

研究報告

颱風擾動對台灣南部墾丁森林林下光量 及六種樹苗生長的影響

郭耀綸^{1,4)} 尤國霖¹⁾ 楊月玲²⁾ 王相華³⁾

摘要

杜鵑颱風於2003年9月過境南台灣，本研究於颱風過後1 mo，在墾丁高位珊瑚礁森林以不同程度的人工遮陰處理，探討颱風擾動後林下光資源的提高，是否可促進前生樹苗的高生長及存活率。供試6種天然更新樹苗包括毛柿、黃心柿、大葉楠、蟲屎、大葉山欖及皮孫木。試驗地森林未受颱風擾動前，林下相對光量約為1~2%；颱風過後3 wk，林下光量為6~9%，3 mo後樹冠層已重新長葉，光量降至2~6%，15 mo後成為1~2%，顯示樹冠層已鬱閉。黃心柿苗木在1%以下低光環境生長2 yr，存活率仍可維持80%以上，耐陰性極高，而大葉山欖與蟲屎則都僅有12%。供試6樹種除皮孫木外，苗木的存活率及苗高相對生長率多隨樣區內可用光資源的增多而提高，但各樹種反應的程度不同。蟲屎與黃心柿的苗高相對生長率對光資源提高的反應最明顯，毛柿與皮孫木的反應則較低。各樹苗的淨光合作用率與葉片接受到的光量均呈顯著直線正相關，迴歸線的斜率以蟲屎0.15最大，其餘5種的斜率則僅在0.04~0.07間。與遮陰處理樣區比較，杜鵑颱風過後可用光資源的增加，可提高苗木淨光合作用率及碳收穫，促進苗木高生長及減少死亡率，對林內原有前生樹苗的長期生存有助益。然此有利條件約在1 yr內隨著森林冠層逐漸恢復鬱閉而減弱。

關鍵詞：前生樹苗、可用光資源、淨光合作用率、颱風擾動、林下光量。

郭耀綸、尤國霖、楊月玲、王相華。2007。颱風擾動對台灣南部墾丁森林林下光量及六種樹苗生長的影響。台灣林業科學22(4):367-80。

Research paper

Effects of Typhoon Disturbances on Understory Light and Seedling Growth of Six Tree Species in a Forest at Kenting, Southern Taiwan

¹⁾ 國立屏東科技大學森林系，92101屏東縣內埔鄉學府路1號 Department of Forestry, National Pingtung Univ. of Science and Technology, 1 Hsuehfu Rd., Neipu, Pingtung 92101, Taiwan.

²⁾ 國立屏東科技大學農園系，92101屏東縣內埔鄉學府路1號 Department of Plant Industry, National Pingtung Univ. of Science and Technology, 1 Hsuehfu Rd., Neipu, Pingtung 92101, Taiwan.

³⁾ 林業試驗所森林生物組，10066台北市南海路53號 Division of Forest Biology, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

⁴⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail: ylkuo@mail.npust.edu.tw

2007年1月送審 2007年5月通過 Received January 2007, Accepted May 2007.

Yau-Lun Kuo,^{1,4)} Gwo-Lin Yu,¹⁾ Yeh-Lin Yang,²⁾ Hsiang-Hua Wang³⁾

【 Summary 】

Starting 1 mo after typhoon Dujuan swept through Taiwan in September 2003, this research manipulated the understory light availability using artificial shading treatments in the Uplifted Coral-reef Forest at Kenting, southern Taiwan. In this study, we examined the survivorship, height growth, and net photosynthetic rates of seedlings of 6 tree species with advanced regeneration for their responses to the elevated light resources after the typhoon disturbance. These species were *Diospyros discolor*, *D. maritima*, *Machilus kusanoi*, *Melanolepis multiglandulosa*, *Palaquium formosanum*, and *Pisonia umbellifera*. Understory light availability in this forest was about 1~2% before the typhoon disturbance. Three weeks after typhoon Dujuan, the understory light was 6~9%. This had dropped to 2~6% after 3 mo, when leaves had partially recovered. After 15 mo, it was again 1~2%, indicating that the canopy had again closed. Seedlings of *D. maritima* still maintained over 80% survival when grown under less than 1% light availability for 2 yr. However, under the same situation, *Mel. multiglandulosa* and *Pal. formosanum* could only maintain a 12% survival rate. The survival rate and relative height growth rate of each species, except for *Pis. umbellifera*, increased with light availability but at different magnitudes. The relative height growth rates of seedlings of *Mel. multiglandulosa* and *D. maritima* showed the most significant responses to the elevated light, while those of *D. discolor* and *Pis. umbellifera* showed the least. There were also significantly positive linear relations between the net photosynthetic rates and available light intercepted by the seedlings. The highest slope of the linear regression was 0.15 for *Mel. multiglandulosa*, and it ranged 0.04~0.07 for the other 5 species. Compared to the shaded plots, the increased light availability after typhoon Dujuan increased the net photosynthetic rates of these seedlings. Carbon yields likewise increased. As a result, the height growth of seedlings was promoted and mortality was reduced. This was beneficial to the long-term survival of these advanced seedlings. However, these beneficial effects diminished within 1 yr as the forest canopy gradually closed again.

Key words: advanced regeneration, light availability, net photosynthetic rate, typhoon disturbance, understory light.

Kuo YL, Yu GL, Yang YL, Wang HH. 2007. Effects of typhoon disturbances on understory light and seedling growth of six tree species in a forest at Kenting, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 22(4):367-80.

緒言

颱風是影響台灣地區森林生態系組成與功能的重要自然擾動(natural disturbances)因子之一(Horng et al. 1995, Mabry et al. 1998)。颱風造成林木幹折或倒伏，減損森林生物量，改變森林樹冠層結構；森林冠層枝葉遭大量吹落，行光合作用的葉面積減少(Lin et al. 1999, 2003)，短期內林分淨初生產力降低，影響

森林生態系功能。然而，颱風擾動破壞樹冠層或形成倒木孔隙，進入林內的光量會增高(Fernandez and Fetcher 1991, Lin et al. 2003)。颱風過後林內環境條件的改變，可能引發與颱風前不同樣式(pattern)的更新動態(regeneration dynamics)，而不同地區的森林有不同的植群組成結構、地形地文特性，且受颱風擾動的強

