

## 台灣杉的前世今生—蘇鴻傑教授

### 【一、前言】

經常遨遊台灣山林的人，無不讚歎寶島的山高林茂，而最雄偉的台灣森林，非檜木神木林莫屬，所以體力充沛的登山隊，紛紛遠征深山，探訪紅檜神木，而一般大眾遊客也獨鍾風景區的單株神木，如想就近遊覽神木成群的大森林，則北部橫貫公路的達觀山森林遊樂區與棲蘭歷代神木園區是最容易到達的景點。

台灣的檜木林出現在中海拔的雲霧帶，組成的針葉樹除紅檜與台灣扁柏的柏科樹種以外，還有香杉、台灣杉等杉科樹木，後兩種數量較少，難有大面積成林，屬珍稀物種。尤其是台灣杉（*Taiwania*），更是被喻為針葉樹的王者，其帝王之尊的地位，源自樹形之高聳無比，雖然霧林帶的森林中也有直徑達一兩公尺的台灣杉巨木，但論樹幹肥壯則台灣杉難與紅檜神木匹敵，若以樹高相比，台灣杉才能出人頭地，超過七十公尺高的大樹時有所聞，在霧林帶的針闊葉混淆林中猶如鶴立雞群，可說是歐亞大陸最高的樹，與北美洲的世界爺（Redwood）同列全球最高之針葉樹。觀看台灣杉巨木，以隔山遠眺森林外貌最為醒目，可見一柱擎天的樹幹，高高突出森林底下的其他針葉樹與闊葉樹，其本身枝葉組成的樹冠也挺立在下層林冠之上。然而進入這種森林後，由於下層針闊葉樹的遮蔽，常不易看到台灣杉的樹梢，其優勢就消失了，而台灣杉的葉子與毬果也高高在上，無法看清楚，只有樹幹混在眾多的針葉樹之中，一般人不易察覺這種高出林梢的樹木存在。所以山林遊客大多看過檜木，但有過台灣杉之見聞者則屬少數。

玉山下的中海拔針闊葉混淆林可見到台灣杉的突出樹



這種特殊的台灣樹木，在上世紀之初才被植物學者發現，經日本學者早田文藏正式發表，以Taiwan的拉丁語轉化為屬名，學名*Taiwania cryptomerioides*，屬杉科（*Taxodiaceae*）之高大喬木，近代則併入廣義之柏科

（*Cupressaceae*）。杉科樹木大都為早期地質年代之子遺植物，其祖先可溯自中生代之原始松柏類，現存各屬大多僅含一兩種，且呈現隔離程度不等的不連續

分布。台灣杉即為此類植物之代表，目前僅分布在亞洲南部，包括台灣、中國西南部、緬甸北部及越南北部，然過去曾在中高緯度地區發現其化石，故其前世與今生之分布與生態，與地球之環境變遷有密切關係，且其現今之形態特徵在植物分類與演化上亦有舉足輕重的地位。

台灣杉筆直的樹幹高聳出闊葉樹的林冠



台灣杉之生態適應性頗廣，可視為喜光性之先驅樹種，在發育晚期之天然林中，台灣杉常與其他針葉樹與闊葉樹混生，且高於下層林冠，形成突出樹(emergent tree)。台灣杉生長快速，常出現於台灣中海拔干擾後之裸地，亦為台灣重要的造林樹種之一。以木材性質而言，臺灣杉的木理通直，材質輕軟，加工性質良好，且耐腐性及抗蟲性均可與檜木類相比，為極優越之本土材種。此外，台灣杉之化學成份亦頗具利用潛力，其心材中之抽出成分具有抗細菌、抗蟻、抗白蟻、抗真菌及抑止腫瘤細胞生長等生物活性，值得未來加強研究與開發。

台灣杉自 1906 年正式命名，至今已屆滿 100 年，值此世紀之交，不論就生物多樣性之保育，或未來利用與經濟價值之考量，對於此一孑遺植物均應採取域內及域外之保育措施，而其生物學與生態學的特性則為一切後續經營的基礎資訊。台灣大學實驗林管理處特於 2007 年底，邀請國內外學者，在溪頭舉辦「台灣杉命名滿一百週年國際學術研討會」，本文係改寫自筆者發表論文之部份摘錄內容(詳見蘇 2007 文獻)，旨在綜理過去之文獻，闡述台灣杉之古植物學與生態變遷歷史，以及現世植物之分類處理與森林發育動態。

在森林底下仰望台灣杉常高不見頂



## 【二、台灣杉的前世植群史】

### （一）第三紀的化石記錄

現今裸子植物的松柏類大抵起源於古生代末期之石炭紀與二疊紀，而於中生代之前半段達於鼎盛，至白堊紀之末期已有部份種類消滅，故很多種類僅見於化石。目前北半球尚有存活後裔的松科、杉科與柏科，經鑑定之化石可見於新生代第三紀（Tertiary）早期之地層。台灣杉之最早化石紀錄（*Taiwania schaeferi*）即出現在 Spitsbergen（Svalbard）群島之古新世（Paleocene）至始新世

（Eocene）地層（50-65 百萬年前），此島位在北極圈內，緯度達北緯 74-80 度，目前之植群僅有凍原（tundra）與極地石楠原（arctic heathland），但當時產生大量之落葉闊葉樹化石，唯已無存活之後裔可供辨識。而松柏類之巨型化石及花粉雖數量不多，然可鑑定至現存分類群（屬或甚至種），在已發現之 14 屬松柏類中，有 11 屬仍有物種存活於今世，其中雲杉（*Picea*）、松樹（*Pinus*）、側柏（*Thuja*）與鐵杉（*Tsuga*）仍生存於北美與歐亞大陸，長葉世界爺（*Sequoia*）與落羽松（*Taxodium*）則殘存於北美洲，另有 5 屬目前分布在亞洲東部，約在北緯 24-30 度之間，即此區特有之水杉（*Metasequoia*）、廣東杉

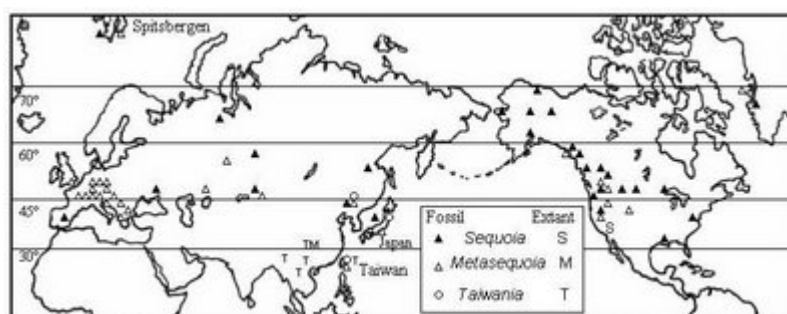
（*Glyptostrobus*）、金錢松（*Pseudolarix*）、日本金松（*Sciadopitys*）與台灣杉，由此推斷當時的植群為針葉樹與闊葉落葉樹之混淆林，以現世後裔之生態環境推測，其生育地之年平均溫度約在 15-18°C，而目前 Spitsbergen 之年均溫則在零下 3-6°C，假設化石植物與現生活植物之生態適應力差異不大，可見此一化石林型之原產地曾發生巨大的氣候與植群變遷，可能與全球氣候變遷與大陸板塊

