

研究報告

蓮華池常綠闊葉林三種山龍眼屬 植物之空間分布模式主要受棲位分化影響

張勵婉¹⁾ 邱少婷^{2,4)} 郭耀綸³⁾ 謝長富⁴⁾ 李沛軒^{5,6)}

摘要

同域同屬物種的共存是導致熱帶森林中 α 多樣性高的原因之一，因此瞭解棲位分化機制或傳播限制機制如何影響同屬植物同域共存，更可解釋熱帶森林中物種的高多樣性。本研究在台灣中部蓮華池森林動態樣區中，選擇山龍眼屬(*Helicia*)三種植物：蓮華池山龍眼(*Helicia rengetiensis*)、山龍眼(*Helicia formosana*)及紅葉樹(*Helicia cochinchinensis*)，經由各族群的每木調查，記錄此三種植物的空間分布位置，並測量三物種之葉功能性狀、地形與土壤等環境因子，利用雙變數點格局分析，檢測山龍眼屬三種兩兩的空間分布的關係；利用鄰近矩陣主座標分析(PCNM)及方差分解，瞭解棲位分化機制或傳播限制對於其在森林中空間分布的影響。此外，也檢測三種植物加權平均之葉功能性狀與環境因子的關係。結果顯示此三種山龍眼屬植物兩兩之間皆呈現互斥現象；表示三種植物對於棲地皆有不同的需求；鄰近矩陣主座標分析及方差分解結果，顯示棲位分化是影響山龍眼屬在森林中分布的主要原因，可解釋力達60.6%。而地形及土壤等環境因子，亦影響三種山龍眼屬植物之葉功能性狀。整體而言，我們認為棲地分化是主要影響山龍眼屬植物空間分布的主要因素，同時影響著物種的葉功能性狀，維持同域同屬植物在森林中的共存與物種的多樣性。

關鍵詞：山龍眼屬、棲位分化、空間分布、蓮華池常綠闊葉林。

張勵婉、邱少婷、郭耀綸、謝長富、李沛軒。2019。蓮華池常綠闊葉林三種山龍眼屬植物之空間分布模式主要受棲位分化影響。台灣林業科學34(4):291-303。

¹⁾ 林業試驗所森林保護組，10066臺北市南海路53號 Forest Protection Division, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

²⁾ 國立自然科學博物館生物學組，40453 臺中市北區館前路1號 Department of Biology, National Museum of Natural Science, 1 Kuan-Chien Rd., Taichung 40453, Taiwan.

³⁾ 國立屏東科技大學森林學系，91201 屏東縣內埔鄉學府路1號 Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology, 1 Shuefu Rd., Neipu, Pingtung 91201, Taiwan.

⁴⁾ 國立台灣大學生態學與演化生物學研究所，10617台北市羅斯福路4段1號 Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University, 1 Roosevelt Rd., Sec. 4, Taipei 10617, Taiwan.

⁵⁾ 林業試驗所蓮華池研究中心，55543南投縣魚池鄉五城村華龍巷43號 Lienhuachih Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 43 Hualong Lane, Yuchi Township, Nantou County 55543, Taiwan.

⁶⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:pslee7@tfri.gov.tw

2019年3月送審 2019年10月通過 Received March 2019, Accepted October 2019.

Research paper

Niche Partitioning Affects Spatial Distribution Patterns of three *Helicia* Species of the Lienhuachih Evergreen Broadleaf Forest, Central Taiwan

Chang Li-Wan,¹⁾ Chiu Shau-Ting,²⁾ Kuo Yau-Lun,³⁾
Hsieh Chang-Fu,⁴⁾ Lee Pei-Hsuan^{5,6)}

【 Summary 】

Sympatric congeneric coexistence of species is a remarkable feature which causes high alpha diversity in tropical forests. Understanding how niche partitioning and dispersal limitations affect sympatric congeneric coexistence of species would help us explain the high species diversity of forests. In this study, environmental factors, leaf functional traits, and spatial distributions of 3 congeneric subcanopy tree species, *Helicia formosana*, *H. rengetiensis*, and *H. cochinchinensis*, were surveyed in order to understand the coexistence of these 3 species in the subtropical Lienhuachih forest dynamics plot in Taiwan. A bivariate point pattern analysis was used to test the relationship among the 3 *Helicia* species. Principal coordinates of neighbor matrices (PCNMs) and variation partitioning were used to study niche partitioning and dispersal limitations that affect the distributions of the 3 species. In addition, we also calculated community-weighted means of leaf functional traits to test trait-environment relationships. Results of the bivariate point pattern analysis showed repulsion between each 2 pairs of the 3 species. The PCNM and variation partitioning results explained 60.6% of the variations in niche partitioning. Our results also supported habitat divergence affecting the distributions of these 3 *Helicia* species and which was also reflected in the divergence of leaf functional traits. Overall, our results concluded that niche partitioning is the main process affecting the distributions of the 3 *Helicia* species. Meanwhile, it also affects the leaf functional traits of the 3 *Helicia* species and maintains the coexistence and species diversity of congeneric coexistence of species in the Lienhuachih forest.

Key words: niche partitioning, Lienhuachih evergreen forest, *Helicia*, spatial distribution.

Chang LW, Chiu ST, Kuo YL, Hsieh CF, Lee PH. 2019. Niche partitioning affects spatial distribution patterns of three *Helicia* species of the Lienhuachih evergreen broadleaf forest, central Taiwan. *Taiwan J For Sci* 34(4):291-303.

