

研究報告

兩種附生巢蕨在北台灣亞熱帶潮濕森林的空間分布特性

王相華¹⁾ 蘇聲欣²⁾ 張勵婉^{3,4)}

摘 要

附生巢蕨具有特別的生態棲位，也營造出特殊的懸空微棲地環境供樹生的無脊椎動物棲息，與熱帶、亞熱帶陸域生物多樣性和生態系功能密切相關。本研究於「福山森林動態樣區」所位處的北台灣亞熱帶潮濕森林內設置3.84 ha樣區並進行附生巢蕨調查。目的為經由分析台灣山蘇花、山蘇花兩種大型巢蕨的空間分布特性，探討對光照、水分有強烈影響的地形及宿主(樹木)結構因子如何形塑這兩種巢蕨的空間分布，以了解兩種巢蕨對光照、水分的適應性是否有差別。就地形而言，此兩種巢蕨多集中分布在棲地水分較高的下坡、溪溝；就樹木宿主上的附生位置而言，兩種巢蕨多附生在宿主的主幹上，而非樹冠層的枝條上，附生高度集中在離地2~4 m高度，鮮少分布在10 m以上。台灣山蘇花與山蘇花的空間分布特性近似，即便是在鮮少發生乾旱的福山亞熱帶潮濕森林，台灣山蘇花、山蘇花仍然多數分布在環境較為濕潤的地形，以及受光量較低的林冠下層樹木主幹。本文由光合作用、水分生理特性及颱風對森林冠層擾動多個面向角度切入，簡要討論附生巢蕨在此一亞熱帶潮濕森林的空間分布特性。

關鍵詞：巢蕨、附生植物、潮濕森林、空間分布、地形、樹木寄主。

王相華、蘇聲欣、張勵婉。2020。兩種附生巢蕨在北台灣亞熱帶潮濕森林的空間分布特性。台灣林業科學35(3):205-16。

¹⁾ 林業試驗所集水區經營組，100臺北市南海路53號 Division of Forest Watershed Management, Taiwan Forestry Research Institute. 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

²⁾ 林業試驗所森林經營組，100臺北市南海路53號 Division of Forest Management, Taiwan Forestry Research Institute. 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

³⁾ 林業試驗所森林保護組，100臺北市南海路53號 Division of Forest Protection, Taiwan Forestry Research Institute. 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

⁴⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:liwanc@tfri.gov.tw

2020年6月送審 2020年11月通過 Received June 2020, Accepted November 2020.

Research paper

Spatial Patterns of Two Epiphytic Bird's-nest Ferns in a Moist Subtropical Forest, Northern Taiwan

Hsiang-Hua Wang,¹⁾ Sheng-Hsin Su,²⁾ Li-Wan Chang^{3,4)}

【 Summary 】

The aerial micro-habitats created by bird's-nest ferns provide invertebrate habitats that are distinct from the forest-floor environment, and they contribute to the biological diversity of tropical and subtropical forests. In this study, we set up and surveyed a 3.84-ha sample area in the Fushan Forest Dynamics Plot, which is located in a subtropical moist forest in northern Taiwan. We analyzed the spatial distributions of 2 native bird's-nest ferns, *Asplenium antiquum* and *A. nidus*, to explore how topography and structural factors of host trees, which strongly affect the light conditions and water availability, shape the spatial distributions of these 2 species. The distributions of these 2 bird's-nest ferns were mostly concentrated in downhill areas and near creeks with higher water availability. In terms of the epiphytic locations on host trees, the 2 bird's-nest ferns were mostly attached to the trunk of host trees rather than to the branches in the canopy. The epiphytic height of both species was concentrated at 2~4 m above the ground, and they rarely grew at a height of >10 m above the ground. The spatial distribution characteristics of *A. antiquum* and *A. nidus* were similar. Even in the Fushan subtropical humid forest where drought events are rare, *A. antiquum* and *A. nidus* were mostly distributed in downhill areas and near creeks with relatively high water availability and on the lower trunks of host trees with low light levels. The roles of photosynthesis, water physiological characteristics, and typhoon disturbances to the forest canopy in affecting the spatial patterns of bird's-nest ferns in this subtropical moist forest are also discussed.

Key words: bird's-nest fern, epiphyte, moist forest, spatial pattern, topography, host tree.

Wang HH, Su SH, Chang LW. 2020. Spatial patterns of two epiphytic bird's-nest ferns in a moist subtropical forest, northern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 35(3):205-16.

緒言

台灣的天然林蘊育著豐富的附生植物，多樣的附生植物不僅有助於提升森林動、植物多樣性，同時也提供極為重要的森林生態系功能。Hsu等(2002)曾在北台灣福山試驗林進行附生植物生物量、養分含量調查，發現附生植物的生物量雖然僅佔該地區森林陸生植物地上部生物量的1.2%，但卻有高達21~43%的陸生植物葉部養分儲存在附生植物。由於多數附生植物的生物量來自於葉部，且葉部養分(相較於

木材養分)可快速提供生態系中其他生物使用(Matelson et al. 1993, Nadkarni and Matelson 1992)，這表示附生植物在森林生態系養分循環上佔有重要角色(Hsu et al. 2002)。維管束附生植物(vascular epiphyte)多數體型較小、不易受到關注，但種類約佔全球維管束植物種類的10% (Gentry and Dodson 1987, Nieder et al. 2001)，台灣植物誌第二版記錄4,077種台灣原生維管束植物，其中附生植物有341種(8%)，顯

