

研究報告

台灣中部低海拔蓮華池森林動態樣區之地被植物 種類、組成及與環境之關係

張勵婉¹⁾ 黃正良²⁾ 羅士福³⁾ 李沛軒^{4,5)}

摘要

地被植物分布可敏銳的反應當地的微環境特性，故瞭解地被層的組成與空間上的分佈，是瞭解森林生態系動態變化的基礎，同時也有助於瞭解各種植物在森林中的更新過程。本研究在台灣中部低海拔山區之蓮華池森林動態樣區內設置6條穿越線，調查區域內之地被植物與各項環境因子，探討蓮華池森林中地被植物種類、組成與環境因子之關係。調查結果得出地被組成共有247種，將其分成蕨類、草藤類(草本與藤本)、與木本小苗等3類，蕨類植物65種，草藤類植物77種、木本小苗103種。以典型對應分析(CCA)檢測地被植物與環境因子的關係發現，土壤含水率與樹冠開闊度為影響地被植物組成與分布最重要的環境因子；蕨類、草藤類、木本小苗等不同類群的地被植物間呈現顯著負相關，表示各類群地被植物分布之間有負的影響作用；而地被層木本小苗的組成分佈，與上層同種喬木組成分佈有顯著正相關，表示大部分的上層木本物種更新狀態良好；但因各物種本身特性的差異，亦為決定其受環境因子的作用而影響其分布，並和其他物種分布也會有相互影響。

關鍵詞：地被層、環境因子、典型對應分析、台灣中部低海拔闊葉林。

張勵婉、黃正良、羅士福、李沛軒。2015。台灣中部低海拔蓮華池森林動態樣區之地被植物種類、組成及與環境之關係。台灣林業科學30(4):245-57。

¹⁾ 林業試驗所技術服務組，10066台北市南海路53號 Technical Service Division, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei City 10066, Taiwan.

²⁾ 林業試驗所中埔研究中心，60081嘉義市文化路432巷65號 Chungpu Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, No.65, Ln. 432, Wenhua Rd., West Dist., Chiayi City 60081, Taiwan.

³⁾ 林務局花蓮林區管理處玉里工作站，98147花蓮縣玉里鎮中華路414號 Yuli Ranger Station, Hualien Forest District Office, Forestry Bureau, No.414, Zhonghua Rd., Yuli Township, Hualien County 98147, Taiwan.

⁴⁾ 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, No.43, Hualong Ln., Yuchi Township, Nantou County 55543, Taiwan.

⁵⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:pslee7@tfri.gov.tw

2015年7月送審 2015年10月通過 Received July 2015, Accepted October 2015.

Research paper

Understory Plant Composition and Its Relations with Environmental Factors of the Lienhuachih Forest Dynamics Plot at a Subtropical Evergreen Broadleaf Forest in Central Taiwan

Li-Wan Chang,¹⁾ Jeen-Lian Huang,²⁾ Shi-Fu Luo,³⁾ Pei-Hsuan Lee^{4,5)}

【 Summary 】

The understory distribution is affected by the micro-environment's characteristics, and so the composition and distribution of that are of interest to ecologists. It is a basis for understanding forest dynamics and plant regeneration. This study was conducted at the Lienhuachih forest dynamics plot in lowlands of central Taiwan. This research set up 6 transects to investigate understory and environmental factors, and to discuss relationships among species, composition of the understory, and environmental characteristics. The understory was divided 3 groups of ferns, herbs and vines, and tree saplings. We tabulated 247 species in the composition, including 65 species of ferns, 77 of herbs and vines, and 103 of saplings. Using a canonical correspondence analysis to detect understory vegetation and environmental factors, we found that soil moisture and canopy openness were the most important factors affecting the understory composition and distribution. Significant negative relationships among the 3 groups were found. A significant positive relationship between saplings and canopy species was displayed, so most species regenerated well. Depending on the different species, a species' distribution was affected by environmental factors, and was also related to other species' distribution.

Key words: understory, environmental factors, canonical correspondence analysis (CCA), subtropical evergreen broadleaf forest.

Chang LW, Huang JL, Luo SF, Lee PH. 2015. Understory plant composition and its relations with environmental factors of the Lienhuachih forest dynamics plot at a subtropical evergreen broadleaf forest in central Taiwan. *Taiwan J For Sci* 30(4):245-57.

緒言

地被層(understory layer)乃指樹冠層以下所有植物的覆蓋，由林下幼苗、灌木層、草本層及藤本植物所組成(Poulsen and Balslev 1991)。雖然相較樹冠層地被層植物所佔的生物量明顯較少(Zheng 1992)。但對於森林能量的循環和整個森林的營養狀況卻極為重要(Bormann and Liken 1979)，地被層的功用不只限於簡單之森

林描述，同時尚可用來解釋整個森林的演替序列與更新能力，更可敏銳的反應當地的微環境特性(Rowe 1956)。

Dale (1998)研究中指出，影響植物之分佈的因子可略歸為3類，1.環境因子(environmental factors)：即環境異質性，包括氣候、地形、土壤、冠層遮蔽及干擾因子等、2.形態因子

(morphological factors)為植物本身的特性、3.生物間的交互作用(phytosociological factors): 各物種之間的相互影響, 包括上層木本植被與同樣是地被層的各種植被。

過去有關地被植物的研究不少, 但結果有些許差異。Harms et al. (2004)研究新熱帶森林的地被植物時指出, 土壤因子會影響不同地區的冠層森林與地被組成, 而地被層不同種群亦會相互影響, 如小苗多的地方, 棕櫚類就會比較少。Goerge and Bazza (1999)研究指出地被層中的蕨類植物對於冠層樹種小苗的生長會有顯著負面影響。不過, 哥斯大黎加森林中蕨類覆蓋雖然不利於大苗木生長, 卻有助於某些植物種子的萌發(Walker 1994)。