緒言

探討物種共存和維持多樣性的機制一直是群落生態學重要的議題，而最廣泛被討論的便是棲位分化機制(niche differentiation)、傳播限制機制(dispersal limitations)。棲位分

化機制認為森林群落結構受到環境異質性的影響，不同物種應具有不同的生態位，避免競爭排斥作用(Harms et al. 2001, Gunatilleke et al. 2006, Comita et al. 2007, Wiegand et al. 2007,

Ordoñez et al, 2009)；傳播限制機制指出，受到種子傳播距離或是傳播媒介的影響，使得種子無法傳播到該地點因而影響植物在該區域的建立與共存(Hubbell et al. 1999, Harms et al. 2000, Dalling et al. 2002, Plotkin et al. 2002, Seidler and Plotkin 2006)。

而同域同屬(sympatric congeneric)物種的共存是導致熱帶森林中 α 多樣性高的原因之一(Richards 1952, Ashton 1969, Whitmore 1984, Schulman et al. 2004, Sedio et al. 2012)；因此探討棲位分化或傳播限制，何種機制主要影響同屬植物同域共存，更可解釋熱帶森林中物種的高多樣性。

另一方面，同屬物種因演化親緣關係相近，應該有相似的功能性狀(functional traits)(Felsenstein 1985)。然而，並不是所有的功能性狀都與演化親緣關係顯著相關，某些演化關係較近的物種，如果生活在不同的環境條件下，受環境異質性的影響比受演化歷史的影響更大，使得功能性狀產生差異(Stubbs and Wilson 2004)。植物葉部的各項功能性狀最常被探討，因其與植物個體、群落、生態系統功能的基本功能具有密切相關性(Mao et al. 2012)，可反映植物為適應環境變化而形成的生存對策。測定植物葉部的功能性狀相對容易，有助於了解並驗證環境篩選對於物種共存的影響。

因此，研究同域同屬不同物種的空間分佈模式，測定其葉功能性狀，並與所處分布棲地之環境因子進行檢測，可增進我們對森林植物共存機制的瞭解(Svenning 1999, Itoh et al. 2003, Fine et al. 2004, Queenborough et al. 2007)。台灣中部蓮華池森林所設立森林動態樣區，對樣區內所有胸高直徑(diameter at breast height; DBH)達到1 cm的木本植物，皆記錄物種名稱、DBH及其詳細位置；樣區內各項環境因子等亦有詳細的測量，為一個研究同域同屬植物共存的絕佳試區。

本研究在台灣中部低海拔蓮華池森林動態樣區中選擇山龍眼屬(*Helicia*)的三種植物：蓮華池山龍眼(*Helicia rengetiensis*)、山龍眼(*Helicia formosana*)及紅葉樹(*Helicia*

cochinchinensis)，目的為經由探討同域同屬山龍眼屬中三種樹種的空間分布、葉功能性狀，及其與環境因子的關係，了解影響此同屬三種植物在同一個森林中的共存機制。本研究提出以下三個問題：1.同域同屬三種山龍眼屬植物兩兩相互間的關係為何？2.棲位分化或傳播限制何種機制對於山龍眼屬植物空間分布的影響較大？3.山龍眼屬三個物種之葉功能性狀與環境因子的關係為何？

材料與方法

一、樣區概述

蓮華池森林動態樣區(23°54'49"N, 120°52'43"E)，面積25 ha (500×500 m)，位於台灣中部南投縣，為一個亞熱帶天然闊葉林。氣候年平均氣溫20.8°C，年總降雨量為2285 mm，雨季集中於3~9月，而10~2月降雨較少，乾季明顯(Lu et al. 2008)。樣區海拔介於667~841 m，地貌由西邊之山地向東傾斜，坡度陡峭，地貌起伏甚大，內有許多小乾溝、沖蝕溝，微地形變異明顯。將25 ha樣區分為625個20×20 m的小樣方，於2007~2008年完成每木調查，調查方法為針對小樣方內所有DBH達到1 cm的木本植物，記錄物種名稱、DBH與位置。統計樣區內木本植物共39科86屬144種，密度為6131 stems ha⁻¹、胸高斷面積為34.77 m² ha⁻¹，以殼斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、茜草科(Rubiaceae)最為優勢，屬於台灣森林植群低海拔之樟櫟群叢(Chang et al. 2010)。

二、環境因子

環境因子方面量測地形及土壤兩因子。地形因子為測量每個小樣方四個方位的海拔高度，利用GIS地理資訊軟體計算每個小樣方之各項地形因子資料，包括平均坡度、坡向、凹凸度及距溪溝距離等(Chang et al. 2012)。在每個小樣方採集0~20 cm的土壤攜回實驗室後，測定各項土壤性狀，包含土壤含水率、pH、C/N比，以及P、Mg、K、Ca、Zn、Fe、N、P、Cu等元素的含量(Chang et al. 2013)。

三、研究物種

台灣產山龍眼科植物共一屬三種，別是山龍眼、蓮華池山龍眼以及紅葉樹。在蓮華池25 ha動態樣區內此三種山龍眼屬植物皆有，屬次冠層樹種(Chang et al. 2011)。此三種山龍眼屬植物在蓮華池森林動態樣區之分布如Fig. 1。山龍眼在樣區內株數最多，共5241株(占總植株之3.42%)，胸高斷面積為17.46 m² (佔總胸高斷面積2.01%)；蓮華池山龍眼株數居次，有3196株(佔2.09%)，胸高斷面積為8.22 m² (佔0.95%)；紅葉樹的株數最少，僅90株(佔0.06%)，底面積為0.527 m² (佔0.06%)。

四、葉功能性狀的測定

所測定的葉功能性狀包括葉面積(lamina area (LA), mm²)、比葉面積(specific leaf area (SLA), mm² mg⁻¹)、葉乾物質含量(leaf dry matter content (LDMC), mg g⁻¹)、葉厚度(leaf thickness (LT), mm)、含氮百分比(N%)、含磷百分比(P%)，以及葉部膨壓喪失點水勢(leaf

water potential at turgor loss point (π_{tlp}), MPa)等7項。前6項個葉功能特徵根據熱帶森林科學中心(Center for Tropical Forest Science)植物功能特徵取樣方法(Morgan et al. 2003)進行測定；膨壓喪失點葉部水勢在2017年11月至2018年3月，以及2018年11月至2019年2月兩年度的乾季期間取樣。測定過程為在現地剪取三物種各2~3株成樹樹冠外層的枝條，帶回實驗室置於潮濕環境過夜。次日清晨每株選取健康成熟葉5片，稱取葉片鮮重後以植物水勢計(pressure chamber, model 1505D, PMS Instrument, Albany, OR, USA)測定葉部水勢，之後放置桌面令其自由失水，隔30~90分鐘重覆進行鮮重及水勢測定，在14~16小時過程共測約10回，所得數據可繪製P-V曲線(Sobrado 2015)，求得該葉片的膨壓喪失點葉部水勢(π_{tlp})。各樹種在乾季分別測得12個以上葉片的 π_{tlp} ，選取同一樹種負值最大且變異係數在3%以下的5筆數值平均，作為該樹種的 π_{tlp} 數值，代表該樹種的葉部耐旱性程度。