示附生植物亦為台灣原生維管束植物種類的重要組成。

台灣原生蕨類附生植物有171種，17種為鐵角蕨屬(*Asplenium*)植物(Hsu 2007)，鐵角蕨屬中的大型附生蕨類種類之成熟葉片長度可超過1 m，根叢(rosette)直徑可達0.5 m (個人觀察)，俗稱鳥巢蕨(bird's-nest fern)。其懸空葉片、根叢創造出的特殊微棲地，可提供許多生物利用，形成有別於喜好森林地面環境的無脊椎動物群落，因此與陸生生物多樣性密切相關(Ellwood and Foster 2004, Beaulieu et al. 2010, Díaz et al. 2012)。Ellwood and Foster (2004)的研究更提出幾個重要結果：(1)附生巢蕨植物的大小與其蘊藏的無脊椎動物生物量之間有明顯相關性；(2)附生巢蕨植株內所發現的無脊椎動物生物量足以使整個婆羅洲雨林冠層中的無脊椎動物的估算生物量倍增。

附生植物與陸地呈現隔離的狀態，須直接面對離開地面的懸空環境考驗，主要受到光照強度、水分供給兩項環境壓力(Adibah and Ainuddin 2011)。附生植物可依據自身的光合作用、耐旱生理特性，生存在不同光照、水分條件下的懸空環境，從充滿陽光的開放樹冠到樹木基部的陰濕環境(Hietz and Briones 2001)。台灣山區地形崎嶇，致使地形起伏對森林環境的光照及水分造成極大影響；一般而言，稜線、上坡環境的地形遮蔽度低，有較強的光照、風速，棲地較為乾燥，下坡、溪谷環境的地形遮蔽度高，有較低的光照、風速，棲地較為濕潤(Su 1987)。因此，我們預估除了附生在宿主上的棲位條件外，地形因子也會對附生植物的空間分布造成影響。

北台灣福山試驗林有山蘇花(*Asplenium antiquum*)、台灣山蘇花(*A. nidus*)兩種鐵角蕨屬大型附生巢蕨。山蘇花主要分布在東亞溫帶及亞熱帶，包括中國、日本、韓國和台灣，台灣山蘇花廣泛分布於東南亞、澳大利亞東部、夏威夷、波里尼西亞、印度和非洲東部等熱帶地區(Huang et al. 1993, Wu et al. 2003)。在台灣，山蘇花主要分布在中低海拔潮濕森林，台灣山蘇花常見於低海拔潮濕森林(個人觀察)，兩者對

溫度的適應性或有不同，但均同時生長於福山試驗林附近的亞熱帶潮濕森林。本研究探討廣泛分布在福山試驗林的兩種鐵角蕨屬大型巢蕨(山蘇花、台灣山蘇花)的空間分布特性，重點在分析對光照、水分梯度有強烈影響的地形、宿主(樹木)空間結構因子如何形塑這兩種巢蕨的空間分布，並了解兩種巢蕨對光照、水分適應性是否有差別。

材料及方法

一、試驗地概述

本研究區域位於新北市烏來區，鄰近福山植物園(Fig. 1)。福山植物園設有氣象站，1994~2019年資料顯示，該地區受冬季東北季風及夏季颱風、熱對流影響，全年潮濕、多雨，年平均相對濕度約95%，年均溫18.2度，年雨量4,202公釐，其天然植被主要屬於潮濕森林(moist forest)。

巢蕨調查樣區設在福山森林動態樣區(Fushan Forest Dynamics Plot)內(Fig. 1)。該樣區面積為25 ha、海拔高度在650~730 m之間，首次每木調查完成於2004年，並於2009、2014、2019年陸續完成三次樣區複查。該動態樣區為一東西長500 m、南北寬500 m之正方形樣區，又分割為625個20×20 m之樣方，並以南北向為Y座標，東西向X座標，用以定義出樣方的平面座標編號(X, Y)(Su et al. 2007)。本研究之巢蕨調查範圍以樣區山頂(所在地點為座標(7, 10)、(7, 11)、(8, 10)、(8, 11) 4個樣方)為中心，取樣區X座標7、8線(東西向寬度40 m，南北向長度500 m之帶狀範圍)與Y座標10、11線(南北向寬度40 m，東西向長度500 m之帶狀範圍)進行調查(Fig. 1)，總計調查96個20×20 m樣方，面積3.84 ha。

二、調查方法

調查期間為2013年3~6月，方法如下：

1. 樣區、宿主資料

記錄巢蕨出現樣方座標編號，以及宿主編號、胸徑、樹高。宿主胸徑採用胸徑尺測量樹

幹離地1.3 m高處的直徑，樹高採用伸縮測高桿直接測量地面至樹冠頂端的高度。

2. 巢蕨物種

調查記錄出現的物種是山蘇花或台灣山蘇花。在野外，區分山蘇花、台灣山蘇花的方式為觀察葉背孢膜長度，山蘇花的孢膜較長，從葉背中軸延伸至接近葉緣，台灣山蘇花的孢膜較短，長度約為葉背中軸到葉緣長度的一半(Huang et al. 1993)。又因鐵角蕨屬巢蕨的孕性與植株大小相關(Tsai 2005, Huang et al. 2008)，因此本研究僅記錄叢徑、葉長較大而可觀察到孢膜的有孕性成熟植株。

