

臺灣中部地區臺灣肖楠族群生態之探討

呂金誠⁽¹⁾ 吳宗穎⁽²⁾ 欧辰雄⁽¹⁾

【摘要】臺灣肖楠為臺灣特產之優良樹種，過去因大量伐採天然林致目前天然林存量已相當有限。為瞭解其母樹林之更新機制與生育地特性，以利於本土固有優良樹種基因之保存，本研究乃利用多樣區取樣法調查中部地區兩處臺灣肖楠生育地之植群組成與構造，以矩陣群團分析法、分布序列法分析植群的變異特性，並與環境因子做相關測試，以明瞭各植群型在環境梯度上之分化情形。

野外取樣調查總共設置33個20m×20m樣區，出現之植物種類共計396種，其中木本植物經矩陣群團分析後可分為九個植群型，分別為：(A)臺灣二葉松—紅毛杜鵑型、(B)臺灣肖楠—鹿皮斑木薑子型、(C)臺灣肖楠—江某型、(D)臺灣肖楠—倒卵葉山龍眼型、(E)瓊楠—九芎型、(F)臺灣肖楠—錐果櫟型、(G)臺灣肖楠—狹葉高山櫟型、(H)五掌楠—紅皮型及(I)白匏子—山黃麻型。

由分布序列分析結果顯示本區植群分化並不明顯，不同地區的臺灣肖楠生育地間之植群組成及環境梯度甚為類似，且臺灣肖楠1~10cm徑級苗木之聚落現象非常明顯，常出現於干擾度大、有機質含量較少之生育地。相較上，母樹生育地之干擾度低、有機質含量豐富。由直徑級分布圖顯示，臺灣肖楠之族群結構呈反J型，顯示更新持續力相當強，其更新機制類似鑲嵌體式的更新模式。在同一鑲嵌體中老齡木終將為闊葉樹林所取代，然其更新苗木卻可在其他生育地上繼續繁衍，若無嚴重的外力干擾應可成長以達成熟，因此推論，臺灣肖楠在天然分布上應仍能維持其自我更新。

【關鍵詞】臺灣肖楠、族群生態、多樣區取樣法、群團分析、分布序列、鑲嵌體。

Study on Population ecology of Taiwan incense-cedar in central Taiwan

King-Cherng Lu⁽¹⁾ Tzong-Yiing Wu⁽²⁾ Chern-Hsiung Ou⁽¹⁾

(1) 國立中興大學森林學系副教授、教授。

Associate professor, professor of Dept. of Forestry, NCHU, Taichung, Taiwan.

(2) 雪霸國家公園管理處技士。

Specialist of Shi-Pa National Park, Taichung, Taiwan.

[Abstract] *Calocedrus formosana* is a superior species of Taiwan endemic species. The excessive cutting of natural forest in the past has diminished its stock to a limited level. In order to understand the breeding habit and the mechanisms of regeneration of seed bearer, for the gene conservation of this native and original superior species, this research applies multiple plots sampling method to investigate two sites of *Calocedrus formosana* in central Taiwan. Matrix cluster analysis(MCA) and ordination method were used to analyze the variant characteristics of vegetation. In order to apprehend the differentiation of vegetation of every vegetation type in the environmental gradient, this research also makes correlation test with environmental factors.

Thirty-three 20m × 20m sampling plots were established. 396 species of vascular plants were found in sampling plots, and these plant communities can be divided into nine vegetation types after matrix cluster analysis as followed:

- (A) *Pinus taiwanensis-Rhododendron rubropilosum* type.
- (B) *Calocedrus formosana - Litsea orientalis* type.
- (C) *Calocedrus formosana - Schefflera octophylla* type.
- (D) *Calocedrus formosana - Helicia rengetiensis* type.
- (E) *Beilschmiedia erythrophloia - Lagerstroemia subcostata* type.
- (F) *Calocedrus formosana - Cyclobalanopsis longinrix* type.
- (G) *Calocedrus formosana - Cyclobalanopsis stenophylloides* type.
- (H) *Neolitsea konishii - Styphnolobium japonicum* type.
- (I) *Mallotus paniculatus-Trema orientalis* type.

The results of ordination show that the differentiation of vegetation is not obvious. Apparently, the vegetation composition and environmental gradient of different habitat of *Calocedrus formosana* in different areas are vary similar. There is a contagious distribution pattern in *Calocedrus formosana*, especially obvious for the saplings of 1-10 cm diameter classes. In other words, the seed trees contagion occurs are always located in the site less-disturbed and with plentiful organic matter, but the seedling regenerates and grows in the site highly-disturbed and poor of organic matter sterile.

The population structure has shown a reverse J-shape. This indicates that has a good regeneration of *Calocedrus formosana*. The mechanisms of regeneration is similar to the regeneration of mosaic. In other words, the mature

trees in the same mosaic will finally be replaced by the broad-leaved forests; nevertheless its seedling will continue to occur and grow on others sites. For this reason, if there is no serious external disturbance, then the seedlings will form a forest at the last. Therefore, *Calocedrus formosana* is still able to sustain its self regeneration in its natural distributing areas.

[Keyword] *Calocedrus formosana*, population ecology, multiple plot sampling method, matrix cluster analysis, ordination method, mosaic.

一、前　　言

臺灣肖楠(*Calocedrus formosana* (Florin) Florin)天然分布於臺灣北部及中部海拔300~1,900m之山地，每與闊葉樹混生，構成臺灣的暖帶林，為臺灣特產的優良針葉樹種及主要造林樹種之一，蓄積量相當豐富，屬針葉樹一級木。生長較紅檜快，極具造林價值：木材紋理緻密，材質優良，可比擬臺灣扁柏，以往在木材市場上頗受國人喜愛，光復初期對政府的財源功不可沒。然現今留存的原生母樹林在數量上已無法與早期同日而語，且其天然母樹林已處於逐漸衰老之階段，急待保護，因此有必要加強對臺灣肖楠母樹林及其生育地之研究，以期能深入瞭解臺灣肖楠母樹林之特性及其影響因子，進而加強保護、復育，甚至以人為干擾之方式促其下種更新，以保育本土固有優良樹種。

本研究乃就中部地區目前保存較完整的兩處臺灣肖楠母樹林生育地，調查其生育地及植群狀況，分析其植群變化、各樹種間的相關性、環境因子間的交互影響及樹種與環境因子間的相互關係，最後並推測其可能的演替路線。所得結果冀能供臺灣肖楠母樹林保育、復育及森林經營之參考。

二、前人研究

臺灣肖楠之分布多在北部及中部山地，海拔300~1,900m之闊葉樹林中，尤其溪谷懸崖最多，常呈散生狀態，或有時成塊狀純林，多與闊葉樹混交(章樂民 1962)。東部限於花蓮以北，自烏來轉至中央山脈東側之太平山、木瓜山、林山等地；西部則限於嘉義以北，由烏來至大溪八仙山，大安溪及大甲溪上游至巒大山而止於阿里山(柳櫓 1966)，以中部大安溪、大甲溪分布最多。

柳櫓等(1961)及章樂民(1962)皆認為本種多生於陰坡或溪谷兩岸懸岩處，好潤濕而耐瘠薄。劉業經等(1979)亦指出臺灣肖楠喜生於溪谷之間，至山頂即行絕跡，如大甲溪岸之臺灣肖楠，僅分布於北向山坡，山頂山背則無之。

林渭訪等(1959)研究臺灣肖楠幼苗之需光度時，認為其高生長以光度100%及80%為

優；徑生長以光度100%及81%較佳，枝生長適宜於光度100%及81%；葉部發育則以光度100~64%較好，但根系則以強光100%為最良。此顯示，臺灣肖楠之生長發育趨向於較好強光，而為偏陽性稍近中性之樹種。本種雖自然分布於海拔300~1,900m之間，但幼苗之生長及發育均以海拔750m為優。

柳梧(1963)將臺灣的森林依垂直氣候及樹種之不同分為闊葉樹林、針闊葉樹混交林及針葉樹林。針闊葉樹混交林分布於暖帶至溫帶中，在暖帶中之針葉樹以臺灣肖楠、紅檜、五葉松、油杉、穗花杉、粗榧等為主。從生態學之觀點來看，此種針闊葉樹混交林，為一過渡時期之植物社會，不過為期甚久，約為200~400年。

林渭訪等(1968)研究臺灣之森林植物指出，臺灣中部地區暖帶林(海拔700~1,700m)森林之主要組成分子為闊葉樹，因與低山丘陵地森林接壤之故，具有多數熱帶性樹種，此外尚有部份針葉樹類如臺灣肖楠、威氏帝杉、五葉松、馬尾松、威氏粗榧、二葉松、桃實百日青、另外偶有少數之紅檜、臺灣杉、香杉混生於闊葉樹林中，形成針闊葉樹混交林。本區中較為特殊的暖帶林，乃為大甲溪兩岸之松林及臺灣肖楠與帝杉及闊葉樹之混交林，及畢綠溪附近之栓皮櫟純林，此等植物群落皆為過渡性者，因受氣候以外其他因子之影響，如土壤、地勢及火災等因素，而致長期存留。依據植被演替理論，此等林地終亦將變為常綠闊葉樹林。

柳梧(1971)指出，在暖溫帶山地針葉樹林群系(海拔1,400~2,500m)中，海拔1,800m以上之陰坡或溪谷兩岸懸岩處殆為紅檜所佔據，其下則為臺灣肖楠生育地。但當坡度稍小之林地，土壤可供闊葉樹生長時，則在臺灣肖楠林下恆有發育優良之闊葉樹，如較低海拔之黃肉溪及較高海拔之南坑溪、大甲溪者皆復如是。唯因此地坡度較大，林地土層淺薄，故闊葉樹發育欠佳，然終亦將為闊葉樹所取代。故據此可知臺灣肖楠在本群系中亦為演替過程之一中途樹種，但因生育地瘠薄而使此一群落得以繼續繁衍，而為一土壤性之亞極群社會(edaphic subclimax)。

章樂民(1962)研究大甲溪臺灣肖楠群落，發現大甲溪臺灣肖楠之分布僅限於南岸北向山坡，南向則為松類、鵝耳櫻、臺灣赤楊等陽性植物，其分布界限極為明顯；山腹部份分布密度最大，生長亦最佳，直徑均在100cm以上；愈近大甲溪雖生長尚佳，但分布愈少，密度亦愈小；至於山頂接近稜線部份，非但分布密度小，且生長不良，僅有肥大生長而無高生長，故樹姿矮小彎曲。本種之天然更新發現於路旁、開墾地、裸露岩石等處，幼苗發生普遍且亦最多；鬱閉破壞之林內亦偶有發現，唯密林下則未發現幼苗。在急傾斜處土壤養分貧瘠、土層極淺之岩石間空隙處，幼苗多有枯死現象。就現有優勢種加以分析，本地區最早發生者為臺灣肖楠，伴生威氏帝杉，二者之直徑均以110~160cm佔最多數，林齡在千年以上，鐵杉直徑亦在100cm左右，其林齡稍小，故發生較臺灣肖楠稍遲。在臺灣肖楠尚未成林而達鬱閉狀態時，闊葉樹便已侵入。

有鑑於臺灣地區近四十年來林木資源的大量被砍伐利用，林務局遂於民國64年8月在全

省各林區中選定各樹種之精英木設置母樹林(selected stands for seed collection)，以保存具經濟價值之貴重固有樹種。其目的除保存基因資源外，亦期望生產足敷造林所需的優良種子。共計完成設置107個林地，31個樹種，計2,449.66ha，分屬於31個事業區內，總共保存母樹16,507株，其中所保存的臺灣肖楠母樹共有509株(林與楊 1992)。

目前林務局臺灣肖楠之主要採種地點為東勢林區管理處大甲事業區，自中橫公路青山至德基路段上下兩旁的母樹林產區(鍾永立 1992)。臺灣肖楠母樹林資料如表1所示。

表1. 臺灣肖楠母樹林保存概況

Table 1. The general situation of *Calocedrus formosana* seed bearer trees.

林管處	事業區	樹種	林分別	林班	株數	面積 (ha)	坡向	海拔高 (m)	坡度 (°)
大甲	大甲	肖楠		7	200	128			
埔里	埔里	肖楠	人工林	30	54	23.68	南	1,000-1,500	23-35
中興大學	惠蓀林場	肖楠	天然針、闊葉 混交林	4	173	44.78	東	1,000-1,500	36-45
玉山	阿里山	肖楠	天然針、闊葉 混交林	141			東北	1,000-1,500	6-22
竹東	大安溪 大 溪	扁柏 紅檜 肖楠 香杉 臺灣杉	天然針葉樹混 交林	55、56 138	147 123 21 596 16	221.25	西南	1,500-2,000	23-35

資料來源：林景風等(1986, 1889)。

自然保護區(nature reserve)係林務局為保護生態環境和稀有鄉土樹種及珍禽異獸，於65至69年五年森林經營管理計劃中，依各林管處所屬事業區之實況及需要，劃定適當原始林設立而成，共計17處，面積13,350.95ha。表2為含有臺灣肖楠之保護區資料。

表 2. 臺灣各自然保護區之臺灣肖楠保存概況

Table 2. The general situation of *Calocedrus formosana* in nature preservation area.

