

研究報告

## 雪山主峰線臺灣冷杉族群結構研究

廖敏君<sup>1</sup> 蔡尚憲<sup>2</sup> 王偉<sup>1</sup> 曾喜育<sup>1,3</sup> 歐辰雄<sup>1</sup>

【摘要】臺灣冷杉 (*Abies kawakamii* (Hayata) Ito) 主要分布臺灣3,000-3,600 m高海拔山區，常以純林呈現，為臺灣特有種裸子植物。本研究於雪山主峰線探討臺灣冷杉不同林分之族群結構，並彙整製作靜態生命表，探討臺灣冷杉族群動態變化。沿雪山主峰線設置7個50 m×40 m之樣區，總計調查臺灣冷杉有800株，密度571株/ha，各樣區主要伴生木本植物有臺灣鐵杉、玉山圓柏、玉山杜鵑、巒大花楸等。由7個臺灣冷杉林樣區族群結構來看，可將雪山主峰線不同林分之臺灣冷杉徑級結構分成鐘形分布、雙峰分布及反J型分布等3種類型，其中以鐘形分布最為常見。然而彙整本區各樣區臺灣冷杉株數繪製臺灣冷杉族群徑級分布圖，則為反J型分布，反映出演替後期成熟林之結構特性；根據靜態生命表之結果，雪山主峰線臺灣冷杉族群之生存曲線近趨Deevey-III型，屬於小苗死亡率高，成熟後死亡率降低而漸趨穩定。依死亡曲線與致死率曲線發現臺灣冷杉在1-20 cm、60-80 cm，以及>100 cm等3個死亡高峰期，分別反映出稚樹期、青壯期因競爭自疏死亡，而老齡木因生理衰老死亡的狀態。根據各樣區地被類型，以苔蘚植物為主之地被層，臺灣冷杉小苗數量較多，而玉山箭竹為優勢之地被類型，臺灣冷杉小苗數量較少，顯示玉山箭竹優勢對臺灣冷杉更新有一定之抑制作用。

【關鍵詞】臺灣冷杉、族群結構、靜態生命表、存活曲線、雪山、雪霸國家公園

Research paperStudy on population structure of *Abies kawakamii* (Hayata) Ito in East Xue Trail of Xue MountainMin-Chun Liao<sup>1</sup> Shang-Tei Tsai<sup>2</sup> Wei Wang<sup>1</sup> Hsy-Yu Tzeng<sup>1,3</sup> Chern-Hsiung Ou<sup>1</sup>

【Abstract】*Abies kawakamii* (Hayata) Ito is the endemic species in Taiwan. It also forms pure forest type at the subalpine ecology at the altitude 3,000-3,600 m mountain area in Taiwan. We investigated the population structure of *A. kawakamii* at different stands in East Xue Trail of Xue Mountain and constructed static life table to discussion the population dynamics. Seven sampling plots (50 m×40 m) were set along the East Xue Trail of Xue Mountain. Totally investigated 800 stems of *A. kawakamii*, density is 571 numbers of stem/ha. The associated trees are *Tsuga kawakamii*, *Juniperus squamata*, *Sorbus randiensis*, and

---

1. 國立中興大學森林學系，40227臺中市國光路250號

Department of Forestry, National Chung Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung City 40227, Taiwan.

2. 環球科技大學環境資源管理系，64063雲林縣斗六市鎮南路1221號

Department of Environmental Resources Management, TransWorld University.No. 1221, Jhennan Rd., Douliou City, Yunlin Country 64063.

3. 通訊作者

Corresponding author, e-mail: erecta@dragon.nchu.edu.tw

*Rhododendron pseudochrysanthum*. Analysis the diameter at breast height (DBH) class of *A. kawakamii* at 7 sampling plots in different stands, can divided population structure distribution into 3 types: bell shaped curve, two-peak shaped curve, and reverse-J-shaped curve. At the same time we synthesize all numbers of stem, the DBH class distribution belong to the reverse-J-shaped curve in the *A. kawakamii* forest type. Reverse-J-shaped curve can reflect the structure characteristic of mature forest at the post succession. Then according the results of the static life table, *A. kawakamii* seedlings have high ratio death rate. This survivor curve of *A. kawakamii* population is Deevey-III type in East Xue Trail of Xue Mountain. If the seedlings can growth to adult trees, the death rate would decrease to stable. According the death curve and killing-power curve, the DBH class at 1-20 cm, 60-80 cm, and >100 m stage had highly death ratio. This can reflect *A. kawakamii* at the sapling and adult period had self-thinning caused by competition, then old age wood physiologically grow to death. Furthermor, based on the understory vegetation type, at the moss dominance type the seedlings numbers of *A. kawakamii* are highly than the *Yushania niitakayamensis* dominance type. It means the Bamboo dominates would impede *A. kawakamii* regeneration..

【**Key words**】 *Abies kawakamii*, population structure, static life table, survivor curve, Xue Mountain, Shei-Pa National Park

## 一、前言

族群生態學 (population ecology) 是研究族群內個體間關係及族群間相互作用之科學 (劉棠瑞和蘇鴻傑, 1983)。族群結構 (population structure) 可分為遺傳結構 (genetic structure)、空間結構 (spatial structure)、年齡結構 (age structure) 及尺寸結構 (size structure) 等類型, 分別研究族群不同層級之範疇 (Silvertown and Charlesworth, 2001)。就某一族群而言, 其組成個體間所表現特徵或性質, 常以數量化族群統計 (demography) 方式研究族群大小及族群改變的過程, 主要探討密度 (density)、出生率 (natality)、死亡率 (mortality)、散播型 (dispersion)、生長型 (growth form)、年齡分佈 (age distribution)、遺傳特徵 (genetic characteristics) 等屬性 (劉棠瑞、蘇鴻傑, 1983; Silvertown, 1987)。

森林生態系演替 (succession) 時間非常長, 因此研究森林生態系族群結構時, 常以齡級 (age class) 或胸高直徑級 (dbh class) 與出現株數分布關係及生命表 (life table) 推估族群演替過程及趨勢 (劉棠瑞和蘇鴻傑, 1983; Silvertown, 1987)。生命表是記錄任一齡級族

群生存到下一齡級數目比例一覽表, 能直接地表示族群各年齡或年齡段實際生存個體數、死亡數及其預測族群的生命趨勢, 反映族群從出生到死亡的動態關係, 描述族群個體的生死過程, 綜合判斷族群的數量變化 (李先現等, 2006; Silvertown, 1987)。常用生命表可分為動態生命表 (dynamic life table) 及靜態生命表 (static life table); 動態生命表亦稱特定年齡生命表 (age-specific life table) 以同生群 (cohort) 為對象, 適用於短生命週期之物種, 可得到完整不同年齡階段中族群動態變化; 靜態生命表亦稱特定時間生命表 (time-specific life table), 根據某個族群在特定時間點上的年齡結構而建立的生命表, 適用於生命週期長如木本植物之族群研究 (Silvertown, 1987; Begon et al., 1996)。

