

研究報告

## 地形與樹冠開闊度對於亞熱帶樹木群落 死亡、新增、生長之空間變異的影響

張楊家豪<sup>1)</sup> 蘇聲欣<sup>2,6,7)</sup> 王相華<sup>3)</sup> 林則桐<sup>4)</sup> 謝長富<sup>5)</sup>

### 摘要

森林樹木群落的動態受到許多因子的影響，其中地形和樹冠開闊度為兩個非常重要的因子，地形因子可以反映森林內土壤及微氣候的變化，樹冠開闊度則與林下光量有關。然而，在經常受到颱風擾動的地區，森林樹冠層較為破碎，林下光量也較高，我們尚不清楚樹冠開闊度對於森林樹木群落的影響是否一如其他地區。本研究藉由分析位於台灣東北部福山森林動態樣區內樹木的死亡、新增與生長情形，希望了解地形因子與樹冠開闊度對於樹木群落動態的影響。研究結果顯示地形因子與樹木的死亡率、新增率、相對生長率均有顯著相關，樹冠開闊度則僅與新增率顯著相關，而且其影響效應與其他地形因子相比明顯較小。這代表在經常受到颱風擾動的區域，其他因子(如地形)對於森林動態的影響可能比樹冠開闊度所造成的光度變化更為重要。

關鍵詞：林隙指數、樹冠開闊度、地形、森林動態、亞熱帶森林。

張楊家豪、蘇聲欣、王相華、林則桐、謝長富。2015。地形與樹冠開闊度對於亞熱帶樹木群落死亡、新增、生長之空間變異的影響。台灣林業科學30(4):259-69。

<sup>1)</sup> 東海大學生命科學系，40704台中市西屯區台灣大道四段1727號 Department of Life Science, Tunghai University, 1727 Taiwan Blvd., Sec. 4, Taichung City 40704, Taiwan.

<sup>2)</sup> 林業試驗所森林經營組，10066台北市南海路53號 Forest Management Division, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

<sup>3)</sup> 林業試驗所森林保護組，10066台北市南海路53號 Forest Protection Division, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

<sup>4)</sup> 林業試驗所福山研究中心，26445宜蘭縣員山鄉湖西村雙埤路福山1號 Fushan Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 1 Fushan, Shuangpi Rd., Huxi Village, Yuanshan Township, Yilan 26445, Taiwan.

<sup>5)</sup> 國立台灣大學生態學與演化生物學研究所，10617台北市羅斯福路四段1號 Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University, 1 Roosevelt Rd., Sec. 4, Taipei 10617, Taiwan.

<sup>6)</sup> 國立台灣大學森林環境暨資源學系，10617台北市羅斯福路四段1號 School of Forestry and Resource Conservation, National Taiwan University, 1 Roosevelt Rd., Sec. 4, Taipei 10617, Taiwan.

<sup>7)</sup> 通訊作者 Corresponding author, e-mail: sush@tfri.gov.tw

2015年7月送審 2015年9月通過 Received July 2015, Accepted September 2015.

Research paper

## Topography and Canopy Openness Influence Spatial Variations in Mortality, Recruitment, and Growth of a Subtropical Tree Community

Chia-Hao Chang-Yang,<sup>1)</sup> Sheng-Hsin Su,<sup>2,6,7)</sup> Hsiang-Hua Wang,<sup>3)</sup>  
Tzer-Tong Lin,<sup>4)</sup> Chang-Fu Hsieh<sup>5)</sup>

### 【 Summary 】

Spatial variations in demographics of tree communities are influenced by multiple factors, among which topography and canopy openness are important elements. Topographic factors can serve as proxies that represent variations in the micro-climatic and edaphic factors in a forest. Canopy openness is closely associated with the light regime in the understory. However, in forests frequently disturbed by typhoons, canopy openness and understory light levels tend to be higher than in those without disturbances. It is not clear whether the effect of canopy openness remains the same in typhoon-disturbed forests as in other regions. In this study, we analyzed spatial variations in tree demographics of a subtropical rain forest to investigate the effects of topographic factors and canopy openness on forest dynamics. Our results showed that there were significant effects of topographic factors on tree mortality, recruitment, and relative growth rates. In contrast, canopy openness was only significantly correlated with tree recruitment, and its effect was weaker than the effects of topographic factors. These results imply that in frequently typhoon-disturbed forests, other factors such as topography may be more important in driving forest dynamics than light variations caused by canopy openness.

**Key words:** gap phase index, canopy openness, topography, forest dynamics, subtropical forests.

**Chang-Yang CH, Su SH, Wang HH, Lin TT, Hsieh CF. 2015.** Topography and canopy openness influence spatial variations in mortality, recruitment, and growth of a subtropical tree community. *Taiwan J For Sci* 30(4):259-69.