度、頻度也都不同，因此受害的程度及恢復的歷程也都有異(Everham and Brokaw 1996)。

根據中央氣象局的資料，杜鵑颱風為中度颱風，平均風速 23.1 m s^{-1} ，最大風速 47.7 m s^{-1} ，於2003年9月1~2日經過台灣南部。恆春半島的墾丁高位珊瑚礁森林遭擾動後，林冠枝葉變得稀疏透空，林床滿佈斷枝落葉，為該森林近20 yr最嚴重的風災。颱風擾動致林內微環境急遽改變，尤其是植物可用光資源(light availability)明顯增加。在杜鵑颱風擾動前已在林下建立的前生樹苗(advanced seedlings)，在颱風過後其生長量是否會提高？不同種樹苗的生長對提高的資源是否都有類似的反應？這些問題過去很少有研究探討(Bellingham et al. 1996)。然而，要回答上述問題，需知道同種樹苗在颱風前後兩種微環境下的生長情形，由此才能比較颱風經過後，資源的提高對各種樹苗生長促進的貢獻。然因該處過去並未建立無颱風擾動時不同樹苗的長期生長數據，且杜鵑颱風對研究地區全林分的冠層枝葉均有減損，致無法獲得颱風前鬱閉林分時的環境條件。因此，本研究在墾丁高位珊瑚礁森林現地，以不同程度的人為遮陰方式，將樣區內的光量降低到1993年4~12月鬱閉林下的程度，而未遮陰對照樣區苗木所接受到的光量，即為颱風後林內實際的光資源，由此可比較在不同光量梯度下同一種或不同種樹苗的生長差異。

本研究擬探討下列二項問題，首先是想知道杜鵑颱風擾動對墾丁高位珊瑚礁森林林內光量改變的程度如何？若颱風破壞樹冠結構致林內光量提高，此作用持續的時間有多久？林內可用光資源的動態變化如何？其次想了解不同樹種苗木的生長率及存活率在颱風過後是否有明顯的促進作用？颱風過後隨著樹冠層枝葉的恢復，林內光量逐漸減低，各樹苗的生長促進作用是否會逐漸減低？

材料與方法

一、試驗地概述

試驗地位於墾丁高位珊瑚礁自然保留區

內，該處為台灣獨特的原始喀斯勒森林(karst forest)，森林內石灰岩洞穴及隆起珊瑚礁岩塊林立，樹種組成以柿樹科植物，尤其是黃心柿(*Diospyros maritima*)，最為優勢(Wang et al. 2004)。此處土壤為石灰質性的中性或微酸性砂質壤土及輕黏土(Hseu et al. 2004)。氣候乾濕季分明，年雨量約2200 mm，多集中在5至9月，颱風可帶來大量降水；每年10月至翌年4月屬乾季，並盛行東北季風。氣溫方面，根據中央氣象局1990至2003年的資料，本區最冷的一月均溫為 20.4°C ，最熱的7月均溫為 27.8°C ，年溫差不大(Wang et al. 2004)。

二、試驗樹種及樣區設置

於杜鵑颱風過後1 wk即前往試驗地，選定苗木豐量較高之毛柿(*D. discolor*)、黃心柿、大葉楠(*Machilus kusanoi*)、蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa*)、大葉山欖(*Palaquium formosanum*)、皮孫木(*Pisonia umbellifera*)共6種供試驗。每個樹種各選定前生樹苗群聚之6處微生育地設置樣區，樣區大小為 $1.8 \times 0.9 \text{ m}$ 。皮孫木因苗木出現範圍較局限，僅能設5區。各樣區上方樹冠層受颱風擾動的度不等，且遭珊瑚礁岩塊遮光的情況各異，故同一樹種各樣區苗木接受到的光量並不相同。杜鵑颱風過後1 mo (2003年10月)，每個樹種選定光量較低的幾個樣區(2~3區，Table 1)予以遮陰處理，使樣區內相對光量減少至2%以下。處理方法為將角鋼材質的長方型框架置於林床上，以遮光40%的黑色針織網(百吉網)一層，覆蓋框架上方及四個側面，但離地20 cm不遮蔽以利空氣流通。該框架長寬分別為1.8及0.9 m，高度為1.2 m。大葉楠及大葉山欖分別有1及2個樣區，在遮一層後光量仍高於2%，故再添加一層遮陰網，使苗木處於更低的光環境(Table 1)。對照組樣區未設置框架且無遮陰，苗木接受到實際的林下光資源，初設置時林下光量約為5~12%。本研究試驗重點在於以人為操作方式，使同一樹種6個處理樣區內的苗木接受到不同梯度的可用光資源，因此不同樹種未遮陰、遮陰一層或二層的樣區數不一致並不影響試驗結果。樣區設置完成後苗木

Table 1. Dynamics of the relative light intensity, seedling survival rate, and mean height in each sampling plot of *Diospyros discolor* (*D. d.*), *D. maritime* (*D. m.*), *Machilus kusanoi* (*M. k.*), *Melanolepis multiglandulosa* (*M. m.*), *Palaequium formosana* (*P. f.*), and *Pisonia umbellifera* (*P. u.*)

Species	Plot ¹⁾	Relative light intensity (%)			Survival rate (%)			Seedling height (cm)		
		Mar 04	Oct 04	Oct 05	Apr 04	Oct 04	Oct 05	Oct 03	Oct 04	Oct 05
<i>D. d.</i>	S1	1.2	0.2	0.1	100	98	64	18.8	19.5	21.5
	S1	1.8	0.4	0.3	100	95	73	16.6	17.8	19.8
	C	3.2	0.9	0.5	100	100	80	19.4	21.0	23.1
	C	4.9	1.0	0.9	100	100	78	23.3	25.0	28.1
	C	6.7	2.2	3.8	100	100	80	19.6	21.8	23.8
	C	7.6	2.3	5.0	100	96	93	17.9	20.5	23.3
<i>D. m.</i>	S1	1.8	0.1	0.1	100	92	83	16.2	18.0	20.6
	S1	2.1	0.2	0.3	100	92	84	26.7	30.0	33.2
	C	2.5	0.6	0.5	100	100	84	13.4	18.6	22.1
	C	2.3	0.8	0.5	97	90	90	15.7	21.6	26.1
	C	3.7	1.8	1.8	100	100	96	21.1	30.4	40.3
	C	3.9	2.1	1.9	100	100	100	27.6	37.6	48.8
<i>M. k.</i>	S2	0.8	0.2	0.1	72	72	4	15.7	16.8	-
	S1	1.0	0.3	0.3	79	79	53	16.3	18.3	19.4
	C	1.4	0.7	1.1	92	92	62	14.7	16.9	18.8
	C	1.9	0.8	0.7	82	82	59	17.3	20.0	23.2
	C	2.2	1.0	1.1	80	80	70	15.8	19.5	22.1
	C	2.5	1.2	1.6	100	100	71	14.8	20.3	23.2
<i>M. m.</i>	S1	1.2	0.1	0.1	10	0	0	10.5	-	-
	S1	1.9	0.2	0.1	77	38	15	11.5	15.3	17.3
	S1	4.1	0.3	0.3	100	60	20	11.5	20.2	22.7
	C	4.7	1.1	0.7	87	60	20	12.7	22.6	23.2
	C	6.0	1.3	0.8	90	90	50	12.1	20.8	26.7
	C	7.4	1.6	1.1	100	100	60	10.2	19.3	25.6
<i>P. f.</i>	S2	1.5	0.3	0.4	53	40	13	21.2	23.5	25.5
	S2	2.8	0.7	0.7	73	73	40	19.4	19.8	21.3
	S1	3.8	1.1	1.1	67	67	53	22.0	23.6	24.9
	S1	6.1	1.5	1.7	80	67	60	13.9	16.6	18.4
	C	7.6	1.6	1.8	87	80	80	16.0	21.8	25.4
	C	8.7	3.5	2.3	87	87	87	16.3	21.9	25.1
<i>P. u.</i>	S1	1.1	0.3	0.3	73	73	60	13.6	15.2	17.0
	S1	1.7	0.4	0.5	85	85	62	12.7	14.4	15.3
	C	1.6	0.7	0.6	100	100	90	20.9	22.3	25.3
	C	3.2	0.9	0.9	100	100	100	10.9	12.5	15.2
	C	3.9	1.3	1.4	100	100	100	16.1	18.0	21.7

¹⁾ S1, plot covered with 1 layer of shade cloth; S2, plot with 2 layers of shade cloth; C, control plot without a shade cloth.

