

臺灣南仁山低地雨林二十年林隙動態

許 天 耀¹⁾ 吳 振 發²⁾ 趙 國 容³⁾

關鍵字：林隙、物種豐富度、耐陰性、南仁山

摘要：本研究之目的為了解受颱風影響之熱帶森林林隙長期變化的特性，及此特性對當地的物種豐富度之影響。研究樣區位於南仁山自然保護區，是台灣本島僅存的熱帶雨林之一。此地區的林隙動態頻繁，並非始終維持相同狀態，樣區內的新增率與死亡率皆隨著林隙頻度的增加而上升，顯示林隙出現的頻率對森林內的波動有提升的效果。物種豐富度會隨著林隙頻度升高稍許上升，同時樣區內的非耐陰性樹種個體比例增加、中性樹種逐漸下降。此外樣區內大量的中性樹種可能是導致林隙與非林隙區域間，物種豐富度未出現明顯差異的原因，而非颱風頻繁干擾的林下光環境沒有顯著差異。

前 言

林隙 (gap) 又稱孔隙、林冠空隙，指森林中單株樹或多株樹斷折或死亡後，在林冠層所形成的空隙。林隙出現後，造成林下光度的異質性與植物的耐陰性 (shade tolerance)，是林隙能影響森林中樹種多樣性的原因 (胡等，2015；Sharma *et al.*, 2019)。不同的光資源區段，往往有著不同的優勢樹種 (Hubbell *et al.*, 1999)，導致林隙形成時可能使林隙下樹種的多樣性增加 (Brokaw and Busing, 2000)。能在鬱閉林下環境生存繁殖的種類稱為耐陰種 (shade-tolerant species)，屬於演替晚期的非先驅性物種 (non-pioneer species) (胡等，2015)；反之，無法在林下低光環境生存繁殖的種類則稱為非耐陰種 (shade-intolerant species)，屬

1) 國立中興大學園藝學系碩士班研究生。

2) 國立中興大學園藝學系教授。

3) 國立中興大學國際農學碩士學位學程副教授，通訊作者。

於演替早期的先驅物種 (pioneer species) (陳凱眉, 2011)。

林隙造成資源重新分配時, 若能使林隙內的生存資源具有梯度差異、隨著梯度出現不同樹種、並產生不同樹種沿梯度共生的情況, 即所謂的「林隙分配假說」(gap partitioning hypothesis) (Brokaw and Busing, 2000)。但在熱帶森林中常因颱風侵襲, 森林樹冠層容易破損而有較高的林隙數量與出現頻率, 可能使林隙與非林隙區域間缺乏明顯的資源梯度, 因此不易在熱帶森林中觀察到林隙對樹種分配的現象 (Lin, 2020)。某些地區的森林甚至出現獨特的生長策略以應付頻繁的外部擾動。例如台灣福山 (Fushan) 地區的森林, 當遇到颱風干擾時, 會有大量落葉的情形, 以避免樹冠層破損。落葉後的樹冠層儘管未出現林隙, 但透光度已經增加, 林隙區域與林下區域的光資源資源異質性減少, 使林隙對於多樣性的影響力下降 (Lin, 2020; Lin *et al.*, 2011; Sharma *et al.*, 2019)。

南仁山地區位於台灣的東南角, 是台灣本島為數不多的熱帶森林, 除了有颱風影響之外, 也終年受到夏季的西南季風與冬季的東北季風吹拂, 是一座干擾頻繁的熱帶森林 (Chao *et al.*, 2010)。新增率與死亡率可作為森林受干擾程度的判斷依據之一 (陳凱眉, 2011), 此地區頻繁的干擾, 預期可觀察到較激烈的林隙動態, 且新增率與死亡率應會隨林隙頻率增高而上升。林隙的區域較有利於非耐陰性植物建立族群 (胡等, 2015; 郭與范, 2003), 因此當頻繁的干擾使林隙出現次數增加時, 應會使非耐陰性植物的數量上升, 同時提升了林隙區域的物種豐富度, 並在林隙與非林隙區域之間出現不同的物種功能群。

本次研究將分析南仁山地區 20 年間林隙動態與物種多樣性之關聯。林隙動態分成群落動態及樹冠動態, 物種多樣性則包含物種豐富度與功能群組成。透過新增率及死亡率了解樣區內的群落動態, 樹冠動態則分成干擾時間點 (變動歷史) 及次數 (林隙頻度) 做觀察。最後呈現三個主要結果: (1) 南仁山地區林隙二十年間的變化特性、(2) 林隙與物種豐富度之關係, 和 (3) 林隙與物種功能群組成之關係。