有關林下小苗、地被植物與上層喬木相互影響的研究亦不相同。Augusto et al. (2003)在研究溫帶法國北部的森林時指出, 地被層小苗受到地形與土壤的影響大於上層樹木的對其的影響; 而Marquis et al. (1986)卻指出影響林下小苗的生長與分布主要為上層樹木。由以上幾個例子可知, 不同氣候區域、不同森林形相、不同地形及土壤皆可能影響地被植物, 而地被層不同種群之間亦會相互影響。

為了瞭解細微的林分尺度(stand-level)下, 森林群落組成的變化、樹種之多樣性與共存機制, 近20年來在台灣各地區設立森林動態樣區(Hsieh 2006), 但所監測調查對象的大多為集中於上層喬木, 對於地被層的各類物種之間的相互影響與其環境因子的關係較少探討。

本研究目的為了解台灣中部低海拔蓮華池森林動態樣區內地被植物間相互之影響及其與環境因子之關係。本研究擬探討以下幾個問題: 1. 地被植物種類及組成的差異是否與環境因子有關? 2. 地被植物物種之間或類群之間是否會相互影響? 3. 地被層木本小苗的物種組成與上層植被物種組成是否相同?

材料與方法

本研究位於南投縣魚池鄉蓮華池25 ha森林動態樣區內, 海拔範圍為667~845 m, 本區

地形起伏大, 稜線恆互於樣區中間, 東西走向, 溪流則為南北走向。本樣區設立於2008年, 植群形相為常綠闊葉林, 植群分類為楠櫛林型, 底面積(basal area)優勢種類為南投石櫟(*Pasania nantoensis*)、黃杞(*Engelhardtia roxburghiana*)與鵝掌柴(*Schefflera octophylla*)等, 豐富度(abundance)優勢種類包括茜草樹(*Randia cochinchinensis*)、柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)與厚殼桂(*Cryptocarya chinensis*)等(Chang et al. 2010)。

本研究在25ha森林動態樣區內, 由東到西每隔約80 m選取1條南北向之穿越線, 分別位於動態樣區第1、5、9、13、17、21線南北向域內, 共計6條穿越線, 每條穿越線寬度2 m, 長度500 m; 若以每20 m為一小區(quadrats), 每一條穿越線有25個小區, 6條線共150個小區。記錄出現於每條穿越線各小區內的所有地被層植物, 包括蕨類、草本類、藤本類、以及木本小苗(高度< 2 m, DBH < 1 cm之喬木及灌木植物), 並測量所有植物於穿越線各小區之覆蓋長度, 以及計錄各種地被植物之株數。上層木本植物調查, 以2×20 m小區向東西兩側, 延伸20 m形成20×20 m樣區, 進行DBH ≥ 1 cm與小苗同種木本植物調查, 紀錄株數。

環境因子之調查, 包括每一小區的平均海拔(elevation)、凹凸度(convexity)、坡度(slope)、樹冠層開闊度(canopy openness)與土壤含水率(soil water content)。測量方法為在延伸20 m×20 m小區實際測量東、西、南、北各四點的海拔高度, 後利用GIS地理資訊系統軟體計之數值地形模型推導計算平均海拔、凹凸度與坡度。樹冠層開闊度測定則利用半球攝影法, 使用Nikon Coolpix 5400相機接魚眼鏡頭, 在每個小區中心位置及高度1.3 m處向上拍攝, 所拍攝出來的照片使用Gap Light Analyzer進行分析計算每個小區之樹冠開闊度。而土壤含水率為在每個小區之內東、南、西、北四個方位, 樁點附近隨機選擇3個採樣點, 取5 g土壤放置於密閉的容器中後墊一層濾紙, 其上再鋪上5 g的土壤將其全部蓋滿, 計算乾燥前後濾紙重量之差值,

以乾基為基礎，計算每個小區之土壤含水百分率(%)。

為了解地被植物的組成，地被植物社會介量之計算採用重要值指數(important value index, IVI) (Curtis and McIntoch 1950)，即是相對密度(單位株數/總株數)、相對覆蓋度(單位覆蓋度/總覆蓋度)之總和，以百分率表示，全部植物的總和重要值為200。而探討地被植物與環境因子之關係是利用典型對應分析(canonical correspondence analysis, CCA)，分析重要值指數排名前100名的物種在各小區之重要值指數與環境的相關性，其結果可以了解不同物種在各環境梯度的變異情形；另探討地被植物物種之間或類群之間的相互影響，及地被層的本本小苗的物種組成與上層植被物種組關係，則採用皮爾森相關分析進行；地被植物分群，本研究區分為蕨類、草藤類(草本與藤本植物)、以及本本小苗類等3種類群，典型對應分析使用PC-ORD5.0 (McCune and Mefford 2006)進行分析運算。

結果

一、地被植物組成

地被植物共247種，65種蕨類植物，1種裸子植物，其餘被子植物之單子葉植物有24種，雙子葉植物有157種。各種地被植物之重要值前30名排序如Table 1。以重要值指數而言，柏拉木最高(19.7%)、金狗毛蕨(15.7%) (*Cibotium barometz*)排名第二，依次為冷清草(12.9%) (*Elatostema lineolatum* var. *majus*)、黃藤(8.8%) (*Calamus quiquetinerivius*)及鬼杪欏(7.5%) (*Alsophila podophylla*)；以相對密度而言，柏拉木最高(9.82%)，依次為冷清草(4.27%)、金狗毛蕨(3.50%)及茜草樹(3.41%)，以相對覆蓋度而言，依次為金狗毛蕨(12.24%)、柏拉木(9.91%)、冷清草(8.58%)及黃藤(5.98%)。另將地被植物分為蕨類、草藤類以及本本小苗類等3種類群，蕨類共65種，草藤類共78種，本本植物小苗共104種。以重要值指數而言，本樣區內本本植物小苗佔72.47%最高，蕨類植物次之佔66.75%，草藤類佔59.95%最低。