林區別	事業區	林班	面積(ha)	林相	設立目的
文山	烏來	43,55-58, 59-61, 63-64, 66-67	700	山毛櫟純 林天然針 葉樹林肖 楠混交林	保存紅檜、扁柏 、山毛櫟、肖楠 及熊類棲息繁殖 之用。
巒大	巒大	204,209	23.68	肖楠散生 林及針葉 樹林	1.自然生態之研究 2.保育禽獸 3.種子採集

資料來源：林景風等(1986)。

三、研究地區環境概述

(一) 大甲溪臺灣肖楠生育地

1. 地況

大甲溪源於中央山脈之次高山及南湖大山，由合歡溪、畢祿溪、南湖溪、耳無溪、七家灣溪、基即溪等支流匯合而成。這些支流均在太保久附近匯合，並向西南方向橫穿由走向為北30~60°東之地層及地質構造線；至小澤臺附近再匯合源發於雪山南麓之志樂溪，而形成大甲溪流域。本流域皆崇山峻嶺，海拔高達3,000m以上，流域面積約1,272ha，因刻蝕作用甚烈，近似垂直之斷崖頗多，尤以小澤臺(青山)為顯著，溪之兩岸近似垂直削壁懸崖狀至雄偉(章樂民 1962)。

臺灣肖楠母樹林分布於大甲溪南岸，因此本研究乃沿著中部橫貫公路43Km至55 Km，青山至光明橋上線兩側之臺灣肖楠母樹林進行取樣調查。研究區海拔介於900~1,640m之間，坡度介於30~50°間，隸屬東勢林區管理處八仙山事業區。

2. 地質

大甲溪流域之地質屬達見砂岩層，位於白冷層之下，主要分布在雪山山脈帶的中部大甲溪、西螺溪、北港溪、陳有蘭溪及玉山地塊一帶，由白色或淺灰色中粒至粗粒石英岩狀砂岩組成，呈厚層或塊狀，夾有薄層至厚層板岩或變質頁岩互層，頁岩有時略含炭質(何春蓀 1986)。

3. 氣候

根據青山發電廠測候站近十年來(1982~1991)之氣象記錄，年平均降水日為129天，年平均降水量為2,519mm。至於溫度、相對濕度、蒸發量等則均無記錄可查。

(二) 惠蓀林場臺灣肖楠保護區

1. 地況

位於惠蓀實驗林場第四林班，面積44.78ha，於民國73年劃定為保護區。惠蓀實驗林場在行政區劃分上屬南投縣仁愛鄉之新生村及發祥村，位於臺灣本島地理中心埔里鎮之東北鄰近，北緯 $24^{\circ} 2'$ 至 $24^{\circ} 6'$ ，東經 $120^{\circ} 59'$ 至 $121^{\circ} 9'$ 之間。地形狹長，東西水平距離約15Km，南北最寬處約7Km，介於北港溪與中央山脈合歡山西南支脈之先端山嶺間，主要山峰有北東眼山(2,108m)、南東眼山(1,879m)、守關山(2,310m)、守城大山(2,419m)、關刀山(2,015m)等，這些山峰形成林場之西南界，故林場為坐南面北之形勢。林場內有合水溪、椿谷溪、東峰溪及關刀溪等主要溪流，均向北流注入北港溪。研究區為一保留相當完整之臺灣肖楠天然林，坡向為東北向或東南向，坡度在 $35\sim45^{\circ}$ 間，海拔在890~1,450m之間。因屬中興大學之實驗林場，且保護區就在林道旁，撫育尚稱良好，母樹樹形亦甚優美。

2. 地質

地質系統概屬第三紀層砂岩與頁岩交互而成，岩盤多為粘板岩系所構成，故土壤多由粘板岩、頁岩及砂岩風化而成。

3. 氣候

根據惠蓀實驗林場第三林班海拔680m觀測站多年來之記錄結果，惠蓀實驗林場年均溫為 21°C ，平均氣溫最低為一月份之 10.1°C ，最高為七月份的 25.5°C ，年降雨量2,685.3mm，多集中於5~8月，平均相對濕度達83%。

四、研究項目及方法

(一) 生育地調查

1. 植群調查方法

於臺灣肖楠林分中設置 $20\text{m} \times 20\text{m}$ 之大樣區，每個大樣區再分成16個 $5\text{m} \times 5\text{m}$ 之小樣區，調查樣區中所有出現植物種類的株數，同時凡樹高大於1.3m、胸徑大於1cm者，歸為喬木層量測其胸徑，餘者歸為地被層量測其覆蓋度。

2. 環境因子調查

本研究測計所得之環境因子計有：

- 1) 海拔高：以氣壓高度計校對已知地形高度，直接測定之。
- 2) 坡度：以手提水準儀直接測出樣區之平均坡度。
- 3) 方位：以Whittaker(1960)所採用之十六方位，加以評定。然位於山側及溪谷者不計

方位，深谷而面臨溪水者其值為1；淺谷而無明顯溪水者其值為2；隱蔽之山坡下側給予3之值；其餘地形位置則依其方位，由東北至西南給予4~10之值，稱為水分梯度級(moisture gradient class)。

4) 太陽輻射：先以製圖方式，描繪出各樣區未被山脊遮蔽之面積，再利用Ushikata X-plan 360d型之求積儀直接測出其面積，換算全天光及直射光空域之百分率。

5) 土壤因子

- 土壤含石率：將土樣風乾後以2mm篩網過篩，計算石礫與原土重之百分比。
- pH值：採用水與土為1:1(重量比)之混合液，以pH meter測定之。
- 土壤有機質：以重鉻酸鉀氧化滴定。
- 土壤有效磷：依白雷氏第一法(Bray No.1 method)測定。
- 交換性陽離子：以中性醋酸銨溶提。鉀、鈉以燄燒法分析；鈣、鎂以原子析光儀測定。

6) 林分指數(干擾度)：計算公式如下(Saito & Tachibana 1969)：

$$\text{林分指數}(\%) = \frac{A}{A + B} \times 100$$

式中：A為陽性樹種重要值之總和，B為極盛相樹種(可天然更新者)重要值之和。

3. 環境因子間之相關性測驗

將所測得的各項環境因子進行直線相關檢測，以瞭解各項環境因子間之相關性。

(二)植群分析方法

植群生態學中的多變數分析一般可分直接梯度分析(direct gradient analysis)、分布序列(ordination)與分類(classification)等三大類。本研究採用分類法將植群予以歸群分型，並採用分布序列法以探討植群與環境梯度間之關係。

1. 植群型之分類

本研究採用矩陣群團分析法將植群予以歸類，步驟如下：

1) 計算各樹種在各樣區中之重要值

由調查樣區中所有出現植物種類之株數、胸徑(或覆蓋度)與頻度，將其換算成相對值，合計作為重要值。

2) 計算各樣區間之相似性(IS)

以各樣區中各植物種類之重要值來計算樣區間之相似性。相似性指數(index of similarity)的計算，係採用Motyka公式(Mueller-Dombois & Ellenberg 1974)：

$$I\ S \% = \frac{2M_w}{M_a + M_b} \times 100\%$$

式中：
 Ma為A樣區中所有植物種類重要值之和。
 Mb為B樣區中所有植物種類重要值之和。
 Mw為此兩樣區共同種最小重要值之和。

3) 群團分析

利用各樣區間之相似性指數進行群團分析，並畫成樹形圖，以探討各樣區間之關係。

本研究之群團分析係以呂金誠氏利用BASIC語言撰寫的CLUSTER.BAS程式進行。

2. 分布序列

本研究採用以下二種方法：

1) 極點分布序列(polar ordination, PO)，其步驟如下：

a. 計算各樣區之相異性係數(index of dissimilarity, ID)

$$ID\% = 100 - IS\% \quad (\text{Mueller-Dombois \& Ellenberg 1974})$$

b. 成立X軸

選擇相異性係數最大的兩個樣區作為第一軸(X軸)之終端林分。終端林分決定後，將其中一林分定為原點，另一林分之坐標即等於該二林分間之相異係數；至於其他各林分之位置，則在終端林分之間，其坐標利用畢氏定理導出：

$$X = \frac{L^2 + (dA)^2 - (dB)^2}{2L} \quad e = dA^2 \cdot x^2$$

A、B代表X軸上之兩個終端林分，A為原點，AB之距離L等於AB間之相異性係數，dA為所求林分P與A之相異性係數，dB為P與B之相異性係數，以A、B為圓心，dA及dB為半徑各畫一弧，交於P'點，由P'點作一AB之垂線，交AB線於P點(P'之投影)，其長度為e，則P與A之距離X為P林分之坐標。

c. 成立Y軸

Y軸之第一終端林分係選擇在X軸上適合度最差(即上式e值最大者)，且位於X軸中央部份50%內之樣區(Newsome & Dix 1968)；第二終端林分則選擇與第一終端林分相異性係數最大，且在X軸上距離第一終端林分在10%以內之樣區。

d. Z軸之成立

Z軸之第一終端林分，選擇在X及Y軸適合程度最差(以 $e_x^2 + e_y^2$ 表示之)之樣區，第二終端林分之選擇如Y軸。

資料處理係以呂金誠氏修改 Ludwing & Reynolds (1988)所發表之 PCA.BAS 程式進行分析。

2) 主成分分析(principal component analysis, PCA)

「主成分分析」或譯為「主分量分析」是由 Pearson 於1901年所創用，而由 Hotelling (1933)再加以發展的一種統計方法(林清山 1988)。Goodall(1954)首先將主成分分析應用

到生態數據上。其目的在將多變數之觀測數據加以簡化，而抽出若干個主要變異梯度，稱為主成分，故與生態學者所作之分布序列具有相同之目標。先計算變數間或樣品間之關係，而得到相關係數矩陣，接著以固有值分析法(eigenvalue analysis)，求出主要變異梯度，並可算出一固有值(eigenvalue)，代表該梯度所涵蓋的變異程度，樣本或變數在梯度上的位置則以固有向量表示，兩者可在一次分析中同時求出。就目的而言，此法頗合乎植群生態之要求，且由於主成分分析不提供權重、端點選擇等，因此常被採用。

3. 主要樹種之族群構造

在一樹木族群中，各種年齡或齡級與出現株數之分布關係，稱為族群構造(population structure)，通常以齡級與各齡級出現之密度，標示於坐標圖中，而以曲線表示其年齡分布，可稱為齡級分布圖。本研究乃以直徑級來表示年齡，故稱為直徑級分布圖。先從群團分析所分出的植群型中，選擇優勢樹種，將其直徑加以分級後，描繪出各樹種於各型中之直徑分布圖，以供演替模式推論之參考。

4. 植物社會種類歧異度之計算，各計算方法如下：

- 1) 種類豐富度： $R = S/N$ ，式中S為種數，N為個體數。
- 2) 新浦森氏歧異度指數： $D = 1 - \sum (n_i/N)^2$ ，式中 n_i 為N某種植物之介量；N為植物社會所有種類介量之總和。
- 3) 夏農氏歧異度指數： $H = -(n_i/N) \times \log(n_i/N)$
- 4) 均勻度指數： $e = H/\log S$ ，式中H為夏農氏歧異度指數，S為所出現的總種數。

5. 植物種類與環境因子間之相關性測驗

將各樣區樹種之原始資料換算成重要值後，直接與環境因子作測試，藉以探討各樹種與環境因子間之相關性，以瞭解影響樹種分布之環境因子及樹種對生育地之適應性。本項分析採用SPSS套裝軟體進行。

五、結果與討論

(一)、植物資源

本研究於中部橫貫公路上線43~55Km(光明橋)，海拔900~1,640m間之臺灣肖楠生育地中，設置22個樣區(1~22樣區)；於中興大學惠蓀實驗林場第四林班臺灣肖楠保護區中，海拔890~1,360m間設置11個樣區(23~33樣區)，共33個樣區。出現之植物種類合計396種，其中胸高直徑大於1cm以上之木本植物，計有161種。

經現場調查發現，臺灣肖楠之母樹大部份均已達老熟階段，部份甚至已呈腐朽狀態。母樹林下未發現苗木，而發生於人為干擾或外力干擾較嚴重之孔隙(Gap)中(如崩塌地、早期道路施工之崩壞地、河床邊及林緣等)。此等生育地日照充足，適合陽性樹種的生長，故臺灣肖楠幼苗發生之樣區，常伴生五節芒、白匏子、臺灣二葉松、呂宋莢迷、薯豆等種類；且此等立地之土層常極淺薄，植物根系伸展困難，因此現場調查常發現臺灣肖楠之倒木；另外，

在惠蓀實驗林場之臺灣肖楠保護區中，發現有多數臺灣肖楠呈群狀立枯狀態，胸徑大約在20~50cm之間，據推測可能為病蟲害致死。

(二)、環境因子

本研究所測得之環境因子計有海拔高、方位、坡度、太陽輻射、林分指數及土壤因子等。其中太陽輻射經分析後得到直射光及全天光空域二項資料；土壤因子方面則分為上下二層，包括土壤反應、土壤含石率、土壤有機質、有效磷及交換性陽離子鉀(K^+)、鈉(Na^+)、鈣(Ca^{2+})、鎂(Mg^{2+})，計測得22項環境因子，為了簡化計算乃將A、B層土壤因子予以合併，故實際參與測驗之環境因子計有14項。

1. 海拔高

海拔高為一間接影響因子，可作為局部氣溫之評估值，本研究區之海拔高度介於890~1,640m之間，根據柳梧(1968)之分類，屬於暖溫帶雨林群系(warm-temperate rain forest formation)。

2. 坡度

生育地之坡度控制了太陽之入射角，而影響太陽之輻射強度及局部氣候。研究區之坡度概介於35~45°間，平均坡度為37.9°，較小者如樣區3、4，坡度僅6~15°，最大者為樣區1達54°。

3. 方位

方位常導致溫度、日照、濕度與土壤水分之差異，故欲探討其與植物間之關係，宜在此等直接影響因子上，將角度轉化為效應之相對值即水分指數。研究區之方位經調查多屬東北向及東南向，少數為西北或偏西南向，研究區中臺灣肖楠所處之生育地偏向土壤較潤濕之處。

4. 太陽輻射

於樣區中視樣區附近山脊所在處測得其方位角，經製圖後利用求積儀測取面積，並求出直射光及全天光空域之值。分析之結果，直射光空域的範圍在23.6~61.1%之間，全天光空域則介於27.9~58.5%之間。