3. 附生位置

記錄巢蕨附生在樹木上的高度、區位、方位。附生高度採用伸縮測高桿進行量測，直接測量地面至巢蕨附生位置的高度。附生區位分為5類，由下往上分別為樹木主幹(T)、主幹與一級枝條交接處(TB1)、一級枝條(B1)、一級枝條與二級枝條交接處(B1B2)、二級枝條(B2)。附生方

位採用指北針進行量測，以樹木主幹為中心，量測巢蕨在樹木上的附生方位角，再轉換成北(N)、東北(NE)、東(E)、東南(SE)、南(S)、西南(SW)、西(W)、西北(NW)等8個方位。

三、地形數據處理和統計分析

1. 樣方地形運算

進行巢蕨調查的3.84 ha樣區位於25 ha森林動態樣區內(Fig. 1)，樣區曾進行細部地形測量，因此已知每個 20×20 m相交點的高程。我們採用Su et al. (2010)方法，使用這些測量值以地理運算方法導出 20×20 m樣方的下列地形因子：

- (1) 平均高程(Mean elevation)：樣方的四個角落的高程平均值。
- (2) 坡度(Slope)：由樣方中任意3個角落構成的4個三角形平面之平均傾斜角(Harms et al. 2001)。
- (3) 凹凸度指數(Index of convexity)：樣方的平均高程減去其周邊8個 20×20 m樣方的平均高程。如為正值表示為凸起的地形，如為負值表示為低凹的地形(Valencia et

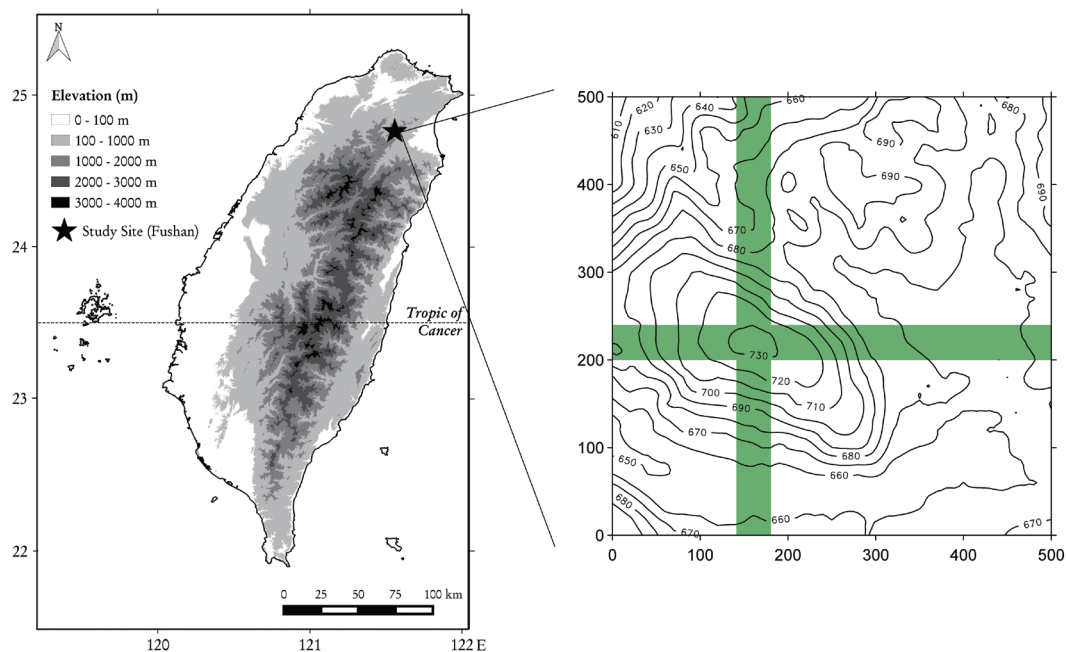


Fig. 1. Location map of the Fushan Forest Dynamics Plot and the 3.84-ha survey area (in green) in the plot. Contours on the map are in meters.

al. 2004)。

(4) 坡向指數(Asspect index)：本研究將坡向定義為坡面上最為陡斜的方向。計算方式是以樣方四個角落樁點之三維座標值，以ArcGIS軟體進行坡向運算，以得到各樣方之坡向值(θ)。由於坡向為一循環資料(circular data)，數值由 0° 至 360° 形成循環，所以本研究再將坡向以三角函數換算成四個坡向指數，數值由-1至1：

(a) 北-南向指數(N-S) = $\cos(\theta)$

(b) 東-西向指數(E-W) = $\sin(\theta)$

(c) 東北-西南向指數(NE-SW)
= $\sin(\theta+45^\circ)$

(d) 東南-西北向指數(SE-NW)
= $\sin(\theta-45^\circ)$

2. 統計分析

(1) 巢蕨在宿主上的附生位置

將兩種巢蕨於樹上附生高度，每2 m分1級共6級，再加上5類附生區位及8個附生方位，分別計算山蘇花及台灣山蘇花在宿主上附生的高度、區位及方位之數量。為瞭解兩種巢蕨之附生高度、附生區位分布之有無差異，以隨機化(逢機)方法進行檢測(randomization test)。Randomization test的虛無假設(H0)是認為兩組變數之間並無顯著差異，因此樣本資料可以在不同組別間互相隨機置換，詳細步驟為針對兩個要檢測的變數進行樣本間的隨機置換排列(permutation)，並模擬999次，其中之虛無假設(H0)為兩組變數是獨立不相關的；經過999次隨機置換後，可計算出機率 p 值， p 值為當虛無假設為真之下，樣本平均值發生的可能性。當機率 $p < 0.05$ ，拒絕虛無假設，顯示兩種巢蕨附生高度、附生區位分布有顯著差異； $p > 0.05$ 則顯示兩種巢蕨無顯著差異(Beh and Lombardo 2014)。又由於附生方位為循環資料，故使用循環統計(circular statistics)方法之沃森測試(Watson test)測試兩種巢蕨附生分布的方位是否有明顯不同。

