

台灣省農林廳林務局保育研究系列81-03號

國立台灣大學合作

臺灣國有林自然保護區植群生態之調查研究
北大武山針闊葉樹自然保護區植群生態之研究(二)
鐵杉林之組成結構與塊集動態

VEGETATION ECOLOGY OF NATURE RESERVE
IN TAIWAN NATIONAL FOREST

STUDIES ON THE VEGETATION ECOLOGY OF PEITAWUSHAN CONIFEROUS
AND BROAD-LEAVED FOREST NATURE RESERVE (II)
STRUCTURAL COMPOSITION AND PATCH DYNAMICS OF HEMLOCK FOREST

蘇鴻傑

Horng-Jye Su

主辦機關：臺灣省農林廳林務局
屏東林區管理處
執行機關：國立臺灣大學森林研究所
森林生態研究室

中華民國八十一年六月

臺灣國有林自然保護區植群生態之調查研究
北大武山針闊葉樹自然保護區植群生態之研究(二)
鐵杉林之組成結構與塊集動態

主辦機關：臺灣省農林廳林務局
屏東林區管理處

執行機關：國立臺灣大學森林研究所

研究工作人員

計畫主持人：蘇 鴻 傑

計畫擬定及推動、資料分析研判、文獻收集、
電腦程式設計、研究報告撰寫及校閱、繪圖

研究助理：張至善 張哲彰

野外採集及樣區調查、植物社會樣區資料統計
、資料整理、樣區林相攝影

台灣國有林自然保護區植群生態之調查研究

序

人類之科技發展至今，已顯著改變了生育環境及天然資源之自然秩序，雖大幅提升了多數人之物質生活，然人口之持續成長，使人類對天然資源之需求漫無止境。基於對天然資源利用方式之關切，以及對資源長期供應人類利用之期望，生態學者及有識之士乃憂心忡忡，而大力急呼生態保育。

依國際自然保育聯盟（IUCN）所發表之「世界自然保育方略」所載，天然資源之保育，係對人類使用生物圈（biosphere）之行爲加以經營管理，使其能對現今人口產生最大且持續之利益，同時保留其潛能，以滿足後代子孫之需求與期望。因此，保育係積極的行爲，包括對自然環境之保存、維護、永續性利用、復原及改良。保育之意義並非絕對保留不用，而是合理的利用，係人類繼續生存之另一種替代方案。天然資源之保育策略雖多，然在現今人類超量及不合理使用資源之情況下，保育學者均認爲有必要保留部份天然生育地及物種，以符合研究、經營及遊憩需求，自然保護區之觀念即應運而生，在此種保護區內，一切生物及環境皆保持自然狀況，而不受人類之利用或干擾，俾使生態系（ecosystem）之功能得以正常運作。在此觀念及潮流影響之下，世界各國均制定了不同之保護區及經營目標，惟所用之名稱略有不同，國際自然保育聯盟對此等性質之地區，概以保育區（conservation area）稱之，以下又劃分爲十類，包括國家公園、嚴格自然保留區及其他各類，一般保育學者亦常將此種區域稱爲自然地

區 (natural area) 或自然保留區 (natural reserve) ，另一同義字則為生態保留區 (ecological reserve) ，名稱雖有差異，然其主旨則大同小異，蓋保留區之設置乃土地及資源經營之必要手段，亦可視為土地利用方式之一。

自然保留區之功能，可歸納為下列五點：(1)保留地球各種生態系之代表例證；(2)供為生態演替現象、生物及物理環境之長期研究材料；(3)提供基準及對照值，以檢定因人類活動引起自然作用及生態系改變之參考依據；(4)保存複雜之物種歧異度及基因庫；(5)供為稀有及臨絕物種之庇護區。上述各種用途，有作為基本的科學研究及教育者，有提供自然資源之經營範例者，亦有保留未來之潛在用途者。由於各地之環境因子及生物群聚並非一致，故宜依生態系變異之特性，選擇不同地點作為代表，成立保育區，構成保育區之系統，以保存自然界之多樣性。

保育思潮影響所及，本省林業經營已由木材等林產物之收穫，轉趨多目標利用。本省森林資源之保育觀念，近年來深受有關機構及學者之重視，對於森林資源之保存，早期即有自然保護區之雜議及規劃，故保存自然之觀念，實肇始於林業，在提議之初，僅以「自然保護區」通稱，然對其特性未加以分類，亦未有明確之法令依據，待至民國七十一年以後，文化資產保存法及國家公園法之相繼頒布，本省保護區才有各種規劃、區分及法律地位。台灣之天然生物資源十分豐富，而蘊藏量最多且既有留存者，概以森林為代表，故保育觀念源起於林業自屬必然。目前之四處國家公園成立後，雖均有生態保護區之設置，然以台灣各種林型及生態系之歧異性觀之，國家公園之幾處生態保護區實無法涵蓋所有應保護之自然地區，故國有林地中之成立保護區仍為不可或缺之保育工作。

自從民國六十五年「台灣林業經營改革方案」頒布實施以來，自然資源之保育已成為林業經營之重心。台灣林地佔全省面積之 52%，為本省陸地上主要之自然資源，其中某些林型、生態系及動植物種類，或具有代表性，或具有稀有性，均急待加以維護。林務局有鑑於此，早於民國五十四年即著手規劃野生動植物及自然資源之保育措施，歷年來從事各種調查，並協助學者參與研究甚多。民國六十五年曾進行全省自然保護區之調查與設置，選出預定地點三十餘處，除在本省北、中、南成立三處大型生態保護區外，並於民國七十五年完成 35 處自然保護區之初步勘察報告。

綜觀林務局已擬定之 35 處自然保護區，有以保護特殊生態系或林型者，有以保持特殊地形景觀者，而以保護特殊或稀有動植物為主要目標者亦為數甚多。這些保護區雖已列入林業經營計劃，然目前僅有少數地區得以依文化資產保存法正式公告，取得保育地位。按保護區系統之建立，應力求週詳而完整，不宜遺漏任何特殊之資源類型，故其地位評估及優先等級之決定，有賴保護區基本生態資料及特性之收集，而未來之經營目標及管理原則之參考依據，亦非基礎資料庫莫屬。反觀現已擬設之多數保護區，大多僅經初步踏勘，尚未有文獻紀錄者仍不在少數，故在保育工作之初步階段，調查其基本之生態資源特性、分析主要保育重點，並評估保護區在整個保育系統中之地位，乃成為急待加強之一環。林務局有鑑於此，乃分年擬定研究計劃，邀約有關學術單位參與，期能早日建立自然保護區之初步生態資料庫，而利於百年大計之進行。

台灣大學森林研究所師生，此次受命就若干保護區進行生態調查研究而得以參與保育盛事，感誌之餘自當全力以赴。然生態系之內容包羅萬象，非有各界專家共同參預，無法得致完整之研究結果，本研

究以植群生態爲主要調查重點，因書成於倉卒，誤謬之處，尙祈海內外先進，不吝賜正，此外，尙有諸多生態資料，仍待各方專家之關切與參預，願本書能收拋磚引玉之效，期有各界共襄盛舉。

國立台灣大學教授 蘇鴻傑謹誌

中華民國七十七年四月

目 錄

中文摘要	1
英文摘要	3
壹、緒 言	5
貳、鐵杉林之生態及族群動態	12
一、鐵杉林之分布及生態特性	12
二、鐵杉林之更新及族群動態	16
三、台灣鐵杉林之生態特性	20
四、極盛相森林之塊集動態	26
參、研究區位置及環境概況	34
肆、取樣及分析方法	38
一、野外樣區調查	38
二、植物數量之統計	40
三、林分之環境及林相因子評估	41
四、林分組成變異梯度分析	42
五、樹木年齡及生長量之測計	43
六、林分塊集動態及生長模式之分析	44
伍、結果與討論	46
一、台灣鐵杉林之組成及形相	46
二、鐵杉林組成及形相之變異梯度	50
三、鐵杉林分塊集之組成	57
四、鐵杉林分塊集之族群構造	66
五、伴生闊葉樹之族群構造	74
六、鐵杉林分發育動態及林木生長趨勢	78
(→) 孔隙形成機制及恢復過程	78

(一)林分發育及林相變化	82
(二)鐵杉林木生長趨勢	89
陸、結論及建議	96
一、鐵杉林分塊集動態綜論	96
二、鐵杉的耐陰性及更新隙區	101
三、鐵杉在台灣森林中之極盛相地位	106
四、保護區鐵杉林之經營管理	110
柒、引用文獻	113
附 錄	122
附錄一 鐵杉林組成植物代號及學名對照表	122
附錄二 鐵杉林樣區樹木密度原始資料表	124
附錄三 鐵杉林樣區樹木底面積原始資料表	126
附錄四 鐵杉林樣區環境及林相因子原始資料表	128
附錄五 鐵杉林樣區樹木擬種及草本相對優勢度原始矩陣	130
附錄六 降趨對應分析四軸之鐵杉林樣區序列分數表	133
附錄七 降趨對應分析四軸之擬種序列分數表	134
攝影解說	135

表目錄

表一	鐵杉全林分組成樹種平均數量統計表	47
表二	植群變異軸與樣區環境及形相因子間之相關係數矩陣	56
表三	鐵杉林分三種塊集之組成植物及直徑級變化綜合表	59
表四	鐵杉林孔隙期組成樹種平均數量統計表	61
表五	鐵杉林建造期組成樹種平均數量統計表	63
表六	鐵杉林成熟期組成樹種平均數量統計表	65
表七	鐵杉林三個發育階段組成植物動態綜合表	97
表八	鐵杉林三個發育階段林相及生長動態綜合表	100
表九	台灣鐵杉雲杉林帶主要針葉樹耐陰性及更新隙區比較表	107

圖目録

圖一	松科鐵杉屬植物之世界性分布	13
圖二	同齡林發育之階段性變化及老齡林之塊集構造	31
圖三	大干擾後林分發育圖解	32
圖四	北大武山針闊葉樹自然保護區及附近地形略圖	35
圖五	保護區地形及鐵杉林研究區位置圖	37
圖六	鐵杉林研究區詳細地形及樣區位置圖	39
圖七	鐵杉樣區在分布序列前三軸空間上之分布位置	52
圖八	鐵杉林組成樹木擬種在分布序列前二軸之分布位置	54
圖九	鐵杉全林分之直徑級頻度分析	67
圖十	鐵杉林孔隙期之鐵杉直徑級頻度分析	67
圖十一	鐵杉林建造期之鐵杉直徑級頻度分析	69
圖十二	鐵杉林成熟期之鐵杉直徑級頻度分析	69
圖十三	鐵杉在孔隙期及建造期之齡級頻度分析	72
圖十四	鐵杉林建造期各樣區鐵杉林木之齡級分布	72
圖十五	主要伴生闊葉樹在鐵杉不同發育期之直徑級分布	76
圖十六	鐵杉林發育過程中樣區樹木底面積之變化趨勢	83
圖十七	鐵杉林分平均高度以林齡排序顯示之變化趨勢	85
圖十八	鐵杉林冠層覆蓋度以林齡排序顯示之變化趨勢	85
圖十九	鐵杉林分中鐵杉總計密度隨林齡之變化趨勢	88
圖二十	鐵杉林發育階段枯立木及倒木之分布情形	88
圖二十一	鐵杉單株樣木在孔隙期之樹高與樹齡分布關係	90
圖二十二	鐵杉單株樣木在孔隙期之胸徑與樹齡分布關係	90
圖二十三	鐵杉單株樣木在建造期之樹高與樹齡分布關係	92

圖二十四	鐵杉單株樣木在建造期之胸徑與樹齡分布關係	92
圖二十五	鐵杉代表樣木五年期徑向生長量變化曲線	94

北大武山針闊葉樹自然保護區植群生態之研究(二)

鐵杉林之組成結構與塊集動態

中文摘要

北大武山針闊葉樹自然保護區之鐵杉林位於海拔2600—3000公尺之中央山脈主脊附近，為台灣西南部典型之鐵杉純林。經由樣區調查及組成樹木直徑級之變異梯度分析，得知林分組成及構造之變化，實屬於極盛相森林之更新動態。林冠層樹木於屆老朽之時，又受暴風、火災、崩塌及豪雨等自然力之促進，致有枯立、幹折及根拔等干擾孔隙出現，盛行孔隙大小雖僅有單一或少數倒木之範圍（100—600平方公尺），然林冠疏開及礦物土裸露之地表孔隙有利於鐵杉幼苗之更新。配合孔隙中鐵杉及闊葉樹之再生與重建，林分發育由孔隙期進入建造期，並達到老齡的成熟期，不同階段組成空間上鑲嵌之塊集構造，並呈輪迴式轉換，而鐵杉林得以持續更新，林型亦呈穩定狀態。

孔隙期之鐵杉直徑多在5公分以下，為新生幼苗及稚樹，新苗之建立可持續20—30年，其族群構造呈L形。建造期鐵杉胸徑在6—59公分間，為前期存活木之進級生長，新苗已不再出現，林木間有激烈競爭導致天然疏伐，其族群構造呈正向偏歪之常態曲線，徑級見有相當於冠層及次冠層的兩個高峰，局部地點則可見有同齡林之塊集。至成熟期，鐵杉胸徑多在60—130公分間，到達冠層之優勢木呈穩定而緩慢之生長，其族群構造為旋轉之S形，顯示老齡木之成熟及中徑級林木之大量死亡。隨著林分之發育，樹木高生長除孔隙期若干稚樹生長較快外，大致呈緩慢之直線上升。直徑生長則有較大之轉變，孔隙期增加頗快，建造期之

直徑差異最大，然後期生長量已趨下降，至成熟期競爭已緩和，生長緩慢而少有變異。故綜合全期之生長趨勢，林分之底面積及冠層覆蓋度皆呈冪次函數變化，而林分密度則因死亡率之由高趨低，故接近負冪次函數，由林中枯立木及倒木之分布亦可見死亡率之轉變。

鐵杉之徑向生長量在建造期雖有數度解放現象，然在孔隙期則未見解放跡象，顯示其更新係在孔隙造成後才出現，而非前生苗之解放，按相對耐陰性之區分宜視為孔隙種。伴生闊葉樹中亦有與鐵杉同時更新之孔隙種，然耐陰性更高之耐陰種及陰性種，則於鐵杉之建造期及成熟期大量更新，且在孔隙造成後保有前生苗，惟以鐵杉之高大體型與長壽特性，自可維持其在極盛相林之優勢地位。此種極盛相地位僅限於鐵杉雲杉林帶，在此下方之櫟林帶中，鐵杉亦有分布，但更新隙區已為耐陰性闊葉樹之前生苗所取代，鐵杉遂淪為次級演替之中途樹種，不復有穩定之林型出現。與同一林帶的雲杉比較，鐵杉更新所需之干擾機制及孔隙極為常見，故其純林分布面積遠大於雲杉。鐵杉藉由孔隙更新及發育塊集的轉換，自可維持全林之更新與穩定。保護區內鐵杉林之經營管理，旨在監視並記錄自然之干擾機制，並防止外界的人為干擾，以確保塊集動態之正常運作，而達成科學研究及物種保存的目標。

**STUDIES ON THE VEGETATION ECOLOGY OF PEITAWUSHAN CONIFEROUS
AND BROAD-LEAVED FOREST NATURE RESERVE (II)**

STRUCTURAL COMPOSITION AND PATCH DYNAMICS OF HEMLOCK FOREST

Summary

A Taiwan Hemlock (*Tsuga chinensis* var. *formosana*) forest, located at the ridge of Central Range between 2600-3000 meters in the Peitawushan coniferous and broad-leaved forest nature reserve, was sampled and analyzed with respect to its composition and gradient of diameter variation. The variation among local stands represents the changes of regeneration phases within a climax forest. The canopy gaps are created by standing dead, broken and uprooted old trees, and are facilitated by natural disturbances such as typhoon, fire, landslide and heavy rain. The prevailing gap size corresponds to a single or a few treefalls (100-600 sq. meters). The canopy openings and the gaps in forest floor with exposed mineral soils promote the establishment of Hemlock seedlings and the growth of saplings. The revegetation of Hemlock and hardwoods initiate the stand development from gap phase, through building phase into mature phase. Different patches form a mosaic structure with cyclic changes among them.

The diameters of Hemlock trees in gap phase are mostly under 5 cm. The reproductions of seedlings and saplings persist for about 20-30 years, forming a L shape population structure. Trees in building phase range from 6-59 cm in diameters. They are survived trees from previous phase. The severe competition and natural thinning result in a population structure of a positive skewed normal curve with 2 modes corresponding to the canopy and subcanopy trees. Small even-aged stands can be found in local plots. The mature phase consists of old dominant trees reaching the main canopy, with diameters ranging from 60 to 130 cm. The slow and stable growth is expressed by a rotated sigmoid population structure, with emergent trees as a plateau-like mode and low representation of middle-aged trees. In the successive development the height growth of trees follows a linear and gentle slope, although the small trees in gap phase show more rapid growth. The diameter growth exhibits obvious changes due to the great differentiation of girth by dominant and suppressed trees. However, the diameter growths generally slow down in later stages and little variation can

be detected during the mature phase. Thus general growth trends in basal area and canopy coverage through all phases are best fitted by a power function, while the changes in stand density approach a negative power function. This is evidenced by the distribution of standing dead trees and fallen logs in the forest.

The periodic radial growth of Hemlock trees experienced several releases during building phase. However, these trends are not shown in the saplings of gap phase, suggesting that the regenerations in the gaps are not advanced seedlings. Hemlock is considered as a gap species in terms of shade tolerance ranking. There are several gap species of hardwoods in the understory. A few shade-tolerant or shade hardwoods also regenerate abundantly during the building and mature phases of Hemlock. Nevertheless, these species can hardly replace the climax status of Hemlock which dominates in size and life span. The climax position of Hemlock is only maintained in Tsuga-Picea forest zone of Taiwan. Outside this range, the regeneration niche of Hemlock is replaced by many shade-tolerant hardwoods, and Hemlock appears as a seral species in secondary succession. As compared to Taiwan spruce (*Picea morrisonicola*) in the same forest zone, the pure stands of Hemlock are far more extensive due to its more frequent disturbance mechanism and regeneration niches. The Hemlock forest is self-maintained by specific patch dynamics, hence the monitorings and documents of these mechanism are essential to the management and preservation of this forest type within the nature reserve.

壹、緒 言

自然資源保育之重要性，目前已成爲世界各國政府及民間人士之共識。對於再生性資源（renewable resource）而言，保存重點在於地球上之生物歧異度（bio-diversity），使各式各樣的動植物能免於絕種，爲後代子孫永續利用，同時保持生物圈內各種生態系之正常運作（IUCN 1980）。在此前提下，生態學者之任務著重於動植物種類及生物社會之評估，在瞭解其生態特性及保育現況後，才能提供有效的保護。保護措施主要包括積極的經營、設立自然保護區及立法保護等（Spellerberg 1981），其中經營及立法兩項可說是輔助措施，根本的保護之道，在提供合適的保護區，使生態系維持原始風貌，成爲動植物之庇護所。

目前地球上各種類型之自然保護區相繼規劃或成立，保護區之設置成爲一種正式的土地利用方式，即使開發中國家亦不例外(Prins 1987)。根據國際自然保育聯盟（IUCN）之統計，至1985年爲止，全世界有案可考之各類型保護區約有三千五百餘處（IUCN 1985），涵蓋面積約爲全球陸地之3%，其中各國所規劃之保護區數目不等，保護區面積佔全國土地面積之百分率亦有很大差異，例如美國各種保護區面積約佔全國土地利用之9%，其他國家或高或低，均與各國資源特性及保育政策有關。台灣之自然保護區以國有林地爲基礎，其形式則包括林務局經營規劃之自然保護區、國家公園內之生態保護區，及根據文化資產保存法所設立之自然保留區，至民國八十年爲止，上列各種保護區之總面積約佔全省面積之6.5%（蘇鴻傑 1991），若與全世界保護區面積百分率相比，可謂已高於平均值，然而台灣對於生物歧異度之保存績效如何？此當非面積比例一項所能評估，以下試就台灣目前生物保育問題略加探討，以便

說明本文宗旨。

保育 (conservation) 的內涵實包括兩方面，其一為對資源進行合理之開採與利用 (rational exploitation and use)，其二為採取適度的保留 (preservation)，前者非本文之主旨，在此不擬評論，後者之有效途徑在於保護區之規劃及設置 (蘇鴻傑 1988)。經過最近十年來之努力，台灣目前已有數十個各種類型之保護區，至少就物種保存方面而言，可說已有初步之績效，另以長期觀點而言，台灣的生物資源保育仍有若干問題急待解決，試分別討論如下。

一、保護區將陸續規劃成立。自民國七十一年迄今，本省已有四座國家公園正式成立，而在民國七十四年林務局亦完成35處自然保護區之初步規劃 (林務局 1986)，配合文化資產保存法之實施，至民國八十年為止，已公告設置之自然保留區有十四處，其中大多為林務局原規劃之自然保護區經擴編改制而來。在可預見之未來，各類保護區將繼續成立，例如雪霸國家公園最近成立，蘭嶼國家公園則在擬議之中。林務局最近並有雙鬼湖自然保護區之研議，此外，若干海岸地區亦經設置為自然保留區。隨著各種保護區之出現，生物調查資料亦將陸續完成。

二、保護區系統之代表性評估。上述各類型保護區之面積雖已達全省之7%土地面積，未來此面積百分率仍將繼續增加，然保護之績效不能單由保護區之面積來評斷。鑑於生物資源特性及分布之不均質，以及各地生態系之多樣性，國際自然保育聯盟在評估世界之保育現況時，係將全球分為八個區 (realm)，以下再細分為193個生物地理的省 (province)，並依生態系特性將生物群落分為14種生物群系 (biome) (Dasman 1973, Udvardy 1975)，在此架構下逐一評估各省中生態系類型之保存地點及面積。要言之，保護區之設置不能採用逢機選擇，否則可能遺漏若干資源類型而無法全面保存。就某一小地區 (如台灣) 而言，當多數保護

區形成一系統網路後，接下來便要檢討此系統是否已包羅該地區中所有必須保護之物種及生態系，此即所謂保護區系統之代表性評估（evaluation of representativeness）（Usher 1986，蘇鴻傑 1989）。為達成此項評估，有兩項調查必須同時進行，如以台灣森林植群之類型代表生態系之初步分類，則全省之林型必須徹底清查（Su 1984a，b；1985；Su 1992；蘇鴻傑 1991），此外，各保護區之植群類型及資源亦須完成基礎調查，兩者互相比較，才能確定台灣之所有林型及物種是否全部納入保護區系統之中，而達到代表性之要求。此種評估是一項長期工作，然目前尚未受到重視，故增加保護區之數目及面積，到底能否收羅更多急待保護之物種及生態系？是否能提高系統之代表性？值得進一步探討。

三、保護區之保護目標及策略之確定。目前台灣之保護區雖有不同類型及名稱，但其區別偏重在法律地位及管理機構，對於各保護區之生物特性則欠缺明確之區分，故保護目標及經營策略亦無詳盡之指導原則。國家公園及文化資產保存法之保留區，有其特定的法令依據，而國有林之自然保護區雖已列入經營計劃，但林業經營之森林法中並未訂出經營原則。以上各類保護區，不論有無明確的法律條文，對於某一保護區之經營目標及經營細節，恐非單一法令或文件所能言明，其主要原因，乃因不同名稱之保護區，並非考慮生物資源特性及經營策略而劃分，故同一名稱之保護區（如文資法之自然保留區），實含有不同的生物及生態特性，而應有不同的經營政策及管理措施來配合。針對這一問題，國際自然保育聯為協助各國推行保護區之經營，特別收集各地保護區之資料，不論其原始名稱為何，一律按其生態特性及經營準則重新加以分類，而訂出十個類型（IUCN 1978），包括(一)科學研究保護區，(二)國家公園，(三)自然保存物及自然地標，(四)自然保育保護區，(五)景觀保護區，(六)資源保護區，(七)人類學保護區，(八)多元化治理區，(九)生物圈保護區，(十)世界襲產地點等。其中前八項乃各地區所設立的保護區改編而來，各有不同

的保育目標及經營準則，後二項則為國際性研究計劃所設立之全球性保育區。對於台灣目前的保護區，IUCN亦曾加以收集分類，據其1990年之一份草稿資料，在四座國家公園中，有兩座被歸類於景觀保護區，僅玉山及太魯閣被確認為國家公園，至於文資法所公告之自然保護區，則被列為上述第四項之自然保育保護區（或稱治理的自然保護區）。以上區分僅是IUCN世界保育監視中心保護區資料組所作之初步判斷，可能未盡符合實際情況，惟實際經營型態及生物特性如何，似值得吾人檢討，例如同樣名稱的文資法保留區，雖被IUCN分為上述第四類型保護區，然如判斷其生態特性及經營準則，可能要分屬若干不同類別，故主管機關及經營單位應及早擬定一套經營原則及細部管理計劃，作為日後經營政策之依據。至於如何擬定計劃，則有賴各保護區之生態特性調查研究，此亦為本文主旨之一。

四、保護區的經營及保護區未來命運問題。台灣的保護區系統目前已具有相當規模，撇開系統的代表性不談，對於已成立的保護區而言，接下來的首要問題便是如何經營。保護區既已取得法律保護，或在特定的經營計劃之下，則保護區成立後，是否只要放任不管即可達成保育目標？此問題與上述保護區的特性及經營準則有關，中外各地的保育人員同感困惑的是，一般保護區既以自然保育為宗旨，則成立後只要保留不動，任其自然，是否即不需特殊的經營措施（Bratton & White 1980）？換言之，在保護區成立之初，保育清單上的動物或植物或許歷歷可數，但過了五十年或百年後，這些物種是否仍然健在？生態系之特性是否維持不變？這些問題可總結為保護區未來命運，亦即保護的目標能否長期不變。保護區的變質雖非一朝一夕就會出現，然台灣已成立的保護區確有若干類似的問題產生，因而困擾經營及監督單位，有些保護區現在尚未出現問題，但其未來的動態變化則未確定，故經營也不十分明確。

北大武山針闊葉樹自然保護區是國有林地中原先規劃之保護區（林務局 1986），其初步之植群分析及植物清單已調查完成，乃本研究第一年度之報告（蘇鴻傑 1991）。在上述所討論之四個問題中，與本保護區最具密切相關的乃是第三、四兩項，也是本研究繼續調查之重點。保護區之經營政策及管理政策，決定於保護對象之生態特性及未來之動態變化，預測保護區之未來命運有助於經營目標之確定。

關於保護區之未來命運，由於目前世界各地之保護區成立時間都不算太久，且成立之初也缺乏基本的調查資料，故可資比較之文獻及研究報告並不多，然由少數例子已可看出保護區資源特性之轉變。例如巴拿馬之Barro Colorado保護區成立於1914年，面積約僅1700公頃，數十年來即以物種不斷消失而聞名於世，在五、六十年間，已有將近20%之鳥類在保護區內絕跡（Willis 1974, Terborgh & Winter 1980），其他食物鏈上層之肉食動物及基層之綠色植物也發生相當大之改變。一般保護區在成立後可能面臨一共同之命運，即保護區雖受到法律保障而免於被開發，但其周圍的土地則因沒有法律限制，未來將先後被開採利用，生態環境會產生巨大的變化，如此則保護區形同被隔離的孤島，而為不同的環境所包圍，此種島嶼化效應（insularization）會產生兩種顯著之後果：一、大型的掠食性動物常因面積的限制，以致生存空間及食物不足而首先滅種，其餘的動物及植物則因食物鏈上層的改變，導致物種及數量亦隨之改變；二、保護區之植物社會可能產生演替（succession）之自然變化，演替變化（searl change）亦引起組成植物及動物之改變，此外，外界之小規模干擾也會出現組成及數量之波動（Spellerberg 1981）。

Frankel & Soule (1981)分析一生態系在島嶼化效應後之改變，首先是大型肉食動物因面積限制而消滅，接著有草食動物之密度增加，產生嚴重競爭及互斥，其過度之攝食及踐踏衝擊不僅改變了生育地情況，促使

植物種類改變，且引起在地面棲息及築巢鳥類之滅亡，此外，生態系因動植物之變化而導致演替階段之前進或後退，並由此引發一連串之改變，例如某些關鍵性動物（蝴蝶、蜜蜂、蝙蝠及鳥類）因喪失其適應的演替階段而無法生存，而與此相關的關鍵性植物則因授粉動物或種實散播動物之消失，而無法成功地繁殖。總之，原來已演化形成之食物鏈已不安定，雖然新的組成份子會產生重新協調，而達成新的平衡，然原有的生態系已經變質，原來擬定的保護目標可能不復存在。

綜合上文分析，可見保護區在成立後，即使人類干擾已完全停止，仍將產生各種自然之變化，對於這種改變之預測乃是決定經營方針的依據，同時保護目標及其生態特性亦由此確定，進而擬定經營之準則。

保護區之動態變化，可大致分為兩種，一為由島嶼化效應所引發之生物滅種及物種組成改變，二為植物社會之自然演替效應。就北大武山針闊葉樹自然保護區而言，目前此區之北、西、南三面已有伐木及造林作業，原始林之環境已有改變，然其東面與大武山自然保留區相鄰，後者為本省面積最大之自然保留區，面積達47,000公頃，除低海拔地區外，區內仍保持原始狀態，故北大武山針闊葉樹自然保護區之島嶼化效應並未十分顯著。此外，考慮本區植群之自然演替，本研究第一年度報告已有初步分析，除少數落葉林外，大部份森林可謂已處於安定的極盛相（climax），然極盛相林中亦有小規模之干擾，其更新機制及正常的動態變化對瞭解極盛期之本質而言，有必要繼續探討，此即為本年度之工作重點。

北大武山針闊葉樹自然保護區位於本省西南部，其植群經上一年度分析，包括鐵杉林帶之鐵杉型針葉林、櫟林帶之長尾柯型常綠闊葉林及阿里山千金榆—狹葉櫟型之落葉闊葉林，此外，楠櫟林帶之常綠闊葉林亦出現在低海拔之邊界附近（蘇鴻傑 1991）。與台灣西南氣候區之保

護區系統比較，本保護區代表西南部山地森林之鐵杉林帶及櫟林帶，經西南區保護系統之代表性評估，發現櫟林帶之常綠闊葉林在其他保護區亦有大量出現，例如本區南面之浸水營闊葉樹自然保護區、北面之霧頭山及出雲山自然保留區，大致均以闊葉林為主要組成（見蘇鴻傑 1991，表九），其代表性高於本區之闊葉林，然本區之鐵杉林型較為典型，為鄰近若干自然保護區所未見，故建議規劃為保護重點。本年度之調查，即以鐵杉林之極盛相本質為探討之主題。

上年度的調查結果，經以鐵杉林型之樣區資料合併統計，初步研判鐵杉林之族群結構屬於安定的反J形構造，即更新良好之極盛期森林。然上次樣區大多設置於保護區東界之中央山脈主稜脊上，且發現鐵杉幼苗之出現並非逢機分布，某些樣區並未見新幼苗之出現，顯然鐵杉林分內仍有局部之分化。本年度之調查樣區擴及鐵杉林之典型生育地，包括中央山脈主脊及伸延之支稜中上側，但以極盛相之鐵杉林為限，至於推移帶內出現之鐵杉則暫不考慮。

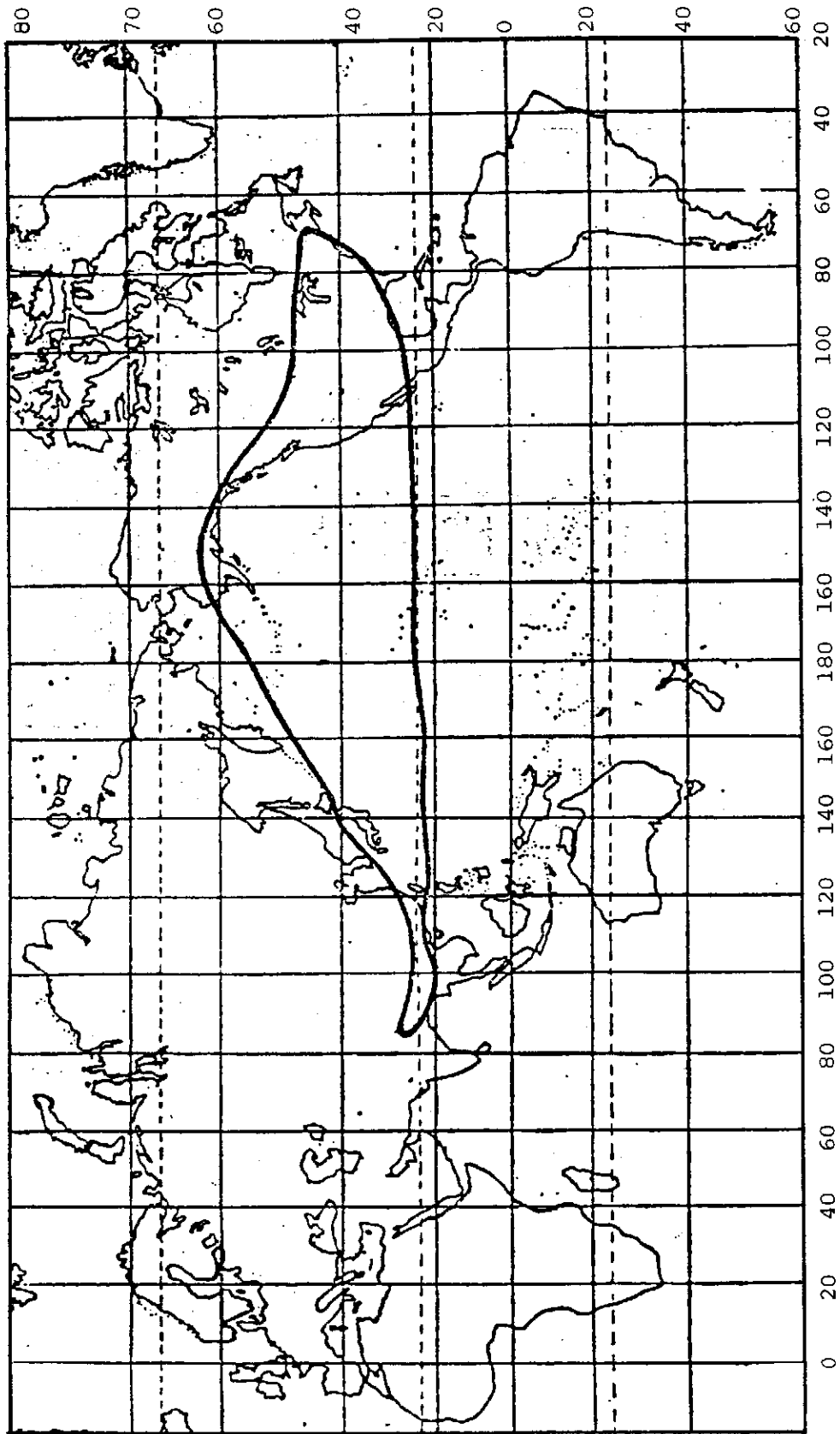
本文旨在分析鐵杉林之小演替（microsere）（Daubenmire 1968，劉棠瑞、蘇鴻傑 1983），亦即近代學者所稱之塊集動態（Patch dynamics）（Pickeet & white 1985）。首先調查鐵杉林之組成，並分析林分中之組成樹種變異梯度，就組成之變化識別出塊集之構造，再分別描述各塊集之發育特性，如樹高及直徑生長趨勢、年齡及生長之關係、各塊集林分之族群構造等，並由老林木死亡形成孔隙（gap）開始，分析全林分之更新過程。此等資訊有助於瞭解鐵杉林之自然動態變化及將來持續之趨勢，並判別正常的干擾與異常的干擾現象，以作為經營準則及保護目標之決策依據。

貳、鐵杉林之生態及族群動態

一、鐵杉林之分布及生態特性

鐵杉林在台灣高山地區有廣泛分布，為本省主要的針葉樹天然林型之一。然以全世界分布而言，鐵杉林並非呈現全球性的分布，甚至亦非北半球高緯度之北方針葉樹林（boreal coniferous forest）之組成份。鐵杉（*Tsuga*）一屬約有16種左右，目前的分布僅限於亞洲東部及北美洲兩地（Li 1953, 鄭萬鈞 1983），此種不連續分布（discontinuous distribution）見於若干裸子植物及被子植物，即植物地理學上所稱之東亞北美分布型（E. Asia-N. America pattern，見圖一），顯示兩地區在地質時期具有密切之關係，此等植物乃係往昔廣泛分布之植物殘留下來，可代表中生代乃至新生代第三紀（tertiary）之古老植物群（柳楷 1966）。以植物演化週期而言，目前大多數針葉樹均已過了極盛時期，自第三紀以後，大多裸子植物都逐漸衰退，除少數種類仍呈廣泛分布外，分布面積多縮減而呈不連續狀，甚至退縮至極端狹窄之孑遺地區（relic area），如中國大陸之水杉（*metasequoia*）及北美洲西岸之長葉世界爺（*Sequoia*）。鐵杉之分布及演化雖未至孑遺狀態，然已呈不連續，目前僅存於北半球中低緯度較為溫暖潮濕之生育地，即以北美洲而言，亦分別出現在東西兩岸，而非廣泛分布。故鐵杉林並非普遍之針葉林型，各地的種類分化及生態特性值得分別探討。

鐵杉屬雖含有十幾種，然大多分布狹窄，可能是局部環境演化出來之小種，只有少數種類分布較廣，而成為林型之主要組成樹種。北美洲東部之代表種為美東鐵杉（*Tsuga canadensis*），其分布由美、加交界之



圖一 松科鐵杉屬植物之世界性分布

大湖區向西南沿阿伯拉契山一帶延伸，其林型屬於溫帶落葉林及北方針葉林之過渡型，在大湖區附近常被稱為Lake forest，為一種混淆林，針葉樹除鐵杉外，另有白松（*Pinus strobus*），並與多數闊葉落葉樹混生（Polunin 1960），如櫟類（*Quercus*）、槭類（*Acer*）及樺木類（*Betula*）等，鐵杉沒有大面積純林，此種林型被稱為過渡性闊葉樹及鐵杉林帶（Transition hardwood-hemlock forest zone）（Kelty 1986）。北美洲西部之鐵杉主要分布在美國西北部太平洋岸，美西鐵杉（*Tsuga heterophylla*）與花旗松（*Pseudotsuga menziesii*）伴生，並有若干針葉樹如西部側柏（*Thuja plicata*）及銀冷杉（*Abies amabilis*）出現（Spies & Franklin 1989）。在森林帶之劃分中，如卡斯開山脈之上部是銀冷杉的極相森林，下側則為美西鐵杉之極相林，而在此一林帶之交界面則有上述各種針葉樹之混交林（Stewart 1986）。可見北美西北部之卡斯開山脈，已有典型的鐵杉林帶出現，位在亞高山地帶冷杉林之下方。

在圖一的鐵杉不連續分布地區中，屬於亞洲東部的分布地點包括日本、台灣、中國大陸，並向西南延伸至喜馬拉雅山區，包括了大部份的鐵杉種類。由於各地環境之特殊分化，各自演化出適應的種，即使在同一地區，也因生態條件的差異而有不同的種類出現在不同的林帶。

日本的鐵杉有兩種，即賽氏鐵杉（*Tsuga sieboldii*）及歧葉鐵杉（*Tsuga diversifolia*），前者分布在日本中部以南山地，後者則在中部以北之亞高山帶，兩種之生態適應性不同。自森林帶之區分觀之，賽氏鐵杉屬於常綠闊葉林區（evergreen broad-leaved forest region），係夾雜在櫟類之闊葉林中，常位於山頂或陡坡之淺薄土層（Numata et al., 1972），以山地林帶之分布而言，此種鐵杉林介於常綠闊葉林及山毛櫸之夏綠林之間，鐵杉之下層常出現若干闊葉樹，部份地點則有賽氏鐵杉及日本扁柏（*Chamaecyparis obtusa*）混交之極相林，林中亦有夾雜針葉樹如日本赤

松 (*Pinus densiflora*) 及日本冷杉 (*Abies firma*) 等 (Suzuki 1980)。另一種歧葉鐵杉屬於亞高山或亞寒帶針葉林區 (Subalpine and subarctic coniferous forest region)，在山地垂直分布上，屬於森林界線下方之針葉林，主要針葉樹有歧葉鐵杉、維氏冷杉 (*Abies veitchii*)、馬氏冷杉 (*Abies mariesii*) 及蝦夷雲杉 (*Picea jezoensis*) 等，常呈上述針葉樹之混交林，或有小面積單一樹種之純林 (Kanzaki 1984)。

中國所產之鐵杉，包括台灣所產之一種，共有7種及一變種，分布於秦嶺及長江一線以南之山地，但主要鐵杉林則在大陸西南部 (鄭萬鈞 1983)，其餘各地之鐵杉種類不一，且僅為針葉樹混淆林中之部份組成樹種，較少形成典型的鐵杉林。茲以大陸西南部較具規模之鐵杉林為例，說明其分布及生態特性，至於台灣的鐵杉林則於後文另加說明。

中國大陸西南部地處亞熱帶，但高山地區則可見到大面積之針葉林，是低緯度、高海拔亞熱帶山地獨立發育出來的森林植群，並非歐亞大陸北方針葉林的延伸 (李承彪 1990)。此處的針葉林可分兩大類，一類是由冷杉及雲杉組成，耐寒性較強，對水分條件要求較低，分布範圍較廣，常形成亞高山帶之主要林型；另一類是由鐵杉、黃杉和油杉等屬植物組成的森林，此等樹種對熱量之要求較高，對雨量及濕度的要求也較嚴格，被認為是第三紀孑遺群落，通常分布在山地的中層到下部地帶。以鐵杉而言，能形成純林者，在四川山區有中國鐵杉 (*Tsuga chinensis*)，而在雲南則有雲南鐵杉 (*Tsuga dumosa*) 等種。前者分布於華中到四川東北部山區，以岷江流域最為集中，垂直分布一般在2000-2800m之處，常有小面積純林出現，或與其他針葉樹及闊葉樹混交。後者分布更廣，主要在雲南西部及東北部山區，四川西南部也有，向西蔓延至西藏南部，常在海拔2400-3500m高山地帶形成純林，或與兩地闊葉樹呈混交狀。在喜馬拉雅山區，本種分布於該山區之東部，出現於2500-3000m之山地上