移動有關。

與上述化石年代相似或稍晚之記錄，出現於中國東北撫順煤礦之始新世地層，日本學者遠藤發表了一新屬及新種 *Eotaiwania fushunensis*，另一學者小泉認定此化石仍應歸入台灣杉屬，更改其學名為 *Taiwania fushunensis*。在第三紀之中新世（Miocene）中期，日本本州中北部亦有台灣杉之化石紀錄，伴生之化石松柏類另有雲杉、鐵杉、松、側柏、羅漢柏 (*Thujopsis*)、粗榧 (*Cephalotaxus*)、水杉、帝杉 (*Pseudotsuga*)、落羽松、金錢松、長葉世界爺、廣東杉、油杉 (*Keteleeria*)、杉木 (*Cunninghamia*) 與福建柏 (*Fukienia*) 等，另有大量之落葉與常綠闊葉樹，研判其氣候與植群相當於現今之暖溫帶至亞熱帶林型

(Maekawa 1974)。至第三紀末期之上新世 (Pliocene)，日本本州中南部又發現台灣杉之化石，已可直接鑑定為 *Taiwania cryptomerioides*，其伴生之化石包括 26 種樹木，如銀杏 (*Ginkgo*)、水杉、杉木、金錢松、長葉世界爺、廣東杉、油杉、鐵杉等松柏類，另有山毛櫸 (*Fagus*)、胡桃 (*Juglans*)、楓香 (*Liquidambar*)、橡樹 (*Quercus*) 等落葉樹，有很多化石之形態與現存種完全相同。

台灣杉、水杉與長葉世界爺之第三紀化石與現世植物之分布地點



上述亞洲東部的化石記錄，實為遍及北半球高緯度的北極第三紀植物相 (Arcto-Tertiary flora) 的一部份，其化石可見於北半球各大陸的第三紀沉積層，最普遍的種類為長葉世界爺，後來日本學者三木茂由此類化石中分出一新屬，即水杉屬，許多世界爺類與落羽松類之化石紛紛被訂正為水杉，及至水杉 (*Metasequoia glyptostroboides*) 之活植物在中國境內被發現於湖北與四川邊界之水杉壩，這群植物便有水杉植物相 (*Metasequoia flora*) 之稱，其源自始新世環繞北極之高緯度地區，在漸新世與中新世則在中緯度盛行，可見在第三紀有向南遷移之趨勢。目前保存於水杉壩的植物，代表北極第三紀植物的子遺族群，其氣候介於暖溫帶雨林與溫帶夏綠林之間，可見到常綠或落葉針葉樹與闊葉樹之混合植群，台灣杉亦出現在此一地區。

台灣之第三紀有若干沉積層孢粉分析的報告，這些文獻顯示，第三紀早期之台灣植物相為熱帶與溫帶植物之混合。中新世可見到台灣杉的記錄，其他化石孢粉中尚有杉木、粗榧、油杉、銀杏等種，紀錄中也有少數植物 (如水杉、柳杉、廣東

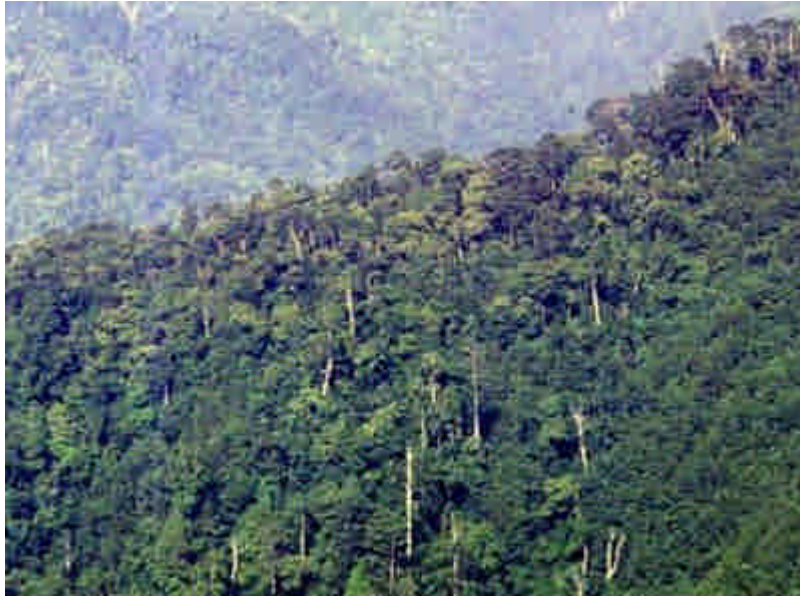
杉、銀杏、椴樹 *Tilia*、樺木 *Betula* 等) 在上新世或更新世消失於台灣，其他大多植物目前仍有存活的物種，若與現生的山地植群帶比較，可發現與目前的森林組成非常類似，顯然也是第三紀古植物南遷的殘存者，然若考慮孢粉的來源與台灣的地質歷史，上述第三紀前期的孢粉可能屬外來性，後來第四紀的紀錄才可能是台灣本島內源性的孢粉。

## (二) 第四紀的孢粉記錄

根據最近的板塊構造理論與地質研究，台灣島的前身雛形源自白堊紀約一億多年前的南澳造山運動，後續的板塊運動導致此雛島沉入海中，成為容納附近陸相沉積物的場所。後來菲律賓海板塊的北緣隱沒於歐亞板塊下，使呂宋島弧北移，終於在五百萬年左右將海中沉積的岩體推出海面，台灣島便是這次蓬萊造山運動的產物，約在三百萬年前造山運動達到高峰，形成以中央山脈為主的山岳島地形。台灣現生植群的肇始，可自上新世末或更新世之初開始探討，然其植物族群的來源，卻與第三紀的古植物相有密切關係。新生代第三紀的地球氣候有若干波動，全球性的變化則呈現變冷、變乾的趨勢，北半球的植物必須往南方或低海拔的溫暖地帶遷移。台灣於上新世末浮現亞洲大陸外海，剛好可提供低緯度的生育地，容納北方遷來的溫帶植物，但北方植物的大量遷入，可能要等到更新世冰河期的海退期間，這時台灣海峽變成陸橋，東亞植物區系的成份才得以進入。第四紀冰河期間，植物由北方大量遷入台灣，而在間冰期則大多往較高海拔遷移，幾次的冰河盛衰與海進海退，植物遷進台灣，繼之在山區上下遷移，構成今日台灣植群的起源與分化，也成為若干第三紀孑遺植物的庇護所。