二、地被植物與環境因子之關係

將各小區中的所有地被植物之重要值指數(IVI)、覆蓋度(coverage)、株數豐度(abundance)、物種數(species)與各項環境因子檢測相關性，結果僅與土壤含水率或樹冠開闊度呈顯著相關，而和其他環境因子皆無顯著相關(Table 2)。地被植物之重要值指數、覆蓋度、物種數均與土壤含水率有正相關($r = 0.38$ [IVI], 0.46 [coverage], $r = 0.23$ [no. of species], $p < 0.01$)；而各小區之株數豐度與樹冠開闊度呈顯著負相關($r = -0.18$, $p < 0.01$)。

典型對應分析(CCA)結果發現第一軸可解釋的變異量最高為6.2%，第二軸為3.5%，前二軸累積可解釋的變異量為9.7%，與地形環境因子作皮爾森相關性檢驗，相關性以第一軸呈現最高度的相關($r = 0.853$, $p < 0.001$)，第二軸最相關性次之($r = 0.724$)。另與地形因子作相關分析套疊後如Fig. 1，各環境因子線段投影於軸上的長短可知其重要性，以第一軸而言，土壤含水率投影長度最長，為影響地被植物分化的主要環境因子，呈現負相關，而與海拔、凹凸度、坡向呈現正相關；第二軸的結果則顯示樹冠開闊度為重要的影響因子，呈現負相關。

另檢測各地被植物類群與各項環境因子的關係(Table 2)，以蕨類而言，其重要值指數與坡度、樹冠開闊度及土壤含水率等3項環境因子皆具顯著影響，蕨類重要值指數前10名中與坡度具有顯著正相關者，包括金狗毛蕨、烏毛蕨(*Blechnum orientale*)與中華裏白(*Diplazium chinensis*)等($r = 0.35, 0.25, 0.23$, $p < 0.01$)；與樹冠開闊度呈現顯著正相關者，有金狗毛蕨、鬼杪欏、蔓芒萁(*Dicranopteris tetraphylla*)、烏毛蕨、中華裏白、及逆羽裡白(*Diplazium blotianum*) ($r = 0.41, 0.26, 0.24, 0.30, 0.49, 0.32$, $p < 0.01$)；而廣葉鋸齒雙蓋蕨(*Diplazium dilatatum*)及網脈突齒蕨(*Pleocnemia rufinervis*)則與樹冠開闊度呈現顯著負相關($r = -0.29$, $p < 0.01$, -0.15 , $p < 0.05$)；但前述兩種蕨類重要值(IVI)與土壤含水率呈現顯著正相關($r = 0.32, 0.40$, $p < 0.01$) (Table 3)。

以草藤類植物(草本與藤本)而言，其重要

Table 1. Top 30 species with the highest important value index (IVI) in the Lienhuachih forest dynamics plot. S, sapling; F, fern; HV, herb and vine; Total IVI: 200

Species	Frequency	Relative Density (%)	Relative coverage (%)	IVI	Category
<i>Blastus cochinchinensis</i>	118	9.82	9.91	19.7	S
<i>Cibotium barometz</i>	67	3.50	12.24	15.7	F
<i>Elatostema lineolatum</i> var. <i>majus</i>	48	4.27	8.58	12.9	HV
<i>Calamus quiquesetinervius</i>	70	2.86	5.98	8.8	HV
<i>Alsophila podophylla</i>	36	1.73	5.75	7.5	F
<i>Diplazium dilatatum</i>	66	2.71	3.56	6.3	F
<i>Dicranopteris tetraphylla</i>	37	2.71	3.42	6.1	F
<i>Randia cochinchinensis</i>	68	3.41	1.50	4.9	S
<i>Pleocnemia rufinervis</i>	48	1.77	2.91	4.7	F
<i>Hemigramma decurrens</i>	49	2.31	1.65	4.0	F
<i>Ardisia cornudentata</i>	43	2.81	0.93	3.7	S
<i>Fissistigma oldhamii</i>	41	1.23	2.27	3.5	HV
<i>Ormosia formosana</i>	50	2.22	1.18	3.4	S
<i>Embelia rudis</i>	69	2.08	1.29	3.4	S
<i>Psychotria rubra</i>	77	2.35	0.89	3.2	S
<i>Blechnum orientale</i>	27	0.92	2.09	3.0	F
<i>Smilax lanceifolia</i>	62	1.73	1.00	2.7	HV
<i>Diplopterygium chinensis</i>	18	0.87	1.77	2.6	F
<i>Diplopterygium blotianum</i>	15	0.73	1.82	2.5	F
<i>Ardisia quinquegona</i>	73	1.63	0.83	2.5	S
<i>Dryopteris labordei</i>	40	1.58	0.70	2.3	F
<i>Mucuna macrocarpa</i>	30	0.56	1.70	2.3	HV
<i>Euonymus laxiflorus</i>	56	1.56	0.49	2.0	S
<i>Fissistigma laucescens</i>	31	0.90	1.07	2.0	HV
<i>Syzygium buxifolium</i>	42	1.31	0.60	1.9	S
<i>Lasianthus fordii</i>	48	0.92	0.89	1.8	S
<i>Cissus pteroclada</i>	42	0.99	0.79	1.8	HV
<i>Pothos chinensis</i>	35	1.13	0.58	1.7	HV
<i>Microlepia calvescens</i>	33	0.98	0.72	1.7	F
<i>Stauntonia obovata</i>	34	0.92	0.64	1.6	HV
Total top 30 species		45.67	78.02	123.69	