臺灣冷杉 (*Abies kawakamii* (Hayata) Ito) 是臺灣特有種, 分布海拔介於 2,400-3,600 m, 為臺灣森林界線 (forest line) 樹種組成之一 (Liu, 1971), 主要分布北起太平山、南湖大山, 南迄卑南主山, 大致呈連續性分布, 常以純林群聚及森林界線景觀呈現, 是最具代表性之臺灣

亞高山植群 (subalpine vegetation)，因此受到許多學者關注研究 (森邦彥, 1936a、1936b；柳楮, 1968；賴國祥, 1992；黃群修, 1994；陳榮欽；1995；黃凱易和李旻旻, 1999)。臺灣冷杉分布地點以雪山黑森林地區最負盛名，本研究以雪山主峰線為研究範圍，推測臺灣冷杉在不同演替階段族群動態，並就臺灣冷杉—玉山圓柏 (*Abies kawakamii*-*Juniperus squamata* ecotone) 交會帶以及臺灣冷杉—臺灣鐵杉交會帶 (*Abies kawakamii*-*Tsuga kawakamii* ecotone) 上的競爭、更新、結構及演替加以探討，以瞭解臺灣冷杉族群動態模式。

## 二、材料與方法

### (一) 研究區域

依據雪山植群形相特徵 (physiognomic character) 及氣候帶研究結果 (Su, 1984；邱清安等, 2008、2010；王偉等, 2010)，以海拔高度超過3,000 m臺灣冷杉林型及亞高山植群帶為研究範圍，主要位於雪山主東線步道4.7 k處至雪山主峰頂 (10.9 k)。研究區內地質屬於中央山脈地質區之西部亞區的雪山山脈帶，由第三紀的亞變質岩組成，地質帶中以深灰色的硬頁岩和板岩為主 (何春蓀, 1986)。雪山主峰沿線地區出露岩層大致以海拔3,000 m為界，界線以上稜線和接近稜線部分山坡，出露岩層大部分為白冷層的變質砂岩，海拔3,000 m以下則出露佳陽層之板岩 (劉桓吉等, 2004)。氣候方面依據陳正祥 (1957) 之臺灣氣候分類結果，本區屬於寒帶重溼氣候 (AC')，溫度低而溼度高，冬季有霧雪。自2009年開始雪霸國家公園管理處於雪山圈谷、黑森林、三六九山莊與哭坡頂等4處地點設置自動氣象站，觀測與蒐集相關參數，用以分析高山生態系之微氣象特徵與熱量收支，結果顯示，降雨量的梯度分布隨海拔遞升而遞增的趨勢；2009年至2010年10月期間共有34場降雪事件，總積雪高度為100.6 cm，降雪、積雪期間獲得145.0 mm的等量降水 (魏聰輝和林博雄, 2010)。

### (二) 樣區設置及調查項目

於雪山主峰線臺灣冷杉林生育地設置50 m×40 m樣區 (0.2 ha)，共設置7個樣區，樣區編號為A1-A7，樣區內劃設20個10 m×10 m小區。調查時將植物區分為喬木層 (overstory) 及地被層 (understory)。凡胸徑大於1 cm者，列入喬木層，記錄植物種類、胸高直徑 (diameter at breast height, DBH)；胸徑小於1 cm之樹種、草本及蕨類植物，記錄物種及覆蓋度。另調查各樣區之海拔高度 (altitude, Alt.)、坡度 (slope, Slo.)、全天光空域 (whole light sky, WLS)、直射光空域 (direct light sky, DLS)、方位 (aspect, Asp.)與計算水分梯度 (moisture gradient, Mos) 等。

### (三) 資料分析

#### 1. 族群結構

在特定時間內調查單一物種不同齡級或徑級之數量，本研究以徑級區間代替年齡結構，臺灣鐵杉 (*Tsuga kawakamii*)、臺灣冷杉、玉山圓柏 (*Juniperus squamata*) 等喬木以胸高直徑 (DBH) 每10 cm為一分級，玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 及巒大花楸 (*Sorbus randiensis*) 之胸高直徑以每3 cm為一分級，代表樹種可支配資源之能力。此外亦針對林分內之枯立木量測胸高直徑及株數，並根據樹皮特徵判斷樹種。將上述資料計算各徑級之株數，以SigmaPlot for windows version 11.0套裝軟體，繪出徑級分布圖。

#### 2. 靜態生命表及生存曲線繪製

經本研究觀察並參考賴國祥 (1992)、賴國祥和陳明義 (1995)、莊貴瑜 (1999) 之研究發現，臺灣冷杉多以20 cm以下劃分為稚樹，且大多植株在徑級大於20 cm時開花。因此，本研究於2008年6月調查樣區內臺灣冷杉胸高直徑小於1 cm的植株視為小苗 (seedling)，小於胸高直徑20 cm之林木為稚樹 (sapling)，大於胸高直徑20 cm之林木為成熟木 (adult tree)。列出臺灣冷杉林族群動態生命表編制，並繪製存活曲線圖、死亡曲線圖和致死力曲線圖。靜態生命

表各項欄位分別為：

$ax$ ：為在  $x$  徑級內出現的個體數

$l_x$ ：為在  $x$  徑級開始時標準化存活個體數  
(一般標準化為1,000),  $l_x = a_x / a_0 * 1000$

$d_x$ ：為從  $x$  徑級到  $x+1$  徑級間隔期內標準化死亡數,  $d_x = l_x - l_{x+1}$

$q_x$ ：為從  $x$  徑級到  $x+1$  徑級間隔期間死亡率,  $q_x = d_x / l_x * 100\%$

$K_x$ ：致死力 (killing-power),  $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$

$ex$ ：期望壽命, 進入  $x$  徑級個體的生命期望壽命

### 三、結果與討論

#### (一) 族群結構

本研究7個樣區橫跨雪山主峰線臺灣冷杉—臺灣鐵杉交會帶 (A1樣區)、臺灣冷杉林型 (A2-A6樣區)、臺灣冷杉—玉山圓柏交會帶 (A7樣區), 總計出現木本植物有6種, 臺灣冷杉皆為第一層樹冠層樹種, 共調查臺灣冷杉800株, 平均密度為571株/ha, 各樣區喬木層調查結果如下：