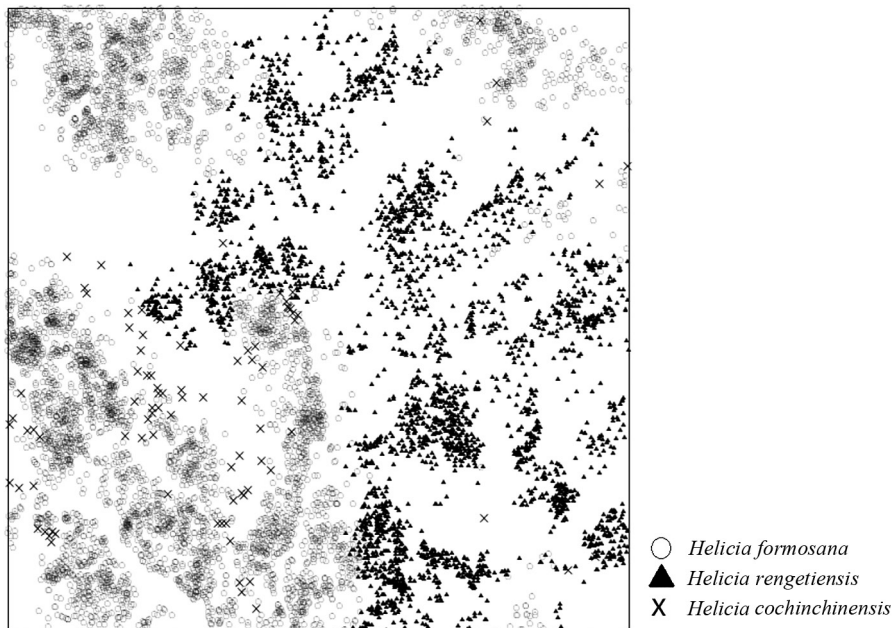


Fig. 1. Spatial distributions of 3 *Helicia* species in the 25-ha Lienhuachih Forest dynamics plot in central Taiwan. Abundances of *H. cochinchinensis*, *H. formosana*, and *H. rengeiensis* were 90, 5241, and 3916 stems 25-ha⁻¹, respectively.

五、分析方法

利用雙變數點格局分析(bivariate point pattern analysis)探討山龍眼屬三種植物兩兩之空間分布關係，雙變數點格局分析是在檢驗二群資料點在空間上是否有非對稱的關聯性(asymmetric association)，在不同距離空間中是否為相互吸引(attraction)或互相排斥(repulsion)或無影響(Wiegand and Moloney 2004, Fortin and Dale 2005)。本研究採用同質性卜瓦松模型(homogeneous Poisson process)為零模型(null model; H_0)，是因非同質性卜瓦松過程，主要是假設環境異質性影響植株的空間分布(Lin et al. 2011, Cheng et al. 2012)，去除環境異質性的影響，才可確實檢驗二群資料點的關係。之後利用蒙地卡羅方法(Monte Carlo method)，重覆模擬出零模型情況下的空間點資料，並將實測值與模擬值做比較(Manly 1997, Freeman and Ford 2002, Fortin and Dale 2005)。判斷的依據為在統計圖中畫出模擬值範圍(simulation envelope)，然後視實測值的曲線是否超出模擬值範圍，以判斷兩個物種為相互吸引、互相排斥或無影響。

為了探討棲位分化或傳播限制如何影響森林植物群落分布與共存，過去許多研究多使用鄰近矩陣主座標分析(principal coordinates of neighbor matrices; PCNMs)，即MEM (Morañs eigenvector maps) (Legendre et al. 2009, Chang et al. 2013)。因為多數的生態資料在不同的尺度上都具有空間結構，如種子傳播的限制，多落在母體植株周圍的地方生長，而形成近距離小尺度的空間結構(Gilbert and Lechowicz 2004, Legendre et al. 2009)。另外，例如海拔、坡度、坡向等地理環境因子，皆產生較大空間尺度，皆可能影響群落的組成及物種的分布(Legendre et al. 2009)。鄰近矩陣主座標分析是對於不同空間尺度進行模型建立，模擬不同空間尺度結構的空間變量，並利用主座標分析(PCoA)及正相關特性根作為解釋空間變量。最後再利用方差分解(variation partitioning)的方法，分解環境變量與所有空間尺度相對應的解釋程度。而後再利用方差分解區分與環境相關的空間變量，可解釋為物種棲位分化因子，

而與環境變量非相關卻具有空間結構的變量，則可解釋為傳播的限制或具有空間結構但未被測定之環境因子(Legendre et al. 2009)；又為確實了解傳播限制的影響，觀察樣區中有結果之山龍眼屬植物其胸徑(DBH)大都大於2 cm，因此，本研究將樣區內三種山龍眼屬植物， $1 \leq \text{DBH} \leq 2$ cm定義為幼樹， $\text{DBH} > 2$ cm定義為母樹，利用鄰近矩陣主座標分析方法，模擬建立幼樹與母樹之不同空間尺度結構的空間變量，再利用方差分解，分解環境變量、幼樹之不同空間尺度解釋變量及母樹之不同空間尺度的解釋變量，方差分解如Fig. 3，與環境相關的空间變量[a]+[d]+[g]+[f]，可解釋為棲位分化因子；另因母樹的傳播距離，亦可影響幼苗於森林中建立的位置，因此將母樹之不同空間尺度變量與環境因子變量非相關，但與幼樹之不同空間尺度變量所交集的部分[e]，解釋為傳播限制，而幼樹及母樹具有空間結構但與環境因子不相關的變量[b]+[c]，則可能是具有空間結構但未被測定之環境因子，殘差[h]部分則是不具空間結構的環境或生物因子，或由隨機的中性過程而產生的影響。