研究方法

一、樣區概況

南仁山自然保護區位處台灣本島東南角, 坐落於屏東縣滿州鄉境內、墾丁國家公園東北方, 為一個天然熱帶季風雨林 (Chao *et al.*, 2010)。本次研究選定保護區內的溪谷樣區 I (Nanjenshan Plot I) ($120^{\circ}50'52''E$, $22^{\circ}04'54''N$) 做為調查樣區, 樣區面積 2.1 ha, 海拔高度 224-275 m、年均溫 $23^{\circ}C$ 、年降水量 3300 mm (陳凱眉, 2011; 陸田奇, 2017)。

樣區內林隙定義為樹冠高度低於 5 m, 並且樹冠層邊緣垂直投影面積大於 $4 m^2$ 的樹冠層破空, 該區域若經判定為林隙, 則手繪於地圖中 (陸田奇, 2017)。利用 QGIS 軟體 (Quantum geographic information system version 2.6.1) 數位化以計算林隙個數, 並將所得資料進行套疊, 可看出二十年間 (1993 至 2013 年) 林隙變化之情形, 並判斷為新林隙或是舊

有林隙。

木本植物資料取自南仁山低地雨林森林動態樣區的每木調查資料，共有 1993 年、2000 年、2008 年以及 2013 年四次調查 (陳凱眉, 2011; 趙國容, 2001; Chao *et al.*, 2010)。以每一小樣方 (5 m × 5 m) 為單位，測量樣方內每株胸高直徑 (DBH, diameter at breast height) ≥ 1 cm 之個體 (包括分枝)，當 DBH 數值大於 1，表示該個體於該次調查時仍為存活狀態；反之若 DBH 數值小於 1，表示該個體於該次調查時呈現死亡或直徑不足 1 cm 之狀態。

二、林隙歷史與頻率

截至 2019 年為止，共有四次調查之林隙資料，分別為 1993、2000、2008、2013 年，每年度分別判定各 (5 m × 5 m) 樣方之林隙狀態，樣方內有出現林隙，以 O 表示；若樣方內完全無林隙面積，以 C 表示，調查期間總計可得 16 種不同的林隙狀態組合，即過去 20 年間的林隙歷史。在依照各組合林隙(O)出現的次數由 0 至 4 次分成五級：I (CCCC，完全鬱閉)、II (如：CCCO)、III (如：CCOO)、IV (如：COOO)、V (OOOO，完全林隙)(表 1)。

三、植物資料

本研究探討森林動態之狀態包含組成、新增、死亡三種類型。組成的篩選條件為該調查年度所有存活的個體；新增為過去年度不存在、但於該年度出現之個體，死亡為前一年度存在、但於該年度消失，並於最後一次調查年度 (2013) 為死亡狀態之個體。

新增率 (μ) (recruitment rate) 與死亡率 (λ) (mortality rate) 係指樣區內所有樹種或者單一樹種在單位時間內個體增加或減少的情況(趙國容, 2001)。本次研究根據 Kohyama *et al.* (2018) 的公式，計算新增率與死亡率。 $\mu = (\ln(N_T/N_S))/T$ ， $\lambda = (\ln(N_0/N_S))/T$ 。 N_T 為時間點 (T) 時的族群數， N_0 為起始時間點的族群數， N_S 為自起始時間點存活至時間點 (T) 時的族群數， T 為調查間距。

四、豐富度與耐陰性

物種豐富度指標以 PAST (PAleontological STatistics, version 3.25) 計算。耐陰性參照 Kuo and Yeh (2015) 之文獻，將樣區內的 114 種木本植物分成「非耐陰性樹種」、「中性樹種」、「耐陰性樹種」。非耐陰樹種主要有咬人狗 (*Dendrocnide meyeniana*)、蟲屎 (*Melanolepis multiglandulosa*)、白袍子 (*Mallotus paniculatus*) 等；中性樹種主要有九節木、雞屎樹、紅果柃木等；耐陰樹種大葉樹蘭、三葉山香圓 (*Turpinia ternate*)、交力坪鐵色等。