部，形成鐵杉林帶，且位於亞高山冷杉林之下側（Ohsawa 1983）。此種分布特性，與台灣之鐵杉林頗為相似。

上述各地的鐵杉林，在保育上值得重視的乃是其更新及族群動態問題，此關係到其持續生存之條件，以下試舉例探討。

二、鐵杉林之更新及族群動態

森林之發育與成熟，有特定之過程，其中隨時間之推進，樹種組成也會改變，此所謂演替（*succession*）現象，傳統之觀念認為演替進行到最後，樹種不再改變，若無干擾（*disturbance*）出現，林型及組成可維持穩定，即達到極盛相（*climax*）之階段。至本世紀中葉，演替研究之盛行導致各種理論之興起，對於同一地理氣候區下，能容納幾種極盛相林型則有不同看法，故有單一極盛相（*monoclimax*）及多極盛相（*polyclimax*）之爭論，Whittaker（1953）認為兩學說之假設條件不同，其爭論實導因於語意學之差異。單極相論認為各種土壤、地形、方位等自然因素，以及火災、生物因子之干擾均會限制演替之進行，故人類所觀察到之森林變異乃由此產生，然理論上若限制及干擾因子消失，則同一地區應發展出相同的極盛相。多極盛相論者主張採用務實的觀念，即各種自然環境下可發育出不同的適應林型，只要林型能維持穩定，即可視為極盛期，而林型之安定與否，可由主要組成植物之族群構造（*population structure*）來判斷，所謂安定的森林，其優勢種應有幼苗及小樹不斷補充，如此才能取代老齡木之老朽，而在當地持續生存，其齡級分布則呈反J形（老木較少而小樹及幼苗較多），即所謂全齡林分（*all-aged stand*）。事實上，現代林業之經營在理論上也採用此種林分經營原則，為規劃某一商用材之永續生產，林分之齡級結構亦宜符合上述原理，而有法正林（*normal forest*）之稱。

法正林僅爲一理想化之森林，人工林在刻意經營下或可接近此種理想情況，而天然林則有各種偏離法正林之情況出現。近代生態及保育學者所關切的乃是生態系或林型之穩定與否，以及在不安定情況下可能產生之變化，此牽涉到森林資源的持續性與保護區之經營（見前文說明），故有大量研究投入於森林動態（forest dynamics）及更新之領域，更新之關鍵在於繁殖之發生及幼苗之補充，此乃成熟林木之老朽以及各種自然界干擾所促成，於林冠（canopy）產生孔隙（gap）後導致更新苗之出現或成長，此等研究構成所謂孔隙更新或塊集動態之理論。

美國之東部鐵杉常與闊葉落葉樹形成混交林，Lorimer（1980）採用組合樣區（composite sample）之方式，在阿伯拉契山南方調查很多分散之小林分，以探討此種森林之族群構造，經樣區合併統計後，發現主要的七種樹木，不論其耐陰性如何，皆呈現全齡林之族群結構，然包括鐵杉在內，樹木之年齡分布曲線並非典型之反J形，而可見到若干齡級呈現高峰狀分布，在不同樹種或個體間，其齡級高峰出現之年代有互相吻合之趨勢，顯示爲過去某種共同之事件所影響，而出現大量之更新，累積了成活之樹木株數。再由徑向生長模式（radial growth pattern）觀察，發現在齡級高峰年代，某些樹木之生長有突然加速及持續若干年之現象，顯然爲干擾發生後釋出空間及資源，導致樹木生長之解放（release），故干擾乃促成樹木更新之因素，然這片森林過去並無人類活動之干擾，自然之干擾包括風倒、閃電襲擊、冰暴或乾旱則無可避免，干擾雖造成樹種更新而出現小面積之同齡林，然以大面積而言，鐵杉及陽性之闊葉樹均呈全齡林之結構，而森林組成可以持續不變。Kelty（1986）亦研究類似的美東鐵杉及闊葉林之發育模式，發現此種混淆林之樹冠有分層趨勢，因不同樹種在不同年齡之生長有差別，鐵杉有相當之耐陰性，故在干擾發生之前，鬱閉林冠下即有前生苗（advanced seedling）出現，干擾

發生後，鐵杉及紅櫟或紅槭闊葉樹均可出現幼苗，早期闊葉樹生長較快，30年後林冠已分化為兩層，闊葉樹在上層，鐵杉則在下層，干擾當年，如鐵杉之前生苗已高於3公尺，則可望繼續成長到達林冠層，因後期闊葉樹之生長率下降，而鐵杉之生長率則維持不變。由於干擾之作用，亦會形成小面積之同齡林，然不同年齡之林分係在空間上交錯配置（spatially intermixed）。干擾之頻度及其所造成之孔隙大小對成熟林之組成及構造當有影響，Hibbs（1982）發現在上述林型中，孔隙之直徑若小於林冠層高度之一半，則繁殖之幼苗生長不良，孔隙由周圍冠層之側面生長（canopy lateral growth）加以填補而癒合，以側面生長而言，闊葉樹之擴張速率均高於鐵杉，由此可見美東鐵杉是較為耐陰的樹種，以其固定的生長速率及較長的生理壽命，加上前生苗的補充，可在其生育地持續不衰。

美國西北部森林之自然干擾頗為頻繁，大規模之火災、風倒、火山爆發等形成大孔隙，森林開始發育後，形成大面積之同齡林塊集，在同齡林發育過程中，因競爭而引起疏伐，也會產生小孔隙，故大小不同的孔隙形成本區的生態特色。一般在大孔隙中，偏陽性之花旗松更新情況最好，美西鐵杉在小孔隙更新較佳（Spies & Franklin 1989），惟在大孔隙中花旗松林建立後，美西鐵杉、西部側相及銀冷杉也可逐漸入侵到森林下層，最後鐵杉長到上層，成為優勢種，而花旗松僅剩老木零星突出於鐵杉林冠之上。鐵杉相當耐陰，如在小孔隙中建立其族群，則在鐵杉林分成熟之前，由於沒有孔隙出現，其他樹種不易侵入，雖然鐵杉之耐陰性頗高，成熟林下也有前生苗可見，然亦需有孔隙形成，才能使前生苗解放而到達林冠層（Stewart 1986）。由此可見，美國西北部之針葉林由於常有週期性之大火，且由於火災強度不同，故造成不同大小之孔隙，孔隙內植物的再生，形成許多接近同齡林之塊集（even-aged patch），由不同的針葉樹佔優勢，而大面積的森林乃由此種塊集鑲嵌組成。如前文所言，亞高山針葉林是銀冷杉之極盛期，在其下方則有美西鐵杉之極盛

相林，然偏向陽性之花旗松林分亦可見於整個針葉林帶中，蓋因自然界中屢有干擾（火災）發生之故。

亞洲東部的鐵杉林，其組成樹種不同於北美洲，乃因此地較為潮濕，而有大量常綠闊葉樹出現。如日本之賽氏鐵杉在常綠闊葉林帶中僅發育於較乾旱之山脊，在此闊葉樹之競爭減少，可望成為地形之極盛相林。然其更新及發育仍須賴大小不同之干擾所促成。Suzuki (1980) 發現在大小約300m²之小孔隙中，鐵杉之更新過程與大干擾後之重建過程大致相似，其重建靠前生苗，此等耐陰苗約可在林下成活20年，孔隙形成後，鐵杉幼苗仍可建立，可持續出現到50年為止，故孔隙中之同齡林約有70年之齡級差距，伴生之闊葉樹大多在孔隙形成後才建立，其生長比鐵杉快，但鐵杉靠提早出現之前生苗得到解放，仍可伸入冠層而填補孔隙，至於較晚出現之幼苗則成為被壓木。在更小的孔隙（約100m²）中，鐵杉及伴生針葉樹則有更新不良的情況（Suzuki 1981），幼苗以闊葉樹較多，鐵杉之幼苗僅見於造成孔隙之倒木根部附近，可能與地表之狀態有關，倒木根群所曝露之礦物土有利於鐵杉更新苗之發育，此種更新苗起初生長很快，後來雖有減緩趨勢，但似仍足以到達林冠層而填補其裂隙。此種鐵杉林下亦有若干耐陰之常綠闊葉小樹，如紅淡比（*Cleyera japonica*）及柃木（*Eurya japonica*），其更新苗在密林下及孔隙中皆可出現，然無法生長到鐵杉之冠層，故構成下層植物。

日本亞高山針葉林係由歧葉鐵杉、維氏冷杉、馬氏冷杉及蝦夷雲杉組成，其更新情況及演替關係雖經若干學者研究，但對於鐵杉及冷杉之演替關係（何者為極盛相）則有不同之看法（Kanzaki 1984）。Nakamura (1985) 調查許多富士山亞高山林樣區，發現兩種不同之發育順序，一為火山活動之干擾所引起之初級演替（primary sere），乃經由落葉灌叢，轉變為落葉松（*Larix kaempferi*）之森林，復演變為冷杉林，最後則為歧

葉鐵杉之極盛相林，另一發育過程代表鐵杉林出現孔隙後所引發之更新現象，起初孔隙形成後出現冷杉之優勢林分，然此種冷杉林與初級演替之冷杉林在地被草本與伴生闊葉樹組成上稍有不同，乃係極盛相鐵杉林以孔隙方式更新過程中之一個階段，最後因鐵杉之壽命較長，仍將變為鐵杉之優勢林分，而鐵杉與冷杉之階段乃呈循環交替，故此種關係未明瞭之前，即不易判定那一樹種是極盛相。

歧葉鐵杉之森林有孔隙更新的現象，其小干擾由單株或少數倒木造成孔隙，其面積很小，大多在 $83 \sim 134\text{m}^2$ 之間，故發育後之塊集面積與此相當，Kanzaki (1984) 曾用 $30 \times 30\text{m}^2$ 之樣區調查，即可分出3~4個塊集，各含有發育年代不同的同齡林分。由於4種主要針葉樹均有不等之耐陰性，故孔隙之填補主要由前生苗及稚樹完成，冷杉及雲杉之直徑生長有突然增加之解放現象，鐵杉之解放則較不明顯，故早期之冷杉及雲杉生長較鐵杉快，但以平均壽命而言，冷杉可活200~300年，雲杉可活300~400年，鐵杉則可活到400年以上，故鐵杉之極盛相性質乃可判定。其孔隙更新過程可分三階段：(1)孔隙形成以前前生苗之建立；(2)孔隙形成後冷杉及雲杉之優勢林分；(3)冷杉及雲杉之死亡而導致鐵杉純林之出現。在日本列島面向太平洋的一側，亞高山針葉林也有較大規模之干擾，颱風是主要的因素 (Kanzaki & Yoda 1986)，故大小干擾之盛行程度與北美洲之火災相仿，同齡林分之面積亦因孔隙面積不同而有所差別，惟以整個森林之構造而言，亦屬全齡林。

三、台灣鐵杉林之生態特性

台灣之鐵杉屬僅有一種，最初由日本學者早田氏訂名為 *Tsuga formosana*，後經Wilson氏與中國鐵杉比較，鑑定為同一種，然李氏及耿氏則認為形態有所差別而訂為中國鐵杉之變種 (*Tsuga chinensis* var.

formosana)，台灣植物誌亦採用此名，本文從之。惟柳楮 (1966) 及鄭萬鈞 (1983) 仍持台灣鐵杉為一獨立種的觀點。

台灣鐵杉為本省分布最廣之針葉樹，在雪山山脈、中央山脈及阿里山脈海拔 1800 至 3200 公尺之地均可見之，大致上北起拉拉山、塔曼山及巴博庫魯山、南至大武山，環繞 3000 公尺之本省山脊而成一完整的帶狀分布，在海拔上限，鐵杉常與冷杉混交，而在海拔下限，則與華山松 (*Pinus armandii*)、台灣二葉松 (*Pinus taiwanensis*)、扁柏 (*Chmaecyparis taiwanensis*)、紅檜 (*C. formosensis*)、台灣杉 (*Taiwania cryptomerioides*)、香杉 (*Cunninghamia konishii*) 等針葉樹及其他闊葉樹混交。鐵杉發育為純林者，大致在海拔 2500 ~ 3000 公尺處，北部則降至 2000 ~ 2500 公尺。

以山地垂直林帶的分布而言，台灣之鐵杉林位於冷溫帶山地，在亞高山冷杉林之下側，稱為冷溫帶山地針葉林群系 (cold temperate montane coniferous forest formation) (柳楮 1968, 1971)，或山地上層針葉林帶，並以鐵杉雲杉林帶 (*Tsuga-Picea forest zone*) 稱之 (Su 1984b)。同屬於此林帶者尚有台灣雲杉 (*Picea morrisonicola*) 一種針葉樹，鐵杉及雲杉對溫度之適應相近，其純林出現之地帶，約相當於年平均溫度 8 ~ 11°C 之處，溫量指數 (warmth index) 則在 36 ~ 72°C 之間 (Su 1984b)，然兩者對水濕及土壤之適應不同，故各自形成純林，僅少數地點有兩者之混淆林可見。一般而言，鐵杉多生於陽坡或山脊較為乾旱之處，雲杉則喜生於陰坡或陰濕之谷地 (柳楮 1968)；雲杉對生育地之選擇較為嚴格，其種子來源因火災而減少，所以目前在此一林帶中，鐵杉林之分布面積遠大於雲杉林，而雲杉林較為罕見 (柳楮 1971)。

本省之氣候除東北部外，蓋屬於夏雨型氣候 (Su 1985)，在高山地區，冬天之稀少降水量雖未對森林之發育構成限制，然常易引發火災並

延燒相當之面積。鐵杉雲杉林帶恰位於本省冬季火災最頻繁地帶，尤以向陽之南坡火災極為頻繁，有一定的週期性（劉榮瑞、蘇鴻傑 1978），火災過後，常有高山芒（*Miscanthus transmorrisonensis*）及玉山箭竹（*Yushania niitakayamensis*）之草原形成，接下來之森林演替，早期有台灣二葉松入侵，間夾有少數華山松，而鐵杉及雲杉之幼苗亦可見之，當二葉松成林後，視生育地之特性可逐漸轉變為鐵杉或雲杉之森林，但如火災再度發生或呈週期性循環，則二葉松得以更新，而形成疏密度不等之松林，事實上，在鐵杉雲杉林帶內，台灣二葉松林佔有相當大的面積，故可視為一種主要林型（柳楮等 1961）。而在鐵杉或雲杉林內，二葉松或華山松之大樹也偶有出現，乃早期演替過程所殘存的陽性樹種。

台灣目前的森林生態研究，尚在植物社會的調查階段，對於全省高階層的森林分類系統，如群系或森林帶之劃分，已有初步架構（柳楮 1968, Su 1984b），但各地區詳細的林型分類則正在不斷進行之中，以方法、分類系統及資料內容而言，亦未到整合的階段。又如森林族群動態，往昔並未受到重視，極盛相林之更新機制研究，可謂正處於起步階段（蘇鴻傑 1988，曾彥學 1991），在全省主要的森林帶中，僅鐵杉雲杉林帶有少數報告，其餘森林帶與林型之更新及族群動態則尚待進行。

在鐵杉雲杉林帶中，山坡地的方向對林型組成影響頗大，大致上位於南向陽光充足之坡面，以台灣二葉松林為主要林型，另在南向之溪谷或稜脊上也可能有鐵杉林，而北向之坡面則多針葉樹混淆林、鐵杉林及雲杉林，另在火災跡地亦可見大面積之高芒草原、箭竹草原及二葉松之疏林。對於二葉松林或其疏林與草原之混合林型，如以單極盛相理論觀之，則為一種過渡性之群落，而非極盛相林型（柳楮 1968, 1971），乃因火災促使演替停頓於松林之階段。然以二葉松齡級構造觀之，可見過去火災之干擾似有週期性，而林分發育階段與火災擴燃之危險性亦有密

切關係，即在二葉松幼齡林鬱閉後，由於樹冠接觸而林地堆積了大量易燃的松葉，此時火災最易擴大，火災發生後，大部份松樹被燒毀，僅可能留下少數倖存之樹，然幼苗則大量發生，故齡級構造除更新苗充分出現外，老齡木株數呈現不連續現象，且齡級間似有一定的間隔年代（即火災週期），可見二葉松樹林之更新及持續係由週期性火災所促成，可稱為火災適存植群（fire-adapted vegetation）（劉棠瑞、蘇鴻傑 1978），以多極盛相之觀點而言，可謂火災極盛相（Pyroclimax），而以近代之極盛相觀點則可為一種極盛相森林（後文再詳論）。

本林帶之另一種雲杉林，純林面積不大，根據柳楮等人（1961）早期在全省之取樣調查，雲杉之平均樹高達33公分，平均胸徑76公分，最老樹齡可達1000年，調查樣區資料中，8個樣區皆未發現天然更新之幼苗。故無法判定森林之穩定性。柳楮（1971）認為雲杉如與其他針葉樹或闊葉樹混交時，該樹種僅為過渡時期之群落，只有在海拔2600～3000公尺間之生育地，當僅適於雲杉生長時，方為一極盛相森林。在大甲溪上游各支流中，雲杉常與鐵杉、台灣二葉松等針葉樹混交，由林下幼苗數量觀之，二葉松已不能更新，然鐵杉及雲杉尚有幼苗及稚樹出現，整個林分為演替中之過渡群落（劉棠瑞、蘇鴻傑 1978），將來可能演變為鐵杉或雲杉林，可見雲杉在演替中可扮演中途樹種之角色。然真正雲杉純林之極盛相地位如何，目前僅有沙里仙溪上游之調查報告可作初步研判（曾彥學 1991），根據在當地一公頃鬱閉的雲杉純林中調查結果，亦未見更新苗出現，依齡級構造分析，該樣區實由兩個接近同齡林之塊集所組成，一為由大徑木所組成之成熟塊集，平均樹高35公尺，平均胸徑40公分，年齡在159～317年間（平均220年）；另一塊集代表發育中之建造期階段，平均樹高20公尺，胸徑18公分，年齡在45～120年間（平均83年）。成熟塊集已到老朽階段，枯倒木屢可見之，林冠也見有孔隙，建造期塊集有天然疏伐，死木呈枯立者較多，不論成熟林分或建造中之

森林，其林冠之孔隙下皆未發現更新苗，可見雲杉幼苗之生長須有大量陽光，單株倒木所形成之孔隙不足以引發幼苗之發芽及生長。若由以上兩塊集之面積判斷，促成更新之孔隙面積至少在 2000m^2 以上，當由大面積之林木死亡所形成。至於該雲杉林能否自行更新或持續不衰，應由該地是否有天然之干擾機制，足以造成大面積之孔隙來判斷，根據現場觀察，該地點附近稜脊上有火災紀錄，但雲杉所處之北向陰濕坡面則無火災痕跡，然因坡面極為峭峻，溪溝之向源侵蝕盛行，此種溝狀侵蝕引起崩坍，導致林木之大片滑落，可能出現大的孔隙，在孔隙中亦經發現幼苗更新，且形成幼年之同齡林。問題是，崩坍地的效應是否能視為維持極相森林之一種機制？此涉及近代生態學者有關盛相理論之重新評估，本章後段將討論之。

在鐵杉雲杉林帶中，鐵杉林是主要的林型，惟目前有關其森林動態的報告尚未出現。根據早期的林型生態調查（柳楮等 1961），在十一個樣區中，平均樹高約24公尺，平均胸徑約62公分，最高樹齡達650年，除純林外，鐵杉常與扁柏、紅檜、冷杉等針葉樹混交，然林下針葉樹幼苗不多，鐵杉更新苗僅見於兩個樣區，另有兩樣區可見到扁柏之幼苗。據柳楮（1971）之觀察，鐵杉幼齡林相整齊，唯密度較大，鬱閉略為過度，故僅見一層林冠，其下則為地被之草木及羊齒植物，但鐵杉之老齡林構造，除有上木之第一層樹冠外，尚有一灌木層，下方才是地被植物，因老齡木在發育過程中有被壓而中途枯死者，立木度較為稀疏，復因鐵杉樹冠開展，枝稀葉疏，林下光線較為充足，故林下植物侵入者亦多，甚至有時亦有幼樹之發生。至於鐵杉林如何更新以及幼苗發生之詳細機制，則因調查樣區分散全省各地，且主觀選擇較成熟的林分，故無法進一步推斷。

台灣中部沙里仙溪上游之鐵杉林位於北向及東北向山坡，林分組成

單純，上層爲鐵杉，下層爲玉山箭竹，另有少數闊葉樹位於林下，如厚葉柃木（*Eurya glaberrima*）、台灣鴨腳木（*Schefflera taiwaniana*）、玉山假沙梨（*Stranvaesia niitakayamensis*）、台灣杜鵑（*Rhododendron formosanum*）、玉山杜鵑（*R. pseudochrysanthum*）、台灣馬醉木（*Pieris taiwanensis*）、玉山灰木（*Symplocos anomala*）等。老齡的鐵杉林樹冠寬廣而重疊，林下很少有直射光，且密生的箭竹阻礙鐵杉幼苗之更新，但若林中有大型倒木使冠層疏開，且礦物土裸露，則鐵杉及闊葉樹之幼苗皆可生長（劉靜榆 1991）。

北大武山針闊葉樹自然保護區之鐵杉純林，出現在海拔2600公尺以上之地帶，其組成與構造大致與沙里仙溪之鐵杉林相似，經由第一年度之調查，典型之鐵杉林稱爲鐵杉—森氏杜鵑亞型（*Tsuga chinensis* var. *formosana*-*Rhododendron morii* subtype），針葉樹除鐵杉佔絕對優勢外，另偶見有華山松，闊葉樹則以白花八角（*Illicium philippinense*）、厚葉柃木、台灣馬醉木等構成下層群落。另一鐵杉林爲紅檜—台灣鴨腳木亞型（*Chamaecyparis formosensis*-*Schefflera taiwaniana* subtype），位於典型鐵杉林下側海拔2500~2600公尺之處，鐵杉雖爲上層優勢木，但株數較少，另有紅檜的大徑木散生，其餘組成以闊葉樹爲主，除上述白花八角、台灣鴨腳木、厚葉柃木、森氏杜鵑外，另有昆欄樹（*Trochodendron aralioides*）、南嶺灰木（*Symplocos pendula* var. *hirtystylis*）、尖葉新木薑子（*Neolitsea acuminatissima*）等。以初步之族群構造分析觀之，後一亞型之鐵杉及紅檜皆沒有更新苗，可見此二針葉樹乃演替初期進入之成份，而此亞型可視爲鐵杉林帶與闊葉樹櫟林帶之過渡型。至於前一亞型中，鐵杉林木之族群構造呈反J型，顯示爲能夠更新之極盛相，然幼苗並非出現在老齡木下方，故與孔隙之更新有關，本年度之研究即針對鐵杉純林（即鐵杉—森氏杜鵑亞型）之塊集構造，分析其更新過程。

四、極盛期森林之塊集動態

上文以鐵杉林及其相關林型爲例，說明森林之發育、演替及更新，並探討極盛相森林之本質，綜合近代生態理論，突顯下列問題，試分別討論之。

(一) 森林之演替及更新問題

設若生育地之環境如氣候及土壤，在數萬年或數千年內保持不變，則某一林型或許可在其生育地持續不衰，但林木之壽命僅有數百年，故目前該林內之樹木絕非數萬年前發育的同一群，其間必經過數次的更新替換，雖樹種保持不變，然單株木則在改變。此種改變之規模及方式，各地之林型可能不同，惟改變發生之時，必由干擾事件所引發，接著有新的樹木發育，在發育過程中，林中之優勢種可能不斷在改變，即有取代的現象，此即演替。大規模之干擾可能毀滅大面積森林，令新生的樹木在干擾後同時建立，發育爲具有一層林冠之同齡林，而小規模的干擾可能在局部地點陸續發生，導致森林中出現若干小面積的同齡林，而整森林則保持異齡林(uneven-aged forest)之結構 (Kelty 1986, Oliver 1990)。單極盛相理論係假設干擾不再發生，最後才可能發育爲極盛相森林，發育過程中若優勢種有改變，均視爲演替階段 (seral stage)。多極盛相論已容許局部不同的環境可發育爲不同的極盛相，若干擾頻繁，演替停頓不前，也可視爲極盛相 (如前文提到之火災極盛相)。因此，森林之演替與極盛相林之更新到底如何區別，近代之生態學者時有爭論，惟不論森林之動態變化是屬於演替或更新，其關鍵性的問題，乃在於引發變化之事件，即干擾的本質。

(二) 干擾的本質及其生態地位

干擾 (disturbance) 之字面含義，似乎意味著毀滅性的災難事件 (catastrophic event) 對生態系引發之干涉效應 (Begon et al. 1990)，人類之伐木或開發林地的工程自可視為干擾，然世界各地森林在有人類活動之前，也一直有干擾存在，由此引起之演替與森林更新也是持續在進行。自然干擾在傳統上仍被視為植群變化之干涉因子，故為外界機制 (exogenous agent) 而非植群本身之變化，但干擾規模係呈一連續梯度性之變化，大至數千公頃的森林毀滅，小至單株林木之老朽死亡，其間並不易由規模之劃分而區別演替或更新之觀念，且有些干擾是由生物因素所引發或促進而出現，故究竟是外界或內在機制也不易判定 (White 1979)。對極盛相本質的疑惑導致近代學者大力研究干擾之機制及特性，以及對林型的組成樹種及更新的影響，同時森林之齡級構造反應出過去的干擾歷史 (Lorimer 1980)。研究資料顯示，干擾之特性依地理區域之環境條件而異，在同一地理區中，干擾之頻度、週期性以及規模大小也與地形及其他生育地因子有密切關係 (White 1979, Brokaw 1985, Hartshorn 1978, Pickett & White 1985, Lorimer, 1989, Veblen 1989)。這些研究，大多強調在沒有人類干擾之原始林中，林分之齡級結構均顯示過去仍有自然的干擾發生，這些干擾不但控制了生育地上的盛行植群型，且長期影響適存植物之演化及生存策略 (White 1979)，故干擾宜視為自然環境因子之一部份，Whittaker (1953) 之極盛相分布型論 (climax pattern theory) 雖強調極盛相森林組成隨環境梯度而變化，但環境梯度中應加入干擾梯度才算完整，換言之，物理環境相同之生育地，不一定出現相同之極盛相林型，盛行的干擾型態不同，也會導致不同的林型 (Oliver 1981)。鑑於此，干擾的定義似乎有必要重新評估，自然生態系中，若環境因子之正常變化能予以有效的識別，則異於此種正常變化之干擾或許可稱為偏離

干擾 (perturbation) ，但此觀念採用尚不多，因正常的干擾仍不易下明確之定義 (Pickett & White 1985) 。

(三) 極盛相觀念之重估

綜合傳統的演替理論，一般觀念認為演替是單方向的過程 (directional process) ，其直線發展的結果，以安定的極盛相為終點，在大災難性的干擾發生後，才會引發次級演替 (secondary succession) (Knapp 1974) 。如前文所言，干擾的本質已逐漸被視為一種生態因子，且有些干擾是常態環境的產物，其發生頻度及週期常有一定，不應視為偏離干擾，如此，則由於干擾適時發生，演替的現象遂有自動發生，週而復始的循環趨勢，故極盛相觀念的有效性受到質疑，而演替與更新的界線也失去明確性 (Kimmins 1987) 。越來越多的研究顯示，演替過程中，不論規模大小，常可見不同發育階段形成塊集構造，且塊集間可逐次取代，形成一循環順序 (cyclical sequence) ，但此循環中所包含的演替階段數目不同，如只包括演替之晚期階段，而非由早期之陽性樹木開始，則可視為極盛相之更新，其中由孔隙發育而成之塊集作鑲嵌配列，稱為更新複合體 (regeneration complex) 。如所有演替階段從頭出現，逐一更替，而可自動回復產生，則稱為循環式演替 (cyclic succession) 。問題是，此種循環的週期很長，且促使演替回復到最初階段的干擾機制常難以研判，故不易與單方向的演替區別之。

(四) 極盛相的塊集構造

綜合前文分析，可見極盛相與演替階段的確有不易區分之處，故 Oliver (1981) 在論及北美洲大干擾後之森林動態，即採用發育 (development) 之觀念，而避開演替的名詞。兩者之有效區別，當由干擾之常規性、規模及林木發育階段及組成樹種來研判，撇開干擾常規性的問題不

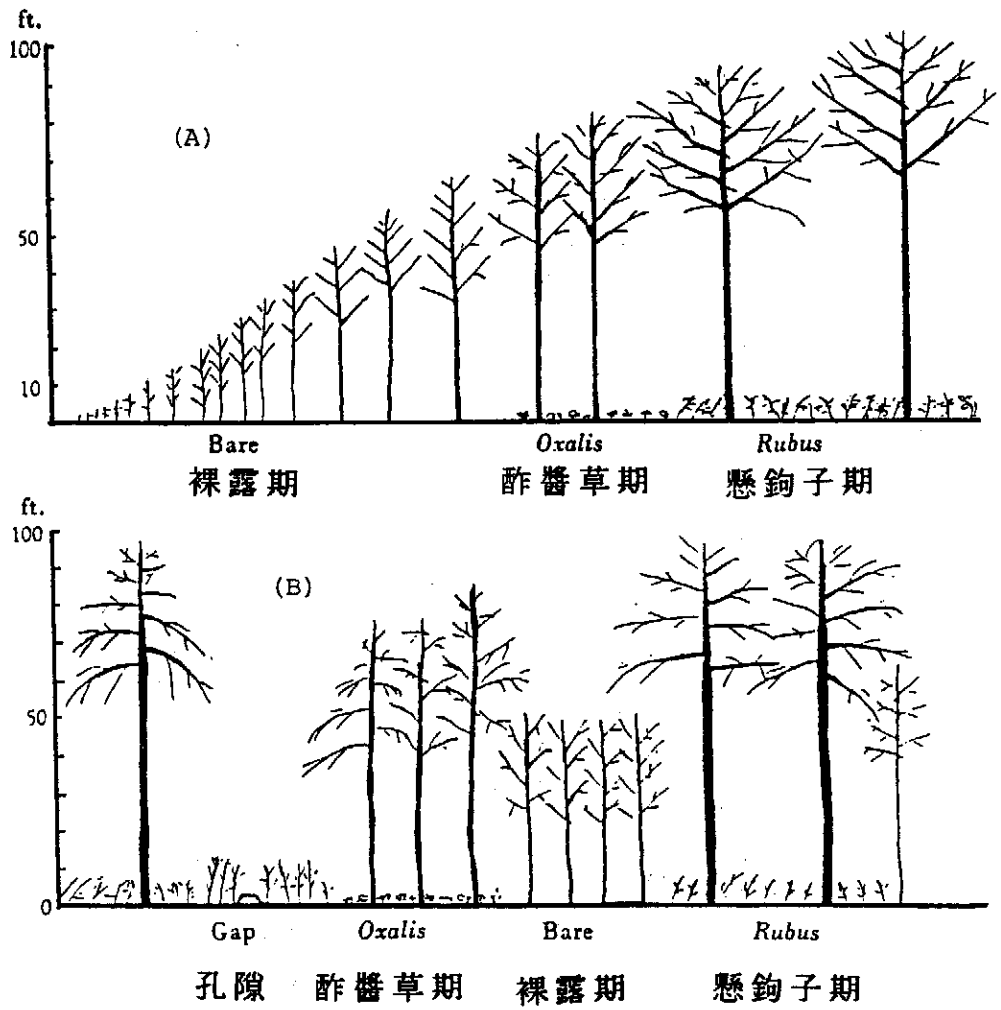
說，若干擾規模不大，其產生之孔隙僅由演替後期之樹種發育而填補之，則極盛相仍可有效地與演替加以區別，例如前面提到的日本富士山亞高山針葉林動態變化，演替初期有落葉闊葉樹之灌叢及落葉松之林型，然後期則有冷杉及鐵杉林型，鐵杉林之孔隙由冷杉幼苗先行建立，後由鐵杉繼承，故極盛相之森林實為鐵杉小林分及冷杉小林分之更新複合體，但不包括早期之落葉樹灌叢及落葉松林，兩者判然有別（Nakamura 1985）。由此觀之，極盛相森林並非完全均質的社會，不同的樹種會因為孔隙特性之差異，而出現更新微生育地（regeneration niche）之分化，故形成小面積之同齡林，即使是單一樹種之純林，不同時間更新的樹木仍會產生同齡林之塊集，不論混淆林或純林，這種更新階段均呈鑲嵌構造，分析齡級構造及齡級之空間配列便可看出來（Ludwig & Reynolds 1988）。故極盛相林之更新，若由優勢木之齡級或直徑級頻度分析判斷，則林分之取樣須有代表性，要包括所有塊集，極盛相樹種之齡級才能有反J形之構造，如不詳塊集大小及數目，可增加取樣面積，或在大面積森林設立多數樣區（Schmelz & Lindsey 1965, West et al. 1981）加以分析，否則僅能取到某一發育階段的林分塊集，研判結果對於林木是否能更新，或森林是否處於上下層動態平衡之極盛相，自有不同結論，此種爭議在國外常可見之（Aplet et al. 1988），台灣之雲杉林及鐵杉林在過去之調查樣區中，有些發現更新幼苗，然大部份未發現幼苗，其理亦同。

(五) 塊集發育階段之區分

植物社會之塊集構造，最早係由Watt（1947）加以說明，例如石楠原（heathland）之更新過程包括不同發育階段之社會，因各階段之優勢植物不同，致有人視為不同之植物社會，Tansley認為是演替序列，而Watt認為此種演替過程會自動回到開始階段，而構成循環，故應視為極盛社會之更新複合體。Watt將此觀念用到不同植物社會，發現皆能適用，例

如山毛櫸林 (beechwood) 之同齡林發育階段，若由地被植物加以區分，可有裸地 (bare)、酢醬草 (*Oxalis*) 及懸鉤子 (*Rubus*) 等期，而成熟的老齡林若任其自行更新，由於老木死亡，造成孔隙，上述各期將依序出現，在全林中形成鑲嵌的塊集構造 (圖二)，惟增加了孔隙期。Watt 認為此種循環式之變化可分為兩大趨勢，一為進化序列 (upgrade series)，係植物材料及生育地潛力之建造，包括生態構造、林木年齡、生長率、優勢種密度及地被植物之改變；二為退化序列 (downgrade series)，乃植物之死亡及遺體之腐朽分解，同時孔隙中之植群產生變化。故整個更新複合體之塊集，以通用的名稱表示，可分為先驅 (pioneer)、建造 (building)、成熟 (mature) 及退化 (degenerate) 等時期 (phase)，其中之先驅期又常叫孔隙期 (gap phase)。不同時期之塊集，常形成優勢種之同齡林，故由優勢種可加以區別，若為同一優勢種，則其年齡、密度及伴生種亦可資區別。類似的發育階段區分法，目前已被世界各地學者所採用，甚至在熱帶雨林亦不例外 (Whitmore 1975, 1978, 1989)。

Oliver (1981) 研究北美洲森林在大干擾後之發育階段，認為可以分成四個時期 (圖三)。(1) 林分起始 (stand initiation)：大干擾後空間及資源釋出，新的樹木入侵，可持續幾十年；(2) 林木排除 (stem exclusion)：由於早期入侵樹木的持續生長，林冠已經閉合，故林下新的樹木不復出現，林冠層產生垂直層次的分化，已建立的林木因競爭而有天然疏伐現象；(3) 下層再現 (understory reinitiation)：上層林木之成熟及死亡，導致孔隙出現，下層出現耐陰樹之前生苗或其他灌木及草本，此時直徑級構造可能呈反 J 形，但事實上幼苗並非自早期連續出現，齡級構造可分為兩代，偏向多代林 (multiple cohort forest) 之趨勢；(4) 老林階段 (old growth)：上層木到達老朽階段，全林中有不規則死亡，由下層再現之幼苗長到上層來補充，呈典型之多代林，此種階段不易出現，

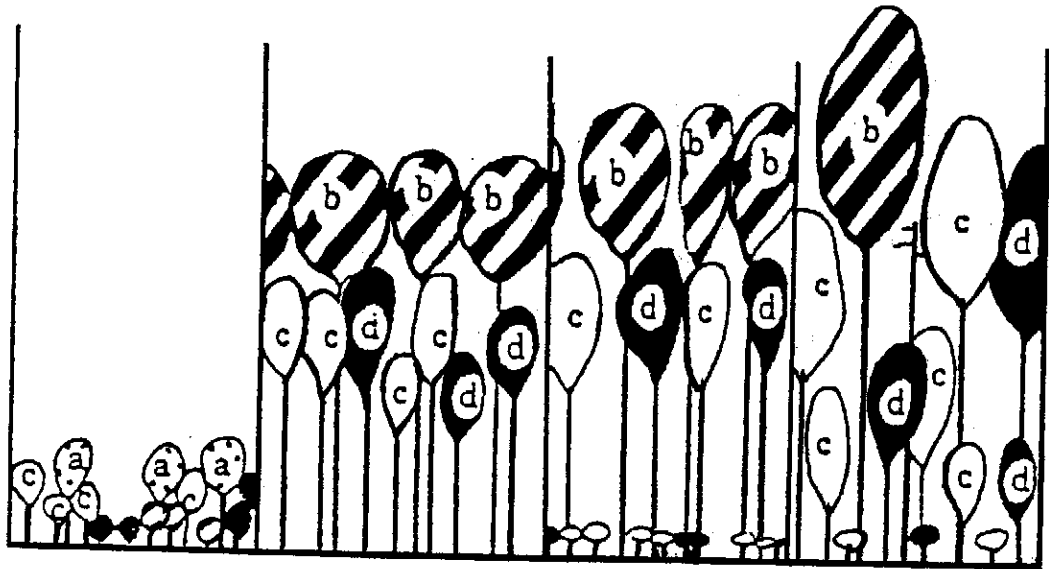
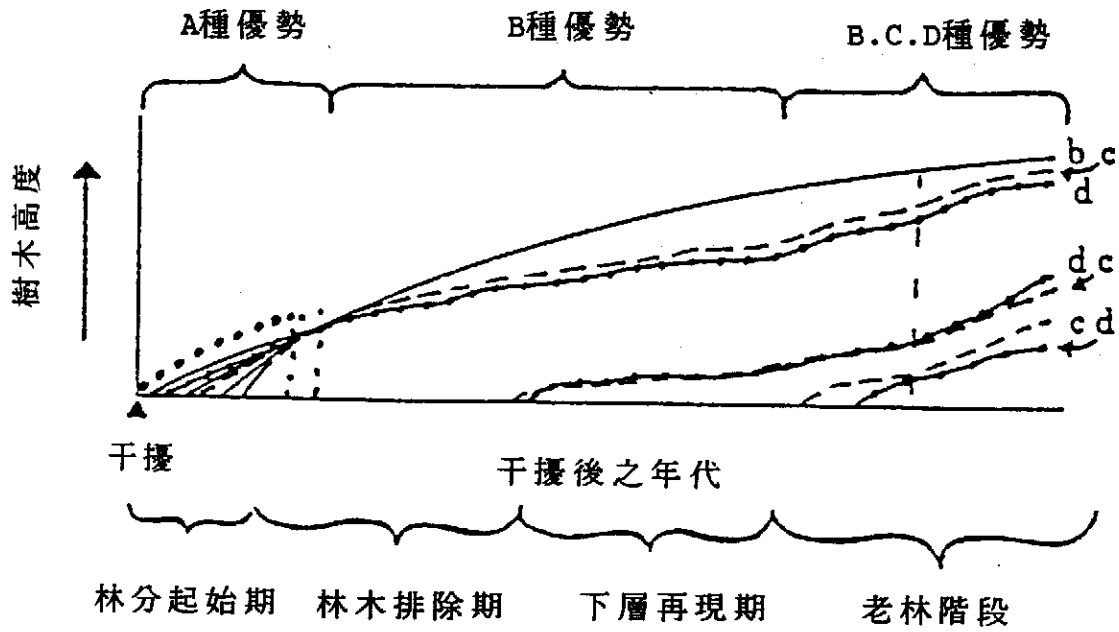


圖二 同齡林發育之階段性變化及老齡林之塊集構造

A圖顯示歐洲山毛榉純林同齡林發育之階段變化，以連續圖表示；

B圖代表老齡林成熟後各階段重新循環而形成之空間塊集分布。

(仿 Watt 1947)



圖三 大干擾後林分發育圖解

所有樹種在大干擾後皆出現於孔隙而形成幼樹，但當樹木密度下降而樹種產生垂直層次分化時，優勢種林型則隨之改變，每一階段之樹高及年代間隔視樹種、干擾特性及生育地情況而定。(仿 Oliver 1981, 1990)

因需長時間才能達成，在此之前，常有大干擾出現，故由下層再現期直接回到林分起始期之情況居多。Oliver之理論適合北美洲之生態情況，其大干擾如火災、暴風等常毀滅大片林分，其發育階段形同演替序列，尤其適用於西部之針葉林。然大干擾後之森林發育期間，也常伴有小規模之干擾，其效應視大干擾後之發育階段而定，如在林分起始期，小干擾可延長林木入侵時間；如在林木排除期，小干擾常由孔隙周圍之殘存樹增加生長，而將孔隙填滿，故仍保持單代林的結構；如在更晚之發育期，小干擾之孔隙較大，常足以令新的樹木開始生長，因此在孔隙內也可能重演林分起始及林木排除之階段，只是規模較小，但促使森林早日形成多代林之構造（Oliver 1990）。

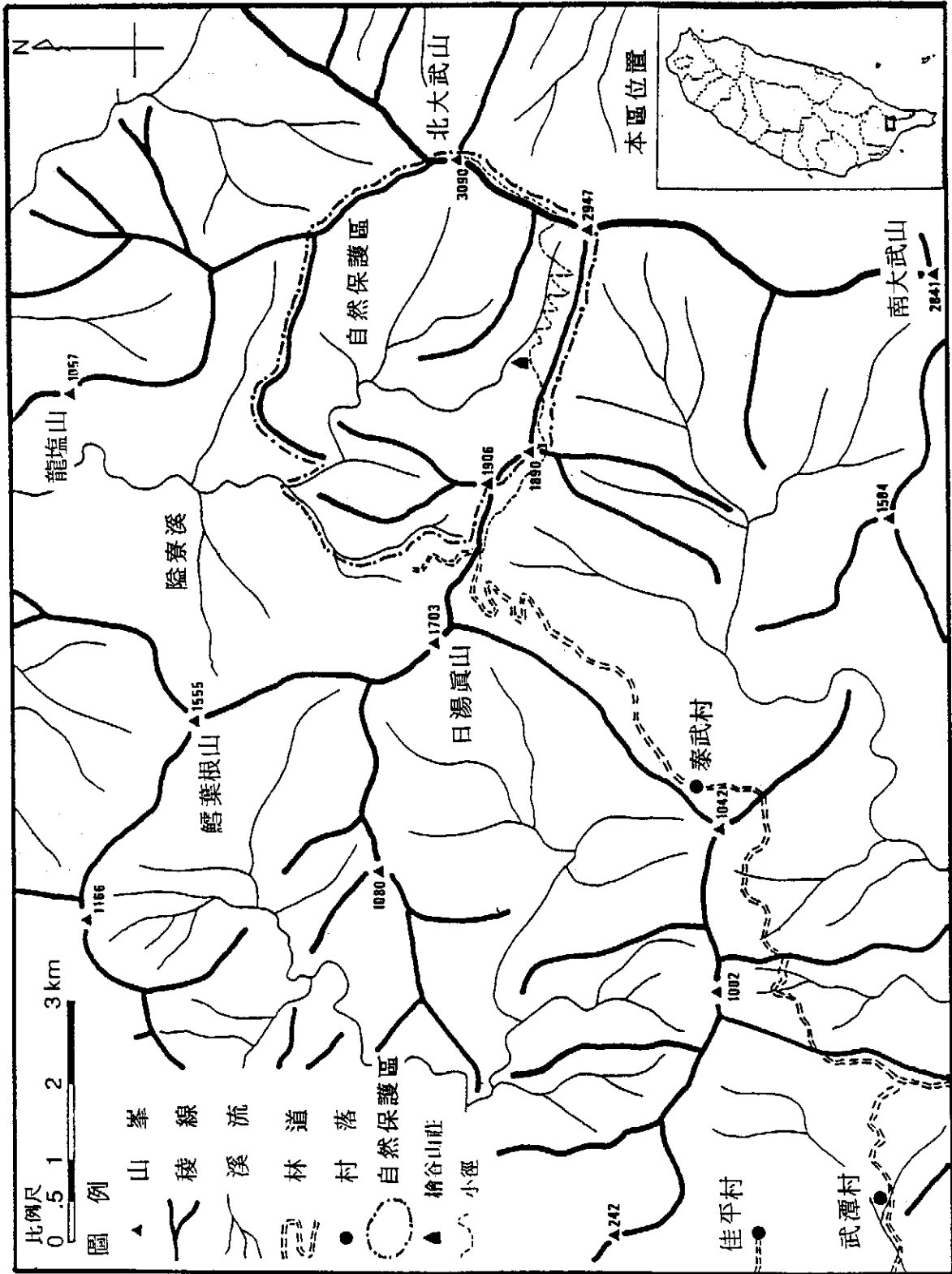
經由本章對鐵杉林生態及族群動態之評述，可見森林發育到達接近極盛相階段後，林中仍具有不均質之塊集構造，此乃維持林型更新及持續之機制，塊集發育階段雖有Watt及Oliver等人之兩套不同名稱，然其內容則大同小異，適用之情況取決於干擾的規模、樹種的一般耐陰性及塊集內同齡林趨勢之明顯與否。以鐵杉而言，見諸文獻的上述各種鐵杉，似乎都有高低不等的耐陰性，有些種須要小孔隙才能形成更新苗，有些則在孔隙形成之前已有前生苗出現，惟前生苗仍要靠孔隙之解放才能持續生長到林冠層；與伴生的冷杉及雲杉等樹種比熱，在孔隙出現後，鐵杉之加速生長較不明顯，顯示其耐陰性較高，且由於生理壽命較長，最後常形成鐵杉純林之極盛相。故鐵杉之更新，一般不須有大面積之孔隙，如森林中小孔隙盛行，易維持鐵杉之純林，如孔隙面積較大，則可能有其他偏陽性樹之混入，究竟是否引發次級演替，就要看生育地的特性（環境條件、樹種多寡）及干擾的規模來決定。