值指數與土壤含水率有顯著正相關($r = 0.40$, $p < 0.01$)，而與樹冠開闊度、凹凸度、及坡度則呈顯著負相關($r = -0.26$, -0.26 , -0.24 , $p < 0.01$) (Table 2)。草藤類中重要值指數排名前5名，除台灣菝葜(*Smilax lanceifolia*)外，其餘4種冷清草、黃藤、毛瓜馥木(*Fissistigma oldhamii*)、血藤(*Mucuna macrocarpa*)，均與土壤含水率呈

顯著正相關($r = 0.24$, 0.37 , 0.23 , 0.25 , $p < 0.01$) (Table 3)。

木本小苗類對於樹冠開闊度呈現顯著負相關($r = -0.21$, $p < 0.01$)；然而，對於海拔與凹凸度，呈現顯著正相關($r = 0.28$, 0.31 , $p < 0.01$) (Table 2)。其中重要值指數排名第1的柏拉木與土壤含水率呈現顯著正相關($r = 0.29$, p

Table 2. Pearson's r for environmental factors and abundance, no. of species, coverage, important value index (IVI), fern IVI, herb and vine IVI, tree sapling IVI of each quadrat (bold, $p < 0.01$)

	Abundance	No. of species	Coverage	IVI	Fern IVI	Herb and vine IVI	Tree sapling IVI
Canopy openness (%)	-0.18	-0.16	0.13	0.00	0.42	-0.26	-0.21
Elevation (m)	0.06	0.16	0.16	0.15	0.01	-0.09	0.28
Convexity	0.07	0.00	-0.12	-0.04	-0.11	-0.26	0.31
Slope (°)	-0.02	-0.06	0.09	0.06	0.37	-0.24	-0.04
Soil water (%)	0.14	0.23	0.46	0.38	0.18	0.40	-0.15

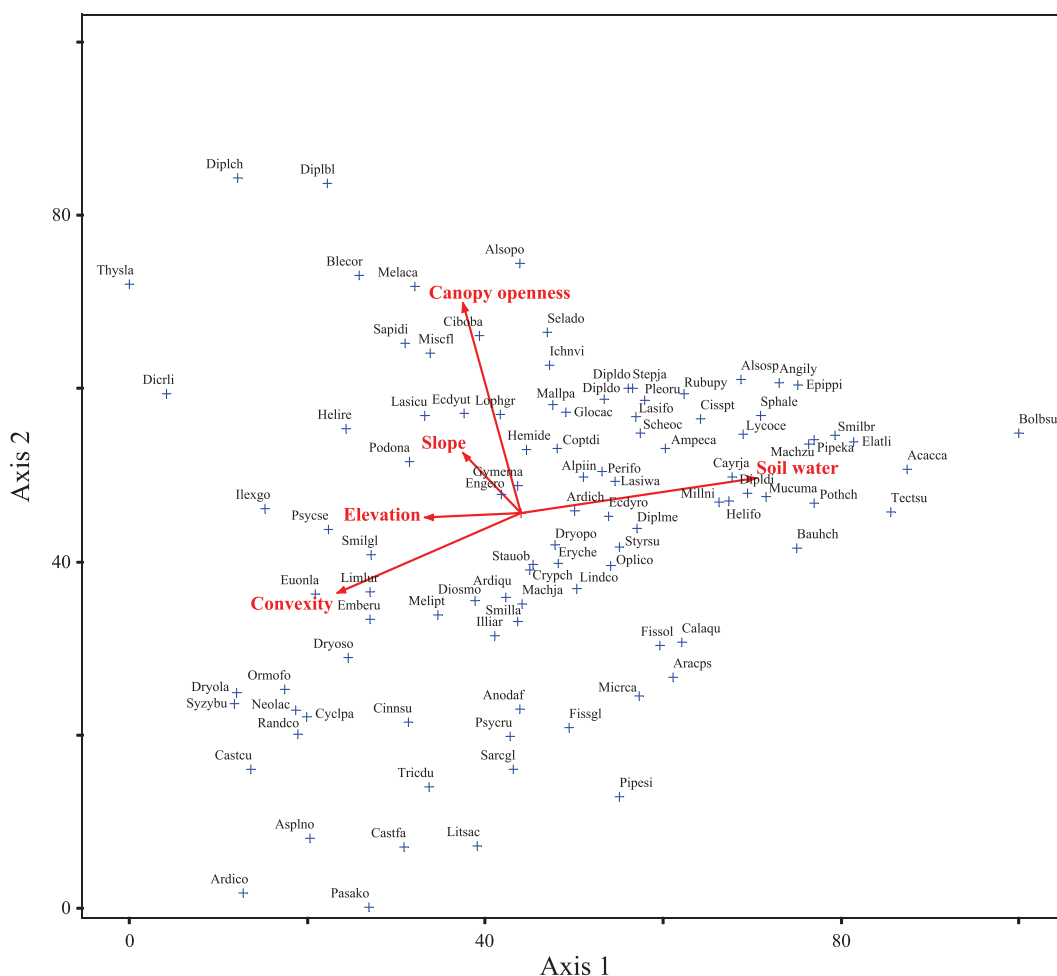


Fig. 1. CCA ordination diagram and environmental factors of the Lienhuachih forest dynamics plot. +, top 100 important value index (IVI) of understory species. Understory species: combine the first 4 letters of genus and the first 2 letters of species. The vectors represent topographic variables. The length of the vector is proportional to its importance; the angle between a vector and each axis is related to its correlation with the axis.