A1樣區位於雪山主峰線4.6 k處, 海拔高3,010 m, 為臺灣冷杉及臺灣鐵杉交會帶, 優勢冠層由臺灣鐵杉 (142株) 與臺灣冷杉 (78株) 組成, 刺柏 (*J. formosana*) 僅發現1株, 林分密度為1,105株/ha, 臺灣冷杉密度390株/ha。枯木共156株, 根據枯木樹皮特徵鑑定, 本區以臺灣鐵杉佔大多數 (106株), 惟均屬小徑級; 臺灣冷杉枯立木50株, 地被植物優勢組成爲玉山箭竹 (*Yushania niitakayamensis*) 與苔蘚 (表1)。A2樣區位於雪山主峰線5.6 k處, 海拔高3,166 m, 總共調查245株, 其中臺灣冷杉119株數量最多, 臺灣鐵杉 (5株)、玉山圓柏 (4株) 零星分布本區, 巒大花楸 (15株) 與玉山杜鵑 (102株) 組成第二層樹冠層; 臺灣冷杉枯立木48株、玉山杜鵑枯立木14株。A3樣區位於雪山主峰線6.6 k處, 海拔高3,170 m。樣區內的喬木數量是所有樣區最少, 總計135株, 其中臺灣冷杉116

株、臺灣鐵杉1株; 巒大花楸 (6株) 與玉山杜鵑 (12株) 構成第二層樹冠層, 林分密度為675株/ha, 臺灣冷杉密度為850株/ha。本樣區與A2樣區地被環境相似, 皆以玉山箭竹爲最優勢, 兩者差異在於A2樣區第二層樹冠組成以玉山杜鵑和巒大花楸較爲優勢, 且本區與A2樣區幾無臺灣冷杉小苗。臺灣冷杉枯立木56株。

A4樣區位於雪山主峰線7.8 k處, 海拔高3,352 m, 自369山莊後方草地轉進黑森林步道上。林分密度為1,075株/ha, 臺灣冷杉計213株, 密度1,065株/ha; 冠層組成以臺灣冷杉最優勢; 玉山圓柏 (1株) 及巒大花楸 (1株) 零星分布, 林下優勢組成爲苔蘚 (表1)。本區相較其他6個樣區, 樹冠層孔隙 (gap) 數量及面積均大, 樣區內枯立木84株均屬臺灣冷杉, 是本研究臺灣冷杉枯木數量最多之樣區。A5樣區位於雪山主峰線8.5 k步道下方, 海拔高3,313 m, 樣區內植株總計201株, 林分密度為1,005株/ha, 第一冠層優勢樹種爲臺灣冷杉58株, 臺灣冷杉密度僅290株/ha, 巒大花楸爲第二層樹冠層計143株, 枯立木全爲臺灣冷杉計32株; 優勢地被爲苔蘚 (表1)。A6樣區位於步道9.0 k黑森林水源地附近, 海拔3,423 m, 地勢較平坦, 地被以苔蘚及禾本科植物爲主要組成。第一層冠層樹種爲臺灣冷杉 (116株), 第二層冠層以巒大花楸 (9株) 與臺灣冷杉稚樹構成 (表1), 枯木計57株; 本區林分密度為625株/ha, 臺灣冷杉密度580株/ha。A7樣區與A6樣區相鄰, 亦位於步道9.0 k黑森林水源地附近; 夏季時, 兩樣區之間有溪水相隔, 海拔3,401 m。本區已進入臺灣冷杉與玉山圓柏之交會帶, 第一層冠層樹種爲臺灣冷杉100株、玉山圓柏計有35株, 巒大花楸2株零星分布 (表1), 枯木計27株; 本區林分密度為685株/ha, 臺灣冷杉密度500株/ha。

由7個臺灣冷杉林樣區之族群結構來看, 可以將雪山主峰線不同林分之臺灣冷杉大致歸納成鐘形分布、雙峰分布以及反J型分布等3種徑級分布類型, 其中以鐘形分布型最多。由於

表1. 雪山主峰線臺灣冷杉林A1-A7樣區屬性資料表

Table 1. The characteristics of A1-A7 *Abies* forest type plots in East Xue Trail of Xue Mountain.

樣區編號	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7
海拔高度 (m)	3,010	3,166	3,170	3,352	3,313	3,423	3,401
步道位置	4.6 k	5.6 k	6.6 k	7.8 k	8.5 k	9.0 k	9.0 k
GPS點 (TW97)	X=278004 Y=2698257	X=277236 Y=2698154	X=276247 Y=2698256	X=275313 Y=2698606	X=274795 Y=2698806	X=274444 Y=2698564	X=274378 Y=2698583
坡度	28	28	25	21	20	12	8
坡向	0	265	305	37	354	9	44
<b>各樣區出現樹種及株數</b>							
臺灣冷杉	78	119	116	213	58	116	100
臺灣鐵杉	142	5	1	0	0	0	0
刺柏	1	0	0	0	0	0	0
玉山圓柏	0	4	0	1	0	0	35
巒大花楸	0	15	6	1	143	9	2
玉山杜鵑	0	102	12	0	0	0	0
株數總計	221	245	135	215	201	125	137
密度 (株/ha)	1,105	1,225	675	1,075	1,005	625	685
地被種數	26	25	24	29	41	21	46
臺灣冷杉小苗數	7	0	0	261	217	150	68
優勢地被	苔蘚 玉山箭竹	玉山箭竹	玉山箭竹	苔蘚	苔蘚	苔蘚	苔蘚

臺灣冷杉為松科之陽性樹種，更新主要以孔隙更新為主 (黃群修, 1994)，與其他地區冷杉屬植物相同 (王微等, 2004；劉慶, 2004；張遠彬等, 2006; Gao and Gao, 2007; Muscolo et al., 2010)。雪山雪東線步道兩旁臺灣冷杉多樣的徑級分布結構顯示研究區之臺灣冷杉林處於不同微環境及演替狀態，反映臺灣冷杉植物社會呈現孔隙循環更新的特性。由於本研究取樣時並未針對臺灣冷杉之孔隙，或臺灣冷杉與玉山箭竹草生地之交會帶進行取樣，中、小徑級植株被取樣的個體數較少，因此雪山主峰線臺灣冷杉林之徑級結構多呈現鐘形分布型。