參、研究區位置及環境概況

北大武山針闊葉樹自然保護區位於屏東縣之東部，為中央山脈南段主脊西側之一小集水區（見圖四），集水區東邊界線即為中央山脈之主脊分水嶺，嶺上之北大武山標高達3090公尺，為區內最高峰，由北大武山南方之獨立山峰（2947公尺）向西延伸之支稜構成本區之南界，其北界則由北大武山向西北方沿另一支稜伸出，原先規劃之西側界線乃以隘寮溪上游位於最西側之小支流為準，經上年度之研究後，建議以南界上之1899公尺山峰，連接支稜上之另一山頭（1433公尺），並向東北方連接北側界線（詳見圖五），如此形成之保護區面積約1200公頃，海拔高度則約由最低之西北方1100公尺，向東南方升高至東側界線上之3000公尺。

保護區為隘寮南溪上游之集水區，林政上屬於屏東事業區之30及31林班。區內地形為隘寮溪源頭之陡峭山脊，並由三條小溪切割，最西側之小溪較長，由交流點向東南方轉折，至源頭附近之檜谷山莊；東側之另二支流較短，但落差極大，源於中央山脈主脊。東西兩支流間有一條較明顯之山脊分隔，脊上靠近中央山脈主脊處並有一標高為2707公尺之獨立山峰，此支稜亦為林班之分界線（圖五）。保護區所包括之集水區，係由東南向西北側傾斜之地形，其詳細位置、交通情況、地質及土壤已見於第一年度之調查報告（蘇鴻傑 1991），本文不再詳論。

保護區之氣候，按台灣氣候分區（Su 1985）係屬於夏雨型之西南氣候區，平均年雨量在2300～4000mm間，雨量集中在五月至九月之間，冬季雨量（十月至四月）之比例僅為15%左右。由於區內海拔落差相當大，林型亦隨山區之氣候帶而變化，一般而言，台灣山區之年平均溫度在17

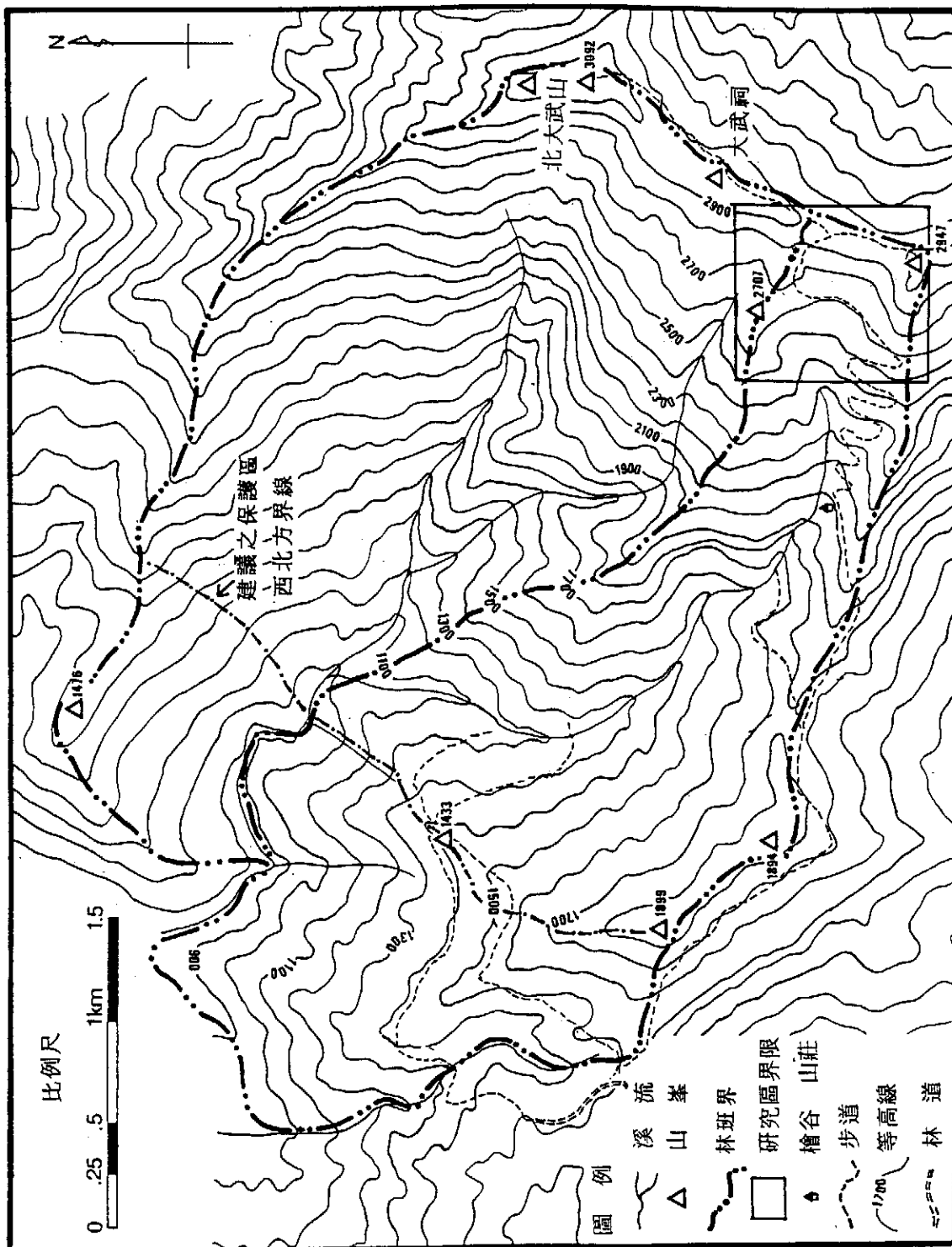


圖四 北大武山針闊葉樹自然保護區及附近地形略圖

°C 以上為亞熱帶之楠櫟林帶 (Machilus-Castanopsis zone)，年平均溫在 11°C ~ 17°C 則為溫帶之櫟林帶 (Quercus zone)，年平均溫度在 8°C ~ 11°C 屬鐵杉雲杉帶 (Tsuga-Picea zone)，若年均溫降至 8°C 以下，則為冷杉林帶 (Abies zone) (Su 1984b)。由保護區附近之測站氣溫與海拔高度迴歸推算，本區大致為櫟林帶及鐵杉雲杉林帶之分布範圍，在海拔 1500 公尺以下為楠櫟林帶，1500 ~ 2500 公尺之間屬櫟林帶，而鐵杉林則分布在 2500 公尺以上地區，上年度之植群型分析結果，顯示林型及林帶之分化大致與上述推測符合。以最高峰之北大武山而言，其最冷月 (一月) 之推算月平均溫度為 3.4°C，最熱月 (七月) 之平均溫度為 11.7°C，而年平均溫則為 8°C 左右，恰為鐵杉林及冷杉林之交界處，實際調查北大武山之最高峰山頂仍為鐵杉林，未見冷杉出現。

區內的鐵杉林分布於東側中央山脈主脊上，以及向西延伸之支稜頂部附近，位於主要支稜上之 2707 公尺山峰附近亦有典型之鐵杉林。大致言之，位於主脊及支稜海拔在 2500 公尺以上多為鐵杉林之純林，在 2500 公尺以下，鐵杉林亦有零星出現，但林中混有大量闊葉樹及少數針葉樹，在此地帶之鐵杉、華山松及紅檜等針葉樹僅為演替早期殘存之先驅種，林型之發育趨向櫟林帶之常綠闊葉林，而在 2500 公尺左右之林分，可視為鐵杉林及闊葉林之轉移帶 (蘇鴻傑 1991)。

本年度研究主題為鐵杉純林之更新及動態，地點選擇在保護區之西南角落 (見圖五之小方塊)，北側以 2707 公尺之山頭及稜脊為界，東方為中央山脈主脊 (大武祠以南地段)，南方以 2947 公尺山峰西伸之稜脊為界，西側則止於海拔約 2500 公尺左右，以鐵杉純林為取樣對象 (另見圖六之樣區位置)。此地點位於檜谷山莊之上方，有登山小徑穿過其間，在最後水源附近並覓得一處營地，作為野外調查之基地，調查樣區所涵蓋之鐵杉林面積約為 16 公頃左右。



圖五 保護區地形及鐵杉林研究區位置圖

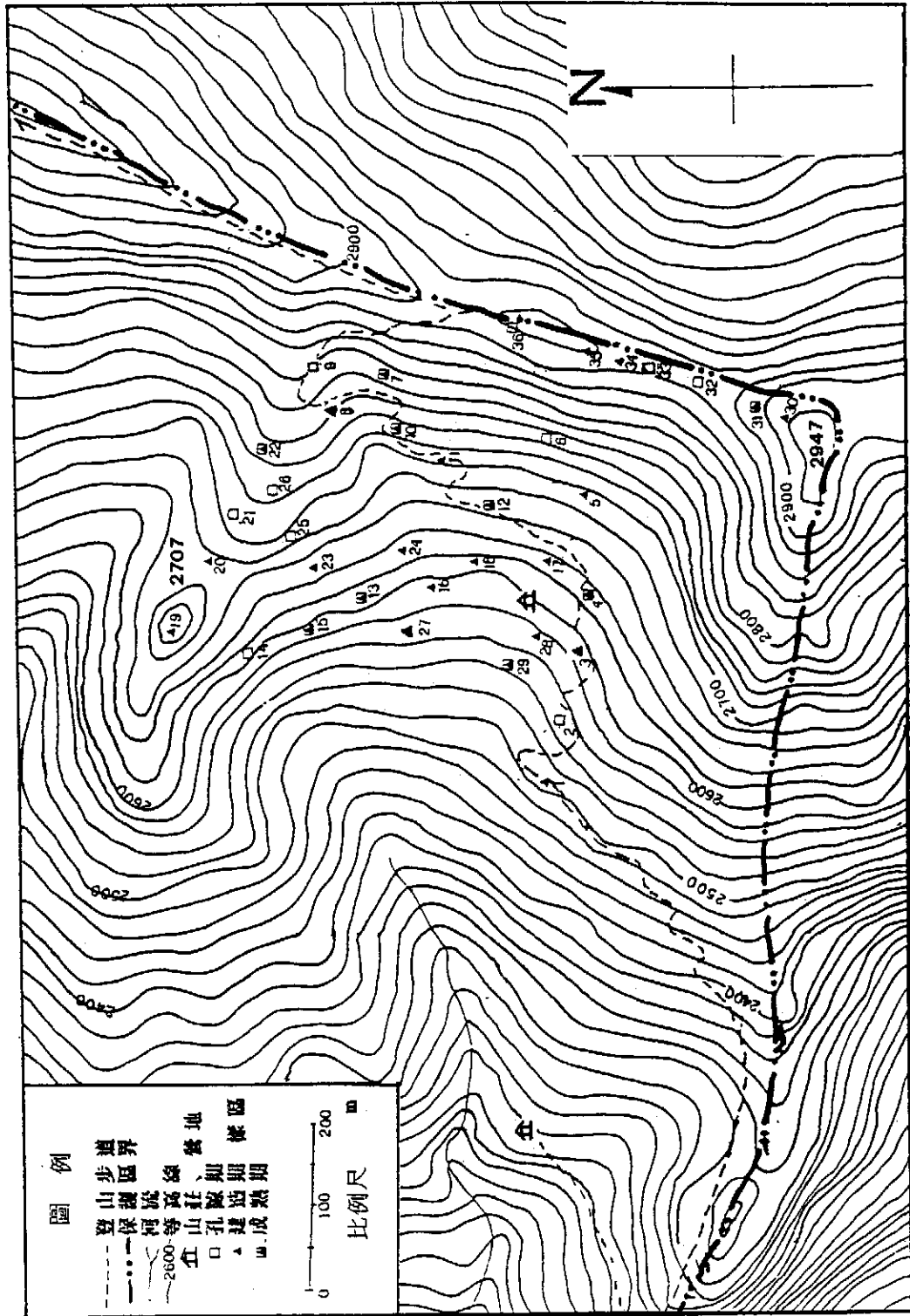
肆、取樣及分析方法

一、野外樣區調查

自第一年度研究報告完成後，選定鐵杉林之動態為本年度研究題材，由於調查內容與一般植群分析不同，並非任何林分均予取樣，故現場之勘察及取樣範圍之選擇極為重要，若取樣沒有代表性，則所得結論無法代表鐵杉林之真正特性，在研究開始之初，曾花數個月時間分批上山，初步勘察結果分別以文字、圖片、照片帶回研判，幾經考慮才決定以保護區內東南角之鐵杉林為調查對象（見圖五及圖六）。

研究材料限於鐵杉林之極盛相，故凡林中雖有鐵杉出現，然優勢度偏低或僅有大徑木位於林冠，而下層有大量闊葉樹之林分則排除在外。考慮交通及到達度之限制，乃選擇在檜谷山莊上方到中央山脈主脊2947公尺山峰之一片鐵杉純林作調查，並以東北方2707公尺之山峰及稜脊為界。原先預計在山坡面及主脊稜頂分別設立兩條帶狀橫截樣區，調查樹木分布之型態，在識別出塊集位置後，再分別選取沿線兩側之不同塊集，擴大取樣面積，以研究不同發育林分之構造，然設計定案後，幾度上山均適逢颱風侵襲，或山區大雨而無法工作，後來考慮時間限制，乃決定改變上述方式，採用非集結式的樣區（non-contagious plot），依勘察結果之判定，選擇不同發育階段之林分設立樣區，由孔隙形成初期到發育成熟之林分均選取若干個（Nakashizuka 1984），其資料經分析歸屬於不同發育階段後，再以各階段之組合樣區資料研判其發育特性（Nakamura 1985）。

由於調查範圍內為鐵杉之純林，故不同林分之判斷係以局部林分之



圖六 鐵杉林研究區詳細地形及樣區位置圖

林相及鐵杉之直徑級為根據，凡孔隙明顯而有鐵杉之幼苗及稚樹出現，得以與四周林分區別者，可視為一個林分，若鐵杉已成長而林冠趨於閉合者，則以直徑級作初步研判，若干直徑級接近而與周圍林分可以區別者，亦可視為一個林分。各林分之取樣面積不等，視其均質徑級之面積而定，在均質範圍內選擇較典型之樣區，面積有 $5 \times 5\text{m}^2$ ， $5 \times 10\text{m}^2$ 及 $10 \times 10\text{m}^2$ 三種，總計設立36個樣區。樣區內之林木凡胸高直徑大於5cm者屬之，胸徑小於5cm但樹高大於1.3m者稱為稚樹（sapling），樹高小於1.3m者稱為幼苗（seedling）。鐵杉之幼苗、稚樹及林木（包括枯立木及倒木）均測計其高度、胸徑，闊葉樹則鑑定其種類、株數及徑級。草本植物僅觀察主要的種類，並估計其地面覆蓋度。針葉樹之林木，以鐵杉為主，包括少數紅檜及華山松，均以生長錐鑽取生長樣條，稚樹則取回樹幹圓盤，以測計其年齡及生長量，生長錐取樣係在離地50cm之高度進行。

二、植物數量之統計

植物社會介量（phytosociological parameter）之統計包括密度、底面積及草本之覆蓋度等。密度指某種植物之株數，以單位面積表示，由於樣區面積不等，一律化為每公頃之株數或每 100m^2 之株數；底面積以胸高處之樹幹斷面積表示，稚樹及幼苗則以地際直徑換算，均以每公頃之樹木斷面積（ m^2 ）表示。植物之優勢度以相對底面積統計之，即某一植物之底面積佔所有植物底面積總和（林分底面積）之百分率。

在林分組成變異梯度之分析中，原始資料矩陣係採用相對底面積為介量。因研究區為一相當均質的鐵杉純林，所謂變異梯度乃顯示於鐵杉及其他闊葉樹之發育階段，欲分出這些階段，林木之直徑級必須再加細分，將不同徑級視為不同之植物才可看出變化趨勢，此種細分後之林木，

或可稱為擬種 (pseudospecies)，簡單的區分可採用林木、稚樹及幼苗三級 (Tanaka 1985)，另可依林分發育關係，採用直徑級為區分標準 (Ohsawa 1981)。本文亦採用直徑級來劃分擬種，區分原則詳見後文。分出擬種後，每一徑級之介量以相對底面積計之，另加入草本之介量 (不分擬種)，考慮全林分之優勢度分配，草本植物之覆蓋度亦視為林分底面積之一部份，但僅佔木本植物之 $1/10$ ，即木本植物之相對底面積最高者為 100%，而草本最高者僅設定為 10%。

為便於將 36 個樣區之植物相對底面積列於一精簡之表中，以進行林分發育階段之分類及比較，特將上述之原始資料矩陣轉化為八分級制 (octave scale) (Gauch 1982)，即原來設定為百分率 (相對底面積) 之數值，轉化為 1-9 之一位數，如此 36 個樣區可並列同一表中，進行比較 (參見蘇鴻傑 1991b，表五及表七)。

三、林分之環境及林相因子評估

本研究中有關林分變異梯度，係以組成植物之變化趨勢 (含擬種之變異) 為分析材料，此種變異梯度與林分發育或塊集動態之關係則參考林相變化之趨勢研判之，同時為比較組成變化與林分環境因子是否有關，另在野外調查時測計各樣區之環境因子，以便進行相關測驗，故環境因子與林相因子組合成一林分梯度矩陣，以下說明各因子之評估方法。

林分梯度矩陣之前七項因子為樣區環境之觀測值或評估值，包括 (1) 海拔高度 (公尺)、(2) 地形指數 (分 5 級)、(3) 土壤含石率 (分 5 級)、(4) 方位指數 (依方位影響水分乾濕狀況分為 10 級)、(5) 坡度 (坡面傾斜角度)、(6) 全天光空域百分率、(7) 直射光空域百分率等，其測計方法參考森林生育地因子評估法 (蘇鴻傑 1987a)，且在上年度報告已有說明，於此不再贅言。

第8—16項因子代表林分發育階段所呈現之各種林相。第8項為林冠層 (canopy) 覆蓋度百分率，係以8公尺高度以上的樹冠作為冠層，估計此層枝葉覆蓋度，如在此高度以上均無枝葉 (如新生之孔隙)，則覆蓋度為零。第9項為樹木底面積，統計樣區中所有木本植物 (包括鐵杉、其他針葉樹及闊葉樹) 之胸高斷面積，以每公頃內所佔有之平方公尺表示。第10項為林分樹冠高度，乃樣區中現存樹木之樹冠 (crown) 平均高度，為最高幾株的平均值，以公尺表示。第11項為林分估計年齡，由生長錐樣木所推算之年齡研判，由於每一小林分係於樹木死亡造成孔隙後，再重新發育，且鐵杉在孔隙出現之前很少有前生苗產生，故每一片林分塊集之年齡可由最初生長出之鐵杉年齡估計之 (Naka 1982, Lorimer 1980, Stewart 1986)，如林中樹木年齡相當接近，有同齡林之趨勢，則以最老樹木之年齡代表林分年齡，亦即孔隙形成之年代，然若樣區中樹木年齡有數段相當大的間隔，顯示歷經多次干擾而不易判斷孔隙形成時間，此種樣區較少，乃以樹木之平均年齡作為林分之年齡。第12項因子為鐵杉之底面積，其測計方法與第9項相同，然只計鐵杉而排除其他樹種。第13項為鐵杉幼木密度，包括直徑5公分及以下之幼苗及稚樹密度，以每100平方公尺面積上之株數表示。第14項為鐵杉成木密度，指直徑在5公分以上之株數，仍以面積100平方公尺為考慮。第15項為枯立木密度，以100平方公尺內之株數表示，大多為鐵杉枯立死亡者，僅少數為其他闊葉樹。第16項因子係測計林分中倒木之株數，包括根拔及幹折後倒地之腐朽木，以100平方公尺內之數目計之。

四、林分組成變異梯度分析

林分樣區之間，組成植物之變化梯度係先將樹木區分為擬種 (按直徑級分割，如前文所述)，並以擬種之相對底面積作為介量，用此介量之原始矩陣進行降趨對應分析 (detrended correspondence analysis, DCA)

(Hill 1979)，其目的是依植物組成之變化，歸納出幾個主要之趨勢，以變異軸 (variation axis) 代表之，並計算出樣區及植物擬種在各軸上之序列位置，即序列分數 (ordination scores)，可顯示樣區及植物在變化梯度上所處之地位 (蘇鴻傑 1987c)。

樣區組成植物之變化，可能係環境因子之差異所引起，也可能代表森林發育過程中之變化趨勢，與此有關的是形相 (physiognomy) 之改變。利用降趨對應分析所得之樣區序列分數，可測驗其與樣區環境因子或林相因子之相關性，以檢驗組成改變與林分發育階段之關係。本文先以簡單的直線相關作測試，計算林分梯度矩陣 (16項因子) 與林分序列分數 (四個軸) 之相關係數 (蘇鴻傑 1987b)，經直線相關之初步研判後，再以其他數學函數分析林分發育之趨勢。

降趨對應分析所得之樣區及植物序列分數，可取其最大變異方向 (第一軸) 之排序位置，仿照歐洲大陸學派之列表比較法 (tabular comparison)，將樣區及植物之原始資料矩陣重新排列，重排後之矩陣即植物社會分類之綜合表或分化表 (differential table)，但在本文中所分之社會實際上代表同一社會之不同發育階段，亦即森林塊集動態中之不同時期 (phase)。

五、樹木年齡及生長量之測計

樣區內之稚樹均由地面附近取下樹幹之圓盤，帶回室內計算其年輪數目及生長量，故稚樹年齡估算較為準確，不必作任何修正，其徑向生長量以每五年增加之長度 (mm) 作定期生長 (periodic growth) 之測計，如髓心有偏歪而不在圓盤之中心，則以兩個通過髓心而互相垂直之最大差異直線分別量取，取其平均值。

用生長錐所取之林木樹幹木條，因取樣位置在地上約50cm處，觀察幼苗之生長及50cm高處之年齡，此段高度以6年修正之。木條如準確通過髓心，其年齡可直接計算，並測計五年之定期徑向生長量（mm），如與髓心有一段偏差，則須作偏心之修正（Nakashizuka & Numata 1982），其髓心位置由所取到最內一圈年輪之曲率推定，並求此偏心距離，相當於此距離之年齡則由樣區內沒有偏心之木條平均生長量推算，整個木條之徑向定期生長量也採用畢氏定理修正之。此外，如樹木直徑太大，生長錐鑽取時雖無明顯之偏歪，但未達髓心，其髓心位置亦由最內圈年輪之曲率推之，如缺失之木條長度在5cm以下，此段年輪數由最內側10年之平均生長量推估（Kanzaki 1984），但如長度在5cm以上，由於調查結果其定期生長量變異頗大，故不作年齡之估計，僅量取木條晚近年代之定期生長量。一般而言，直徑在50cm以下之樹木，大多木條可達髓心處，然部份有偏心之修正，故真正年齡亦有若干偏差。若直徑在50cm以上之大樹，其真正年齡已無法準確估計，雖曾經以數學函數迴歸推算，然推測範圍已在變數取樣界限外，無法採信，僅供判斷林分之粗略年齡之用，大致言之，直徑50cm以上之林木均已超過300年。

六、林分塊集動態及生長模式之分析

林分樣區經採用組成植物擬種之變異梯度分析，區分為孔隙期、建造期及成熟期，各發育階段之林木族群構造分別以直徑級及年齡級作頻度分析，以瞭解各期之林分構造特性。除鐵杉外，主要伴生闊葉樹亦加以分析。

整個林分發育過程，採用林分樣區之估計年齡為指標，分析各林相特徵之變化趨勢，包括樹冠高度、林分底面積、林冠層覆蓋度、立木密度及枯立木或倒木之密度。趨勢較明顯者採用適合之數學模式測驗之。

林木之高生長及直徑生長分別採用直線（linear）、指數（exponential）及冪次（power）函數測驗，並以最合適之函數說明其生長特性。至於各單株林木之木樣徑向生長量，則以5年定期生長量繪製生長變化曲線，綜合同一發育階段之生長曲線，將生長特性作定性描述。

伍、結果與討論

一、台灣鐵杉林之組成及形相

本年度調查總計在保護區東南角落之鐵杉林設立36個樣區，其位置及附近細部地形詳見圖六。樣區內出現之木本植物有24種，主要之地被及草本植物則有13種，植物之學名及代號（用於本文表格中）列於附錄一。各樣區中，木本植物之密度以每公頃株數計之，列於附錄二，底面積（樹木之胸高斷面積）以每公頃中之斷面積（ m^2 ）表示，詳列於附錄三；草本及地被植物之覆蓋度則見於附錄五。

研究區內鐵杉林之植物組成，以36個樣區之平均數量觀之（見表一），當以鐵杉佔絕對優勢，其底面積佔所有樹種之87%，且各種直徑級皆充分出現，最大的一株，胸徑為302公分，高度則達42公尺。鐵杉之林冠層，高度在8—42公尺間，一般約在15—20公尺，冠層中除鐵杉外，另有少數針葉樹，如紅檜僅出現若干大樹，另在孔隙處偶見小苗及稚樹，華山松亦同，闊葉樹達到冠層者只有昆欄樹一種，僅見成熟大樹，未見到小樹及幼苗。

鐵杉林冠層以下，有第二冠層，係由闊葉樹組成，冠層高度在4—10公尺間，主要優勢種為白花八角、森氏杜鵑及厚葉柃木，次優勢種有台灣鴨腳木、玉山木薑子、紅毛杜鵑及台灣馬醉木等，此等闊葉樹之直徑很少超過20公分，以10公分以下居多。偶見於第二冠層者，另有玉山灰木、小葉白筆、尖葉新木薑子、南嶺灰木、刺格、高山冬青等小樹。灌木層高度在2—4公尺間，然真正限於此層之灌木種類並不多，如玉山灰木較為常見，其餘如華八仙花、玉山莢迷、川上氏小藥、白花瑞香及

表一 鐵杉林全林分組成樹種平均數量統計表

樹種及代碼	平均數量	直徑級密度(株/公頃)				底面積 m ² /公頃	相對底 面積%
		1-5cm	6-20cm	21-60cm	>60cm		
台灣鐵杉	Tsu.chi	947	186	239	78	96.91	87.16
昆欄樹	Tro.ara			17		3.47	3.12
紅檜	Cha.for	19	11		3	3.04	2.73
白花八角	Ill.phi	661	211	11		2.47	2.22
森氏杜鵑	Rho.mor	294	50	11		1.20	1.08
厚葉桧木	Eur.gla	667	122			1.17	1.05
華山松	Pin.arm	6			3	1.08	0.97
台灣鴨腳木	Sch.tai	311	33	3		0.52	0.47
玉山木薑子	Lit.mor	167	39			0.30	0.27
紅毛杜鵑	Rho.rub	283	11	3		0.24	0.22
台灣馬醉木	Pie.tai	461	17			0.23	0.21
玉山灰木	Sym.ano	206	6			0.14	0.13
小葉白筆	Sym.mod	83	8			0.08	0.07
尖葉新木薑子	Neo.acu	75	6			0.07	0.06
刺格	Osm.het	117				0.07	0.06
高山冬青	Ile.yun	56	14			0.06	0.05
南嶺灰木	Sym.pen	22	6			0.04	0.03
玉山胡頹子	Ela.mor	44	3			0.04	0.03
華八仙花	Hyd.chi	31				0.01	—
玉山莢迷	Vib.int	11				0.01	—
川上氏小蘗	Ber.kaw	42				0.01	—
白花瑞香	Dap.ari	8				0.01	—
十大功勞	Mah.jap	3				0.01	—
台灣二葉松	Pin.tai	3				0.01	—

十大功勞等，均屬偶然出現，本層之大量樹木概為第二冠層樹種之稚樹及幼苗，以白花八角、厚葉柃木、台灣馬醉木及台灣鴨腳木居多，可見次冠層與灌木層之連續狀態。

林下之地被植物以玉山箭竹及台灣瘤足蕨 (*Plagiogyria glauca* var. *Philippinensis*) 最具優勢，兩者常呈大片群落，在樣區地被層常有50%以上之覆蓋度，並有部份樣區達90 - 100%之覆蓋，中央山脈主脊上之樣區概以玉山箭竹為地被層植物，其高度低於1公尺。山脊下之樣區亦多見有玉山箭竹，然瘤足蕨漸有增加，有時取代了玉山箭竹成為主要地被物。除上述兩種外，較普遍之地被植物為苔蘚類，尤以林冠鬱閉之樣區常可見之，然本文中未再加以詳細鑑定。其餘調查所見之地被植物種類不多，且僅偶而出現於少數樣區，如高山芒、台灣懸鈎子 (*Rubus formosensis*)、稀子蕨 (*Histiopteris incisa*)、鱗毛蕨 (*Dryopteris hypophlebia*)、凹葉越橘 (*Vaccinium emarginatum*)、高山白珠樹 (*Gaultheria itoana*)、石松 (*Lycopodium clavatum*) 等，另有著生植物亦蔓延地面者，如台灣常春藤 (*Hedera rhombea* var. *formosana*) 及大枝掛繡球 (*Hydrangea integrifolia*) 等。一般而言，由於闊葉樹幼苗及箭竹、瘤足蕨之生長，地被之雙子葉草本植物並不多。

鐵杉雖為本林型之優勢種，但觀其樣區間之密度變化甚大，高者每公頃數千株，多為幼苗或稚樹，低者每公頃僅一兩百株，常為成熟之大樹，若考慮其底面積，則變化更大。可見鐵杉林之組成植物較為均質，但如看林木之直徑及年齡分布，則異質性頗高，以下乃探討此種異質性與樣區環境因子及形相特徵之關係。

各林分樣區之環境因子及林相調查原始資料列於附錄四。樣區之海拔高度在2550公尺至2900公尺間，由於接近中央山脈主脊，集水區之發源處有數道小溪溝及山稜，故地形指數之評估結果，大多屬第3級（中

坡或支稜)及第2級(上坡或主稜)，僅少數樣區位於下坡近溪谷處(第4級)。土壤含石率則變化甚大，由5%以下至超過90%均可見，然此項因子評估不易準確，樣區之中岩石露頭並不均質，且無法仔細挖掘，取樣誤差可能相當大。研究區之方位受地形影響，除中央山脈主脊2947公尺山峰東北方之稜線屬東北向傾斜外，其餘樣區大多位於2707公尺山峰及支稜之西南坡面，前者之方位指數為4，後者在7-10之間，雖有兩種主要之不同方位，但樣區實位於同一西北向集水區之分水嶺附近，局部方位所引起之效應可能不太明顯。樣區之地面坡度大致在20度至50度間，除少數位於主稜或支稜頂部之樣區較為平坦外，大多林分均屬相當陡峭之坡面。至於評估太陽輻射量之全天光空域及直射光空域兩因子，因研究區之主要方位一致，變化並不太大，局部地形及遮蔽率之影響使大多樣區之空域百分率均在40-70%範圍內，只有中央山脈主脊上之遮蔽率偏低，其全天光及直射光之空域達80-90%。

鐵杉林之林冠層覆蓋度變化最大，因取樣林分包括林冠破裂之孔隙，孔隙區之林冠覆蓋常有零值出現，而成熟鬱閉之林分，其冠層覆蓋可達100%。樹木底面積亦隨樣區林分之發育階段而異，孔隙內新生小樹之底面積可能小於每公頃1平方公尺，成熟林分之底面積可高達730平方公尺，36個樣區之平均值則約在110平方公尺/公頃，樣區越成熟，取樣偏差越大，因成熟林之樹木株數少，距離大，樣區位置之選擇常導致密度之誤差。本區鐵杉林之樹冠高度大多小於20公尺，因鐵杉似乎缺乏主枝優勢控制(epinastic control)，有異於一般針葉樹，常有側枝橫向延伸，主幹亦常分叉，樹高生長即受影響，故樣區內除一株高42公尺及另一株32公尺，顯然突出一般林冠外，大多樹木均未超過20公尺高。此次調查之樣區中，林分年齡為一重要發育指標，取樣時盡量選擇各種年齡之林分，由孔隙形成不久之幼齡苗木樣區，至發育成熟之老齡林均有，最年青者為3年，生長錐所取之樣木，可量到之最大年齡約有540年，然成熟木多

半未鑽到髓心，故最老齡之鐵杉無法判斷其正確年齡。鐵杉林木之底面積，其變化如同全林中樹木底面積之趨勢，因鐵杉為唯一優勢木，其樹幹斷面積佔了全林分之絕大比例。此外，鐵杉林中普遍可見枯立死木或倒地之朽木，以100平方公尺之樣區計之，枯立木數目不等，多者可達14株，然常為中小徑級，較大徑級之枯立木則有1—3株，倒木亦見於若干樣區，其腐朽程度不等，已完全分解者則未登錄。

綜合全林分之組成植物及林相特性，可見林分發育趨勢可大致顯示於密度、底面積、樹木高度、林冠覆蓋度等形相特徵，樹種組成之變異較不明顯，若以組成之變化來探討發育階段，則有必要依直徑級區分擬種，再尋求擬種之變異梯度與林相變化之關係。

二、鐵杉林組成及形相之變異梯度

本研究係採用間接梯度分析 (indirect gradient analysis) 來處理林分樣區間之變異梯度，即先用樣區之植物組成資料，以降趨對應分析抽出主要的變化趨勢，再尋求此趨勢與環境因子或林相特徵之相關性。

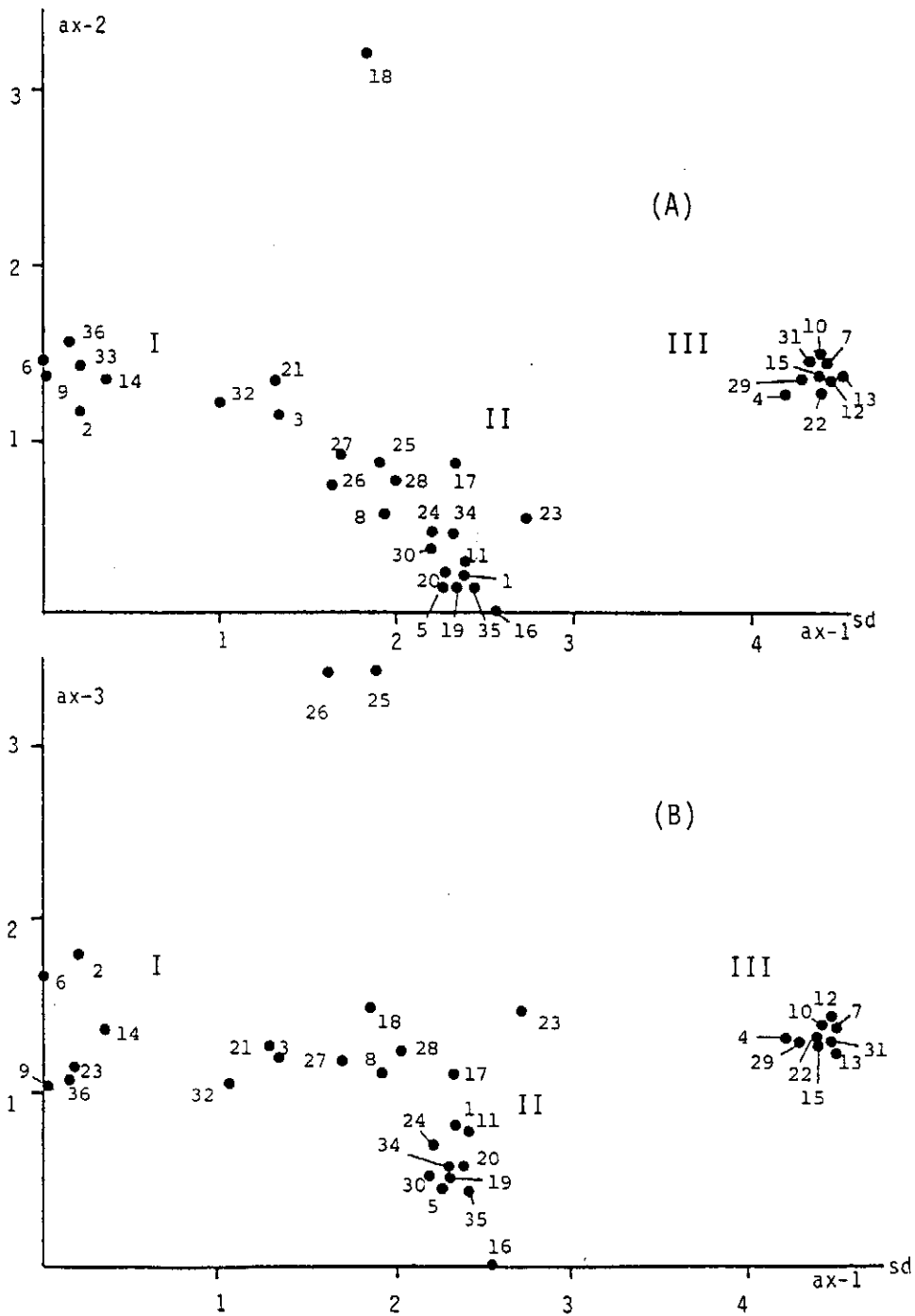
上文提及鐵杉林之組成植物較為均質，故在分析之前宜以發育階段將植物再細分為擬種，由於年齡鑑定無法遍及每一株成熟木，本文僅用直徑級作區分準則。林木之直徑生長係隨發育階段而連續增加，其間並無明顯而客觀之區分點，為劃分較有意義的發育階段，可參考不同年齡林分之林相變化趨勢，尋求變化較明顯之年代作為若干區分點（見附錄四），再由年齡與直徑之關係，找出相當的直徑分割點。明顯之林相變化可見於樹木胸高斷面積之增加速率、林分之株數密度（尤其是新生幼苗之株數）、林冠層覆蓋度等，另配合全林分之直徑級頻度分析，找出直徑級的分段位置。本研究係以若干設定的分段點，作多次嘗試，最後選擇下列分割標準：第1級胸高直徑在6公分以下，含新生幼苗及稚樹直

徑在1—5公分者；第2級含胸高直徑6—19公分之林木；第3級直徑在20—59公分之間；第4級則設定為胸徑60公分以上之大樹。其代表意義詳見後文說明，並參見後文之林相變化趨勢附圖（圖十六～二十）。

經採用上述直徑級區分後，如一樹種4級均出現，即視為4個擬種，各擬種在樣區內之優勢度則以相對底面積（百分率）計算，草本不作擬種劃分，以其覆蓋度百分率直接計之，如此所得之原始資料矩陣列於附錄五，擬種之代號係以學名代號後附加直徑級數表示（如鐵杉第4級為Tsu.chi.4），此矩陣中計有木本植物46個擬種，另加草本及地被植物13種，共有59種，將用於降趨對應分析。

降趨對應分析共計算4個變異軸，代表擬種在樣區間變化之4種主要趨勢，四軸之長度分別為4.47、3.21、3.43及2.47，以擬種轉換之平均標準偏差SD為單位（即植物在樣區間轉換之平均變異量），第一軸長度最大，代表最大變異量，以下各軸之變異量即逐次降低。是為次要之梯度。植物擬種及樣區在各軸之序列分數見於附錄六、七。

將擬種及樣區之位置，依其序列分數標示於變異軸所形成之空間中，即可顯示植物或林分在梯度中之相對關係，例如植物越相似的林分，在變異空間上越靠近，組成差異越大的林分，則趨遠離，同理，擬種之分布樣區愈相似者，在變異空間上愈接近，反之亦趨向分離。圖七為樣區林分在變異梯度前三軸之分布位置，圖中顯示，不論在第1、2軸（圖七A）或1、3軸（圖七B）所構成之平面中，右側的一群樣區為第一軸分數偏高者，且有顯著之密集現象，此群樣區所含之擬種，其在第一軸之序列分數亦屬最高者，其中鐵杉第4級擬種（胸徑大於60公分者）可為代表，故此群樣區即鐵杉老齡木組成之成熟林分。反之，圖左側亦有一群稍具群團聚集的樣區，其序列分數最低，與此等樣區相對應之擬種亦有若干，可以鐵杉第一級（胸徑小於6公分之幼苗及稚樹）代表之，可