予以間拔，原則上各樣區只留存15~20株同種苗木，分配在樣區較靠中間位置，彼此不相互遮陰，但少數樣區植株豐量較低，約只有10株小苗。所有植株均以有號碼的鋁牌標記，並量測苗高。試驗開始時各樹種苗齡無法確定，應有1~3 yr，各樣區平均苗高多在15~22 cm，唯蟲屎較小，平均僅約11 cm (Table 1)。

三、光量測定

(一)墾丁高位珊瑚礁森林颱風前林內光量背景值的測定

本試驗黃心柿樣區所在之處曾於1993年4、6、7及11月測定過林內光量，當時是藉2台資料儲存器(data logger, LI-1000, LI-COR, USA)，各連接4個置於地表20 cm的光量感測器(quantum sensor, LI-190SA)測定光量日變化。每個測定日由06:00至18:00，每隔15 min記錄一筆該期間的平均光量值，每次連續測定2~3 d。在測定林內光量的同一時期，另於林業試驗所恆春研究中心3樓屋頂平台空曠處，安置一組光量感測器及資料儲存器，測定全光的日變化，由此供計算林內相對光量。

(二)杜鵑颱風過後兩處林內光量之定期監測

為了解杜鵑颱風過後林內光量的長期動態變化，選擇兩個試驗樹種樣區進行光量定期監測。第一處為黃心柿樣區，因該處即為上述1993年光量測定之相同地點，杜鵑颱風對該處林冠擾動較輕微。另一處選擇與黃心柿樣區相距約30 m處的大葉山欖樣區，該處森林冠層遭中等程度的擾動，林下入射光量較高。二處各設4個光量感測器，置於地表20 cm，各感測器相距約3 m。於2003年9月20日開始，每季測定一回，每回連續測定6~8 d的光量日變化，每個測定日由06:00至18:00每隔15 min記錄一筆該期間的平均光量值。每季測定時均於恆春研究中心頂樓同步測定全光值。

(三)所有樣區瞬間光量之監測

本研究6種供試樹種共35個樣區，於2004年3月起每隔2 mo測定1 d樣區內瞬間光量值，

至2005年10月止共測定10 d。測定當天以光量感測器連接光量計(light meter, LI-250)，測定各樣區各4株苗木上方的瞬間光量值，由08:00至16:00每隔2 h測定一回，原則上每次都測定相同位置的光量。無遮陰之全光值是在距試驗地約800 m之觀海樓頂樓測得，由此計算各樣區內各時段的相對光量值。

四、苗木成活及生長調查

本研究自2003年10月10日至2004年4月止，每個月均量測所有樣區內存活植株的高度，自2004年6月起改為雙月量測苗高一次。每次測定苗高時也可得到各樹種各樣區小苗的存活死亡資料。

五、淨光合作用率之測定

於2005年10月藉攜帶式光合作用系統(ADC-LCA4, UK)，測定各樣區內苗木現場光量條件下的淨光合作用率。同一樣區內選定體型相近的2株，測定由頂部向下第3或第4片完全展開葉片的淨光合作用率。測定日當天為晴天，測定時並未控制微環境條件，於08:00~11:30完成34個有成活植株樣區，共68株樹苗的淨光合作用率測定。各樣區苗木淨光合作用率在研究期間僅測定一次。

六、資料分析

分別以各樹種在2003年10月(A)、2004年10月(B)，以及2005年10月(C)各樣區苗木的平均苗高，供計算試驗2年期間各年度的苗高相對生長率。試驗第1年各樣區的苗高相對生長率以公式 $((B - A) / A) \times 100\%$ 計算，第2年則以 $((C - B) / B) \times 100\%$ 計算。

為探討各樹種苗木1 yr期間存活率及苗高相對生長率與樣區內苗木可用光資源的關係，分別將試驗第1及第2 yr，各樣區每隔2 mo測得的瞬間相對光量值平均之，可得到各年度各樣區的年度平均相對光量值，由此再藉迴歸分析，求得各樹種不同年度苗木存活率或苗高相對生長率，對各樣區該年度平均可用光資源之相關性。各樹種不同樣區內苗木的淨光合作用

率與光量的關係，亦藉迴歸分析來比較，由迴歸線斜率的大小可知何種樹苗淨光合作用率對可用光資源有較敏感的反應。

結果

一、光量

墾丁高位珊瑚礁森林1993年4、6、7及11月測得林下白天平均光量分別為23、24、17、及7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，相對光量分別為林外的1.9、2.3、1.5及0.9%，11月時可能因太陽入射角度較低，致林內光量較低。各mo均以1~10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的光量級有最大的頻度，且1 yr中該光量級頻度隨著時序漸增(Fig. 1)，由4月的40%增至11月的80%。光量級在10~25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的分布頻度與上述光量級相反，1 yr中隨時序漸減(Fig. 1)，在各mo此兩較低光量級合計的頻度已達83~96%。若將林內高於50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的光量視為斑光，則該斑光累積出現時間在測量時段約只有32 min，然其累積光量為白天總光量的25%。1993年當年及前1 yr墾丁地區並無颱風經過，故可將1993年4~11月測得的林下光量1~2%，視為墾丁高位珊瑚礁森林未受颱風擾動時的光量基線值。

杜鵑颱風於2003年9月1~2日過境台灣南部，9月20~29日測得2處林分林下光量的中位數(median)分別為52及37 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，平均光量分別為 82 ± 10 及 56 ± 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，換算成相

對光量分別為8.8及6.1% (Table 2)，光量的分布頻度在10~200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 各光量級都很類似，且會出現高於400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的光量，以樹冠遭中等擾動的林分出現頻度較高(Fig. 2a)。然而颱風過後3 mo (2003年12月)，樹冠遭中等擾動的林分，林下光量降至5.6%，而擾動較輕微的林分光量降低更多，僅為林外的1.7% (Table 2)，表示該處林冠樹葉已大量恢復，且此兩處光量的分布頻度也以最低光量級(1~10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)佔最多(Fig. 2b)。颱風過後5 mo (2004年2月)，兩處之林下光量有微幅增加，大於50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的光量級之分布頻度增多(Table 2, Fig. 2c)，可能是老葉掉落的物候現象。2004年6及9月，樹冠遭中等擾動的林分，其林下光量維持在4~5%，而另一林分只有1~2% (Table 2)。颱風過後15 mo (2004年12月)，樹冠遭中等擾動的林分，光量級在1~10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的分布頻度高達70% (Fig. 2f)，林下光量已降低至1.8% (Table 2)，顯示該處林冠已恢復近1993年的鬱閉狀況。