### 緒言

森林內樹木的動態變化，包括死亡、新增、生長等，受到許多因子的影響，諸如地形、土壤養分、個體間的相互作用(競爭或促進)、氣候變化與擾動事件等(Bellingham and Tanner 2000, Yasuhiro et al. 2004, de Toledo et al. 2011)。如能了解這些因子如何影響森林動態，將可以讓我們更有效地進行森林經營與保育。

森林樹木群落的物種組成、生物量空間分布、樹木的成活率的空間變化都受到地形異質性的影響(Whittaker 1956, Chen et al. 1997, Yasuhiro et al. 2004, Tsujino et al. 2006, Su et al. 2010, de Toledo et al. 2011, McEwan et al. 2011)。一般而言，在較小的空間尺度上(如林分、樣區)，地形因子之效應經常綜合反應出

來自於其他環境因子之影響，如微氣候、土壤養分與水分等因子的變化(Grubb and Tanner 1976)，比方說在稜線上，土壤養分一般較溪谷區域貧乏，土壤水分較少，而且承受的風力影響較強(Su 1987, Chen et al. 1997, Chen and Ho 2001)。除了間接反應其他因子的影響，地形因子對於森林的組成與動態也有直接的影響，例如樹木在坡度較陡處其死亡率可能會提高，因為在陡坡其樹冠發育較不對稱(Young and Perkocha 1994)，或是因為土壤深度較淺與承受較強的雨水沖刷作用(Ferry et al. 2010)，進而導致樹木傾倒的機率增加(Bellingham and Tanner 2000, Tsujino et al. 2006, de Toledo et al. 2011)。

不論是在熱帶或是溫帶地區，森林樹冠層的開闊程度(或者以「林隙」表示)均為影響森林物種組成與動態的重要因子(Denslow 1987, Yamamoto 1992, Feeley et al. 2007, Gray et al. 2012)。在發育完整的森林中，大樹死亡或是斷枝所造成的林隙，會讓森林冠層疏開、林下光量增加，林下幼樹的生長與新增因而隨之提升，不同樹種的死亡率也會隨著林隙形成所帶來的其他微環境變化(如土壤水分減少)而有所改變。然而過往有關樹冠開闊度對於森林動態的研究多集中在熱帶與溫帶森林(例如Feeley et al. 2007, Gray et al. 2012)，這些區域由於較少受到颱風擾動，森林冠層多半較為完整且連續。相較之下，在頻繁受到颱風擾動的森林，如福山地區，森林冠層則較為破碎，林下光量也較高(Lin et al. 2011)，在這樣的環境下，樹冠開闊度對於森林動態的影響是否與少有颱風擾動的區域相同，值得我們進一步探究。

本研究將藉由分析台灣東北部福山地區森林樹木之死亡、新增與生長等群落變化情形，探討地形因子與樹冠開闊度對於森林動態的影響。由於福山森林的樹木群落組成與地形因子有顯著相關(Su et al. 2010)，所以我們認為福山樹木的動態變化也會明顯受到地形因子的影響；而由於福山森林經常受到颱風擾動，林下光量較高，所以我們預期樹冠開闊度對於樹木動態變化的影響可能較不明顯。

## 材料與方法

### 一、研究地區

本研究之實施地點是在福山森林動態樣區(Fushan Forest Dynamics Plot)，此樣區為面積25 ha的永久樣區，在2003年建立於台灣東北部山區(24°45'40"N, 121°33'28"E)，海拔高度變化範圍為600~733 m。當地植被屬於楠櫛林帶之天然闊葉老熟林，優勢樹種包括樹冠層的烏來柯(*Limlia uraiana*)、長尾栲(*Castanopsis cuspidata* var. *carlesii*)、紅楠(*Machilus thunbergii*)，與林下層的山龍眼(*Helicia formosana*)、柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)。本地氣候特性為溫暖恆溼，年平均溫度為18.2°C，年平均總雨量高達4271 mm，夏、秋季經常受到颱風侵襲，而冬季則受到東北季風影響。本地森林由於經常性地受到颱風擾動影響(平均每年約1.4次)，已發展出適應性的森林結構與生態系動態(Mabry et al. 1998, Lin et al. 2011)。有關本樣區的詳細說明與環境介紹，可參見Su et al. (2007)。