此外，本研究採用多重比較法(multiple comparison methods)之Duncan pairwise test ($p < 0.05$)，比較山龍眼、紅葉樹及蓮華池山龍眼分布區域各項環境因子的差異及各葉部功能性狀。另有關棲地環境因子是否影響三種山龍眼屬物種葉功能性狀，方法為計算每個 20×20 m小樣方三種山龍眼屬植物之葉片功能屬性的群落加權平均值(community weighted mean; CWM)，代表群落水準的葉功能性狀，再以迴歸分析檢測各葉功能特徵之加權平均與環境因子間的關係；公式： $\text{CWM} = \sum P_i \times \text{trait}_i$ ， P_i 為物種*i*數量在各小樣方中的比例，trait為山龍眼屬各物種的葉功能性狀。所有分析方法皆於R.3.6.0中計算。

結果

三種山龍眼屬植物之雙變數點格局分析

山龍眼與蓮華池山龍眼、蓮華池山龍眼與紅葉樹、山龍眼與紅葉樹，三個物種兩兩配對

的雙變數點格局分析結果如Fig. 2A-C。該結果顯示各配對兩物種的實測值(紅色點線)明顯低於預測值(黑色實線)，表示蓮華池森林動態樣區內的三種山龍眼屬植物在空間上皆呈現互斥的分布格局，由此結果可知這三個物種在空間上的分布是有差異的。

棲位分化或傳播限制對於山龍眼屬植物的影響

經由鄰近矩陣主座標分析(PCNM)及方差分解之結果如Fig. 3。總體具環境因子([a+d+f+g])可解釋的變量為60.6%，總體母樹及幼樹的空間因子([d+g+b+e+f+c])可解釋變量為70.6%，剩餘不可解釋的變量([h])為26.1%；若再進行更細的分解，不具空間結構的純環境因子([a])可解釋變量3.5%，與環境因子無關的純空間因子([b+e+c])解釋變量為13.5%，而具

有空間相關的環境因子可解釋變量[d+g+f]為57.1%，母樹及幼樹純空間因子共同的解釋變量為9.3%。就此結果的生態意義而言，總體環境因子可解釋的變量，表示因棲地環境差異篩選所造成生態棲位分化機制，純空間的因子則包含尚未測定且具有空間結構的環境因子、或具有空間結構的物種傳播機制，由更細的分解，母樹及幼樹純空間因子共同的解釋變量，可解釋為傳播限制9.3%，而無重疊的部份則可能是尚未檢測到的棲地因子4.2%；而剩餘不可解釋的變量，則是不具空間結構的環境或生物因子，或是由隨機過程而產生的因子，也就是中性過程。由上述可知，本研究所得的環境因子的解釋變量為60.6%，表示生態棲位的分化，主要影響山龍眼屬三種植物的空間分布格局，而其他因子的限制，如種子傳播的限制9.3%及隨機的中性過程26.1%影響較小。

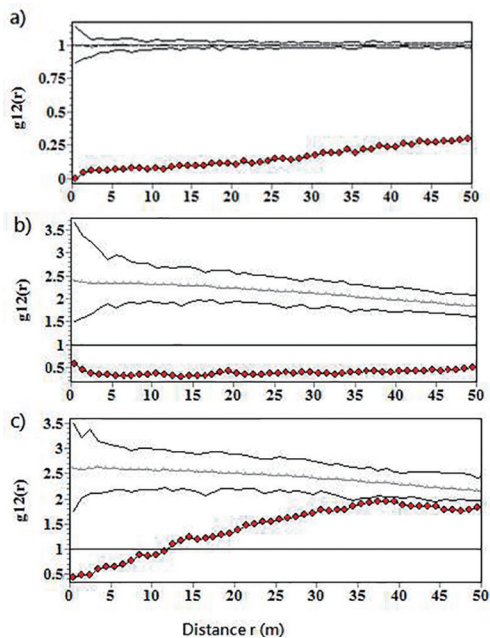


Fig. 2. Bivariate point pattern analysis of (A) *H. formosana* and *H. renetiensis*, (B) *H. renetiensis* and *H. cochinchinensis*, and (C) *H. formosana* and *H. cochinchinensis*. (Distance r up to 50 m; $g_{12}(r)$: O-ring, pair-correlation function; null model: homogeneous Poisson process, Monte Carlo method; simulation: 199).

山龍眼屬三種植物分布之環境因子差異

三種物種分布棲地環境因子平均值之多重比較結果，如Table 1所示。在地形因子方面，距溪溝距離及凹凸度，土壤因子方面的pH值、含水率、Ca、Cu、Mn離子的含量等因子，經檢測均呈顯著差異，表示以上幾種因子能反應出三物種分布棲地之環境因子的差異。大部分的地形及土壤因子，如海拔、坡度、土壤碳氮比、碳、氮含量、Zn、含砂、粘粒、K、P，皆反應出山龍眼與蓮華池山龍眼、紅葉樹與蓮華池山龍眼，此兩物種配對分布的棲地環境因子間有差異。此結果表示山龍眼與紅葉樹分布的環境因子較為相似，而此兩物種分布棲地的環境因子與蓮華池山龍眼有較大差異。

三種山龍眼之葉功能性狀及其與環境因子的關係

三種山龍眼屬植物之葉功能性狀如Table 2所示。比葉面積及葉面積在三物種間皆呈現顯著差異，而葉乾物質含量、葉厚度、含氮百分比以及含磷百分比等葉功能性狀，在紅葉樹與山龍眼之間無顯著差異，但山龍眼與蓮華池山龍眼間則呈顯著差異。而山龍眼之乾季膨壓喪