(2) 巢蕨分布的地形偏好

為了解巢蕨(山蘇花、台灣山蘇花)在空間中分布與環境的關係，本研究採用網格式

的空間迴歸統計：空間自迴歸模型(spatial autoregressive model, SAR)，因取樣之樣方皆為相鄰，使用空間迴歸統計模型可解決空間資料所產生的空間自相關性，而對於自變數及依變數之間的關係作更佳合理的解釋(Ver Hoef et al. 2018)。公式如下： $Y = \rho WY + X\beta + \epsilon$

依變數(Y)：山蘇花、台灣山蘇花在各 20×20 m樣方的數量；

自變數(X)：包含各項地形因子；

WY為空間變數， ρ 和 β 為迴歸係數， ϵ 是誤差。

由於各地形因子的單位並不相同，在資料分析前，將各地形因子進行過標準化轉換，以便於直接比較分析結果之迴歸係數值。

WY(空間變數)為計算空間權重矩陣(spatial weighting matrix)，因本研究所取樣方緊緊相連，且為東西方向及南北方向之規則取樣，本研究採用Rook contiguity的鄰接矩陣(Getis and Aldstadt 2004)。

結果

本研究在3.84 ha調查區內的252棵喬木上記錄到可辨識種類的山蘇花254株、台灣山蘇花212株，合計466株，密度為121.4株/ha；74%的巢蕨附生於10~40 cm胸徑的樹上，又以20~30 cm胸徑的樹木所附生數量最多，佔40%，附生樹種而言，以長葉木薑子(*Litsea acuminata*) (26%)、紅楠(*Machilus thunbergii*) (17%)、綠樟(*Meliosma squamulata*) (9%)、短尾葉石櫟(*Pasania harlandii*) (8%)、錐果櫟(*Cyclobalanopsis longinux*) (7%)等樹種所佔比例最多。兩者的空間分布分析結果如下：

一、巢蕨在宿主上的附生位置

以附生高度而言，超過80%山蘇花及台灣山蘇花的附生在高度2~8 m之間，又以2~4 m高度較多，少量附生在2 m以下及8 m以上的高度，10 m以上的高度僅記錄到2株(Fig. 2)。以附生位置而言，山蘇花和台灣山蘇花大多附生在樹木的主幹(T)，佔山蘇花的71%、台灣山蘇花

的的78%，但也有約20%的山蘇花及台灣山蘇花附生在樹木的1級枝條(B1)和主幹、1級枝條交接處(TB1)，僅有少數山蘇花附生在2級枝條(B2)及1級枝條、2級枝條交接處(Fig. 3)；以附生在樹上的方位而言，山蘇花及台灣山蘇花於各個方位的附生數量相當，但山蘇花在西

方位的附生數量較多(Fig. 4)。隨機化檢測結果顯示，山蘇花與台灣山蘇花在宿主上的附生高度及附生區位並無顯著差異($p > 0.05$)，此外，循環統計方法之沃森測試(Watson test)結果，顯示兩種巢蕨之附生分布方位亦無顯著差異($p > 0.1$)。

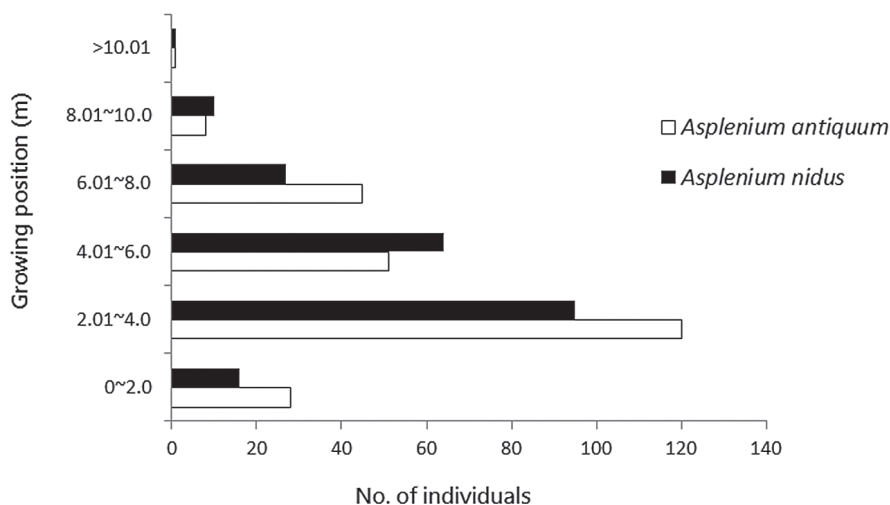


Fig. 2. Height distributions of *Asplenium antiquum* and *A. nidus* on host trees.