### 二、森林動態監測

#### (一) 每木調查與複查方法

福山森林動態樣區調查團隊在2002~2003年進行地形測量並完成樣區建置，2003~2004年完成第一次每木調查，將區內所有胸高直徑(diameter at breast height, DBH)達1 cm以上的樹木(藤本及蔓性灌木除外)予以編號、鑑定樹種、測量DBH並繪製相對位置圖。與第一次調查間隔五年之後，調查團隊在2008~2009年進行每木複查工作，調查原有樹木的存活狀態、測量存活樹的DBH生長，並調查新增的DBH ≥ 1 cm植株。樣區設置與調查方法均比照美國史密斯森熱帶森林科學中心(Center for Tropical Forest Science)所整合的森林動態樣區研究網之標準規範，並配合福山森林特性做適地的調整(Condit 1998, Su et al. 2007)。

#### (二) 樹冠調查方法

在福山森林動態樣區內最高山丘的所在區

域，我們選取面積6 ha的範圍(300×200 m)，在2007年的颱風季節前、後分別調查一次森林冠層高度。我們依系統取樣原理於水平距離間隔5 m的每一個樁點(共計2501個)，以樹高測桿(15 m SK逆目盛檢測桿)搭配雷射測距儀(Leica Disto A5, MDL Laser Ace 300)，測量森林冠層頂端的垂直高度。之後在本研究的資料分析中，每個20×20 m樣方的平均冠層高度是先取樣方內25個樁點的平均值，之後再將颱風前、後兩次的測量結果平均後做為代表值(Fig. 1)。

### 三、資料處理

#### (一) 死亡率、新增率、相對生長率的計算

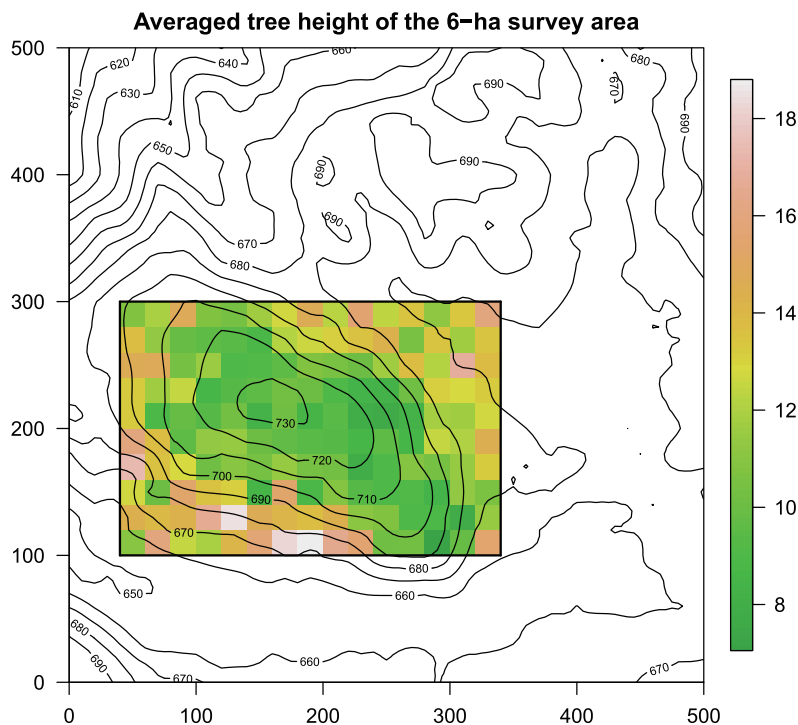
本研究以分析樹木死亡(mortality)、新增(recruitment)、相對生長(relative growth)三個層面來探討樹木群落的短期動態，計算公式如下(Phillips et al. 1994, Condit et al. 2006):

1. 死亡率(mortality rate) =  $[\ln(N_1) - \ln(S)]/T$ ;
2. 新增率(recruitment rate) =  $[\ln(N_2) - \ln(S)]/T$ ;
3. 相對生長率(relative growth rate, RGR) =  $[\ln(DBH_2) - \ln(DBH_1)]/T$ .

其中的 $N_1$ ,  $N_2$ ,  $S$ 分別代表該樣方在第一次調查時的樹木總株數，以及第二次調查時的總株數與其中的存活樹株數； $DBH_1$ 與 $DBH_2$ 代表每一株存活樹在前、後兩次調查時的胸高直徑測量值(死樹與新增樹並不會有兩次測量)； $T$ 代表兩次測量的時間間隔(單位為年)。要特別說明的是，RGR的計算是以每一株樹木為計算單位，因此樣方的RGR是將樣方內所有存活樹的RGR取平均值。

#### (二) 地形因子

福山樣區的樹木群落組成受到微地形因子影響甚大(Su et al. 2010)，因此我們計算4項微地形因子來了解地形變化對於樹木群落動態



**Fig. 1.** Relief map of the Fushan plot. The 6-ha canopy survey area (300×200 m) is demarcated with bold lines and is colored according to the average canopy height of each 20×20 m quadrat. The units of coordinates, contour lines, and canopy heights are in meters.