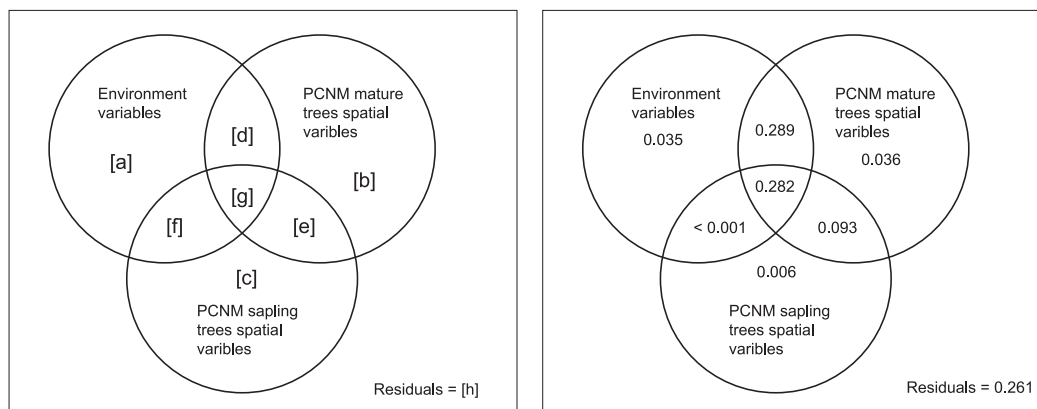


Fig. 3. Results of variation partitioning of 3 *Helicia* communities. Among 3 sets of explanatory variables: environment variables (upper left circle), mature trees PCNM eigenfunctions (upper right circle) and sapling trees PCNM eigenfunctions (lower circle). Each box represents 100% of the variation in the corresponding response variable. The reported fractions are adjusted R^2 statistics. The figure panels show Venn diagrams. [a] Pure environment (including pure topography and pure soil), [b] pure mature trees space, [c] pure sapling trees space, [d] non-sapling structured mature trees and environment fraction, [e] non-environment structured mature trees and sapling trees space fraction, [f] non-mature trees structured space and environment fraction, [g] spatially structured environment, mature trees space, and sapling trees space, and [h] residuals.

失點葉部水勢為 -2.01 ± 0.02 MPa，蓮華池山龍眼為 -2.41 ± 0.02 MPa，紅葉樹為 -2.43 ± 0.02 MPa，顯示蓮華池山龍眼及紅葉樹較山龍眼更為耐旱。此外，檢測每個小樣方三種山龍眼屬植物各功能特徵之加權平均與環境因子間的關係結果如Table 3，結果顯示，地形因子中以海拔及距溪溝的距離，顯著影響三種物種之葉功能性狀，凹凸度僅影響葉厚度及葉乾物質含量，而坡度對於所有葉功能性狀均無影響，而在土壤因子方面除K、P外，大部分的土壤因子對於各葉功能性狀皆有顯著或極顯著的影響。

討論

本研究利用雙變數點格局分析結果證明，山龍眼與蓮華池山龍眼、蓮華池山龍眼與紅葉樹，山龍眼與紅葉樹，兩兩配對間之空間分布皆呈現互斥的現象，表示以上兩兩配對物種間的空間分布是有差異的。此外，經由鄰近矩陣主座標分析(PCNM)及方差分解，證實棲位分化

是影響此屬三種之族群在蓮華池森林分布模式的主要原因。Chang et al. (2013)在研究蓮華池樣區中所有物種族群之 β 歧異度(beta diversity)時亦指出，雖然棲位分化及傳播限制等機制皆會影響蓮華池森林木本植物的共存，但在此森林物種的空間分布，是以棲位分化為主要影響因子。

除棲位分化外，本研究方差分解的結果，發現山龍眼屬種子的傳播限制，有9.3%的解釋能力，山龍眼屬之果實為堅果，主要靠動物傳播種子(Chen 1998)。實際在蓮華池森林中觀察，此三種山龍眼屬植物母樹的周圍，都有被動物啃咬而丟棄的果實。Chen (1998)在台灣北部福山森林的研究，亦證實台灣獼猴(*Macaca cyclopis*)會取食山龍眼的種子，但因種子體積較大，並不會直接吞入，而是取食時直接啃咬後丟在母樹下，這樣可能造成山龍眼種子的傳播限制。此外，Lin et al. (2011)藉4種生態模型，以海拔、凹凸度、坡度等三種地形因子擬合，研究蓮華池物種的空間分布，發現山龍眼及紅葉樹的空間分布以同質性

Table 1. Comparisons of the average values (\pm standard error) for topography and soil variables in quadrats in which 3 *Helicia* species were distributed. Superscripts indicate means that significantly differed based on a Duncan pairwise test ($p < 0.05$)