1. 鐘形分布型：A1、A3、A4、A5、A6樣區

A1、A3、A4、A5、A6等5個樣區之臺灣冷杉徑級結構皆呈現鐘形分布，各樣區之物種組成與生育地環境不盡相同，為本研究區域不

同林分最優勢的徑級分布類型。A1樣區臺灣冷杉在31-40 cm徑級區間，株數有減少趨勢，並缺乏61-90 cm徑級植株，僅在91-100 cm徑級有1株；A3樣區之臺灣冷杉株數頻度最高的徑級為21-50 cm級，屬於稚樹至成熟階段，大於60 cm徑級的株數明顯減少 (圖1-A3)。A3樣區與A2樣區地被環境相似，皆以玉山箭竹為最優勢，兩者差異在於A2樣區第2層樹冠組成以玉山杜鵑和巒大花楸較為優勢，且A3與A2樣區幾無臺灣冷杉小苗，反映出玉山箭竹的優勢對於臺灣冷杉小苗的建立成功與否有關鍵的影響，比第二層林冠影響可能要大。李媛等 (2007) 研究臥龍自然保護區華西箭竹 (*Fargesia nitida*) 對岷江冷杉 (*A. faxoniana*) 小苗更新研究發現，一定密度之華西箭竹環境下岷江冷杉小苗生長和更新較好；但華西箭竹大量分佈區

域，岷江冷杉小苗更新和生長受到抑制，可能影響岷江冷杉族群擴散以及群落發展。賴國祥、陳明義 (1995) 指出，玉山箭竹對臺灣冷杉存在毒他作用，影響臺灣冷杉族群建立與擴張；再者，玉山箭竹叢生之竹桿與緻密的地下莖不利於臺灣冷杉種子苗之建立與存活 (歐辰雄，2008)。

A4樣區之臺灣冷杉徑級分布上呈現波動，10 cm以下的株數較少，在21-30 cm徑級林木數量最豐富，就臺灣冷杉之族群結構看來，尚處在競爭排除期階段 (圖1-A4)。A5樣區調查中臺灣冷杉數量最少的地區，臺灣冷杉之徑級結構呈現鐘形分布，徑級多為41-90 cm之間，而缺乏30 cm以下之林木，第二層林冠組成爲巒大花楸143株，是7個樣區中巒大花楸數量最多之區。A6樣區臺灣冷杉徑級結構呈現鐘形分布，主要由21-70 cm徑級林木組成，10 cm以下株數非常少，反映出林分處於競爭排除期階段，稚樹因環境不適宜或難以由小苗獲得補充而減少；而在80 cm以上徑級略有波動，並有2株胸徑大於100 cm以上老齡木。由臺灣冷杉的徑級結構可能反映稚樹補充將逐漸減少，開始朝向成熟林分演進 (圖1-A6)。

## 2. 雙峰分布型：A2樣區

A2樣區之臺灣冷杉直徑級分布呈現連續型雙峰分布，樣區內植株於徑級21-30 cm時株數驟減，因而形成連續型雙峰分布 (圖1-A2)。徑級結構呈雙峰分布型反映出在此種環境下的臺灣冷杉可能發生數次的更新停滯期，顯示臺灣冷杉在更新時受到種子結實的豐欠年、種子萌發與生長時的環境以及受到外界干擾等因素影響。此外，A2樣區位於雪山東峰附近，周遭爲火燒後的玉山箭竹草生地 (林永發、邱清安，2002)，因此本區可能受到火燒干擾，造成本區臺灣冷杉直徑雙峰分布情形。此分布型與Taylor 及Qin (1992) 研究發現岷江冷杉 (*A. faxoniana*) 的天然更新過程受到冷箭竹 (*Bashania fangiana*) 的生長週期 (成熟—死亡恢復—建立) 有波動變化情形相似。

## 3. 反J型分布：A7樣區

A7樣區臺灣冷杉之徑級分布略呈反J型，但小徑級的稚樹量沒有明顯較多，可能顯示臺灣冷杉在後續個體的補充上受到分布限制 (圖1-A7)。本區屬臺灣冷杉—玉山圓柏交會帶，現場調查發現本區玉山圓柏徑級<10cm數量約31株，而臺灣冷杉徑級<10 cm僅19株。

依據雪山主峰線海拔梯度變化，臺灣冷杉林下伴生木本植物爲臺灣鐵杉、玉山杜鵑、巒大花楸及玉山圓柏。彙整各樣區出現上述物種之徑級分布圖 (圖4)，臺灣鐵杉徑級20 cm以下數量最多，略呈反J型分布；玉山圓柏多出現在A7樣區，由於A7位於臺灣冷杉與玉山圓柏之交會帶，因此玉山圓柏小苗數量相對較其他區高；巒大花楸徑級9 cm以下數量最多，主要組成臺灣冷杉林第二層冠層，徑級大於15 cm以上則零星出現；玉山杜鵑以A2樣區數量最多，徑級結構略呈鐘形分布，以徑級9 cm數量最多，

將7個臺灣冷杉林樣區資料彙整，並將1-20 cm徑級之株數合併計算視爲稚樹，製作全區臺灣冷杉徑級結構圖 (圖2)。結果顯示，臺灣冷杉以胸高直徑<20cm的株數最多，而第1徑級至第5徑級佔總株數的78.5%，臺灣冷杉大多爲胸高直徑<70 cm組成 (60%株數)。以負指數函數分析徑級結構分布趨勢，所得方程式爲 $y=419.7747e^{-0.0309x}$ ， $R^2=0.9876$ ；此結果與黃群修(1994)於本研究鄰近地點探討雪山北坡臺灣冷杉林族群結構，呈現負指數函數曲線相近。

7個樣區內臺灣冷杉枯立木徑級結構呈反J型分布 (圖3)，其中以徑級<20 cm之稚樹死亡株數最多，徑級30cm以下枯立木佔59.4%，是臺灣冷杉枯立木之主要組成，此結果反映出臺灣冷杉在稚樹階段的主要致死原因，可能是受到環境限制所影響，例如土層淺薄、低溫致使稚樹階段之臺灣冷杉無法順利長成，而大量死亡。枯立木的分布主要受到林分局部活立木密度因素制約 (羅大慶等，2004)，隨著徑級越大，枯立木株數亦逐漸下降，此時可能受到