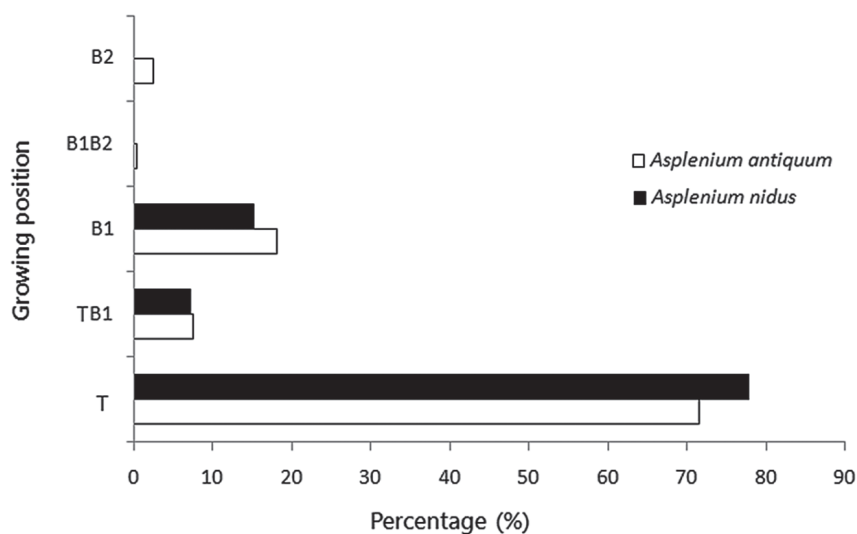


Fig. 3. Growing position distributions of *Asplenium antiquum* and *A. nidus* on host trees. T, tree trunk; TB1, the junction of tree trunk and the first layer of branches; B1, the first layer of branches; B1B2, the junction of the first and second layers of branches; B2, the second layer of branches.

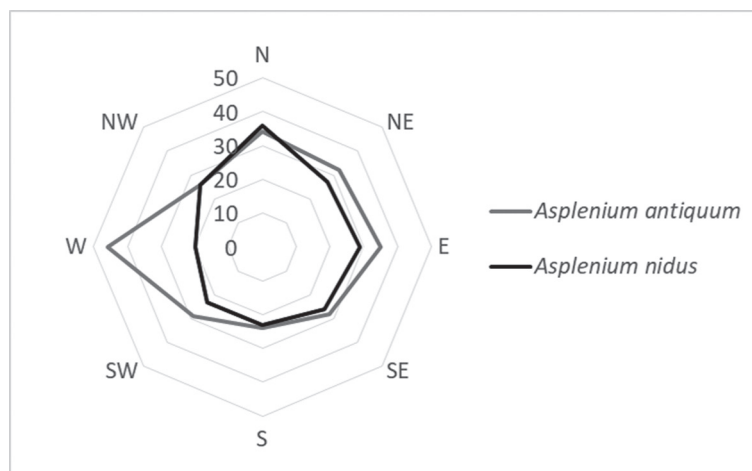


Fig. 4. Abundances of *Asplenium antiquum* and *A. nidus* across different aspects of host trees.

二、地形對巢蕨分布的影響

以空間自相關迴歸模型檢測山蘇花、台灣山蘇花在樣區中分布與四種地形因子間的關係(Table 1)，結果顯示，海拔高度會對於兩種巢蕨在樣區中之空間分布皆有顯著的影響($p < 0.001$)，海拔高度越高(越接近稜線、山頂)，兩種巢蕨之數量越少；此外，凹凸度對於兩種巢蕨的空間分布亦具有顯著之影響，地勢越凸起的區域，巢蕨的數量越少；即兩種巢蕨多分布於樣區內海拔高度較低的下坡、溪溝地形。另且坡度僅影響山蘇花的數量，坡度越大數量越少，並不影響台灣山蘇花在樣區中的分布($p > 0.05$)。而四種地形方位指數對於兩種巢蕨的空間分布皆無顯著影響(Table 1)。

討論

就地形而言，本研究調查的兩種大型原生巢蕨(山蘇花、台灣山蘇花)均喜好分布於樣區內海拔較低的下坡、溪溝，顯示即使調查區域位於潮濕森林，山蘇花、台灣山蘇花也多數分布在棲地水分相對較高的下坡、溪溝地形。除了反應稜線至溪溝地形變化的海拔高度外，坡度、凹凸度指數對於樣區兩種巢蕨的空間分布亦有影響，但不如海拔高度顯著。檢測各地形因子的相關性結果顯示，樣方海拔高度與凹凸度指數間具成正相關，表示海拔較高處(稜線、上坡處)的凹凸度指

數通常是正值，微地貌多呈現上凸形態，海拔較低處(下坡、溪溝處)的凹凸度指數通常是負值，微地貌多呈現下凹形態，而兩種巢蕨較喜好分布於微地貌呈現下凹形態的下坡、溪溝區域。就巢蕨附生在樹木宿主上的區位而言，本研究發現兩種巢蕨大多附生在樹木的主幹上，側枝上的數量較少；而巢蕨附生在樹上的離地高度以2~4 m最常見，4~8 m次之，10 m以上僅有兩株。研究區域(福山森林動態樣區)曾進行樹冠層高度調查，樹冠層高度集中在11~18 m之間，中位數為14.5 m (Chen 2012)。比對上述資料後得知，研究區域的巢蕨較少分布在樹冠層，尤其是樹冠層的上方。Fayle等(2009)在馬來西亞Pasoh熱帶雨林的研究也發現，台灣山蘇花的附生區位大多位於樹木下層(63.4%)。太陽輻射是地表能量平衡的主要驅動因子，也是影響微氣候的關鍵因素，包括近地表溫度、蒸發量、濕度和土壤含水量等(Bennie et al. 2008)，地形變化會影響局部區域所接受到的太陽輻射量，對特定位點的微氣候有重要影響；受到地形遮蔽效應的影響，下坡、溪溝陽光輻射量較低，屬於棲地水分較高的地形(Su 1987)。相同地，樹木冠層上方的受光量較高、濕度較低，而樹木冠層下方的受光量較低、濕度較大，屬於棲地水分較高的環境。