就35個樣區的光量而言，至2004年3月同一樹種不同樣區內的光量梯度均很明顯(Table 1)，尤其是毛柿、蟲屎及大葉山欖可有6~7%相對光量的差距，但此差距在試驗1 yr後(2004年10月)即顯著減小，所有35個樣區中僅剩4個未遮陰樣區的相對光量仍高於2%，有12個樣區已低於0.5%；至試驗第2 yr (2005年10月)各樹種樣區內的光量已不再顯著降低(Table 1)。

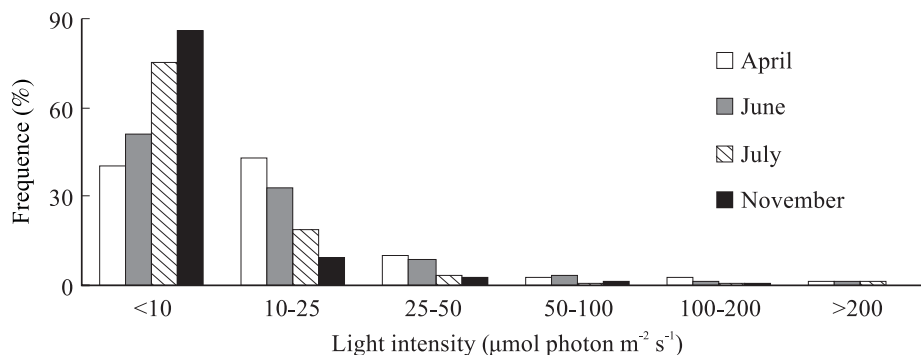


Fig. 1. Distribution of understory light intensity in the Kenting Uplifted Coral-reef Forest measured in April, June, July, and November 1993.

Table 2. Median daily photosynthetic photon flux density (PPFD) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), daily total PPFD ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$), and percent PPFD (% relative to the open) under a moderately disturbed and a mildly disturbed stand, as well as on an open area of the Kenting Uplifted Coral-reef Forest

Date	Open area		Moderately disturbed stand			Mildly disturbed stand		
	Median	Total	Median	Total	% PPFD	Median	Total	% PPFD
Sept 2003	1015	39.7	52	3.5	8.8	37	2.4	6.1
Dec 2003	557	23.4	20	1.3	5.6	7	0.4	1.7
Feb 2004	1000	34.6	40	2.1	6.1	14	1.6	4.6
June 2004	1190	48.6	39	2.2	4.6	7	0.4	0.8
Sept 2004	1081	42.6	46	2.3	5.3	24	0.9	2.0
Dec 2004	600	26.4	7	0.5	1.8	7	0.3	1.4
Feb 2005	876	35.1	23	1.1	3.2	7	0.5	1.4
June 2005	1057	43.5	6	0.4	1.1	11	0.5	1.2

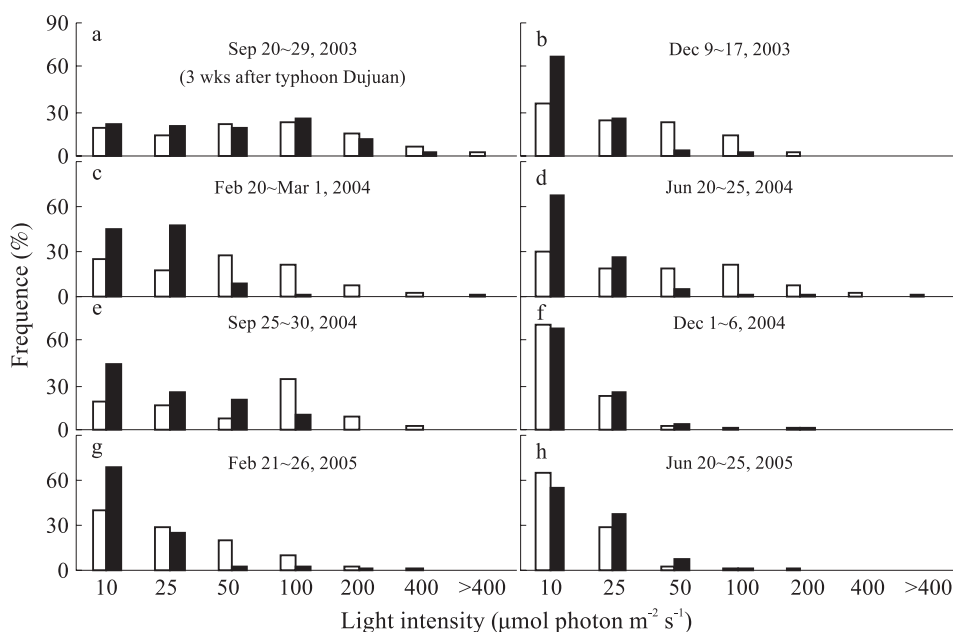


Fig. 2. Distribution of the light intensity under a moderately disturbed (□) and a mildly disturbed (■) stand of the Kenting Uplifted Coral-reef Forest from September 2003 to June 2005.

二、苗木存活狀況

各樹種各樣區在試驗第6 mo、第1及第2 yr苗木的存活率列於Table 1。在試驗第6 mo以毛柿、黃心柿及皮孫木苗木存活率較高，而蟲屎有一個樣區存活率僅10% (Table 1)。試驗

1 yr後，毛柿及黃心柿小苗均各有3個樣區存活率達100%，其餘樣區也都在90%以上；皮孫木5區中有3區存活率達100%，另2區在73%以上；蟲屎在2個光量較高的樣區苗木存活率可達90%以上，但光量最低之樣區小苗全數死

亡，光量次低樣區存活率僅38% (Table 1)。試驗2 yr後以黃心柿存活率最高，6個樣區苗木存活率在83~100%，毛柿與皮孫木的存活率分別為64~93%及60~100%，大葉楠與大葉山欖分別有4~71%及40~87%的存活率，蟲屎則僅存活0~60% (Table 1)。各樹種苗木若能接受到高於2%以上的可用光資源，在試驗最初6 mo內的存活率多能維持在90%以上，僅大葉山欖較低 (Table 3)。試驗1 yr後毛柿、黃心柿、皮孫木、大葉楠、大葉山欖及蟲屎在光量低於1%以下的樣區，苗木平均存活率分別為97、92、86、73、40及19%；試驗2 yr後在光量低於1%以下的樣區，苗木存活率依序分別為72、85、71、22、12及12%。在如此低光的環境，毛柿、黃心柿及皮孫木苗木仍有極高的存活率，耐陰性強，而大葉楠、大葉山欖及蟲屎苗木的耐陰性較弱，在該低光環境苗木的死亡率很高。

