

## 目錄

目錄.....	I
中文摘要.....	II
英文摘要.....	III
前言.....	1
材料及方法.....	4
樣區概況.....	4
葉功能特徵取樣方法.....	5
葉功能特徵之測量.....	5
環境因子資料.....	7
資料分析.....	9
結果.....	14
葉功能特徵之收集.....	14
葉功能特徵之空間分布.....	14
葉功能特徵之空間自相關檢定.....	14
棲地內葉功能特徵之組合.....	15
葉功能特徵之空間分布與環境因子關係.....	16
討論.....	16
結論.....	21
引用文獻.....	22
表目.....	28
圖目.....	29
附錄一.....	43
附錄二.....	46
附錄三.....	47
個人資料.....	48

## 中文摘要

瞭解物種共存機制為群聚生態學的重要議題，尤其，植物之空間分布已被廣泛利用於檢測物種共存機制。然而，過去針對於植物空間分布研究，多偏重於植物數量於空間上的差異，甚少有研究討論植物功能特徵的空間分布，因而難以瞭解植物對於資源利用的空間差異。共存理論中，關於植物特徵的假說有二：棲地篩選假說（habitat filtering hypothesis）與限制相似性假說（limiting similarity）。本研究之目的在於檢測環境篩選過程是否發生於具有高度環境異質性的蓮華池森林。我提出三個預測：(1) 葉功能特徵具有顯著的空間自相關；(2) 棲地內葉功能特徵，並非隨機組合，葉功能特徵之平均值顯著偏離隨機組合且變異小於隨機；(3) 葉功能特徵之空間分布與環境因子呈現顯著相關。本實驗於蓮華池森林動態樣區內進行，採集木本植物之陽葉，並測量葉功能特徵，包括：比葉面積、葉厚度、葉乾物質含量、葉面積、碳氮比與氮磷比。我使用全域莫林指數 (Global Moran's I) 檢測空間分布是否顯著，並使用重複排列檢定法 (permutation test) 進行分析。自 2009 年至 2011 年二月，我共收集來自 130 物種 828 棵樹之葉片 2396 片。結果顯示，葉功能特徵之空間分布具有顯著的空間自相關，空間自相關發生的尺度約為 21.5-72.4 公尺。重複排列檢定法之結果顯示，在不同類型的棲地內，葉功能特徵之平均值顯著偏離隨機組合，其變異小於隨機。廣義最小平方迴歸 (generalized least squares regressions, GLS) 顯示，葉功能特徵與地形、土壤因子均呈顯著關係。如此，本實驗支持環境篩選假說，顯示高環境歧異度的臺灣低海拔森林中，環境因子對其共存機制扮演決定性的角色。未來建議加入共存物種的遺傳距離進行分析，以進一步解釋物種共存的機制。

## 英文摘要

Understanding mechanisms of species coexistence is one of the most important themes in community ecology. Spatial distributions of plants have been widely applied to explain the theories of species coexistence. Previous studies, however, have emphasized differences in species abundance. Only few studies have documented spatial patterns of plant functional traits and link trait distributions with spatial variability in resource acquisition among coexisting species. Two hypotheses, habitat filtering and limiting similarity hypotheses, are proposed to explain the spatial pattern of functional traits for coexisting species. In this study, I used a trait-based approach to investigate whether the habitat filtering process occurs in a spatially heterogeneous forest in Taiwan. Three predictions were examined in this study. First, there is spatial autocorrelation of leaf functional traits. Second, plant functional traits within a habitat are similar and differ from random combinations. Third, the distributions of functional traits are correlated with environmental factors. This study was carried out in the 25 hectare of the Lienhuachih Forest Dynamics Plot. For each woody species, three leaves of the six smallest individuals were collected. Six leaf functional traits were measured, including specific leaf area (SLA), leaf thickness (TH), leaf dry matter content (LDMC), leaf area (LA), carbon to nitrogen ratio (C/N) and nitrogen to phosphorus ratio (N/P). Global Moran's I was used to detect spatial autocorrelation of leaf functional traits and permutation tests were applied to determine if the distribution of functional traits deviate from randomness. From February 2009 to February 2011, 2396 leaves samples from 828 small individuals of 130 species were collected. The results indicated that the detectable spatial patterns exist for six leaf traits, and spatial autocorrelation occurs at spatial scales of 21.5 - 72.4 m. Such spatial patterns were significantly different from the random combinations. Finally, our GLS models (generalized least squares regressions) showed that leaf functional traits were significantly correlated with topographic and soil factors. Our analyses suggested the importance of environment filtering in the Lienhuachih forest. In the future, phylogenetic relationships among species may be added in the analysis to further explore mechanisms of species coexistence in the Lienhuachih forest.