結 果

一、南仁山地區林隙二十年間的變化特性

16種林隙狀態組合(表1)，在所有的840個(5m×5m)樣方中，每種狀態皆有出現至少一次。出現次數最多的為林隙組合CCCC(後簡稱CCCC)，共有464個樣方，表示此樣區內有過半數(55.24%)的森林面積在調查期間始終維持鬱閉狀態。1993年為林隙、2000年後皆為鬱閉的樣方(OCCC)為第二多數，有75個(8.93%)。2000年後自鬱閉轉為林隙有3.21%；(CCOO)與2008年後自鬱閉轉為林隙(CCCO)的樣方分居三、四(61個、7.26%；46個、5.48%)。林隙開合交替的類型OCOC與COCO出現比例偏低，僅有1.79%，顯示林隙的開合狀態通常可以至少維持兩次調查週期以上。共有17.4%的樣方長期保持林隙狀態(OOOO、CCOO、COOO、OCOO、OOCO、OOOC)，其中始終為林隙狀態(OOOO)的樣方而林隙在閉合後能維持兩次調查週期以上鬱閉狀態OCCC、COCC與OCCC共佔14.29%(表1)。

大部分林隙組合的新增率呈現先升後降的狀況，皆在2008年達到新增率高峰，2013年新增率下降且低於2000年，僅OOOO與CCOO在2013年的新增率高於2000年(但仍以2008年最高)。兩次調查間有經歷過林隙狀態改變(C變O或O變C)的組合，在該年的年新增率通常會偏高，各組合間與年間的新增率分別有顯著差異(two-way ANOVA, gap history $F_{6,21} = 4.092, p = 0.018$; year $F_{2,21} = 12.58, p = 0.001$) (圖1)。大部分組合的年死亡率皆隨時間上升，僅有OCCC在2008年死亡率最高，2013年又下降；兩次調查間有經歷過林隙狀態改變(C變O或O變C)的組合，在該年的年死亡率通常較未變動的組合高。2000年時大部分組合的年死亡率略高於1993–2013年的年死亡率，僅OOOO與CCOO死亡率較1993–2013年低；2013年時，所有組合的年死亡率皆高於整個調查期間(1993–2013年)的年死亡率，顯示2008到2013年間有大量個體死亡，各組合間與年間的死亡率分別有顯著差異(two-way ANOVA, gap history $F_{6,21} = 3.365, p = 0.034$; year $F_{2,21} = 8.408, p = 0.005$)。

因林隙歷史(干擾時間點)與物種豐富度間之關聯並不明顯，故本研究進一步以林隙頻度(干擾次數)分析，探討林隙對物種豐富度的影響。而在了解林隙頻度與豐富度的關聯之前，先於下個小節探討林隙頻度對森林動態的影響。

二、林隙頻度

各林隙頻度的數量隨著林隙頻度的增加下降，但年新增率與死亡率皆隨林隙頻度增加呈現上升趨勢，表示林隙頻度越高，樣區內物種動態越劇烈；第I和II級有較低的新增率與死亡率，顯示其森林狀態相對穩定(two-way ANOVA, gap frequency $F_{4,10} = 18.95, p = 0.007$; rate $F_{1,10} = 20.48, p = 0.011$)。優勢樹種以中性樹種為主，有雞屎樹、九節木、火筒樹、紅果控木、水同木、石苓舅、山刈葉等，其中雞屎樹、九節木、火筒樹、紅果控木、水同木等五種在每個頻度皆有出現；石苓舅在IV、V級並非優勢樹種、山刈葉則只在第V級為優勢樹種。非耐陰性樹種則有咬人狗、蟲屎、血桐、白匏仔，咬人狗在每個頻度皆為優勢樹

表 1. 各調查年度林隙狀態。括弧內數字表示該年林隙狀態的樣方數量，斜體字表示該狀態的比例 (%)。

Table 1. Gaps dynamics from 1993 to 2013. Numbers in () are the numbers of quadrats in that year, numbers with *Italic* are the ratio (%) of that gap situation.

1993	2000	2008	2013
O (176) <i>(20.95)</i>	O (57) <i>(3.92)</i>	O (33) <i>(3.21)</i>	O (27) <i>(0.71)</i>
	C (119) <i>(3.45)</i>	C (24) <i>(1.31)</i>	C (6) <i>(1.55)</i>
		O (29) <i>(2.26)</i>	O (11) <i>(1.19)</i>
		C (90) <i>(1.79)</i>	C (13) <i>(8.93)</i>
			O (19) <i>(2.62)</i>
			C (10) <i>(1.19)</i>
			O (15) <i>(1.79)</i>
			C (75) <i>(8.93)</i>
			O (22) <i>(0.6)</i>
			C (5) <i>(0.6)</i>
			O (5) <i>(3.81)</i>
			C (32) <i>(7.26)</i>
			O (61) <i>(3.45)</i>
			C (29) <i>(5.48)</i>
			O (46) <i>(55.24)</i>
			C (464)