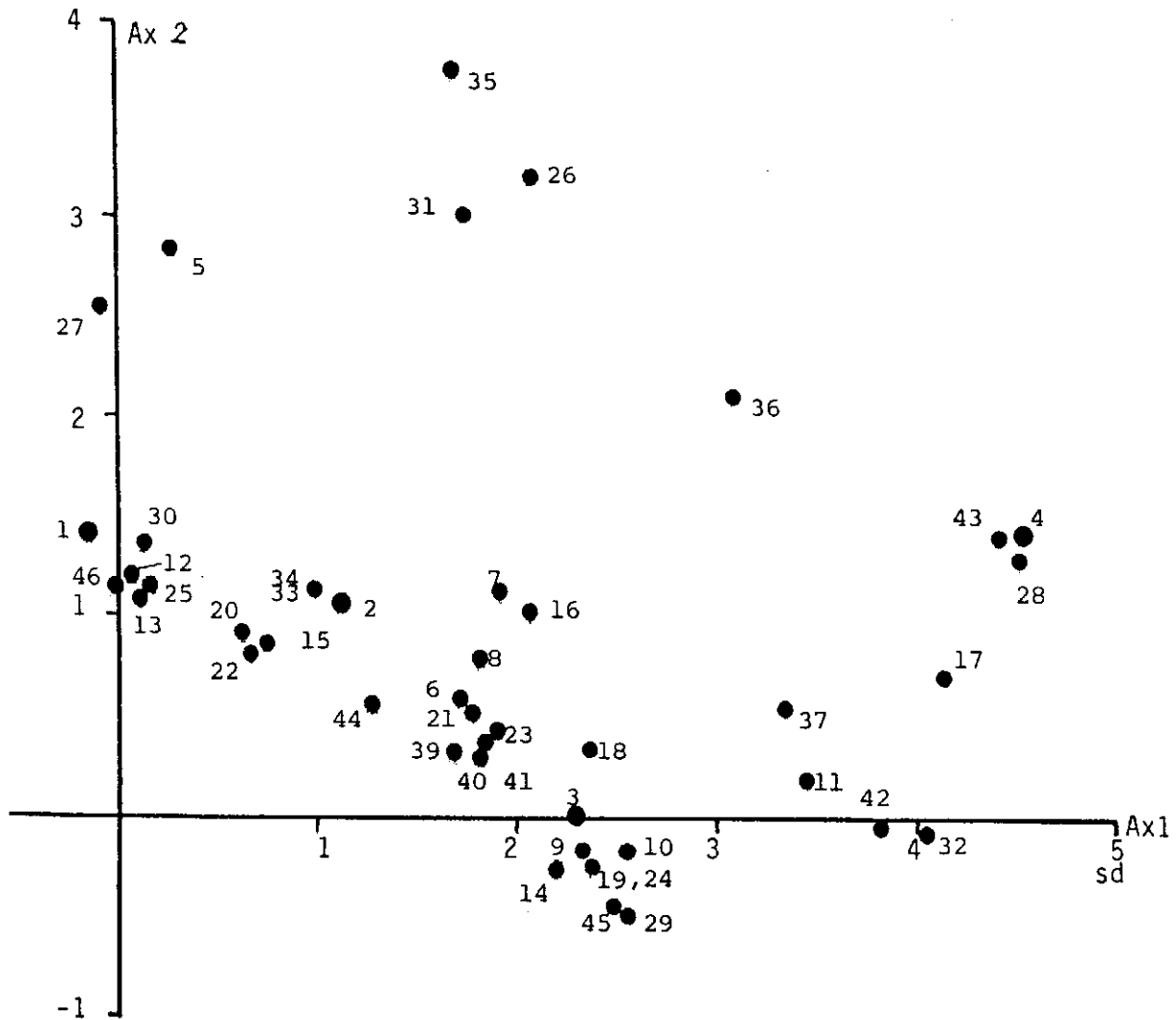
圖七 鐵杉樣區在分布序列前三軸空間上之分布位置

A: 第一軸及第二軸平面分布; B: 第一、三軸平面分布
 圖中 I、II、III 三群分別代表孔隙期、建造期及成熟期

見此群樣區為鐵杉發育初期之幼齡林及新生幼苗，多出現在林冠層破裂之孔隙下。至於圖七中位於第一軸中段之樣區，亦有聚集成群之趨勢，然與左側之孔隙期樣區群呈連續分布，兩者不易劃分，且除了主要之群團外，另有若干樣區脫離群團，呈現較大之分散度，乃第2、3軸序列分數之偏離所造成，與此群樣區呼應之擬種數目很多，與主群團相當之優勢擬種為鐵杉第三級（直徑20—59公分之中徑木），鐵杉第二級（直徑6—19公分）則位於本群與孔隙群之間（見圖八）。就發育過程而言，本群樣區為緊接孔隙期以後之建造期階段，與孔隙期之間呈現連續變異，而與成熟期之間，組成之擬種差異較大，區分明顯。

圖八為各樹木擬種在第1、2變異軸平面上之分布位置，擬種之變異梯度中，位置之分散度較大，且無明顯之分群現象，此乃因同一擬種可能出現許多樣區，其序列分數為出現樣區分數之加權平均，故跨越圖七中兩個樣區群之擬種，會出現在兩群之間，致使分群趨於模糊不明。綜觀第一軸上各擬種之分布位置，大致可看出樹種之不同徑級在林分發育階段中之變化，鐵杉的4個徑級分別位於第一軸兩端及中點，顯示鐵杉之生長控制了整個森林之發育，其他樹種亦隨鐵杉之成長而顯示相當之徑級變化，鐵杉成熟林中，鐵杉本身的底面積佔了絕大優勢，其他伴生之闊葉樹相繼消失，或僅剩少數較大的擬種，故成熟林之組成最均質，圖七之成熟樣區乃形成緊密的一團。

由圖七之樣區分布位置，可見第一軸所含之資訊內容最多，軸之長軸達4.47SD，然大多數樣區在第二軸及第三軸之分數變異較小，僅有2SD之幅度，但有少數樣區之序列分數偏離到2SD之範圍以外，例如在第二軸中，僅18號樣區位於軸之頂端，導致此軸長度擴大至3.21，而在第三軸中，亦只有25、26號兩個樣區被抬高至軸之頂端，此二軸之另一極端（最低點）均為16號樣區。究其原因，位於序列軸兩邊之終端林分具



圖八 鐵杉林組成樹木擬種在分布序列前二軸之分布位置

圖中數字係擬種編號，詳見表三及附錄一。

有組成植物的最大變異，觀圖八之擬種分布位置，第二軸之下端有華山松第四級、玉山莢迷第一級、尖葉新木薑子第二級及台灣鴨腳木第三級等擬種，為16號樣區之特殊組成植物，而上端則有紅檜第四級擬種呈明顯之偏離，此等擬種出現之樣區均只有一個，屬於不常見之稀有擬種，故造成16號樣區位於軸之底端，而18號樣區因含有紅檜第四級大徑木，形成偏離一般組成之終端樣區。同理，第三軸頂端之25、26兩樣區亦有異於一般組成，實因此二區中鐵杉之相對底面積甚低，其優勢度為厚葉柃木、台灣鴨腳木及白花八角之第二、三級擬種所取代（詳見表三）。由此觀之，降趨對應分析之第二、三軸僅代表取樣時，由於少數樣區含有稀有樹種或不常見之徑級所產生的變異，至於第四軸則變異量更低，而主要的變異梯度實顯示於第一軸上。

降趨對應分析四個變異軸所顯示的擬種變化趨勢，其與樣區環境及林相因子之相關性列於表二。在七項環境因子之中，與組成擬種最大變異之第一軸具有相關者，僅有土壤含石率一項，其負相關顯示隨著林分之發育，土壤含石率有降低趨勢，即初期的孔隙階段含石率較高，成熟林之土壤含石率則偏低。如前文所述，此種結果或許與現場調查之誤差有關，在孔隙期的樣區中，常有溪溝侵蝕所引起之小崩場地或倒樹因根拔而暴露之礦物土及石礫，因而含石率之估計較為準確，然隨著建造期而進入成熟期，則地表之落葉及腐植質增加，岩礫之裸露減少，所挖掘之土穴常不易斷定樣區之一般含石率，故可能估計偏低，即此結果可能不具實質的生態意義。除土壤含石率以外，其他六項環境因子與四個變異軸均沒有顯著之相關性，實際上研究區隨著海拔高度的小幅變化，除坡度及地形指數變化不明顯外，全天光空域及直射光空域亦有增加之趨勢，此外，在本區西北向的集水區中，局部坡地之方位亦有東北向及西南向之差別，但這些變化與林分之發育趨勢並無關係存在，換言之，孔隙階段或成熟林分在區內任何地形及環境均可出現。研究區內的環境梯

度顯然在鐵杉純林之適生範圍內，故即使環境梯度仍有小幅度變異，組成植物並沒有隨著變化，而鐵杉不同發育階段的林木，對此種小梯度環境也沒有選擇性。

表二 植群變異軸與樣區環境及形相因子間之相關係數矩陣

變異軸 樣區因子	第一軸	第二軸	第三軸	第四軸
1. 海拔高度(m)	-0.118	-0.087	-0.173	-0.309
2. 地形指數	+0.098	+0.063	+0.253	+0.230
3. 土壤含石率	-0.523**	-0.034	+0.033	-0.335*
4. 方位指數	+0.089	+0.214	+0.316	-0.039
5. 坡度	-2.100	+0.090	+0.511	+0.094
6. 全天光空域百分率	-1.181	-0.147	-0.187	-0.220
7. 直射光空域百分率	-0.200	-0.137	-0.117	-0.207
8. 林冠層覆蓋度百分率	+0.581**	-0.321	-0.575**	+0.374*
9. 樹木底面積(m ² /ha×10)	+0.708**	+0.081	-0.182	+0.244
10. 林分樹冠高度(m×10)	+0.752**	-0.060	-0.267	+0.349*
11. 林分估計年齡(年)	+0.821**	-0.076	-0.346*	+0.338*
12. 鐵杉底面積(m ² /ha×10)	+0.691**	+0.014	-0.165	+0.221
13. 鐵杉幼木密度(<5cm/100m ²)	-0.623**	+0.266	+0.073	-0.648**
14. 鐵杉成木密度(>5cm/100m ²)	+0.114	-0.216	-0.317	+0.338*
15. 枯立木密度(株/100m ²)	-0.111	+0.034	-0.058	+0.123
16. 倒木密度(株/100m ²)	-0.088	+0.032	+0.421*	-0.008

顯著性水準：**P<0.01，*P<0.05

鐵杉林之發育趨勢，由不同直徑級的擬種優勢度，顯示於降趨對應分析的第一軸上。表二的九項林分形相因子中，有六項與第一軸呈顯著相關。前文提到第一軸實乃鐵杉林由孔隙之發育開始，經由建造期而達到成熟林分之過程，隨著此一過程的進展，林相發生明顯的變化趨勢乃在意料之中。一般而言，林分越趨成熟，林冠層覆蓋度、所有林木之底面積、鐵杉林木之底面積、林分之樹冠高度等因子之評估值均越高，故與第一軸有正相關存在，而最明顯者當推林分之估計年齡。反之，鐵杉之幼苗及稚樹密度則呈相反的趨勢，顯示當幼林逐漸成長而進入成熟階段時，幼苗之發生即漸減少或完全消失，換言之，鐵杉苗木之優勢度集中在初期之孔隙階段，並非在各種林分均有相同之出現機會。

第二軸及第三軸之擬種變化梯度由少數稀有樹木及直徑級所導致，故第二軸與林相因子未見有相關者，而第三軸雖有三個相關因子，然有兩項與第一軸重覆，僅倒木密度一項為新顯示之因子，且顯著水準較低，實際上第三軸僅將第25、26兩樣區分離（見圖七B），此二樣區各含有3株及2株倒木，較其他樣區多，因而倒木密度一項與第三軸稍現正相關。至於第四軸之梯度比前三軸顯著減小，呈現之相關因子亦多重覆，僅有鐵杉成木密度一項為新的相關因子。綜合上述討論，鐵杉林分間擬種組成之變化梯度，主要與林相因子之變化符合，除初步採用直線相關測驗外，後文將再進一步分析其變化趨勢。

根據上述組成擬種及林相因子之相關變異梯度，可將調查所得之36個樣區分別歸屬於三個鐵杉林之發育期，即I、孔隙期；II、建造期；III、成熟期（圖七），亦即三種不同的塊集。

三、鐵杉林分塊集之組成

為比較林分間三種塊集組成植物及直徑級之差異及變化趨勢，特以

樣區中各擬種之相對底面積百分率簡化爲一位數，將36個樣區之數值同列於表三，並分屬孔隙、建造及成熟三期，樣區及擬種之先後排列次序大致參考降趨對應分析第一軸之序列分數（附錄六、七），樣區位置及所屬之塊集分別以不同符號表示，見於圖六，三種塊集之組成樹種及平均數量，以密度及底面積表示，列於表四、五、六。

表三之前46種擬種爲木本植物，最後13種則爲草本植物（不分擬種），此兩類植物之相對底面積，在整個森林發育階段中呈現明顯之轉變趨勢，即較大的數值趨向於集中在表之對角線附近，由左上角至右下角方向之對角線兩側有大量植物出現，右上角及左下角則沒有植物出現，此乃列表比較法所呈現之效果，顯示植物擬種在林分發育過程中之連續轉換，其中也可仿照列表比較法之原則，找出普遍出現之恆存種（constant species）及局限於某一發育期之特徵種（character species）。以鐵杉而言，若不區分擬種，則各樣區皆有出現，爲整個森林之恆存種，經採用直徑級劃分擬種後，不同之直徑級林木則出現在不同之發育期，成爲各期之特徵擬種，如第一級鐵杉大多出現在孔隙期，第二級及第三級以建造期之樣區爲主要分布地點，第四級鐵杉則僅出現在成熟期樣區。其他伴生之闊葉樹中，若以出現在10個樣區以上，且三個發育期皆有分布者視爲恆存種，則可舉出厚葉柃木、白花八角、台灣鴨腳木、森氏杜鵑及台灣馬醉木等種，顯示在鐵杉之不同發育階段，伴生之闊葉樹種有甚高之相似成份，惟相對優勢度有若干變化，僅爲定量的差異。若要以定性的觀點找出三個發育期之特徵種，則因符合此原則之植物在各期之恆存度皆不高，故難以決定。草本及地被植物亦有類似情況，玉山箭竹及台灣瘤足蕨可視爲全林分之恆存種，唯台灣瘤足蕨似屬陰性地被植物，在孔隙期僅出現一個樣區，而建造期及成熟期之鬱閉林下則大量出現，除此之外，各期雖有特殊之草本出現，然恆存度均偏低，不易列出代表性之特徵種。由此可見，引發本區塊集動態的干擾因子，其週期可能很

表三 鐵杉林分三種塊集之組成植物及直徑級變化綜合表

擬種編號	樣區號碼		
	0033013222 6963242165 I 孔隙期	02102320123110312 37888045904711563 II 建造期	022111103 492502371 III 成熟期
1 Tsu.chi.1	8999685521	41-----	1-----
38 Ber.kaw.1	7-----	-----1-	-----
27 Ile.yun.1	--6-3----	--1-----1--	-----
46 Pin.tai.1	-----5----	-----	-----
12 Rho.rub.1	----77-3--	-----311---1-1-	-----
13 Rho.rub.2	----5-----	-----1--	1-----
30 Rho.mor.1	7---6776--	2-----12---1--1-	--1-----
25 Pie.tai.1	----75-4--	-31-----24---1-1-	--1-----
5 Lit.mor.1	5-----	--1-3-----2-2--	--1--1--
20 Eur.gla.1	5--5553465	35231-52-1-412-3-	11--1--
22 Sch.tai.1	----63--62	-21-4--1---22--	12--1--
33 Cha.for.1	-----	4-----	-----
34 Cha.for.2	-----	6-----	-----
15 Ill.phi.1	----6---4-	552-5-33-1-413--2	12-1--1--
2 Tsu.chi.2	-----98--	884867-354-7---46	1-----
44 Pin.arm.1	-----6-	-----	-----
39 Dap.ari.1	-----	-1---1-----	-----
35 Cha.for.4	-----	--9-----	-----
31 Rho.mor.2	-----6--	--4---61--6-----	----1----
6 Lit.mor.2	-----7	4-1-----24--	--1--1--
21 Eur.gla.2	-----87	--266-31-33441-35	--31-1--
8 Sym.ano.2	-----	-4-----	--1-----
23 Sch.tai.2	-----7-	---5-----3--	2---11--
40 Sym.pen.1	-----	---4-----	-----
41 Sym.pen.2	-----	---5-----	-----
7 Sym.ano.1	-----3	-61-4-1-----2--	-1-1-----
26 Pie.tai.2	-----	-43-----1-6--	-----
16 Ill.phi.2	-----6-8	544-7--3---453-45	-4--322--
14 Rho.rub.3	-----	-----4-----	-----
3 Tsu.chi.3	-----	-7487999999899977	64-----
9 Hyd.chi.1	-----	-----1--	-----
19 Neo.acu.2	-----	-----3--	-----
24 Sch.tai.3	-----	-----4--	-----
18 Neo.acu.1	-----	---3-----1--	---1-----
10 Sym.mod.1	-----	-1--1-3-----	---1-----
29 Vib.int.1	-----	-----1-	-----
45 Pin.arm.4	-----	-----8-	-----
36 Osm.het.1	-----2	--1-2-----22--11	11-1-----
37 Tro.ara.3	-----	-----8	5-----
11 Sym.mod.2	-----	-----4-----	---1-----
42 Ela.mor.1	-----	-----11	---1-----
32 Rho.mor.3	-----	-----4-----5-	--4--2--
17 Ill.phi.3	-----	-----4--7-----	--53-4--
28 Ile.yun.2	-----	-----	-2-----
4 Tsu.chi.4	-----	-----	999999999
43 Ela.mor.2	-----	-----	---1-----
48 Yushania	3166-56666	-556-65-666-5-655	--6465466
47 Plagiog.	-----5----	534-6-43---556-44	65-5-45--
51 Rubus	6-----2	-----	-----
59 Lycopod.	-----5----	-----	-----
49 Miscant.	3---4-----	4-----	-----
54 Histio.	-----2	-----	-----
53 Dryopt.	-----	---1-----	-----
50 Moss	-6-----	-333--463--4--4-	-423--3--
57 Gaulth.	-----	-----2-----	-----
58 Vaccin.	-----	-----1-----	-----
52 Monacho.	-----	-----	3-----
56 Hedera	-----	-----	-2-----
55 Hydrang.	-----	-----	-----2--

樹木擬種及草本植物學名參見附錄一，樹木代號後所附數字代表直徑級，樣區編號兩位數由上而下直讀，表中數字為相對優勢度轉化為一位數

頻繁，但強度及規模並不大，故由小孔隙開始之發育階段中，環境之變化及植物之重組幅度亦小，孔隙內重組之植物，不論鐵杉或伴生闊葉樹，均大致與成熟期之組成相同，次級演替早期常出現的台灣二葉松，在區內僅偶而出現，並沒有大片松林形成，此種森林動態變化，即前文所謂的更新複合體構造，而非次級演替。

至於鐵杉林下闊葉樹之發育階段，是否與鐵杉相同，則不易由表三判斷之，因降趨對應分析所採用之擬種係以鐵杉為準，直徑級變化極大，而闊葉樹之最大直徑只有30公分左右，故宜採用較小的徑級對闊葉樹作族群構造分析，並與鐵杉比較之（詳見後文討論）。

茲分孔隙、建造及成熟三期，說明各塊集之組成植物及直徑級轉變。

孔隙期（表四）之組成樹種以鐵杉之幼苗及稚樹為主，其密度及底面積遠超過其他闊葉樹之幼苗及小樹，然鐵杉幼苗在樣區間之密度亦有甚大之差異。一般而言，林冠層雖有孔隙出現，林地下層卻不見得有孔隙形成，設若孔隙由枯立木造成，其林下微環境之轉換較緩慢，孔隙效應並不明顯，如由倒木造成，微環境變化急速，但地面也不一定有礦物土露出之孔隙，在上述兩種情況下，闊葉樹之幼苗生長較為有利，耐陰性之闊葉樹前生苗也可獲得解放，而鐵杉之幼苗出現較少，孔隙期的少數樣區中，鐵杉幼苗密度偏低，可能與此有關。另有若干樣區，其孔隙是由地滑崩塌或倒木根拔所造成，因有礦物土裸露，鐵杉出現大量新建立之幼苗，而闊葉樹幼苗則不多。除鐵杉外，其他針葉樹之幼苗亦偶見於孔隙中，然密度極低，如二葉松及華山松等，由徑級判斷，其出現時間可能比鐵杉更早。在孔隙期出現之闊葉樹計調查到11種，包括幼苗及前生稚樹在內，其胸徑皆未超過20公分，以直徑小於5公分之苗木而言，密度最大者當推台灣馬醉木、森氏杜鵑、紅毛杜鵑及厚葉柃木等種，其中台灣馬醉木及紅毛杜鵑僅有幼木及小苗，可能為孔隙形成後才建立者，

而森氏杜鵑及厚葉桧木則有少數大於6公分直徑的樹木，料為由前生苗發育而來。其他闊葉樹如白花八角、台灣鴨腳木及玉山木薑子亦有中等之密度及底面積，而高山冬青及川上氏小蘗株數不多，但其優勢度大致局限於孔隙期，至於玉山灰木及刺格僅偶現一兩次，顯然不是本期的組成份子。孔隙期之林下地被覆蓋植物以玉山箭竹為主，位於稜線上的樣區且以玉山箭竹為絕對優勢植物，下坡的樣區則偶而可見若干特殊草本，如高山芒、石松，又如台灣懸鈎子等小灌木，雖出現樣區不多，然僅限於孔隙期，雖然為偏陽性植物。

表四 鐵杉林孔隙期組成樹種平均數量統計表

樹種及代碼	平均數量	直徑級密度(株/公頃)		底面積 (m ² /公頃)	相對底 面積 %
		1-5cm	6-20cm		
台灣鐵杉	Tsu.chi	3180	200	1.541	42.69
厚葉桧木	Eur.gla	480	80	0.555	15.37
森氏杜鵑	Rho.mor	850	40	0.448	12.41
白花八角	Ill.phi	80	60	0.356	9.86
紅毛杜鵑	Rho.rub	700	10	0.193	5.35
台灣鴨腳木	Sch.tai	150	20	0.157	4.35
玉山木薑子	Lit.mor	40	10	0.136	3.77
台灣馬醉木	Pie.tai	870		0.124	3.43
華山松	Pin.arm	20		0.039	1.08
台灣二葉松	Pin.tai	10		0.020	0.55
川上氏小蘗	Ber.kaw	120		0.019	0.52
高山冬青	Ile.yun	120		0.012	0.33
玉山灰木	Sym.ano	10		0.007	0.19
刺格	Osm.het	10		0.003	0.08

建造期之組成植物（表五），其最大的轉變為鐵杉幼苗及稚樹的消失，此等苗木已進階成長為第二徑級（6—20公分）及第三徑級（21—60公分）之林木。由圖七之分布序列觀之，孔隙期與建造期之植物擬種呈連續變異，實不易劃分界線，而表三之樣區排列中，建造期之3號及27號樣區亦仍含有鐵杉之第一徑級幼木，實際上如以初生幼苗（直徑1公分以下）判斷，其出現止於孔隙期末段之樣區，建造期開頭之3、27號樣區已無初生苗可見，本文即以此準則視為建造期之開始，表示鐵杉及闊葉樹之幼木已填滿孔隙，雖然尚有闊葉樹之耐陰苗木可建立，但鐵杉已進入新苗之排除期，新苗雖不再出現，但存活之稚樹得以繼續生長，漸漸達到林冠層，其樹幹底面積達47平方公尺／公頃，而呈現鬱閉林分之形相，相對優勢度亦達67%，而成鐵杉之純林。此期之針葉樹偶見有華山松之大徑木，為孔隙期入侵苗木之倖存者，紅檜亦見有少數苗木及大徑木，但為零星分布且密度不高。闊葉樹中，調查到少數昆欄樹之大徑木，但未見有小樹及幼苗，可能也是孔隙早期之入侵種，但因頻度極低，在孔隙期樣區並無紀錄。其餘之闊葉樹組成，大致是承襲孔隙期之發育而來，但相對優勢度則有消長，同時亦有若干新的植物出現，致使總計植物數目達到最高。主要闊葉樹中，白花八角之密度及底面積最高，且最大樹木直徑已超過20公分，台灣鴨腳木亦同，厚葉柃木雖未超過20公分，但小樹及幼苗之密度仍居領先地位，森氏杜鵑之幼苗及稚樹密度較前期減少了很多，但有不少樹木進級為6—20公分，亦有超過20公分直徑者，此四種闊葉樹均由孔隙期發展而來，其相對優勢度持續增加，構成建造期的主要伴生闊葉樹。次要闊葉樹中同樣持續增加的有玉山木薑子、玉山灰木及刺楸等種，而在建造期才開始出現的則有銳葉新木薑子、小葉白筆、南嶺灰木及玉山胡頹子等種，僅限於本期之稀有種為華八仙花、玉山莢迷及白花瑞香等。至於在孔隙期優勢極高之闊葉樹，如紅毛杜鵑及台灣馬醉木，在本期已顯著減少，稀有之高山冬青及川上氏

表五 鐵杉林建造期組成樹種平均數量統計表

樹種及代碼	平均數量	直徑級密度(株/公頃)				底面積 m ² /公頃	相對底 面積%
		1-5cm	6-20cm	21-60cm	>60cm		
台灣鐵杉	Tsu.chi	53	265	488		47.128	67.06
紅檜	Cha.for	36	24		6	6.440	9.16
昆欄樹	Tro.ara			24		6.004	8.54
白花八角	Ill.phi	906	318	6		2.912	4.14
華山松	Pin.arm				6	2.263	3.22
厚葉桧木	Eur.gla	794	194			1.762	2.51
森氏杜鵑	Rho.mor	88	76	12		1.696	2.41
台灣鴨腳木	Sch.tai	182	24	6		0.515	0.73
台灣馬醉木	Pie.tai	424	35			0.399	0.57
玉山木薑子	Lit.mor	188	59			0.403	0.57
玉山灰木	Sym.ano	270	6			0.193	0.27
尖葉新木薑子	Neo.acu	88	12			0.125	0.18
刺格	Osm.het	147				0.113	0.16
南嶺灰木	Sym.pen	18	12			0.084	0.12
小葉白筆	Sym.mod	71	12			0.077	0.11
紅毛杜鵑	Rho.rub	176	6	6		0.080	0.11
玉山胡頹子	Ela.mor	88				0.026	0.04
高山冬青	Ile.yun	29				0.024	0.03
華八仙花	Hyd.chi	65				0.017	0.02
玉山莢迷	Vib.int	18				0.009	0.01
川上氏小蘗	Ber.kaw	18				0.005	0.01
白花瑞香	Dap.ari	35				0.004	0.01

小葉亦持續衰退。建造期之主要地被植物為玉山箭竹及台灣瘤足蕨，稜脊上之樣區只有玉山箭竹，下側之樣區中，兩種植物互有消長，有時亦混生於同一樣區中，地面常有蘚苔覆蓋，其餘之草本植物很少，如鱗毛蕨只出現一次，而高山白珠樹及凹葉越橘等亞灌木亦同。

成熟期之組成植物大致與建造期相似（表六），但前一期的若干稀有樹種並未繼續出現，故歧異度又稍有下降。本期的鐵杉林木已進入老齡階段，直徑以60公分以上為主，每公頃約300株左右，而中徑級之林木極為少見，幼苗及稚樹並不多，總計底面積達290平方公尺／公頃，相對優勢度則高達96.5%，可見此期之鐵杉獨占整個森林之資源，其他闊葉樹之份量已大為衰減。林中之針葉樹，只見有極少數紅檜之幼苗，微不足道。闊葉樹中，偶見有少數昆欄樹之大徑木，大致承建造期而來，並非主要組成。主要伴生闊葉樹與建造期相同，白花八角之底面積最大，比孔隙期增加，但密度卻稍下降，可見為進級生長之結果，台灣鴨腳木之底面積亦增加，但胸徑未超過20公分，惟幼苗及稚樹密度大增，顯然此二樹種之耐陰性極高，在鬱閉林下可持續更新。森氏杜鵑及厚葉柃木之底面積較前期減少，前者之幼苗及稚樹密度大為降低，但有若干大徑木留存，後者則有幼苗及稚樹持續出現，以維持其優勢，故在三個發育期中均是主要闊葉樹組成。次要闊葉樹中，玉山木薑子、玉山灰木、小葉白筆及刺楸均承自建造期之發育趨勢，銳葉新木薑子亦同。稀有組成中，南嶺灰木及玉山胡頹子、玉山莢迷大致與建造期相同，新出現的只有十大功勞一種。至於源自孔隙期之紅毛杜鵑及台灣馬醉木，在建造期已呈衰弱，到成熟期時其底面積大大減少，已非主要組成。本期之地被植物，在稜脊上只有玉山箭竹，下側仍是玉山箭竹及台灣瘤足蕨各半，偶見有蘚苔植物，其他草本極為罕見，如稀子蕨出現一次，而常春藤及大枝掛繡球等藤本亦偶見於一個樣區中。

表六 鐵杉林成熟期組成樹種平均數量統計表

樹種及代碼	平均數量	直徑級密度(株/公頃)				底面積 m ² /公頃	相對底 面積%
		1-5cm	6-20cm	21-60cm	>60cm		
台灣鐵杉	Tsu.chi	156	22	33	311	280.62	96.50
白花八角	Ill.phi	844	178	33		4.01	1.33
昆欄樹	Tro.ara			22		2.52	0.84
森氏杜鵑	Rho.mor	67	11	22		1.10	0.36
台灣鴨腳木	Sch.tai	733	67			0.92	0.31
厚葉桫欏	Eur.gla	633	56			0.75	0.25
玉山木薑子	Lit.mor	267	33			0.26	0.08
玉山灰木	Sym.ano	311	11			0.20	0.06
小葉白筆	Sym.mod	200	11			0.18	0.06
高山冬青	Ile.yun	33	11			0.16	0.05
刺格	Osm.het	178				0.12	0.04
玉山胡頹子	Ela.mor	11	11			0.09	0.03
紅毛杜鵑	Rho.rub	22	22			0.08	0.02
尖葉新木薑子	Neo.acu	133				0.05	0.02
台灣馬醉木	Pie.tai	78				0.03	0.01
玉山莢迷	Vib.int	11				0.01	—
紅檜	Cha.for	11				0.01	—
十大功勞	Moh.jap	11				0.01	—
南嶺灰木	Sym.pen	56				0.01	—

四、鐵杉林分塊集之族群構造

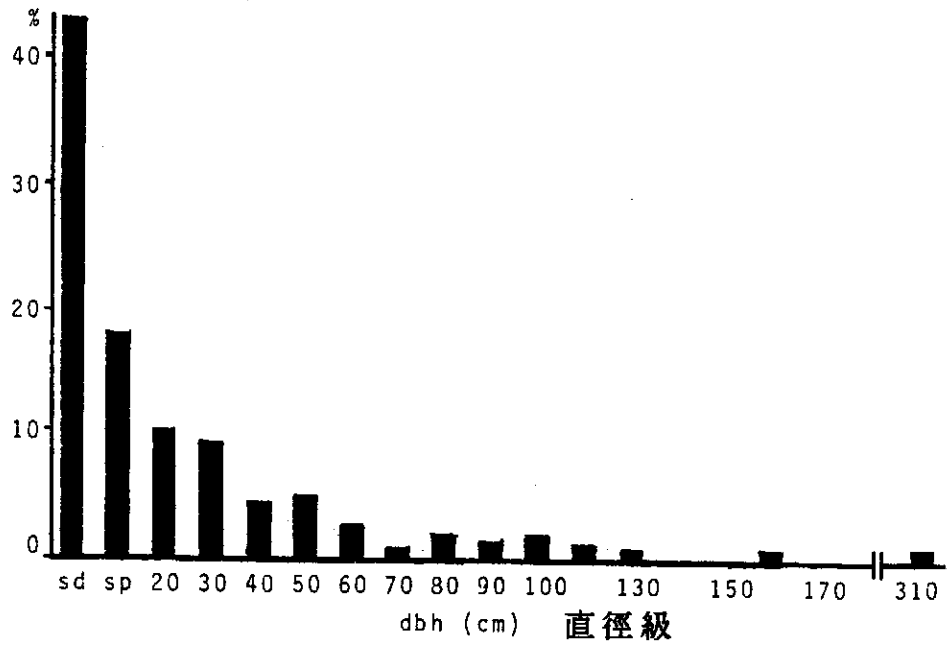
整個鐵杉林之族群構造，以36個樣區之鐵杉胸高直徑資料合併為一個組合樣區統計之，如圖九所示。直徑級以10公分為間隔，幼苗及稚樹另外計算，各級之株數百分率由幼苗算起，至最大的一級（直徑302公分），有依次遞減之趨勢，構成反J字形的曲線。此與上年度之初步分析結果相符，但係採用新設的樣區資料，可見本區鐵杉林為安定之徑級構造，幼苗株數百分率最高，隨著幼苗之成長及競爭，稚樹階段之株數已減少一半以上，較大之林木逐次減少，胸徑70公分以上之林木，死亡率似降到最低，然大多林木之胸徑只長到130公分上下，再大之老齡木極為稀少。如此的族群構造，在老木死亡後，可由小樹及幼苗逐次更新遞補，而維持極盛相森林之安定。

以上分析係採用設在不同地點的林分樣區，經合併統計而得到整個森林之更新趨勢，如僅局限於某一林分觀察之，即使樣區面積增大至400平方公尺，也不見得能看到所有徑級之出現。以往本省鐵杉林之調查，由於主觀選擇較成熟的林分，故多數報告均未提到有小徑木或幼苗之分布。本研究之樣區乃選擇各種發育階段之林分所組成，且不迴避發育初期之孔隙階段，因而可調查到各種不同之徑級，且不同階段之林分係交錯配置在整個森林中（圖六），代表鐵杉全齡林之鑲嵌構造。

林分發育雖屬連續性之變化，但採用某些準則可以區分為不同階段（見上文及表三），各階段之族群構造亦可分別統計，以瞭解族群構造之變異性。樣區經歸屬於不同發育期後，鐵杉直徑級之分布如圖十至圖十二所示。

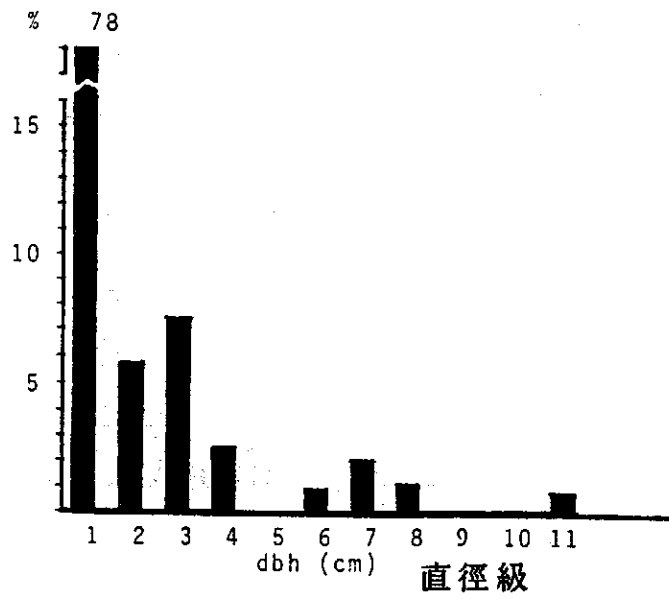
孔隙期之林木直徑一般在10公分以下（圖十），直徑在1公分以下之幼苗佔絕大多數（78%），顯然為剛發芽不久的新生幼苗，接着成長

株數百分率



圖九 鐵杉全林分之直徑級頻度分析

株數百分率

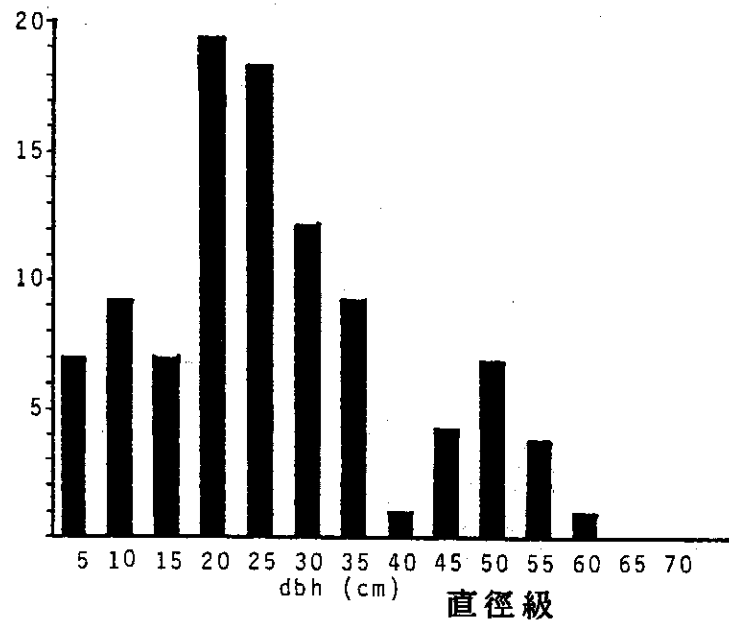


圖十 鐵杉林孔隙期之鐵杉直徑級頻度分析

的幼苗及稚樹，其株數百分率即驟降至7%以下，可見幼苗雖可在孔隙中大量發芽，但其死亡率極高，同時在孔隙形成之前，幼苗極少出現，故2公分以上之幼苗急劇減少，乃缺乏前生苗所致。此期之徑級分布呈L形，顯示倖存之少數幼苗可進級生長，連同伴生的闊葉樹幼苗及小樹，將孔隙填滿。幼苗之建立及補充，大致在孔隙造成後可持續約30年，然若孔隙有加大之趨勢，則可延長幼苗陸續補充之時限，至40—50年之久（見後文說明）。至進入建造期之後，新生的幼苗即不再出現，可見鐵杉種子之發芽須仰賴孔隙之環境，在林分鬱閉後，則有一段新苗之排除期。

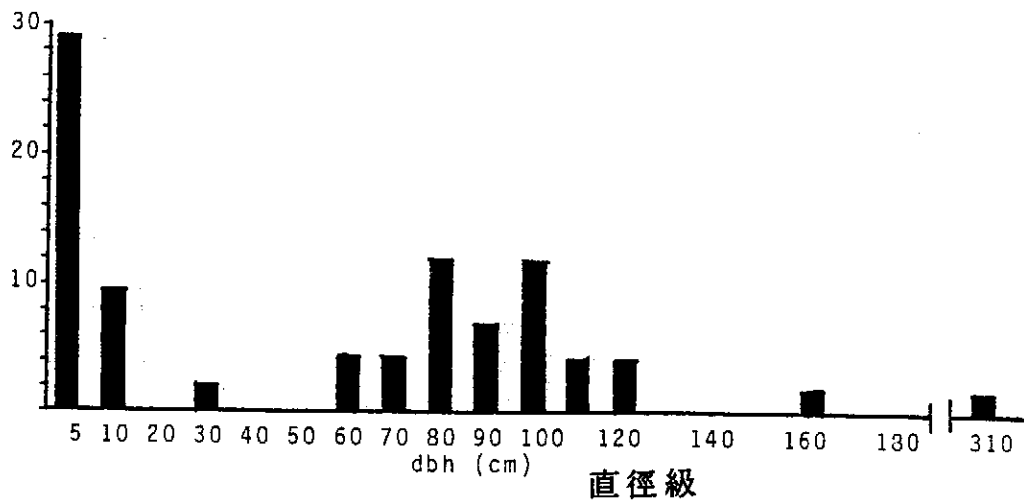
建造期之直徑級分布大致呈鈴形之高斯曲線（圖十一），然稍向右偏歪，且有兩個高峰出現，此乃因幼苗很少產生，遞補之稚樹亦相對減少之故。鐵杉直徑級頻度最高的出現在胸徑15—25公分左右，以樹齡而言，約在70—100年間，相當於孔隙填滿後，存活林木之旺盛生長期，此時鐵杉之樹高已超過8公尺，林冠層充分閉合，直徑在15公分以下之林木高度則在6公尺以下，遂淪為次冠層之被壓木，故在此二直徑級之間株數差距頗大，被壓木亦將逐漸枯死（參見圖十二及後文枯木分布）。另一徑級之次要高峰出現在胸徑50公分左右，約當平均年齡為260年之時，此群林木之樹高已達15公尺以上，可視為早期存活林木經激烈競爭後之生存者，其樹高已突出於一般連續林冠層之上，而樹冠呈橫向發展，直徑亦顯著增大，故在胸徑50公分左右呈現另一個小的鈴形曲線。一般而言，建造期之林木選自孔隙期之存活者，其徑級頻度分布理論上接近同齡林之常態曲線，惟常稍有偏離，最常見之變異為正向偏歪（positive skewness）及第二型量（second mode）之出現，正如圖十一所見，兩個主要及次要高峰並非在不同的分離時段分別建立的族群，而是孔隙期生存木經競爭差異而調整其直徑生長之結果，這種直徑分布之差異，即使同一年代建造之人工純林亦可見之（Ford 1975），而天然林經干擾而導

株數百分率



圖十一 鐵杉林建造期之鐵杉直徑級頻度分析

株數百分率



圖十二 鐵杉林成熟期之鐵杉直徑級頻度分析

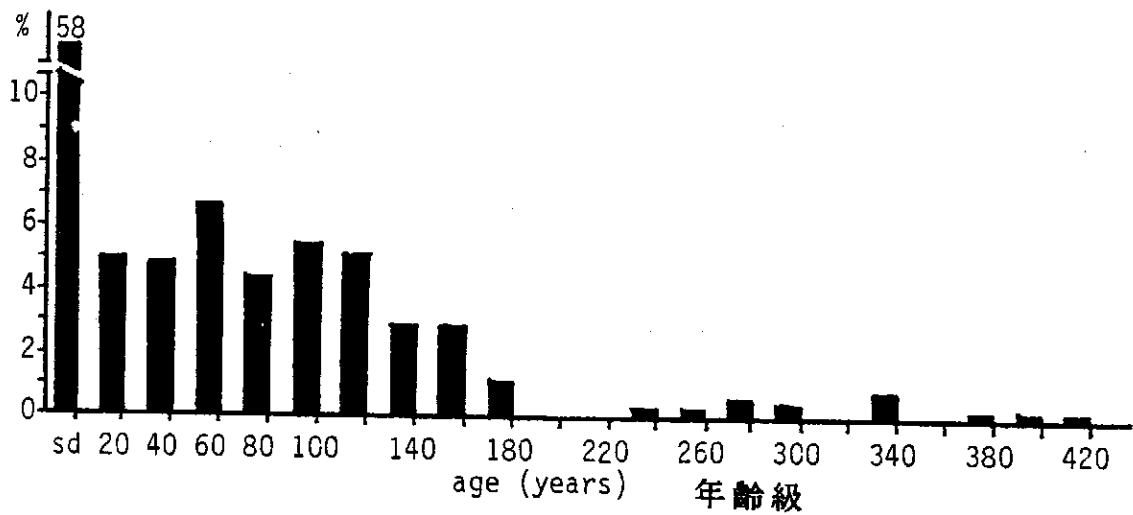
致更新之林分亦屬常見 (Schmelz & Lindsey 1965, West et al. 1981) 。