分別將各樹苗在試驗第1及第2 yr的存活率與樣區內的平均相對光量進行迴歸分析，發現蟲屎及大葉山欖苗木在試驗第1 yr的存活率均

與樣區內的可用光資源有顯著直線正相關($p < 0.05$, Fig. 3)，樣區內苗木可接受到的光資源越高，苗木的死亡率越低，而另4種此相關性並不顯著($p > 0.05$, Fig. 3)。試驗第2 yr除皮孫木外，另5種樹苗存活率與可用光資源均具顯著或極顯著($p < 0.01$)直線正相關 (Fig. 3)，直線迴歸的斜率以毛柿及黃心柿最低。

三、苗木高生長

供試6種樹苗在試驗第6 mo、第1及第2 yr各樣區平均苗高列於Table 1。在不同樣區的同種樹苗，苗木高生長隨著樣區內可用光資源的增加而提高，例如黃心柿在光量分別為1~2及2~5%樣區內的苗木，試驗6 mo後苗高淨生長分別為1.0及3.4 cm；蟲屎生長在光量分別為1~2、2~5、6~9%樣區的苗木，半年內苗高分別可增加3.7、4.3、5.2 cm (Table 3)。在相同的低光條件下，不同種樹苗的淨高生長或相對高生長並不相同。在1~2%極低的光量下，蟲屎苗木在6 mo內的淨高生長可達3.7 cm，而其它5種均只

Table 3. Survival rate, annual relative height growth rate (RGR-H), and height increment in seedlings of advanced regeneration of 6 species receiving various light levels (1~2%, 2~5%, and 5~9%) after 6 mo of treatment (October 2003 to April 2004)

Species	Survival rate (%)			RGR-H			Height increment (cm)		
	1~2%	2~5%	5~9%	1~2%	2~5%	5~9%	1~2%	2~5%	5~9%
<i>Diospyros discolor</i>	100 (2) ¹⁾ (±0) ²⁾	100 (2) (±0)	100 (2) (±0)	1.2 (±0.4)	2.0 (±0.3)	2.4 (±0.5)	0.3 (±0.2)	1.1 (±0.1)	1.4 (±0.2)
<i>D. maritima</i>	100 (1)	99 (5) (1)	-	3.1	8.3 (1.4)	-	1.0	3.4 (0.7)	-
<i>Machilus kusanoi</i>	80 (4) (±5)	90 (2) (±10)	-	3.5 (±0.5)	7.1 (±1.7)	-	1.1 (±0.1)	2.2 (±0.5)	-
<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	44 (2) (±34)	94 (2) (±7)	95 (2) (±5)	16.3 (±6.8)	17.0 (±10.1)	23.0 (±0.5)	3.7 (±1.7)	4.3 (±2.7)	5.2 (±0.6)
<i>Palaquium formosanum</i>	53 (1)	60 (2) (±7)	85 (3) (±2)	3.1	1.2 (±0.7)	9.6 (±1.8)	1.3	0.5 (±0.3)	2.8 (±0.7)
<i>Pisonia umbellifera</i>	86 (3) (±8)	100 (2) (±0)	-	3.5 (±0.7)	4.1 (±0.1)	-	1.0 (±0.1)	1.1 (±0.2)	-

¹⁾ Numbers in parentheses denote the number of plots with that light level.

²⁾ Numbers in the parentheses denote 1 SE.

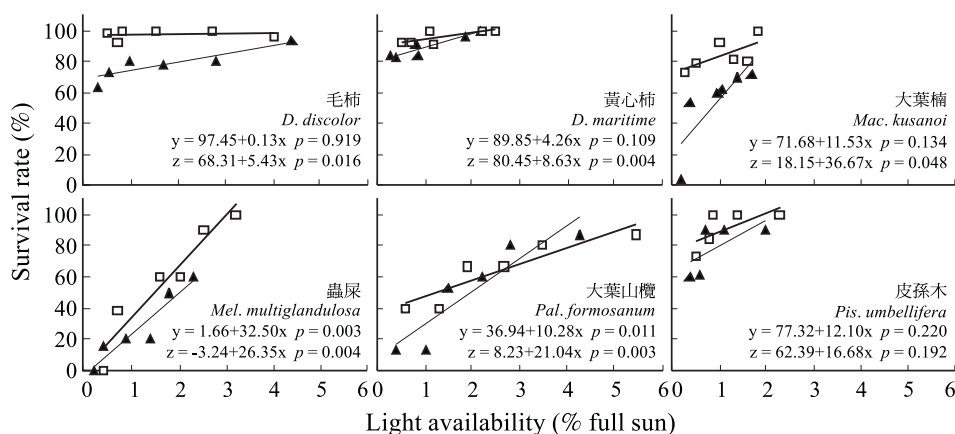


Fig. 3. Survival rate of seedlings plotted as a function of the light availability of 6 tropical tree species with advanced regeneration growing in the Kenting Uplifted Coral-reef Forest during the first (□) and the second (▲) year of the experiment. Data are based on plot means. The dependent variables, y and z , of the regression equations represent the light responses measured in the first and second years, respectively.

有0.3~1.3 cm；在該低光條件下，蟲屎的苗高相對生長率達16.3%，而其它5種均在4.0%以下 (Table 3)。在光量2~5%的條件下，仍以蟲屎的苗高相對生長率17.0%最大，而毛柿及大葉山欖該值極小，分別僅為2.0及1.2% (Table 3)。

各種樹苗在試驗第1 yr的苗高相對生長率會隨樣區內可用光資源的增加而有提高的趨勢，但此兩參數僅毛柿與大葉楠具顯著正相關 ($p < 0.05$) (Fig. 4)。試驗第2 yr各樣區內的可用光資源都降低，各種樹苗的苗高相對生長率亦都減低，然而黃心柿及蟲屎的苗高相對生長率與樣區內可用光資源間，仍具顯著直線相關 ($p < 0.05$) (Fig. 4)，此兩樹種苗木的高生長對光資源提高的反應甚為敏銳。

四、淨光合作用率與樣區內光量的關係

各樹種苗木的淨光合作用率與苗木接受到的可用光資源有極顯著直線正相關 ($p < 0.001$)，該迴歸線的斜率以蟲屎最大(0.149)，其餘5樹種的斜率都不及蟲屎的一半 (Fig. 5)。就淨光合作用率而言，在 $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的低光下，蟲屎及黃心柿苗木的淨光合作用率分別可達1.65及 $1.06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，其它4種則僅在 $0.65 \sim 0.85$

$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。依各樹種的直線迴歸式計算，若苗木接收到 $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的光量，則蟲屎的淨光合作用率可高達 $6.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，而大葉楠及黃心柿僅約 $3.0 \sim 3.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，其它3種則更低。此結果顯示在低光條件下，蟲屎苗木比另5種耐陰樹種的苗木有更高的淨光合作用率。