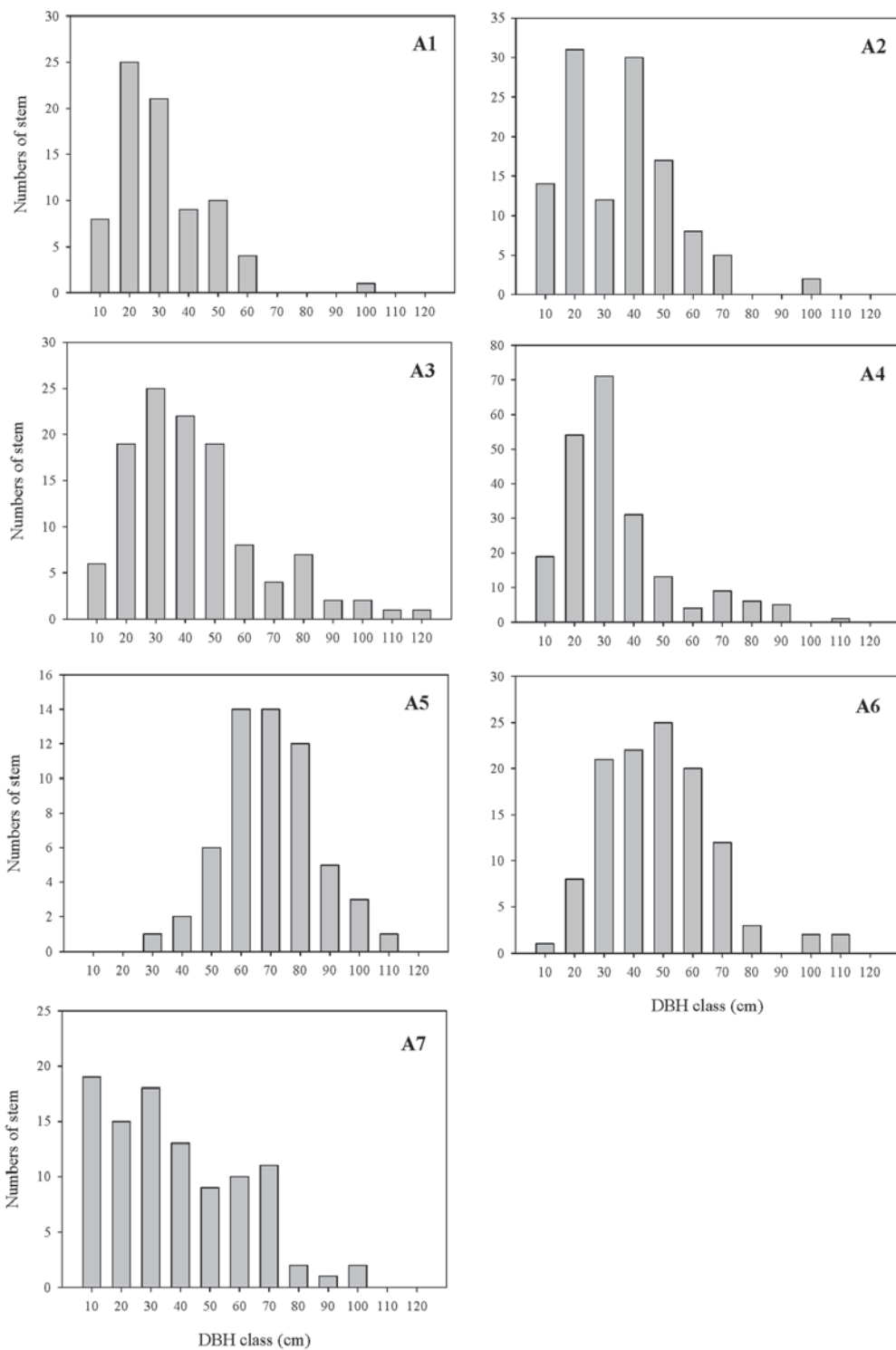


圖1. 雪山主峰線各樣區臺灣冷杉徑級分布圖。

Fig. 1. The DBH class distribution of *Abies kawakamii* in East Xue Trail of Xue Mountain.

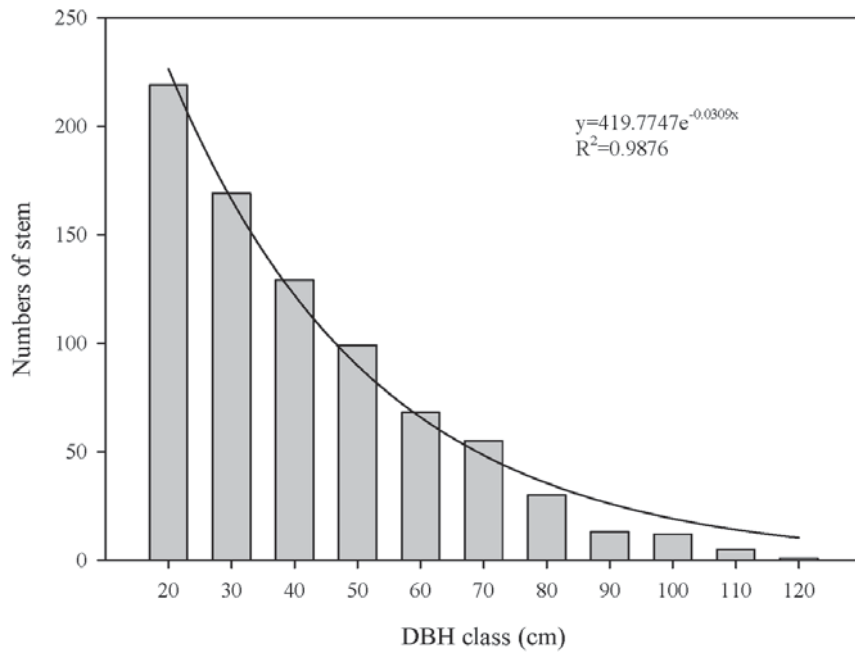


圖2. 雪山主峰線臺灣冷杉族群徑級結構圖。

Fig. 2. The DBH class distribution of *Abies kawakamii* population in East Xue Trail of Xue Mountain.

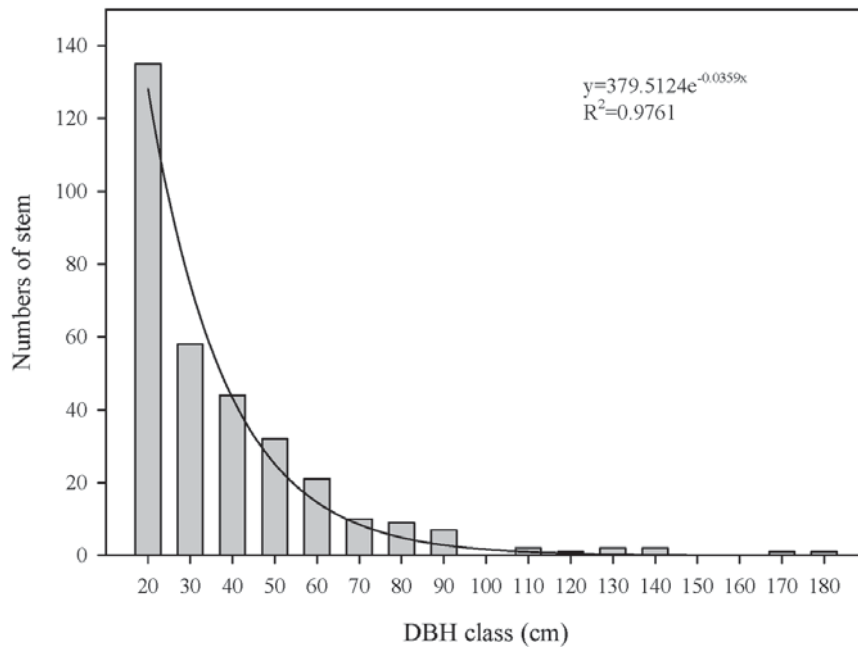


圖3. 雪山主峰線臺灣冷杉族群枯立木徑級分布圖。

Fig. 3. The dead tree DBH class distribution of *Abies kawakamii* population in East Xue Trail of Xue Mountain.