種，其餘三者僅在第V級為優勢樹種。三種耐陰性樹種為：大葉樹蘭、三葉山香圓與交力坪鐵色，在各個頻度都是優勢樹種。

三、林隙頻度與物種豐富度之關係

組成的物種豐富度以第IV級 (黃線)最高、第V級 (藍線)豐富度最低 (圖 2)。新增與死亡個體的豐富度中，林隙頻度I級與其他四個頻度間並未出現區別；所有頻度中以第IV

級的豐富度最高，且與最低的第V級出現稍許差異。

四、林隙頻度與物種功能群組成之關係

樹種耐陰性方面，個體組成的非耐陰性樹種比例隨林隙頻度增加升高，以第V級的23.41%最高；中性樹種比例隨林隙頻度增加而下降，以第V級的48.35%最低；耐陰性樹種比例則無特定變化趨勢 (Chi square test, $p < 0.001$)。新增個體的非耐陰性樹種的比例隨著林隙頻度增加上升，以第V級的24.81%最高、第I級的10.86%最低；耐陰性樹種與中性樹種比例隨著林隙頻度上升而略為減少，第V級同時具有最低的中性樹種比例，僅有48.87% (Chi square test, $p < 0.001$)。死亡個體的非耐陰性樹種比例隨林隙頻度稍微增加，但以第IV級的19.55%最高；耐陰性樹種比例則隨林隙頻度增加而下降，以第II級的31%最高、第V級的22.93%最低 (Chi square test, $p < 0.001$)。

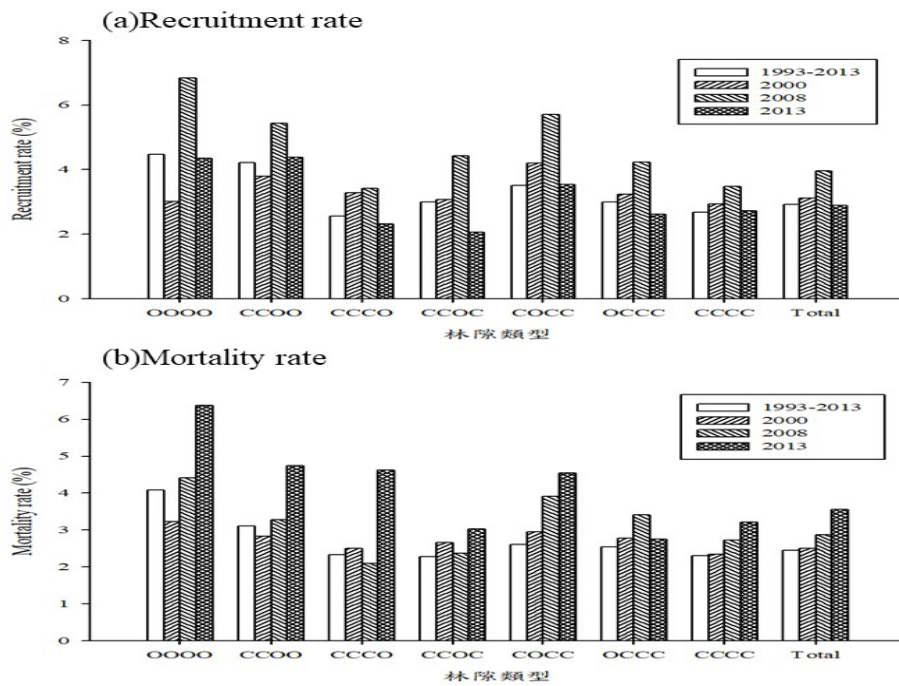


圖 1. 不同林隙類型新增(a)與死亡率(b)。

Fig. 1. Recruitment (a) and mortality (b) rates of different gap dynamic type.

表 2. 2013 年各林隙頻度每 25 m² 個體密度前十名之優勢物種。Table 2. Density (stems 25 m²) of dominant species in different gap frequency in 2013.