成熟期之直徑級分布 (圖十二) ，最大特徵為徑級之不連續出現，自胸徑130公分以上，株數已很少，且實際上僅見160公分及302公分兩株樹，為稀有之老齡木。在60公分以下至20公分的徑級之間，亦有一段相當大的中斷，極少有林木存活，此乃建造期之被壓木幾乎全部枯死之結果。本期主要林木出現在胸徑60至120公分間，形成一個高原形 (plateau) 之曲線，最多的株數在80至100公分之徑級，以直徑與年齡之關係作外插法推算 (見後文) ，其年齡大約在480至650年間，這些老樹之樹高大多接近20公尺，甚至有達30公尺或超過40公尺者，為整個鐵杉林中之突出樹 (emergent) ，形成本期林相之特徵。至於成熟期之密閉林冠底下，亦偶見有小徑木及幼苗出現，然並不普遍，只見於少數樣區，例如成熟的突出樹頂部常有枝葉枯損，或部份枝條破折，又因成熟期的樣區較大，其中可能包括中徑級之倒木但未造成明顯的孔隙者，故雖將樣區列入成熟期，然局部林下光度稍有增加，致有幼苗出現，另有樣區所含之林木為成熟老木，但隣近有孔隙，側方孔隙之光線亦導致小苗之建立，此外，成熟林下也常有腐朽之倒木，朽木上有時成為鐵杉之苗床，可見到小苗及幼樹生長，由於上述特殊情況，成熟期的樣區亦紀錄到小徑木及幼苗，且其密度當然較老齡木為大，故圖十二之徑級株數最多的仍為5公分以下之一級，然只集中在少數地點，林中大部份地點未見幼苗產生。整體言之，成熟鐵杉林之徑級分布，若忽略130公分級以上之零星大樹，則呈旋轉的S形 (rotated sigmoid shape) (West et al. 1981) ，即S字型的橫置，或稱為二型量S形 (2-mode sigmoid shape) (Rao et al. 1990, Saxena et al. 1984) ，第一型量出現在小徑級，另一較低之型量則位於中大徑級，為高原形，此為長壽樹種老齡林之一般特性。第一型量代表部份更新苗及小徑木，第二型量乃中齡木之死亡率偏低，而其旺盛生長使直徑產生若干差異，導致高原形之徑級分布。

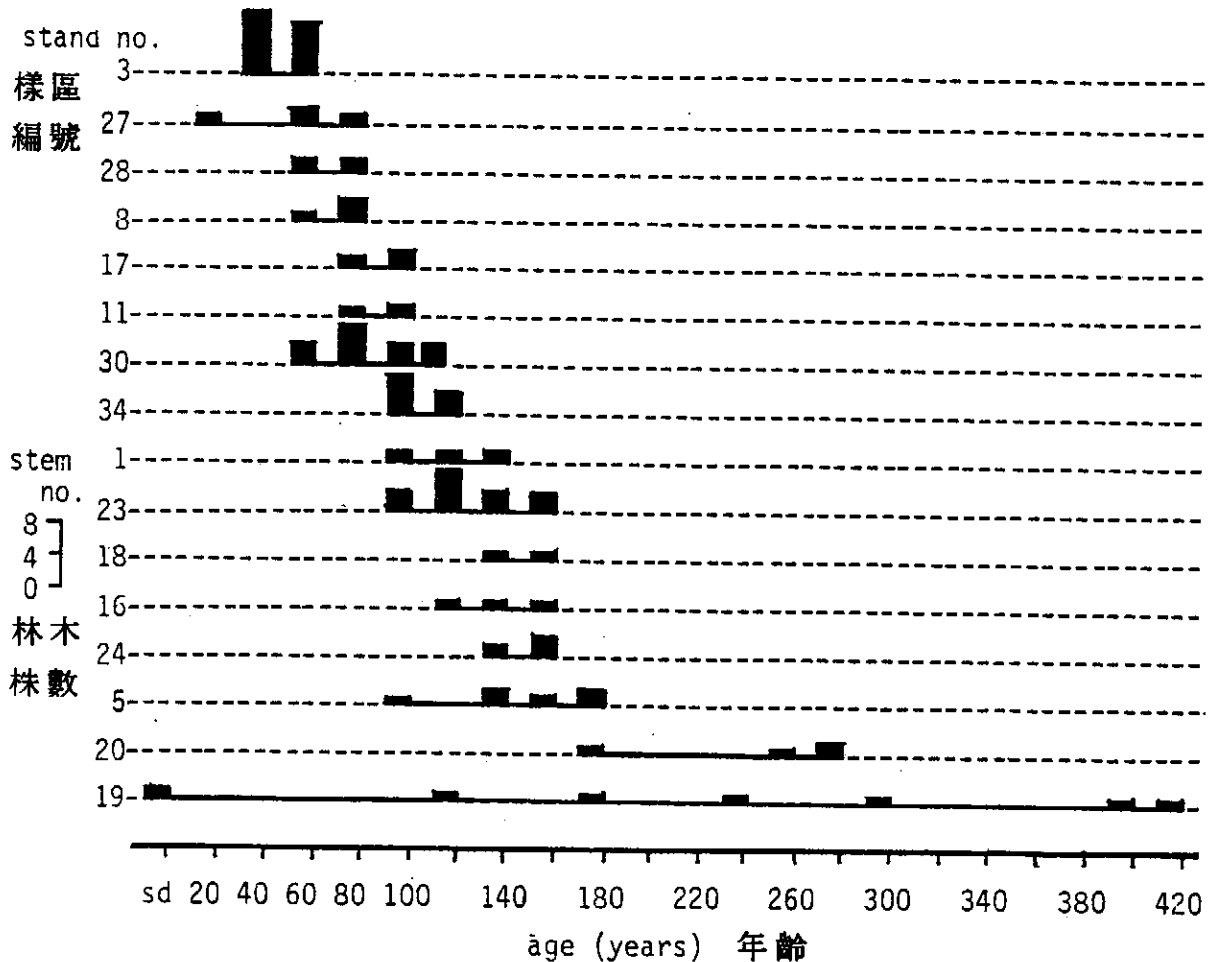
圖九所顯示的全林分徑級分布，實由圖十至十二之三個不同發育期合併導致，而反J字形的全齡林結構，亦係局部地點之接近同齡林分所合成。然因樹木直徑生長本來在個體間就有差異，年齡相同或接近之樹木更因被壓或解放之效應，常導致直徑級之分化，故直徑級之分布常無法正確地反映齡級之分布（Stewart 1986，Aplet et al. 1988）。以下試由年齡之頻度分析來探討族群構造，並說明局部同齡林之幅度。

因老齡木無法正確推估其年齡，故齡級分析僅採用孔隙期及建造期之樣區資料，並排除若干沒有鑽到髓心之生長錐木樣，所得結果自然有些偏些，然可看出大致趨勢。圖十三為鐵杉在孔隙及建造期之年齡分析，一般而言齡級亦呈反J形分布，然與全林之徑級分布（圖九）比較，並非平滑之反J形，而有間斷或起伏變化，此或因除去成熟期樣區所致，然林木之生長差異與競爭亦有影響。圖中最高的一級仍屬幼苗及稚樹（Sd），年齡在10年以下，佔株數之58%，其出現僅限於孔隙期，而進階生長的結果，所剩株數已不多，其20年及40年生的兩級只有5%左右，此即孔隙即將填滿時之存活木。接下來60年生到120年生之林木形成高原形之分布，相當於建造期胸徑15—30公分之一群（參見圖十一），比較齡級及徑級頻度之差異，可見此群樹木之齡級頻度相當接近，相差不過兩個百分點，但直徑級之間前後相差達10%。換言之，建造期之開始階段，林木之個體已顯示出早期之競爭及生長差異，齡級雖屬高原形分布，但直徑之分布斜率較大，不論那一齡級，只有較少的個體取得優勢。經過初步淘汰，進階的齡級株數逐漸減少，其中有間斷者或許取樣不足所致，惟可看出大約自200年後，出現之齡級株數即維持較穩定之百分率，此時死亡率極低，建造初期經過篩選後之優勢木大多可繼續生存，並進入成熟期，直到400—600年之久，胸徑亦可達70—100公分（參見圖九），然自建造期末段開始，約200—350年間，這些優勢木之間又須經

株數百分率



圖十三 鐵杉在孔隙期及建造期之齡級頻度分析



圖十四 鐵杉林建造期各樣區鐵杉林木之齡級分布

圖中樣區按林分年齡排序，密度以每100平方公尺之株數為準。

過另一次林冠層之競爭，此階段之齡級分布及徑級分布亦有顯著差異，齡級百分率雖接近直線而沒有明顯變化，徑級分布則呈現小規模之常態曲線，此即建造期徑級的第二高峰（圖十一），型量在50公分之一級，大致為260年生之樹木，樹高約達15公尺，皆屬到達林冠上層之成功競爭者，可望於成熟期繼續領先其他林木而成爲突出樹。

成熟期之齡級分布雖未加入圖十三之統計，然由圖九之全林直徑級分布觀之，直徑在70公分以上之老齡木，其各徑級之株數已無明顯之變化，與建造期末段之齡級分布相似，可見達到林冠層以上之突出樹，生長差異已顯著減少，而未見徑級高峰出現，如僅以成熟期之樣區分析，這些大徑木亦僅形成高原形之曲線，沒有顯著的高峰徑級（圖十二）。

由全林分之直徑級及齡級結構觀之，趨向同齡林之構造主要出現在建造期，但圖十一之徑級分布是組合了很多小林分所構成，實際上較具體的同齡林分散各處，且面積不大，由此等樣區之徑級或齡級分布才可見到同齡林之幅度及塊集構造，圖十四係將建造期樣區中鐵杉之齡級分布分別繪製，並依林分年齡將樣區排序。在三種發育階段的塊集中，其面積及範圍比較容易決定的是孔隙期，因林冠及地面的孔隙仍可辨別，一但進入鬱閉的建造期或成熟期，則塊集之間沒有明顯界限，在森林中只能初步由直徑大小相近的林木群予以區別，然前文述及直徑相似的林木，其年齡並不一定很接近，尤其經過激烈競爭之後，同樣年齡的樹木直徑差異更大，此種情況在建造期之末段常可見之，取樣時即不易判斷同齡林之範圍。大體而言，在孔隙造成之後約30—45年，即進入建造期，在建造期之初，由於承接孔隙期的生長，同齡林之範圍尚可斷定，林木直徑差別亦不大，如圖中排在前面之3、27、28、8、17、11等樣區，其主要林木鐵杉徑級相當接近，相差均未超過15公分，一般最大及最小徑木之變域多在10公分以內，而其年齡不超過100年，大小相差亦未跨越

40年，大多數在20年內，可見孔隙期前20年內建立之幼苗，較有可能成長而進入建造期。此時之塊集範圍可由徑級相近之樹木群判別，於研究區內所見，最小者僅有40平方公尺，較多的是在150至400平方公尺間，最大的達600平方公尺（20×30）。此時之同齡林構造很明顯，由孔隙之干擾而建立的一個世代也清晰可見，取樣時採用5×10或10×10平方公尺之樣區即可準確調查到這種同齡林，在林分年齡較大的樣區，如34、18、24等樣區，亦可見到同樣情形。另有些年齡在80至260年之樣區，其同齡林塊集之範圍即不易確定，取樣所見之樹木，其年齡大小跨越達60—100年，同齡林之構造漸趨不明，除了取樣範圍之偏差外，建造期中途偶而發生的小干擾亦可能有影響，林齡越大，由於激烈競爭而導致的疏伐，遂產生枯立木或倒木，此種小干擾或可能導致孔隙末期建立的幼木得以解放，或甚至有新的苗木建立，因而拉大了年齡之差距，如5號及20號樣區所見，有趨向多代林之構造。在建造期末段，由於林齡已大，取樣範圍更為不易確定，而建造途中的小干擾亦所難免，如第19號樣區之年齡分布顯然為多世代之複層林，其主林木胸徑在40—50公分間，其中一株49公分徑級的樹木，年齡達500年，其下方尚有數株中小徑級的林木，故此樣區之齡級構造分為數段，林分年齡實不易決定，由最大徑木判斷應歸入成熟期之林分，實際上，此樣區在發育中途可能有數次小干擾，最近的一次干擾孔隙仍可見，其中甚至有幼苗發生，因孔隙小，僅有枯立木，故未視為孔隙期而依其直徑級列入建造期，取樣雖有不當之嫌，然可代表建造期末段或成熟期之特性。

五、伴生闊葉樹之族群構造

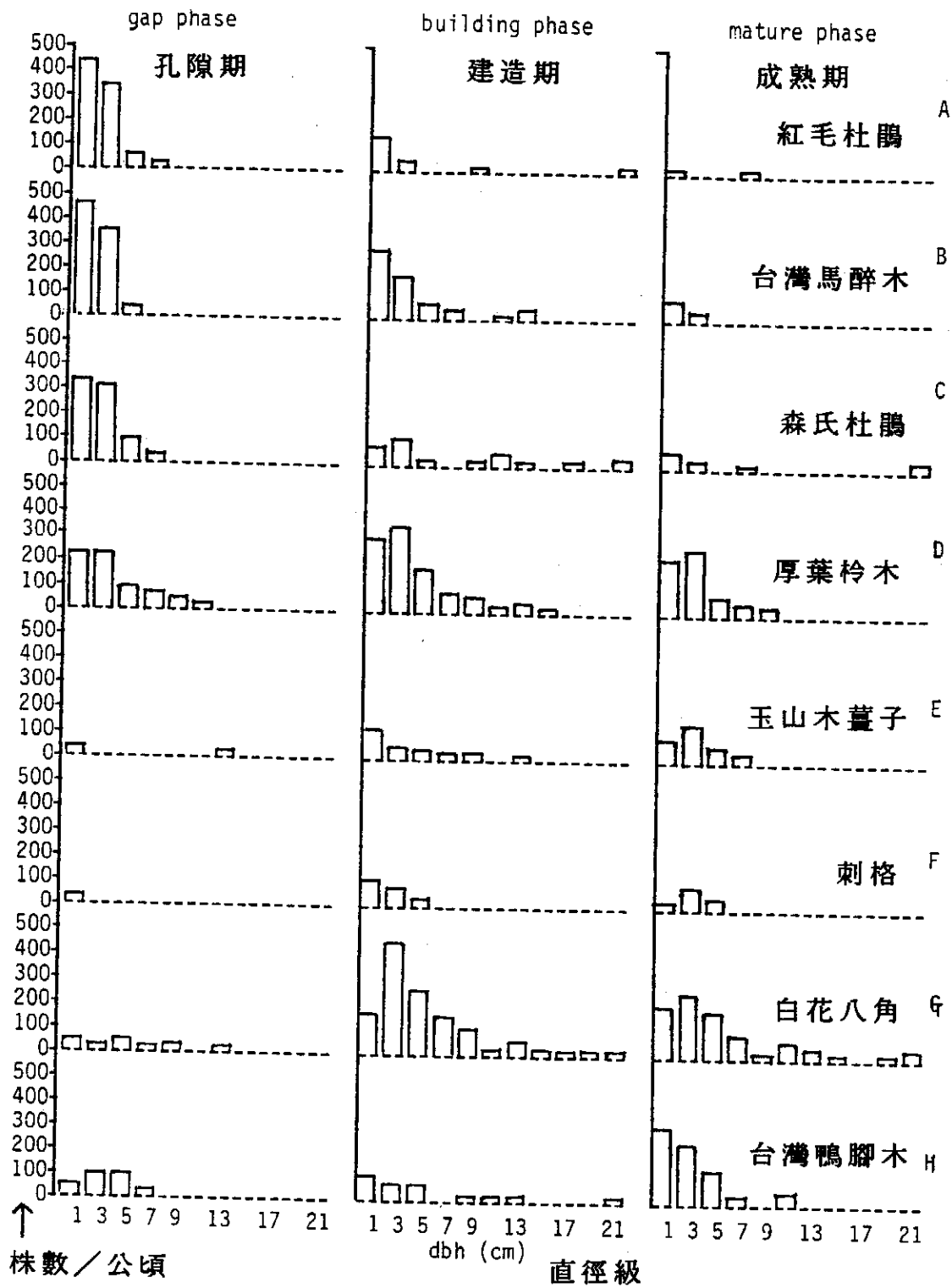
研究區的針葉林以鐵杉為主要組成，其森林發育階段乃根據鐵杉之生長而區分，而孔隙之形成亦以鐵杉之老木死亡為機制，故鐵杉掌握了整個森林之塊集動態。至於鐵杉林下之伴生闊葉樹，主要種類有十多種，

其生長及發育階段自有一定的過程，然係受鐵杉動態之影響，由於這些闊葉樹體型不大，僅為鐵杉林次冠層以下之小樹或灌木，無法進入主要林冠層，故其對鐵杉之影響可能限於幼苗或稚樹之發育，尤以鐵杉林之孔隙期關係較大。茲選擇密度較大之8種闊葉樹，以2公分為直徑區間，分別按鐵杉之孔隙、建造及成熟三期，分析其徑級出現頻度，以探討其族群構造及發育趨勢（見圖十五）。

上文論及鐵杉林各期之組成時，對闊葉樹之數量及變化已略有說明，此處僅就其族群構造再加補充，以印證其與鐵杉林木發育之關係。圖十五所列之8種闊葉樹，在整個鐵杉林之極盛相鑲嵌塊集中到處可見，由於極盛相林中並無大規模之干擾，這些植物能持續生存，顯示均有某種程度之耐陰性，然相對比較之下也可分出耐陰性之高低，同時反映在鐵杉不同發育期之族群構造。

以孔隙期而言，族群密度最大者當推紅毛杜鵑、台灣馬醉木、森氏杜鵑及厚葉柃木四種（圖十五，A-D），然以三時期之徑級分布觀之，局限在孔隙期大量出現者為前三種。紅毛杜鵑、馬醉木及森氏杜鵑在成熟期鐵杉林下密度不高，且有較大之徑級分布，幼苗株數不多，而在孔隙期則持續產生幼苗，充分進級生長，可見此三種之幼苗係隨著鐵杉老朽倒木造成之孔隙才得以建立，其中屬於前生苗之成份不多，其徑級分布趨向反J形，與鐵杉在孔隙期之構造相似，其耐陰性也與鐵杉接近，在主要的闊葉樹中算是最低者，故在進入建造期後，其幼苗密度顯著下降，而小樹繼續生長，增加底面積之優勢度，其中馬醉木只長到胸徑13公分左右，兩種杜鵑類生長較快，胸徑可超過20公分，然到了成熟期則殆多消失或衰退，僅剩少數老樹及零星出現之幼苗。

厚葉柃木在鐵杉的三個發育期均有相當之優勢度，且族群構造皆近於安定之反J形（圖十五D），是闊葉樹中唯一能適應三個階段的樹種，



圖十五 主要伴生闊葉樹在鐵杉不同發育期之直徑級分布

密度最高時則在鐵杉之建造期，且徑級最多，可見其耐陰性較前三種高，在建造期或成熟期均有幼苗持續出現，稚樹亦可充分成長，而在鐵杉老木造成孔隙後可能保留了相當多之前生苗，故雖新生苗不多，然在孔隙期亦佔有相當份量，且在孔隙之環境中似可獲得解放，因而加速稚樹之進級生長。如此的特性與闊葉林中之極盛相樹種（climax species）相似，唯在鐵杉林下，此種小樹當然無法取代鐵杉之地位。在建造期才開始大量出現之闊葉樹另有玉山木薑子及刺格兩種（圖十五，E，F），亦屬耐陰樹種，但競爭力不高，密度較其他種低，至成熟期，其幼苗樹木已有減少趨勢，老樹所剩不多，故在孔隙出現後，保存之前生苗不多，而新的幼苗亦未見形成。

白花八角（圖十五，G）之耐陰性亦高，在建造期產生大量稚樹及幼苗，且大小徑級充分出現，顯示其適應此階段之生長環境，到了成熟期，其幼苗仍有增加，老樹亦充分生長，其族群構尙稱安定，惟在孔隙出現後，卻僅保留了少數的前生苗及中大徑級的前生樹，故不算孔隙期之主要組成。與厚葉柃木比較之下，白花八角之耐陰幅度似較狹窄，在光度增加的孔隙下，其前生苗適應性及競爭力不強，而新生幼苗亦未再現，此種特性有偏向陰性樹種（shade tree）之趨勢，故在鐵杉之成熟林下，白花八角之相對優勢度領先了其他伴生的闊葉樹。

另一種陰性之植物為台灣鴨腳木（圖十五，H），其幼苗之持續更新及大量產生僅限於鐵杉之成熟林分，此時之直徑級分布才呈現反J形。在孔隙造成之時，亦只保留了部份有限的前生幼苗及稚樹，新生幼苗未再出現，孔隙期存活的樹木不多，到了建造期只剩零星分布者，但新的幼苗已開始建立，而在進入成熟期後形成安定的族群結構。

綜合前文對鐵杉及闊葉樹族群構造之分析，可見組成極為簡單之鐵杉純林，其林下小樹及灌木亦有豐富的種類，而闊葉樹之間，其發育趨

勢及更新隙區或棲位 (regeneration niche) 亦彼此不同，各適應某一鐵杉發育時期，如此分配提高了極盛相鑲嵌塊集構造之複雜性，也增加了整個鐵杉林之歧異性與安定性。

以更新隙區而言，闊葉樹與鐵杉幼苗最大之區別在於地面孔隙之依存度。鐵杉與耐陰性偏低之闊葉樹如紅毛杜鵑、台灣馬醉木及森氏杜鵑等種，均需依賴林冠層之孔隙才能產生幼苗，然針闊葉樹之幼苗在地面空間上亦有競爭現象，鐵杉偏好下層植物被清除之地面孔隙，在崩塌地面或樹木被根拔所產生之地面孔隙中，由於礦物土露出，鐵杉幼苗成活機會較大，發芽生長之幼苗亦多，而一般闊葉樹之幼苗則在地面未形成明顯孔隙時亦可出現。至於耐陰性較高之闊葉樹，其幼苗係以鬱閉林冠下之前生苗出現，對冠層及地面孔隙之依存度不高，然前生苗之留存對孔隙中鐵杉苗之更新亦有若干影響，若沒有地面孔隙提供給鐵杉種子發芽，則孔隙主要是由闊葉樹前生苗來填補，由於前生苗的既得優勢，鐵杉新苗能找到的孔隙不多，在此次調查之孔隙期樣區中，第25、26兩區之倒木沒有根拔之現象，地面孔隙不明顯，故鐵杉幼苗居於劣勢，樣區之林冠覆蓋度雖極低，但繼承生長的殆多為耐陰闊葉樹之前生苗，尤以厚葉柃木最具優勢。

六、鐵杉林分發育動態及林木生長趨勢

(一) 孔隙形成機制及恢復過程

綜觀研究區之鐵杉林，過去並無大規模的干擾，造成孔隙的干擾效應大致以單株或少數老木之死亡及樹倒所引起，此種自然老朽之內力機制亦常受外力機制之促進，即老齡木在邁向老化之際，特別容易受外來之天災影響，而提早發生破損或倒塌，至於單純由於建造期之競爭而導致天然疏伐之林木，因位居次冠層，雖枯死但仍呈枯立狀，且未造成明

顯孔隙。

本區森林之外力干擾因子，據研判主要有以下之可能成因。(1)火災：火災痕跡大多位於中央山脈主脊上，由北大武山主峰到保護區東南角之2947公尺山頭，可見到若干處小面積之枯木林，每片各有數十公尺至數百公尺長，林間雖有密布之玉山箭竹，但鐵杉幼苗及稚樹也不少，而闊葉樹幼苗則很少見。在保護區界的稜脊以下，火災機率似乎很少，僅第20號樣區見有火燒痕，且蔓延不大。(2)小型溪源崩塌：本區位於溪流源頭之陡峭坡面，地滑及崩塌極為常見，然大面積之崩場地常導致初級演替或次級演替，不在本文討論之列，此處所指之崩塌乃小型溪溝附近之侵蝕，致有表土及部份植物被移除，亦造成林冠層或地表裸露孔隙，鐵杉幼苗得以在此建立。(3)風倒或風折：太平洋西岸之島嶼，夏季常遭受颱風侵襲，故在日本南部及中部，颱風是森林樹倒孔隙之主要機制（Naka 1982, Naka & Yoda 1984），台灣山區也是如此，惟在集水區四周山嶺保護之下，本區大部份鐵杉林未見有大面積風倒林分，強風則是促成老朽木單株倒塌之機制。在分水嶺之山脊上，除了偶發的颱風外，更經常受盛行風之吹襲，此處之林木在壯齡過後亦常提前枯死，而發生樹冠及枝條之折損，逐漸成為枯立木。(4)豪雨：台灣夏季之降雨強度極大，隨伴颱風而來之豪雨以及西南氣流帶入之大量降雨，常引起山區之地滑，即使在森林覆蓋完整之林地上，豪雨亦導致土壤水份飽和，土質鬆軟之處則易產生樹木之根拔，尤以負荷過重之老樹最易發生，因此豪雨也可能是樹倒造成孔隙的機制。

本區森林之孔隙創造樹種（gap maker）絕大多數是鐵杉，稀有的組成份如昆欄樹，也偶見有大徑木之倒塌而創造出孔隙者。孔隙創造者本身之死亡狀況，有枯立、幹折及根拔等現象，與干擾機制有關，也受地形影響（Brokaw 1985）。主稜線上火災所形成之白木林多仍枯立，小

稜線上之大樹常有根拔現象，料係強風或豪雨促成，稜脊上土壤淺薄，也是助長根拔之原因。山坡之中側較不易發生根拔，死木或活木常因風折倒塌，或枝冠破損而逐漸枯立死亡。枯立木形成孔隙的過程，時間較長，且因地面植群及土壤沒有受損，故冠層雖逐漸疏開，但地面並無明顯孔隙，不利於鐵杉幼苗之建立。因幹折或根拔所形成之倒木，則林冠疏開效應迅速，地面植群亦部份受損而出現孔隙，尤以根拔的情況常在根部附近造成土堆及孔穴，礦物土的裸露提供了幼苗的苗床。至於年代久遠的倒木，因逐漸腐朽分解，在箭竹或其他地被植物之覆蓋上，亦提供了替代性的苗床，但冠層並不一定有孔隙。

孔隙面積的大小影響進入孔隙中生長的樹木種類，需光性強的陽性樹種，如次級演替的先驅樹，常須有大面積的孔隙（如火災、伐木所造成）才能建立幼苗，如台灣二葉松及赤楊等，先驅種所形成之森林，因幼苗不能在當地更新，最後必將被其他林型取代，而恢復到極盛相，此種次級演替並未見於本區之鐵杉林，二葉松在區內幾處孔隙中偶可見到少數幼苗，而成熟鐵杉林則不見踪跡，可見本區盛行的孔隙面積不太大，不足以讓演替先驅種繁殖成林。而鐵杉及耐陰性較低之闊葉樹則可以在盛行的小孔隙內更新，而維持鐵杉林的極盛相。

孔隙的大小常以林冠層疏開的範圍計算，或以周圍存活木之樹幹作為邊界，本研究由於時間有限，無法長期觀察孔隙之變化，亦沒有機會尋找新形成之孔隙而仔細研究樹倒之效應，所取的孔隙樣區，多半已在恢復途中，周圍存活木之側枝生長使冠層孔隙範圍不易確定，若以年代較近的幾個孔隙樣區觀之，林冠層的孔隙大多由單株倒木或倒木衝擊少數隣木所造成，其形狀近於長方形或橢圓形，大致有 20×30 、 15×25 、 10×20 （公尺）等尺寸，此與鐵杉成熟木之樹高及冠幅有關。冠層孔隙範圍內，地面植群及土壤之破壞情形則較為複雜，微環境也有變異，倒

木的衝擊範圍大致可區分為三段，樹幹本身所衝擊壓毀的範圍呈長方形，兩旁之植物或前生苗或可保留下來，在樹冠的一端則有近於圓形的衝擊區，其範圍較大，少數植物可以存活，另一端則為根部，若發生根拔，則有火山口形之土堆及凹穴出現，附近植物亦被全部除去。由此觀之，地面之孔隙常呈啞鈴形，各段之微環境及適生幼苗亦有不同（Brokaw 1985）。在研究區的孔隙中，較明顯的地面孔隙是根拔區，鐵杉幼苗亦大多發生於此，幾處根拔之土穴尚可辨認，其大小有 5×7 、 10×10 （公尺）等尺寸。至於根拔以外的區段，其範圍已不易判定，保存之闊葉樹前生苗或新生苗較多，鐵杉幼苗雖亦有發現，但密度較低。

一般而言，孔隙的大小決定了森林中塊集面積的大小，由上述鐵杉林之盛行孔隙面積觀之，大致與建造期同齡林分之面積相似，乃可印證建造期承接孔隙期之發育。在孔隙之恢復過程中，填補孔隙之植物再生來源包括側枝生長、前生苗成長與新幼苗之建立等。小的孔隙可由存活木的側枝生長迅速癒合，下方之前生苗或新苗可能沒有機會長到林冠層，大一點的孔隙或可容許下層稚樹持續成長。至於早期的孔隙組成植物，要看孔隙初期倒木之破壞程度以及地被植物及前生苗之保存程度而定，鐵杉幼苗必須找到合適的隙區，且闊葉樹幼苗競爭較少之處才能建立，闊葉樹有些樹種會產生新苗，有些樹種則靠前生苗來填補孔隙，此於闊葉樹之族群構造中已有說明。

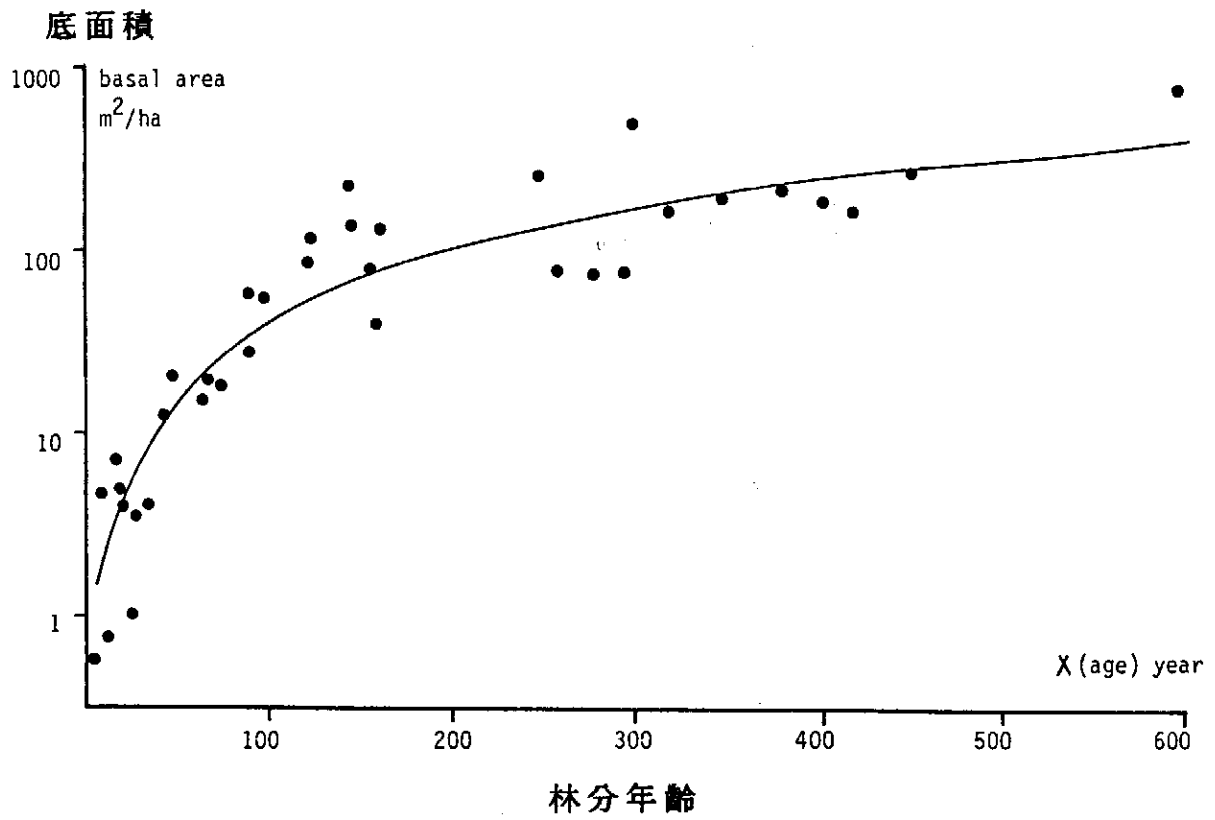
孔隙期大致可持續40—50年之久，此乃考慮孔隙邊緣林木再度倒塌而延長孔隙之時限。進入建造期後，存活的林木之間有激烈之競爭，首先競爭地面的空間及土壤資源，後來則為林冠層空間及陽光之競爭，故林木密度逐漸降低，競爭的結果可反映於直徑級的構造上（見前文說明）。在孔隙形成約300年後，鐵杉林即進入成熟期，此時已取得優勢之大徑木，已突出一般林冠層之上，在到達壽命極限之前，有一段死亡率

極低的時期，林木密度亦維持在最低點，大約每100平方公尺僅有兩株左右，極端的大樹則僅剩一株，此乃為選擇性取樣之結果，密度偏於高估，實際上成熟老樹之間，距離可能大於20公尺，大致每400平方公尺才有一株，此與孔隙面積及建造期之同齡林面積有關。整體而言，一株倒木所造成之孔隙，最初可能由許多鐵杉及闊葉樹幼苗進入定殖，經過建造期之競爭及天擇，最後回復到一株老木成熟之狀態。成熟林底下，只有耐陰性及陰性闊葉樹之小樹及幼苗，必須等鐵杉老木創造出新的孔隙，鐵杉幼苗才得以再生。

(二) 林分發育及林相變化

隨著鐵杉林歷經各生長期之發育，林分之外觀形相也跟著改變，其中多數林相之評估因子與此種變化趨勢有顯著相關（表二），然前文是以擬種組成之變異梯度，採用直線迴歸測驗其與林相之關係。經過年齡與直徑級之頻度分析，已可大致區分各發育期之年代，而林分年齡與直徑級（擬種）之變異梯度相關性最高，故林分之年齡亦可作為發育階段及組成變化之指標，以下即以林齡為基礎，分析鐵杉發育及林相之變化趨勢。

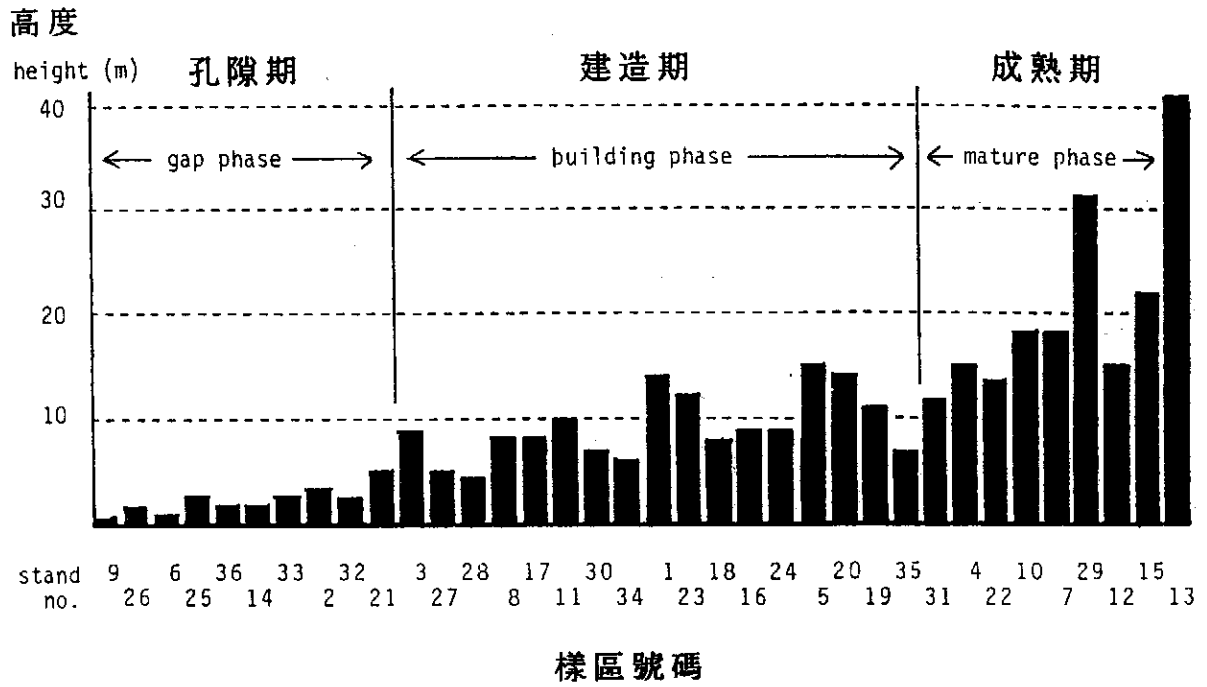
孔隙期係成熟老木將既得的空間及資源釋放而造成的微環境，是一種更新的隙區，更新的苗木得以重新獲得資源而繁殖，資源的再利用顯示於林木的生長，故隨著林分年齡的增加，植物的生物量亦逐漸累積，生物量與林齡之間常呈現S形的成長關係(Kanzaki 1984)。由於生物量不易測計，本文採用樹木之底面積代之，即第9項及第12項林相因子（見附錄四），不論所有樹木之底面積（圖十六），或鐵杉之底面積，其與林分年齡之關係皆以幕次函數之迴歸最為顯著，所有樹木均計算在內之迴歸式為 $Y = 0.63 X^{1.39}$ ($r = 0.935$, $n = 36$)，只計鐵杉則為 $Y = 0.05 X^{1.79}$ ($r = 0.922$)，可見在孔隙早期，鐵杉之底面積相對優勢度較低，因鐵杉大



圖十六 鐵杉林發育過程中樣區樹木底面積之變化趨勢

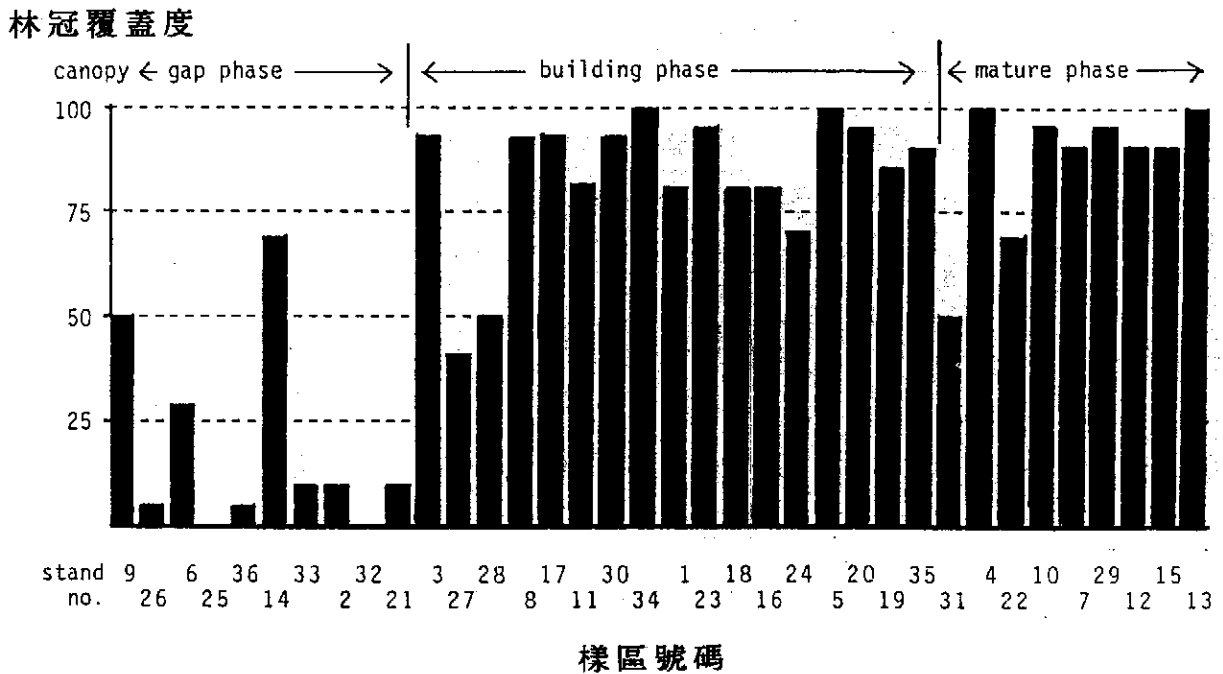
多為初生之幼苗，且局限於特殊隙區，孔隙中另有大量闊葉樹之苗木及沒有破損之前生苗存在，然隨著孔隙的填補及建造期的競爭，鐵杉之相對優勢度顯著提升，到成熟期時，林分底面積已絕大多數為鐵杉所有，故鐵杉底面積之斜率大於所有樹木之斜率。幕次函數顯示孔隙期之林木生長極為快速，乃資源及空間未被耗完，植物可充分利用所致，亦即孔隙早期之自由生長期（free growth）（Oliver 1981），由圖十六觀之，孔隙期之快速生長止於40—50年間，過此年代後，生長曲線轉折，即進入建造期。建造期乃競爭及疏伐階段，以失利林木枯死的代價，換取優勢木之充分生長，故底面積仍得以繼續增加，然密度則顯著下降。至進入成熟期（約300年）後，競爭及優勢形態大致已定，死亡率極低，而密度少有變化，此時底面積增加很緩，其曲線斜率相當平緩，圖中之曲線仍有少許坡度，乃因取樣高估了成熟木之密度及底面積所致（見上文說明）。

鐵杉林木之發育，如以各林分樣區之樹冠平均高度表示（第10項林相因子），其隨著林齡之變化如圖十七所示。圖中樣區係按估計林分年齡由低至高排列，以代表孔隙之恢復過程，可見樹冠高度之增加相當規律，樹高與林齡之實際數學關係，以直線迴歸最為顯著，其迴歸式為 Y （樹高） $= 2.0745 + 0.0488 X$ （林齡）（ $r = 0.8978$ ， $n = 36$ ），顯示在孔隙形成之初，孔隙內之前生苗約有2公尺高，實際上大多為耐陰性之闊葉樹，鐵杉之幼苗係孔隙後建立，其高度常不及1公尺。樹高之增加率大致為平均每一百年5公尺，以600年之成熟林分而言，林冠層可達30公尺高，然自建造期末段開始，大多樹高之生長率似乎偏低，成熟期林分高度一般在20公尺以下，只有晚期之突出樹零星超出一般林冠之上，可見鐵杉林發育之後半段，約當建造期中段至成熟期之間，林木之競爭主要顯示於直徑級之生長變化，此乃因競爭結果之優勢木在取得林冠層地位以後，即開始有樹冠之橫向擴展，主幹亦多分叉，故直徑級變化較明