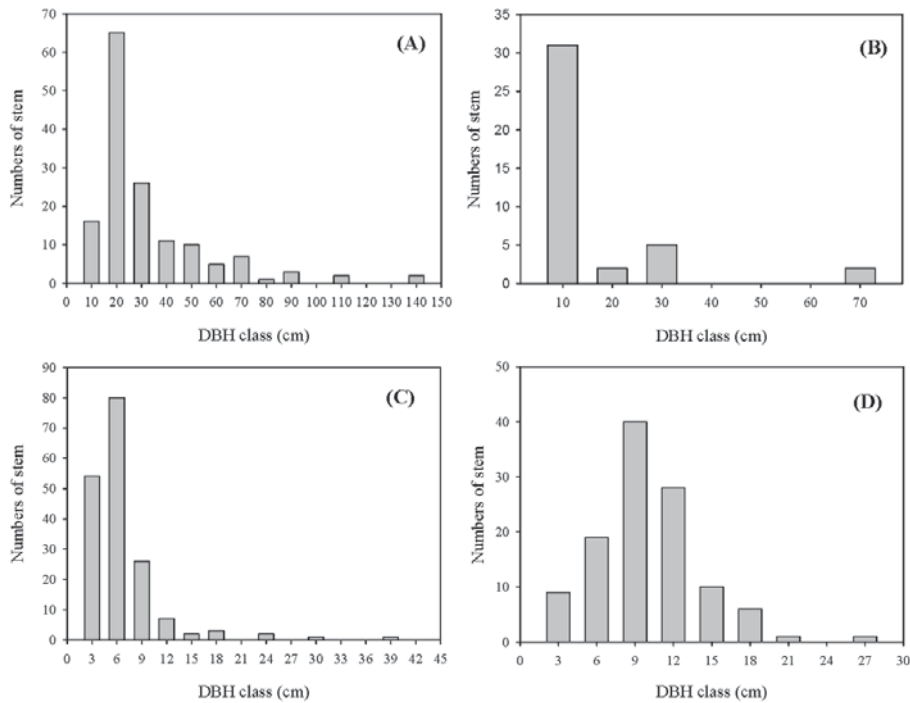


圖4. 雪山主峰線臺灣冷杉林伴生木本植物徑級分布圖：(A)臺灣鐵杉；(B)玉山圓柏；(C)巒大花楸；(D) 玉山杜鵑。

Fig. 4. The DBH class distribution of associated plant at *Abies kawakamii* population in East Xue Trail of Xue Mountain. (A)*Tsuga kawakamii*; (B)*Juniperus squamata*; (C)*Sorbus randiensis*; (D) *Rhododendron pseudochrysanthum*.

競爭排除期之影響，因而產生較大徑級之枯立木。另枯立木來源最多的樣區為A1樣區位於臺灣冷杉與臺灣鐵杉交會帶，樣區內枯立木徑級小於20 cm主要為臺灣鐵杉，枯立木徑級31-80 cm均為臺灣冷杉。交會帶區域為兩族群階屬不適狀態的環境。本研究亦發現，枯立木在雪山地區分布非常不均勻，部份林分有較多的趨勢，顯示雪山地區的臺灣冷杉受到環境變異、干擾(火燒、颱風等)、競爭，以及更新過程等因素，致使各林分之族群結構異質性大。羅大慶等(2004)調查急尖苞冷杉枯立木徑級結構發現，90%中徑死亡木都染有心腐病，而推斷急尖苞冷杉發育接近林分平均年齡時是心腐病的高峰期。此外，中徑級成熟木的枯死可能顯示成植株對空間、光照和養分的激烈競爭，

導致強烈的自疏、他疏(李曉笑等，2011)。在調查期間亦發現，臺灣冷杉61-80 cm之新鮮倒木中，大多數樹木的中心多已腐朽，此反映中徑級臺灣冷杉枯立木可能為一些生長劣勢的個體，因競爭過程或感染心腐病等致死所致。

#### (二) 靜態生命表與生存曲線

本研究調查的臺灣冷杉族群，是屬同一時期所有樣區內個體的徑級資料，反映了多個世代重疊年齡動態的一個特定時間，即雪山地區臺灣冷杉之特定時間生命表。由永久樣區臺灣冷杉小苗數(樣區5條樣帶中，2條樣帶地被臺灣冷杉小苗數乘以2.5倍，即 $703 \times 2.5 = 1,757.5$ 株)為種子苗(seedling)數，20 cm以下徑級之林木為稚樹，大於20 cm徑級之林木視為成熟木，進行雪山主峰線臺灣冷杉林族群靜態生命

表編制(表2)。依據生命表為基礎，以標準化存活數 $lx$ 為縱坐標，徑級為橫坐標繪製存活曲線(圖5)；以 $qx$ 、 $kx$ 為縱坐標，徑級為橫坐標繪製死亡率曲線和致死曲線(圖6)。平均生命期望( $ex$ )反映各徑級內個體的生命期望壽命，本研究結果顯示雪山地區的臺灣冷杉小苗一旦長成樹則有較高的生命期望壽命。

Deevey(1947)所繪之存活曲線(survivorship curve)分為I、II、III等三種類型，分別表示，I型：生存曲線呈凸型，表示族群大多數個體能在達到平均生理壽命時，同時死亡；II型：對角型，表示各齡級具有相同之死亡率；III型：凹型，表示小苗死亡率高，成熟後死亡率降低而趨於穩定。依據Deevey(1947)分類方式劃分雪山主峰線臺灣冷杉存活曲線接近Deevey-III型(圖5)。此結果與李先琨等(2002)、程偉等(2005)、張文輝等(2005)、任青山等(2007)、張橋英等(2008)、李曉笑等(2011)研究元寶山冷杉(*A. yuanbaoshanensis*)、岷江冷杉(*A. faxoniana*)、秦嶺冷杉(*A. chensiensis*)、急尖長