	物種	林隙頻度				
		I	II	III	IV	V
非耐陰性	咬人狗	0.25	0.40	0.25	0.71	0.52
	蟲屎	0.11	0.13	0.16	0.24	0.26
	血桐	—	—	—	—	0.26
	白匏子	—	—	—	—	0.26
中性	雞屎樹	0.99	0.95	0.36	1.03	1.04
	九節木	1.63	1.53	0.72	1.26	0.67
	火筒樹	0.21	0.25	0.34	0.62	0.67
	紅果柃木	0.80	0.81	0.54	0.78	0.63
	水同木	0.33	0.36	0.25	0.52	0.33
	石苓舅	0.41	0.36	0.26	0.19	0.19
	山刈葉	—	—	—	—	0.26
耐陰性	大葉樹蘭	0.70	0.89	0.34	0.88	0.89
	三葉山香圓	0.70	0.71	0.36	0.69	0.48
	交力坪鐵色	0.34	0.37	0.20	0.22	0.30

註：蟲屎、血桐、山刈葉、白匏仔在第V級數量相同，並列第十名的優勢物種，故一併列入第V級的優勢樹種排序。但血桐、山刈葉、白匏仔在其他四級數量不再前十名，故不列入其他四級之優勢種排序。

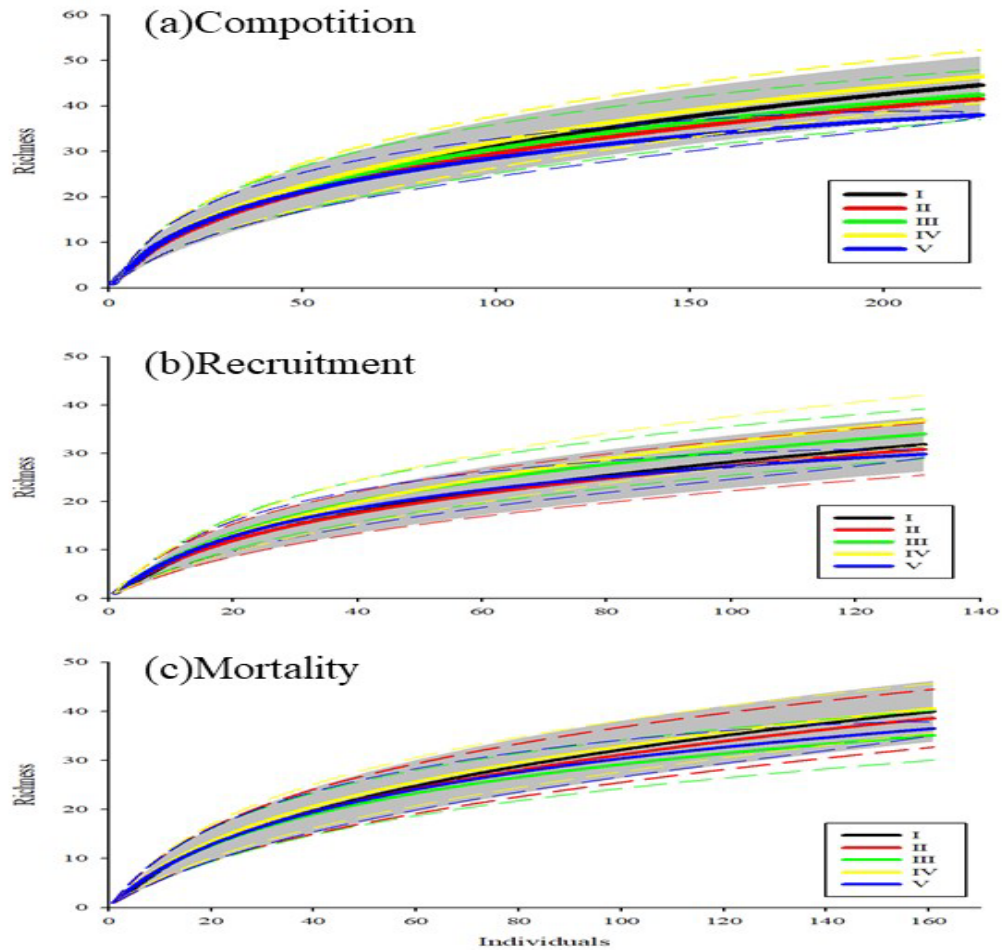


圖 2. 不同林隙頻度組成、新增、死亡個體物種豐富度，組成之個體為 2013 年時存活的所有個體。圖中不同的顏色分別代表不同的林隙頻度，黑色為 I、紅色為 II、綠色為 III、黃色為 IV、藍色為 V。實線表示各頻度之豐富度、虛線為 95% 信賴區間上下限、灰色區塊為 I 級之信賴區間範圍。

Fig. 2. Species richness of composition (a), recruitment (b) and mortality (c) in different gap frequency. Black, red, green, yellow, blue lines and area indicate frequency I to V, respectively. Solid lines are richness, dotted lines represent 95% confidence interval. Grey area is the 95% confidence interval of frequency I.