Species	Elevation (m)	Convexity	Slope ($^{\circ}$)	Stream distance (m)
<i>H. cochinchinensis</i>	764.59 \pm 4.31 ^{ab}	0.15 \pm 0.46 ^a	30.67 \pm 1.01 ^b	46.81 \pm 3.75 ^b
<i>H. formosana</i>	753.66 \pm 1.76 ^b	-1.44 \pm 0.18 ^b	31.34 \pm 0.45 ^b	33.78 \pm 1.49 ^c
<i>H. rengetiensis</i>	772.84 \pm 2.06 ^a	0.89 \pm 0.22 ^a	35.54 \pm 0.47 ^a	57.10 \pm 1.67 ^a
	pH	C/N ratio (%)	C	N
<i>H. cochinchinensis</i>	3.25 \pm 0.02 ^b	13.07 \pm 0.21 ^b	5.30 \pm 0.25 ^b	0.39 \pm 0.01 ^a
<i>H. formosana</i>	3.36 \pm 0.01 ^a	12.65 \pm 0.08 ^b	4.85 \pm 0.09 ^b	0.37 \pm 0.01 ^b
<i>H. rengetiensis</i>	3.17 \pm 0.01 ^c	14.74 \pm 0.06 ^a	5.97 \pm 0.09 ^a	0.39 \pm 0.01 ^a
	Ca	Cu	Fe	Zn
<i>H. cochinchinensis</i>	108.41 \pm 12.36 ^a	0.75 \pm 0.05 ^b	343.43 \pm 9.09 ^a	3.06 \pm 0.19 ^a
<i>H. formosana</i>	162.32 \pm 9.2 ^b	0.88 \pm 0.02 ^a	319.32 \pm 3.75 ^b	3.30 \pm 0.09 ^a
<i>H. rengetiensis</i>	40.08 \pm 1.19 ^c	0.56 \pm 0.01 ^c	334.54 \pm 2.6 ^a	2.28 \pm 0.03 ^b
	Silt (%)	Sand (%)	Clay (%)	Water (%)
<i>H. cochinchinensis</i>	23.3 \pm 0.43 ^a	62.65 \pm 0.72 ^a	13.98 \pm 0.4 ^a	14.70 \pm 0.19 ^b
<i>H. formosana</i>	22.32 \pm 0.17 ^a	63.62 \pm 0.32 ^a	14.03 \pm 0.19 ^a	15.61 \pm 0.12 ^a
<i>H. rengetiensis</i>	21.23 \pm 0.17 ^b	64.52 \pm 0.31 ^a	13.78 \pm 0.18 ^a	13.69 \pm 0.12 ^c
	K	P	Mn	Mg
<i>H. cochinchinensis</i>	119.33 \pm 6.3 ^a	17.73 \pm 0.9 ^a	24.68 \pm 3.48 ^b	43.70 \pm 3.21 ^b
<i>H. formosana</i>	120.52 \pm 3.43 ^a	16.98 \pm 0.32 ^a	41.25 \pm 2.27 ^a	54.62 \pm 2.23 ^a
<i>H. rengetiensis</i>	96 \pm 2.87 ^b	15.87 \pm 0.26 ^b	5.97 \pm 0.4c	23.3 \pm 0.52 ^c

Table 2. Comparisons of leaf traits (mean \pm standard error) of 3 *Helicia* species of subtropical rainforest trees in the 25-ha Lienhuachih dynamics plot. Superscripts indicate means that significantly differed based on a Duncan pairwise test ($p < 0.05$). LA, lamina area; SLA, specific leaf area (i.e., the ratio of leaf area to dry mass); LDMC, leaf dry matter content (i.e., the ratio of leaf dry mass to saturated fresh mass); LT, leaf thickness; N%, P%, mass-based foliar N and P concentrations; π_{up} , leaf water potential at turgor loss point

Leaf traits	<i>H. cochinchinensis</i>	<i>H. formosana</i>	<i>H. rengetiensis</i>
LA (mm ²)	1893 \pm 54 ^a	10381 \pm 8.43 ^b	7090 \pm 661 ^c
SLA (mm ² mg ⁻¹)	17.47 \pm 0.53 ^a	14.26 \pm 0.49 ^b	10.29 \pm 0.29 ^c
LDMC (cg ² g ⁻¹)	330.71 \pm 2 ^b	320.61 ^b	345.12 \pm 2 ^a
LT (mm)	0.13 \pm 0.01 ^b	0.16 \pm 0.03 ^b	0.27 \pm 0.02 ^a
N (%)	2.88 \pm 0.03 ^a	2.65 \pm 0.03 ^a	1.67 \pm 0.04 ^b
P (%)	0.044 \pm 0.003 ^a	0.041 \pm 0.001 ^a	0.031 \pm 0.004 ^b
π_{up} (MPa)	-2.43 \pm 0.02 ^a	-2.01 \pm 0.02 ^b	-2.41 \pm 0.02 ^a

湯瑪士模型(homogeneous Thomas process)有最佳的擬合度，而蓮華池山龍眼的空間分布以異質性湯瑪士模型(inhomogeneous Thomas process)模

型的擬合性佳，表示除了棲位分化外，物種傳播的限制也是影響此三種山龍眼屬植物空間分布模式的原因。

Table 3. Regression coefficient results of a regression analysis which tested the relationship between traits of 3 *Helicia* species of community weighted mean and environmental variables. (*) $p < 0.001$, (**) $p < 0.01$, (*) $p < 0.05$). LA, lamina area; SLA, specific leaf area (i.e., the ratio of leaf area to dry mass); LDMC, leaf dry matter content (i.e., the ratio of leaf dry mass to saturated fresh mass); LT, leaf thickness; N%, P%, mass-based foliar N and P concentrations; π_{up} , leaf water potential at turgor loss point**

	Elevation	Convexity	Slope	Stream distance	pH	C/N ratio	C	N	Mg
LA	0.15***	0.01	-0.01	0.22***	-0.22***	0.21***	0.15***	0.08	-0.13**
SLA	0.16***	0.02	0.01	0.21***	-0.25***	0.26***	0.19***	0.10*	-0.17***
LDMC	-0.05	-0.14***	-0.06	-0.02	0.10*	-0.15***	-0.07	-0.02-	0.07
LT	-0.13	-0.16***	-0.07	-0.13***	0.24***	-0.29***	-0.17***	-0.07	0.16***
N	0.16***	0.02	-0.003	0.23***	-0.24***	0.23***	0.17***	0.08*	-0.14***
P	0.12**	-0.02	-0.02	0.186	-0.17***	0.15***	0.12**	0.06	-0.10*
π_{up}	0.08-	0.16***	0.06	0.082	-0.15***	0.19***	0.10*	0.03	-0.09*
	Fe	Zn	Ca	Cu	Mn	Water	K	P	
LA	0.13***	-0.13**	-0.14***	-0.16***	-0.22***	-0.07	0.02	0.04	
SLA	0.12**	-0.17***	-0.18***	-0.18***	-0.27***	-0.12**	0.02	0.06	
LDMC	0.03	0.09*	0.10*	0.09*	0.13***	0.13**	0.00	-0.01	
LT	-0.03	0.18***	0.19***	0.19***	0.28***	0.19***	-0.01	0.04	
N	0.13***	-0.15***	-0.16***	-0.17***	-0.24***	-0.08*	0.02	0.04	
P	0.12**	-0.10*	-0.10*	-0.12**	-0.16***	-0.03	0.01	0.03	
π_{up}	-0.003	-0.12**	-0.12*	-0.12**	-0.18***	-0.14***	0.006	0.01	