的影響，分別是海拔高度(elevation)、凹凸度(convexity)、坡度(slope)與坡向(aspect)。其中海拔高度是取20×20 m樣方的4個角落點海拔高度之平均值；凹凸度是樣方與其周圍8個鄰接樣方之海拔高度差，若目標樣方的地勢高於周圍樣方的平均地勢，則凹凸度為正值，反之則為負值。坡度則是從樣方的4個角任取其中3個角計算出坡度，再將所得的4個坡度值取平均。關於坡向因子，先前的研究顯示此地群落組成主要是沿著東南—西北方向呈現出梯度變化(Su et al. 2010)，因此我們將坡向角度轉換計算成東南坡向指數(SE) =  $\sin(\theta - 45^\circ)$ ，其中 $\theta$ 為樣方內最陡坡之方位角。SE數值介於-1與1之間，代表坡向從正西北向變化到正東南向。

### (三) 樹冠開闊度之量化

我們使用第一次每木調查資料(2003~2004年)來計算福山樣區內625個樣方的林隙指數(gap phase index, GPI)，用以量化樹冠開闊度並進一步分析其對於樹木群落動態的影響。GPI為該樣方內大樹底面積除以小樹底面積後取自然對數，即 $\ln[(BA_b + 1) / (BA_s + 1)]$ ，其中 $BA_b$ 為樣方內大樹之底面積總和， $BA_s$ 為小樹之底面積總和，底面積加1是為了避免當樣方內完全沒有大樹或小樹時無法計算此一指數(Feeley et al. 2007)。當GPI數值愈小，表示該樣方大樹較少、小樹較多，因此樹冠層愈接近林隙狀態。Feeley et al. (2007)在計算熱帶森林之GPI時，將大樹與小樹分別定義為DBH  $\geq 30$  cm與 $< 10$  cm的樹木，然而由於福山森林與熱帶森林在組成與結構上有諸多不同，因此我們將重新評估大樹、小樹的切分方法，我們選取多種不同DBH切分點來計算GPI，並將之與各樣方之平均冠層高度進行比較，而後選取與冠層高度有最高相關性者進行後續分析。

### 四、統計分析

本研究使用廣義最小平方方法(generalized least squares, GLS)模式來量化地形與樹冠開闊度對於樹木群落動態的影響，其中的反應變數為各樣方內樹木之死亡率、新增率或相

對生長率，解釋變數則為4項地形因子(平均海拔、凹凸度、坡度與坡向)和GPI。為了能比較各因子對於樹木成活率影響之相對重要性，所有解釋變數在分析前均先進行標準化(standardization)，即將各因子減去其平均後再除以其標準偏差。為了使反應變數接近常態分布，死亡率、新增率與生長率都進行自然對數轉換(natural log transformation)。此外，因為反應變數在各樣方間有明顯的空間相關(spatial correlation)存在，我們使用指數空間相關函數(exponential spatial correlation function)來擬合樣本間之空間相關性。

倘若各解釋因子間有共線性(collinearity)，將會導致模式參數的估算偏差與檢驗失敗，因此我們在進行GLS分析前，先計算各因子之皮爾森相關係數(Pearson's correlation coefficient)與VIF (variation inflation factor)，以檢查因子間是否有共線性。若解釋因子間的相關係數大於0.7或是該因子的VIF大於10，則認為該因子與其他因子有很強的共線性存在(Dormann et al. 2013)。分析結果顯示我們使用的5個解釋因子VIF均小於2，相關係數也都低於0.5，表示解釋因子間並沒有共線性問題。

本研究所有的資料處理與統計分析均使用R 3.2.0統計語言(R Core Team 2015)來執行，其中GLS使用nlme套件(Pinheiro et al. 2014)，VIF之計算使用faraway套件(Faraway 2014)。

## 結果

### 一、林隙指數GPI之計算

我們計算了多種不同DBH切分方式之GPI，結果發現當大樹的DBH切分點為20 cm以上的樹木時，GPI與樣方之平均冠層高度有較高之相關性(Table 1)，而小樹的DBH切分點對於GPI與平均冠層高度的相關性影響較小(Table 1)。整體而言，福山樣區GPI之計算方式，以DBH  $\geq 20$  cm樹木之底面積減去DBH  $< 20$  cm樹木之底面積所得結果，與平均冠層高度有最高之相關性。此外，由於福山樣區有1個樣方完全沒有大樹(最大樹之DBH為18.8 cm)，以