討 論

儘管南仁山周邊區域持續有颱風登陸，樣區內大部分的森林依然可以長期維持完整的樹冠層，但持續的干擾也使舊有林隙有不易閉合的趨勢。伴隨林隙狀態改變出現的高新增、死亡率，則顯示此地區的林隙具有短期內變化劇烈的特徵。長期維持鬱閉狀態的組合，年死亡率與新增率較低；林隙維持狀態則有最高的年死亡率與新增率，顯示開放的林隙區域會受到較高程度的干擾，處於鬱閉狀態的森林受到干擾程度較低，是相對穩定的環境。此外兩次調查間有經歷過林隙狀態改變(C變O或O變C)的組合，在該年的新增率與年死亡率通常會偏高，顯示林隙狀態的改變具有森林更新的效果。植株的新增與死亡可視為判定森林受干擾程度的指標之一，樹冠層樹木的死亡與舊林隙邊緣區域的樹木因缺乏遮蔽死亡，直接呈現在死亡率上；林隙出現帶來的森林更新，則反映在新增率的提升(陳凱眉, 2011)。

這也可以說明為何兩次調查間有經歷過林隙狀態改變的組合，在該年會有高新增率及死亡率。林隙頻度上升伴隨的高死亡率可能為造成林隙的大樹凋亡、大樹凋亡使林隙邊緣植株缺乏屏障死亡 (Hubbell et al., 1999; Schnitzer and Carson, 2001)、以及林隙區域高密度生長引起的強烈生存競爭 (陳凱眉, 2011)；高新增率則是林隙釋放出的生長空間以及多餘的光資源 (Zhang et al., 2013)，提供適合的生育環境。

樣區內的年死亡率隨著時間穩定上升，死亡率逐年增加的結果，與 Chao 等人 (2010) 過去提出的觀察相符，可能與近年來南仁山地區受颱風侵襲頻率與強度增加有關(陳凱眉, 2011; 陸田奇, 2017)；年新增率亦有逐年增加的趨勢，但卻是在 2008 年最高，其中差別或許也是觀測時間點的不同。2005 年的研究發現颱風過境後，周邊地區森林的死亡率增加、新增率降低，三年後則觀察到死亡率與新增率皆上升 (Chao et al., 2010)。2008-2013 年間先後有中度颱風莫拉克 (國際編號 0908)、天秤 (國際編號 1214) 分別於 2009、2012 年帶來超越海棠颱風的雨量，因此 2013 年的觀測時間點可能距離干擾太近，而未能觀測到新增率較前一段觀測時間高的現象。

在本研究中，不論是死亡、新增個體或是個體組成，各林隙類型對於物種的豐富度並未出現明顯影響；各林隙頻度間的物種豐富度雖未出現明顯差異，物種豐富度有隨著林隙頻度增加而上升的趨勢。以第IV級豐富度最高、第V級最低，且低於第I級。林隙的出現會吸引生長快速的非耐陰性樹種進駐，增加該區塊的物種豐富度，尤其南仁山地區有白苞子、血桐、咬人狗、山黃麻 (*Trema orientalis*)、野桐 (*Mallotus japonicus*)、白柏 (*Sapium discolor*)、賊仔樹 (*Tetradium glabrifolium*)、雀榕 (*Ficus superba*)、屏東木薑子 (*Litsea akoensis*) 及花蓮鐵莧 (*Acalypha suirenbiensis*) 等 10 種非耐陰性植物，偏好林隙形成早期的生育環境 (趙國容, 2001)。但這些植物生長快速與較短的生命週期，加上第V級為長期維持林隙區域，容易受風雨等外力干擾，反倒容易造成林隙邊緣的植株傷亡，使其不易建立大量的族群，

可能因此產生第V級豐富度最低的現象。

因此適度的閉合，恰巧提供了穩定的生育環境，或許是第IV級有著最高豐富度的原因。過去也有文獻指出，高度干擾或者完全無干擾的森林內，林隙區域與鬱閉區域的物種豐富度並無差異(Lin, 2020)。但如果在鬱閉的森林中，經適當的管理（如：人為疏伐），使林隙出現並閉合，可以有效地增加物種豐富度 (Poudyal *et al.*, 2019)。