除棲位分化、傳播限制或不同尺度空間因子可解釋的變量外，方差分解中尚有26.1%無法解釋的變量。推測這可能是更新限制、密度制約效應(density dependent)或隨機的中性過程(neutral process)等原因所致(Ribbens et al. 1994, Clark et al. 1998, Hubbell et al. 1999, Norden et al. 2007, Jones et al. 2008, Legendre et al. 2009)。在台灣北部的福山動態樣區，山龍眼的植株數量排名第一，約佔總株數的20% (Su et al. 2007)。Chang-Yang et al. (2013)監測福山樣區內喬木小苗動態，指出山龍眼雖是所監測小苗中數量最多者，但在8年期間僅發現15棵新苗，表示山龍眼的分布和數量亦受到更新的限制。Hubbell (1999)指出更新限制的存在，可以降低普遍種(common species)與稀有種之間相遇的機會，進而促進普遍種與稀有種共存；在蓮華池森林中，山龍眼及蓮華池山龍眼數量多，分別為5241株及3196株，屬於普遍種，而紅葉樹僅有90株，此可視為樣區之稀有種，因

此，更新限制可能存在。除更新限制外，由隨機過程而產生的因子，此即為宏觀生態學的中性過程，認為驅使物種共存的原因，是由生態漂移和分散驅動所造成，與環境篩選無關；推測本研究中剩餘無法解釋的變量，即是由上述幾種原因，同時與棲位分化、傳播限制共同作用，影響山龍眼屬三種植物在此森林中的空間分布與共存。

比較三種山龍眼屬植物分布棲地環境之差異，發現紅葉樹在樣區分布的環境與山龍眼較類似，表現於此兩物種之部分地形及土壤因子無顯著差異，此亦反映在此兩種植之葉功能性狀差異小。山龍眼及紅葉樹之葉乾物質含量、葉厚度、含氮百分比，以及含磷百分比等葉功能性狀，皆無顯著差異。Díaz et al. (1998)指出如物種具有相似的功能性狀，表示其對於棲地資源的需求較類似。相反的，蓮華池山龍眼與山龍眼之葉功能性狀有顯著差異，表示在此森林中該兩物種之生態棲位不相重疊，此亦呈現

於雙變數點格局空間分析，實測值在不同空間尺度之下皆遠低模擬值而呈現互斥的現象。

而並非所有葉功能性狀都是以紅葉樹與山龍眼之間較類似。例如紅葉樹與蓮華池山龍眼的膨壓喪失點葉部水勢較相似(分別為-2.43及-2.41 MPa)，但此兩植物該性狀的數值顯著低於山龍眼(-2.01 MPa)，表示山龍眼較另兩植物不耐旱。此項葉耐旱性的差異也反應在此三物種分布棲地之環境因子(Table 1)，例如山龍眼的分布距溪溝平均距離最近(33.78 m)，且棲地的土壤含水率最高(15.61%)；紅葉樹及蓮華池山龍眼則都距溪溝距離較遠(分別為46.81及57.10 m)，且棲地的土壤含水率較低(分別為14.70%及13.69%)。

此外，經由檢測發現蓮華池樣區內葉形態特徵與海拔、距溪溝距離等地形及大部分的土壤因子皆呈顯著相關。許多研究指出地形因子可能造成微棲地的差異，可篩選不同的植物功能特徵(Ackerly et al. 2002, Read et al. 2014, Sun et al. 2016, Pfennigwerth et al. 2017)。Ordoñez et al. (2009)分析全球多個樣區土壤與葉特徵關係，發現葉特徵的變異與土壤養分有顯著關係，推測土壤因子亦是主要的環境篩選作用力之一；而Yang (2011)研究蓮華池森林樣區內20×20 m樣方植物葉部各項形態功能性狀，發現樣區內植物之功能性狀與地形或土壤因子均呈顯著相關。本研究經由鄰近矩陣主座標分析、方差分解及各功能特徵之加權平均與環境因子間的各项檢測，皆支持棲位分化機制，是影響山龍眼屬三種植物在蓮華池森林中空間分布的重要因素，進而維持森林物種的多樣性。

結論

整體而言，本研究證實棲位分化及傳播限制機制，共同影響三種山龍眼屬物種在蓮華池森林的共存與分布，而棲地環境差異是主要影響山龍眼屬植物空間分布模式的主要原因，同時影響著三個物種的植物功能性狀，維持著同域同屬植物在森林中的共存與物種的多樣性。

參考文獻

- Ackerly DD, Knight CA, Weiss SB, Barton K, Stamer KP. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130:449-57.
- Ashton PS. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol J Linnean Soc* 1:155-96.
- Chang LW, Chiu ST, Yang KC, Wang HH, Hwang JH, Hsieh CF. 2012. Changes of plant communities classification and species composition along the micro-topography at the Lienhuachih forest dynamics plot in the central Taiwan. *Taiwania* 57(4):359-71.
- Chang LW, Hwang JH, Chiu ST, Wang HH, Yang KC, Chang HY, Hsieh CF. 2010. Species composition, size-class structure and diversity of the Lienhuachih forest dynamics plot in a subtropical evergreen broad-leaved forest in central Taiwan. *Taiwan J For Sci.* 25(1):81-95.
- Chang LW, Hwang JL, Chen YT, Yeh CY, Lin HC, Kuo CC, et al. 2011. Lienhuachih subtropical evergreen broadleaf forest dynamics plot: tree species characteristics and distribution patterns. Taipei, Taiwan: Taiwan Forestry Research Institute.
- Chang LW, Zelený D, Li CF, Chiu ST, Hsieh CF. 2013. Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. *Ecology* 94:2145-51.
- Chang-Yang CH, Lu CL, Sun IF, Hsieh CF. 2013. Long-term seedling dynamics of tree species in a subtropical rain forest, Taiwan. *Taiwania* 58:35-43.
- Chen CE. 1998. The influence of Formosan macaques (*Macaca cyclopis*) on Seed dispersal in Fushan Experimental Forest [MS thesis]. Taipei, Taiwan: Zoology Department, National

Taiwan University. 84 p. [in Chinese with English summary].