討論

颱風擾動對森林最明顯的影響是造成樹冠層枝葉掉落，葉面積減少，致林下入射光量立即提高。澳洲熱帶雨林於颱風過後，林下入射光量提高2~3倍 (Turton 1992)。波多黎各亞熱帶森林在Hugo颱風過後3 mo，林下光量提高至49%，顯示該颱風對森林冠層的破壞極為嚴重 (Fernandez and Fetcher 1991)。台灣北部福山試驗林於1994年曾遭4個颱風擾動，林冠約半數的葉片遭吹落 (Horng et al. 1995)，葉面積指數由4.26減至1.40，累積損失達67% (Lin et al. 1999)。福山試驗林在1996年7月下旬又連續遭2次颱風擾動，葉面積指數減低0.75 (Lin et al. 1999)，林下光量比颱風前提高20~25%，

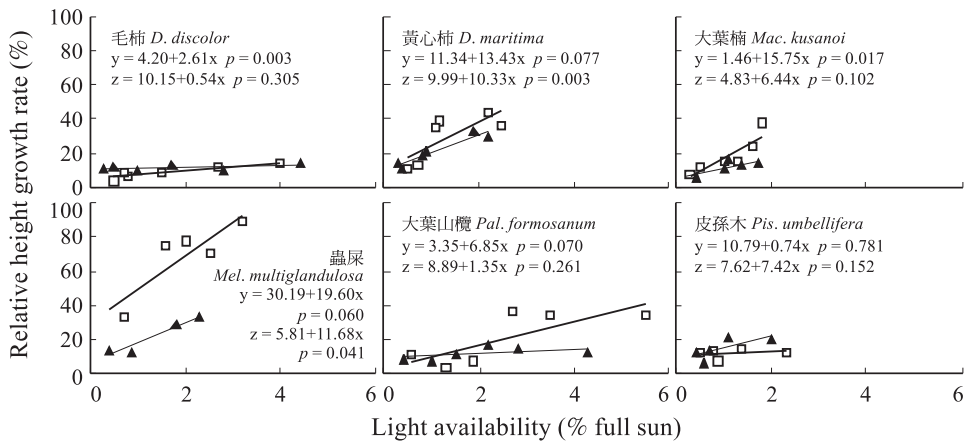


Fig. 4. Relative height growth rate of seedlings of 5 tropical tree species with advanced regeneration plotted as a function of the light availability growing in the Kenting Uplifted Coral-reef Forest during the first (□) and second (▲) years of the experiment. Data are based on plot means. The dependent variables, y and z , of the regression equations represent the light responses measured in the first and second years, respectively.

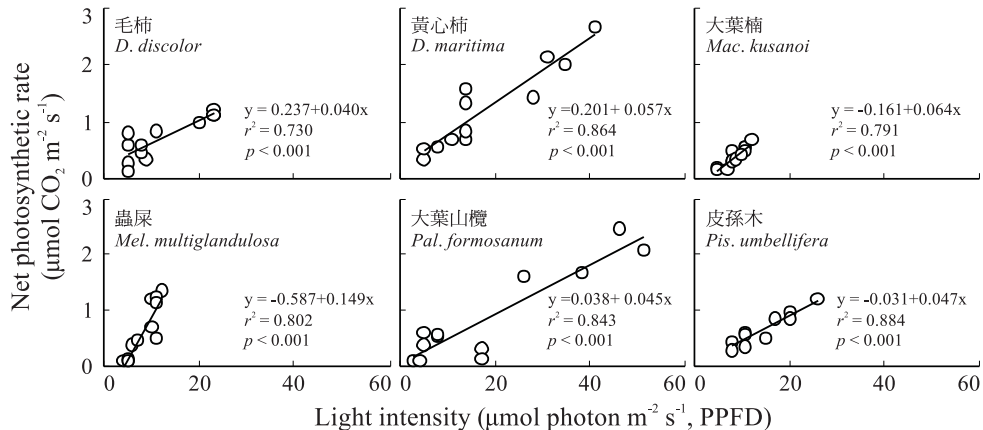


Fig. 5. Net photosynthetic rate plotted as a function of the understory light intensity in seedlings of 6 tropical tree species with advanced regeneration growing in the Kenting Uplifted Coral-reef Forest.

林下光量約為林外全光環境的30% (Lin et al. 2003)；1997年8月又有2個颱風經過，葉面積指數減低0.50 (Lin et al. 1999)，原本9~15%的林下光量提高至10~20% (Lin et al. 2003)。本研究2003年9月初的杜鵑颱風，使墾丁森林林下光量由1993年的1~2%背景光量值提高至6~9% (Table 2)，而同屬墾丁國家公園的南仁山

森林，NDVI值由0.576降至0.353，下降約40% (Chuang 2005)。

颱風雖然會減損森林冠層葉面積，使入射至林下的光量提高，但隨著冠層枝葉恢復生長，林下光量又會減低。冠層恢復鬱閉的程度會影響林下植群可用光資源的程度。澳洲熱帶雨林在颱風前林下入射輻射量為3.5%，颱風過

後6及11 mo分別為5.7及2.9%，該林分冠層密度及林下光條件在1 yr內可恢復至颱風前的狀況(Turton 1992)。波多黎各亞熱帶森林在Hugo颱風擾動後第3、10及14 mo，林下光量分別為49、24及3%，颱風擾動後14 mo入射光遭新生稚樹*Cecropia schreberiana*大量遮阻(Fernandez and Fetcher 1991)。1988年Gilbert颱風經過牙買加山地雨林，颱風過後林下光量雖持續降低，但可能是因海拔較高(1580~1610 m)之故，此處森林樹冠層恢復較慢，要到第33 mo林下光量才接近颱風前的狀況(Bellinham et al. 1996)。然而，上述Gilbert颱風經過墨西哥Yucatan半島的熱帶旱林，大多數樹種在1 mo內即可萌發新葉，森林冠層在1 yr內顯著恢復(Whigham et al. 1991)。福山試驗林在1996年8月1日前的二個颱風擾動後，到了9月林下光量已降低到颱風前的程度，顯示冠層葉片經過2 mo即可快速恢復，然而1997年8月中下旬的2次颱風過後，同處森林經過3 mo冠層葉片並未能快速恢復，林下光量仍高於颱風前的情況，該作者認為颱風擾動發生的月份會影響林木重新長葉的能力，進而影響林下入射光量程度(Lin et al. 2003)。有些樹種在颱風過後幾週(Fernandez and Fetcher 1991, Whigham et al. 1991)或幾個月內(Walker 1991)會長出新葉。本研究在杜鵑颱風過後並未觀察墾丁高位珊瑚礁森林不同樹種恢復長葉的時間，但由林下光量改變的程度可判斷此森林冠層應該在幾個月內即有明顯的長葉，因為在冠層受中等及輕微擾動的兩林分，颱風過後3 wk測得林下光量分別為8.8及6.1%，颱風過後3 mo已分別減低至5.6及1.7% (Table 2)。墾丁森林在颱風過後9 mo，受颱風擾動較輕微的林分，林下光量已降低至0.8%，已近1993年量測的林下光量，表示樹冠層已接近鬱閉，而颱風擾動中等的林分，颱風過後15 mo林下光量才低於2% (Table 2)，樹冠層才接近鬱閉狀態。此結果顯示同一森林遭颱風擾動程度不同的林分，樹冠恢復鬱閉所需的時間不同。除了擾動的嚴重程度外，森林從災難性風災恢復的影響因子，尚有地文特性、地形、樹種，以及從前遭受擾動的經歷等方面(Everham and Brokaw