儘管林隙組合的變化對物種豐富度無明顯的影響，但由樹種的耐陰性比例可看出，林隙變化對物種功能群的影響。組成與新增個體中，非耐陰性樹種比例隨林隙頻度增加而上升，中性樹種比例隨林隙頻度增加而下降，耐陰性樹種則無明顯變化，表示林隙的存在確實較有利於非耐陰性樹種。

陰性樹種比例大致不變的情形下，隨著林隙頻度提升的非耐陰性樹種比例卻無法使物種豐富度增加，不排除是非耐陰性樹種在樣區內個體數本就遠低於耐陰性樹種與中性樹種所導致。另外南仁山地區大量生長快速的地被植物，如：冷清草 (*Elatostema lineolatum*)、姑婆芋 (*Alocasia odora*)、莎勒竹、台灣水藤 (*Calamus beccarii*)、黃藤 (*Calamus formosanus*) 等，可能也是原因之一。非耐陰性樹種尚未突破林隙區域的樹冠層，就被覆蓋或因生存競爭死亡 (陸田奇, 2017; 趙國容, 2001)。幸運突破樹冠層存活的個體，又可能因林隙空間缺乏遮蔽物，受到南仁山地區頻仍的風雨侵襲而死亡 (李侑儒, 2013)。儘管對極度仰賴光資源的非耐陰性植物而言，林隙的形成對其族群建立較為有利，可預期林隙空間內會有較多的非耐陰性植物存在 (Schnitzer and Carson, 2001)。但南仁山茂密的地被植物，反而影響非耐陰性植物在林隙下的族群建立。

Lin 在 (2011)與 (2020)的文獻亦可提供不同的思考面向：在干擾頻繁的森林中，樹木可能藉由落葉(defoliation)以減輕承受的外力負擔。樹木避免枝條斷折的同時，也降低林隙出現的可能，落葉的同時則使樹冠層的透光度增加，林隙與非林隙區域的資源差異減少 (Lin, 2020)。在終年受風雨侵襲的南仁山森林中，可能因此降低林隙與非林隙區域的光資源落差，使的耐陰性植物能在不同區域維持一定的比例。

但本研究發現林隙頻度的增加可令非耐陰性樹種比例上升，林隙的確對非耐陰樹種的新增有一定的影響力，此結果顯示南仁山地區林隙對物種豐富度的影響，較傾向於林隙分配假說，且不支持 Lin 在 (2011)與 (2020)的結果。儘管林隙對功能群組成有影響，但不同林隙組合內的多樣性差異卻不明顯，此應和樣區內以中性樹種為主，且本研究尺度著重在 5 m × 5 m 有關。大面積的林隙較有利於非耐陰性物種進駐，也能產生較高的物種豐富度 (Hammond *et al.*, 2020; Pourbabaei *et al.*, 2013)，但南仁山地區的林隙面積多低於 50 m² (陸田奇, 2017)，應不符合其他文獻中大面積的定義。林隙面積較小，使非耐陰性樹種對多樣性的正面的增益影響力降低，導致林隙對物種豐富度的影響力不明顯，可能是本研究中，不同林隙組合內多樣性差異不大的原因。

本研究於干擾頻繁的森林地區進行，相較於干擾較少的森林區域，長期且高頻率的觀察較容易紀錄擾動較多的森林內之林隙變化，以及對林隙區域內物種豐富度的影響。未來若於干擾頻繁的區域內進行調查，或許可藉由提高調查頻率，更精確的掌握林隙動態。甚至透過不同的功能群分群（例如耐旱程度，耐風程度等），深入了解林隙對物種豐富度的影響。