Comita LS, Condit R, Hubbell SP. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *J Ecol* 95:482-92.

Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, et al. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288:1414-8.

Clark JS, Macklin E, Wood L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecol Monogr* 68:213-35.

Díaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J Veg Sci* 9:113-22.

Dalling JW, Muller-Landau HC, Wright SJ, Hubbell SP. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of Neotropical pioneer species. *J Ecol* 90:714-27.

Ding J, Wu Q, Yan H, Zhang S. 2011. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Biodivers Sci* 19(2):158-67.

Fine PVA, Mesonei S, Coley PD. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305:663-5.

Freeman EA, Ford ED. 2002. Effects of data quality on analysis of ecological pattern using the K(d) statistical function. *Ecology* 83:35-46.

Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am Nat* 125:1-15.

Fortin MJ, Dale MRT. 2005. Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

Gilbert B, Lechowicz MJ. 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:7654-6.

Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN, Esufali S, Harms KE, Ashton PMS, Burslem DFRP, Ashton PS. 2006. Species-habitat as-

sociations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *J Trop Ecol* 22:371-84.

Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *J Ecol* 89:947-59.

Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Weschler B, et al. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283:554-7.

Kao YL, Lin YY, Yu SY, Shiu JW, Jiang JS, Chang LW. 2018. The comparison of leaves drought tolerance of 45 tree species distributed in different slopes in the Lianhuachi forest. Taipei, Taiwan: Taiwan Forestry Research Institute. p 33-7.

Jones MM, Tuomisto H, Borcard D, Legendre P, Clark DB, Olivas PC. 2008. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia* 155:593-604.

Legendre P, Mi X, Ren H, Ma K, Yu M, Sun I-F, He F. 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China. *Ecology* 90:663-74.

Lin YC, Chang LW, Yang KC, Wang HH, Sun IF. 2011. Point patterns of tree distribution determined by habitat. *Oecologia* 165:175-84.

Lu SY, Hwang LS, Huang HH. 2008. Complication of meteorological records for the Lienhuachih station 1997-2007. Taipei, Taiwan: Taiwan Forestry Research Institute. 166 p. [in Chinese with English summary].

Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzaki M, Palmiotto PA, LaFrankie JV, et al. 2003. Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecol Res* 18:307-20.

Manly BFJ. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology, 2nd ed.

London: CRC Press. 424 p.

Mao W, Li YL, Zhang TH, Zhao XY, Huang YX, Song LL. 2012. Research advances of plant leaf traits at different ecology scales. *J Desert Res* 32:33-41. [in Chinese with English abstract].

Morgan D, Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51:335-80.

Norden N, Chave J, Caubère A, Châtelet P, Ferroni N, Forget PM, Thébaud C. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? *J Ecol* 95:507-16.

Ordoñez JC, Van Bodegom PM, Writte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Glob Ecol Biogeogr* 18:137-49.

Pfennigwerth AA, Bailey JK, Schweitzer JA. 2017. Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity. *Aob Plants* 9:plx027.

Read QD, Moorhead LC, Swenson NG, Bailey JK, Sanders NJ. 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Funct Ecol* 28:37-45.

Reich PB, Wright IJ, Lusk CH. 2007. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. *Ecol Appl* 17:1982-8.

Ribbens E, Silander JA, Pacala SW. 1994. Seedling recruitment in forests -- calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75:1794-806.

Queenborough SA, Burslem DFRP, Garwood NC, Valencia R. 2007. Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecol* 192:193-207

Su SH, Chang-Yang CH, Lu CL, Tsui CC, Lin TT, Lin CL, et al. 2007. Fushan subtropical forest dynamics plot: tree species characteristics and distribution patterns. Taipei, Taiwan: Taiwan Forestry Research Institute. 272 p.

Schulman L, Koivunen H, Ruokolainen K. 2004. Spatio-ecological niche segregation of two sympatric species of *Clidemia* (Melastomataceae) in western Amazonian non-flooded rainforests. *Folia Geobot* 39:143-60.

Sun M, Su T, Zhang SB, Li SF, Anberree-Lebreton, J, Zhou ZK. 2016. Variations in leaf morphological traits of *Quercus guyavifolia* (Fagaceae) were mainly influenced by water and ultraviolet irradiation at high elevations on the Qinghai-Tibet Plateau, China. *Int J Agric Biol* 18:266-73.

Sedio BE, Wright SJ, Dick CW. 2012. Trait evolution and the coexistence of a species swarm in the tropical forest understory. *J Ecol* 100:1183-93.

Seidler TG, Plotkin JB. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biol* 4:e344.

Svenning JC. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *J Ecol* 87:55-65.

Sobrado MA. 2015. Leaf tissue water relations are associated with drought-induced leaf shedding in tropical montane habitats. *Am J Plant Sci* 6:2128-35

Stubbs WJ, Wilson JB. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *J Ecol* 92:557-67.

Plotkin J, Chave J, Ashton P. 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *Am Nat* 160:629-44.

Richards PW. 1952. The tropical rain forest. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

Whitmore TC. 1984. Tropical rain forest of the Far East, 2nd ed. Oxford, UK: Clarendon Press.

Wiegand T, Moloney KA. 2004. Rings, circles, and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104:209-29.

Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. 2007. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *Am Nat*

170:E77-95.

Yang YT. 2011. Spatial distribution of leaf functional traits in the Lienhuachih Forest Dynamics Plot [MS thesis]. Taichung, Taiwan: Institute of Life Sciences, Tunghai Univ. 50 p. [in Chinese with English summary].