Table 3. Pearson's *r* for environmental factors and the important value index (IVI) of each species (bold, *p* < 0.01)

Species	Canopy openness	Elevation	Convexity	Slope	Soil water
Fern species					
<i>Cibotium barometz</i>	0.41	0.09	-0.09	0.35	0.14
<i>Alsophila podophylla</i>	0.26	-0.10	-0.26	0.12	0.15
<i>Diplazium dilatatum</i>	-0.29	-0.27	-0.25	-0.05	0.32
<i>Dicranopteris tetraphylla</i>	0.24	0.13	0.19	0.17	-0.34
<i>Pleocnemia rufinervis</i>	-0.15	-0.18	-0.18	0.06	0.40
<i>Blechnum orientale</i>	0.30	0.10	-0.14	0.25	-0.30
<i>Diplopterygium chinensis</i>	0.49	0.19	0.15	0.23	-0.18
<i>Diplopterygium blotianum</i>	0.32	0.16	0.11	-0.08	-0.01
<i>Dryopteris labordei</i>	-0.05	0.17	0.37	-0.01	-0.37
<i>Microlepia calvescens</i>	-0.20	-0.05	-0.10	-0.04	0.08
<i>Diplazium donianum</i>	0.01	-0.03	-0.05	0.03	0.38
<i>Diplazium donianum</i> var. <i>aphanoneuron</i>	0.08	0.09	-0.05	0.11	0.37
<i>Asplenium normale</i>	-0.13	0.08	0.26	0.08	-0.30
<i>Angiopteris lygodiifolia</i>	0.00	-0.13	-0.31	0.03	0.15
<i>Selaginella doederleinii</i>	0.29	0.08	-0.26	0.26	0.09
<i>Bolbitis subcordata</i>	-0.04	-0.24	-0.24	-0.07	-0.02
<i>Arachniodes pseudoaristata</i>	0.04	0.16	-0.06	-0.07	0.24
<i>Sphaeropteris lepifera</i>	-0.03	-0.12	-0.21	0.01	0.12
<i>Lycopodium cernuum</i>	-0.03	-0.06	-0.08	0.05	0.32
Herb and vine species					
<i>Elatostema lineolatum</i> var. <i>majus</i>	-0.14	-0.34	-0.42	-0.11	0.24
<i>Calamus quiquesetinervius</i>	-0.37	0.03	0.09	-0.21	0.37
<i>Fissistigma oldhamii</i>	-0.15	0.03	0.04	-0.14	0.23
<i>Smilax lanceifolia</i>	-0.02	0.29	0.21	-0.09	0.06
<i>Mucuna macrocarpa</i>	-0.13	0.03	0.00	-0.02	0.25
<i>Fissistigma glaucescens</i>	-0.24	-0.17	0.05	-0.28	0.01
<i>Cissus pteroclada</i>	-0.14	-0.21	-0.30	0.04	0.27
<i>Pothos chinensis</i>	-0.12	-0.17	-0.13	-0.17	0.34
<i>Erycibe henryi</i>	-0.06	0.30	0.11	0.01	0.17
<i>Oplismenus compositus</i>	-0.08	-0.05	-0.24	-0.10	0.03
<i>Thysanolaena latifolia</i>	0.27	0.11	-0.16	0.19	-0.21
<i>Psychotria serpens</i>	0.03	0.11	0.05	0.02	-0.13
<i>Piper kadsura</i>	-0.01	-0.19	-0.18	-0.14	0.30
<i>Smilax glabra</i>	0.00	0.12	0.32	-0.07	-0.13
<i>Sarcandra glabra</i>	-0.21	-0.06	-0.01	0.04	-0.14
<i>Miscanthus floridulus</i>	-0.03	0.05	-0.17	0.24	-0.16
<i>Anodendron benthamiana</i>	-0.09	0.21	0.16	-0.19	0.09
<i>Lophatherum gracile</i>	0.06	-0.03	-0.27	0.13	-0.13
<i>Cayratia japonica</i>	0.04	0.03	0.00	-0.13	0.24

con't

<i>Smilax bracteata</i> var. <i>verruculosa</i>	-0.06	-0.08	-0.07	-0.05	0.25
<i>Pericampylus formosanus</i>	0.00	0.15	0.17	-0.09	0.22
<i>Ichnanthus vicinus</i>	0.11	-0.13	-0.29	0.05	-0.04
Tree saplings					
<i>Blastus cochinchinensis</i>	-0.12	0.03	0.05	-0.03	0.29
<i>Randia cochinchinensis</i>	-0.04	0.26	0.28	0.18	-0.44
<i>Ardisia cornudentata</i> subsp. <i>morrisonensis</i>	-0.13	0.07	0.18	0.02	-0.40
<i>Ormosia formosana</i>	-0.05	0.26	0.43	-0.17	-0.21
<i>Psychotria rubra</i>	-0.23	0.31	0.16	-0.23	0.14
<i>Ardisia quinquegona</i>	-0.05	0.24	0.14	-0.06	0.12
<i>Euonymus laxiflorus</i>	0.00	0.34	0.23	-0.02	-0.24
<i>Syzygium buxifolium</i>	-0.01	0.29	0.36	-0.05	-0.30
<i>Lasianthus fordii</i>	-0.03	-0.14	-0.16	0.13	0.31
<i>Helicia formosana</i>	-0.23	-0.27	-0.09	-0.12	0.15
<i>Machilus zuihoensis</i>	-0.06	-0.16	-0.22	-0.13	0.04
<i>Cryptocarya chinensis</i>	-0.17	0.03	0.11	-0.14	-0.04
<i>Sapium discolor</i>	0.51	0.13	0.04	0.16	-0.15
<i>Neolitsea aciculata</i> var. <i>variabilissima</i>	-0.06	0.20	0.31	-0.11	-0.16
<i>Cinnamomum subavenium</i>	-0.11	0.20	0.24	-0.05	-0.12
<i>Cyclobalanopsis pachyloma</i>	0.00	0.14	0.26	-0.07	-0.26
<i>Mallotus paniculatus</i>	0.34	0.10	-0.13	0.17	0.00
<i>Litsea acuminata</i>	-0.25	0.08	0.19	-0.18	-0.05
<i>Glochidion acuminatum</i>	0.21	0.14	-0.13	0.11	0.11
<i>Schefflera octophylla</i>	-0.07	-0.09	-0.06	0.09	0.25
<i>Ilex goshiensis</i>	0.09	0.29	0.24	0.11	-0.22
<i>Melastoma candidum</i>	0.23	0.05	-0.19	0.20	-0.11