圖十七 鐵杉林分平均高度以林齡排序顯示之變化趨勢

樣區係按林分年齡由小（左）至大（右）排列，圖十八至二十類推。



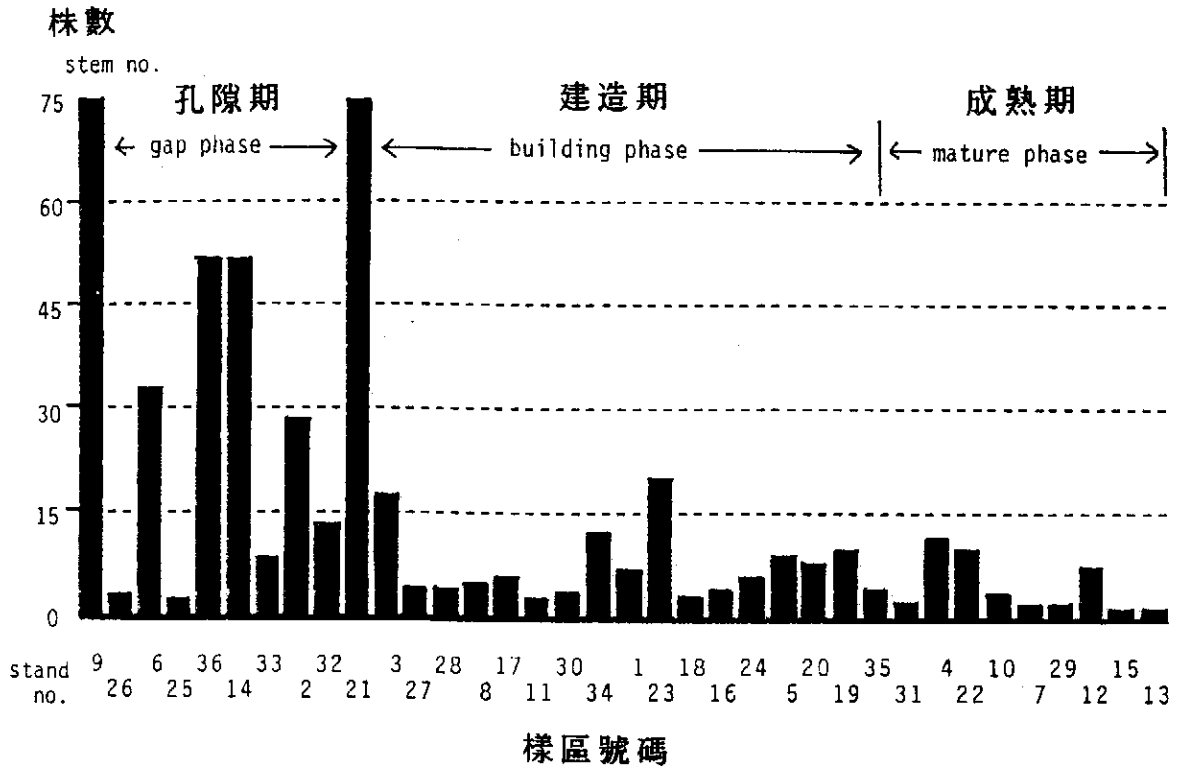
圖十八 鐵杉林冠層覆蓋度以林齡排序顯示之變化趨勢

顯（見直徑級頻度分析），樹高之增加則較緩慢。

鐵杉林之林冠層覆蓋度（第8項林相因子）與組成變異梯度有正相關存在（表二， $r = 0.581$ ），如以林分年齡替代植物組成而尋求其與冠層覆蓋度之關係，則最適合之模式為冪次函數（ $Y = 3.1485 X^{0.5861}$ ， $r = 0.6414$ ），亦即在孔隙早期之林冠覆蓋度較小，但增加迅速，至建造期及成熟期則冠層覆蓋度之增加率顯著降低。按樣區林齡排列之林冠覆蓋度示於圖十八，由圖可見在進入建造期後，覆蓋度大多已達80%以上，接下來之變化不大，且多在85—100%間。本文之冠層覆蓋度計算方法，係以全林分平均樹高之一半為冠層高度，即在8公尺之處估計枝葉之覆蓋度，樹高達此高度之林分均已進入建造期，孔隙內之下半層多已被再生之鐵杉及闊葉樹填滿，亦即林冠層已有樹木伸入，故覆蓋度之趨於飽和乃在意料之中，在建造期及成熟期期間，少數樣區之覆蓋度偏低，則是局部枝葉受損或林中冠層有極小孔隙所致。然由上列之迴歸式觀之，其相關程度並不高，顯示有若干觀測值偏離此函數關係，由圖十八顯示在孔隙期之樣區，其冠層覆蓋一般很低，然亦有部份樣區之覆蓋度偏高，如第9、6、14號樣區所示，究其原因，第6號樣區乃小型之溪溝崩場地，未見造成孔隙之倒木，而附近樹木之樹冠仍有部份伸入樣區，第9號樣區之倒木有根拔現象，但林冠層並未完全疏開，仍有50%之覆蓋度，而第14號樣區亦屬根拔造成之地面孔隙，惟側枝生長似已填滿了大部份上層空間，故覆蓋度達70%，以上樣區均有大量之鐵杉幼苗，故雖冠層孔隙並不明顯，仍列入孔隙期樣區。由於這些偏離情況，導致相關係數之降低，換言之，解釋鐵杉苗木在孔隙期大量出現之變因並不只是冠層覆蓋度所代表之光度一項，實另有其他因素。綜合前文各項推論，可見地面礦物土裸露之孔隙實為另一項促成鐵杉更新之機制，只要苗床具備，林冠層之孔隙即使不明顯，鐵杉幼苗也可建立。

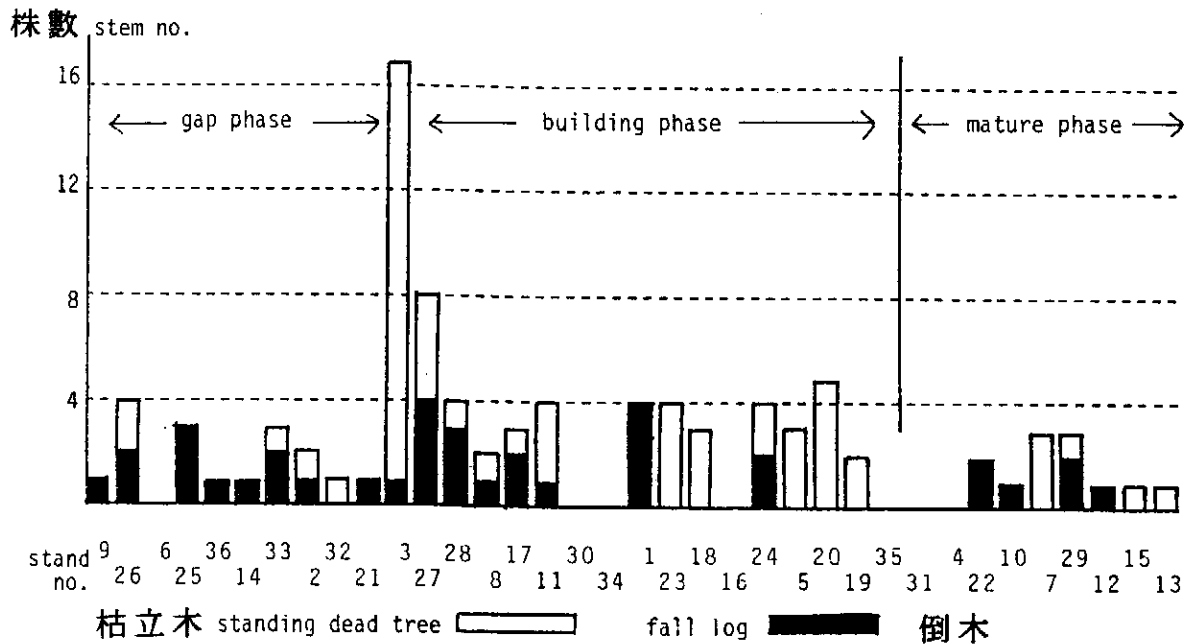
第13項林相因子爲鐵杉幼木密度，前文已發現與林分發育之組成變化具有負相關（表二），而第14項之鐵杉成木密度則未見有相關。茲以幼苗、稚樹及成木合併計算樣區之鐵杉密度，並將其與林分發育之年齡順序關係示於圖十九。此圖顯示在不同年代鐵杉樹木之存活株數，可視爲生存曲線（survivalship curve），其數學函數符合負指數函數（ $Y = 13.44 e^{-0.004X}$ ， $r = -0.519$ ）與負冪次函數（ $Y = 65.84 X^{-0.493}$ ， $r = -0.529$ ），兩者之間沒有顯著差別，即介於Deevey氏之第II型及第III型生存曲線之間（Silvertown 1982），第II型之死亡率維持固定，即林分發育期間劣勢木不斷死亡，第III型之死亡率在幼年期較高，以後隨林齡逐漸降低，在成熟老朽之前，死亡率降至最低，換言之，第II型屬不耐陰之陽性樹種，第III型則有程度不等之耐陰性。由前文之各項分析，顯見鐵杉之特性較偏向第III型，然其幼苗係在孔隙發生，成熟林下甚少有前生苗出現，故亦非典型之耐陰樹種。圖十九之株數分布配合負冪次函數之顯著性並不高，則因有若干樣區之密度產生較大的偏離趨勢，如第21號樣區雖在孔隙期之末，但又有近年之根拔孔隙發生，幼苗再度出現，故延長了孔隙時間，且林分密度因而升高，其他有根拔之樣區，鐵杉苗之建立可持續較長時間，林分密度也維持較高，即使在建造期或成熟期中，偶而出現之小孔隙或側面孔隙，亦可見幼苗發生，而成熟林下之腐朽倒木亦提供種子發芽之孔隙，因所有幼苗併入密度之計算，故若干樣區之密度偏高，實際上此等幼苗繼續成長的機會甚低，無法與孔隙早期出現之幼苗相比。

圖二十爲各樣區中之枯立木與倒木之分布，大多爲鐵杉，其與林分年齡之排序並無顯而易見之函數關係存在，即使與林分組成主要變異梯度（降趨對應分析第一軸）亦無顯著之相關性（見表二），然由圖可見除少數樣區外，林中皆有枯立木與倒木分布。孔隙期之樣區中僅第6號



圖十九 鐵杉林分中鐵杉總計密度隨林齡之變化趨勢

密度包括幼苗、稚樹及林木，以每100平方公尺之株數表示。

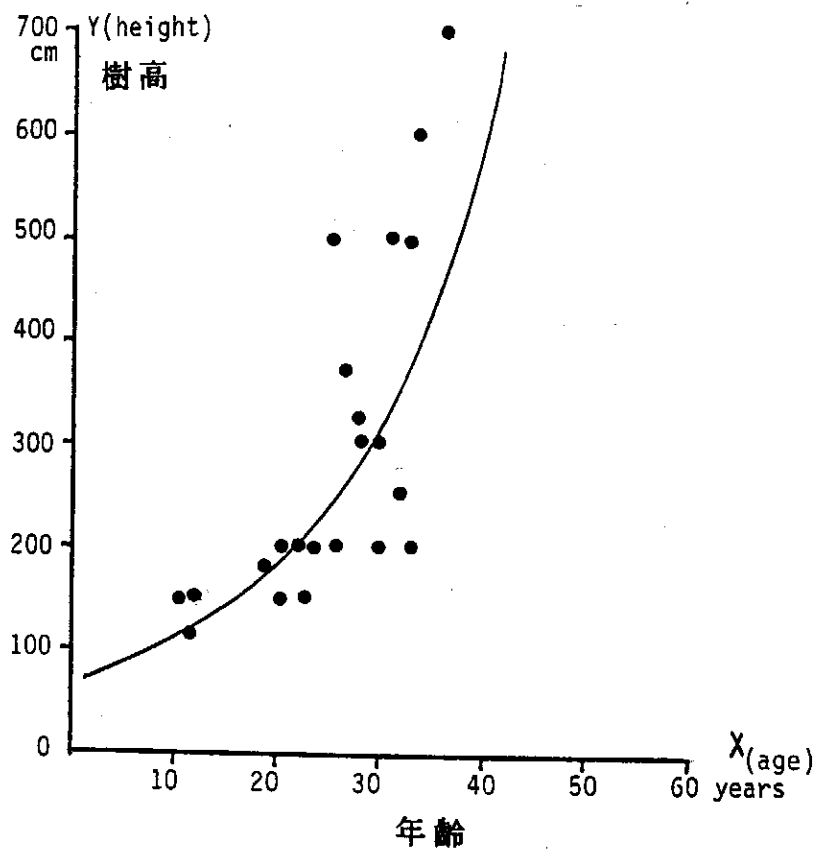


圖二十 鐵杉林發育階段枯立木及倒木之分布情形

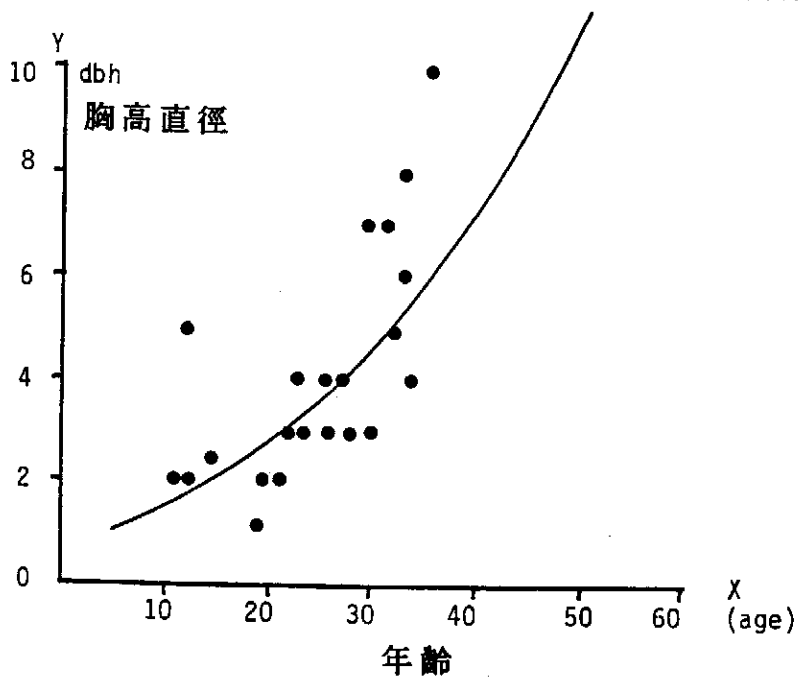
小型溪溝侵蝕之孔隙未見到倒木，其餘樣區之倒木皆屬大徑級，可能即為孔隙創造者，枯立木較大者也可能造成孔隙，而有若干小徑級之枯立木則為生長不良遭到淘汰，然為數不多。建造期之枯立木最多，在開始時，新苗不再出現，優勢林木已長到胸徑10公分以上，如第3號樣區所見，此時小徑級枯立木極多，顯示林冠已鬱閉，天然疏伐開始，此種枯立木在次冠層普遍可見，到建造期末段尤多，且枯立木之徑級加大，為冠層競爭之失利者。建造期之倒木數量較枯立木少，且大徑倒木已腐爛分解，多屬孔隙期倒木之殘體，然中小徑級之倒木亦可見到，可能為次冠層枯立木倒塌者。成熟期之枯立木及倒木一般較前兩期少，而枯立木徑級甚大，不過冠層孔隙不明顯，突出樹之側枝生長常可填充之。倒木亦屬中大徑級，由前期殘留者已充分分解，朽木上有時可見幼苗之產生。

(三) 鐵杉林木生長趨勢

建造期及孔隙期之鐵杉林木，由於徑級較小，大多可計算年輪而判定年齡，茲以此二期生長之取樣樹木，分析其樹高與胸高直徑之生長，以配合前面之分析，探討鐵杉之生長趨勢。孔隙期樹高與樹齡之關係如圖二十一所示，其數學式以指數函數最為適合（ $Y = 63.12 e^{0.055X}$ ， $r = 0.77$ ），此與上文林分平均高度與林齡之直線相關不同，可見孔隙期中有若干林木之高生長極為迅速，呈指數型式增加，此乃資源利用未受限制，且競爭不如建造期之激烈所致，即所謂自由生長階段，然圖中亦有少數林木之高生長偏低，30年生左右亦只有2公尺高，而建造期之次層小徑木（圖中畫×號者，未加入迴歸分析），其樹高更形低矮，顯然為被壓木，未來終將枯死。圖二十二為孔隙期林木胸高直徑與樹齡之關係，由樹幹圓盤加以分析，其年齡可準確判斷，如排除建造期少數圓盤樣品不計，其最為適切之孔隙期直徑生長仍為指數函數（ $Y = 1.013 e^{0.05X}$ ， $r = 0.66$ ），顯示自由生長階段亦表現在胸徑之生長，惟進入建造期後，



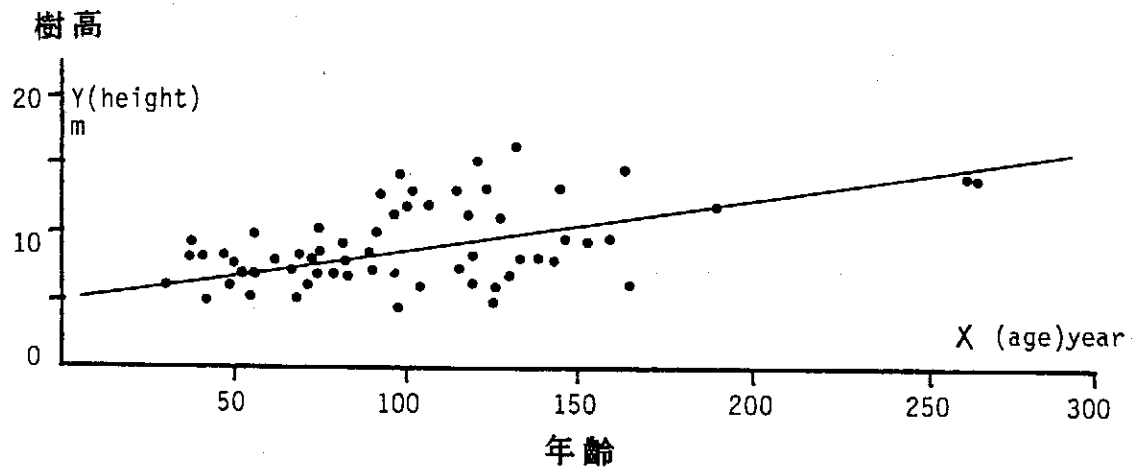
圖二十一 鐵杉單株樣木在孔隙期之樹高與樹齡分布關係



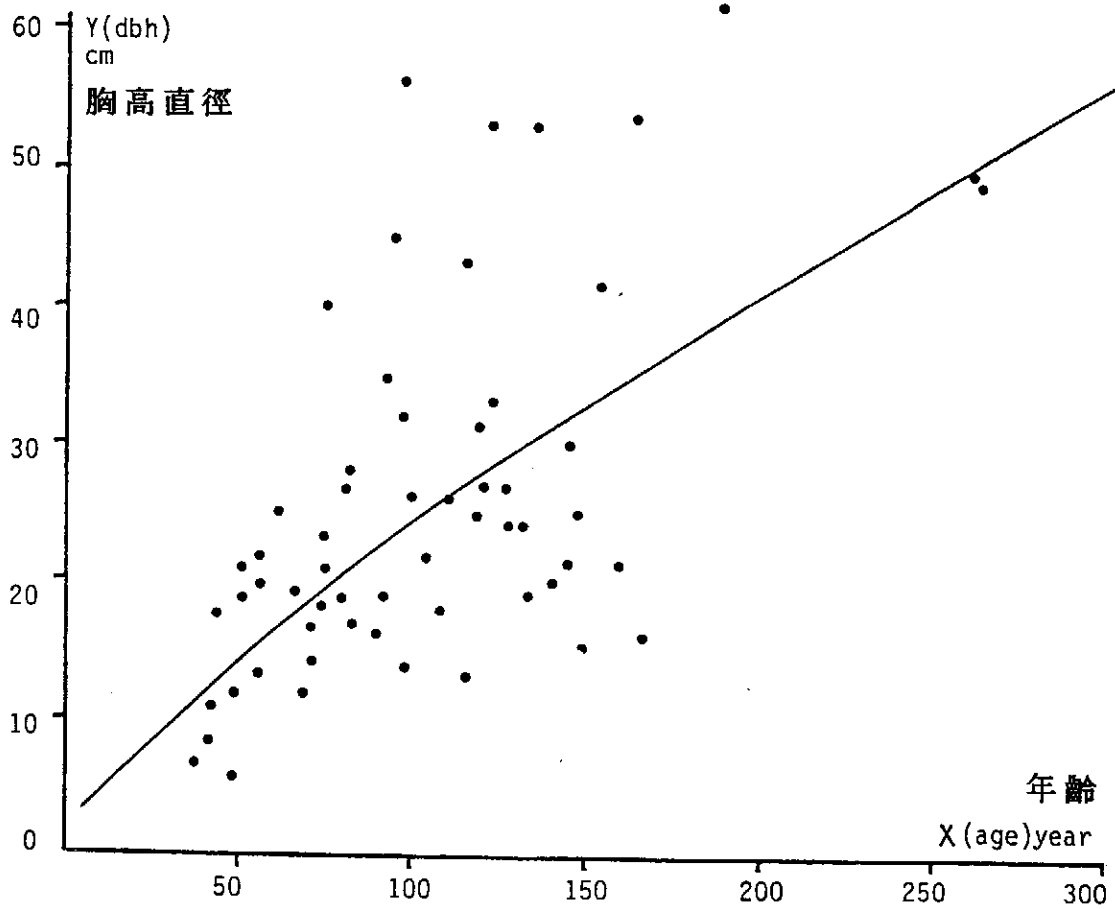
圖二十二 鐵杉單株樣木在孔隙期之胸徑與樹齡分布關係

小徑木殆為被壓木，直徑生長遲滯，如圖中以×號顯示者（未加入分析）。由此可見孔隙期與建造期之間，以林相特性與林木生長趨勢而言，確可明顯區分，激烈競爭及天然疏伐代表孔隙期之結束，亦即建造期之開始。

建造期林木之樹高與樹齡關係如圖二十三所示，兩者約略呈直線相關模式（ $Y = 5.339 + 0.0332X$ ， $r = 0.52$ ），此與林分平均高度與林齡之關係相似（圖十七），然樹高增加率在建造期則低於所有林分之平均值，大致每100年才增加3公尺，可見此期樹高生長緩慢，競爭之差異主要顯示於直徑之分化（見圖二十四），隨著直徑之差異，樹高之變域亦稍增大，如圖二十三在90—180年間所示。實際上不論建造期或成熟期，一般樹高之生長均偏低，只有成熟期末段才有少數突出樹形成，其高度與一般林冠層相差甚大，由於這些數據的加入才提高了林分高度的平均生長率。建造期的林木生長趨勢，最大特徵在於直徑級的高度分化，如圖二十四所示。早期之生長較為規律，大致呈直線上升。約自90年至180年間，直徑之變化極大，年齡幾乎相同的樹木之間，優勢木之直徑可達50—60公分，而最居劣勢之被壓木僅有10—20公分，相差在40公分左右，可見鐵杉幼苗在孔隙產生後，如能脫穎而出，進入建造期，則此種中徑木或小樹可望有某程度之耐陰性，或可在次冠層持續約一百年，待枯死後，釋出局部空間及資源，雖未創造出明顯孔隙，然優勢木亦可因此得到解放而加速生長。在建造期後半段，由於所取到的樣木不多，無法看到類似的情形，惟推測可能有同樣趨勢，而少數樣木之直徑生長則有降低跡象，顯示資源利用已漸飽和，生長量增加趨緩，此與林分底面積之變化相同（圖十六）。由於本期之複雜反應，直徑生長模式實不易以簡單的函數表示，惟一般趨勢仍以冪次函數較為接近（ $Y = 0.712 X^{0.763}$ ， $r = 0.66$ ），如加入更多老齡木或成熟期之大徑木分析，預料其顯著性將會提高，但因成熟期之老木無法直接計算樹齡，其林分年齡則是由上式



圖二十三 鐵杉單株樣木在建造期之樹高與樹齡分布關係



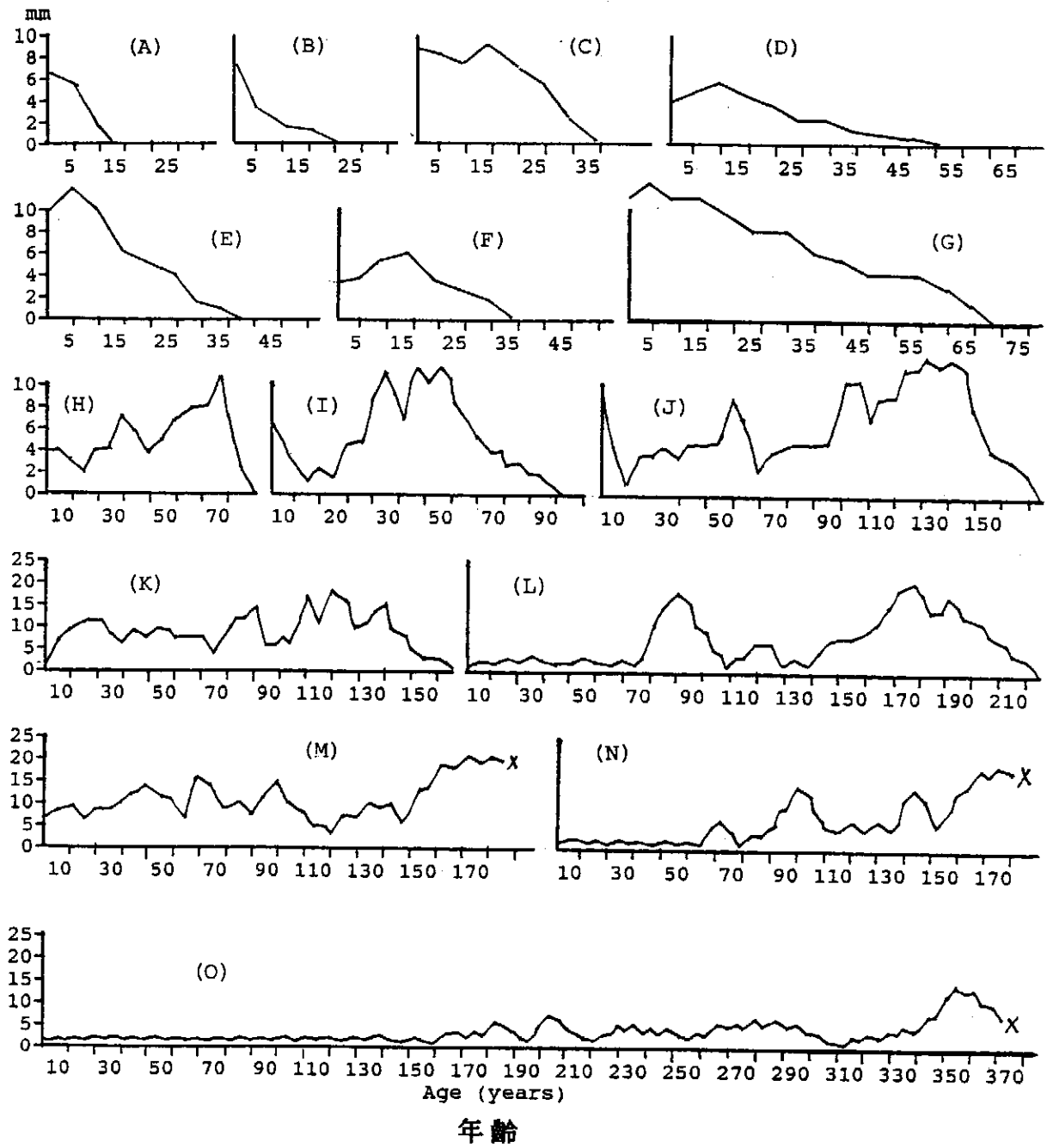
圖二十四 鐵杉單株樣木在建造期之胸徑與樹齡分布關係

推測，故未加入分析。

雖然有許多大徑木之生長錐木樣無法鑽到中心，但所得之木樣仍可計算樹木生活史後半段之生長量，而完整的木樣則可測計其一生的徑向生長量及變化曲線。徑向生長曲線可顯示單株林木之生長過程，其一生中之盛衰、被壓與解放皆可觀察到，且可追溯林分過去之干擾歷史 (Lorimer 1980, Kanzuki 1984, Barden 1980, Naka 1982, Nakashizuka 1983)。惟單株林木之生長本來就有差異，且其生長的局部地點環境各不相同，加上氣候（如雨量）之連年變動亦有影響，故分析時必須仔細過濾這些因素，才能推論其在林分發育塊集動態中之一般變化趨勢。茲以五年定期生長量為基礎，分析各鐵杉發育階段樣木之徑向生長變化曲線，並於圖二十五中舉示若干代表性樣木之曲線，在此僅對其相應於塊集動態之變化趨勢作定性描述。

孔隙期稚樹之徑向生長量常呈逐漸增加之穩定趨勢，偶有持平或稍下降，亦為時不久，故累積之直徑生長則呈指數型上升（圖二十五，A—C）。約30—40年後，即有不少林木之生長量漸趨下降（D），至進入建造期，徑級近於平均值或稍低之林木亦有類似趨勢（E，F），然樹高領先之優勢木則定期生長量尚可持續增加一段時間（G）。在建造期中段，可見小徑木處於劣勢，生長量自稚樹開始即逐漸下降（H），優勢較高之林木可能有一段持平的生長量，五年間隔之徑向生長可達10公厘，且持續二三十年（I），此期間生長曲線變化較大，常有起伏波動，能持續生存的林木在生長量下降一段年代後，常又有上升之機會（J，K），亦即枯立木在次冠層創造的小孔隙，使存活木得到解放之機會，然一般由於解放而呈生長量急劇上升之情況不多，因次冠層之枯立木係逐漸死亡，與倒木創造孔隙之效應不同，故生長量起伏之斜率不大（L）。建造期末段之生長量一般比早期提高，解放後獲得之五年定期

徑向生長量



圖二十五 鐵杉代表樣木五年期徑向生長量變化曲線

年齡為由目前追溯之過去年代，X號代表中斷樣木（未鑽到中心）。
 各期說明：A-D，孔隙期；E-L，建造期；M-O，成熟期。

生長率可達15—20公厘。進入成熟期後，開始時林木之定期徑向生長尙可維持在5—10公厘之間，亦見有若干起伏波動（M），顯示冠層競爭尙在進行，但林齡越大，生長量亦漸下降，除早期之若干次解放在生長曲線上留下痕跡外，曲線已少有變動（N），成熟的老齡木則只見晚年之生長量維持極低的穩定狀況，不再有明顯之波動（O），其老朽前之五年定期生長，約僅1—3公厘而已。

上述徑向生長曲線，各代表多數同一階段林木之特性，整體而言亦可視為冠層主林木在其一生生活史期間之變化趨勢，由早年之旺盛自由生長，經中年之數次解放，而得以進入林冠層，至晚年之生長緩慢，最後死亡而創造新孔隙，以利後代之更新。而胸高直徑隨年齡成長，先呈指數式的增加，後趨於幕次函數的變化，生長量逐漸降低，在成熟期間，徑向生長極微，然此時直徑已很大，底面積尙可緩慢增加，接近林地之極限負荷量。

陸、結論及建議

一、鐵杉林分塊集動態綜論

保護區內的鐵杉林，分布在海拔2600—3000公尺之中央山脈主脊附近，過去並無大規模之人為干擾，目前調查所見之組成植物發育階段及林相之變異，實屬於極盛相森林之更新動態，乃林中孔隙之植群再生及恢復過程，由不同發育階段鑲嵌組成更新複合體，並非次級演替之變化。森林中孔隙的產生，是促成此種塊集動態循環過程之原動力，本區鐵杉林主要的孔隙形成機制，皆屬自然因素，鐵杉林木達成熟期之生理壽命極限時，常由火災、暴風、崩塌地滑及豪雨等外力，促成其死亡或倒塌，致在森林中有枯立、幹折及根拔之干擾情況出現，此種干擾導致林冠層之疏開孔隙或地面植群破損與礦物土裸露之孔隙，有利於鐵杉幼苗之新生及稚樹之成長。區內盛行的孔隙大小，大致由單株或少數倒木所造成，面積約在100—600平方公尺間，根拔倒木造成地面之孔隙則較小，大致在100平方公尺以內。鐵杉之更新苗大多出現在孔隙中，鬱閉冠層下絕少有前生苗產生。

孔隙之植群再生與重建為一連續變化過程，然依組成植物及徑級分布與生長特性，可區分為孔隙期、建造期與成熟期，若考慮成熟木之死亡及孔隙創造階段，亦可增加另一時期，即衰老期。本文依樣區特性分出前三期，經前文各項分析結果，鐵杉林三個發育期之組成植物及族群動態，可綜合整理如表七，而林相的變化及林木生長趨勢則列於表八，實際上各項特性之動態皆有相關，列表比較即可一目瞭然。

孔隙期為鐵杉幼苗及稚樹之建立階段，空間及資源尚未完全利用，

表七 鐵杉林三個發育階段組成植物動態綜合表

組成動態		發育階段		
		孔 隙 期 0—50年	建 造 期 50—300年	成 熟 期 300—600年
鐵杉徑級及生長	直徑級	胸徑5cm以下	胸徑6—59cm間	胸徑60—130cm間
	來 源	孔隙後新生之幼苗及稚樹	前期存活木之進級生長	到達冠層之優勢木
	更 新	新苗建立可持續20—30年	新苗絕少出現(林木排除期)	林冠小裂隙及地面孔隙偶見幼苗
	生長情況	自由生長階段	存活木競爭及疏伐	老齡木持續穩定成長
鐵杉族群構造	徑級分布	反J形或近L形	正向偏歪之常態曲線，具二型量	旋轉S形
	徑級高峰	幼苗持續出現(死亡率大進級者少)	相當於冠層及次冠層之直徑級	徑級60—120cm呈高原形(20—60cm大量死亡)
	同齡構造	期內不明顯	早期局部林分可見	不明顯(密度低)
	齡級分布	反J形或近L形	近直徑分布而稍有差異(二型量呈高原形)	可能為平坦高原形(生長緩慢差異小)
闊葉樹族群	本期初生苗及稚樹	紅毛杜鵑、森氏杜鵑、台灣馬醉木	白花八角(大量)、刺格、玉山木薑子(少量)	台灣鴨腳木
	承上期生長及更新	厚葉桉木(前生苗)	厚葉桉木、台灣鴨腳木	厚葉桉木、白花八角、玉山木薑子、刺格
	衰退之上期樹種	白花八角、台灣鴨腳木	紅毛杜鵑、森氏杜鵑、台灣馬醉木	杜鵑類、馬醉木(幾近消失)
稀有樹木或幼苗		華山松、二葉松苗	昆欄樹、紅檜、華山松	昆欄樹
主要地被植物		玉山箭竹	玉山箭竹、台灣瘤足蕨	玉山箭竹、台灣瘤足蕨

苗木之持續出現使族群構造呈反J形，但新生苗之死亡率亦相當高，故更近於L形之構造。能成功進級生長之稚樹，可望持續進入建造期，由於孔隙空間已被填滿，此時新生幼苗極少再出現，相當於小規模的林木排除期（Oliver 1981），存活的林木展開激烈的競爭及天然疏伐，導致徑級分布呈現正向偏歪之常態曲線，且有相當於冠層及次冠層的兩個型量出現，然在齡級分布中此二型量則趨於不顯著，可見競爭的差異表現在直徑的分化上，而不同發育年代的林分，常呈現接近同齡林的構造。到達林冠層之優勢木組成成熟期之鐵杉林，此時主林木充分疏開，競爭較緩和，而次層被壓木已枯死，族群構造呈旋轉之S形。由於老齡木樹冠局部破損或腐朽倒木提供苗床，林下偶見有幼苗產生，類似 Oliver (1981, 1990) 所稱之下層再現期，但因孔隙不明顯，此種更新隙區可能更適合耐陰性闊葉樹之成長，對鐵杉而言，除非有適合大小的孔隙出現，否則林下偶然發生的幼苗，其成長機會不大，由成熟期徑級分布（旋轉S形之低峰）可以見證，至若冠層及地面孔隙大到某一程度而誘導新苗大量產生，則又輪回下一循環之孔隙期矣。故 Oliver 所謂的老林階段（old growth），在本區很少發現，大部份成熟期之鐵杉林木徑級相當接近，並無多世代之構造，唯一例外的是前面提到的第19號樣區，其齡級呈多世代結構，可能歷經數度小干擾所導致，林中小孔隙尚且可見，然一般林木生長很慢，最大的一株胸徑49公分，年齡卻已超過500年。

不同發育階段之鐵杉塊集，雖具有不同之徑級及族群構造，然整體而言，極盛相鐵杉林乃由這些塊集組合而成，組合的全林分中，鐵杉的族群構造則呈安定的反J形，顯示更新的持續，且塊集在空間上的分布與林分之環境因子沒有相關性，亦即各種塊集在研究區內均可形成，並不局限於某些特定的生育地。

Watt (1947) 在論及森林發育時，曾以各階段之下層或地被植物來

稱呼各期。研究區之鐵杉雖為純林，但林下伴生之闊葉樹多達十數種，且其發育階段與更新隙區與鐵杉亦有不同，故其優勢度及發育順序與鐵杉並不符合，若以初生、成長與成熟代表一般植物之生長階段，則只有紅毛杜鵑、森氏杜鵑及台灣馬醉木等種之三階段，分別與鐵杉之孔隙期、建造期及成熟期相符。厚葉柃木在三期皆有穩定的族群構造，但在鐵杉的建造期較多新苗的更新，此期另有白花八角亦大量產生新苗。在鐵杉成熟期才持續更新者為台灣鴨腳木，可見伴生闊葉樹之耐陰性變化甚大，可適應鐵杉不同發育階段之林下光度，然均為小型的下層植物，其發育隙區非由本身控制，而掌握於上層的鐵杉動態。若仿照Watt氏之方式，鐵杉林之孔隙期、建造期及成熟期或可標示其下層闊葉樹，分別稱為杜鵑期、白花八角期與台灣鴨腳木期。

綜觀鐵杉林在發育階段的生長趨勢（表八），可見在孔隙期的自由生長階段，由樣木統計的高生長及直徑生長皆較快速，有呈幾何級數增加之趨勢，但至後二期則生長量斜率逐年下降。故以全期趨勢而言，林分之底面積生長及林冠層覆蓋度成長皆較適合冪次函數之模式，而林分之高生長則全期趨勢近於規則之直線增加，主要原因在於建造期之競爭差異，大致反映在直徑級的差異，鐵杉優勢木在取得領先地位後，樹冠大幅作水平伸展，而樹高增加有限，故單株樣木之定期徑向生長可見到數度解放之生長量高峰，而建造期林木之樹高變幅僅稍為加大（圖二十三），變幅不如直徑級之寬，林分高生長又因係取樹高之平均值，競爭之差異更不易顯示。此外，與上述各項成長趨勢相對的是林分密度的變化，森林的成長係以疏伐的代價，進行資源及空間之重新分配，而換取生物量之增加，故建造期林中之枯立木最多，而全期密度之變化乃呈現負冪次函數之關係，由孔隙期之高密度及高死亡率，轉為成熟期之低密度及極低死亡率。至於在建造期，自由生長的階段已過，生長空間趨於飽和，有限資源的分配，導致生物量的增加係隨著部份林木的死亡（天

表八 鐵杉林三個發育階段林相及生長動態綜合表

發育階段 生長及林相	全期一般趨勢	孔 隙 期 0-50年	建 造 期 50-300年	成 熟 期 300-600年
林分平均高生長	直線函數，平均4.9 m/100年	一般在5m以下	5-15m	15-20m
鐵杉各期樣木之高生長		趨向指數函數，優勢 木生長快。	直線函數3.3m/100年	可能近直線，除突出 樹外，生長低。
林分底面積生長（包 括所有林木及鐵杉單 獨計算）	冪次函數	快速自由生長階段， 增加率高，所有林木 平均3.6m ² /ha，鐵杉 為1.54m ² /ha。	競爭及疏伐階段，增 加率較前期降低。平 均全林62.8m ² /ha， 鐵杉47.1m ² /ha。	優勢木達一般冠層以 上，底面積生長緩慢 ，劣勢木已死亡，全 林301m ² /ha，鐵杉290 m ² /ha。
鐵杉各期樣木直徑生 長		較接近指數函數，一 般直徑5cm以下。	轉趨冪次函數，90- 180年時直徑變化極 大，後下降。一般在 6-59cm間。	生長穩定緩慢，變異 小，競爭已緩和，一 般在60cm以上。
鐵杉各期樣木定期生 長量特性（5年期）		生長量持續穩定增加 ，末期才稍見下降。 一般在2-10mm/5年。	優勢木生長續增加或 持平，後有數次解放 ，解放時達15-20mm /5年。	起初在5-15mm上下 波動，後趨下降而少 有變化，降至1-3mm /5年。
林冠層覆蓋度 增加情形	冪次函數	覆蓋度不等，視孔隙 特性而定，一般在0 -70%。	林冠形成，且趨閉合 ，一般在80-90%。	冠層有突出樹之分化 ，覆蓋度90-100% ，但偶有小裂隙。
鐵杉林分密度	負冪次函數，但後期 偶現之幼苗使密度偏 高。	新生幼苗密度大，但 死亡率亦高，平均33 株/100m ² 。	存活木密度平均8株 /100m ² ，死亡率亦趨 下降。	林木密度平均4.5株 /100m ² ，優勢木只有 1-2株，死亡率極低。
枯立木及倒木分布	全林均有，但性質不 同。	大多為孔隙創造者， 以中大徑級為多。	次冠層枯立木多，為 天然疏伐所致，前期 倒木已分解。	一般較少，倒木腐朽 為前期殘留，枯立木 徑級大，但未造成明 顯孔隙。

然疏伐)及密度的降低而進行，生物量與密度的關係，亦為負冪次函數，由於生物量與體積(材積，長度的三次方)成正比，密度則為林木平均面積(長度的平方)的倒數，故冪次函數採用對數轉換成直線後，直線的斜率常接近 $-3/2$ ，即所謂負 $3/2$ 疏伐定律(Yoda et al. 1963, Silvertown 1982)。

二、鐵杉的耐陰性及更新隙區

傳統的演替及極盛相理論，最重視樹種之耐陰性，認為耐陰性可以決定其適存的演替階段及是否成為極盛相森林之組成分子。早期的觀念似乎深受單一極盛相及多極盛相理論之影響，然當時極盛相的本質及更新動態尚未十分明瞭，故主張耐陰性樹種之幼苗可在成熟林下更新，因而可以持續不衰，成為極盛相森林，而無法在鬱閉林下更新的樹種，則偏於陽性，最後將由成熟的極盛相林中消失。及至天然林之孔隙動態及更新塊集經充分研究後，才瞭解孔隙機制在極盛相森林更新中之重要地位，孔隙的大小影響更新樹種的組成，樹種的耐陰性亦決定其在何種大小的孔隙下更新，而盛行的干擾因子則控制了森林中孔隙的特性，故有關極盛相的本質及其中樹種的耐陰性理論再度被重新檢討，修正的觀念亦有若干轉變，本文在前面有關文獻的評述中已有說明。

耐陰性是一種廣泛而無法準確定義的觀念，其機制應在充分研究林木之生理後，視不同樹種予以討論，屬於林木生理及個體生態學(autecology)的領域。在天然林之群體生態學(synecology)中，較重視的是耐陰性的相對觀念，即耐陰性不能視為某一樹種之絕對性質，應由當地參與演替或共存於極盛相森林的樹種共同決定，換言之，同一樹種在不同的生育地間，其相對耐陰性將有所改變(Curtis & McIntosh 1951)，樹種之生存或更新隙區，視當地之植相潛力(floristic potential)而定，