5. 土壤含石率

在研究陡峭山區之植群生態時，土中石礫或岩塊之比例常為決定植物社會組成之重要因素，由於這些地區可供植物生長之基質可能大部份或完全由岩石、碎石或小型石礫組成，所出現之植群亦必具有適應此等生育地之特殊生態習性，故土壤中之含石量不僅代表土壤之發育程度，且可解釋植物之生長及分布現象(蘇鴻傑 1987)。本研究區土壤含石率均相當高，平均介於60~70%之間，且下層有偏高之趨勢。

6. 土壤pH值

土壤的酸性、中性及鹼性等性質，常稱為土壤反應(soil reaction)，此種性質常以pH值表示之，土壤的pH值影響土壤的化學性質及部份礦物元素的有效性，並進而影響土壤生

物的活動，因此pH值對植物的生長具有很大的關係(易希道等 1972)。研究區之pH值介於3.7~5.88之間，偏向酸性，且一般B層較A層為高。依據美國農業部1957年農業年鑑，對土壤pH值與其酸鹼性強弱等級所作的分級，本研究區之土壤介於中酸性至極酸性間。

一般植物發育最適合的pH值為6至7，且植物種類間無多大差別。通常，針葉樹的落葉比闊葉樹者鹽基含量為少，較易形成腐植質酸，所以針葉樹林下土壤反應常為酸性(張仲民1988)；土壤中之鹽基物質常隨雨水而洗失，因此同樣母質產生的土壤，其pH值常隨雨量之增高而降低。森林植物生育地之pH值常較低，此乃因森林植物殘體中含鹽基成分較低，易產生酸性腐植質助長土壤之洗滌。除外，土壤發育程度愈高，亦因長久受雨水之洗滌而呈酸性。

7. 土壤有機質

土壤有機質為微生物之營養來源，經過分解後可直接或間接成為植物之養分，且可改善土壤結構。土壤含有機質愈多，其性質亦愈優，故有機質含量之多寡可做為土壤生產力之參考(張峻德 1988)。根據分析結果顯示，臺灣肖楠苗木更新之樣區，有機質含量有偏低之現象，如樣區3、6~8、10、11、17、32、33等皆有此現象，應與出現在干擾初期之生育地有關。

8. 土壤營養元素

Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 、 Na^+ 等四種陽離子，為土壤膠體所吸附最常見的陽離子，這些陽離子可與土壤溶液中其他溶解性陽離子起交換作用，即吸附性陽離子變為溶解性陽離子，溶解性陽離子則成為吸附性陽離子，此種作用稱為陽離子交換作用(cation exchange)。由於吸附陽離子皆為可交換性的，因此，吸附性陽離子又稱為交換性陽離子。

鉀、鈣、鎂、磷為植物生長所需十六種元素之一，稱為必要元素或營養元素。鈉在某些情況下對某些植物的生長有益，非為必要之元素。這些元素通常其能為植物體所吸收的狀態為 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 H_2PO_4^- 、 HPO_4^{2-} 、 PO_4^{3-} (郭魁士 1978)等。分析結果如表3所示。

表3. 臺灣肖楠各樣區環境因子一覽表

Table 3. The environmental factors of 33 *Calocedrus formosana* sample plots.

樣區	海拔 (m)	水分 指數	坡度 (°)	直射 光(%)	全天 光(%)	林分指 數(%)	交換性 鉀(ppm)	交換性 鈉(ppm)	交換性 鈣(ppm)	交換性 鎂(ppm)	有效性 磷(ppm)	有機質 (%)	含石率 (%)	pH值
1	1030	5	54.0	40.8	45.1	33.85	162.71	246.51	322.02	195.36	5.88	12.55	60.20	4.99
2	950	9	40.0	53.9	45.3	54.50	175.59	337.21	59.30	89.27	8.84	26.55	57.15	4.21
3	905	3	6.0	47.4	38.0	48.85	76.09	148.84	82.36	67.93	7.67	6.32	9.25	4.95
4	900	3	15.0	47.5	38.5	53.75	139.30	229.65	200.96	106.09	7.38	9.71	30.55	4.81
5	1330	8	41.0	52.1	45.0	30.55	66.14	122.68	757.70	142.32	8.94	7.22	54.45	5.44
6	1320	8	40.0	48.3	44.7	28.85	38.05	75.00	116.13	67.28	5.30	3.03	51.25	4.83
7	1375	8	45.0	49.2	42.0	38.65	53.26	103.49	21.42	37.52	4.37	7.37	59.45	4.97
8	1370	8	40.0	61.1	54.3	52.25	74.34	136.05	101.30	64.69	9.23	4.83	53.00	4.99
9	1300	4	46.0	44.9	51.2	25.15	110.62	199.42	93.89	54.34	3.98	15.51	69.65	4.65
10	1310	5	45.0	35.2	46.3	32.70	81.36	176.74	172.13	47.87	5.83	4.99	62.90	5.08
11	1400	4	45.0	49.1	51.8	29.00	86.04	159.30	73.30	56.28	5.30	7.64	71.15	4.95
12	1490	5	32.5	5.0	46.3	27.50	66.72	128.49	65.07	47.87	2.82	7.96	49.05	4.86
13	1390	4	38.0	38.5	44.6	22.65	78.43	153.49	436.50	122.26	5.44	13.28	59.70	5.10
14	1370	4	34.0	40.6	45.2	20.55	228.85	593.03	401.91	181.78	5.00	27.14	71.50	3.97
15	1360	5	40.0	50.7	49.3	23.35	148.67	309.89	815.35	199.89	4.23	15.00	68.90	5.69
16	1350	5	37.0	43.3	45.7	20.70	101.26	197.10	461.21	104.80	2.48	11.78	65.90	5.12
17	1350	6	40.0	23.6	27.9	31.10	90.72	177.33	658.87	137.79	5.25	6.79	53.50	5.66
18	1460	7	46.0	39.6	38.1	21.60	160.37	354.65	356.62	111.26	2.87	12.82	47.85	4.98
19	1480	4	40.0	39.2	46.5	24.95	119.99	202.91	148.25	73.75	1.70	17.18	66.25	4.42
20	1640	4	43.0	47.0	49.6	13.00	103.01	190.12	34.59	54.34	2.97	14.85	58.25	4.63
21	1450	4	32.0	36.7	38.4	13.60	69.65	135.47	47.77	43.99	2.19	9.31	55.50	4.44
22	1450	2	36.0	33.3	38.7	11.05	134.62	238.37	601.22	163.67	6.17	5.79	73.55	5.94
23	1240	4	35.0	35.7	46.4	18.70	110.62	194.19	69.18	78.92	8.99	16.26	62.55	3.83
24	1300	4	33.0	27.8	41.1	20.15	138.13	238.37	82.36	72.45	9.71	19.27	57.60	4.00
25	1340	5	38.0	29.9	44.3	27.80	139.30	269.77	60.12	102.86	9.81	22.59	79.65	3.82
26	1350	5	35.5	5.0	53.6	20.25	163.89	343.02	32.95	78.92	11.71	26.79	68.10	3.52
27	1320	4	35.0	55.3	58.5	33.30	83.70	166.28	46.95	69.22	4.32	10.31	59.90	4.21
28	1360	4	35.0	46.6	49.9	29.20	114.14	209.30	48.59	60.16	3.98	16.01	63.55	4.13
29	930	8	42.0	48.2	37.0	46.90	47.41	108.72	47.77	51.11	6.70	5.89	62.10	4.59
30	920	8	40.0	47.0	37.5	57.00	71.41	142.44	338.49	95.09	4.23	6.74	68.65	4.93
31	915	8	38.0	41.0	36.2	45.10	77.26	166.28	157.31	80.22	5.49	10.11	63.25	4.67
32	890	2	44.0	30.5	37.4	38.30	59.12	117.44	56.83	40.76	8.65	4.14	63.35	4.50
33	890	2	40.0	31.5	36.5	61.05	66.14	121.51	126.01	58.87	5.35	3.02	63.75	5.11

9. 林分指數

各種林木對生育地環境因子之耐性，乃為長期生態適應分化的結果，而為其重要特徵。當生育地情況突然改變時所引起的生理干擾，常擾亂整個生態系的生物平衡，因此有必要檢測其干擾程度。在環境因子之測計中，所謂干擾程度係根據林分中陽性樹木(intolerant trees)之重要值而定，又稱林分指數(stand index)。經分析結果顯示，林分指數介於11~61%之間，但是分析結果與現場之情形頗有出入，其可能的原因為：(1)陽性樹種認定的標準；(2)因本研究乃以喬木層為主，而未加入地被層計算，故有些樣區純為五節芒等優勢之樣區，則無法充分顯現其干擾程度。

(三)、環境因子間之相關性

各項環境因子經相關分析後，結果如表4所示。

表 4. 臺灣肖楠生育樣區環境因子間之相關係數表

Table 4. The correlation coefficients of environmental factors of *Calocedrus formosana* sample plots.

	ALT	WI	SLOP	DLS	MLS	DIS	K	NA	CA	MG	P	ORG	STO	PH
ALT	1.0000													
WI	-.0728	1.0000												
SLOP	.2264	.3271	1.0000											
DLS	-.1517	.3261	.0492	1.0000										
MLS	.4437*	-.0348	.1661	.2130	1.0000									
DIS	-.7989**	.3149	-.1605	.3270	-.2622	1.0000								
K	.1107	-.1681	.0233	-.1243	.1763	-.2901	1.0000							
NA	.1563	-.0999	-.0308	-.1225	.1472	-.2883	.9472**	1.0000						
CA	-.1500	.0665	.1100	.0734	-.2337	-.2073	.2080	.2277	1.0000					
MG	.0519	-.0110	.0766	.0535	-.0953	-.2115	.5987**	.5649**	.8199**	1.0000				
P	.3555	.0708	-.1793	-.1420	.0333	.2334	.1522	.0999	-.1275	.0347	1.0000			
ORG	-.2079	-.0240	-.0186	-.1861	.3473	-.3395	.8090**	.7838**	-.0856	.2644	-.2220	1.0000		
STO	.2736	-.0008	.6765**	-.1359	.2632	-.3318	.2065	.2296	-.1062	.1534	-.0623	.3097	1.0000	
PH	.0352	.0639	.1296	.2092	-.3329	.0975	-.3136	-.3255	.6803**	.3562	-.3297	-.6632**	-.1614	1.0000

* 表達1顯著水準；** 表達0.1%顯著水準。

1. 地形因子

本研究所調查的地形因子，除坡度、含石率、海拔高及全天光空域與干擾度之間呈相關外，其他各因子間不具顯著相關。隨著海拔的升高，樣區所受之遮蔽必逐漸減少，輻射量增加，全天光空域因而呈遞增現象，故二者呈現正相關。本研究區中低海拔地區，因人為活動較頻繁或崩塌較盛之故，干擾程度較嚴重；至較高海拔的山區因人跡罕至，干擾程度相對降低，即海拔與干擾度兩者之間呈負相關。在坡度較大之處常易造成崩塌，使岩石裸露、土壤含石率增加，故坡度與含石率之間呈顯著正相關；由於研究區均位於較陡峭的山區，土壤中石礫或岩塊之比例常為決定本區植物社會組成之重要因子，因此測驗結果具有生態意義。

2. 土壤因子

土壤中植物養分之有效性與土壤pH值有密切關係，pH值在5.5以下之土壤中，鈣與鎂因洗失較多，存量常低，研究區之pH值均在6.00以下，經相關測驗結果顯示鈣的含量與pH值呈顯著正相關，頗符合此論點。而土壤有機質則與pH值呈負相關，即當土壤中有機質含量增高時pH值有降低之趨勢，此乃由於研究區涵蓋了發育較完整的森林土壤(臺灣肖楠母樹林生育地)，土壤中有機質含量較高，且因森林覆蓋較完全及林地土壤受長期雨水的洗滌所致，酸度亦較高；而崩塌的礫石地或干擾嚴重之地(臺灣肖楠更新地)，其土層甚為淺薄，有機質含量偏低，且因土壤發育時間較短，pH值偏高。

另外，交換性陽離子彼此間亦具有顯著之相關性，如當水含量增加時，土壤溶液中的鉀含量常隨著鈣與鎂而增加，而研究區之雨量甚豐，故鉀與鎂間呈現正相關。

(四) 植群分析

研究植物社會之組成、構造及其與環境因子之關係，即所謂植群分析(vegetation analysis)，為植群生態學之基本工作。植群生態研究之終極目的，乃在尋求控制植群變化的環境因子，進而使研究結果可以解釋植物分布及生態幅度。本研究共使用矩陣群團分析、極點分布序列及主成分分析等三種方法，結果如下：

1. 矩陣群團分析

經由矩陣群團分析計算出各樣區間之相關係數，並繪出樹狀圖，如圖1所示，縱軸為相似性指數，橫軸為樣區號碼。樹狀圖只顯示樣區或樣區群在不同相似性指數之聯結，並未指出具有生態意義之分類，故須主觀設下分類之相似性臨界值，才能將樣區分群。由於本研究之各樣區植群相似性值極相近，故較難以分群。當臨界值設在42.5%時，可分成A、B、C、D、E、F、G、H、I等九型，其中D~I等六個植群型為獨立樣區，可能為特殊或偶然出現之植物組成，而非本區之代表性植群。植群型之命名原則，如本型中之優勢種同時也是特徵種時，則以之命名；否則以優勢種及特徵種聯合命名；又若特徵種之重要值極小時，則以優勢種及次優勢種聯合命名。

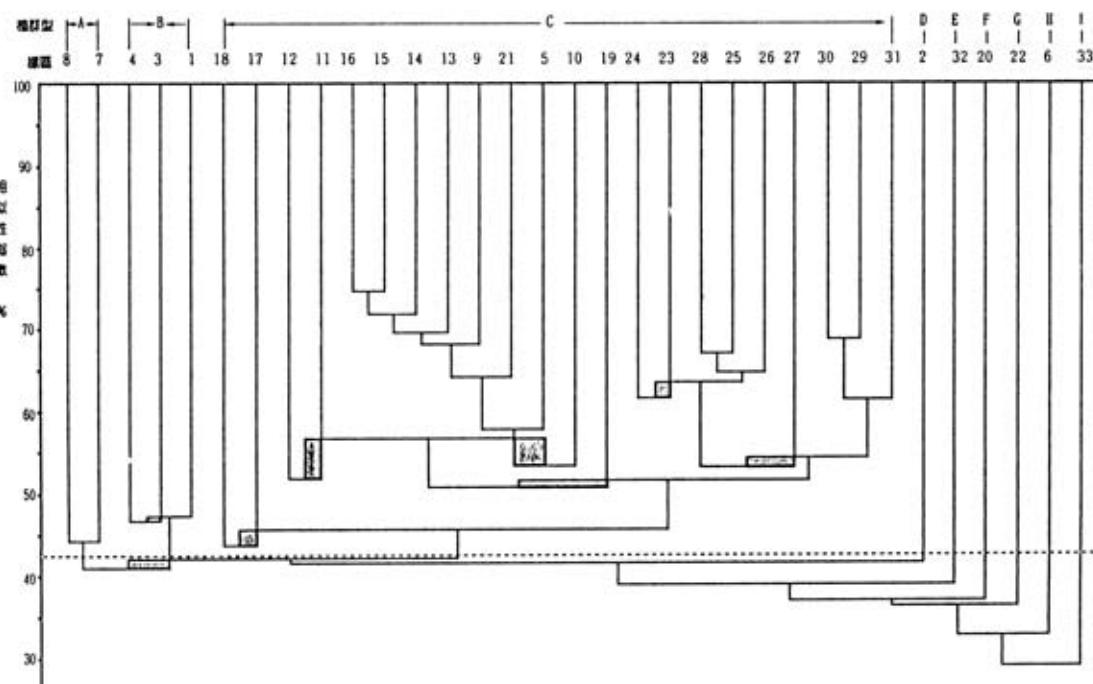


圖1. 臺灣肖楠植群各樣區之群團分析樹狀圖

Fig 1. Dendrogram derived from MCA of 33 *Calocedrus formosana* sample plots.