更新世的孢粉記錄顯然是台灣本地植群所產生。若從台灣西部低海拔丘陵與山區的孢粉記錄來看，杉科與松科在第四紀期間曾有幾次的興衰階段，可能反應冰期的降溫與趨暖過程。據學者 Tsukada 所作日月潭附近（海拔 745m）的孢粉分析，推論當地自最後冰期六萬年以來之古植群與氣候變化，台灣杉出現約在五萬至三萬五前年前，當時氣溫降低 5-8°C，此一孢粉與植群記錄，可能只是更新世地史變遷的一小部份，然可推論目前分布在 1500-2500m 之雲霧帶森林，包括台灣杉在內的檜木林或常綠闊葉林，曾繁生於更新世之台灣山區，低溫之冰河期並曾下降到 800m 之低海拔谷地。

花粉紀錄顯示台灣杉之森林在第四紀冰河期曾下降到較低海拔山區



### 【三、台灣杉的今生分布與分類】

#### （一）台灣杉的發現與地理分布

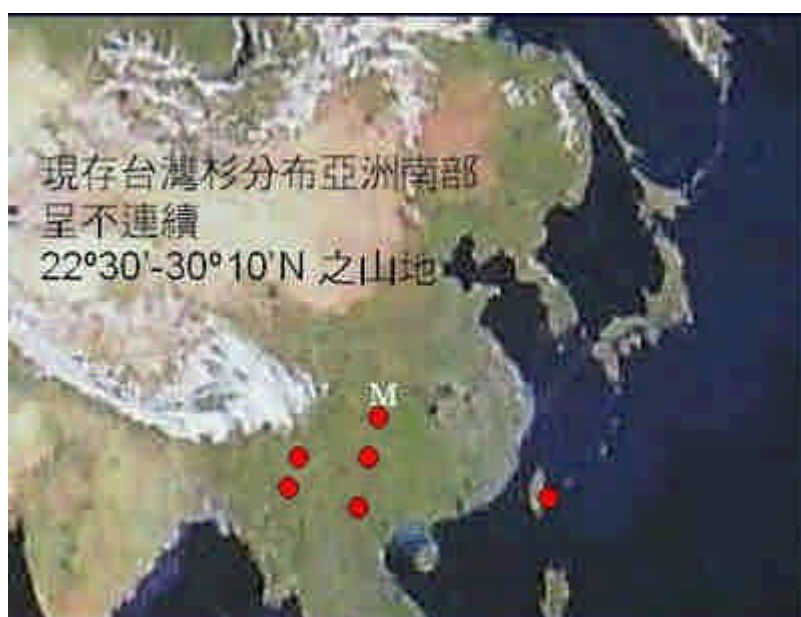
台灣杉最早的採集紀錄，見於 1868 年 Anderson 氏在中國雲南騰衝所採的標本，其中有一份送到英國 Kew 植物園，因僅有形似柳杉的枝葉，不帶有毬果，而被誤認為柳杉，蓋當時台灣杉尚未公諸於植物學界。台灣杉的正式屬名與種名係在 1906 年由日本學者早田文藏所發表，其模式標本為小西成章於 1904 年在南投烏松坑採到。最初認定是台灣特有種的台灣杉，其實在亞洲大陸也有分布，最早確認標本，首推英國學者 Lacey 所收集到的一張緬甸標本，於 1912 年採於緬甸北部山區，然事隔多年才見諸文獻。台灣杉在中國境內之首次發現為 1916 年 Handel-Mazzetti 在雲南之薩爾溫江與依洛瓦底江分水嶺所採集，以後在雲南與緬甸邊界有零星採集紀錄，當地中國人長期使用本種為棺木用材。陸續的發現引起學者之研究興趣，Gaussen 比較中國與台灣之材料，認定 Handel-Mazzetti 所採者為不同種，訂名為 *Taiwania flousiana*，中名為禿杉。不久日本學者小泉亦根據描述與圖片，將雲南之植物命名為 *Taiwania yunnanensis*。同一時期台灣杉的化石首度發現於中國東北，其後又見於日本(詳前文)，其化石與活植物之不連續分布，以及屬於北極第三紀植物之子遺性質乃為世人所認知。

另一個不連續分布的現世台灣杉族群，係隨伴著活化石水杉的發現，出現於中國之湖北與四川邊界地區，位於利川縣之齊岳山與武陵山之交匯處。此一水杉植物相所在地已發現至少有五百多種植物，其中多數為第三紀子遺植物與東亞特有種，包括水杉、台灣杉、杉木、油杉、金錢松與銀杏等。此外於 1978 年在貴州東南部也有台灣杉之紀錄。至此更可確認台灣杉為水杉古植物相的成員之一，但其化石的分布不若水杉或長葉世界爺之普遍。台灣杉之化石除高緯度之 Spitsbergen 外，僅見於東北亞，尚未發現於北美洲與歐洲，存活植物則限於亞

洲南部北緯 22°30'-30°10'間之山地，以台灣之族群為大宗。三木茂比較東亞與北美若干化石之形態與組成，認為自第三紀以來東亞之氣候較北美潮溼多雨，有利於喜潤溼性孑遺物種之保存，台灣杉在台灣主要出現於山區之盛行雲霧帶，可見其偏好溫暖潮溼之環境。

最近在 2001 年又有一小群台灣杉被發現於越南北部的老街省山區，零星的樹也見於附近的村落，因台灣杉在各地曾有若干引種栽培之記錄，越南之族群是否為人工栽培有必要考證，經國際動植物保護協會派員到當地調查，確認當地之台灣杉為天然分布，其生育地緯度與台灣南部之雙鬼湖地區差不多，可能是台灣杉在北半球分布之南限。

現存台灣杉在亞洲東部的分布地點(圖中 M 為水杉發現地)