< 0.01), 但其他如茜草樹、玉山紫金牛(*Ardisia cornudentata* subsp. *morrisonensis*)、台灣紅豆樹(*Ormosia formosana*)等木本小苗均與土壤含水率呈顯著負相關($r = -0.44, -0.40, -0.21, p < 0.01$)。雖然大部分的木本小苗的重要值指數與樹冠開闊度沒有顯著相關或有顯著負相關, 如長葉木薑子(*Litsea acuminata*)、九節木(*Psychotria rubra*)、山龍眼(*Helicia formosana*)($r = -0.25, -0.23, -0.23, p < 0.01$)。但樹冠開闊度卻與先驅木本植物的小苗, 如白栢(*Sapium discolor*)、白匏仔(*Mallotus paniculatus*)、野牡丹(*Melastoma candidum*)、裏白饅頭果(*Glochidion acuminatum*)呈現顯著的正相關($r = 0.51, 0.34, 0.23, 0.21, p < 0.01$) (Table 3)。

三、地被植物間之關係

本研究3個類群地被的重要值指數相關分析均呈現顯著負相關, 蕨類與草藤($r = -0.19, p < 0.05$), 蕨類與小苗($r = -0.26, p < 0.01$), 草藤與小苗($r = -0.20, p < 0.05$)。木本小苗中重要值指數前5名除柏拉木與蕨類呈現不顯著正相關($r = 0.10, P > 0.05$), 與草藤類呈現不顯著負相關外($r = -0.14, P > 0.05$), 其餘4種木本小苗與蕨類、草藤類具顯著負相關。總體而言, 大部分的木本小苗與蕨類、草藤類具顯著負相關或負相關但不顯著, 僅少數與草藤類呈顯著正相關, 如山龍眼和香楠(*Machilus zuihoensis*) ($r = 0.36, 0.26, p < 0.01$) (Table 4)。

四、木本小苗與上層喬木的關係

木本小苗的物種之重要值指數與上層植被物種之重要值指數有顯著正相關($r = 0.50, p < 0.01$)，各小區上層木本植物與同種小苗之

IVI的相關係數如Table 4，檢測優勢種共35種木本小苗，呈現顯著正相關($p < 0.01$)的有22種，以茜草樹、山龍眼、野牡丹、九節木、圓葉冬青(*Ilex goshiensis*)、大丁黃(*Euonymus*

Table 4. Pearson's r for tree saplings and fern important value index (IVI), herb and vine IVI, and conspecific overstory trees (bold, $p < 0.01$)

Species	Fern IVI	Herb and vine IVI	Conspecific overstory trees
<i>Blastus cochinchinensis</i>	0.10	-0.14	0.52
<i>Randia cochinchinensis</i>	-0.25	-0.29	0.75
<i>Ardisia cornudentata</i> subsp. <i>morrisonensis</i>	-0.33	-0.21	0.38
<i>Ormosia formosana</i>	-0.15	-0.24	0.42
<i>Psychotria rubra</i>	-0.34	0.08	0.59
<i>Ardisia quinquegona</i>	-0.13	-0.03	0.30
<i>Euonymus laxiflorus</i>	-0.12	-0.29	0.55
<i>Syzygium buxifolium</i>	-0.23	-0.21	0.52
<i>Lasianthus fordii</i>	0.16	0.08	0.28
<i>Helicia formosana</i>	-0.07	0.36	0.65
<i>Machilus zuihoensis</i>	-0.04	0.26	0.03
<i>Cryptocarya chinensis</i>	-0.13	-0.04	-0.02
<i>Sapium discolor</i>	0.20	-0.18	0.34
<i>Neolitsea aciculata</i> var. <i>variabilissima</i>	-0.21	-0.23	0.40
<i>Tricalysia dubia</i>	-0.23	-0.10	0.10
<i>Cinnamomum subavenium</i>	-0.15	-0.11	0.12
<i>Lasianthus wallichii</i>	0.02	0.13	0.02
<i>Cyclobalanopsis pachyloma</i>	-0.14	-0.11	0.43
<i>Helicia rengetiensis</i>	0.07	-0.19	0.33
<i>Mallotus paniculatus</i>	-0.01	-0.04	0.07
<i>Litsea acuminata</i>	-0.25	-0.03	0.26
<i>Glochidion acuminatum</i>	0.12	0.20	0.05
<i>Schefflera octophylla</i>	0.17	0.27	0.23
<i>Pasania konishii</i>	-0.15	0.00	0.22
<i>Ilex goshiensis</i>	0.03	-0.11	0.56
<i>Engelhardtia roxburghiana</i>	-0.03	-0.11	0.27
<i>Diospyros morrisiana</i>	-0.07	0.01	-0.04
<i>Illicium arborescens</i>	-0.08	-0.05	0.10
<i>Castanopsis fargesii</i>	-0.16	-0.09	0.48
<i>Limlia uraiana</i>	-0.04	-0.11	0.16
<i>Melastoma candidum</i>	0.15	-0.06	0.60
<i>Podocarpus nakaii</i>	0.02	-0.17	0.27
<i>Melicope pteleifolia</i>	-0.04	-0.08	0.02
<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>carlesii</i>	-0.01	-0.07	-0.06
<i>Styrax suberifolia</i>	-0.01	0.19	0.15

laxiflorus)、小葉赤楠(*Syzygium buxifolium*)與柏拉木等8種，相關係數 r 皆大於0.5。Chang et al. (2010)研究指出上層喬木重要值排名，茜草樹為首，柏拉木次之，本研究地被層優勢前5名亦包含此2種；然而，冠層底面積優勢種南投石櫟，在地被層小苗的分佈卻很少，只有在3個小區出現。