## 前言

熱帶森林中為何擁有如此豐富的物種多樣性？物種是如何共存？這些問題是生態學家致力瞭解但尚未釐清的問題。研究物種共存機制因而成為植物生態學中一個重要的議題。近半世紀以來，生態學家陸續地提出許多共存理論來解釋熱帶森林物種共存的機制(Wright 2002, Silvertown 2004)。重要的共存理論包括：生育地分化(Harms et al. 2001)、中度干擾假說(Connell 1978)、密度制約(Janzen 1970, Connell 1971)及中性理論(Hubell 2001)等。這些假說針對不同生態觀點來探討物種共存。舉例來說，生育地分化假說強調每個物種具有獨特的生態棲位(ecological niches)，物種分布隨著環境變異而呈現非隨機分布(Harms et al. 2001)。中度干擾假說則認為中度程度的干擾，使得不同生存策略的物種得以共存，維持群落有最高物種豐富度(Connell 1978)。密度制約效應則認為病原體侵害和草食動物捕食，呈現密度制約效應，限制族群的大小，因而促進物種共存(Janzen 1970, Connell 1971)。

物種空間分布常用來檢測上述的各類物種共存理論，藉由空間點模式(spatial point pattern)來推估空間分布形成之機制(He et al. 1997, Condit et al. 2000, Engelbrecht et al. 2007, Lin et al. 2011)。舉例來說，Condit 等人(2000)比較六個熱帶森林物種之空間分布，發現森林內大多的物種呈現聚集分布，聚集程度與物種豐富度呈現負相關。種子傳播限制(dispersal limiting)被認為是影響物種空間分布之主要因素。除了傳播限制因素外，物種之空間分布亦受到密度制約效應(草食動物啃食或疾病傳播)的影響。然而，空間點模式僅考慮物種的數量，往往缺乏功能層次的探討，無法直接反映出植物對環境資源的利用方

式或生存策略 (Engelbrecht et al. 2007)。因此，生態學家發展出以功能特徵為基礎的研究方法 (trait-based approach)，為群落生態學開創了新的視野 (Díaz et al. 1998, Violle et al. 2007)。

植物功能特徵為基礎的研究方法，主要目的是藉植物功能特徵的分析，預測植物群落的組成 (Díaz et al. 1998, Violle et al. 2007)。植物功能特徵，為一群會影響植物於生存、生長及繁殖等適存度 (fitness) 表現之特徵，包含形態特徵、生理特徵等 (Violle et al. 2007)，不同的植物功能特徵反映出物種在不同層面的生存策略 (Westoby et al. 2002)。種子質量 (seed mass, SM) 對於種子的傳播遠近和森林更新有關；比葉面積 (specific leaf area, SLA) 與植物的光合作用速率 (Reich et al. 1998) 呈正相關，影響植物的生長。另外，木質密度 (wood density, WD) 影響植物之支持力，與植物之死亡率相關 (Poorter et al. 2008)。整體而言，植物功能特徵的權衡 (trade-off) 決定植物之生存策略。例如：向陽物種快速生長但存活時間短，耐陰物種生長緩慢但存活時間長。因此，將傳統上物種層次的研究，改由植物功能特徵之空間分布來檢測物種共存理論，更能反映出植物對於環境的適應。

眾多共存理論中，環境篩選假說 (habitat filtering hypothesis) 及侷限相似性假說 (limiting similarity hypothesis) 著重於討論共存植物之功能特徵。環境篩選假說認為共存物種會具有相似的功能特徵，因為環境篩選的作用，具有適應環境的特定特徵之個體才得以存活 (Keddy 1992)。舉例來說，在美國東南方的植物群聚中，橡樹 (*Quercus*) 的空間分布隨著土壤含水量、養分與火災干擾等環境因子改變。於土壤含水量較高和火災干擾較低的矮樹叢，其共存物種具有較小的比葉面積 (Cavender-Bares et al. 2004)。