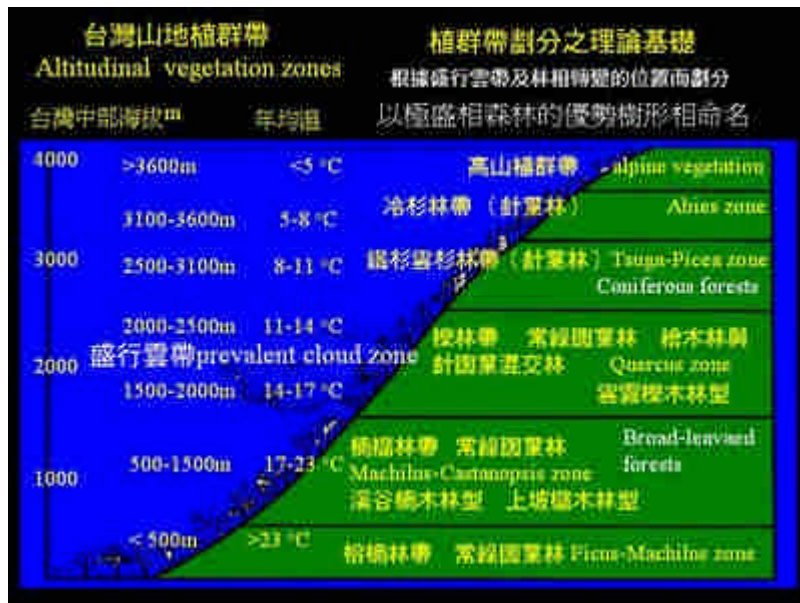
## (二) 現存植群與生育地環境

二十世紀初期，英國植物採集者 Price 在台灣採集時，曾見台灣杉普遍散生於闊葉林或針闊葉混淆林中，阿里山 2300-2600m 之地區亦有台灣杉與檜木繁生，目前此一原始林已砍伐殆盡。筆者過去之台灣山地野外調查與標本館查證，發現大部分台灣杉生育地之海拔高度位於 1500 至 2400m 之間，年平均溫為 11-15 °C，此與台灣山區櫟林帶之年均溫 (11-17°C) 相符。統計分布區之雨量，得知平均年雨量約為 3000 mm，但有相當大之變域 (1650-5000 mm)，且因受東亞季風的影響，台灣杉分布地點的雨量大多集中於夏季，冬季雨量僅佔年雨量之 10-30%，然因溫度低，台灣中海拔山區並無明顯之乾季。

台灣為一亞熱帶海洋中之山岳島嶼，在山區之某一海拔範圍內常有盛行雲霧帶，相當於海拔中段之櫟林帶，為山區海拔剖面林相明顯轉換之處，雲霧帶之上以針葉林為主要林型，雲霧帶下方有多種闊葉林佔優勢，至於雲霧帶之內則為偏好溼潤之常綠闊葉樹林、檜木林或針闊葉樹混淆林所組成 (詳見蘇 1992 文獻)，台

灣杉即散生於上述各林型內，針葉樹除台灣杉與香杉外，以紅檜最為普遍，常綠闊葉樹主由殼斗科（Fagaceae）與樟科（Lauraceae）之樹木組成，即所謂樟櫟群，此群闊葉樹亦出現在檜木林與針闊葉混淆林之下層。

台灣中部山地植群氣候帶的劃分（台灣杉大致分布在櫟林帶）



雲霧盛行的櫟林帶有許多檜木與少量的台灣杉出現



台灣杉在中國的分布緯度（24°50'-30°10'）較台灣高，主要分為東西兩區，西



區指雲南西北部，緯度與台灣相差不大，台灣杉大多散佈在海拔 1600-2800 m 的常綠闊葉林中，當地的年平均溫度與台灣之生育地相當，然年降雨量僅 1100-1600 mm，較台灣為低。東區之緯度較高，分布於四川與湖北之交及貴州境內，台灣杉散生於海拔 800-1300 m 的山地常綠闊葉林中，年均溫與年降雨量與西區相當，然季節溫差較大。中國境內的台灣杉，大多鑲嵌在常綠闊葉林中，偶有松樹與杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 等針葉樹夾雜其中，闊葉樹種屬於暖溫帶之組成份，以殼斗科、樟科、木蘭科 (*Magnoliaceae*) 與茶科 (*Theaceae*) 為主，在科與屬的層級上，中國與台灣之暖溫帶常綠闊葉林組成相當類似，以種的階層而言，則有所不同。

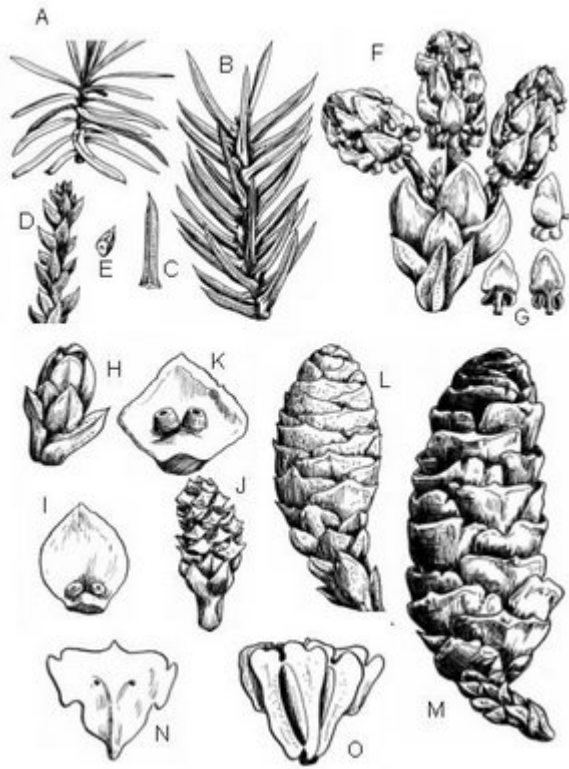
最近在越南發現之台灣杉族群，也是生長在海拔 1800-2100 m 的常綠闊葉林中，組成樹種亦多屬殼斗科、樟科與木蘭科，林中還有另一種子遺的裸子植物，即原產於中國南部的福建柏 (*Fokienia hodginsi*)。

第三紀正值被子植物之演化盛世，在台灣杉分布的廣大區域內，各地點之間有程度不等的隔離與環境差異，同一屬闊葉樹自可演化出不同的物種，不僅兩岸之間有不同之種類，即使在中國境內也有局部種類的分化。反觀台灣杉為第三紀子遺植物，演化速率趨緩，基本形態大致保持不變，而生態適應性則較大，故可在廣大地區與不同的闊葉樹種類並存，形成不連續分布。