在樹種豐富的生育地，不論在演替階段或極盛相塊集中，均經由樹種間的競爭才能決定其相對耐陰性及演替地位，例如分布在喜馬拉雅山區東部的華氏松（*Pinus wallichiana*），為演替早期之先驅種，但在該山區西部的乾旱生育地中，則可形成極盛相森林（Ohsawa 1987）。

雖然極盛相的理論有所改變，但耐陰性的觀念並沒有被摒棄，反而成為演替及更新動態中之主要研究課題。在樹種組成極為複雜的熱帶雨林，實因樹木耐陰性不同及孔隙特性的差異，而提高了森林之物種歧異度（Hartshorn 1980），故在熱帶林討論耐陰性之文獻最多，而這些觀念也顯然適用於組成較單純之溫帶林（Oliver 1990）。關於耐陰性最簡單的二分法，乃由Whitmore（1975）所提倡，他認為林木可區分為極盛相種（或稱耐陰性、非先驅種）（shade-tolerant or non-pioneer species）及先驅種（不耐陰種）（pioneer or shade-intolerant species）兩大類，前者可在成熟林下產生前生苗木，但需賴小孔隙之解放才能生長到冠層；後者則須有大的孔隙才能發芽生長，並形成森林。但因孔隙大小並無絕對的區分標準，宜視盛行的干擾及孔隙性質而定，在極盛相森林中，樹種之壽命亦影響其持續時間，故不論耐陰種或先驅種均可同時存在，然層次及數量不同（Whitmore 1989）。Whitmore之分類法雖嫌簡單，但已賦以新的定義，即不論先驅種或極盛相種，在其生活史當中均須仰賴孔隙才能成長，Brokaw（1985）認為此種分類觀念亦可用於極盛相林之更新行為，而將此二大類稱為原始種（primary species）及先驅種。

Canham（1989）認為以上二分法偏於極端，但有其實用價值，而在耐陰性樹種中也可分兩大類，一為對孔隙及光度之反應不明顯者，其生長很慢，可填補極小之孔隙；另一類則對孔隙光度有靈敏反應，孔隙出現即可加速前生苗之生長。前者在森林中很少，或常屈居下層，似屬陰性植物，後者則類似Whitmore所稱之耐陰樹種。Hartshorn（1978，1980）

亦嘗試將 Whitmore 之不耐陰種再加區分，認為在孔隙下才能更新的先驅種，凡屬需光性強而生長快速、不能以被壓木存在者，才稱為先驅種，須要大片倒木所形成之孔隙才能更新成林，故有次級演替之性質；另一類則只須小孔隙（少數或單株倒木）便可更新，更新苗在小孔隙中可持續成長，被壓木可持續一段時間，經長期競爭而篩出到達冠層之優勢木，此類林木稱為孔隙種（gap species）。經由以上細分，Canham 氏認為大多熱帶森林常由少數具優勢之耐陰性種及多數孔隙種組成，而真正的先驅種很少，因盛行的孔隙不太大，至於極端的陰性樹種，因生長緩慢，對孔隙反應不明，常以下層植物出現，為數亦不多。

以上分類法似乎偏重林木幼苗之需光度，僅以此來劃分其耐陰性及生存策略，事實上林木之演替及更新策略常涉及其生活史中所有階段之特性，例如繁殖週期、種實之散播機制、種子之休眠特性及其在各種林分塊集之到達度及生存時效（Martinez-Ramos et al. 1989，Schupp et al. 1989，Denslow & Gomez-Diaz 1990），惟這些特性須長期研究，且與樹種之耐陰性亦有某種相關性存在，故耐陰性之相對觀念在演替或更新研究中仍具理論價值。經由上述兩層次的二分法，似可將樹木的耐陰性分為四大類：(1)冠層耐陰種（前生苗靠孔隙解放者）；(2)次冠層或下層之陰性種（對孔隙反應不明者）；(3)孔隙種（於孔隙中建立並到達冠層或次冠層）；(4)先驅種（大孔隙建立而在孔隙未閉合前能到達冠層者）。以上四類中，先驅種之出現似乎涉及演替過程，然須視生育地之大規模干擾頻度及盛行程度而定，先驅種之壽命亦須考慮在內，若大干擾有週期性（如火災），且其週期小於先驅種之生命年限，則先驅種之持續存在乃至形同極盛相亦有可能（Spies 1989），此乃傳統極盛相觀念發生動搖之根本原因（Kimmins 1987）。至於其他的前三類，即耐陰種、陰性種及孔隙種，則不涉及演替過程，而為極盛相森林中更新複合體的一般組成份子，基於此，Hubbell & Foster（1986）乃針對極盛相林組成樹種

之更新行爲，分出三類更新群（regeneration guild），各具有不同的更新隙區（regeneration niche）：(1)原始種（primary species）；(2)早熟先驅種（early pioneer）；(3)晚熟次生種（late secondary species）。此與本文四分法所歸類的大致相近，即原始種相當於耐陰種，而早熟先驅種與晚熟次生種則均爲孔隙種，只是壽命不同，前者生長快而壽命不長，後者生長亦快且壽命極長，可長期生存而成爲突出樹。

有鑑於樹木耐陰性的重要，同時其觀念又相當紛歧，上文乃先對其理論及定義稍加整理，並採用定義較明確的四分法，其目的在探討本區鐵杉林組成樹種之耐陰性及更新隙區。鐵杉位居本區純林中的唯一優勢種，其整體的族群構造顯示能持續更新，但並非本文所定義的耐陰種，因在林冠完整的成熟林下很少有更新苗的產生，其幼苗大量發生在孔隙中，早期的稚樹在徑向生長曲線中亦未見有被壓及解放的跡象，益能證明不是前生苗發育而來，又因鐵杉幼苗在少數倒木或枯立木所創造之孔隙中即可更新，按上述定義，應視爲孔隙種，其更新隙區在孔隙中亦有所選擇，以根拔或小型崩塌致有礦物土裸露之地表孔隙最爲適宜，可見適宜的光度及苗床均爲更新之必要條件。

至於鐵杉林下伴生的闊葉樹，其在本區森林發育表現之耐陰性及更新隙區，亦可仿照上述定義加以辨別。與鐵杉具有相同發育階段之紅毛杜鵑、森氏杜鵑及台灣馬醉木等種，亦爲孔隙種，然此三種闊葉樹之生態幅度及分布均較鐵杉爲廣，在其他生育地所扮演的角色則又另當別論，比較之下，森氏杜鵑之生態幅度與鐵杉較接近，故在全省之鐵杉林中，兩者常相伴出現，在本保護區之植群分析中，典型之鐵杉林亦以鐵杉—森氏杜鵑亞型稱之（蘇鴻傑 1991）。闊葉樹中合乎耐陰種者當以厚葉柃木爲代表，其在鐵杉孔隙期之前生苗木及其他二期之林木皆維持相當高之優勢度，本種在台灣山區櫟林帶之闊葉林中亦偶而可見，然非重要

組成，在櫟林帶及鐵杉林帶之交匯區中才開始大量出現。典型之陰性種以台灣鴨腳木為代表，此種之生態幅度相當小，主要發育於鐵杉林帶及櫟林帶之推移帶，在本保護區內亦然，即所謂鐵杉—台灣鴨腳木亞型。另一更新行為近似陰性種之白花八角，在保護區內亦以上述推移帶為主要生育地，但在其他山區，其生幅度較大，為台灣櫟林帶主要組成闊葉樹之一，本種在區內鐵杉林下之分布，可謂已達其海拔幅度之上限，故其更新行為或許與在闊葉林中者有所不同。

比較北美洲與亞洲日本鐵杉樹種之更新行為，可見有若干相似之處，即主要種類均具有某種程度之耐陰性，而非演替早期之先驅種。不論北美之美東及美西兩種鐵杉，或日本之賽氏與岐葉鐵杉，以其在各地極相林之更新模式而言，均可視為耐陰樹種，其幼苗先在成熟林下以前生苗出現，然後靠小的孔隙來解放前生苗，其孔隙直徑大致約有樹高的一半以上即可令稚樹成長，否則側枝生長或闊葉樹可將孔隙填補（Hibbs 1982, Suzuki 1980），一般孔隙大小約在80—800平方公尺間。在演替或更新過程中，此等地區之森林均伴有其他針葉樹（如冷杉、雲杉）或闊葉樹（常綠或落葉），其生長速率常較鐵杉為快，耐陰性也較低，然鐵杉壽命較高，被壓木在林下存活期亦長，故後期常佔優勢（Stewart 1986, Kanzaki 1984, Nakamura 1985），如孔隙大小僅適合鐵杉，則其他針葉樹無法入侵，常形成小面積之鐵杉同齡林（Spies & Franklin 1989）。由於鐵杉生長較其他針葉樹緩慢，故在解放時，徑向生長量之增加亦不甚顯著（Kanzaki 1984）。台灣鐵杉之生育地，緯度分布較上述樹種為低，但海拔則較高，在此氣候帶內，適應的林木除雲杉和松類等針葉樹外，闊葉樹大多是小型喬木或灌木，高度及體型均無法與長壽的鐵杉相比，故鐵杉具有極盛相之優勢，而其耐陰性及更新隙區則與日本與美洲之鐵杉稍有不同，雖然所有樹種均靠孔隙來維持更新，但台灣鐵杉之更新材料是孔隙新生之幼苗，而非前生苗，即係孔隙種而非典型之

耐陰種。在台灣鐵杉林之組成樹種中，鐵杉之耐陰性並非最高者，闊葉樹中亦有若干耐陰種及孔隙種，惟不足以取代鐵杉之地位。在台灣鐵杉分布之森林帶中，只有少數針葉樹能與鐵杉相抗衡，此時相對的耐陰性可決定彼此之間更新模式的差異，也影響林型的分布範圍。至於在鐵杉林帶的範圍以外，樹種組成及植物相潛力又有不同，則鐵杉之更新行為及演替地位自當另外考慮。

三、鐵杉在台灣森林中之極盛相地位

在鐵杉所屬的鐵杉雲杉林帶中，主要的針葉樹種包括台灣二葉松、台灣雲杉及華山松，其中華山松分布較零星，或因其種子較大而無翅，易受動物攝食所致，前二種之散播力則與鐵杉相當，為競爭主要對象。此三種林型之生育地在前文已略加探討，除環境因子之天擇外，樹種之遺傳特性以及生育地之干擾機制與孔隙特性亦為影響更新行為與極盛相地位之因素，茲將三樹種之特性綜合比較，列於表九。二葉松乃典型之先驅種，各種初級演替及次級演替屢可見其形成純林，但持續時間不長，其林下亦常見其他樹種之入侵。二葉松能成爲一種安定林型，乃因在冬季乾旱的生育地常有週期性火災，其週期一般比林分老熟或被其他樹種取代的時間爲短，故在大面積的孔隙中似可定期更新而持續不衰，在大甲溪及荖濃溪上游頗多壯年的同齡林，火災較頻繁之地則可見到與草原混合的疏林，呈多世代的複層林結構，實爲歷經多次火災干擾，分期更新發育而來，此種林型分布多見於台灣中部以南，北部則較少見，在冬季多雨的東北氣候區（Su 1985）則未見之，可見與雨量及火災頻度有關。

雲杉林之分布遠較鐵杉爲少，或有學者由生育地因子及種子供應量加以解釋，然由耐陰性及更新機制更足以說明其分布面積有限之原因。雲杉林木之生長較快，其樹形單直，高生長尤其快速，若以沙里仙溪上

表九 台灣鐵杉雲杉林帶主要針葉樹種耐陰性及更新隙區比較表

樹種 特性	台灣二葉松	台灣雲杉	台灣鐵杉
主要生育地環境	南向陽光充足之開闊山坡，冬季乾旱。	南向以外的坡面，偏南則近溪谷，冬季陰濕。	南向以外坡面及山脊，南向溪谷亦有，冬季偏陰。
成熟林更新所須干擾機制	大面積週期性火災，週期小於30年。	大面積火災、風倒，溪源侵蝕，頻度低，間隔較長。	小面積倒木、小型崩塌，冠層林木老朽，頻度極繁。
孔隙面積要求	數千平方公尺以上，地表礦物土裸露。	2000m ² 以上，有礦物土之孔隙可略縮小。	單株倒木範圍即可，約100—400m ² ，有地面孔隙則面積可縮小。
生長特性	生長快速，壽命較短。	生長快速，高生長尤然，主幹單一，長壽。	生長較緩慢，主幹常分叉，長壽。
耐陰性區分	先驅種	先驅種	孔隙種
林相構造特徵	鬱閉壯齡林近同齡結構，或疏開之老齡林具有多世代複層構造。	由大面積塊集組成，各塊集同齡林構造明顯，單層構造。	由小面積接近同齡之林分組成，成熟塊集密度極低，同齡林結構不明。

游之調查資料（曾彥學 1991）與本文研究結果比較，成熟林之雲杉樹高平均約為鐵杉之兩倍以上，且在單株倒木所創造之孔隙下未見有更新苗木，其同齡林塊集的面積遠大於鐵杉林，足見雲杉須要大面積干擾才能持續更新，按本文定義，應視為先驅種。事實上，在鐵杉雲杉林帶的次級演替早期，亦屢見其幼苗大量出現，但入侵時間可能較二葉松略晚，惟因其壽命較長，樹高又具有優勢，故在大干擾頻度低而週期大於其生

理年限之生育地，雲杉可以發育成林，持續一段時間，因而多被視為一種明顯的林型，殆無爭議，至於是否以極盛相視之，則宜由干擾的機制特性及發生潛力判斷，由於調查證據不多，目前學者之研判仍不一致。

以生育地環境而言，除二葉松較特殊外，鐵杉與雲杉實頗為接近，兩者並不易分別，但因雲杉林較少見，取樣及觀察判斷可能會有偏差。實際上在雲杉可以更新之孔隙中，仍見有鐵杉之更新苗，兩者數量相差不多（曾彥學 1991），而早期的發育趨勢似決定於生長速度，雲杉的快速高生長可能提早取得優勢，但鐵杉的慢生長及較高耐陰性及壽命，似乎註定其後期的優勢，其耐陰性有先驅種與孔隙種之差別，故最後的極盛相關係則取決於干擾的強度及頻度。以上三個樹種，其成熟林更新之干擾機制不同，二葉松須強度干擾，其週期屬中等長度，適可配合成林時間，雲杉須有頻度較低之強度干擾，才足以發育成林，否則即為二葉松或鐵杉所取代，而鐵杉之更新只須小規模之干擾，此種孔隙隨老齡木之自然老朽及強度低之外力干擾不斷發生，故週期短而頻繁。比較這三種干擾的發生可能性，當以鐵杉的小干擾最高，二葉松的火災干擾較鐵杉干擾為長，但在特定地點則有週期性，雲杉與鐵杉之生育地雖很接近，惟所須之大干擾在其生育地並不常發生。至此似乎可以推斷，鐵杉林在林帶中之分布最廣，即使在火災很少的東北氣候區內亦有其林型可見（蘇鴻傑、王立志 1988），二葉松林之分布雖多，但限於東北區以外的火災跡地，雲杉林之面積最小，因更新的隙區不多。以上初步結論，僅根據少數調查案例，是否可以涵蓋台灣鐵杉與雲杉林之通性則有待進一步驗證。要言之，樹種的更新隙區會隨著生育地的特性及共存植物的耐陰性而改變，上文所討論的僅限於鐵杉雲杉林帶，在此林帶以外，鐵杉之更新隙區及極盛相地位即有改變，下文試簡要論之，以概括鐵杉之生態及分布特性。

鐵杉分布的海拔上限，在玉山附近可達3500公尺，然已進入冷杉林帶，僅在3200公尺左右形成一狹窄之推移帶（劉靜榆 1991），在冷杉林內偶見有鐵杉伴生，然更新已不如冷杉旺盛，故非其極盛相之適生範圍。在鐵杉林帶以下，鐵杉之分布亦可下降至海拔約2200公尺之地，台灣北部則在1600公尺處即見有鐵杉零星出現。但此一地區為櫟林帶之闊葉樹林，且有扁柏、紅檜、巒大杉、台灣杉等針葉樹混生，故針葉樹林、針闊葉混淆林及闊葉林常呈鑲嵌配列，各樹種經競爭及天擇後所顯示的相對耐陰性極為複雜，目前尚未有研究報告可考，主要樹種之極盛相地位亦不十分清晰。鐵杉雖可分布到此一林帶，但以本文所顯示的孔隙更新特性，足見其並非典型的耐陰樹種，在此林帶中鐵杉之更新及持續將面臨眾多耐陰性闊葉樹之競爭，故其更新隙區及演替地位即有所改變。

由若干文獻研判，鐵杉在其極盛相林的範圍以外，生長已不如其他針闊葉樹旺盛，更新隙區大多由耐陰種取代。例如本保護區之鐵杉林與櫟林帶間，有一過渡林型，即紅檜—台灣鴨腳木亞型，林中之鐵杉及紅檜均只有少數大徑木，連續的林冠層則由許多闊葉樹組成。又如霧頭山自然保留區在2500公尺以上之南燭—白花八角型，林冠上層亦有若干鐵杉老樹，林下則有白花八角、昆欄樹等闊葉樹（張慶恩等 1989，楊勝任 1990），組成與上述亞型相似，亦為過渡帶。再往下方亦有鐵杉林分布，但林中高大的闊葉樹更多，如長尾柯（*Castanopsis carlesii*）、森氏櫟（*Cyclobalanopsis morii*）等，顯然已進入櫟林帶的範圍，闊葉樹可見到大量更新，而鐵杉僅有老樹，未見幼苗及中繼木，以林分發育趨勢而言，鐵杉僅為演替早期所殘留之樹種，而非極盛相組成。此種情形在本保護區內亦有之，例如櫟林帶中之長尾柯型，有一台灣杜鵑—鐵杉亞型，由其族群構造觀之，鐵杉雖為上層優勢木，但將被台灣杜鵑所取代（蘇鴻傑 1991）。

由此可見，植群生態上所謂的林型，不宜僅由樣區調查所見之優勢種決定，否則演替過程中的許多階段將被視為獨立的植物社會，而忽略其發育上的關係。經由本文的族群構造分析及更新動態研究，可確定鐵杉在櫟林帶以上才有極盛相林之結構，由於環境的適應及更新模式的配合，形成典型的鐵杉林帶，而與其上下方的森林帶有穩定而明顯的區別。

北大武山針闊葉樹自然保護區是台灣南部的保護區中，含有典型鐵杉林的一區，故鐵杉林宜視為保護重點，可提供台灣針葉樹林更新動態之深入研究。

四、保護區鐵杉林之經營管理

本文主要研究重點，係將鐵杉林之動態及更新過程作深入調查，此涉及保護區未來之命運，亦為制定經營管理策略之主要依據，在本文前言部份已有詳盡說明。在保護區成立後常見之動態變化中，島嶼化效應在本區影響不大，而自然演替效應則為主要關切所在，演替現象之研究可以預測未來保護區之變化，並配合保護區之設置目標及保護對象，控制或維持此種變化趨勢，以達成保育目的。

綜合上年度及本年度研究結果，可見本保護區內並沒有明顯的演替跡象，即各種林型之組成及構造，未來發生改變之趨勢不大。以保護重點的鐵杉林而言，本文所發現的變異梯度實為森林更新之不同發育階段，為更新複合體之鑲嵌構造，而非演替序列。由自然的小干擾造成孔隙，並以幼苗及伴生植物的再生，而逐漸達成新林的建造及孔隙的癒合，此種干擾與重建過程乃隨時發生，不須人工干預或促進即可維持林型的更新及持續，故鐵杉林未來大致可維持不變，而成為長期的保護目標。

至此，似可將本保護區的經營準則及類型，定位於國際自然保育聯

盟 (IUCN) 所區分之科學研究保護區，即嚴格的自然保護區 (strict nature reserve)，其經營規範在保持區內之自然狀態及原始特性，不加人工治理或干預，作為長期科學研究及物種保存之基地。目標既定，經營準則乃據此配合，主要在監視並維持區內林分之更新及塊集動態之進行，本文所顯示的塊集更新模式，可作為基準資訊，以便在未來供參考比較，決定管理策略。

塊集動態之理論雖在近年來才大致成型，但其實際應用於林業上為時甚早，育林學上各種造林及更新作業，實乃模仿森林塊集動態而來，惟早期多由林木之生理生態著手，經由試驗結果而導出適宜的伐木方法及造林作業方式，近年則由天然林之更新機制研究，其成果除印證造林理論外，對於天然森林資源之保存與利用，更提供了指導原則與判斷基礎。例如對於偏向陽性的先驅樹種，傳統上認為不易更新，故在保護區內的此種森林如要長期保存，有些學者主張應以人工促成更新，但在全面研究其塊集動態及族群構造後，加上過去干擾歷史的重建與自然干擾因子的辨別，則認為天然機制即足以維持其更新，而無須人為治理 (Lorimer 1980, 1989)。對於迅速消失中的熱帶雨林，近年來孔隙更新的研究很多，其伐木跡地之復舊造林一向極為困難，在保育上亦可參考極盛相林更新孔隙之大小，採用條狀皆伐之方式收穫木材，而保持原始樹種之更新與原始林之復原 (Hartshorn 1989)。至於納入保護區之天然林，當然不致再有伐木作業，惟保護區之規劃設計與經營仍須參考孔隙更新與塊集動態之理論。基於極相林之持續更新乃不同塊集循環運作所致，保護區內維持某一林型長期存在之基本條件，必須考慮各種塊集之面積及適宜之塊集林分數目，故保護區之最小面積，除考慮保護對象之最小成活族群 (Frankel & Soule 1981) 以外，尚要配合森林發育及更新之最小動態面積 (minimum dynamic area) (Pickett & Thompson 1978)，即更新孔隙較大的樹種，其保護區面積要大至可以容納很多孔隙及各種發育階

段之塊集，才能使塊集之動態正常運行。

本區鐵杉林在小孔隙下即可更新，且研究之林分僅為保護區鐵杉林之一小部份，故鐵杉之更新及最小動態面積皆不成問題，而接下來經營管理之主要課題在監視森林之動態，忠實記錄干擾的強度與頻度，對於自然界的干擾，可採取放任態度，視為自然生態之一種機制，對於人為的外界干擾，則應加防治與規約。

至於如何區別自然的干擾與人為的干擾，本文在鐵杉林之干擾因子及孔隙形成機制中已有詳細說明，凡屬自然因素而人類無法防止之事件，過去傳統林業上視為天災者，皆為孔隙機制與更新驅動力，管理單位無法、也沒有必要防治，但要作成紀錄。故建議管理人員定期巡山，遇有颱風、豪雨、崩塌或偶發性火災，可詳細紀錄時間、地點、干擾強度、林木受損情形等項目，如此累積成歷史檔案，對往後之研究將有極大助益。本文雖對鐵杉林之更新動態作成初步報告，但限於時間，無法完成詳細分析，例如孔隙大小之頻度分析、全林之孔隙面積、孔隙發生速率、林冠層轉換速率（canopy turnover rate）等重要動態因子，皆因資料及時間不足而無法推算，此有賴於後續研究之進行，而科學研究保護區之目的，旨在提供研究場所及基本檔案。

本保護區之外界人為干擾，主要來自外人之獵捕動物及大量植物採集，此外，登山活動隊伍在登山沿線亦造成某種程度之衝擊，其管理措施建議在第一年度之報告中已有提及，管理單位宜視編組人力及其他條件擬定經常性之巡視作業及保護區解說教育計劃。

柒、引用文獻

- 台灣省林務局 1986. 國有林自然保育推廣計畫 44PP.
- 李承彪等 1990. 四川暗針葉林的特點及其經營的研究 四川森林生態研究 P.3-48 四川科學技術出版社
- 柳楮 1966. 台灣產松柏類植物地理之研究 林試所研究報告第122號 33PP.
- 柳楮 1968. 台灣植物群落分類之研究 (I) 台灣植物群系之分類 林試所研究報告第166號
- 柳楮 1971. 台灣植物群落分類之研究 (II) 台灣高山寒原及針葉樹林群系 林試所研究報告第203號 24PP.
- 柳楮、葛錦昭、楊炳炎 1961. 台灣主要林型生態之調查 林試所研究報告第72號 65 PP.
- 張慶恩、郭耀綸、楊勝任 1989. 霧頭山自然保護區土壤及植群生態之調查研究 (一) 土壤性質及養分分析、土壤分類及維管束植物之調查 台灣省林務局保育研究系列
- 雲南森林編寫委員會 1986. 雲南森林 雲南科技出版社、中國林業出版社
- 曾彥學 1991. 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 台灣大學森林研究所碩士論文
- 楊勝任 1990. 霧頭山自然保護區植群生態之研究 國立屏東農專
- 鄭萬鈞 (編) 1983. 中國樹木誌 (第一卷) 中國林業出版社
- 劉棠瑞、蘇鴻傑 1978. 大甲溪上游台灣二葉松林之群落組成及相關環境

因子之研究 國立台灣大學實驗林研究報告 121:207-239

劉棠瑞、蘇鴻傑 1983. 森林植物生態學 台灣商務印書館 台北 462PP

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 台灣大學森林研究所碩士論文

蘇鴻傑 1986. 植群生態多變數分析方法之研究 I、原始資料檔案之編製 中華林學季刊 19(4):87-103

蘇鴻傑 1987a. 森林生育地因子及其定量評估 中華林學季刊 20(1):1-14

蘇鴻傑 1987b. 植群生態多變數分析方法之研究 II、直接梯度分析 中華林學季刊 20(2):29-46

蘇鴻傑 1987c. 植群生態多變數分析方法之研究 III、降趨對應分析法及相關分布序列法 中華林學季刊 20(3):45-68

蘇鴻傑 1988a. 雪山香柏保護區植群生態之研究 林務局保育研究系列

蘇鴻傑 1988b. 森林資源的保育途徑：自然保護區系統之設置 台大40週年校慶邁向已開發國家之林業研討會論文集 PP.643-653

蘇鴻傑 1989. 台灣之生態系及其保育——初評保護區系統 「生態原則下的森林經營」研究會論文集 PP.165-176 林試所

蘇鴻傑 1990. 植物保護區之規劃與經營 森林資源保育研習會講義 PP.112-129 民國七十九年四月6-7日 台北

蘇鴻傑 1991a. 台灣之植群：山地植群帶與地理氣候區 台灣生物資源調查及資訊管理研習會論文 民國八十年二月26-28日 台北

蘇鴻傑 1991b. 北大武山針闊葉樹自然保護區植群生態之研究 (一) 保護區植群分析與代表性評估 台灣省林務局保育研究系列 80-3號

蘇鴻傑、王立志 1988. 台灣北部南勢溪上游集水區之森林植群 台大實驗林研究報告 2(4):89-100

蘇鴻傑、王立志 1988. 台灣北部南勢溪上游集水區之森林植群 台大實
驗林研究報告 2(4):89-100

Aplet, G. H., Laven, R. D. & Smith, F. W. 1988. Patterns of community dynamics in Colorado Engelmann spruce- subalpine fir forests. *Ecology* 69(2): 312-319.

Barden, L. S. 1980. Tree replacement in a cove hardwood forest of the southern Appalachians. *Oikos* 35:16-19.

Barden, L. S. 1989. Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 70(3): 558-559.

Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1990. *Ecology*. 2nd ed. Blackwell Science Pub., Cambridge, Massachusetts.

Bratton, S. P. & White, P. S. 1980. Rare plant management - After preservation what? *Rhodora* 82:49-75.

Bray, J. R. 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest. *Ecology* 37:598-600.

Brokaw, N. V. L. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70(3): 538-541.

Brokaw, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest. In: Pickett, S. T. A. & White, P. S. (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.

Canham, C. D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3): 548-550.

Carson, W. P. & Pickett, S. T. A. 1990. Role of resources and disturbance in the organization of an old-field plant community. *Ecology* 71(1): 226-238.

Connell, J. H. 1989. Some processes affecting the species composition in forest gaps. *Ecology* 70(3): 560-562.

Curtis, J. T. & McIntosh, R. P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.

Dasmann, R. F. 1973. *Biotic provinces of the world*. IUCN Occasional Paper, No. 9.

Daubenmire, R. 1968. *Plant Communities: a Textbook of Plant Synecology*. Harper & Row, New York. 300 pp.

- Denslow, J. S & Gomez-Diaz, A. E. 1990. Seed rain to tree-fall gaps in a Neotropical rain forest. *Can. J. For. Res.* 20(5): 642-648.
- Ford, E. D. 1975. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *J. Ecol.* 33:311-333.
- Frankel, O. H. & Soule, M. E. 1981. *Conservation and Evolution.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Gauch, H. G. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology.* Cambridge Univ. Press, Cambridge. 298 pp.
- Hartshorn, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P. B. & Simmermann, M. H. (eds.), *Tropical Trees as Living Systems.* pp. 617-638. Univ. Press, Cambridge.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (suppl.):23-30.
- Hartshorn, G. S. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear-cuts in the peruvian Amazon. *Ecology* 70(3): 567-569.
- Hibbs, D. E. 1982. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 12:522-527.
- Hill, M. O. 1979. DECORANA- A FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and reciprocal Averaging. Cornell Univ., Ithaca, N. Y.
- Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1986. Gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M. J. (ed.), *Plant Ecology.* Blackwell Scientific Pub., Oxford. pp.77-96.
- IUCN 1978. *Categories, Objectives and Criteria for Protected Areas.* International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources. Gland, Switzerland.
- IUCN 1980. *World Conservation Strategy.* International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources. Gland, Switzerland.
- IUCN 1985. *United Nations List of National Parks and Protected Areas.* International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources. Gland, Switzerland.

- 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.
- Kanzaki, M. & Yoda, K. 1986. Regeneration in subalpine coniferous forests II. Mortality and the pattern of death of canopy trees. Bot. Mag. Tokyo 99: 37-51.
- Kelty, M. J. 1986. Development patterns in two hemlock-hardwood stands in southern New England. Can. J. For. Res. 16:885-891.
- Kimmins, J. P. 1987. Forest Ecology. Macmillan Pub. Co. New York.
- Knapp, R. 1974. Vegetation Dynamics. Handbook of Vegetation Science. Part VIII. Dr. Junk Pub. The Hague, Netherland. 364pp.
- Li, H. L. 1953. Present distributions and habitats of conifers and taxads. Evolution 7(3): 245-261.
- Lorimer, C. G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. Ecology 61:1169 - 1184.
- Lorimer, C. G. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. Ecology 70(3): 565-567.
- Ludwig, J. A. & Reynolds, J. F. 1988. Statistical Ecology - A Primer on Methods and Computing. John Wiley & Sons. New York. 337 pp.
- Martinez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E. & Sarukhan, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. Ecology 70(3): 555-558.
- Naka, K. 1982. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwest Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. Bot. Mag. Tokyo 95:385-399.
- Naka, K. & Yoda, K. 1984. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. III. Revegetation in gaps in an evergreen oak forest. Bot. Mag. Tokyo 97: 275-286.

- Nakamura, T. 1985. Forest succession in the subalpine region of Mt. Fuji, Japan. *Vegetatio* 64: 15-27.
- Nakashizuka, T. 1983. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests III. Structure and development process of sapling populations in different aged gaps. *Jap. J. Ecol.* 33:409-418.
- Nakashizuka, T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. IV. Gap formation. *Jap. J. Ecol.* 34:75-85.
- Nakashizuka, T. 1984. Regeneration process of climax Beech (*Fagus crenata* Blume) forests. V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Jap. J. Ecol.* 34:411-419.
- Nakashizuka, T. & Numata M. 1982a. Regeneration of climax beech forest. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jap. J. Ecol.* 32:57-67.
- Numata, M., Miyawaki, A. & Itow, D. 1972. Natural and seminatural vegetations in Japan. *Blumea* 20(2): 435-481.
- Ohsawa, M. 1981. A basic unit in forest community dynamics: A case study in the subalpine forest of Japan. Forest regeneration in southeast Asia. pp. 43-62. *Proc. Biotrop Symp. Bogor, Indonesia.*
- Ohsawa, M. 1983. Distribution, structure and regeneration of plant communities in Eastern Nepal. In: Numata (ed.), *Structure and dynamics of vegetation in Eastern Nepal.* Laboratory of Ecology, Faculty of Science, Chiba University, Japan.
- Ohsawa, M. 1984. Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio* 57: 15-52.
- Ohsawa, M. 1987. Habitat differentiation and the ecological niche in vegetation. *Physiol. Ecol. Japan.* 24 (special no.):15-27.
- Oliver, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *For. Ecol. Manag.* 3:153-168.
- Oliver, C. D. & Larson, B. C. 1990. *Forest Stand Dynamics.* McGraw Hill, Inc. New York. 467 pp.
- Pickett, S. T. A. & Thompson, J. N. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biol. Conserv.* 13: 27-37.

- Pickett, S. T. A. & White, P. S. (eds) 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, London.
- Polunin, N. 1960. Introduction to Plant Geography and Related Science. McGraw-Hill, New York.
- Prins, H. H. T. 1987. Natural conservation as an integral optimal land use in East Africa: The case of the Masai ecosystem of north Tanzania. *Biol. Conserv.* 40(2):141-162.
- Rao, P., Barik, S. K., Pandey, H. N. & Tripathi, R. S. 1990. Community composition and tree population structure in a subtropical broad-leaved forest along a disturbance gradient. *Vegetatio* 88(2):151-162.
- Saxena, A. K. Singh, S. P. & Singh J. S. 1984. Population structure of forests of Kumaun Himalaya: Implication for management. *J. Envir. Manag.* 19:307-324.
- Schmelz, D. V. & Lindsey, A. A. 1965. Size-class structure of old-growth forests in Indianan. *For. Sci.* 11(3): 258-264.
- Schupp, E. W., Howe, H. F., Augspurger, C. K. & Levey, D. J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70(3): 562- 564.
- Silvertown, J. W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longman, London.
- Spellerberg, I. F. 1981. Ecological Evaluation for Conservation. Edward Arnold. 59 pp.
- Spies, T. A. & Franklin, J. F. 1989. Gap characteristics and vegetation responses in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70(3): 543-545.
- Stewart, G. H. 1986. Population dynamics of a montane conifer forest, Western Cascade Range, Oregon, USA. *Ecology* 67(2): 534- 544.
- Su, H. J. 1984a. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan. (I). Analysis of the variation in climatic factors. *Quart. Journ. Chin. For.* 17(3):1-14.
- Su, H. J. 1984b. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan. (II). Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quart. Journ. Chin. For.* 17(4):57-73.

- Su, H. J. 1985. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan. (III). A scheme of geographical climatic regions. *Quart. Journ. Chin. For.* 18(3):33-44.
- Su, H. J. 1992. A geographical data organization system for the botanical inventory of Taiwan. *Proceedings of ROC-USA Symposium on PhytoGeography and Botanical Inventory of Taiwan.* March 11-12, 1992. Academia Sinica, Taipei.
- Suzuki, E. 1980. Regeneration of *Tsuga sieboldii* forest. II. Two cases of regenerations occurred about 260 and 50 years ago. *Jap. J. Ecol.* 30:333-346 (in Japanese with English summary).
- Suzuki, E. 1981. Regeneration of *Tsuga sieboldii* forest. III. Regenerations under a canopy gap with low density level of conifer seedlings and a method for estimating the time of gap formation. *Jap. J. Ecol.* 31:307-316 (in Japanese with English summary).
- Tanaka, N. 1985. Patchy structure of a temperate mixed forest and topography in the Chichibu Mountains, Japan. *Jap. J. Ecol.* 35: 153-167.
- Terborgh, J. & Winter, B. 1980. Some causes of extinction. In: Soule, M. E. & Wilcox, B. A. (eds.), *Conservation Biology: an Evolutionary-Ecological Perspectives.* Sinauer, Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 119-133.
- Udvardy, M. D. F. 1975. A Classification for the Biogeographical Provinces of the World. IUCN Occasional Paper No. 18.
- Usher, M. B. 1986. *Wildlife Conservation Evaluation.* Chapman & Hall, London. 394 pp.
- Veblen, T. T. 1989. Tree regeneration responses to gap along a transandean gradient. *Ecology* 70(3): 541-543.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in plant community. *J. Ecol.* 35: 1-22.
- West, D. C., Shugart, H. H. & Botkin, D. B. (eds.) 1981. *Forest Succession. - concept and Application.* Springer-Verlag. New York. 517 pp.
- West, D. C., Shugart, H. H. & Ranney, J. W. 1981. Population structure of forests over a large area. *For. Sci.* 27(4): 701-710.

- White, P. S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45:229 -299.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical Rain Forest of the Far East.* Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. in Tomlinson, P. B. & Zimmermann, M. H. (eds.), *Tropical Trees as Living Systems.* pp. 639-655. Univ. Press, Cambridge.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy Gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3): 536-538.
- Willis, E. O. 1974. Populations and local extinction of birds on Borro Colorado Island, Panama. *Science* 186: 487-495.
- Yamamoto, S. I. 1989. Gap dynamic in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* 102:93-114.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. & Hozumi, K. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol. Osaka City Univ.* 14:107-129.