根據分析結果，分別討論各植群型之組成及族群結構，若分布頻度呈反J型，即表示此植物具有大量的苗木及小樹，將來可以更新而取代老樹，故處穩定的狀況；反之，若一植物族群其齡級分布頻度呈J型或鐘型，皆表示此植物幼樹較少，一旦老樹死亡則無法更新，而將逐漸衰退而消失(蘇鴻傑 1991)。此圖可表示族群動態(population dynamics)，預測該族群過去與未來之消長情形，亦可指示其天然更新之狀態。

A、臺灣二葉松－紅毛杜鵑型(*Pinus taiwanensis*－*Rhododendron rubropilosum* type)：

本型包括第7、8樣區，分布於中橫沿線海拔1,370m之西北向坡面，為道路施工後之崩壞地，有機質含量顯著偏低，為臺灣肖楠苗木之生育地，多與臺灣二葉松、五節芒等混生。上層之主要樹種有臺灣二葉松、威氏帝杉、臺灣黃杞；其下有西施花、翼子赤楊葉、大頭茶、臺灣楊桐、臺灣肖楠、紅毛杜鵑、呂宋莢蒾等；地被則以五節芒佔主要優勢，覆蓋度達50%以上，其次為芒萁，顯見本型為演替前期之植群型。

在主要樹種之直徑分布圖上，臺灣二葉松已無胸徑在20cm以下之稚樹，恐將為其下層樹種所取代；薯豆為近鐘型分布，更新亦逐漸減弱；其餘大部份樹種如臺灣楊桐、西施花、臺灣肖楠、大頭茶、臺灣黃杞及呂宋莢蒾等之直徑分布則均呈反J型，顯示更新能力甚強，有逐漸取代上層林木之趨勢。由於少有陰性樹種之出現，因此可推測這些陽性樹種仍將佔據此生育地一段相當長之時期。

B、臺灣肖楠－鹿皮斑木薑子型(*Calocedrus formosana*－*Litsea orientalis* type)：

本型包括第1、3、4樣區，位於中橫沿線海拔900～1,030m間之坡面，其中第3樣區為臺灣肖楠之更新地，苗木胸徑已達10～40cm，土壤有機質含量偏低。主要優勢樹種有臺灣肖楠、青剛櫟、大頭茶及臺灣櫟，其次為圓果青剛櫟、鹿皮斑木薑子、臺灣二葉松、異葉木犀、山枇杷、細葉饅頭果及威氏帝杉等；下層以華八仙、樹杞、銳葉柃木及鐵雨傘為主；地被層則以蕨類植物佔最大優勢。

本植群型大致上仍以陽性樹種為主要組成份子，部份樹種如川上氏鵝耳櫟、臺灣櫟、山枇杷及青剛櫟等，在直徑分布圖上均有斷層出現，顯示在過去的演替過程中曾受過多次干擾。由於外力的連續干擾，陸續地在林分中造成孔隙現象，改變局部的環境使光度增加、競爭解除，致有利於陽性樹種之生長，因此本型中陽性樹種如鹿皮斑木薑子、大頭茶等之直徑分布圖呈現明顯的鐘型分布，圖上的連續高峰點即可能為干擾時期陽性樹種大量下種之結果。由此觀之，本型應仍處於演替序列之前期階段，且若干擾仍持續不斷的發生，則原有樹種亦將繼續維持下去，臺灣肖楠或將可得到較佳的更新地位。

C、臺灣肖楠－江某型(*Calocedrus formosana*－*Schefflera octophylla* type)：

本型分布於海拔915～1,640m間之東北或東南向坡面，平均坡度為38.5°，土壤含石率

(A、B層平均)介於49~79%之間，由22個樣區所組成，涵蓋中橫沿線臺灣肖楠生育地的第5、9~16、19、21等11樣區，與惠蓀林場臺灣肖楠保護區的第23~31等九個樣區，此兩大群在相似性指數為50.8%下聯結，並與中橫沿線的另外兩個樣區17及18樣區聯結於45.1%的相似性指數下，顯示不同臺灣肖楠生育地的植群組成大致相似。

上層木以臺灣肖楠為主要優勢種類，其次為五掌楠、江某、狗骨仔、白匏子、臺灣黃杞、紅皮、薯豆、菱果石櫟及木荷等；下層以九節木、鐵雨傘、鯽魚膽及華八仙為主；地被層則以蕨類植物及冷清草、三葉爬崖藤等佔最大優勢，其次為沿階草、五節芒、蜘蛛抱蛋等。

綜觀本型主要樹種之直徑分布圖(圖2)，大部份樹種皆呈反J型，更新狀況甚佳。耐陰性樹種如江某、狗骨仔、香桂、狹葉高山櫟、五掌楠、臺灣山香圓、五指山冬青、烏心石等曲線斜率大，顯示更新持續力甚強；陽性樹種如細葉饅頭果、白匏子、圓果青剛櫟、薯豆、大頭茶及山枇杷等更新亦佳。從木荷、菱果石櫟、白匏子、五指山冬青、大頭茶及山紅柿等之直徑分布圖出現斷層現象來看，本型應曾受過相當程度之干擾，於干擾處環境發生變動，如光度增加、競爭解除等，致有利於陽性樹種幼苗之更新。探討其原因，可發現本型之多數樣區乃屬易崩塌地、前期道路施工造成之崩壞地，及中橫沿線之臺灣肖楠母樹常因採種致伐去母樹周圍之樹種，亦形成大量的孔隙地；另外，本區中常見有臺灣肖楠之倒木及可能因病害立枯而形成之冠層孔隙，此等原因均為促使陽性樹種大量下種更新之導源。而臺灣二葉松呈鐘型分布，更新有消退之趨勢。

臺灣肖楠在本型之更新狀況相當良好，胸高直徑在10cm以下者高達227株，且常成群狀更新、生長良好，若無外力干擾應可成林。本型中之第13~16樣區為鳳凰山茶生育地，鳳凰山茶為臺灣之固有樹種，極具栽培價值，殊堪保護。

D、臺灣肖楠—倒卵葉山龍眼型(*Calocedrus formosana*—*Helicia rengetiensis* type)：

代表本型者為樣區2，分布於海拔950m之礫石地，西北向坡面，地被非常單純，以蕨類植物及藤蔓植物較常見；上層林木以臺灣肖楠及倒卵葉山龍眼為優勢，倒卵葉山龍眼為本型之特有種；其下則以小葉赤楠、薯豆、菱果石櫟、秀柱花為主。

本區普遍為陽性或中性樹種所組成且均呈反J型，林下出現大量之幼苗，如倒卵葉山龍眼、小葉赤楠、菱果石櫟、薯豆及山黃梔等，故應屬於演替稍早期的階段。

E、瓊楠—九芎型(*Beilschmiedia erythrophloia*—*Lagerstroemia subcostata* type)：

屬於本型者為樣區32，位於惠蓀實驗林場關刀溪上方之臺灣肖楠保護區，海拔890m處之東北向坡面，主要樹種有瓊楠、五掌楠、九芎、土肉桂等。九芎為本型之特有種；臺灣肖楠在本區中僅出現4株。然在樣區外，由於側方受光良好，且樣區上方有臺灣肖楠母樹，調查時在一獨立岩塊上發現一群臺灣肖楠的更新幼苗，胸徑約1~3cm，高度約1.5~2m，據

此可知臺灣肖楠之幼苗係為偏陽性之樹種。

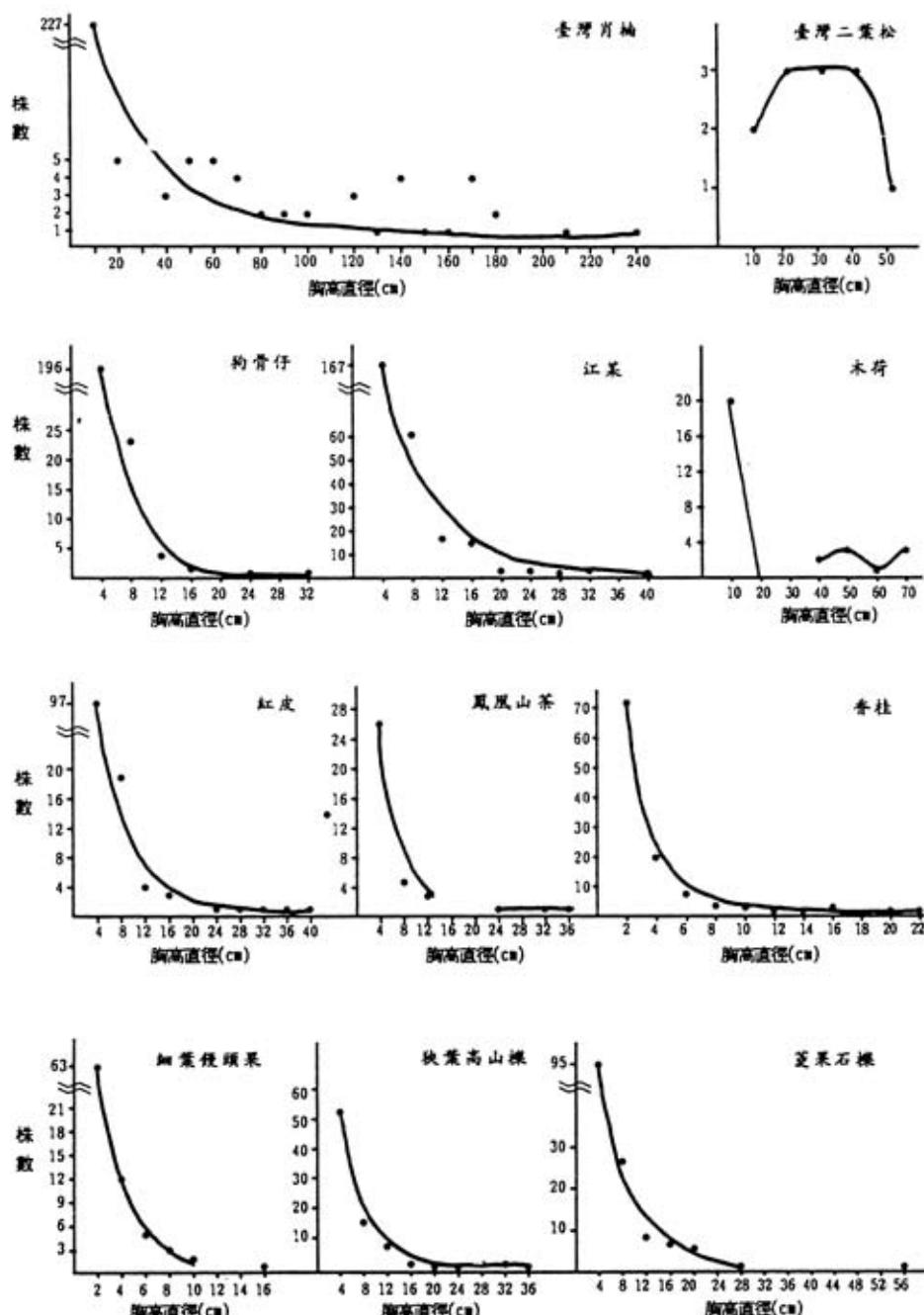


圖 2. 臺灣肖楠－江某型主要樹種之直徑級分布圖

Fig 2. The stand structure of dominant trees of *Calocedrus formosana* *Schefflera octophylla* type.