與樹木相比，蕨類植物的維管束系統較原始，維管束管道直徑小，水分傳導速度較慢、氣孔導度低，因光合作用需要經由氣孔進行氣

Table 1. Regression coefficients of the spatial autoregressive model, which tested relationships between the abundances of bird's-nest ferns (*Asplenium antiquum* and *A. nidus*) and topographic variables (*) $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$)**

	<i>Asplenium antiquum</i>	<i>Asplenium nidus</i>
Mean elevation	-1.56***	-1.51***
Slope	-1.15**	-0.41
Index of convexity	-1.08*	-0.90*
Aspect N-S	0.28	0.28
Aspect E-W	-0.38	-0.30
Aspect NE-SW	0.04	0.08
Aspect SE-NW	-0.43	-0.38

體交換，受限於氣孔導度較低，多數蕨類的最大淨光合速率(maximal net photosynthetic rate)及光飽和點(light saturation point)都較木本植物低(Brodribb et al. 2005)，因此蕨類植物通常生長在林下光度較弱的生境中(Andrade and Noble 1997)。地生蕨類植物可以直接從土壤中獲取水分，但附生蕨類卻要頻繁面對水分供應短缺的狀況(Zotz and Hietz 2001)。就巢蕨的耐旱生理而言，新加坡曾進行台灣山蘇花的耐旱生理研究(Kluge et al. 1989)，儘管此試驗最長乾早期的持續時間僅為5天，但卻推測台灣山蘇花是一種耐旱的植物，並歸因於台灣山蘇花在其混和根系及大量腐植質的根部碎片系統(root-debris system)中可以儲存足夠的水分，克服短時期乾旱。然而，在強烈的季節性降雨的澳大利亞東北部，長達幾週的乾旱並不罕見(Tracey 1982)，此區域若發生長時間的乾旱會導致台灣山蘇花枯死並掉落至地上，顯示其無法忍受長期乾旱(Freiberg and Turton 2002)。Martin等人(2004)曾測量福山試驗林30種苔蘚、蕨類、蘭科附生植物的葉片滲透勢(osmotic potential)，發現多數附生植物的葉片滲透勢都很高(> -1 MPa)，其中山蘇花的葉片滲透勢為-0.94 MPa，顯示多數附生植物無法採用降低葉片組織滲透壓方式因應環境的乾旱。我們調閱了林業試驗所出版的「林業試驗所福山分所氣象水文資料(1982~1999)」(Lu et al. 2000)，發現即使是在北台灣福山試驗林的潮濕森林環境，在17年間也經歷兩次月降雨量< 10 mm的乾旱期。由上述研究結果綜合評估，此類偶發性的乾旱可能

會造成分布在稜線、上坡地形及樹冠層上方巢蕨的生存壓力，並非其長期適存的環境梯度。Zhang等(2010)在馬來西亞Pasoh熱帶雨林的研​​究亦顯示，台灣山蘇花喜好分布在較為潮溼的沼澤地(swampy areas)、不喜好分布在山坡地(hilly areas)。

就巢蕨的光合作用生理而言，Zhang等(2008)於西雙版納熱帶雨林測得台灣山蘇花的最大淨光合速率為 $3.09 \pm 0.03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，光飽和點為 $271.19 \pm 8.40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetic photon flux density (PPFD)，光補償點(light compensation point)為 $3.94 \pm 0.42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD；Wong等(2012)於台灣南投地區測得培育在10%光量及全光環境下的山蘇花的最大淨光合速率在 $4\sim 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之間，兩者並沒有明顯差別，顯示高光量並無法提升山蘇花的光合速率。Kuo and Yeh (2015)分析台灣180種原生闊葉樹種光合潛力及耐陰性，並將樹種最大淨光合速率區分為 ≥ 26.0 、 $25.9\sim 21.0$ 、 $20.9\sim 15.0$ 、 $14.9\sim 12.5$ 、 $< 12.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 等5級；其中之先驅樹種等級，例如血桐(*Macaranga tanarius*)、蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa*)，最大淨光合速率分別為 31.9 及 $31.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，而耐陰等級樹種如鐵色(*Drypetes littoralis*)、厚殼桂(*Cryptocarya chinensis*)則為 9.5 及 $9.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，都遠高於Zhang等(2008)於西雙版納熱帶雨林測得台灣山蘇花的最大淨光合速率($3.09 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)，以及Wong等(2012)在台灣南投測得的山蘇花最大淨光合速率($4\sim 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。上述針對山蘇花、