**Table 1. Pearson correlation coefficients between quadrat averaged canopy height and gap phase indices (GPIs) computed by different diameter at breast height (DBH) cutoffs. The highest correlation coefficient is indicated in bold**

Index	DBH cutoff (cm)		Correlation with canopy height
	Large trees	Small trees	
GPI1	≥ 30	< 10	0.592
GPI2	≥ 20	< 10	0.774
GPI3	≥ 10	< 10	0.693
GPI4	≥ 30	< 30	0.580
GPI5	≥ 20	< 20	<b>0.792</b>
GPI6	≥ 30	< 5	0.567
GPI7	≥ 20	< 5	0.719
GPI8	≥ 10	< 5	0.558

致GPI數值遠小於其他624個樣方，形成離群值(outlier)，因此在後續的分析中將會把此樣方排除(Fig. 2)。

## 二、死亡率、新增率、生長率之空間變異

在福山地區，地形因子與森林樹木之死亡率、新增率、相對生長率三者均具有顯著的相關性，而GPI則只和新增率有顯著相關性(Fig. 3)。福山森林樹木之死亡率與地形凹凸度有顯著負相關，顯示樣區內地勢較凸起處有較低的死亡率，例如山頂、稜線、上坡區域(Fig. 2a)。樹木新增率同樣與凹凸度呈顯著負相關，而和坡度和GPI呈顯著正相關，顯示在地勢較凹陷處(如溪谷、乾溝)、坡度較陡、樹冠層較為鬱閉的環境下，樹木有較高的新增率(Fig. 2b)。至於樹木的相對生長率，則只與SE坡向指數有顯著負相關，顯示生長在越偏向西北坡向的樹木會有較高的相對生長率(Fig. 2c)。