苞冷杉(*A. georgei* var. *smithii*)、長苞冷杉(*A. georgei*)、梵淨山冷杉(*A. fanjingshanensis*)等族群動態情形相近。然因本研究皆於臺灣冷杉林中取樣，對於臺灣冷杉此種以孔隙為主要更新的樹種而言，小苗與稚樹數或有低估。若調查包含孔隙或與玉山箭竹交會帶之小苗及稚樹量，臺灣冷杉生存曲線則真實反映為Deevey-III型。

由生命表及存活曲線得知，臺灣冷杉小苗僅10%株數得以生長成稚樹，一旦進入稚樹期後，稚樹生長存活趨勢穩定、漸趨平衡(表2、圖5)。臺灣冷杉族群的死亡率曲線和致死力曲線大致重合，變化趨勢大致相同(圖6)，都出現2個高峰期，此現象與岷江冷杉相近(程偉等，2005)，另臺灣冷杉徑級100 cm以上可能因取樣數量不足，使致死力及死亡率上升。第1階段發生在小苗發育至稚樹過程，此與臺灣冷杉的更新模式和所處位置有關。由於臺灣冷杉以孔隙更新為主，環境篩選強度大，受限於孔隙有無、大小、地被層組成等因素，小苗生長

表2. 雪山主峰線臺灣冷杉族群靜態生命表

Table 2. The static life table of *Abies kawakamii* population in East Xue Trail of Xue Mountain.

分級	徑級區間 (cm)	調查株 數(ax)	標準化 存活率 (lx)	死亡數 (dx)	死亡率 (qx)	ln(ax)	ln(lx)	各齡級 致死力 (kx)	期望壽命 (ex)
1	Seedling	1,758	1000.0	875.4	0.875	3.245	3.000	0.905	0.953
2	1-20	219	124.6	28.4	0.228	2.340	2.095	0.113	3.137
3	21-30	169	96.1	22.8	0.237	2.228	1.983	0.117	2.917
4	31-40	129	73.4	17.1	0.233	2.111	1.866	0.115	2.667
5	41-50	99	56.3	17.6	0.313	1.996	1.751	0.163	2.323
6	51-60	68	38.7	7.4	0.191	1.833	1.587	0.092	2.154
7	61-70	55	31.3	14.2	0.455	1.740	1.495	0.263	1.545
8	71-80	30	17.1	9.7	0.567	1.477	1.232	0.363	1.417
9	81-90	13	7.4	0.6	0.077	1.114	0.869	0.035	1.615
10	91-100	12	6.8	4.0	0.583	1.079	0.834	0.380	0.708
11	101-110	5	2.8	2.3	0.800	0.699	0.454	0.699	0.600
12	111-120	1	0.6	—	—	0.000	-0.245	—	0.500

空間相對狹小，致使小苗存活率降低，而小苗發育至稚樹階段的死亡率近90%，然而不同林分樣區之小苗數量不一，根據現場調查結果，認為可能受到地被植物類型及微環境孔隙所影響(表1)。

靜態生命表中期望壽命 ( $ex$ ) 反映出臺灣冷杉小苗活過稚樹期，則有較高的生命期望壽命，隨著徑級與齡級增大，臺灣冷杉的存活率

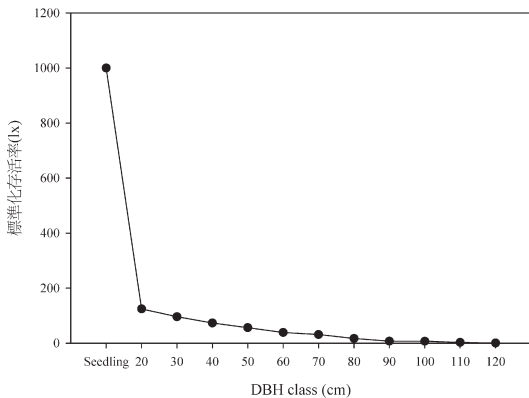


圖5. 雪山主峰線臺灣冷杉族群存活曲線圖。  
Fig. 5. The survivor plots of *Abies kawakamii* population in East Xue Trail of Xue Mountain.

與期望壽命隨之下降。由各齡級致死力及死亡率顯示，第2死亡高峰期發生在徑級61-80 cm，致死率近50%，推測臺灣冷杉可能處於青壯期，個體對營養空間的需求不斷增大，水分、光度、空間等因子不能滿足其需求，植株間競爭激烈，自疏和他疏作用增強，個體適應差異明顯而導致第2個死亡高峰期出現。此結果由枯立木之徑級結構亦可獲得(圖5)。

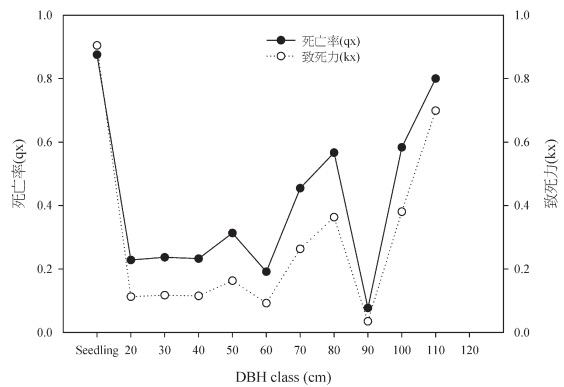


圖6. 雪山主峰線臺灣冷杉族群死亡率和致死力曲線圖。  
Fig. 6. The dead rate and killing power plots of *Abies kawakamii* population in East Xue Trail of Xue Mountain.

## 五、結論

- (一) 雪山主峰線臺灣冷杉族群由徑級結構屬於反J型分布，然以不同林分呈現，則可為分為鐘型分布、雙峰型分布及反J型分布等3種類型，應可呈現不同微環境及演替趨勢。
- (二) 雪山主峰線臺灣冷杉族群之靜態生命表可知，臺灣冷杉小苗死亡率高，約只有10%之小苗得以長成稚樹，一旦進入稚樹期後則有較高生命期望壽命，其存活曲線接近Deevey-III型之分布曲線。
- (三) 雪山主峰線臺灣冷杉族群小苗數量受到玉山箭竹、孔隙影響甚大；若地被植群以玉