台灣山蘇花及台灣原生木本植物光合作用研究數據顯示，台灣山蘇花的耐陰性極高，樹冠上層的強光照環境並不符合台灣山蘇花的光合生理特性需求。

本研究結果顯示山蘇花、台灣山蘇花兩種巢蕨在福山亞熱帶潮濕森林的空間分布特性雷同，都喜好分布於環境較為潮濕的地形，並附生在受到太陽輻射較低的樹幹中下段部位。Fayle等(2009)在樹冠層高度達50~60 m的馬來西亞沙巴熱帶雨林研究發現，兩種巢蕨(*A. nidus*及*A. phyllitidis*)所喜好附生的冠層結構(canopy architecture)區域有明顯差異，*A. nidus*多數分布在突出樹(emergent tree)及孔隙(gap)區域，對乾旱、強光的適應性較高；相對的，*A. phyllitidis*則喜好分布在相對濕涼的中低層樹冠。但本研究結果顯示，山蘇花(*A. antiquum*)、台灣山蘇花(*A. nidus*)兩種巢蕨在福山亞熱帶潮濕森林的空間分布特性雷同，都喜好分布於潮濕且受光量較低的樹木主幹或較低高度處。本研究與Fayle等(2009)的研究結果似乎呈現不同的結果，特別是台灣山蘇花(*A. nidus*)在宿主上的空間分布。Fayle等(2009)的研究地點為馬來西亞沙巴熱帶雨林，並非颱風盛行區域，而本研究地點是颱風盛行的區域，會對森林樹冠造成經常性擾動，強勁風勢會對樹冠層枝葉造成嚴重擾動(Mabry et al. 1998, Lin et al. 2011, Chang et al. 2020)，可能致使巢蕨在樹冠上層難以長時間穩定附著。再者，大量枝葉被強風打落後，容易造成樹冠上層枝條的受光量急劇增加，而依據前述的巢蕨光合生理特性研究結果，太強的光照處並非巢蕨喜好的環境棲位，因此不排除經常性的颱風擾動是導致福山地區的巢蕨主要附生在樹木主幹及樹冠中下層的重要原因之一。

目前對鐵角蕨屬巢蕨的生理研究資料非常有限。從前述的光合生理前人研究數據來看，山蘇花、台灣山蘇花兩者都是耐陰性很高的附生植物，但目前並沒有針對山蘇花、台灣山蘇花等巢蕨的溫度、濕度適應性之相關研究文獻。若由兩者的全球分布、在台灣的海拔分布差異來看，山蘇花似乎比台灣山蘇花更能適應低溫的環境，

但目前尚未有生理研究文獻資料可以證實。就濕度而言，雖然蕨類植物多數適合生長在高濕度的環境，但前述Fayle等(2009)的研究指出：「不同巢蕨對濕度的喜好會有差異」，而目前也沒有生理研究文獻資料能證實山蘇花、台灣山蘇花對濕度的適應性是否有顯著差別。因此，目前本研究之結果僅能說明這兩種巢蕨都適合生長在北台灣潮濕森林、海拔高度約700 m上下的陰濕環境。受限於研究區域的環境梯度較窄，難以反應兩者確切的溫、濕度適應生理有何異同，如要釐清此一問題，則有待未來進行更大環境梯度或是跨區域的研究。

結論

本研究經由調查，分析山蘇花、台灣山蘇花兩種大型巢蕨在福山森林動態樣區內的空間分布特性。就地形而言，兩種巢蕨多集中分布在下坡、溪溝區域；就樹木宿主上的附生位置而言，兩種巢蕨多附生在宿主的主幹上，附生高度集中在離地2~4 m之間，鮮少分布在10 m以上；山蘇花、台灣山蘇花這兩種巢蕨在福山亞熱帶潮濕森林的空間分布特性雷同。本研究推測除了光合作用及水分生理特性外，颱風擾動對福山地區兩種巢蕨的空間分布可能造成重要影響。

引用文獻

- Adibah MSR, Ainuddin AN. 2011. Epiphytic plants responses to light and water stress. *Asian J Plant Sci* 10:97-107.
- Andrade JL, Noble PS. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in lowland Neotropical forest. *Biotropica* 29(3):261-70.
- Beaulieu F, Walter DE, Proctor HC, Kitching RL. 2010. The canopy starts at 0.5 m: predatory mites (Acari: Mesostigmata) differ between rain forest floor soil and suspended soil at any height. *Biotropica* 42(6):704-9.
- Beh EJ, Lombardo R. 2014. Correspondence

analysis: theory, practice and new strategies, Chichester, UK: J Wiley & Sons, 592 p.

Bennie JJ, Huntley B, Wiltshire A, Hill MO, Baxter R. 2008. Slope, aspect and climate: spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecol Model* 216(1):47-59.

Brodribb TJ, Holbrook NM, Zwieniecki MA, Palma B. 2005. Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms, impacts on photosynthetic maxima. *New Phytol* 165(3):839-46.

Chang CT, Shaner PJJ, Wang HH, Lin TC. 2020. Resilience of a subtropical rainforest to annual typhoon disturbance: lessons from 25-year data of leaf area index. *For Ecol Manage* 470-471:118210.

Chen SW. 2012. Differentiation of tree architectural and crown traits in two hardwood forests under distinct disturbance regimes [Master's thesis]. Taichung, Taiwan: Tunghai University. 50 p.

Díaz IA, Sieving KE, Peña-Foxon M, Armesto JJ. 2012. A field experiment links forest structure and biodiversity: epiphytes enhance canopy invertebrates in Chilean forests. *Ecosphere* 3(1):1-17.

Ellwood MDF, Foster WA. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature* 429(6991):549-51.

Fayle TM, Chung AY, Dumbrell AJ, Eggleton P, Foster WA. 2009. The effect of rainforest canopy architecture on the distribution of epiphytic ferns (*Asplenium* spp.) in Sabah, Malaysia. *Biotropica* 41(6):676-81.

Freiberg M, Turton SM. 2002. Importance of drought on the distribution of the birds nest fern, *Asplenium nidus*, in the canopy of a lowland tropical rainforest in north-eastern Australia. *Austr Ecol* 32(1):70-6.

Gentry AH, Dodson CH. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epi-

phytes. *Ann Mo Bot Gard* 74(2):205-33.