### (三) 台灣杉形態的特殊性

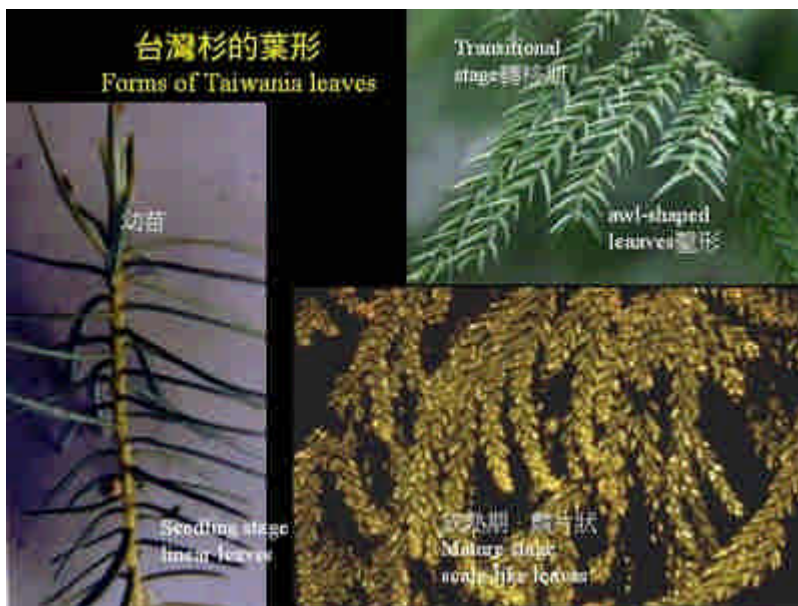
台灣杉之形態特徵示於下圖。初生苗之葉呈線形，即扁平之長帶狀，有上下兩表面，螺旋狀排列，長 1-2cm，寬 1-2mm，邊緣常有細鋸齒，下表面有兩條白色氣孔帶。四、五個月後開始生出側枝，側枝之葉轉為鑿形，亦為螺旋狀排列，大多呈 3/8 之葉序數列，長可達 2cm，質地堅硬，先端尖銳，基部下延接於枝條，其橫切面呈四角形，四邊均有白色氣孔帶，此為青年期之葉，可持續至成熟期。性成熟時上部之葉逐漸縮短為肥厚之鱗片狀，長僅 4-5mm，先端內捲而緊貼上葉之基部。台灣杉屬常綠之習性，沒有明顯之冬芽，冬季來臨前所生之葉變厚短，然後停止生長。

台灣杉形態剖析圖



圖中各器官說明 A: 幼葉；B,C: 青年期之鑿形葉；D,E: 成熟期之鱗片狀葉；F:授粉期之雄毬；G:小孢子葉與基部之孢子囊；H: 授粉前之雌毬；I: 授粉前之珠鱗與胚珠；J: 授粉期之雌毬；K:授粉期之珠鱗與胚珠 L:授粉後膨大之雌毬；M:成熟之毬果；N:成熟之苞種鱗複合體；O:成熟種子

### 台灣杉不同生長階段的葉形



台灣杉為雌雄同株之裸子植物，產生單性之毬穗為繁殖器官，相當於被子植物之

花。雄球生於小枝頂端，1-9（常為 3-6）個排成類似頭狀之花序，花序下方包被著類似鱗葉之苞片。每一球穗由一中軸帶有多數小孢子葉組成，軸基部另有若干小苞片，授粉時，球軸伸長，花序看似繖形，球穗整體呈橢圓形，長 4-7mm，寬 2.4-3mm。小孢子葉 15-20 枚，呈螺旋狀排列，卵形，長 2-3mm，基部中央有短柄，兩側延伸為 2-4 個孢子囊，花粉成熟後孢子囊沿向軸側縱列，花粉粒散出如一陣黃煙。台灣杉之雌球為單一性，位於側枝頂端，其中心為一粗短的軸，帶有多數螺旋狀排列之鱗片，因胚珠生於此鱗片基部，在此以珠鱗稱之，其確切的形態學或同源器官名稱見下段說明。授粉前珠鱗上下相互貼蓋，全體呈橢圓形，長 3-4mm，直徑約 2mm，珠鱗數目在 13-36 之間（25-29 最常見），但只有球軸中段的 9-15 枚為孕性，授粉時珠鱗呈菱形，鬆展而露出兩粒直立的胚珠，這時珠孔開啓，可接受花粉。授粉後珠孔關閉，珠鱗再度貼近，球穗閉合而增大，接下來主要的發育是珠鱗基部的增長，導致胚珠上移而呈倒立，最後發育為種子，此時雌球也形成通稱之球果，珠鱗則可稱種鱗。種子成熟時呈長橢圓形，兩側有薄翅，這時球果長 15-25mm，種鱗為不太規則的倒三角形薄片，常有缺刻或突出之小裂片，長約 8-9mm。台灣杉的珠鱗或種鱗為簡單之薄層鱗片構造，外表上除了帶有胚珠或種子以外，看不出有複雜或奇特的結構，然而與其他松柏類比較，這正是台灣杉獨特之形態，涉及其分類地位與杉科之分類處理，見下文論述。

#### 台灣杉的雄球與雌球形態



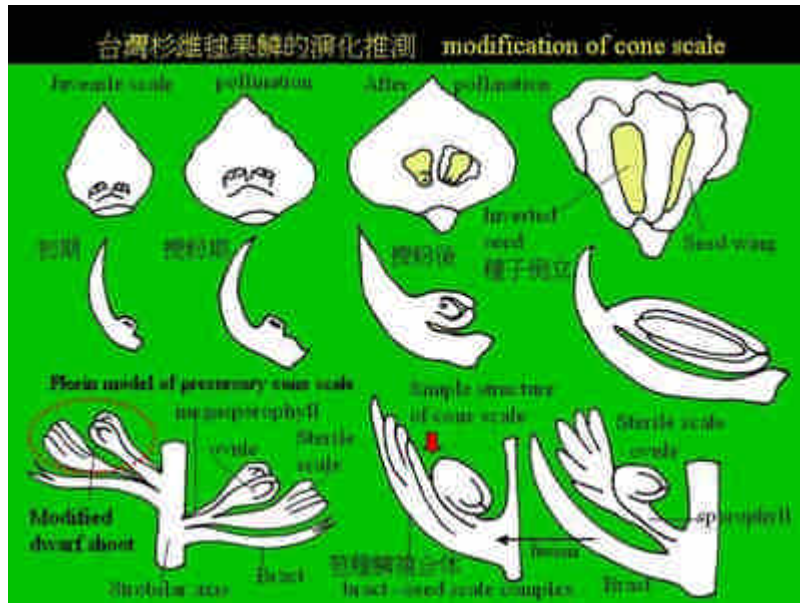
台灣杉授粉後的雌球（左）與成熟球果（右）



松柏類之雄球大致由小孢子葉與小孢子囊組成，而雌球形態歷經長期的演化，其結構產生很大的變異。根據 Florin 氏研究二疊紀與三疊紀柯黛松柏類化石之繁殖器官，認為此時的某些化石種類可能是現今松柏類之祖先，由化石的雌性器官構造推測，顯示現今的雌球與成熟的球果實為一複合構造 (complex structure)，其內部組成由一中軸與螺旋排列之苞鱗組成，於苞鱗之腋處生出一孕性短枝，上面帶有大孢子葉與胚珠，另帶有若干無性鱗葉或附屬物，此一短枝之各器官經演化產生癒合、變形與退化，而形成今日之珠鱗或種鱗，故此構造宜稱為種鱗複合體。現存松柏類之演化主要是無性鱗葉與大孢子葉之退化與消失，而種鱗與苞鱗則有癒合之趨勢，例如松科之種鱗與苞鱗尚可明顯區分，然狹義的杉科與柏科則兩者有不等程度之癒合，而整個種鱗宜稱為苞種鱗複合體 (bract-seed scale complex)，簡稱複苞鱗或複種鱗。按上述有關球果之 Florin 模式，苞種鱗複合體可作為基本的構造藍圖，以推測松柏類之演化，其演變步驟可由雌球至球果之發育過程，以及維管束的解剖構造加以瞭解。