本樣區因右緣為崩塌地，因此在邊緣帶出現大量的陽性樹種，如九芎、白匏子、川上氏鵝耳櫟、毛瓣石楠、呂宋莢迷、細葉饅頭果及大頭茶等，樣區內則為五掌楠、臺灣黃杞、五指山冬青、江某及小梗黃肉楠等較耐陰樹種所盤據，二者各據一方，更新皆呈反J型或近鐘型，此一趨勢將會維持一段時間。

F、臺灣肖楠－錐果櫟型(*Calocedrus formosana*－*Cyclobalanopsis longinu*x type)：

本型之代表樣區為第20樣區，位於中橫公路55Km處，即光明橋上方之東北向陡坡面，屬礫石地，水分指數極高，海拔1,640m，為本研究區中分布最高之樣區。主要優勢樹種有臺灣肖楠、錐果櫟、苦扁桃葉石櫟、烏心石及臺灣黃杞；下層以紅果金粟蘭為主；而蕨類植物則為地被層之優勢種類。

本型應屬穩定之植群型，耐陰性樹種如烏心石、香桂、狗骨仔等之直徑分布皆呈反J型，顯示這些植物更新持續力良好，如無重大干擾將可維持其安定性。中性樹種以黃杞為代表，其直徑分布呈現波動現象，可知本樣區早期曾受過干擾。

G、臺灣肖楠－狹葉高山櫟型(*Calocedrus formosana*－*Cyclobalanopsis stenophylloides* type)：

本型之代表樣區為第22樣區，位於中橫公路55Km處路上方之東北向坡面，海拔1,450m，為沖刷之礫石地，含石率高達69.6～77.5%。上層優勢樹種為臺灣肖楠、狹葉高山櫟、臺灣山香圓及五掌楠等；由於水分指數極高，故地被幾乎為冷清草及蕨類佔絕對優勢。pH值接近6，為研究區內最高者。

在直徑分布上五掌楠、臺灣山香圓、猴歡喜、香桂及烏心石等樹種呈反J型分布；而陽性樹種如川上氏鵝耳櫟、野桐則無小苗出現，將為耐陰性樹種所取代。

H、五掌楠－紅皮型(*Neolitsea konishii*－*Styrax suberifolia* type)：

本型之代表樣區為第6樣區，位於中橫公路50.5Km處之下坡面，為曾經崩壞且遭沖蝕之陡坡，海拔1,320m，西北向坡面，含石率達50%左右。五掌楠、紅皮、香楠佔上層之優勢；地被層以蕨類及冷清草佔優勢；臺灣肖楠在本型中僅出現10株幼木。

本型雖為早期之干擾地，但目前植物組成已相當穩定。在直徑分布圖上，五掌楠及香楠等耐陰性樹種呈反J型且更新頗佳；而屬陽性樹種的紅皮雖為上層優勢，然更新漸弱，直徑級分布呈鐘型，應在逐漸消退中。

I、白匏子－山黃麻型(*Mallotus paniculatus*－*Trema orientalis* type)：

本型之代表樣區為第33樣區，位於惠蓀實驗林場臺灣肖楠保護區之最下緣，接近關刀

溪，海拔890m之處，為本研究區分布之最低海拔，樣區為一崩塌地，林分指數高達61%，有機質含量相當低，出現之種類殆為陽性之先驅樹種，如白匏子、山黃麻、翼子赤楊葉、大頭茶、細葉饅頭果、野桐、羅氏鹽膚木等，而臺灣肖楠之更新苗亦散見其中(出現4株)；地被層則以五節芒為優勢，應為演替前期之植物社會。

白匏子和山黃麻雖為本型中之優勢種，但山黃麻在直徑分布圖上已呈正J型，且無4cm以下之苗木，有逐漸消退之趨勢；而白匏子及土肉桂之直徑級分布則逐漸向鐘型推進，因此隨著演替的進行，這些樹種勢必在本型中消失，唯目前尚少見耐陰性樹種，故推測陽性樹種仍會在本區中盤據一段相當長的時間。

2. 極點分布序列

經計算出各樣區之相異性指數，選定第4及20兩樣區作為X軸之終端林分；第17及32樣區為Y軸之終端林分；第8及22樣區為Z軸之終端林分。各樣區在X、Y、Z三軸上之坐標如表5所示。

表5. 各樣區在極點分布序列前三軸之座標

Table 5. The coordinate of 33 sample plots at axes of PO.

樣區	X 軸座標	Y 軸座標	Z 軸座標	樣區	X 軸座標	Y 軸座標	Z 軸座標
1	31.7951	31.9130	39.5651	18	53.8851	18.1352	51.0279
2	38.9376	41.3829	46.1079	19	68.9316	39.9186	57.9726
3	26.4908	48.5339	25.7488	20	100.0000	56.4121	61.4460
4	0.0000	56.8262	40.4856	21	80.3937	40.3976	76.5049
5	62.5033	45.9959	64.6021	22	68.7196	41.8312	100.0000
6	50.8327	59.2254	59.4950	23	60.9808	48.5140	70.1135
7	52.0747	46.4402	21.2748	24	51.5315	48.7504	62.3926
8	49.6060	35.3946	0.0000	25	64.1435	50.1159	69.1213
9	50.8236	35.6767	58.7799	26	64.1793	58.4276	71.2849
10	56.2741	21.7906	41.5937	27	59.1596	63.7933	55.2825
11	53.7683	42.1646	35.2178	28	57.0120	56.0446	66.8177
12	58.7504	50.1586	65.5701	29	46.1895	53.3256	62.4317
13	64.7732	34.7647	68.4991	30	40.8685	59.5638	50.6824
14	66.8474	38.9344	64.0061	31	53.3731	60.5484	62.7367
15	66.0377	43.0812	68.6367	32	50.2723	100.0000	57.4130
16	57.7893	44.1944	64.3051	33	46.3385	66.7511	36.0925
17	50.6054	0.0000	51.7337				

為瞭解此三軸所代表之環境梯度，乃將所測得之環境因子逐一與之進行相關測驗。採用的環境因子計有海拔高(Alt.)、水分指數(WI.)、坡度(Slop)、直射光空域(DLS.)、全天光空域

(WLS.)、干擾度(Dis.)、有效性磷(P)、有機質(Org.)、土壤含石率(Sto.)、pH值及土壤因子[包括交換性鉀(K⁺)、鈉(Na⁺)、鈣(Ca²⁺)、鎂(Mg²⁺)等14項]，結果如表6所示。

表6. 極點分布序列前三軸與環境因子間之相關係數表

Table 6. The correlation coefficients of environmental factors with the 3 axes of PO

	ALT	WI	SLOP	DLS	WLS	DIS	K
X	.7419**	-.0948	.3466	-.1770	.3022	-.7211**	.0076
Y	-.4211*	-.2268	-.1694	-.0061	.0843	.2585	-.2759
Z	.2956	-.2613	.0077	-.4051*	-.0617	-.6645**	.2199
	NA	CA	MG	P	ORGA	STO	PH
X	.0964	.0724	-.0354	-.2928	.2287	.5163*	-.1057
Y	-.2587	-.4188*	-.3729	.2204	-.1034	.0531	-.3500
Z	.2253	.2779	.2690	-.1041	.3101	.4245*	-.1252

* 表達1%顯著水準；** 表達0.1%顯著水準。

各林分樣區在X、Y、Z三軸所構成的空間分布，可代表其在三組環境梯度中所佔的相對位置，亦顯示該立地之大略生育地特性，換言之，各植群型之適生環境可由其分布序列之位置加以指示之。圖3係繪出各林分在任意二軸上之分布位置，與三軸有關之環境梯度則標示於各軸之下方，本區森林植群之分化即由圖中所列各項環境因子之交互作用而產生。

與X軸有關之環境因子計有海拔高度、干擾度及土壤含石率，代表溪谷以至接近稜線之環境梯度，海拔高度與X軸呈正相關，即表示溪谷之海拔較低，由圖3A可看出，代表溪谷之樣區為第3、4樣區，海拔高度900m；第20樣區則為研究區中分布最高之樣區，海拔高度1,640m，接近稜線位置。海拔較高的地區因土壤易遭沖刷，因此土壤含石率相對的增加，溪谷處則海拔較低易堆積土壤，故土壤含石率較低，而與X軸呈正相關。一般言之，低海拔地區因人為活動較頻繁，干擾常嚴重；海拔愈高則愈不易到達，干擾程度相對減少，因此干擾度係隨海拔之增加而有減少之趨勢，而與X軸呈負相關。低海拔地區因干擾較盛，故演替序列常停留在早期階段，優勢植物以陽性樹種為主，如大頭茶、臺灣櫟、臺灣二葉松、青剛櫟、細葉饅頭果及部份臺灣肖楠之更新苗木；干擾較少接近稜線的地區，闊葉樹林相幾乎已達鬱閉狀態，故優勢種大都為年齡較大之上層林木，以臺灣肖楠母樹為主要優勢，其次為臺灣黃杞、苦扁桃葉石櫟及錐果櫟等。

與Y軸有關之環境因子有海拔高度及Ca²⁺二項，通常鈣礦物皆為相當易溶解者，因此在濕潤地區土壤鈣含量較低，反之，在乾燥、半濕潤及半乾燥地區則屬高鈣含量之土壤(張仲民 1988)。Y軸之原點為第17樣區，海拔1,350m，屬半濕潤地區，鈣含量偏高，達658.8

ppm，其優勢樹種為臺灣肖楠及臺灣山香圓，此二樹種在與環境因子測試結果亦與 Ca^{2+} 呈現正相關；終點為32樣區位於溪谷旁，水分指數極高，鈣含量較低，僅56.83ppm，其優勢種以瓊楠及五掌楠為代表。

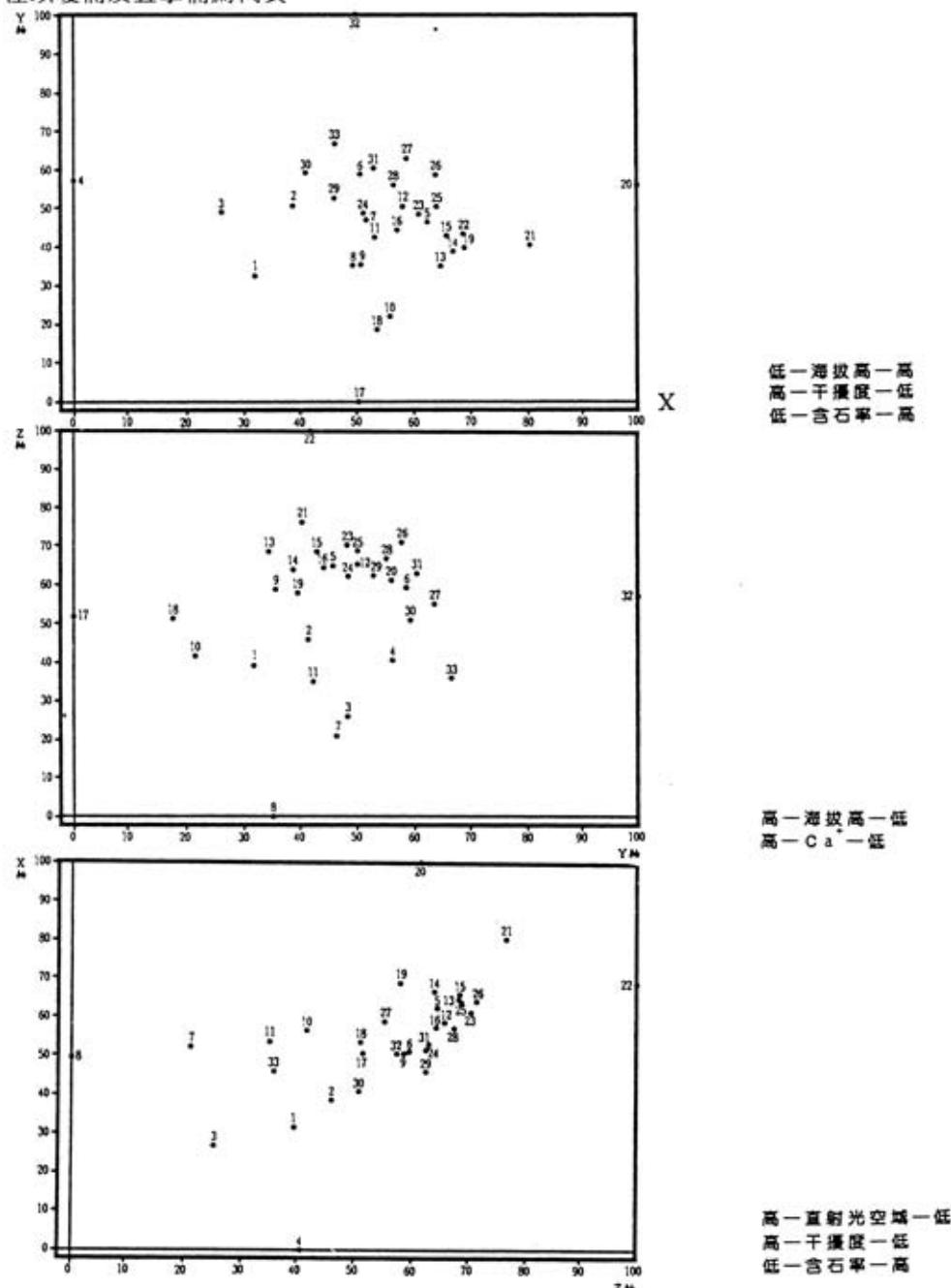


圖 3. 各樣區在極點分布序列各軸之平面分布圖

Fig. 3. The distribution of 33 sample plots at axes of PO.