1996)。

森林內可用光資源的多寡對苗木及稚樹的生長、生存及生活史有很重要的影響(Kobe 1999, Montgomery and Chazdon 2002, Kuo and Fan 2003)。森林因倒木孔隙的出現，或颱風大量吹落樹冠層枝葉，均會使林下光環境有大幅度的改變。本研究杜鵑颱風過後6 mo，生長在無人工遮陰、光量較高樣區內的各種樹苗，均比經人工遮陰、光量較低樣區內的同種樹苗有較高的成活率、苗高相對生長率，以及實際苗高淨生長量(Tables 1, 3)。在颱風過後的1 yr期間，因樹冠層已逐漸鬱閉，林下光量均已較颱風剛擾動後降低甚多，除了大葉山欖有一區仍有3.5%外，其餘34個樣區的光量都低於2.5%，有20個樣區甚至低於1.0% (Table 1)。然而在此低光環境下，因樣區內可用光資源微小的差異，各種樹苗的存活率或苗高相對生長率即有不同的表現(Figs. 3, 4)。此種在森林內因林下可用光資源相當小幅度的改變，即會引起苗木生長率及存活率改變的現象，曾在熱帶森林中被報導(Pearcy 1983, Montgomery and Chazdon 2002)。在夏威夷鬱閉的熱帶雨林內，*Euphobia*屬及*Claoxylon*屬樹苗因光量小幅的提高，其相對生長率即可有顯著的增加(Pearcy 1983)。Montgomery and Chazdon (2002)將波多黎各熱帶低地雨林3種冠層樹種的小苗，栽植在非孔隙環境、相對光量只有0.2~6.5%的森林內，發現其中2種小苗的成活率隨著可用光資源增加而顯著提高，而所有3種樹苗的生長(苗高、直徑、根重、全株重)均與林下可用光資源呈顯著直線正相關；同樣是耐陰樹苗，其中*Dipteryx panamensis*在低光量下生長最緩，但在較高光條件(但光量仍低於6.5%)卻生長最快，不同樹種在光量梯度的兩端，其生長率排名順位會調換。上述研究的光量範圍與本研究頗為類似，本研究試驗初期未遮陰對照樣區的苗木可接受到之可用光資源約為5~12%，之後1 yr只有3個未遮陰樣區(大葉山欖2區，毛柿1區)的苗木可接受到高於4%的平均光量，其餘多數未遮陰或遮陰樣區內苗木僅接受到低於2%的平均光量(Figs. 3, 4)。在如此低的光量範圍(0.3~5.5%)，除皮孫木

外，當光資源微幅提高時各種樹苗的高生長即有明顯的增加(Fig. 4)，且存活率多可隨光資源增加而提高(Fig. 3)。此外，本研究6供試樹種在不同光量梯度下均以蟲屎的苗高相對生長率最大，毛柿最小，各樹種生長量排名順位並未因光量梯度的不同而有明顯改變。

生長在鬱閉森林下層的苗木或稚樹要能長到樹冠層，必需具有較佳的耐陰性(shade-tolerance)才能在光資源受限的環境下長期存活；此外，當無法預期的自然擾動事件(如颱風或形成倒木孔隙)使林下光量大幅提高，苗木或稚樹對此高光也要具馴化能力，才能有效利用突然增加的光資源，使全株碳收穫提高，加大植物形體(Popma and Bongers 1991)。耐陰性指的是植物能在低光環境下發芽、生長及生存的能力(Whitmore 1989)。黃心柿、毛柿、大葉山欖、大葉楠種子經試驗在墾丁林下均可發芽良好(Wang et al. 1997)，前3種在墾丁林下的光合作用光補償僅為 $3.5\sim 5.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，均為耐陰樹種(Kuo and Wu 1997)。Augspurger (1984)曾用苗木在低光下的存活率當耐陰性的指標，而Popma and Bongers (1988)認為植物在低光環境仍需累積生物量才能達成熟階段，因此提議以苗木在低光下的生物量相對生長率當植物耐陰性的指標較恰當。本研究6種樹苗中，毛柿、黃心柿及皮孫木在極低光環境($< 1\%$)仍能有很高的存活率(Table 1, Fig. 3)，屬於耐陰能力極高的樹種，但其中黃心柿除了有極高的存活率外，其苗高相對生長率也很高，可增加其在林下低光環境的競爭優勢，這可能是本樹種為墾丁高位珊瑚礁森林最優勢樹種(Wang et al. 2004)的原因之一。毛柿與皮孫木在低光下存活率很高，具良好耐陰性，但其遺傳上的生長潛力及淨光合作用對光資源提高的反應均不高，此表現意味著該2種樹苗在林下環境的競爭力並不高，可能長期處於被壓狀態。大葉山欖在墾丁森林林床上有眾多小苗，但小苗在 $< 1\%$ 低光條件存活率並不高(Fig. 3)，可能要靠不斷結實才能維持苗木庫族群豐量。大葉山欖在墾丁森林多出現在隆起台地(Wang et al. 2004)，林下光量會較高，若微生育地之可用光資源能