根據台灣杉種鱗外表之簡單形態，配合上述珠鱗之發育階段觀察，以及由組織切片所見之種鱗維管束構造，可見台灣杉之胚珠所著生之扁平珠鱗，其實按 Florin 模式應屬苞種鱗複合體，雌球藍圖中之孕性短枝產生極端退化與變形，無性鱗葉可能互相癒合，且與苞鱗緊密合生，形成一單薄之複合種鱗，至於相當於真正珠鱗的孕性大孢子葉，在始新世之化石 *Eotaiwania fushunensis* 尚可見到明顯之外形，現世的台灣杉則此構造不明顯，在複種鱗之橫切面可見到胚珠下方有微突之枕墊狀組織，然外形不易辨認大孢子葉或珠鱗之存在。種鱗形態類似台灣杉之杉木，其衰退之珠鱗尚可見到三裂的小突起，與三個胚珠相對，然這兩屬之珠鱗均未充分發育，成熟之種鱗可謂大致由苞鱗組成。

台灣杉雌球與果鱗的演化推測圖（下排為 Florin 模式詳見文中說明）



#### (四) 台灣杉相關的分類學處理

早田文藏發表台灣杉之新種時，註明其習性近似柳杉，而珠鱗則與杉木有點相像，次年他又強調珠鱗的構造與澳洲杉也有親緣關係，後來他修正了以前之觀察，宣稱台灣杉的珠鱗是一單純的薄片構造，且認為珠鱗與苞鱗之高度癒合是台灣杉之主要特徵。台灣杉發表於植物學界後，大多學者均採信該屬為單型屬，即僅有一種，各地植物鑑定為台灣之學名 *Taiwania cryptomerioides*。Gausson 發表中國的禿杉學名後，中國植物誌將中國的台灣杉訂為 *T. flousiana*。

Gausson 提供了台灣與中國植物的葉部與果鱗的解剖圖片，兩者僅在橫切面形狀、維管束與樹脂道的位置有微小差異，此種差異並不穩定，係受材料選擇與切片位置所影響。Gausson 發表禿杉之描述文時，強調他的新種在葉形大小、毬果大小與種鱗數目均較早田所描述者為大。筆者觀察台灣所產的大量族群形態變異，並比較中國水杉子遺區之台灣杉標本，發現上述定量特徵之差異在台灣族群之間均可見到，且涵蓋了中國標本的變異範圍，故認為兩岸植物應屬同一種。雖然中國的植物有時被處理為變種 (*Taiwania cryptomerioides* var.

*flousiana*)，但近來文獻多已視為同種。以台灣杉不連續的地理分布而言，各地域族群之遺傳性分化當可預期，以同功酵素研究四個台灣山區之族群，發現台灣杉族群間之基因流動沒有障礙，不同種源間的變異不大。最近張瑞麟以分子標記的技術，採用台灣各地族群與中國雲南之部分族群為材料，探討台灣杉族群之遺傳多樣性，顯示台灣族群間，以及台灣與中國禿杉族群間並無明顯的分群，兩岸之植物如視為不同種，則種內的變異大於種間的變異程度。朱麗萍等人亦收集雲南、貴州與福建的台灣杉樣本，加上台灣三個種源的樣本，進行類似的研究，結果發現兩岸的族群相似性極高，其遺傳相似度仍在種內之變異範圍，應可視為同一種。

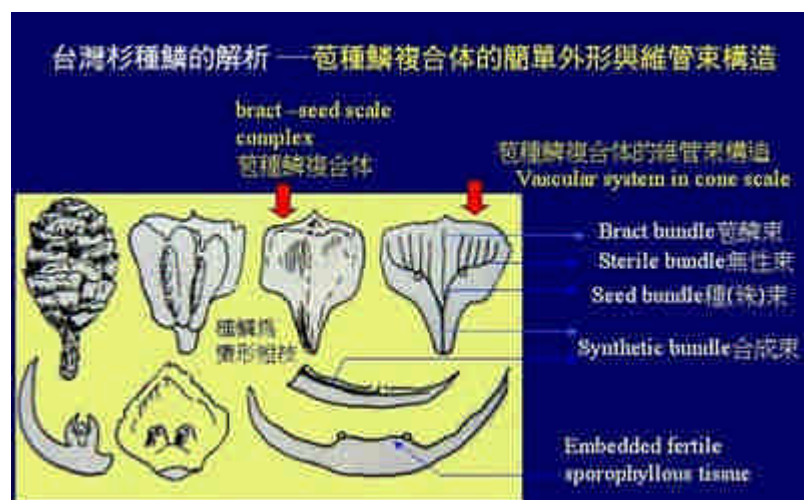
## 杉科的分類大綱與台灣杉命名者的分類處理



由於松柏類大多屬早期地質年代之子遺植物，衍生之族系頗多已絕滅者，留存至今的後裔之間，親緣關係不明，故其分類系統亦甚紛歧，很多屬松柏類植物曾先後被置入不同的科，而科的定義與內涵也一再變更。二十世紀普及度較高之松柏類系統大致起源於 1926 年 Pilger 氏之處理，他的松柏目 (Coniferales) 依序分為紅豆杉科 (Taxaceae)、羅漢松科 (Podocarpaceae)、南洋松科 (Araucariaceae)、粗榧科 (Cephalotaxaceae)、松科 (Pinaceae)、杉科與柏科等七科。台灣杉發表於植物界時，原屬杉科，在 Pilger 之杉科系統中又歸入杉亞科 (Taxodioideae)，同一亞科還包括長葉世界爺、澳洲杉、柳杉、杉木、落羽松、廣東杉等屬，另一日本金松屬則自成一金松亞科 (Sciadopitoideae)。後來 Buchholz 於 1939 年從產於北美洲之長葉世界爺屬分離出另一新屬，即世界爺樹 (*Sequoiadendron*)。及至活化石水杉被發現後，命名者原訂為水杉科 (Metasequoiaceae)，然多數學者仍認為宜歸入杉科。至二十世紀中期，杉科計有上列十屬，此種分類觀念大致持續至上世紀末，科內則有亞科或族 (tribe) 之分類處理，例如 Pilger & Melchior 在 1954 年將杉科分成七族，即金松族 (Sciadopityeae, 含 *Sciadopitys*)、世界爺族 (Sequoieae, 含 *Sequoia*, *Sequoiadendron*)、水杉族 (Metasequoieae, 含 *Metasequoia*)、杉族 (Taxodieae, 含 *Taxodium*, *Glyptostrobus*)、柳杉族 (Cryptomerieae, 含 *Cryptomeria*)、杉木族 (Cunninghamieae, 含 *Cunninghamia*)、澳洲杉族 (Athrotaxeae, 含 *Athrotaxis*, *Taiwania*)。台灣杉在 1906 年加入杉科後，其系統分類學位置即有學者提出討論，Saxton 曾將杉科的金松屬改訂為松科的一亞科，杉科的其他成員則移入柏科，長葉世界爺屬被提升為世界爺亞科 (Sequoideae)，其餘的屬 (包括台灣杉) 則與柏科的若干屬合成柏亞科 (Cupressoideae)，由此一處理方式可見杉科與柏科密不可分的關係，乃因兩科之珠鱗與苞鱗有不等程度之癒合，而整個構造可稱為苞種