## 討論

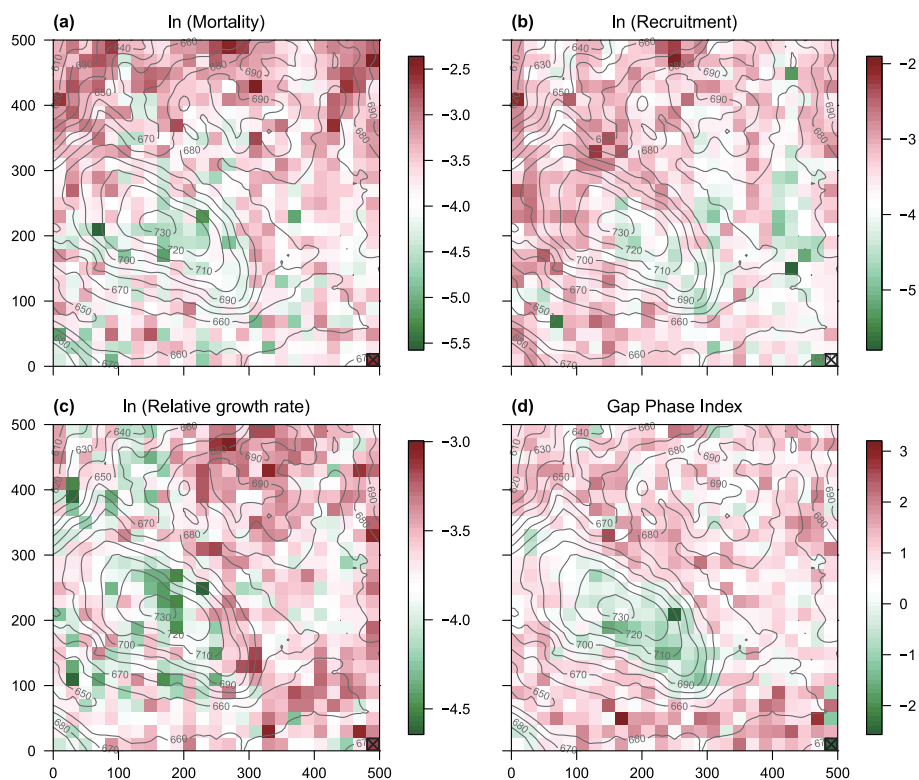
### 一、地形對樹木群落動態的影響

本研究分析結果顯示，福山森林樹木的

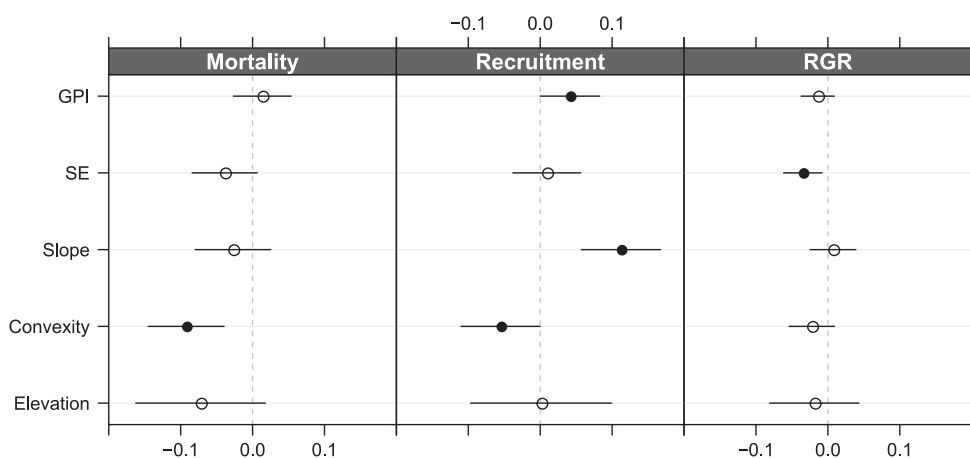
死亡、新增與生長情形分別受到不同地形因子的影響。地形凹凸度是影響樹木死亡率的唯一因子，它同時也影響樹木新增率，這與先前我們研究福山樹木群落組成時發現凹凸度是最重要影響因子的結果一致(Su et al. 2010)。因此，相同的地形重要因子除了形塑出群落組成的空間變異與樹種的生育地分化之外，同時也影響著樹木群落的消長動態。

凹凸度與樹木死亡率、新增率兩者均呈現負相關，顯示地勢較凸起地區的樹木死亡率與新增率均較低，森林呈現出較緩慢而穩定的林分動態，而地勢較低凹地區的死亡率與新增率則較高，林分會呈現較快速的動態變化。就不同地形凹凸度所形成的環境條件來看，一般在地勢凸起區域(如山頂、稜線、上坡)的土壤水分較少、土壤養分相對貧瘠，也承受較強的風力影響(Bellingham 1991, Noguchi 1992, Chen and Ho 2001)。先前也有研究指出在這樣的迎風環境下，雖然生存壓力較大，但樹木反而會呈現較低的死亡率與新增率(Wu 1998, Yeh 2006)。這可能是因為在山頂、稜線、上坡等區域，生長於此種生育地的樹種可能已在強大的環境壓力下發展出適應機制，例如較為低矮的樹型、小而厚的葉片形態與高木材密度等功能性狀(functional trait)，因此能維持較低的死亡率(Wu 1998, Chao et al. 2008, Lasky et al. 2013)。另一方面，此種迎風環境下的森林常因受到強風影響而形成林木密度極高的低矮林相，林內可供新樹建立的空間與資源往往不足，再加上森林原有樹木的死亡率較低，以致更加不易釋出空間讓新樹建立，造成樹木的新增率同樣偏低。

此外，在福山地區，不同地形環境之下的樹種組成與數量有很大的分化，不同樹種各有其適應、偏好的地形生育地，因此，地勢凸起與低凹地區的樹種組成有相當大的差異(Su et al. 2010)。而各個樹種的功能性狀、環境適應性上的差別，會決定它們的族群消長表現，進而影響整體樹木群落的動態。因此，不同地勢下的樹木死亡率差異主要是反映出當地適生指標樹種的存活表現，例如在地勢凸起地區，小葉赤楠(*Syzygium buxifolium*)、大明橘(*Myrsine*



**Fig. 2.** Spatial variations in tree mortality (a), recruitment (b), and relative growth rates (c) and the gap phase index (d) of each 20×20 m quadrat in the Fushan plot. Note that the 3 demographic rates were natural-log transformed and that the cross-marked quadrat is the one excluded from the GLS analysis due to its extreme value of the gap phase index (see “Results”).



**Fig. 3.** GLS parameter estimates ( $\pm 2$  standard errors) of the 4 topographic factors and the gap phase index (GPI) on tree mortality, recruitment, and relative growth rates (RGR) in the Fushan plot. Filled circles indicate significant effects ( $p < 0.05$ ).