Getis A, Aldstadt J. 2004. Constructing the spatial weight matrix using a local statistic. *Geogr Anal* 36(2):90-104.

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(6):947-59.

Hietz P, Briones O. 2001. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Plant Biol* 3(3):279-87.

Hsu CC. 2007. The vascular epiphytes in Taiwan – a review. *J Exp For Natl Taiwan Univ* 21(2):161-80. [in Chinese with English summary].

Hsu CC, Horng FW, Kuo CM. 2002. Epiphyte biomass and nutrient capital of a moist subtropical forest in north-eastern Taiwan. *J Trop Ecol* 18(5):659-70.

Hsu CC, Oostermeijer JGB, Wolf JHD. 2014. Adaptation of a widespread epiphytic fern to simulated climate change conditions. *Plant Ecol* 215:889-97.

Huang TC, Hsieh CF, Tsai JL, Yang KC, Peng CI, Kuoh CS, et al. (eds.). 1993. Flora of Taiwan, 2nd ed., Vol. 1. Taipei, Taiwan: Editorial Committee, Department of Botany, National Taiwan Univ. 562 p.

Huang YM, Chou HM, Liu CJ, Chiou WL. 2008. The correlation of plant size and fertility of *Asplenium nidus* L. (Aspleniaceae; Pteridophyta). *BioFormosa* 43(2):77-83. [in Chinese with English summary].

Kluge M, Avadhani PN, Goh CJ. 1989. Gas exchange and water relations in epiphytic tropical ferns. In: Lüttge U, editor. *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Heidelberg, Berlin: Springer. p 87-108.

Kuo YL, Yeh CL. 2015. Photosynthetic capacity and shade tolerance of 180 native broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan J For*

Sci 30(4):229-43.

Lin TC, Hamburg SP, Lin KC, Wang LJ, Chang CT, Hsia YJ, et al. 2011. Typhoon disturbance and forest dynamics: lessons from a northwest Pacific subtropical forest. *Ecosystems* 14(1):127-43.

Lu SY, Huang HH, Chen CH, Hwong JL. 2000. Compilation of meteorological and streamflow records for Fushan experimental watersheds (1982-1999). Taipei, Taiwan: Taiwan Forestry Research Institute. 171 p. [in Chinese].

Mabry CM, Hamburg SP, Lin TC, Horng FW, King HB, Hsia YJ. 1998. Typhoon disturbance and stand-level damage patterns at a subtropical forest in Taiwan. *Biotropica* 30(2):238-50.

Martin CE, Lin TC, Hsu CC, Lin SH, and Lin KC. 2004. Ecophysiology and plant size in a tropical epiphytic fern, *Asplenium nidus*, in Taiwan. *Int J Plant Sci* 165(1):65-72.

Martin CE, Lin TC, Lin KC, Hsu CC, Chiou WL. 2004. Causes and consequences of high osmotic potentials in epiphytic higher plants. *J Plant Physiol* 161:1119-24.

Matelson TJ, Nadkarni NM, Longino JT. 1993. Longevity of fallen epiphytes in a Neotropical montane forest. *Ecology* 74:265-9.

Mohammad Rosli NH. 2014. Photosynthetic studies on eight filmy ferns (Hymenophyllaceae) from shaded habitats in Malaysia [Master's thesis]. Kuala Lumpur, Malaysia: University of Malaya. 116 p.

Nadkarni NM, Matelson TJ. 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a Neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24(1):24-30.

Nieder J, Proserpi J, Michaloud G. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol* 153(1):51-63.

Su HJ. 1987. Forest habitat factors and their quantitative assessment. *Q J Chin For* 20(1):1-

14. [in Chinese with English summary].

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.

Su SH, Hsieh CF, Chang-Yang CH, Lu CL, Guan BT. 2010. Micro-topographic differentiation of the tree species composition in a subtropical submontane rainforest in northeastern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 25(1):63-80.

Tracey JG. 1982. The vegetation of the humid tropical region of north Queensland. Melbourne, Australia: CSIRO. 124 p.

Tsai PH. 2005. The phenology of *Asplenium antiquum* Makino in the Fushan Experimental Forest [Master's thesis]. Taipei, Taiwan: School of Forestry and Resource Conservation, National Taiwan Univ. [in Chinese with English summary].

Valencia R, Foster RB, Villa G, Condit R, Svenning JC, Hernández C, et al. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *J Ecol* 92(2):214-29.

Ver Hoef JM, Peterson EE, Hooten MB, Hanks EM, Fortin MJ. 2018. Spatial autoregressive models for statistical inference from ecological data. *Ecol Monogr* 88(1):36-59.

Wong SL, Chen CW, Huang HW, Weng JH. 2012. Using combined measurements for comparison of light induction of stomatal conductance, electron transport rate and CO₂ fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree Physiol* 32:535-44.

Wu Z, Raven PH, Hong D. 2003. Flora of China Vol. 2-3. Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO: Science Press. 960 p.

Zhang L, Nurvianto S, Harrison R. 2010. Factors affecting the distribution and abundance of *Asplenium nidus* L. in a tropical low-

land rain forest in peninsular Malaysia. *Biotropica* 42(4):464-9.

Zhang Q, Chen JW, Chen YJ, Cao KF, Li BG 2008. Photosynthetic induction in two fern species with different eco-types in Xish-

uangbanna tropical rainforest. *Chin Bull Bot* 25:673-9. [in Chinese with English summary].

Zotz G, Hietz P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *J Exp Bot* 52(364):2067-78.