與Z軸相關之環境因子有直射光空域、干擾度及土壤含石率。其中干擾度及含石率與X軸重覆，但直射光則為新的相關因子與Z軸呈負相關，因此本軸應為輻射量影響之梯度。Z軸之原點為第8樣區，直射光空域為研究區中最高者達61.1%，代表之優勢樹種為臺灣二葉松及帝杉；終點為第22樣區，直射光空域為33.3%，代表之優勢樹為臺灣肖楠、狹葉高山櫟及臺灣山香圓。

綜觀X、Y、Z三軸之環境梯度分析，本區植群之分化係由海拔高度、干擾度、土壤含石率、 Ca^{2+} 及直射光等因子所控制，故研究區中植群之變異即為這些與三軸呈顯著性之環境因子之間的交互作用所產生。然圖3顯示，除少數樣區分化較明顯外，其餘各樣區的分布都相當集中，且有相當部份的重疊，無明顯之分化現象，由此可知，臺灣肖楠生育地之植群型及環境梯度相當類似。

3. 主成分分析

由於主成分分析假設了植物對環境的反應為線性關係，是以分析變異較大的植群時，常有非常嚴重的扭曲現象產生，此種扭曲會隨植群變異程度的增加而增加，因此常無法找出植群變異的方向。Goodall認為植物社會資料欲採此法分析須符合幾個假設模式：(1)主成分間應具常態分布，且成分之間不具相關性、(2)變數在變異梯度上呈線性關係。然而，生態上之資料常無法合乎上列假說，其原始資料矩陣經主成分分析後常產生變形，而無法正確算出樣點在主成分軸上的正確位置。然若分析的植群其變異性不大，即樹種在大多數樣區均有出現，則可得到較佳之結果(Gauch 1982、關秉宗 1984)。基於此原則，本研究乃選擇出現頻度介於45~100%間之34種主要樹種進行主成分分析，經運算後得到各樣區及樹種在前三軸的坐標值及各軸所佔的變異量，就解釋原資料矩陣的變異能力而言，第一軸即已具有解釋原矩陣58.6%的變異能力，軸的固有值依次遞減，此即代表軸的重要性與解釋原矩陣的能力依次遞減(Gaush 1982)，是以第一軸為植群之主要變異方向，而前三軸之累積變異量則高達73.7%，應足以解釋研究區植群之變異情形。

表7. 各樣區在前三主成分之分數

Table 7. The component scores of 33 sample plots at the first 3 axes of PCA.

SU	I	II	III	SU	I	II	III
1	0.767	0.288	-0.164	18	0.850	0.064	0.000
2	0.888	0.169	-0.054	19	0.917	0.075	0.177
3	0.195	0.717	-0.270	20	0.591	-0.140	0.464
4	0.198	0.096	-0.538	21	0.941	-0.086	0.194
5	0.948	-0.059	0.006	22	0.714	-0.361	0.092
6	0.130	-0.446	-0.072	23	0.924	-0.194	-0.131
7	0.092	0.459	0.618	24	0.941	-0.136	-0.162
8	0.521	0.596	-0.155	25	0.927	-0.186	-0.043
9	0.965	0.005	0.098	26	0.795	-0.359	-0.121
10	0.951	0.134	0.040	27	0.529	-0.139	-0.235
11	0.282	0.499	0.519	28	0.931	-0.211	-0.133
12	0.573	0.095	0.402	29	0.918	-0.082	-0.206
13	0.963	-0.029	0.090	30	0.736	0.237	-0.501
14	0.944	0.068	0.218	31	0.919	-0.026	-0.145
15	0.958	-0.024	0.186	32	0.061	-0.373	-0.177
16	0.967	-0.003	0.131	33	0.195	0.507	-0.514
17	0.906	0.084	0.030				

利用分布序列研究植群，目的在於將植群的變異以其內在特性顯示出來，是以本區植群至少顯示了三個變異方向，此種變異乃源於生育地環境因子的變異。為求出植群變異與環境因子間的關係，乃將主成分分析的前三軸與環境因子進行相關測驗，測驗結果如表8所示。與第一軸呈顯著相關之環境因子為干擾度、土壤含石率、K⁺、Na⁺、及有機質；與第二軸顯著相關者僅干擾度一項；與第三軸呈顯著相關者有海拔高、干擾度與有效磷。

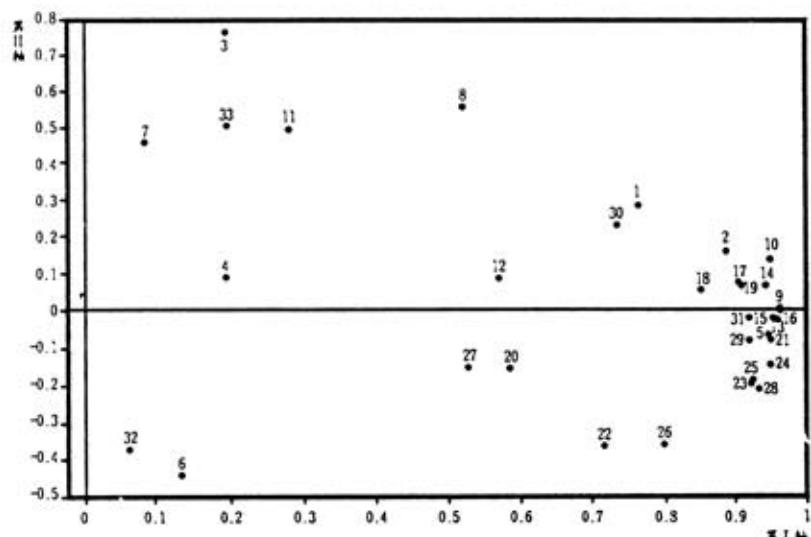
圖4係依據樹種及樣區在第一、二軸分布序列值所作成之平面分布圖。除圖右方之樣區群集較明顯外，其餘之樣區則平均分散於坐標圖上而難以歸群，再由植物種類之分布圖(圖5)發現，臺灣肖楠(編號1)很明顯的與其它樹種分離開來，而與樣區分布圖相對位置上之樣區相對應，即此群之植群型以臺灣肖楠為主要優勢樹種，其中除少數樣區如第10、17為其更新地外，其餘皆為母樹生育地，由於干擾較少、林地覆蓋較完整，故土壤養分含量較豐富；愈往左方分布之樣區，則大部份樣區為臺灣肖楠苗木生育地，其重要值遂逐漸減少，轉為其它樹種優勢，此等地點為崩塌地等干擾較嚴重之地區，土壤養分偏低，因此，多數樣區為陽性樹種佔優勢，如大頭茶(編號12)、薯豆(編號20)、細葉饅頭果(編號6)等。

表8. 主成分分析前三軸與環境因子間之相關係數表

Table 8. The correlation coefficients of environmental factors with the first 3 axes of PCA.

	ALT	WI	SLOP	DLS	WLS	DIS	K
X	.2927	.1752	.2209	-.1212	.0789	-.4271*	.4126*
Y	-.2478	.1164	-.1243	.3115	-.0666	.5683**	-.1187
Z	.7349**	.0459	.3217	-.0626	.2726	-.5963**	.0179
	NA	CA	MG	P	ORGA	STO	PH
X	.4077*	.3535	.3703	-.0738	.5196**	.4133*	-.1412
Y	-.1177	-.0674	-.0754	-.0983	-.2587	-.3789	.2959
Z	.0779	.0538	-.0395	-.4121*	.1311	.2569	.1313

* 表達1%顯著水準；** 表達0.1%顯著水準。



高—干擾度—低 低—K⁺—高 低—Na⁺—高
低—有機質—高 低—含石率—高

圖4. 各樣區在主成分分析第一軸及第二軸之平面分布圖

Fig. 4. The distribution of 33 sample plots at the 1st and 2nd axes of PCA.

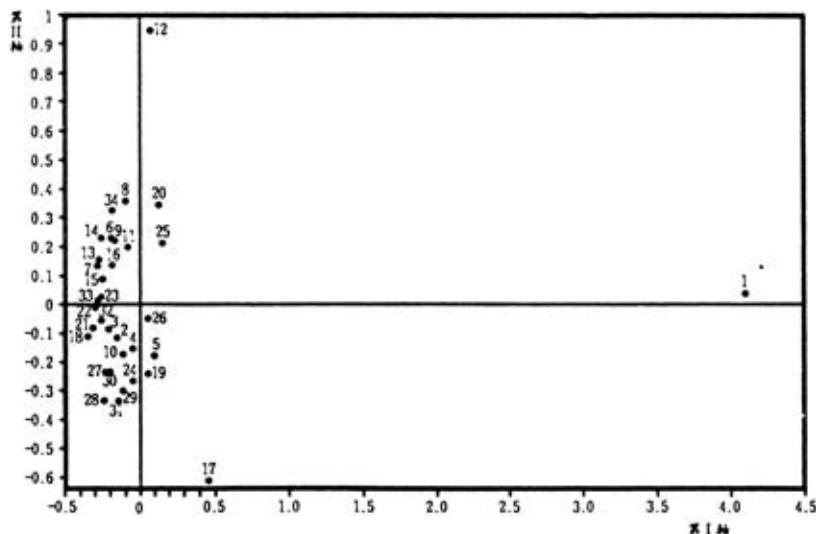


圖 5. 各樹種在主成分分析第一軸及第二軸之平面分布圖

Fig. 5. The distribution of each species at the 1st and 2nd axes of PCA.

(五)、臺灣肖楠直徑級之主成分分析

本研究為瞭解臺灣肖楠族群構造及其更新機制，特將樣區中的臺灣肖楠依其直徑大小加以分級，統計各級直徑階在樣區中出現的株數，並進行主成分分析，以進一步瞭解各直徑級在樣區中之分布關係，其中直徑級可視為變數，株數即為該變數在樣區中之觀測值。

經主成分分析結果，第一軸已代表總變異之34.5%，而前二軸之累積變異量則達44.7%，應足具解釋能力，乃將各直徑級及樣區在前二軸所構成平面上之分布位置標示於圖6中。顯示直徑級在此變異面上顯然呈現分群之趨勢，可歸為三群，第I群為直徑1~10cm(1級)之苗木；第II群為直徑31~80cm(4~8級)之林木；第III群則為直徑80cm以上(9~19級)之母樹，其中第I群與第II、III群呈兩極化之分布，即1~10cm之苗木出現之樣區常無母樹存在，換言之，這些徑級的苗木無法在老齡木的林下更新。再由樣區在分布序列的散佈圖觀之，亦可分出三群而與直徑級分布之三群相對應，可發現在I群之各樣區中，主要之直徑級以1~10cm(1級)為主，且亦與其他兩群呈明顯之分化，可知，臺灣肖楠之苗木(1~10cm，1級)在天然分布上係呈集落現象，而非呈逢機分布，因此，其在演替序列中是以鑲嵌體式的更新方式行天然更新，亦即苗木無法在母樹林下更新，而呈集落出現於適合的生育地。

為瞭解各序列軸與環境因子間之關係，乃將樣區前三軸之分布序列值與環境因子進行相

關測驗，結果(表9)與第一軸呈顯著相關之環境因子有K⁺及土壤有機質，呈負相關；第二軸與環境因子並無明顯相關；與第三軸顯著相關之環境因子有海拔高呈負相關，及與干擾度呈正相關。從樣區分布圖(圖7)觀之，I群包括第3、5~8、10、11、17~19、32、33等樣區，主要為臺灣肖楠的更新地區，直徑級分布為1~10cm(1級)，本群位於第一軸之右方，即表示其K⁺及土壤有機質含量偏低，因這些樣區大都為崩塌地或前期道路施工之崩壞地，由於初期生育地裸露，至今仍處於演替序列之前期階段，故土壤養分及有機質含量自較低；II群包括第1、12、14、25、27~29、31等樣區，主要直徑級分布為31~80cm(4~8級)以內，偶而有母樹存在；其餘各樣區則歸為III群，直徑級屬於9~19級，即81~240cm之母樹，其中少數樣區亦偶有11~30cm(2~3級)之林木出現。屬於II、III群之樣區位於本軸之左方，樣區中闊葉樹林相多已鬱閉成林，大部份樹種為耐陰性之極相樹種，土壤化育較完全，因此土壤養分及有機質亦較高。而章樂民(1962)研究大甲溪臺灣肖楠群落則認為，土地肥沃貧瘠與否對臺灣肖楠幼苗之發生似乎無重大之影響，與本研究結果頗有出入。

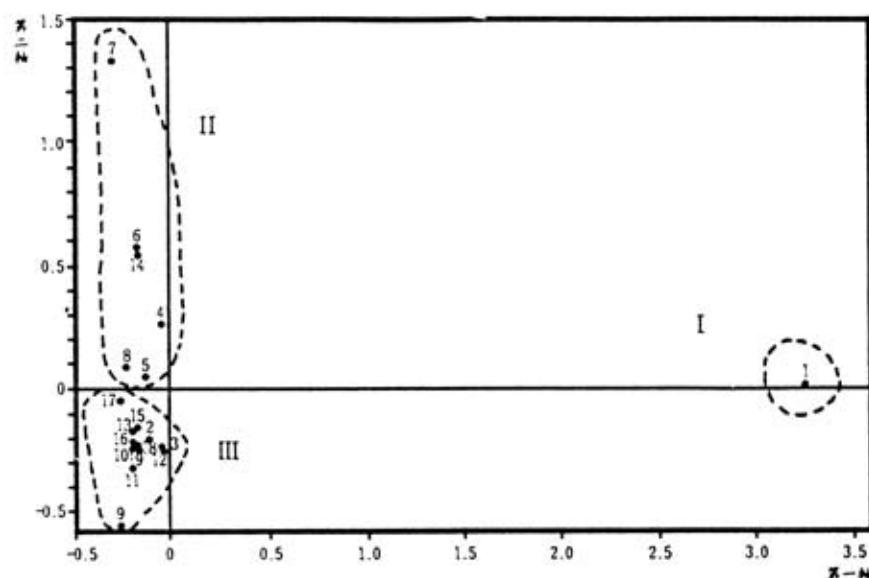


圖 6. 臺灣肖楠各直徑級在主成分分析第一軸及第二軸之平面分布圖

Fig. 6. The distribution of DBH grade of *Calocedrus formosana* at the 1st and 2nd axes.