*seguinii*)、綠樟(*Meliosma squamulata*)、香桂(*Cinnamomum subavenium*)等指標種的死亡率是所有樹種中極低者( $< 1\% \text{ yr}^{-1}$ )，而地勢低凹地區的指標種如柏拉木、香楠(*Machilus zuihoensis*)、江某(*Schefflera octophylla*)的死亡率則極高( $> 3\% \text{ yr}^{-1}$ ) (S. H. Su, unpublished data)。

相較於地形凹凸度的廣泛影響力，坡度因子則僅與樹木新增率呈現顯著正相關。在坡度較大的陡峭地形，通常會伴隨著較多的地表雨水逕流與土壤侵蝕，土壤深度也比較淺薄，因此容易造成較多的樹木倒伏、死亡(Ferry et al. 2010)，從而釋放出較多空間讓幼苗與幼樹成長、取代原先的樹木。此外，一般而言陡坡地形較能從側邊方向接收到更多的光照，因此林下光量也較高(Clark et al. 1996)，同樣有利於幼苗、幼樹的增長。

SE坡向指數僅與樹木的相對生長率呈顯著負相關，顯示愈處於偏向東南坡向上的樹木，相對生長得較緩慢，而處於相反坡向的樹木則生長較快速。坡向因子除了代表樣方受光照角度的差異，與林分接受光量有關之外，同樣也決定了樣方位位置接受外在風力影響的程度。植物處在逆風的壓力環境下，為了減少水分喪失，其氣孔常處在關閉狀態，以致光合作用效率下降，因而降低植物的生長效率(Kuo et al. 2011)。福山森林在冬季時會受到東北季風的影響，而夏、秋兩季亦經常遭遇颱風擾動，Su et al. (2010)曾指出福山樣區的周遭山岳地形很可能與大氣環流交互作用、改變當地的盛行風向，以致森林植被在長期的風力效應下，形成明顯的「東南—西北」梯度變化。因此，處於東南迎風坡向的樹木可能承受到較大的風力影響，導致生長效率較為低落。

## 二、樹冠開闊度的效應

和地形因子相比，樹冠開闊度對於福山森林樹木動態的影響相對較小，研究結果顯示林隙指數(GPI)僅與樹木新增率呈現顯著相關，而且其係數絕對值較坡度與凹凸度為小。這可能是因為福山森林經常受到颱風擾動，其樹冠

層破碎而不連續、林下光度也較高，因此光量並非決定樹木生長、存活的限制因子(Lin et al. 2011)。此外，GPI與新增率呈顯著正相關，代表在福山地區樹冠較為鬱閉處會有較多新增幼樹，這與一般認為樹冠開闊處會有較多樹木更新的概念相左。這樣的現象很可能是因為在福山的林隙區域有很高的地被蕨類植物覆蓋度(以大型蕨類為主；T. T. Lin, unpublished data)，濃密的蕨類遮蔭會不利於樹木種子與幼苗的萌發、生存與生長(George and Bazzaz 1999a, 1999b)，而在樹冠較為鬱閉的區域，地被植物覆蓋度則相對較低，因而得以有較佳的樹木新增情形。

## 結論

我們的研究顯示福山森林樹木群落的動態變化與凹凸度、坡度及坡向等地形因子顯著相關，而樹冠開闊度雖然也會影響樹木的新增情形，但其效應較弱。這代表在經常受到颱風擾動的區域，其他因子(如地形)可能比樹冠開闊度造成的光度變化對於森林動態的影響力更為重要。福山森林經常受到颱風擾動，導致林下光量較高，再加上福山地區地勢陡峭，有很高的地形異質性，這些因素皆會影響此地森林的樹木群落動態，進而形塑了樹種組成上的變化。未來我們除了需要進一步分析各個樹種的族群動態與生態特性之外，仍須持續進行長期且定期的森林動態監測，以利吾人以科學資料為基礎，有效地經營並保育天然闊葉林。

## 謝誌

本研究承蒙行政院農業委員會與林務局計畫資助(計畫編號：96農科-7.1.2-森-G2(2)、97農科-7.1.1-森-G1(1)、98農科-8.2.2-森-G1(1)、tfbr-970224)。樣區複查工作是由蔡南益、李孟諭、劉逸民、林殿權、王光仁、吳郁娟、潘佳鴻、洪顯砮、顏慧婷、黃柏勝協助完成，期間並有許多熱情的學生志工、原住民伙伴加入繁重的野外工作，作者在此誌謝。作者並感謝台



灣生態學會、林笈克先生、陳毓昀與趙偉村博士多方協助計畫相關事務，以及福山研究中心多年來持續提供行政協助。福山森林動態樣區是由金恆鑑、孫義方、邱文良博士努力推動下所建立，並且為林試所、林務局、美國史密斯森熱帶森林科學中心三方合作之亞熱帶森林長期生態監測試驗地。