參 考 文 獻

- 李侑儒。2013。南仁山低地雨林林隙更新模式。國立中興大學國際農學學位學程碩士論文。46pp。
- 胡元璋。2014。熱帶森林的孔隙動態。林業研究專訊。21: 13-20。
- 胡元璋、陳燕章、曾彥學。2015。樹木的耐陰性。中華林學季刊。48: 97-112。
- 郭耀綸、范開翔。2003。南仁山森林倒木孔隙三年間的更新動態。臺灣林業科學。18: 143-152。
- 陳凱眉。2011。台灣南部南仁山低地雨林樹木的更新。隙與地被植物莎勒竹的影響。國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所碩士論文。55pp。
- 陸田奇。2017。颱風、地形及莎勒竹對於台灣南仁山熱帶森林中林隙動態之影響。國立中興大學生命科學系碩士論文。87pp。
- 趙國容。2001。南仁山低地雨林木本植物社會之短期動態。國立臺灣大學植物學研究所碩士論文。150pp。
- Brokaw, N. and R. T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends Ecol. Evol.* 15: 183-188.
- Chao, K. J., W. C. Chao, K. M. Chen, and C. F. Hsieh. 2010. Vegetation dynamics of a lowland rainforest at the northern border of the paleotropics at Nanjenshan, southern Taiwan. *Taiwan J. For. Sci.* 25: 29-40.
- Hammond, M. E., R. Pokorný, L. Dobrovolný, M. Friedl, and N. Hiitola. 2020. Effect of gap size on tree species diversity of natural regeneration-case study from Masaryk Training Forest Enterprise Křtiny. *J. For. Sci.* 66: 407-419.
- Hubbell, S., R. B. Foster, S. T. O'Brien, K. E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S. J. Wright, and S.L. de Lao. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Sci.* 283: 554-557.
- Kathke, S. and H. Bruelheide. 2010. Gap dynamics in a near-natural spruce forest at Mt. Brocken, Germany. *For. Ecol. Manage.* 259: 624-632.
- Kenderes, K., B. Mihok, and T. Standovar. 2008. Thirty years of gap dynamics in a central

- European beech forest reserve. *For.* 81: 111-123.
- Kohyama, T. S., T. I. Kohyama, and D. Sheil. 2018. Definition and estimation of vital rates from repeated censuses: Choices, comparisons and bias corrections focusing on trees. *Methods Ecol. Evol.* 9: 809-821.
- Kuo, Y. L. and C. L. Yeh. 2015. Photosynthetic capacity and shade tolerance of 180 native broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan J. For. Sci.* 30: 229-243.
- Lin, T. C. 2020. Reevaluating the theory of gap dynamics using studies of typhoon disturbance at the Fushan experimental forest, northeastern Taiwan. *Taiwan. J. For. Sci.* 35: 97-102.
- Lin, T. C., S. P. Hamburg, K. C. Lin, L. J. Wang, C. T. Chang, Y. J. Hsia, M. A. Vadeboncoeur, C. M. M. McMullen, and C. P. Liu. 2011. Typhoon disturbance and forest dynamics: Lessons from a northwest Pacific subtropical forest. *Ecosyst.* 14: 127-143.
- Poudyal, B. H., T. Maraseni, and G. Cockfield. 2019. Impacts of forest management on tree species richness and composition: Assessment of forest management regimes in Tarai landscape Nepal. *Apl. Geo.* 111: 102078.
- Schnitzer, S. A. and W. P. Carson. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecol.* 82: 913-919.
- Sharma, L. N., K. B. Shrestha, and I. E. Måren. 2019. Tree regeneration in gap-understory mosaics in a subtropical *Shorea robusta* (Sal) forest. *J. For. Res.* 30: 2061-2068.
- Zhang, M., J. Zhu, M. Li, G. Zhang, and Q. Yan. 2013. Different light acclimation strategies of two coexisting tree species seedlings in a temperate secondary forest along five natural light levels. *For. Ecol. Manage.* 306: 234-242.

Twenty Years of Gap Dynamics in Lowland Rainforest of Nanjenshan, Taiwan

Tien-Yao Hsu¹⁾ Chen-Fa Wu²⁾ Kuo-Jung Chao³⁾

Keywords: Gap, Species richness, Shade tolerance, Nanjenshan

Summary

Gaps might promote forest regeneration and species diversity. However, some researchers found the light environment between canopy and gap area has no distinct difference, especially in the tropical area where frequently affected by typhoon disturbances. Hence, the influence of gap to species diversity may decrease, due to the frequent disturbances. This research aims to understand the characteristics of gap dynamics of a tropical forest affected by typhoons, and how the characteristics influences species richness and composition of functional groups. Our results showed this forest has fast gap dynamics patterns, accompanied by high recruitment and mortality rates, with both rates increased while the increasing frequency of gap formation. Species richness increases slightly with the increase of gap frequency. And there is an increasing pattern of percentage of shade-intolerant species with the increase of gap frequency and a decreasing pattern of percentage of shade-tolerant species. We also found 58% of the species are moderately shade-tolerant species, which can grow well both at gaps and non-gaps. This may be the reason why species richness did not have distinct composition among gap types, and is not due to the undifferentiated light environment caused by the typhoon disturbances.

-
- 1) Student in M.S. program, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.
 - 2) Professor, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.
 - 3) Associate professor, International Master Program of Agriculture, National Chung Hsing University. Corresponding author.

