 1985. Disturbance regimes in temperate forest. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, USA.
- Rydgren, K., G. Hestmark and R. H. Økland. 1998. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* **9**: 763-776.
- Sokal, R. K. & C. D. Michener. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sic. Bull* **38**: 1409-1438.
- Sokal, R. K. & P. H. A. Sneath. 1963. *Principles of numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco. 359pp.
- Sørensen, 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. 1984a. Studies on the climate and vegetation type of the natural forest in Taiwan. II. Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient *Quart. J. Chin. For.* **17**(4): 57-73.
- Su, H. J. 1984b. Studies on the climate and vegetation type of the natural forest in Taiwan. I. Analysis of the variation in climatic factors. *Quart. J. Chin. For.*, **17**(4):57-73.
- Walter, H. 1976. *Die ökologischen system der kontinente (Biogeosphere)*. Gustav Fischer



- Verlag, Stuttgart. 131pp.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* **35**: 1-22.
- West, N. E. 1966. Matrix clusters analysis of montane forest vegetation of the Oregon Cascades. *Ecology* **47**: 975-981.
- Whitford, P. B. 1949. Distribution of woodland plants in relation to succession and colonial growth. *Ecology* **30**: 199-208.
- Whitmore, T. C. 1977. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P. B. and M. H. Zimmermann (eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. p.639-655. Cambridge University Press, London and New York.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**(3): 536-538.
- Whittaker, R. H. 1953. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* **23**: 41-78.
- Williamson, G. B. 1975. Pattern and serial composition in an old-growth beech-maple forest. *Ecology* **56**: 727-731.
- Wilson, J. B., H. Gitay, J. B. Steel and W. McG. King. 1998. Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale. *Journal of Vegetation Science* **9**: 213-220.
- Yamamoto, S. 1989. Gap dynamic in climax *Fagus crenata* forest. *Bot. Mag. Tokyo* **120**: 93-114.

## Dynamics and Population Structure of Taiwan Spruce Forest in the Shalihsian Creek Watershed of Yushan National Park

Horng-Jye Su<sup>(1)</sup>, Yen-Hsueh Tseng<sup>(2, 4)</sup> and Ching-Yu Liou<sup>(3)</sup>

(Manuscript received 21 March 2000 ; accepted 26 April 2000)

**ABSTRACT:** This study examined the floristic composition and age-class structure of the Taiwan spruce (*Picea morrisonicola* Hay.) forest in the Shalihsian watershed of Yushan National Park (elevations above 2600m). We tried to elucidate the population dynamics and regeneration process of this endemic tree species. A one-ha square sample area was selected and divided into 100 plots, each 10m×10m. For each plot, height of each tree and diameter at its breast height were measured. Based on the result of cluster analysis, the plots were divided into two patches : one composed mainly of spruce of large diameter-classes, and the other with spruce of small diameter-classes and Chinese hemlock of small and middle diameter-classes. The former represented the stand of mature phase, with an average height of 35m, an average diameters 40 cm, and an average age of 220 years (range 159-317years). The latter represented the stand of building phase, with an average height of 20m, an average diameter of 18 cm, and an average age of 83 years (range 45-120 years). The age-class distribution of both patches showed a bell shape curve, indicating that they were even-aged forests formed at different times. There were obvious evidences of thinning of saplings in the stand of building phase, and senescence of canopy trees in the stand of mature phase. Also, seedlings of spruce did not occur under the forests of both patches, but were found in the canopy gaps of gully erosion. The area of the gaps was estimated to be 1600 to 2500 m<sup>2</sup>. However, openings resulted from the death of single or few old trees in later successional stages showed no sign of regeneration. Since there were many gully erosions or landslides where spruce can regenerate, the forest is capable of persistence, and shows a mosaic structure of different large patches.

**KEYWORDS :** Taiwan Spruce Forest, Patch Dynamics, Population Structure, canopy gap.

(1) Professor, Department of forestry, National Taiwan University, Taipei 106, Taiwan, R.O.C.

(2) Taiwan Endemic Species Research Institute, Division of Botany, 1, Ming-shen East Road, Chichi Township, Nantou County, Taiwan, R.O.C.

(3) Taiwan Endemic Species Research Institute, Division of Habitats and Ecosystems, 1, Ming-shen East Road, Chichi Township, Nantou County, Taiwan, R.O.C.

(4) Corresponding author.