鱗複合体或複種鱗（見前文），杉科之中癒合程度最大者為台灣杉，早田氏即於 1932 年根據此特徵在杉科中之特殊性，將台灣杉屬提升為一獨立的科，即台灣杉科(Taiwaniaceae)，同時升格為科的還有杉木、柳杉與其他的屬。若說 Pilger 之分類代表杉科籠統合併處理之一極端，早田之意見則為另一細微切分之極端。

#### 台灣杉的苞種鱗複合体形態與維管束解析



杉科與柏科之葉排列方式不同，前者之葉互生而呈螺旋狀排列，後者則為對生而呈四列或輪生狀。然高等植物之分類極少僅根據葉之特徵者，若考慮苞種鱗複合体之構造，此兩科並不易區別，故 Eckenwalder 於 1976 年首先建議兩科合併之適當性，其後復有分子生物學資料與非分子學資料之親緣關係分析，均支持兩科之合併，但金松屬則排除在外，自成一單型科。本世紀初之松柏類系統學多根據分子資料與形態學資料分析，其結果亦支持杉科與柏科之合併，而有廣義柏科之處理方式。

#### 【四、台灣杉森林的發育過程】

含有台灣杉之森林大致出現於台灣山區雲霧盛行之櫟林帶，此森林帶之林相複雜多變，有常綠闊葉樹林、檜木林、針葉樹林或針闊葉樹混淆林等林型，其樹種組成與森林形相常取決於當地林分發育階段與伴生樹種之競爭情形，換言之，觀察台灣杉林分構造之變化實代表森林演替系列或發育階段，以下採用台灣中部大甲溪中上游之若干樣區資料，略述台灣杉森林之發育變遷過程。

##### (一) 先驅針葉樹林

台灣杉之種子細小質輕，且兩側有薄翅，易於隨風飄散。野外觀察曾發現台灣杉之幼苗出現於海拔 1000-3200m 之山坡地，在各種地形之干擾地點均有零星之幼苗記錄，然台灣杉幼齡林之形成則有特定之生育地環境。以台灣中部之山區而言，大致局限於櫟林帶海拔 1500-2500m 之間，大小規模之幼林常見於火燒、崩塌、土石堆積之裸地或草生地，最常見之方位為東北與北北東之坡地，南向則

極為罕見，蓋因此種向陽坡地常為台灣二葉松林所佔據。台灣杉稚樹常與紅檜伴生，出現於山腹、山坡下側與溪谷附近等地形，雲霧濃厚之山區也常出現在稜頂或鞍部，上述環境為台灣杉與其他針葉樹先驅性森林之適生地點，亦為台灣杉中老齡林之生育地。

#### 野外干擾後地點所見之台灣杉幼苗



先驅森林之高度約 7-10m，林冠之針葉樹組成以紅檜之稚樹最普遍，其胸徑在 20cm 以下，台灣杉及香杉的稚樹大小與紅檜相當，但一般株數較少，而林中更大的針葉樹則為台灣二葉松 (*Pinus taiwanensis*) 與台灣五葉松 (*Pinus morrisonicola*)，其胸徑已達 20-30cm。在大甲溪南岸較低海拔另有台灣肖楠 (*Calocedrus macrolepis* var. *formosana*) 與台灣帝杉 (*Tseudotsuga wilsoniana*) 等種，較高海拔則有台灣鐵杉 (*Tsuga chinensis* var. *formosana*)、台灣雲杉 (*Picea morrisonicola*)、台灣扁柏 (*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*)、台灣華山松 (*Pinus armandii* var. *masteriana*) 與南洋紅豆杉 (*Taxus sumatrana*) 等偶而出現。林冠層除上列針葉樹以外，尚有少許落葉闊葉樹混入，如赤楊 (*Alnus formosana*) 與青楓 (*Acer serrulatum*) 等，直徑亦在 20-35cm 間，顯示此種森林為干擾後之次生林，松樹與闊葉落葉樹可能是較早侵入者。

#### 台灣杉的幼齡林（左）與下層混入闊葉樹的台灣杉林（右）





此種森林之上層樹冠大抵已經鬱閉，林下不再見到針葉樹之新生幼苗，出現之更新幼苗與小樹大多屬常綠闊葉樹，直徑概在 15cm 以下，常見的種類以樟科居多，如長葉木薑子 (*Litsea acuminata*)、屏東木薑子 (*L. akoensis*)、霧社木薑子 (*L. elongata* var. *mushaensis*)、假長葉楠 (*Machilus japonica*) 等種，另有薯豆 (*Elaeocarpus japonicus*)、烏心石 (*Michelia compressa*)、山香圓 (*Turpinia formosana*)、西施花 (*Rhododendron leptosanctum*)、台灣八角金盤 (*Fatsia polycarpa*)、佩羅特木 (*Perrottetia arisanensis*)、疏果海桐 (*Pittosporum illicioides*)、中原氏鼠李 (*Rhamnus nakaharae*) 等小樹繁生於森林下層。值得一提者，同屬樟櫟群之殼斗科樹木尚少在此階段的林中現蹤。

## (二) 針闊葉樹混淆林

演替早期之先驅針葉林持續發育之結果，上層冠層樹高達 30-40m，針葉樹中之各種松樹大多已衰退，僅剩少數老木或完全消失，同屬早期入侵之赤楊亦告枯亡殆盡。上層針葉樹主由紅檜、台灣杉與香杉組成，其樹高以台灣杉居首位，略突出於其他針葉樹冠之上，針葉樹之胸高直徑變化很大，一般在 30-90cm 之間。較高海拔之林分多發生於灰化土，低海拔之林分則生於棕色森林土，大量闊葉樹繁生林中，形成第二層較連續之樹冠，高約 20-30m，故演替中期之林相可稱為針闊葉樹混淆林。