## 引用文獻

- Bellingham PJ. 1991.** Landforms influence patterns of hurricane damage: evidence from Jamaican montane forests. *Biotropica* 23(4):427-33.
- Bellingham PJ, Tanner EVJ. 2000.** The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest. *Biotropica* 32(3):378-84.
- Chao KJ, Phillips OL, Gloor E, Monteagudo A, Torres-Lezama A, Martinez RV. 2008.** Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *J Ecol* 96(2):281-92.
- Chen MC, Ho HC. 2001.** The effect of precipitation on the variation of soil water potential of slopes in Fushan Experimental Forest. *Q J Chin For* 34(1):49-61. [in Chinese with English summary].
- Chen ZS, Hsieh CF, Jiang FY, Hsieh TH, Sun IF. 1997.** Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecol* 132(2):229-41.
- Clark DB, Clark DA, Rich PM, Weiss S, Oberbauer SF. 1996.** Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structures: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Can J For Res* 26(5):747-57.
- Condit R. 1998.** Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. Heidelberg: Springer-Verlag. 211 p.
- Condit R, Ashton P, Bunyavejchewin S, Dataraja HS, Davies S, Esufali S, et al. 2006.** The importance of demographic niches to tree diversity. *Science* 313(5783):98-101.
- de Toledo JJ, Magnusson WE, Castilho CV, Nascimento HEM. 2011.** How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *For Ecol Manag* 262(3):331-8.
- Denslow JS. 1987.** Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 18:431-51.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, et al. 2013.** Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36(1):27-46.
- Faraway J. 2014.** faraway: functions and datasets for books by Julian Faraway, R package version 1.0.6. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=faraway>. Accessed 2015 June 15.
- Feeley KJ, Davies SJ, Ashton PS, Bunyavejchewin S, Supardi MNN, Kassim AR, et al. 2007.** The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *P R Soc B* 274(1627):2857-64.
- Ferry B, Morneau F, Bontemps JD, Blanc L, Freycon V. 2010.** Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *J Ecol* 98(1):106-16.
- George LO, Bazzaz FA. 1999a.** The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80(3):833-45.
- George LO, Bazzaz FA. 1999b.** The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80(3):846-56.
- Gray AN, Spies TA, Pabst RJ. 2012.** Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests

- in the Pacific Northwest. *For Ecol Manag* 281:111-20.
- Grubb PJ, Tanner EVJ. 1976.** The montane forests and soils of Jamaica: a reassessment. *J Arnold Arboretum* 57:313-68.
- Kuo YL, Lee YP, Yang YL. 2011.** Wind effects on stomatal conductance and leaf temperature of tree seedlings distributed in various habitats of the Nanjenshan forest, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 26(1):1-16.
- Lasky JR, Sun IF, Su SH, Chen ZS, Keitt TH. 2013.** Trait-mediated effects of environmental filtering on tree community dynamics. *J Ecol* 101(3):722-33.
- 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.
- 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.
- McEwan RW, Lin YC, Sun IF, Hsieh CF, Su SH, Chang LW, et al. 2011.** Topographic and biotic regulation of aboveground carbon storage in subtropical broad-leaved forests of Taiwan. *For Ecol Manag* 262(9):1817-25.
- Noguchi Y. 1992.** Hydrometeorological differences between opposite valley slopes and vegetation asymmetry in Hawaii. *J Veg Sci* 3(2):231-8.
- Phillips OL, Hall P, Gentry AH, Sawyer SA, Vasquez R. 1994.** Dynamics and species richness of tropical rain forests. *P Natl Acad Sci USA* 91(7):2805-9.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team. 2014.** nlme: linear and nonlinear mixed effects models, R package version 3.1-117. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>. Accessed 2015 June 15.
- R Core Team. 2015.** R: a language and environment for statistical computing, vers. 3.2.0. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at <http://www.R-project.org>. Accessed 2015 June 15.
- 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.
- Tsujino R, Takafumi H, Agetsuma N, Yumoto T. 2006.** Variation in tree growth, mortality and recruitment among topographic positions in a warm temperate forest. *J Veg Sci* 17(3):281-90.
- Whittaker RH. 1956.** Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol Monogr* 26(1):1-80.
- Wu SH. 1998.** Short-term dynamics of a subtropical rain forest in Nanjenshan. [dissertation] Taipei, Taiwan: Institute of Botany, National Taiwan University. 164 p. [in Chinese with English summary].
- Yamamoto S. 1992.** The gap theory in forest dynamics. *Bot Mag Tokyo* 105:375-83.
- Yasuhiro K, Hirofumi M, Kihachiro K. 2004.** Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. *J Ecol* 92(2):230-40.
- Yeh DH. 2006.** Fifteen years dynamics of woody floristic community in a subtropical rain forest, Lanjenshi plot, southern Taiwan. [dissertation] Taipei, Taiwan: Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Tai-

wan University. 99 p. [in Chinese with English summary].

**Young TP, Perkocha V. 1994.** Treefalls, crown asymmetry, and buttresses. *J Ecol* 82(2): 319-24.