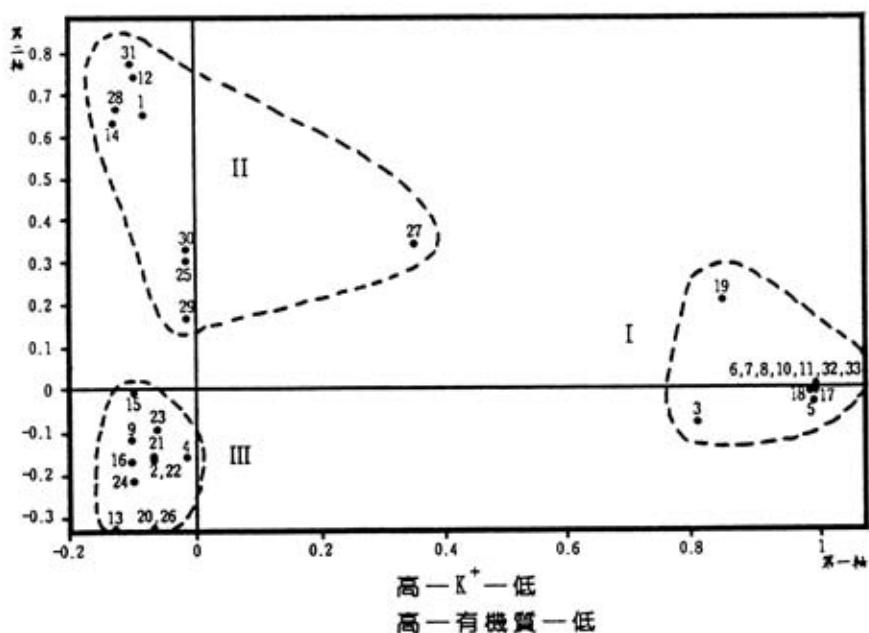


圖 7. 臺灣肖楠各樣區在直徑級主成分分析第一軸及第二軸之平面分布圖

Fig. 7. The distribution of sample plots included *Calocedrus formosana* at the 1st and 2nd axes of PCA of DBH grade.

表 9. 臺灣肖楠直徑級主成分分析前三軸與環境因子間之相關係數表

Table 9. The correlation coefficients of environmental factors with the first 3 axes of PCA of DBH grade of *Calocedrus formosana*.

	ALT	WI	SLOP	DLS	WLS	DIS	K
X	-.0004	.1214	.1536	.1588	-.1405	.2761	-.4409*
Y	-.1507	.1553	.1184	-.0518	.0083	.1867	.0523
Z	-.4312*	.3335	.0134	.2967	-.1762	.4133*	-.4007
	NA	CA	MG	P	ORG	STO	PH
X	-.3751	-.0001	-.2644	.0144	-.5573**	-.2612	.3440
Y	.1072	-.0827	.1136	-.2466	.0105	.1608	-.1464
Z	-.3797	-.0657	-.1899	-.0259	-.4000	-.0711	.1110

* 表達1%顯著水準；** 表達0.1%顯著水準。

表10. 臺灣肖楠調查樣區之歧異度指數摘要表

Table 10. A brief table of indexes of diversity of 33 sample plots.

植物 社 會	總 株 數	總 種 數	新 富 指 數	夏 農 指 數	均 勻 度 指 數	植物 社 會	總 株 數	總 種 數	新 富 指 數	夏 農 指 數	均 勻 度 指 數		
1	35	272	0.1287	0.8987	1.2579	0.8147	18	25	178	0.1404	0.9077	1.1587	0.8288
2	28	262	0.1069	0.8821	1.1231	0.7761	19	56	606	0.0924	0.9242	1.3647	0.7806
3	36	247	0.1457	0.9342	1.3632	0.8759	20	44	268	0.1642	0.9446	1.4243	0.8667
4	36	290	0.1241	0.9240	1.2718	0.8172	21	43	261	0.1648	0.9355	1.3630	0.8344
5	35	159	0.2201	0.9226	1.3301	0.8614	22	25	118	0.2119	0.8763	1.1209	0.8018
6	32	192	0.1667	0.9149	1.2753	0.8473	23	30	136	0.2206	0.9029	1.2275	0.8310
7	41	313	0.1310	0.9215	1.3135	0.8144	24	25	222	0.1126	0.8764	1.1060	0.7911
8	27	137	0.1971	0.9027	1.2015	0.8394	25	34	184	0.1848	0.9023	1.2086	0.7892
9	47	304	0.1546	0.9407	1.3930	0.8331	26	30	204	0.1471	0.8999	1.2030	0.8144
10	35	353	0.0992	0.7903	1.0549	0.6832	27	46	349	0.1318	0.9395	1.3806	0.8303
11	42	300	0.1400	0.9641	1.5128	0.9319	28	31	231	0.1342	0.9195	1.2453	0.8350
12	39	285	0.1368	0.9272	1.3218	0.8308	29	41	520	0.0788	0.8900	1.2297	0.7625
13	47	418	0.1124	0.9465	1.4413	0.8620	30	32	406	0.0788	0.8617	1.1683	0.7762
14	42	263	0.1597	0.9313	1.3604	0.8381	31	38	265	0.1434	0.9136	1.2877	0.8151
15	47	272	0.1728	0.9509	1.4487	0.8664	32	44	240	0.1833	0.9577	1.4771	0.8988
16	51	358	0.1425	0.9507	1.4607	0.8555	33	32	127	0.2520	0.9218	1.2775	0.8487
17	38	234	0.1624	0.9086	1.2687	0.8031							

(六)、植物社會之種類歧異度

在一般自然生態系中，常具有許多歧異之種。種之歧異現象，稱為生物社會之種類歧異性(Species diversity)。植物社會中，優勢種控制社會之大部份能量及資源，從屬種及稀有種則控制社會之歧異性。就生態系之觀點而言，生物社會之歧異度，可顯示反饋系統(feed back system)之作用程度。歧異度高，表示食物鏈較長，生物容易發生共生(symbiosis)現象，負反饋作用也較顯著，因而增加社會之安定性。在穩定生態系中，歧異度大，反之，發育中之生態系則歧異度較小(劉棠瑞等 1983)。通常在一個森林生態系中，植物的種類歧異度在森林發育的早期較低，晚期亦趨降，而在演替中期稍後由於演替前期的植物尚未完全受到淘汰而消退，同時演替後期的植物種類亦已出現，因此種類歧異度最大(Spurr & Barnes 1981)。Cannell(1989)認為，適當的干擾頻度為促使種類豐富度達到最高之原因(引自 Clebsch & Busing 1989)。而干擾(Disturbance)一般可分為內力干擾及外力干擾二種，內力干擾主要來自冠層林木之死亡所造成，此乃林木正常之生理現象；若因天然發生的災害或人為產生的改變而產生者，則謂之外力干擾。研究區各樣區之歧異度(表10)大致偏高，主要係由各種干擾所造成，在臺灣肖楠更新樣區主要為外力干擾，以崩塌最盛；母樹生育地則

以內力干擾為主，如臺灣肖楠之倒木、立枯木，或因母樹採種等人為干擾而造成。由於外力及內力等之干擾造成孔隙地，改變局部之立地環境，使得陽性樹種得以更新，而形成較高的種類歧異度。

(七)、植物與環境因子間之相關性

本研究選擇出現頻度介於45~100%間的34種樹種與環境因子作測試，結果如表11所示。

表11. 臺灣肖楠生育地樣區34種樹種與環境因子間之相關係數表

Table 11. The correlation coefficients of environmental factors with 34 dominant species of *Calocedrus formosana* habitat.

Correlations	ALT	WE	SLOP	DLS	MWS	DIS	K	NA	CA	MG	P	ORG	STO	PH
臺灣肖楠	.3428	.0088	.1442	-.1254	.0129	-.5446**	.4009	.4205*	.4077*	.3983	-.0266	.4677*	.3140	-.1094
鰐魚旗	-.0117	-.0008	.1276	.0424	.2459	-.0103	-.2385	-.2590	.0320	-.0358	.3172	-.1668	.2311	.0789
五蕊虎皮楠	.2834	.0314	.4519*	.1076	.0600	-.3215	-.2316	-.1609	.0465	-.1386	-.4459*	.2018	.1349	.1984
鐵雨傘	-.3585	.1192	.0072	.1948	.2448	.2185	-.1260	-.1807	-.2270	-.1375	.0944	-.0099	-.0344	-.2769
狗骨仔	.0491	.0520	.0537	-.1642	.0205	-.2301	.3137	.2517	.2498	-.0517	.2611	.4870*	.1286	-.5577**
細葉鶯頭果	-.6310**	.0996	.0916	.2310	-.4352*	.6983**	-.2769	-.2434	.0743	.0072	-.0053	.4880*	-.2452	.2860
呂宋黃連	-.0136	.2993	.1197	.1901	-.1943	.2329	-.1161	-.0516	.0403	-.0507	.2281	-.2770	-.2892	.2182
華八仙	-.0487	.0951	.2589	.0740	-.1066	.0820	.0031	.0730	.1675	.3481	.1442	.2001	.2660	.3174
鐵葉柃木	.0132	.0179	-.0665	.2959	.0172	.1375	-.0059	-.0672	-.2401	.1088	.0484	.1399	-.4684*	.0322
瓊機	-.3839	.2136	.0335	-.0418	.2116	.0918	-.1249	-.1063	.0353	-.0555	.0514	.1403	.0667	.0462
圓果青剛櫟	-.2719	.1555	.2313	-.0069	-.0622	.3804	.0832	-.0528	-.1275	.0252	-.0085	.0237	-.3609	.0199
大頭茶	-.4867*	-.0033	-.4486*	.2328	-.1595	.5876**	-.2356	-.2276	-.1251	-.1274	.0777	.3197	-.5876**	.1920
山枇杷	.0960	-.0992	-.2118	-.0713	-.1888	-.0067	-.0238	-.0266	.0010	-.0452	-.1818	.1659	-.5055*	.2627
臺灣柳桐	-.1526	.3109	.1816	.4475*	.0896	.4627*	-.2654	-.2910	.0573	-.0677	-.0065	.2781	-.0898	.2228
土肉桂	-.6492**	-.3326	.0864	-.0338	-.3191	.5142*	-.2653	-.2270	-.1091	-.1600	.0163	.3798	.0518	.1056
杜英	.0127	.0790	.0141	.4772*	.1438	.1351	-.3745	-.3436	.2024	.0534	.1301	.4613*	.1580	.3805
五掌櫟	.0958	-.0976	-.0563	.2428	.2033	-.3105	-.0992	-.1041	.2072	-.1329	.3212	.0612	.2102	.3539
蝴蝶	.2774	-.2371	-.0055	.3514	.1849	-.3824	.4235*	.3331	.0730	.3102	.0861	.2852	.2516	-.0508
九節木	-.2764	-.0723	-.2616	-.1977	-.0239	.0601	.1390	.0624	-.3817	-.2050	.5437**	.3483	.0561	-.6423**
魯豆	.1332	.1112	.0588	.1497	.1649	-.0044	.1886	.2557	-.2165	-.1274	.2201	.4085*	.1664	-.2204
山黃櫨	-.3919	-.1056	.3173	.1085	-.0099	.2471	.3274	.2862	-.2465	.0165	.1317	.1918	-.4576*	.2457
蔬果油桐	.2752	-.0582	.2881	-.0333	-.0017	.2665	.2174	.2015	.4042*	.3556	-.3477	-.0090	-.0086	.3467
三斗石櫟	-.0567	.0764	-.2666	.2232	.0611	.0370	.1753	-.1410	.0355	-.0912	.0290	-.1875	.3121	.1373
紅皮	.0978	.2482	.0646	.0389	.0055	-.1233	.1815	.1542	-.0764	-.0878	-.0218	.0483	.0303	-.1106
江某	.3172	-.2482	-.2576	-.2530	.2341	-.3136	.0076	.1563	.0035	-.0244	-.2018	.0808	-.0136	-.0452
臺灣黃杞	.4257*	-.1105	.0831	.0246	.1464	.4115*	.2688	-.2072	.0014	-.1508	.3212	.1195	.1495	.1196
五指山冬青	.1511	-.2302	-.1306	.0446	.5086*	-.1202	.0431	.0538	-.1992	-.1134	.0658	.1987	.0889	-.3594
香楠	.1326	.3053	.0647	.1690	.0061	-.1439	-.3317	-.2743	.1222	.0273	.0639	.2784	-.0430	.1587
臺灣山香圓	.2837	-.2806	-.0187	-.2019	-.3587	-.4267*	-.0259	-.0192	.5097*	.3533	-.1549	.2171	.1556	.4943*
鳥心石	.5685**	-.2498	.0792	-.0516	.1440	-.5866**	.1693	.2050	.3283	.2738	-.3755	.1452	.2107	.2618
杏桂	.3142	-.2801	-.0420	-.4239*	.1952	-.4927*	.1811	.2210	-.1388	-.0303	.0635	.3762	.3304	-.3762
中國柃木	.1539	.0254	.3084	-.0232	-.1833	-.1407	.1609	.2412	.1365	.0229	.3160	.0398	-.0146	.1535
臺灣紫珠	-.0521	.0696	.2539	-.1144	-.0140	.1812	-.4681*	-.4031	.1666	-.1014	.1209	.3945	.0742	.3145
西施花	.3513	.1334	.1721	.0725	.2242	-.0661	-.1138	-.0181	-.1576	-.2101	-.3037	-.0459	.1033	.0684

* 表達1%顯著水準；**表達0.1%顯著水準。

34種植物均與水分指數及Mg²⁺無關。臺灣肖楠與干擾度呈明顯負相關，與Na⁺、Ca²⁺及土壤有機質呈現正相關，顯示調查區之臺灣肖楠多數出現於干擾較少之處，亦即臺灣肖楠母樹分布之樣區中，而這些樣區因臺灣肖楠母樹長期生育其上，改變了林地土壤的養分狀況，土壤狀況亦發育較完整，故與土壤養分呈現正相關。然而實際上，臺灣肖楠之更新樣區

常因尚處於演替序列之前期階段，土壤化育不完全、含石率頗高、有機質含量有偏低之趨勢，如第3、6、7、8、10、11、17、32、33等樣區屬之，其有機質含量僅3~7%左右。