台灣杉的針闊葉混淆林



關於第二層闊葉樹之組成，上述早期針葉林下之常綠闊葉樹仍持續成長，胸高直徑達 20-40cm，另出現多種殼斗科樹木，直徑亦在 10-30cm 間，海拔較低處可見到大葉石櫟 (*Pasania kawakamii*)、三斗石櫟 (*P. hancei* var. *ternaticupula*)、杏葉石櫟 (*Lithocarpus amygdalifolius*)、錐果櫟 (*Cyclobalanopsis longinux*) 等種，海拔較高處則有長尾尖葉櫟 (*Castanopsis cuspidata* var. *carlesii*)、狹葉櫟 (*Cyclobalanopsis stenophylloides*) 與赤柯 (*C. morii*) 等，此外常見之樹木尚有木荷 (*Schima superba*)、厚皮香 (*Ternstroemia gymnanthera*)、昆欄樹 (*Trochodendron aralioides*)、白花八角 (*Illicium anisatum*)、山枇杷 (*Eriobotrya deflexa*)、水絲梨 (*Sycopsis sinensis*)、豬腳楠 (*Machilus thunbergii*)、玉山木薑子 (*Litsea morrisonensis*)、高山新木薑子 (*Neolitsea acuminatissima*)、變葉新木薑子 (*N. aciculata* var. *variabilissima*)、香桂 (*Cinnamomum subavenium*)、台灣樹蔘 (*Dendropanax dentiger*)、台灣鵝掌柴 (*Schefflera taiwaniana*)、平遮那灰木 (*Symplocos heishanensis*)、粗毛柃木 (*Eurya strigillosa*) 等。林中亦有少量闊葉落葉樹留存，如台灣紅榨槭 (*Acer morrisonense*)、青楓、尖葉槭 (*A. kawakamii*)、阿里山榆 (*Ulmus uyematsui*)、阿里山千金榆 (*Carpinus kawakamii*)、野核桃 (*Juglans cathayensis*) 等。此種針闊葉樹混淆林之上層針葉樹，在林下已少有更新幼苗或小樹產生，而第二層常綠闊葉樹則有良好更新，故樹種改變不多，整個森林之組成與構造因針葉樹之長壽而可持續相當長久時間。

### (三) 針葉突出樹林

在演替晚期之針闊葉樹混淆林中，第二層闊葉樹仍維持前期之組成與構造。上層針葉樹則持續增長，成為巨大的樹木，紅檜、香杉、台灣杉、肖楠與紅豆杉之胸高直徑大多在 100-200cm 之譜，樹高亦遠超出闊葉樹冠之上，成為林冠最上層之突出樹，其中台灣杉樹高常達 50-70 m，高於其他針葉樹。此階段之林相特徵

可說是散生的針葉突出樹，而高聳的台灣杉尤其醒目。

在台灣山區之櫟林帶範圍內，由於森林演替或發育早期有針葉樹的侵入，故上列演替中後期之針闊葉混淆林或針葉突出樹林相當普遍，常見的針葉樹以紅檜為主，其他偶可見者如香杉、台灣杉、台灣鐵杉、台灣雲杉、台灣二葉松、台灣華山松、南洋紅豆杉、台灣帝杉與台灣肖楠等。針葉樹之下方常有大量常綠闊葉樹形成連續之第二層林冠，主要屬殼斗科與樟科之樹木。由於針葉樹的長壽，此種林型留存生育地甚久，在櫟林帶之分布面積似乎比純粹的常綠闊葉林更廣。理論上若生育地沒有大規模之干擾發生，針葉樹無法更新，終將全面消失，演變為單純的闊葉林。然而自然之大干擾並不會中斷，在其他地點將再度啟動森林之演替，針葉樹可望再生。

在櫟林帶所見之常綠闊葉林中，偶可發現單株或少數紅檜之神木點綴在闊葉樹間，即為針葉突出樹林之遺跡。台灣杉之巨木亦有類似之分布情形，常聚集形成小面積之區塊，鑲嵌在常綠闊葉林中，例如台東林區之雙鬼湖自然保護區內，在本野山與阿蘭山附近即可見到此種區塊，出現在錐果櫟—長尾尖葉櫛型之常綠闊葉林中。事實上，由於林中針葉巨樹株數很少，此種森林已屬闊葉林之形相，即理論上櫟林帶之極盛相常綠闊葉林。

#### 針闊葉混淆林中所見之台灣杉突出樹



針葉突出樹林散生的台灣杉（右方為一高 70 公尺台灣杉神木）



#### 【五、結語】

分布於亞洲各地之台灣杉族群有相當之隔離，且數量不多，有部份已遭砍伐，或正面臨各種人類干擾的壓力，故以全球保育觀點而言，台灣杉已被列為漸危級植物。由台灣之天然林分布觀之，山區之台灣杉族群數量堪稱全球最為豐富者，然由於過去櫟林帶原始林之大量伐採，其蓄積量已減少大半，目前面臨與檜木林相同之命運，急需保育界之關切與積極經營。台灣杉在國內已被評訂為瀕危級物種。中國境內之台灣杉分布較為零星，族群雖不多，然利用率相當大，過去廣用於建築、傢俱與棺木，故被納入中國珍貴一級保護物種。台灣杉在越南之保育情況最危急，天然族群只發現約 100 株，分布於不到 3 km<sup>2</sup> 面積之地，經評為嚴重瀕危物種。今後有關台灣杉之保護區規劃與經營管理，仍須深入瞭解其生育地需求與植群變遷動態，而有關人工育林之技術，如母樹林或採種園之設置、採種、採穗、育苗等作業，亦須再進一步研究探討。

台灣杉與紅檜、台灣扁柏、香杉與台灣肖楠合稱台灣針葉樹五木，為台灣中海拔森林之主要樹種與經濟用材，以往由於柳杉人工林之普遍栽植，本土樹種的台灣杉並未得到應有的造林盛行地位。考慮本種之鄉土生態適應性，以及木材或其他經濟用途之潛力，其人工林之培育仍待推廣。

台灣杉突出樹享有針葉樹王者之尊稱



位於林道旁的台灣杉採種母樹



台灣杉的種子採集為育苗之基礎



### 【主要引用文獻】

蘇鴻傑 1992 台灣之植群：山地植群帶與地理氣候區 中央研究院植物研究所專刊第 11 號 pp.39-53.

蘇鴻傑 2007 台灣杉之前世今生：植群變遷與生活史 台灣杉命名滿一百週年國際學術研討會論文集 pp.99-117 台大實驗林管理處 96 年 12 月 8-10 日。