討論

本研究區域地被植物共247種，上層木本植物共128種，下層地被植物為上層植物的1.93倍，Gilliam (2007)的研究指出，森林中地被植物通常較木本植物的種類為多，地被植物的多樣性隨著緯度增高而增加，從緯度0~50度，地被植物為木本植物的0.22~18倍，與蓮華池研究結果比較，與Gilliam (2007)研究結果的立論相符。

有關地被植物之密度、覆蓋度及重要值指數，本研究區域柏拉木之相對密度最高、覆蓋度亦排名第二，因此，其重要值指數最大；Chang et al. (2010)研究上層木本植物時指出，柏拉木之重要值指數在全部木本植物中排名第二，而柏拉木在本研究150個小區中有118小區有分佈，表示其選擇性低，分佈廣；另將其小苗在各區之重要值指數與同區上層成樹之重要值指數進行相關檢測後發現呈顯著正相關，表示此種類在蓮華池森林中更新良好。

地被層植物中重要值指數排名第2及第3位為金狗毛蕨與冷清草，分別代表蕨類與草藤類植物，雖前述2種植物在小區分佈上都比柏拉木少，但是就覆蓋度而言，分別排名第1與第3，金狗毛蕨的葉片面積大，而冷清草在地被層成區塊狀大面積生長，因此密度、覆蓋度皆高，使得重要值指數亦為重要；總體而言，在蓮華池森林之地被層中因木本植物的小苗物種數明顯較草藤類及蕨類多，故佔地被層的重要值指數最大。

經CCA分析本研究前二軸累積可解釋的變異量僅有9.7%，實因調查穿越線各小區之

環境因子差異小，且僅利用5項環境因子進行檢測，因此可解釋變異量較少。如比較Chang et al. (2010) 檢測蓮華池同一森林動態樣區內上層木本植物144種與9項地形因子同樣經由CCA分析，前二軸累積可解釋變異量為19.87%。因此，本研究累積的變異量尚屬合理的範圍。本研究顯示土壤含水率為影響地被植物分布的主要因子，Zheng (1992)研究南仁山森林、Chou (1995)及Leu (2004)研究北部福山地區森林時皆指出，水分梯度可以直接反映出地被草本植物群的差異。此外，樹冠開闊度為影響林下植物分布的另一個重要環境因子，樹冠開闊度會影響林下的光量，樹冠越疏會增加下的透光度，亦會影響地被植物的組成與分布(Richards and Williamson 1975, Dirzo et al. 1992, Tsai 2002)。綜合上述，蓮華池森林地被植物的組成與分布主要受土壤含水率以及樹冠開闊度影響，而其他環境因子如海拔高度、坡度及凹凸度等亦會綜合影響地被植物的分布，但影響相對較少。

影響物種之空間分佈除環境的異質性外，另受植物本身的特性及生物間的交互作用影響(Dale 1998)。就植物本身特性而言，本研究廣葉鋸齒雙蓋蕨、冷清草之分布，經檢測與樹冠開闊度有負相關，與土壤含水率呈正相關，原因為前述兩種植物性喜潮濕且須光亮量較低；而蔓芒萁、中華裡白、距花黍(*Ichnanthus vicinus*)、淡竹葉(*Lophatherum gracile*)、竹葉草(*Oplismenus compositus*)等禾本科植物，多分布於坡度較陡或樹冠較開闊處，原因為其性喜歡乾燥且需高光亮亦高(Zheng 1992, Chang 1998, Tsai 2002)。

地被植物中木本植物小苗因遺傳或演化使得葉片之光合潛力(photosynthetic capacity)不同，而適生於不同之生育地；本研究指出，木本小苗的分布大部分與樹冠開闊度呈現負相關，原因為蓮華池森林相對其他大干擾嚴重的森林而言，相對成熟，演替初期的先趨樹種較少，因此，小苗可以適合生存於低光的環境之中，Grime (1979)研究指出，在成熟的熱帶或溫帶森林中，上層樹種的小苗可以長期生存於陰暗或低光亮下；本研究與樹冠開闊度呈現負

相關性之小苗，其耐陰等級確實亦較高，如在 Kuo (2014)發表之台灣原生樹種光合作用研究中，山紅柿與厚殼桂的耐陰等級較高分別為4與5級；而少數幾種先驅種木本小苗與樹冠開闊度呈現顯著正相關，表示先驅種之木本植物的小苗適生於樹冠開闊處，Kuo (2014)研究中亦指出白栢、白匏仔、裏白饅頭果等小苗，光合作用潛力為1~2等級，屬於不耐陰的樹種。