由海拔高可知各樹種在研究區中(890~1,640m間)的垂直分布狀況，如細葉饅頭果、大頭茶、土肉桂與海拔呈負相關，即其分布之海拔較低；而臺灣黃杞及烏心石則隨海拔升高而有增加其重要值之趨勢。由環境因子間之相關測試發現干擾度係與海拔呈負相關，此亦反應在本項研究中各樹種之特性上，即與海拔呈相關之樹種亦與干擾度呈相關性。各樹種與干擾度之顯著性正可反應出該樹種係偏向陽性抑或偏向耐陰性，如臺灣黃杞、臺灣山香圓、烏心石及香桂與干擾度呈現負相關，當干擾度減少時則其重要值相對增加，即這類樹種通常出現於海拔較高、闊葉樹林相較完整之地區，應為中性或偏耐陰性之樹種；與干擾度呈正相關之樹種，如細葉饅頭果、大頭茶、臺灣楊桐、土肉桂等係隨干擾度之增加而漸增其重要值，其分布海拔常較低，換言之，此類樹種常出現於干擾後之疏開地，對光度之需求較高，故應屬於陽性之樹種。

與有機質呈正相關者有臺灣肖楠、狗骨仔及薯豆，顯示此類樹種對有機質之需求較高；而細葉饅頭果、杜英則隨有機質含量之增加而減少其重要值。與土壤含石率呈顯著負相關者有：銳葉柃木、大頭茶、山枇杷及山黃梔等。土壤反應方面，臺灣山香圓與pH值呈正相關；狗骨仔及九節木則與之呈負相關，顯示對酸性土壤具有較高之適應性。五蕊虎皮楠的分布有偏向陡坡面之趨勢，大頭茶則適其相反。臺灣楊桐及杜英與直射光呈正相關，對直射光之需求較大；而香桂的分布則隨直射光之增加而漸減。細葉饅頭果與全天光呈負相關，即隨著全天光之增加而減少，此可能與海拔有關係，因在環境因子相關分析中全天光係與海拔呈正相關，因此，細葉饅頭果應屬分布於較低海拔之樹種；反之，五指山冬青則與全光天呈正相關，即可能分布於較高海拔之地區。其次，在土壤養分元素中，糊櫟偏好K⁺含量較高之土壤，臺灣紫珠則相反。臺灣肖楠對Na⁺有較高之需求。臺灣肖楠、疏果海桐、臺灣山香圓喜生於Ca²⁺含量較高之土壤。五蕊虎皮楠偏向磷含量較低之土壤；而九節木則偏好磷含量較高之土壤。

(八)、臺灣肖楠演植群替模式推論

從各植群型之族群構造觀之，臺灣肖楠大部份呈反J型，足見其更新持續力並不弱，然其卻無法於本身及其他鬱閉林分下更新，而殆發生於陽光充足且偏向東北或東南向之崩塌地區、林緣孔隙地或裸岩上，同時因其分布處之土層均屬淺薄，若長期末獲雨水之滋潤則發生枯死現象，故其死亡率亦高。且俟陽性先驅性樹種入侵後，復造成激烈競爭，因此最後能存活且繼續生長者實屬有限。但研究區中幾處樣區，因得地勢之利卻見肖楠更新苗木生長相當好，數量亦頗多，若不再受外力干擾將可望成林。

在熱帶雨林中，某些優勢木無法在下層更新，其林下優勢種之幼苗極少或完全缺乏，Aubreville(1938)遂提出鑲嵌型更新論或循環更新論(mosaic or cyclical theory of

regeneration)以說明此一現象，亦即每一組優勢木各形成一鑲嵌體，整個林分遂由許多鑲嵌體組合而成，優勢種的幼苗無法在該鑲嵌體內更新，但可出現於另一鑲嵌體中，故同一空間之鑲嵌體植群無法維持長久，終將為另一鑲嵌體之組成植物所取代(劉棠瑞等 1983)。本研究經實地勘察及資料分析結果，發現臺灣肖楠族群確有類似鑲嵌體更新之現象，現場調查臺灣肖楠母樹或成群狀，或散生於闊葉樹林分中，但都有一定之分布範圍，故可視為一鑲嵌體，臺灣肖楠成鑲嵌狀散布於不同的地點，而林下卻不見其幼苗更新，現場調查發現臺灣肖楠的幼苗似乎亦呈鑲嵌狀的在不同的干擾地中出現，蓋只要有適合其更新的立地，如東北或東南向的向陽之干擾坡面、林緣孔隙等，應可更新無虞。

六、結論

臺灣肖楠為臺灣特產優良樹種之一，亦屬一珍奇樹種，過去大量伐採天然林，致分布低海拔之臺灣肖楠已不復見，分布較高者大都生長於懸崖絕壁上或急斜之坡面，而得以倖存，然數量已相當有限。

在生育地方面，臺灣肖楠係屬暖溫帶樹種，天然分布海拔為300~1,900m，研究區則介於890~1,640m之間，調查結果顯示研究區臺灣肖楠生育地一般分布於東北或東南向之陡坡面，少數為西或西北向，顯見其好溫暖且濕潤之林地。由樣區林分指數、含石率普遍偏高及各樹種直徑分布圖出現斷層現象觀之，顯示臺灣肖楠之生育地無論是母樹林或更新地，在早期或近期都曾遭受過若干程度的干擾。研究區土壤之pH值介於3.7~5.88之間，根據美國農部(1957)對土壤反應之分級標準，乃屬中酸性至極酸性，可知臺灣肖楠對酸性土壤的偏好。另外，臺灣肖楠更新樣區有機質含量有偏低的趨勢，應與其幼苗常出現於早期的干擾地有關，因此等地點土層淺薄且多礫石之故，由此可知其幼苗對生育地土壤性質的要求並不嚴格。

植物社會調查結果顯示，本研究區內計有植物種類396種，涵蓋蕨類植物23科、裸子植物4科、被子植物73科、單子葉植物9科。其中木本植物有161種，經矩陣群團分析後可分為九型，分別為：(A)臺灣二葉松—紅毛杜鵑型、(B)臺灣肖楠—鹿皮斑木薑子型、(C)臺灣肖楠—江某型、(D)臺灣肖楠—倒卵葉山龍眼型、(E)瓊楠—九芎型、(F)臺灣肖楠—錐果櫟型、(G)臺灣肖楠—狹葉高山櫟型、(H)五掌楠—紅皮型、(I)白匏子—山黃麻型，其中C型涵蓋了中橫沿線臺灣肖楠生育地的十三個樣區，及惠蓀實驗林場臺灣肖楠保護區的九個樣區，且此二群之相似性指數值高達45.1~50.8%，應可視為臺灣肖楠生育地之代表型，亦顯示不同臺灣肖楠生育地之植群組成相當類似。

將極點分布序列前三軸與環境因子進行相關測試結果，顯示研究區之植群變異係由海拔高、干擾度、土壤含石率、 Ca^{2+} 及直射光等因子間之交互作用所產生，然樣區在任意兩軸之平面分布均相當集中，顯然本區之植群分化並不明顯，由此可知臺灣肖楠生育地各植群型

及環境梯度極為類似。主成分分析之結果，前三軸之累積變異量高達73.7%，對於研究區植群之變異具有良好之解釋能力，與之呈顯著相關之環境因子有干擾度、土壤含石率、K⁺、Na⁺、土壤有機質及有效磷。而臺灣肖楠母樹與苗木生育地在環境梯度上之排列有顯著之區別，母樹之生育地干擾較少、林地覆蓋較完整、土壤養分及有機質含量較豐富；而苗木之生育地則干擾較嚴重、覆蓋度低、土壤養分及有機質含量亦偏低。為進一步瞭解臺灣肖楠族群構造及更新機制，特將樣區中臺灣肖楠之直徑分級後進行主成分分析，並與環境因子進行相關檢測，結果顯示臺灣肖楠之苗木(1~10cm)在天然分布上集落現象相當明顯，即無法於本身母樹林下行天然更新。

經由種間相關測驗可將研究區之植群歸為極相樹種與先驅樹種兩大群，臺灣肖楠母樹多分布於極相樹種之林分中且多數為冠層之優勢木；而更新苗木則出現在先驅樹種所出現的干擾地中。另從植物種類與環境因子之相關性測驗，顯示臺灣肖楠係與干擾度呈負相關、與Na⁺、Ca²⁺及土壤有機質呈正相關，即為母樹生育特性之表現，與主成分分析之結果相吻合。

綜合以上結果可推論臺灣肖楠之演替方向：臺灣肖楠母樹林目前雖已達老熟階段，林下又未見其更新苗木，但可在其他地區發現其蹤跡，且從矩陣群團分析所分出的臺灣肖楠—江某型中，可以明顯的看出臺灣肖楠之直徑分布係呈明顯的反J型，顯示其更新狀況甚為良好，因此，若苗木生長階段無嚴重干擾繼續發生則可望成林。其更新情況，應類似鑲嵌體更新之模式，即幼苗無法在母樹林下行天然更新，但可出現於另一鑲嵌體中，因此母樹無法於本身的鑲嵌體中長久維持，終將為另一闊葉樹植群所取代。

七、參考文獻

- 何春蓀 1986 臺灣地質概論 經濟部中央地質調查所出版 p.53-54
- 呂金誠 1990 野火對臺灣主要森林生態系影響之研究 國立中興大學植物學研究所博士論文
- 吳順昭、汪淮 1970 臺灣木材圖鑑 國立臺灣大學 臺灣省林務局合作研究報告 p.35
- 林渭訪、林維治 1959 不同海拔上各級光度對於肖楠苗木生長之關係研究 林試所報告 61 號
- 林謂訪、章樂民、柳櫓 1968 臺灣之森林植物 中華林學季刊 1(2): 1-77
- 易希道、許志超、李春序、謝萬權、宋世謹、周惠慈 1972 普通植物學 環球書社 p.146 -150
- 林景風、顧懿仁、許博行、馮豐隆、呂金誠、劉思謙、林朝欽 1986 自然保護區母樹林地設置之調查評估 行政院農業發展委員會
- 林清山 1988 多變項分析統計法 東華書局 p.289-346
- 林景風、許博行、劉思謙 1989 臺灣中部及東部地區幾處母樹林之生態調查 「生態原則下的森林經營」研究會論文集 臺灣省林業試驗所主辦 p.177-195

- 林讚標、楊政川 1992 臺灣林木種源庫的建立 「臺灣生物資源調查及資訊管理研習會」論文集 中央研究院植物研究所專刊第十一號 p.319-330
- 柳 楷 1961 南坑溪森林植物生態之調查 林試所大雪山合作報告 pp.66
- 柳 楷 1963 臺灣之森林與環境 臺灣省林業試驗所公報 149 : 1295-1299
- 柳 楷 1966 臺灣產松柏類植物地理之研究 林試所報告第122號
- 柳 楷 1971 臺灣植物群落分類之研究 II、臺灣高山寒原及針葉樹林群系 林試所報告第203號
- 柳 楷 1980 林業之自然保育 臺灣林業 6(5) : 3-5
- 夏禹九、王文賢 1985 坡地日輻射潛能的計算 臺灣省林業試驗所
- 章樂民 1962 大甲溪肖楠植物群落之研究 林試所報告報告第79號
- 張仲民 1988 普通土壤學 國立編譯館 p.427-254
- 張峻德 1988 森林土壤實驗 國立中興大學教務處出版組 p.60-61
- 許博行 1990 臺灣林業苗木培育文獻索引(1950-1989) 行政院農業委員會、國立中興大學森林系 p.21-22
- 郭魁士 1978 土壤學 中國書局 p.216-286
- 郭寶章 1989 育林學各論 國立編譯館 p.97-104
- 郭寶章 1991 談原始林及其生態與保育 臺灣林業 17(9) : 16-20
- 廖大牛 1976 臺灣針一級森林資源經營之研究 臺灣林業 2(1) : 1-3
- 劉棠瑞 1960 臺灣木本植物圖誌 國立臺灣大學農學院叢書 p.62
- 劉業經、林文鎮、林維治 1979 臺灣經濟樹木育林學 國立中興大學教務處出版組 p.218 -226
- 劉棠瑞、蘇鴻傑 1983 森林植物生態學 臺灣商務印書館
- 劉業經、呂福原、歐辰雄 1988 臺灣樹木誌 國立中興大學農學院出版委員會
- 關秉宗 1984 臺灣北部鹿角溪集水區森林植群多變數分析法之比較研究 臺灣大學森林學研究所碩士論文
- 鍾永立 1992 園林中的老樹新秀—臺灣肖楠之培育 現代育林 8(1) : 51-54
- 蘇鴻傑、林則桐 1979 木柵地區天然林植之矩陣群團分析及分布序列 臺大實驗林研究報告 124 : 187-209
- 蘇鴻傑 1987 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 1991 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(一)保護區植群分析與代表性評估 臺灣省農林廳林務局保育研究系列
- 顧懿仁 1975 本省紅檜母樹之保存 臺灣林業 1(13) : 31-37
- Bray, J. R. & J. T. Curtis 1957 An ordination of the upland forest communities

- of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* **27** : 325-349.
- Goodall, D. W. 1954 Objective methods for the classification of vegetation.III、
An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany* **2** :
304-324
- Gauch, G. H. 1982 Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge
Univ. Press. Cambridge, Great Britain.
- Ludwing, J. A. & J. F. Reynolds 1988 Statistical Ecology. John Wiley & Sons.
New York.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg 1974 Aims and Methods of Vegetation
Ecology. John Wiley & Sons. New York. p.547
- Odum, E. P. 1975 Ecology 2nd ed. p.244
- Spurr, H. S. & B. V. Barnes 1981 Forest Ecology. John Wiley & Sons New York.
p.399-421
- Whittaker, R. K & O. L. Loucks 1977 A gradient analysis of southern Wisconsin
forest. *Ecology* **58** : 485-499