山箭竹為主，較不利臺灣冷杉小苗長成。現場亦發現在孔隙較多之林分，其小苗數量及枯立木相對較多。

## 六、致謝

本文承蒙雪霸國家公園管理處提供研究經費補助，以及國立中興大學森林學系森林植物分類暨生態研究室同學協助調查，特此誌謝。

## 七、引用文獻

王偉、邱清安、蔡尚憲、許俊凱、曾喜育、呂金誠 (2010) 雪山主峰沿線植物社會調查研究。林業研究季刊32(3): 15-34。

- 王微、陶建平、李宗峰、張煒銀、丁易 (2004) 臥龍自然保護區亞高山暗葉林林隙特徵研究。應用生態學報15(11): 1989-1993。
- 任青山、楊小林、崔國發、王景升、黃瑜、Wei X. H、Li Q. L. (2007) 四藏色季拉山林線冷杉種群結構與動態。生態學報 27(7): 2669-2677。
- 何春蓀 (1986) 臺灣地質概論。經濟部中央地質調查所。共153頁。
- 李先琨、向悟生、唐潤琴 (2002) 瀕危植物元寶山冷杉種群生命表分析。熱帶亞熱帶植物學報10(1): 9-14。
- 李先琨、向悟生、歐祖蘭、蘇宗明、黃玉清、唐潤琴、寧世江、陸樹華、何成新、李瑞棠、唐紹清、李鳳英、王燕、莫權輝、趙天林、葉文培 (2006) 瀕危植物元寶山冷杉與南方紅豆杉種群生態學研究。科學出版社。北京。。
- 李媛、陶建平、王永健、余小紅、席一 (2007) 亞高山暗針葉林林緣華西箭竹對岷江冷杉小苗更新的影響。植物生態學報31(2): 283-290。
- 李曉笑、王清春、崔國發、楊傳東 (2011) 瀕危植物梵淨山冷杉野生種群結構及動態特徵。西北植物學報31(7): 1479-1486。
- 林永發、邱清安 (2002) 環山與雪山東峰火燒後植群之變化。雪霸國家公園管理處自行研究案報告書。
- 邱清安、林鴻志、廖敏君、曾彥學、歐辰雄、呂金誠、曾喜育 (2008) 臺灣潛在植群形相分類方案。林業研究季刊30(4): 89-112。
- 邱清安、曾彥學、王志強、廖敏君、曾喜育 (2010) 臺灣高山寒原植群之商榷及其在生態氣候觀點下的潛在位置。林業研究季刊 32(3): 89-102。
- 柳楮 (1968) 臺灣植物群系之分類。臺灣省林業試驗所報告第166號。
- 張文輝、許曉波、周建云、謝宗強 (2005) 瀕危植物秦嶺冷杉種群數量動態。應用生態學報16(10): 1799-1804。
- 張遠彬、王開遠、鮮駿仁 (2006) 岷江冷杉林林窗小氣候及其對不同齡級岷江冷杉幼苗生長的影響。植物生態學報30(6): 941-946
- 張橋英、羅鵬、張遠春、石福孫、易紹良、吳寧 (2008) 白馬雪山陰坡林線長苞冷杉種群結構特徵。生態學報28(1): 129-135。
- 莊貴瑜 (1999) 合歡山臺灣冷杉群落樹齡結構與草原推移之研究。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文。
- 陳正祥 (1957) 氣候之分類與分區。林業叢刊第七號。國立臺灣大學農學院實驗林。
- 陳榮欽 (1995) 合歡山區臺灣冷杉林樹齡學之研究。國立中興大學植物學系碩士論文。
- 程偉、吳寧、羅鵬 (2005) 岷江上游林線附近岷江冷杉種群的生存分析。植物生態學報 29(3): 349-353。
- 黃凱易、李旻旻 (1999) 協和遙測與數值地形模型於臺灣冷杉生育地之模擬。中華林學季刊 32(1): 91-107。
- 黃群修 (1994) 雪山北坡臺灣冷杉林森林動態與族群結構之研究。國立臺灣大學森林學研究所資源保育組碩士論文。
- 劉桓吉、俞錚皞、楊金臻 (2004) 岩石的故事：雪霸國家公園地形地質解說專書。內政部營建署雪霸國家公園管理處。
- 劉棠瑞、蘇鴻傑 (1983) 森林植物生態學。臺灣商務印書館。
- 劉慶 (2004) 林窗對長苞冷杉自然更新幼苗存與生長的影響。植物生態學報28(2): 204-209。
- 歐辰雄 (2008) 雪山主峰線臺灣冷杉族群動態監測。雪霸國家公園管理處委託辦理計畫。
- 賴國祥 (1992) 臺灣亞高山針葉樹林與草生地間推移帶動態結構之探討。國立中興大學植物學研究所博士論文。
- 賴國祥、陳明義 (1995) 臺灣亞高山針葉樹林與草生地間推移帶之植群結構。中華林學季

- 刊28(3): 13-22。
- 魏聰輝、林博雄 (2010) 第一章、高山微氣象與熱量收支之研究。呂金誠、歐辰雄 (2010) 雪山地區高山生態系整合研究。雪霸國家公園管理處委託研究計畫，第1-1~1-80頁。
- 羅大慶、郭泉水、黃界、潘剛、辛學兵、鄭維列 (2004) 西藏色季拉原始冷杉林死亡木特徵研究。生態學報24(3): 635-639。
- 森邦彥 (1938a) 次高山，山莊附近のニヒタカトドマツ (*Abies kawakamii* Ito.) 林の下草の植物群落學的研究(I)。植物及動物6(9): 60-70。
- 森邦彥 (1938b) 次高山，山莊附近のニヒタカトドマツ (*Abies kawakamii* Ito.) 林の下草の植物群落學的研究(II)。植物及動物6(10): 46-52。
- Begon, M., M. Mortimer and D. J. Thompson (1996) Population Ecology-A unified Study of Animals and Plants. 3<sup>rd</sup>ed Blackwell Science Ltd. 247 pp
- Deevey Jr., E. S. (1947) Life tables for natural population of animals. Quarterly Review of Biology 22: 283-314.
- Gao, J. R. and Y. Gao (2007) Effects of disturbance on regeneration of *Abies fabri* forests at the upper reaches of the Yangtze River. Forestry Studies in China 9(1): 27-32.
- Liu, T. S. (1971) A Monograph of the Genus *Abies*. Department of Forestry. College of Agriculture National Taiwan University. P. 127-131.
- Muscolo, A., M. Sidari, S. Bagnato, C. Mallamaci and R. Mercurio (2010) Gap size effects on above-and below-ground processes in a silver fir stand. European Journal of Forest Research 129: 355-365.
- Silvertown, J. W. (1987) Introduction to Plant Population Ecology. 2<sup>nd</sup>ed Longman Scientific & Technical. 229 pp.
- Silvertown, J. W. and D. Charlesworth (2001) Introduction to Plant Population Ecology. 4<sup>th</sup>ed Blackwell Science Ltd. 347 pp.
- Su, H. J. (1984) Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (2): Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. Quarterly Journal of Chinese Forestry 17(4): 57-73.
- Taylor, A. H. and Z. Qin (1992) Tree regeneration after bamboo die-back in Chinese *Abies-Betula* forests. Journal of Vegetation Science 3: 253-260.