大於 2% ，本樹種的存活率即可高於 60% (Table 1, Fig. 3)，有利其長期存活及生長。蟲屎在墾丁森林多分布在早期人為干擾盛行之平坦谷地(Wang et al. 2004)，其種子在林下低光環境無法發芽，但移至高光空地便可發芽(Wang et al. 1997)。蟲屎陽葉的光飽和光合作用率可達 $23 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-1} \text{s}^{-1}$ ，應屬非耐陰樹種(Kuo et al. 2004)。蟲屎苗木在 $< 1\%$ 低光環境的存活率很低(Table 1, Fig. 3)，但能存活的植株苗高生長卻很高。非耐陰種在遺傳上具有較高的生長潛力，無論在弱光或強光條件均會有較高的生長表現(Kitajima 1994, Poorter 1999)。本研究蟲屎的苗高生長為供試6樹種中最高者(Table 3, Fig. 4)，此與其遺傳上具高生長率，屬非耐陰種有關。值得注意的是，蟲屎在種子發芽條件、光合作用潛力、生長率、實際分布之生育地狀況等項均符合非耐陰樹種的生理及生態性狀，但本研究發現蟲屎苗木在年度平均光量 $2\sim 3\%$ 的微環境，經過2 yr其存活率仍可維持約 50% (Fig. 3)，並不會全數死亡，且其淨光合作用率對低光的反應也極為敏感，在 $2\sim 20 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ 的極低光條件下可有高達 0.149 的光量子收益(quantum yield，即迴歸線的斜率)，遠高於另5種耐陰樹苗($0.045\sim 0.064$)，此為蟲屎苗木生理上極為特殊的表現。在低光下有較高的光量子收益，有助於蟲屎苗木增加碳收穫，因而可有較高的苗高相對生長率。Osunkoya (1994)發現澳洲12種雨林樹種苗木在 2.5% 低光下，各種樹苗相對生長率(RGR)的差異與淨同化速率(NAR)有關，NAR較大者RGR會較大。本研究蟲屎的情況與上述研究結果類似。但Kitajima (1994)發現在低光下小苗的RGR與存活率有負相關，RGR大的樹苗其存活率會較低，他認為在低光下能存活的小苗，在遺傳上會投資較多比例的生物量在防禦被啃食及病原菌危害的部位，小苗葉片的比葉重會較大，葉壽命較長，莖部也較堅韌，因此不會有較高的RGR。本研究蟲屎在供試6種樹苗中苗高相對生長率最高，但存活率最低，而毛柿與皮孫木存活率高，但苗高相對生長率低，符合Kitajima (1994)的假說；然而在5種耐陰樹苗中，黃心柿存活率高，相對生長率

也高，此表現與Kitajima (1994)的假說不符，可能是該假說較適用於新生小苗。

結論

鬱閉森林內的天然更新苗多因可用光資源太低，致生長及生存受限。墾丁高位珊瑚礁森林受杜鵑颱風擾動後，林下光量由1~2%提高至6~9%，苗木可用光資源提高。然而此提高的光資源並不能長期維持，颱風過後3 mo林下光量即下降至2~6%，1 yr後已恢復到颱風前的林下光量。毛柿、黃心柿、大葉楠、皮孫木、大葉山欖及蟲屎共6種前生樹苗的淨光合作用率、苗高相對生長率，以及存活率均隨可用光資源的增加而有提高的趨勢，但各樹種反應的程度不同。蟲屎的淨光合作用率及苗高相對生長率對光資源的增加有極敏銳的反應，但在低光下的存活率最低；黃心柿及毛柿在低光量下的存活率極高，但黃心柿的苗高生長對光量提高反應較毛柿敏銳；大葉楠及皮孫木的表現居中，而大葉山欖在低光下的存活率不高。颱風使森林冠層受損，林下光資源提高，前生樹苗可提高生長並減低死亡率，使植株形體增大，有利於在林下長期存活。

引用文獻

- Augspurger CK. 1984.** Light requirements of Neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *J Ecol* 65:777-95.
- Bellingham PJ, Tanner EVJ, Rich PM, Goodland TCR. 1996.** Changes in light below the canopy of a Jamaican montane rainforest after a hurricane. *J Trop Ecol* 12:699-722.
- Chuang YC. 2005.** The crown disturbance of typhoon in Nanjenshan forest ecosystem. Masters thesis, Institute of Tropical Agriculture, National Pingtung University of Science and Technology, Pingtung, Taiwan, 101 p. [in Chinese with English summary].
- Everham EM, Brokaw NVL. 1996.** Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Bot Rev* 62:113-85.
- Fernandez DS, Fetcher N. 1991.** Changes in light availability following Hurricane Hugo in a subtropical montane forest in Puerto Rico. *Biotropica* 23(4a):393-9.
- Horng FW, Yu HM, Ma FC. 1995.** Typhoons of 1994 doubled the annual litterfall of Fu-Shan mixed hardwood forest ecosystem in northeastern Taiwan. *Bull Taiwan For Res Inst New Ser* 10:485-91.
- Hseu ZY, Wang HH, Wu SH, Chang IS. 2004.** Pedogenesis and classification of the soils in the Kenting Uplifted Coral Reef Nature Reserve. *Taiwan J For Sci* 19:153-64. [in Chinese with English summary].
- Kitajima K. 1994.** Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419-28.
- Kobe RK. 1999.** Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80(1):187-201.
- Kuo YL, Fan KS. 2003.** Regeneration dynamics in a treefall-gap within 3 years in Nanjenshan Forest. *Taiwan J For Sci* 18:143-51. [in Chinese with English summary].
- Kuo YL, Fan KS, Hwang CW, Lee YP, Wu HL, Tsay RF. 2004.** Gas exchange potential in sun-exposed leaves of 30 broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 19:375-86. [in Chinese with English summary].
- Kuo YL, Wu SM. 1997.** Photosynthetic and morphological plasticity to light environments in seedlings of *Diospyros maritima*, *Diospyros discolor*, and *Palaquium formosanum*. *Q J Chin For* 30(2):165-85. [in Chinese with English summary].
- Lin TC, Hamburg SP, Hsia YJ, Lin TT, King HB, Wang LJ. 2003.** Influence of typhoon disturbances on the understory light regime and stand dynamics of a subtropical

- rain forest in northeastern Taiwan. *J For Res* 8:139-45.
- Lin TC, Lin TT, Chiang ZM, Hsia YJ, King HB. 1999.** A study on typhoon disturbance to the canopy of natural hardwood forest in northern Taiwan. *Q J Chin For* 32(1):67-78. [in Chinese with English summary].
- 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.
- Montgomery RA, Chazdon RL. 2002.** Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165-74.
- Osunkoya OO, Ash JE, Hopkins MS, Graham AW. 1994.** Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *J Ecol* 82:149-63.
- Pearcy RW. 1983.** The light environment and growth of C_3 and C_4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58:26-32.
- Poorter L. 1999.** Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct Ecol* 13:396-410.
- Popma J, Bongers F. 1988.** The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75:625-32.
- Popma J, Bongers F. 1991.** Acclimation of seedling of the three tropical rain forest species to a change in light availability. *J Trop Ecol* 7:85-97.
- Turton SM. 1992.** Understory light environments in a north-east Australian rain forest before and after a tropical cyclone. *J Trop Ecol* 8:241-52.
- Walker LR. 1991.** Tree damage and recovery from Hurricane Hugo in Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23(4a):379-85.
- Wang HH, Kuo YL, Pan SY. 1997.** Effects of canopy opening on seed germination among twenty species of uplifted coral-reef forest trees at Kenting, Taiwan. *Taiwan J For Sci* 12:299-307. [in Chinese with English summary].
- Wang HH, Sun IF, Chien CT, Pan FJ, Kuo CF, Yu MH, et al. 2004.** Tree species composition and habitat types of a karst forest in Kenting, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 19:323-35. [in Chinese with English summary].
- Whigham DF, Olmsted I, Cano EC, Harmon ME. 1991.** The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23(4a):434-41.
- Whitmore TC. 1989.** Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-8.