附錄 附錄一 鐵杉林組成植物代號及學名對照表

Code 代號	Species name 學名
Ber.kaw.	<i>Berberis kawakamii</i> 川上氏小檗
Cha.for.	<i>Chamaecyparis formosensis</i> 紅檜
Dap.ari.	<i>Daphne arisanensis</i> 白花瑞香
Ela.mor.	<i>Elaeagnus morrisonensis</i> 玉山胡頹子
Eur.gla.	<i>Eurya glaberrima</i> 厚葉柃木
Hyd.chi.	<i>Hydrangea chinensis</i> 華八仙花
Ile.yun.	<i>Ilex yunnanensis</i> var. <i>parvifolia</i> 高山冬青
Ill.phi.	<i>Illicium philippinense</i> 白花八角
Lit.mor.	<i>Litsea morrisonensis</i> 玉山木薑子
Mah.jap.	<i>Mahonia japonica</i> 十大功勞
Neo.acu.	<i>Neolitsea acuminatissima</i> 尖葉新木薑子
Osm.het.	<i>Osmanthus heterophyllus</i> var. <i>bibracteatus</i> 刺格
Pie.tai.	<i>Pieris taiwanensis</i> 台灣馬醉木
Pin.arm.	<i>Pinus armandii</i> var. <i>masteriana</i> 華山松
Pin.tai.	<i>Pinus taiwanensis</i> 台灣二葉松
Rho.mor.	<i>Rhododendron morii</i> 森氏杜鵑
Rho.rub.	<i>Rhododendron rubropilosum</i> 紅毛杜鵑
Sch.tai.	<i>Schefflera taiwaniana</i> 台灣鴨腳木
Sym.ano.	<i>Symplocos anomala</i> 玉山灰木
Sym.mod.	<i>Symplocos modesta</i> 小葉白筆
Sym.pen.	<i>Symplocos pendula</i> var. <i>hirtystylis</i> 南嶺灰木
Tro.ara.	<i>Trochodendron aralioides</i> 昆欄樹
Tsu.chi.	<i>Tsuga chinensis</i> var. <i>formosana</i> 台灣鐵杉
Vib.int.	<i>Viburnum integrifolia</i> 玉山莢迷
	(以下為地被及草本植物)
Dryopt.	<i>Dryopteris hypophlebia</i> 鱗毛蕨
Gaulth.	<i>Gaultheria itoana</i> 高山白珠樹

Hedera	<i>Hedera rhombea</i> var. <i>formosana</i>	台灣常春藤
Histio.	<i>Histiopteris incisa</i>	稀子蕨
Hydrang.	<i>Hydrangea integrifolia</i>	大枝掛繡球
Lycopod.	<i>Lycopodium clavatum</i>	石松
Miscant.	<i>Miscanthus transmorrisonensis</i>	高山芒
Monacho.	<i>Monachosorum henryi</i>	稀子蕨
Moss.	Bryophytes (unidentified)	蘚苔植物
Plagiog.	<i>Plagiogyria glauca</i> var. <i>philippinensis</i>	台灣瘤足蕨
Rubus.	<i>Rubus formosensis</i>	台灣懸鉤子
Vaccin.	<i>Vaccinium emarginatum</i>	凹葉越橘
Yushania.	<i>Yushania niitakyamensis</i>	玉山箭竹

附錄二 鐵杉林樣區樹木密度原始資料表

File name:DALL

SP	ST	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Tsu.chi.	600	2500	1800	1200	1000	3200	200	500	7600	300	400	800
2	Lit.mor.	1200	0	200	0	0	400	0	0	0	0	100	0
3	Sym.ano.	1000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Hyd.chi.	1100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Sym.mod.	200	0	0	600	0	0	0	0	0	0	0	0
6	Rho.rub.	300	2300	0	400	500	0	0	0	0	0	0	0
7	Ill.phi.	2000	200	3400	3200	1700	0	0	0	0	300	800	300
8	Neo.acu.	800	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Eur.gla.	1100	500	600	3800	2200	400	0	600	0	100	400	300
10	Sch.tai.	1400	400	0	3200	200	0	0	0	0	0	500	100
11	Pie.tai.	300	1900	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	Ile.yun.	100	400	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	Vib.int.	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Rho.mor.	0	500	200	0	500	1200	0	0	0	100	200	0
15	Cha.for.	0	0	1000	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	Osm.het.	0	0	0	800	0	0	0	0	0	0	400	0
17	Tro.ara.	0	0	0	200	0	0	0	0	0	0	0	0
18	Ber.kaw.	0	0	0	0	0	1200	0	0	0	0	0	0
19	Dap.ari.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	Mah.oiw.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	Sym.pen.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	Ela.mor.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	Pin.arm.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	Pin.tai.	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

SP	ST	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	Tsu.chi.	100	5600	100	400	500	300	900	700	7600	1000	2000	600
2	Lit.mor.	1700	0	1000	200	300	500	0	0	0	0	0	0
3	Sym.ano.	700	0	1400	0	0	1300	0	0	0	0	400	600
4	Hyd.chi.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Sym.mod.	200	0	1100	0	0	0	0	0	0	0	0	800
6	Rho.rub.	0	4400	0	400	0	0	1400	0	400	0	0	600
7	Ill.phi.	2300	0	500	400	2000	1900	0	300	400	100	4000	1600
8	Neo.acu.	100	0	1100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Eur.gla.	700	400	500	1500	1700	900	0	500	1200	100	2000	3400
10	Sch.tai.	1000	800	0	0	0	300	0	0	0	0	0	0
11	Pie.tai.	0	3200	700	300	300	200	3200	2400	3600	0	0	0
12	Ile.yun.	100	0	0	100	0	300	0	0	0	0	0	0
13	Vib.int.	0	0	100	200	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Rho.mor.	100	2000	0	200	0	200	600	100	3200	700	0	200
15	Cha.for.	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
16	Osm.het.	100	0	500	500	800	300	0	0	0	0	400	0
17	Tro.ara.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	400	0
18	Ber.kaw.	0	0	0	300	0	0	0	0	0	0	0	0
19	Dap.ari.	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	400
20	Mah.oiw.	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	Sym.pen.	100	0	400	0	0	100	0	0	0	0	0	0
22	Ela.mor.	0	0	200	1100	0	0	0	0	0	0	400	0
23	Pin.arm.	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0
24	Pin.tai.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

File name:DALL

SP	ST	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1	Tsu.chi.	100	400	400	400	200	1600	800	1200	800	1200	400	4800
2	Lit.mor.	100	0	0	1500	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Sym.ano.	100	0	1200	300	800	0	0	0	0	0	0	0
4	Hyd.chi.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Sym.mod.	0	0	100	300	0	0	0	0	0	0	0	0
6	Rho.rub.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	Ill.phi.	200	600	900	1900	2800	0	0	0	0	0	0	0
8	Neo.acu.	0	0	0	900	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Eur.gla.	700	1200	1000	500	700	0	0	800	400	400	0	0
10	Sch.tai.	100	400	100	1100	2900	0	0	0	0	0	0	0
11	Pie.tai.	0	0	1100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	Ile.yun.	0	0	0	0	300	0	0	0	0	0	0	800
13	Vib.int.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Rho.mor.	0	0	0	0	0	0	0	2000	0	800	0	0
15	Cha.for.	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0
16	Osm.het.	100	0	0	100	200	0	0	0	0	0	0	0
17	Tro.ara.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	Ber.kaw.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	Dap.ari.	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	Mah.oiw.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	Sym.pen.	0	0	0	400	0	0	0	0	0	0	0	0
22	Ela.mor.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	Pin.arm.	0	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	Pin.tai.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

附錄三 鐵杉林樣區樹木底面積原始資料表

File name:BALL

SP	ST	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Tsu.chi.	9662	49	1254	46825	12042	24	21517	1427	57
2	Lit.mor.	482	0	57	0	0	3	0	0	0
3	Sym.ano.	62	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Hyd.chi.	29	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Sym.mod.	2	0	0	14	0	0	0	0	0
6	Rho.rub.	58	102	0	79	464	0	0	0	0
7	Ill.phi.	353	33	267	185	347	0	0	0	0
8	Neo.acu.	176	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Eur.gla.	86	17	22	166	161	3	0	273	0
10	Sch.tai.	612	32	0	525	26	0	0	0	0
11	Pie.tai.	15	73	0	0	0	0	0	0	0
12	Ile.yun.	7	6	0	0	0	0	0	0	0
13	Vib.int.	1	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Rho.mor.	0	37	14	0	487	19	0	0	0
15	Cha.for.	0	0	381	0	0	0	0	0	0
16	Osm.het.	0	0	0	47	0	0	0	0	0
17	Tro.ara.	0	0	0	2268	0	0	0	0	0
18	Ber.kaw.	0	0	0	0	0	19	0	0	0
19	Dap.ari.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	Mah.oiw.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	Sym.pen.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	Ela.mor.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	Pin.arm.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	Pin.tai.	0	20	0	0	0	0	0	0	0

SP	ST	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	Tsu.chi.	18043	4613	15337	71631	186	25447	2593	1611	831
2	Lit.mor.	0	28	0	135	0	111	2	23	75
3	Sym.ano.	0	0	0	25	0	123	0	0	43
4	Hyd.chi.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Sym.mod.	0	0	0	4	0	141	0	0	0
6	Rho.rub.	0	0	0	0	78	0	4	0	0
7	Ill.phi.	201	411	462	712	0	481	202	721	368
8	Neo.acu.	0	0	0	13	0	30	0	0	0
9	Eur.gla.	1	199	48	21	28	118	149	162	178
10	Sch.tai.	0	36	50	120	6	0	0	0	11
11	Pie.tai.	0	0	0	0	24	26	11	220	146
12	Ile.yun.	0	0	0	20	0	0	1	0	33
13	Vib.int.	0	0	0	0	0	1	14	0	0
14	Rho.mor.	28	8	0	380	75	0	544	0	378
15	Cha.for.	0	0	0	0	0	0	0	0	10568
16	Osm.het.	0	24	0	3	0	25	13	14	21
17	Tro.ara.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	Ber.kaw.	0	0	0	0	0	0	9	0	0
19	Dap.ari.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
20	Mah.oiw.	0	0	0	1	0	0	0	0	0
21	Sym.pen.	0	0	0	3	0	12	0	0	3
22	Ela.mor.	0	0	0	0	0	84	31	0	0
23	Pin.arm.	0	0	0	0	0	0	3848	0	0
24	Pin.tai.	0	0	0	0	0	0	0	0	0

File name:BALL

SP	ST	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	Tsu.chi.	6529	7025	803	17984	8422	2820	1	4	915
2	Lit.mor.	0	0	0	0	0	0	133	0	0
3	Sym.ano.	0	0	0	0	3	10	7	0	161
4	Hyd.chi.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Sym.mod.	0	0	0	0	0	122	0	0	1
6	Rho.rub.	18	0	13	0	0	45	0	0	0
7	Ill.phi.	0	27	154	908	1548	60	151	18	127
8	Neo.acu.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Eur.gla.	0	150	34	254	917	268	159	305	89
10	Sch.tai.	0	0	0	0	0	0	3	116	13
11	Pie.tai.	50	175	27	0	0	0	0	0	62
12	Ile.yun.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	Vib.int.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Rho.mor.	30	1	220	583	0	353	0	0	0
15	Cha.for.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	Osm.het.	0	0	0	0	28	0	3	0	0
17	Tro.ara.	0	0	0	0	10207	0	0	0	0
18	Ber.kaw.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	Dap.ari.	0	0	0	0	0	4	0	0	1
20	Mah.oiw.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	Sym.pen.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	Ela.mor.	0	0	0	0	13	0	0	0	0
23	Pin.arm.	0	0	0	0	0	0	0	39	0
24	Pin.tai.	0	0	0	0	0	0	0	0	0

SP	ST	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1	Tsu.chi.	654	20722	5181	29747	295	56	7433	6648	66
2	Lit.mor.	19	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Sym.ano.	53	36	0	0	0	0	0	0	0
4	Hyd.chi.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	Sym.mod.	5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	Rho.rub.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	Ill.phi.	520	650	0	0	0	0	0	0	0
8	Neo.acu.	36	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Eur.gla.	229	66	0	0	6	3	113	0	0
10	Sch.tai.	178	138	0	0	0	0	0	0	0
11	Pie.tai.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	Ile.yun.	0	117	0	0	0	0	0	0	6
13	Vib.int.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Rho.mor.	0	0	0	0	97	0	1068	0	0
15	Cha.for.	0	1	0	0	0	0	0	0	0
16	Osm.het.	13	33	0	0	0	0	0	0	0
17	Tro.ara.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	Ber.kaw.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	Dap.ari.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	Mah.oiw.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	Sym.pen.	140	0	0	0	0	0	0	0	0
22	Ela.mor.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	Pin.arm.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	Pin.tai.	0	0	0	0	0	0	0	0	0

附錄四 鐵杉林樣區環境及林相因子原始資料表

File name: TWEN16

EN	ST	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	ALTITUDE	2550	2600	2640	2680	2750	2800	2840	2820	2830	2780	2750	2720
2	TOPOGR.	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	3	3
3	STONINESS	3	4	3	3	4	5	3	2	5	2	2	3
4	ASPECT	6	7	4	8	7	8	10	10	9	9	9	9
5	SLOPE	46	40	42	30	30	39	25	40	35	20	27	22
6	WLS	47	58	53	56	56	51	52	53	52	54	52	51
7	DLS	50	75	56	60	65	63	61	62	61	60	65	65
8	CANOPY %	80	10	90	100	100	30	90	90	50	95	80	90
9	BA (ALL)	1154	37	199	5011	1352	7	2158	170	6	1827	532	1590
10	HEIGHT	140	37	90	160	150	15	180	80	3	180	100	150
11	ST. AGE	136	28	49	300	165	12	380	75	3	350	93	420
12BA	(TSUGA)	966	5	125	4682	1204	3	2158	143	6	1804	461	1533
13	DEN. SAP	0	27	4	0	0	32	0	0	76	0	0	5
14	DEN. TREE	6	0	14	12	9	0	2	5	0	3	3	3
15	STAND. LOG	0	1	16	0	3	0	3	1	0	0	3	0
16	FALL. LOG	4	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1

File name: TWEN16

EN	ST	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	ALTITUDE	2660	2660	2650	2650	2680	2660	2760	2760	2760	2800	2700	2680
2	TOPOGR.	3	3	3	4	3	3	1	3	3	3	3	4
3	STONINESS	1	4	3	2	4	3	2	2	4	1	1	4
4	ASPECT	10	10	8	9	7	8	4	7	7	7	10	10
5	SLOPE	25	20	15	30	20	25	0	22	20	5	34	34
6	WLS	43	40	52	45	48	49	71	70	69	71	53	52
7	DLS	55	50	64	58	55	59	77	75	76	75	70	64
8	CANOPY %	100	70	90	80	90	80	85	95	10	70	95	70
9	BA (ALL)	7306	39	2660	742	275	1265	662	738	125	1590	2114	368
10	HEIGHT	420	20	220	90	80	80	110	140	50	140	122	90
11	ST. AGE	650	23	450	155	91	145	280	260	45	320	145	160
12BA	(TSUGA)	7163	19	2554	260	161	83	652	702	80	1533	842	282
13	DEN. SAP	0	56	0	0	0	0	2	2	64	7	0	0
14	DEN. TREE	1	0	1	4	6	3	7	5	12	3	20	6
15	STAND. LOG	1	0	1	0	1	3	2	5	0	0	4	2
16	FALL. LOG	0	1	0	0	2	0	0	0	1	2	0	2

File name: TWEN16

	ST	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
EN													
1	ALTITUDE	2700	2720	2600	2620	2600	2900	2900	2850	2850	2860	2870	2870
2	TOPOGR.	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2
3	STONINESS	5	1	1	1	1	4	4	4	4	5	4	4
4	ASPECT	10	10	10	8	8	4	4	10	10	4	4	4
5	SLOPE	45	46	30	27	22	10	10	25	25	0	5	5
6	WLS	40	68	51	48	46	84	85	85	85	84	85	84
7	DLS	59	73	61	60	56	90	90	90	90	90	91	90
8	CANOPY %	0	5	40	50	95	90	50	0	10	100	90	5
9	BA (ALL)	44	48	137	185	2176	518	2975	39	10	861	665	66
10	HEIGHT	30	20	68	62	320	70	120	30	30	60	70	20
11	ST. AGE	20	10	68	70	400	100	250	33	25	126	295	21
12BA	(TSUGA)	1	1	91	65	2072	518	2975	29	6	743	665	7
13	DEN.SAP	1	2	1	0	0	0	0	4	8	0	0	56
14	DEN.TREE	0	0	3	4	2	4	2	8	0	12	4	0
15	STAND.LOG	0	2	4	1	1	0	0	1	2	0	0	0
16	FALL.LOG	3	2	4	3	2	0	0	0	1	0	0	1

附錄五 鐵杉林樣區樹木擬種及草本相對優勢度原始矩陣

File name:RBA3H

SP	ST	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Tsu.chi.1	0	133	25	1	0	353	0	0	1000	0	0	0
2	Tsu.chi.2	0	0	604	2	11	0	0	347	0	0	0	0
3	Tsu.chi.3	837	0	0	98	879	0	0	492	0	0	867	0
4	Tsu.chi.4	0	0	0	833	0	0	1000	0	0	987	0	964
5	Lit.mor.1	5	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0	0
6	Lit.mor.2	37	0	29	0	0	0	0	0	0	0	5	0
7	Sym.ano.1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	Sym.ano.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Hyd.chi.1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	Sym.mod.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	Sym.mod.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	Rho.rub.1	1	201	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
13	Rho.rub.2	4	76	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Rho.rub.3	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0
15	Ill.phi.1	12	89	67	4	11	0	0	0	0	0	3	0
16	Ill.phi.2	19	0	67	0	14	0	0	0	0	11	74	7
17	Ill.phi.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
18	Neo.acu.1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	Neo.acu.2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	Eur.gla.1	5	46	11	3	8	44	0	16	0	0	3	1
21	Eur.gla.2	2	0	0	0	4	0	0	145	0	0	34	2
22	Sch.tai.1	8	87	0	4	2	0	0	0	0	0	7	0
23	Sch.tai.2	16	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	3
24	Sch.tai.3	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	Pie.tai.1	1	198	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	Pie.tai.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	Ile.yun.1	1	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	Ile.yun.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	Vib.int.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	Rho.mor.1	0	100	7	0	2	279	0	0	0	0	2	0
31	Rho.mor.2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	2	0	0
32	Rho.mor.3	0	0	0	0	31	0	0	0	0	0	0	0
33	Cha.for.1	0	0	39	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	Cha.for.2	0	0	152	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	Cha.for.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
36	Osm.het.1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0
37	Tro.ara.3	0	0	0	45	0	0	0	0	0	0	0	0
38	Ber.kaw.1	0	0	0	0	0	279	0	0	0	0	0	0
39	Dap.ari.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	Sym.pen.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41	Sym.pen.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
42	Ela.mor.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	Ela.mor.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44	Pin.arm.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	Pin.arm.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	Pin.tai.1	0	54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	Plagiog.	100	0	75	90	10	0	0	0	0	0	40	30
48	Yushania	0	0	0	0	0	10	100	89	4	100	60	70
49	Miscant.	0	27	25	0	0	10	0	0	0	0	0	0
50	Moss	0	0	0	0	90	0	0	10	96	0	0	0
51	Rubus	0	0	0	0	0	80	0	0	0	0	0	0
52	Monacho.	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
53	Dryopt.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
54	Histio.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	Hydrang.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
56	Hedera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	Gaulth.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	Vaccin.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59	Lycopod.	0	73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

File name:RBA3H

ST	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
SP												
1 Tsu.chi.1	0	469	0	0	0	0	0	0	54	0	0	0
2 Tsu.chi.2	0	0	0	33	242	38	47	27	588	0	86	0
3 Tsu.chi.3	0	0	0	316	344	27	938	925	0	0	312	766
4 Tsu.chi.4	980	0	957	0	0	0	0	0	0	911	0	0
5 Lit.mor.1	1	0	2	0	8	4	0	0	0	0	0	0
6 Lit.mor.2	1	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0
7 Sym.ano.1	0	0	4	0	0	3	0	0	0	0	0	3
8 Sym.ano.2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9 Hyd.chi.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10 Sym.mod.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	12
11 Sym.mod.2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	21
12 Rho.rub.1	0	196	0	1	0	0	3	0	10	0	0	12
13 Rho.rub.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14 Rho.rub.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 Ill.phi.1	1	0	1	0	35	6	0	4	0	0	6	16
16 Ill.phi.2	9	0	0	27	34	23	0	0	123	0	67	0
17 Ill.phi.3	0	0	17	0	193	0	0	0	0	46	0	0
18 Neo.acu.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19 Neo.acu.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20 Eur.gla.1	0	71	0	10	27	5	0	1	27	0	0	57
21 Eur.gla.2	0	0	4	11	32	9	0	19	0	13	43	15
22 Sch.tai.1	1	15	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
23 Sch.tai.2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24 Sch.tai.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25 Pie.tai.1	0	60	1	1	0	1	8	20	22	0	0	0
26 Pie.tai.2	0	0	0	0	80	11	0	4	0	0	0	0
27 Ile.yun.1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
28 Ile.yun.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29 Vib.int.1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
30 Rho.mor.1	0	189	0	2	0	0	5	0	86	1	0	0
31 Rho.mor.2	0	0	0	0	0	30	0	0	90	0	0	96
32 Rho.mor.3	5	0	0	72	0	0	0	0	0	29	0	0
33 Cha.for.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34 Cha.for.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35 Cha.for.4	0	0	0	0	0	835	0	0	0	0	0	0
36 Osm.het.1	0	0	1	2	5	2	0	0	0	0	1	0
37 Tro.ara.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	483	0
38 Ber.kaw.1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
39 Dap.ari.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
40 Sym.pen.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41 Sym.pen.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
42 Ela.mor.1	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	1	0
43 Ela.mor.2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44 Pin.arm.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45 Pin.arm.4	0	0	0	519	0	0	0	0	0	0	0	0
46 Pin.tai.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47 Plagiog.	50	50	50	31	67	22	0	0	0	0	25	29
48 Yushania	30	50	33	46	0	67	80	100	100	95	75	43
49 Miscant.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50 Moss	15	0	17	23	33	11	12	0	0	5	0	28
51 Rubus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52 Monacho.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53 Dryopt.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54 Histio.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55 Hydrang.	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
56 Hedera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57 Gaulth.	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
58 Vaccin.	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
59 Lycopod.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

File name:RBA3H

SP	ST	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1	Tsu.chi.1	2	8	1	0	0	0	0	70	949	0	0	917
2	Tsu.chi.2	0	0	415	148	0	196	0	671	0	0	0	0
3	Tsu.chi.3	0	0	253	206	28	804	0	0	0	863	1000	0
4	Tsu.chi.4	0	0	0	0	924	0	1000	0	0	0	0	0
5	Lit.mor.1	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
6	Lit.mor.2	291	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	Sym.ano.1	15	0	97	29	2	0	0	0	0	0	0	0
8	Sym.ano.2	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Hyd.chi.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	Sym.mod.1	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0
11	Sym.mod.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	Rho.rub.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	Rho.rub.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Rho.rub.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	Ill.phi.1	0	37	65	61	8	0	0	0	0	0	0	0
16	Ill.phi.2	330	0	28	221	22	0	0	0	0	0	0	0
17	Ill.phi.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	Neo.acu.1	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0
19	Neo.acu.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	Eur.gla.1	79	145	65	2	3	0	0	15	51	0	0	0
21	Eur.gla.2	269	488	0	122	0	0	0	0	0	13	0	0
22	Sch.tai.1	7	81	9	24	6	0	0	0	0	0	0	0
23	Sch.tai.2	0	160	0	72	0	0	0	0	0	0	0	0
24	Sch.tai.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	Pie.tai.1	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	Pie.tai.2	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	Ile.yun.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	Ile.yun.2	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	83
29	Vib.int.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	Rho.mor.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	Rho.mor.2	0	0	0	0	0	0	0	244	0	0	0	0
32	Rho.mor.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	124	0	0
33	Cha.for.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	Cha.for.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	Cha.for.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
36	Osm.het.1	7	0	0	7	2	0	0	0	0	0	0	0
37	Tro.ara.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38	Ber.kaw.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
39	Dap.ari.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	Sym.pen.1	0	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0	0
41	Sym.pen.2	0	0	0	54	0	0	0	0	0	0	0	0
42	Ela.mor.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	Ela.mor.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44	Pin.arm.1	0	81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	Pin.arm.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	Pin.tai.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	Plagiog.	0	0	19	100	70	0	0	0	0	0	0	0
48	Yushania	86	100	63	0	0	100	100	100	100	100	100	100
49	Miscant.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	Moss	0	0	18	0	24	0	0	0	0	0	0	0
51	Rubus	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	Monacho.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	Dryopt.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	Histio.	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	Hydrang.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
56	Hedera	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
57	Gaulth.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	Vaccin.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59	Lycopod.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

附錄六 降趨對應分析四軸之鐵杉林樣區序列分數表

DETRENDED CORRESPONDENCE ANALYSIS stand SCORE
Primary matrix file:RBA3H

ST AXIS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	+2.384	+0.224	+1.354	+4.213	+2.287	+0.000	+4.473	+1.938	+0.048	+4.443
2	+0.201	+1.177	+1.106	+1.222	+0.157	+1.428	+1.412	+0.568	+1.420	+1.412
3	+0.806	+1.800	+1.231	+1.308	+0.449	+1.675	+1.353	+1.101	+1.009	+1.369
4	+2.173	+2.168	+1.598	+1.983	+2.066	+2.477	+1.945	+1.962	+0.001	+1.939

ST AXIS	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	+2.382	+4.452	+4.452	+0.371	+4.423	+2.562	+2.354	+1.870	+2.301	+2.323
2	+0.241	+1.386	+1.387	+1.316	+1.375	+0.000	+0.847	+3.209	+0.182	+0.207
3	+0.813	+1.374	+1.348	+1.380	+1.350	+0.000	+1.092	+1.479	+0.485	+0.574
4	+2.103	+1.964	+1.956	+1.443	+1.963	+1.898	+2.085	+1.840	+2.141	+2.137

ST AXIS	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1	+1.338	+4.397	+2.757	+2.226	+1.910	+1.642	+1.693	+2.042	+4.320	+2.203
2	+1.322	+1.334	+0.571	+0.477	+0.845	+0.733	+0.905	+0.754	+1.341	+0.330
3	+1.243	+1.332	+1.449	+0.684	+3.433	+3.400	+1.196	+2.187	+1.358	+0.558
4	+1.830	+1.959	+1.593	+2.124	+1.687	+1.883	+1.945	+1.825	+1.958	+2.082

ST AXIS	31	32	33	34	35	36
1	+4.473	+1.050	+0.214	+2.336	+2.406	+0.178
2	+1.412	+1.209	+1.424	+0.481	+0.134	+1.529
3	+1.353	+1.048	+1.181	+0.525	+0.470	+1.101
4	+1.945	+2.052	+0.197	+2.110	+2.152	+0.000

附錄七 降趨對應分析四軸之擬種序列分數表

DETRENDED CORRESPONDENCE ANALYSIS species SCORE
Primary matrix file:RBA3H

SP AXIS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	-0.144	+1.170	+2.308	+4.582	+0.297	+1.747	+1.911	+1.831	+2.337	+2.546
2	+1.442	+1.099	-0.005	+1.402	+2.807	+0.576	+1.115	+0.795	-0.198	+0.197
3	+1.067	+0.864	+0.373	+1.344	+2.401	+4.367	+2.287	+0.446	+0.814	+1.186
4	-0.053	+1.842	+2.234	+2.006	+3.709	+1.668	+1.807	+1.878	+2.560	+2.169

SP AXIS	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	+3.486	+0.051	+0.121	+2.201	+1.114	+2.137	+4.157	+2.375	+2.337	+0.654
2	+0.204	+1.194	+1.077	-0.237	+1.039	+1.064	+0.709	+0.323	-0.198	+0.911
3	+0.541	+1.537	+2.096	+0.033	+2.371	+3.064	+1.343	+2.990	+0.814	+2.798
4	+2.292	+2.170	+2.748	+2.072	+1.917	+1.465	+2.434	+1.632	+2.560	+2.634

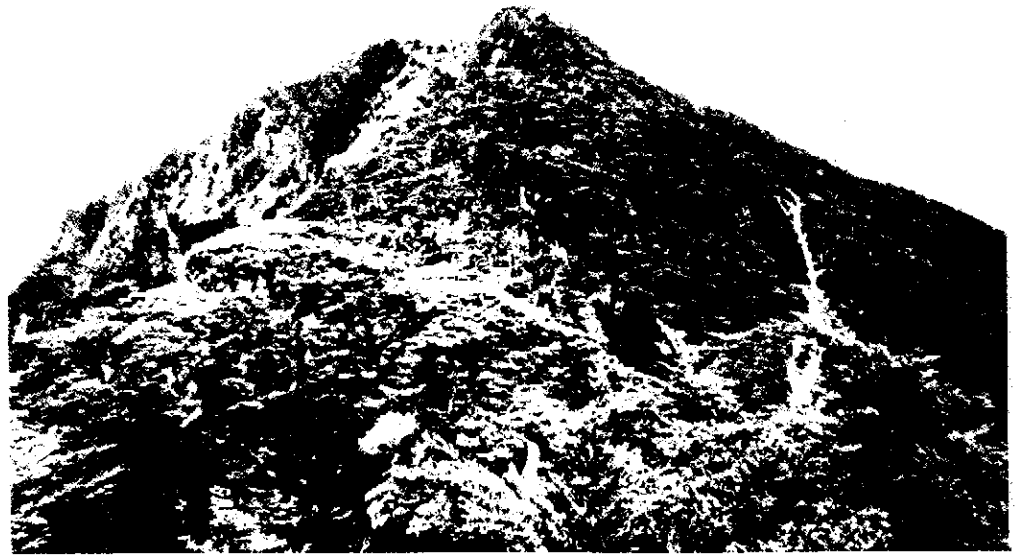
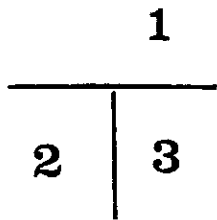
SP AXIS	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1	+1.780	+0.690	+1.896	+2.337	+0.179	+2.114	-0.131	+4.570	+2.553	+0.129
2	+0.579	+0.838	+0.483	-0.198	+1.110	+3.188	+2.503	+1.352	-0.432	+1.336
3	+3.785	+3.055	+3.932	+0.814	+1.525	+1.061	+1.062	+1.411	-0.771	+1.276
4	+1.740	+2.298	+1.842	+2.560	+2.441	+2.327	-1.018	+1.791	+1.788	+3.493

SP AXIS	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
1	+1.745	+4.041	+1.039	+1.039	+1.731	+3.116	+3.355	-0.192	+1.710	+1.904
2	+3.015	-0.023	+1.120	+1.120	+3.772	+2.116	+0.587	+1.400	+0.368	+0.399
3	+0.506	-0.356	+0.713	+0.713	+1.503	+2.790	+1.812	+2.300	+0.414	+3.298
4	+1.908	+2.081	+0.522	+0.522	+1.883	+1.928	+1.161	+4.029	+2.145	+1.368

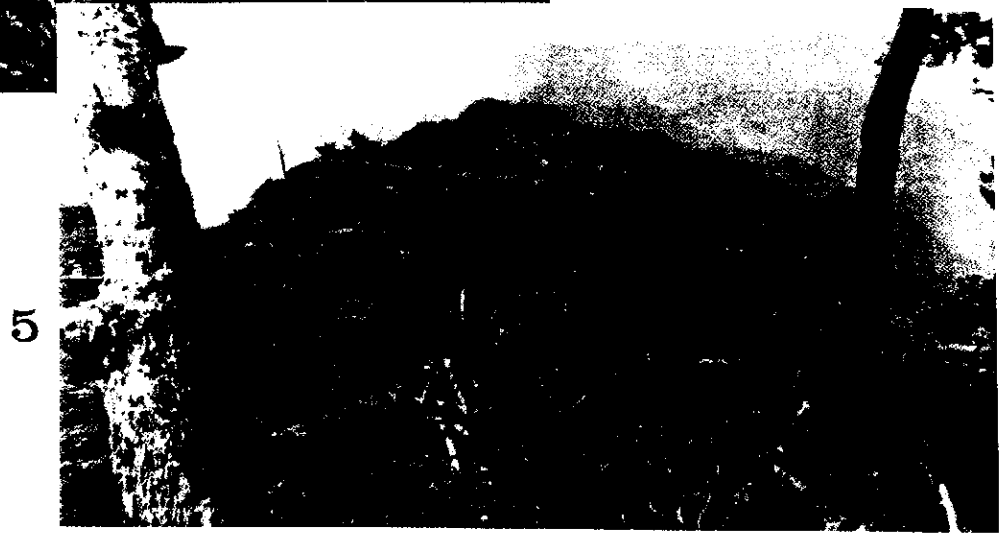
SP AXIS	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
1	+1.904	+3.824	+4.584	+1.304	+2.553	+0.029	+4.079	+3.384	+0.243	+1.911
2	+0.399	-0.026	+1.410	+0.553	-0.432	+1.165	+1.298	+1.515	+1.185	+1.185
3	+3.298	-0.419	+1.349	+4.573	-0.771	+2.175	+1.346	+1.446	+1.550	+0.387
4	+1.368	+1.669	+1.886	+1.923	+1.788	+2.765	+1.846	+1.335	+3.250	+0.510

SP AXIS	51	52	53	54	55	56	57	58	59
1	-0.120	+4.534	+1.734	+1.655	+4.594	+4.570	+2.170	+2.170	+0.029
2	+1.323	+1.235	+0.196	+0.508	+1.428	+1.352	-0.216	-0.216	+1.165
3	+2.603	+1.302	+1.875	+5.053	+1.334	+1.411	+0.080	+0.080	+2.175
4	+3.967	+2.435	+1.064	+1.689	+1.829	+1.791	+2.371	+2.371	+2.765

攝影解說



北大武山針闊葉樹自然保護區位於台灣南部屏東縣之東側，為中央山脈南段主脊西側之一小集水區，區內涵蓋台灣山區之三大森林帶。鐵杉分布於海拔2600公尺至3000公尺之山坡及山脊(1)，至北大武山主峰附近仍可見鐵杉之針葉林(2)，為典型之鐵杉純林(3)。



鐵杉林的分布由中央山脈主脊上(4)，向西延伸至支稜頂部附近，位於主要支稜(林班界)上2707公尺之山峰亦有鐵杉純林(5)，至海拔2500公尺以下，鐵杉林中混有其他針葉樹及大量闊葉樹(6)，為針葉林及闊葉林之過渡地帶。



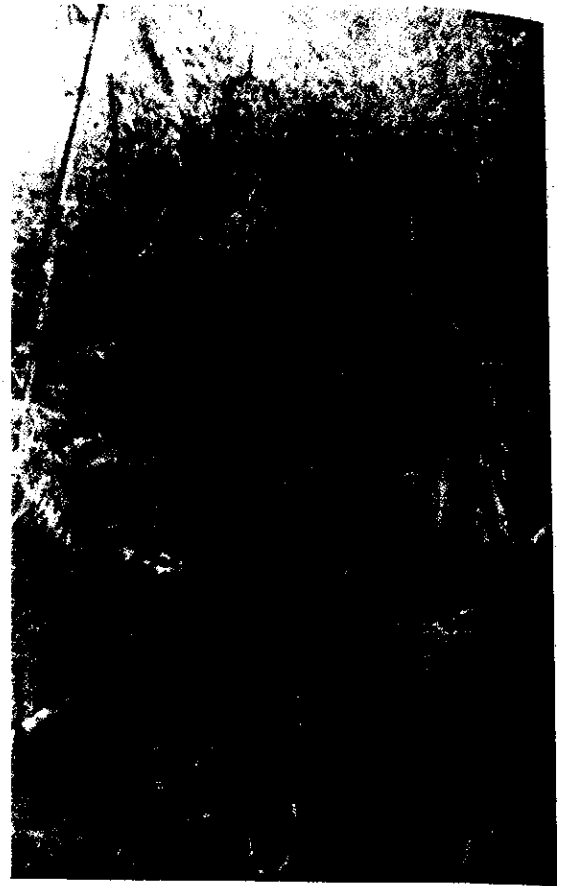
7

8

9



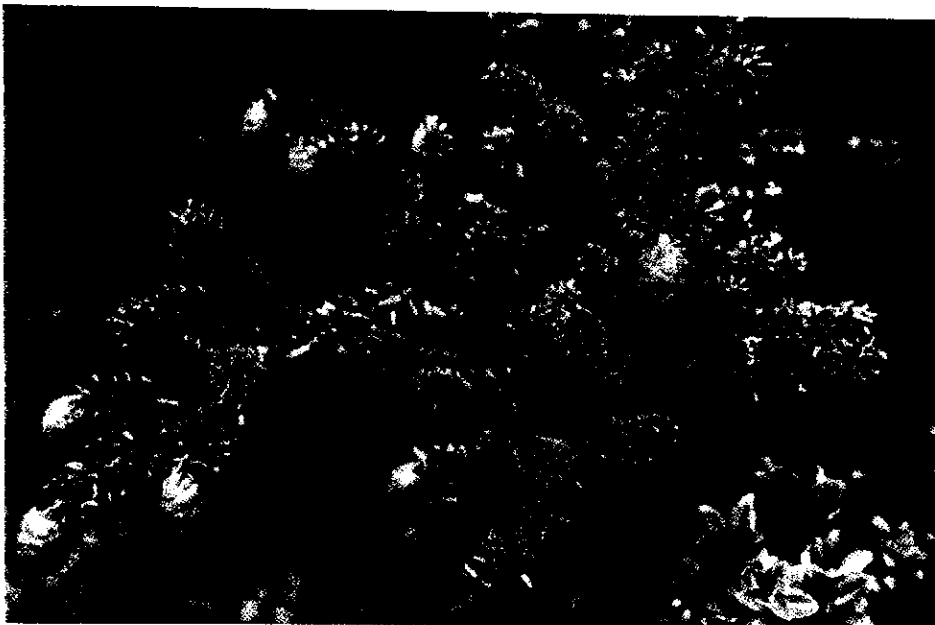
鐵杉林的組成樹種，大致可分為林冠層及下層兩群，林冠層以鐵杉佔絕大多數(7)，偶見有紅檜、華山松(8)及昆欄樹等零星分布，下層則為闊葉樹之小樹及灌木(9)，總計約20種，主要有杜鵑類、台灣馬醉木、厚葉柃木、白花八角及台灣鴨腳木等。



10	11
12	13



鐵杉林的地被植物極為單純，在山脊上以玉山箭竹為主(10)，高度在1公尺以下，山坡上則有台灣瘤足蕨與玉山箭竹混生(11)，各自形成小片群落，玉山箭竹高度在1~2公尺間(12)。闊葉樹灌如高山冬青(13)亦偶可見之。



14 | 16

15

鐵杉的直徑生長、林相構造及伴生闊葉樹組成等特性，在林分之間頗多變異，經設置樣區詳細調查(14)，得知林分組成及構造之變化，實由鐵杉之更新所導致。鐵杉之繁殖良好，種實供應充足(15)，更新幼苗亦屢有發現(16)，然局限於若干特定的微生育地。



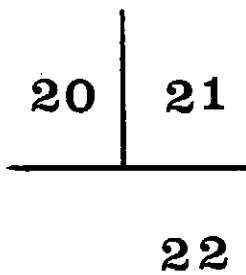
17

18

19



鐵杉更新苗大多出現在孔隙中，所謂孔隙乃森林冠層因樹木死亡而露出之疏開裂縫，亦即鬱閉林冠的開孔。本區山脊上常有小面積之火災干擾(17)，其孔隙下方光線充足，鐵杉幼苗大量發生(18)，而死亡的林木呈枯立狀(19)，即所謂白木林。



集水區上游的溪源處，亦常有小型的崩坍發生(20)，由於林木被移除，礦物土暴露，可構成種子發芽之苗床及孔隙。此外，冠層林木於老朽之際，又受暴風、火災及豪雨等自然力之干擾，造成倒木(21, 22)，在林冠層或地面均可形成孔隙，有利於鐵杉之更新。



23

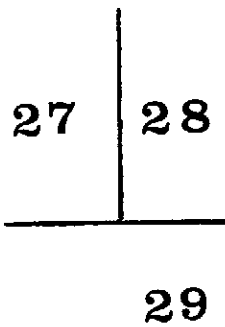
24

25

26



鐵杉老木死亡時，常有枯立(23,24)、幹折倒木(25)、及根拔倒木(26)等不同情況。枯立木之枝葉逐漸脫落，形成孔隙的時間較長，孔隙效應較不顯著，幹折及根拔迅速造成孔隙，林冠突然疏開，而根拔樹木之根系於上翻之際，移去地面植物，且帶動土壤之裸露。



鐵杉林之發育階段可分為孔隙期、建造期及成熟期。孔隙期乃孔隙中植物之再生階段，鐵杉幼苗及稚樹可逐漸將孔隙空間填滿(27)，此時林冠疏開，陽光充足(28)，幼苗生長快速，彼此尚未有激烈競爭，樹高迅速增加，樹形呈塔形(29)，乃自由生長階段。

30

31

32



孔隙期之鐵杉小樹，直徑多在 5 公分以下，新的幼苗產生可持續 20-30 年 (30)，然後最早出現之幼苗可發育成爲稚樹 (31)。鐵杉之耐陰性較低，更新苗只出現在孔隙中，稱爲孔隙種，比鐵杉不耐陰之陽性樹種如二葉松 (32)，孔隙中雖偶見幼苗，但無法長成大樹。

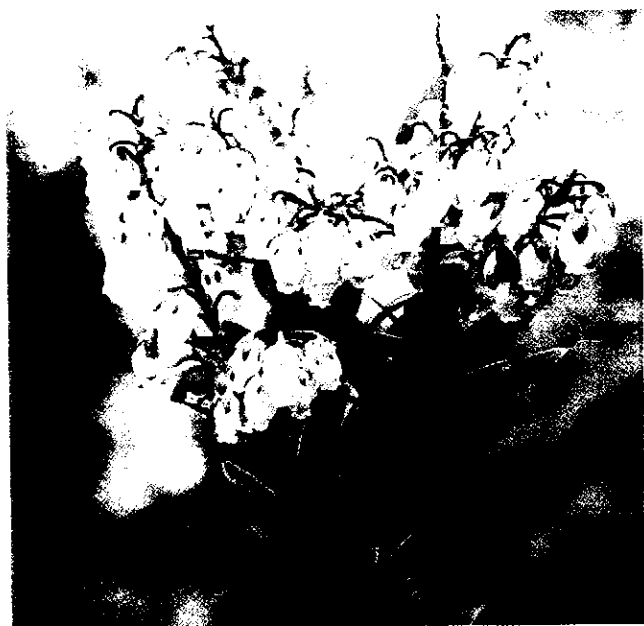


33

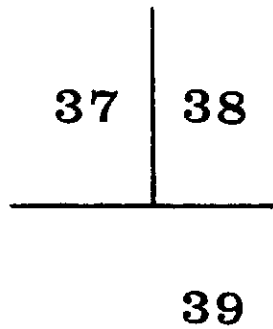
34

35

36



隨著鐵杉幼苗在孔隙中成長的還有若干闊葉樹，如紅毛杜鵑(33)、森氏杜鵑(34)及台灣馬醉木(35)等，有些耐陰性的闊葉樹，則於鐵杉林進入建造期才大量出現，如白花八角(36)之幼苗及稚樹大多在鐵杉林鬱閉後產生，台灣鴨腳木則在鐵杉成熟期中更新及生長最好。



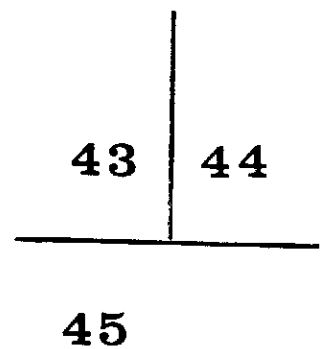
鐵杉林的孔隙約在40-50年後癒合，此時存活的稚樹可繼續生長，然小苗不再出現(37)，即已進入建造期。建造期的鐵杉常形成小面積的同齡林(38)，雖然因小苗枯死而密度降低，但成長林木間展開激烈的生存競爭及天然疏伐，林中可見到枯立木(39)。

40

41	42
----	----



建造期之鐵杉直徑在6-59公分間，競爭的結果大致反映在樹冠及直徑之差異，而高度之分化不大。此期鐵杉之樹冠常作橫向擴展，主幹亦多分叉(40)，優勢木之樹冠已填滿林冠之孔隙(41)，林下光線稀少，被壓木亦漸枯死，最後只有少數大樹留存而進入成熟期(42)。

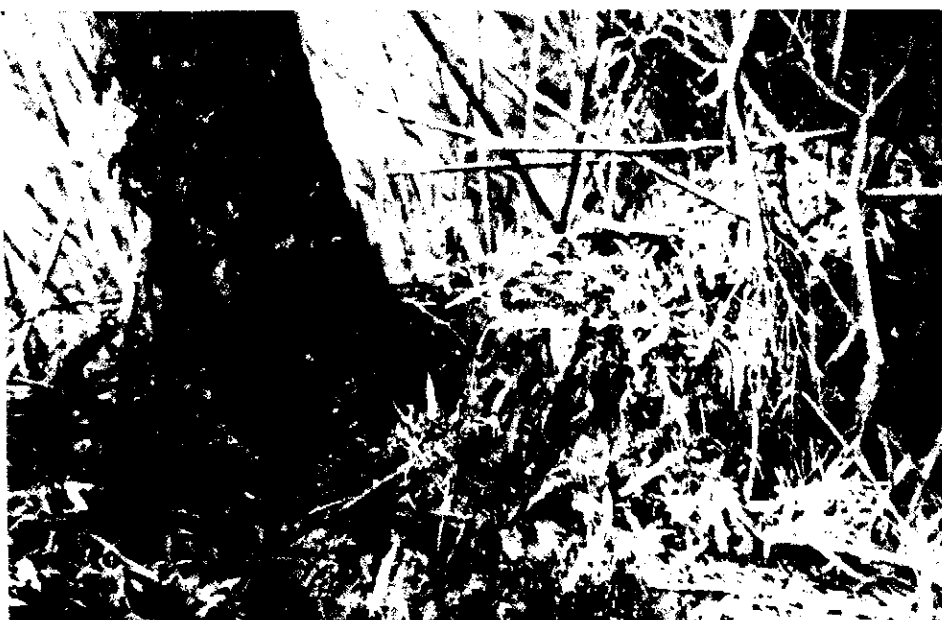


成熟期之鐵杉直徑大多在60-130公分間，到達林冠層之優勢木呈穩定而緩慢之生長(43)，林下之被壓木則相繼枯死或倒塌，存活的老木密度極低，距離也很大(44)，此時林冠層的高度常有分化，一般在20公尺左右，但少數優勢木則超過冠層，形成突出樹(45)。

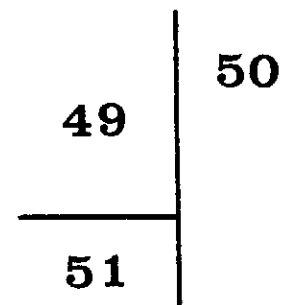
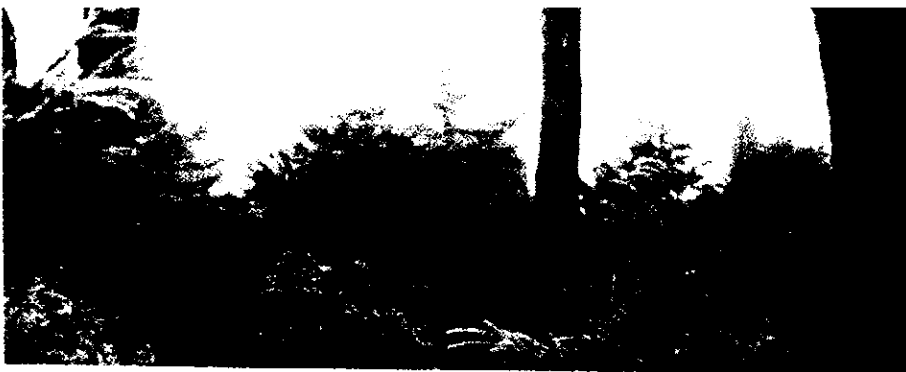


46 | 47

48



鐵杉林的突出樹，高度可達30-40公尺(46)，其側枝充分擴張，然葉子多集中在樹冠表面。成熟期的鐵杉林下常見有陰性之闊葉樹，如台灣鴨腳木(47)，然前期之杜鵑類，則已衰退。林下之早期倒木大多已腐朽分解，有時可供幼苗及小樹生長之苗床(48)。



整個鐵杉林的組成及構造，乃是由不同發育階段的林分，形成塊集，在空間上作鑲嵌配列(49)，並呈輪迴式的轉換，其驅動力為林間倒木創造出更新孔隙(50)，使幼苗得以再現而成長(51)，此種干擾機制隨時可見，而塊集動態的循環，使鐵杉林持續更新不衰。