關於地被植物各物種間的交互作用影響，本研究顯示3個類群的相關分析均呈現負相關，地被蕨類影響木本小苗的生長在George and Bazzaz (1999)的研究得到證實；藤蔓植物也顯著影響到木本植物的更新(Putz 1983, Laurance et al. 1997, Schnitzer et al. 2000)，另外，在Harms et al. (2004)研究熱帶地區木本小苗的空間分佈時發現，其與棕櫚類、蕨類、及其他地被草本植物的分佈有所區隔。在國內的研究方面，Tsai (2002)年研究台灣南端的南仁山區地被植物時，指出地被草本覆蓋度較高的地方，則小苗高度30 cm以上者較少；以上幾個例子皆呈現地被植物間的交互影響為負向，然而，Berkowitz et al. (1995)研究卻指出在小苗萌芽的初期，地被層植物扮演著保護作用，使小苗免於日光的直射傷害，兩者間呈正向相關，以及優勢種地被植物的分布對小苗的生長和存活無顯著影響。各研究有所差別，可能是因各種物種的本身特性的不同，更與物種在森林中建立時間的長短有關，此需要經由更長期監測才可獲得答案。

木本小苗的組成分佈與上層同種喬木的組成分佈有顯著正相關，表示蓮華池森林當中大部分的樹種更新良好，可能沒有很強的新增限制(recruitment limitation)，在Chang et al. (2010)在蓮華池森林分析木本植物的徑級結構研究時亦指出，大部分的物種其徑級結構都呈現反J型，表示其更新狀態良好；但少數冠層底面積優勢種如南投石櫟，其小苗在地被層卻非常稀少，此狀況與Leu (2004)調查北部福山闊葉森林中指出殼斗科中長尾栲及烏來柯的種子苗亦為非常稀少的狀況相符，推測殼斗科植物應以萌蘗為主要的更新方式，故殼斗科物種相對

於其他物種分枝多，但小苗數量少，這在Chen (2012)的研究中可得到佐證。

結論

本研究探討台灣中部蓮華池闊葉林內地被種類、組成與環境因子之關係，研究結果指出，土壤含水率與樹冠開闊度為影響地被植物組成與分布重要的環境因子；蕨類、草藤類、與木本小苗等不同類群之間相互影響，呈現顯著負相關；而地被層木本小苗的組成與分佈，與上層同種喬木的組成與分佈有顯著正相關，表示該森林內大部分的上層木本物種更新狀態良好；但物種本身特性的差異，亦為決定其受環境因子的作用而影響其分布，並和其他物種分布也會有相互影響。

謝誌

本研究感謝林業試驗所蓮華池研究中心多位研究助理協助野外調查工作、鄧書麟博士給於寶貴意見，以及兩位匿名者協助稿件審查。

引用文獻

- Augusto L, Dupouey JL, Ranger J. 2003.** Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Ann For Sci* 60:823-31.
- Berkowitz AR, Canham CD, Kelly VR. 1995.** Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76:1156-68.
- Bormann FH, Linkens GE. 1979.** Pattern and process in a forested ecosystem. New York: Springer-Verlag Press. 253 p.
- Chang LW, Hwang JL, 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 YH. 1998. The study of the relationship between the distribution of pteridophytes and environmental factors at Fushan area in North Taiwan, and estimating the utility of ferns as the microenvironmental indicator. [MS thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan University. 117 p. [in Chinese with English summary].

Chen YJ. 2012. A study on sprout trait of Fagaceae and Lauraceae of evergreen broad-leaved forest in the upstream region of Nantzuhsien Creek. [MS thesis]. Taichung City, Taiwan: Providence Univ. 80 p. [in Chinese with English summary].

Chou SJ. 1995. The study of understory vegetation and tree seedling distribution pattern in Fu-shan low altitude broad-leaved forest, northern Taiwan. [MS thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 97 p. [in Chinese with English summary].

Curtis JT, McIntosh RP. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31:434-55.

Dale MRT. 1998. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Dirzo R, Horvitz C, Lopez A. 1992. The effect of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *J Ecol* 80:809-22.

George LO, Bazzaz FA. 1999. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80:833-45.

Gilliam FS. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *Bioscience* 57(10):845-58.

Grime JP. 1979. Plant strategies and vegetation process. West Sussex, NY: Chichester.

Harms KE, Powers JS, Montgomery RA.

2004. Variation in small sapling density, understory cover, and resource availability in four neotropical forests. *Biotropica* 36(1):40-51.

Hsieh TH. 2006. History and experiences of establishing forest dynamics plots in Taiwan. *Bull Taiwan For Res Inst*, 13(2):6-8.

Kao YL. 2014. Photosynthetic capacity and light environment of 180 broadleaf tree species in Taiwan. Collection of the theses of forest resources conservation and use conference. Taipei, Taiwan: Forest Research Institute. p 33-7.

Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Rankin-de Merona JM, Gascon C, Lovejoy TE. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278:1117-8.

Leu CL. 2004. Short-term dynamics of tree seedlings in a subtropical rain forest, Fushan, Northern Taiwan. [MS thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 89 p. [in Chinese with English summary].

Marquis RJ, Young HJ, Baker HE. 1986. The influence of understory vegetation cover on germination and seedling establishment in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 18:273-8.

McCune B, Mefford MJ. 2006. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 5. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design. 40 p.

Poulsen AD, Balslev H. 1991. Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. *J Veg Sci* 2:315-22.

Putz FE. 1983. Liana biomass and leaf area of a "tierra firme" forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* 15:185-9.

Richards P, Williamson GB. 1975. Treefalls and patterns of understory species in a wet lowland tropical forest. *Ecology* 56:1226-9.

Rowe JS. 1956. Use of undergrowth plant species in forestry. *Ecology* 37(3):461-73.

Schnitzer SA, Dalling JW, Carson WP. 2000. The impact of lianas on tree regeneration

in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *J Ecol* 88:655-66.

Tsai JM. 2002. The understory of the lowland rain forest in Nanjenshan, southern Taiwan [MS thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 123 p. [in Chinese with English summary].

Walker LR. 1994. Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico. *J Veg Sci* 5:525-32.

Zheng YB. 1992. The understory of the sub-tropical rain forest in Nanjenshan area [MS thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 71 p. [in Chinese with English summary].