侷限相似性假說則認為共存物種的植物功能特徵相異，為避免物

種產生競爭互斥的效應，共存物種具有獨特的生態棲位，各自發展出不同植物功能特徵。例如：乾燥沙丘中，共存物種之比葉面積、葉厚度及根長相似低，減少彼此對水資源的競爭而能夠共存 (Stubbs and Wilson 2004)。

兩者之中，環境篩選假說被認為是影響群聚結構的主要生態過程，其重要性可能大於物種間的競爭效應 (Uriarte et al. 2010)。尤其，在較大的空間尺度之下，環境篩選效應足以解釋物種多樣性的空間變異 (Díaz et al. 1998, Legendre et al. 2009)。而且，共存物種常具有相似的形態特徵，顯示可能經過環境篩選的作用，使得擁有適應環境條件之特定功能特徵物種，才得以生存下來 (Díaz et al. 1998)。過去文獻指出，若環境篩選效應存在，植物的形態與生理特徵隨著環境梯度而改變 (Díaz et al. 1998, Ackerly et al. 2002)，使得植物功能特徵之空間分布與環境因子皆有空間自相關。大尺度的熱帶森林研究發現擁有植物抗旱特徵的空間分布與森林的降雨量有關，功能特徵分布範圍受到降雨梯度的影響 (Maharjan et al. 2011)。因此，具有強環境篩選效應的群聚，植物功能特徵之分布可能存在空間相依性，距離近的共存物種其功能特徵具有較高相關性。反之，愈不相鄰的共存物種其植物功能特徵愈不相關。

除此之外，過去文獻利用多維度功能特徵體積 (convex hull volume of functional traits) 的概念，量化共存物種功能特徵的綜合表現 (Cornwell et al. 2006)。若將自然界中植物群聚之功能特徵體積與隨機組合的功能特徵體積相比較，發現觀察的植物群落具有較小的特徵體積組合，代表共存物種的功能特徵相似 (Cornwell et al. 2006)。由此推估群聚受到很強的環境篩選作用，共存物種其植物功能特徵表現很集中且相似，且呈現一個非隨機組合。

葉功能特徵為檢測環境篩選假說之良好題材，因為葉片為高等植物重要的光合作用器官，負責植物體能量的供應，為適應環境變化，植物發展出不同的葉片特徵和生長策略以達到最有效的光合作用速率 (Wright et al. 2001)。肥沃的土壤適合大多數的植物生長，卻造成物種覆蓋程度高，環境光照量的下降成為限制物種生存的環境條件，具有較大比葉面積的耐陰性物種才可存活 (Klooster et al. 2007)。如此，瞭解葉特徵之空間分布及其成因，可讓我們更容易瞭解植物對環境因子的反應 (Lavorel and Garnier 2002)。

本研究分析葉功能特徵之空間分布，藉以檢測環境篩選過程，是否發生於具有高度環境異質性的蓮華池森林。我提出三個預測：(1) 葉功能特徵具有顯著的空間自相關；(2) 棲地內葉功能特徵，並非隨機組合，葉功能特徵之平均值顯著偏離逢機組合且變異小於逢機；(3) 葉功能特徵之空間分布與環境因子呈現顯著相關。

## 材料及方法

### 樣區概況

本研究於臺灣南投縣魚池鄉蓮華池森林動態樣區進行 (圖一)，此樣區由林業試驗所蓮華池研究中心所管轄 ( $23^{\circ}54'49''\text{N}$ ,  $120^{\circ}52'43''\text{E}$ )。樣區內有東西向稜線與兩條主要的溪谷，海拔高度介於 667 公尺至 845 公尺間 (圖一)。根據蓮華池研究中心氣象資料站的調查，該地區的年均溫為  $20.8^{\circ}\text{C}$ ，年平均最高溫為  $25.2^{\circ}\text{C}$  (七月份)，年平均最低溫為  $14.8^{\circ}\text{C}$  (一月份)，年均雨量為 2285.0 公釐，夏秋季常有西南氣流，降雨多集中於五月份到九月份，乾季為十月至二月 (雨量小於 100 公釐)，具有顯著的乾溼季分別 (Chang et al. 2010)。

蓮華池森林動態樣區於 2007 年 10 月設置，樣區長寬度各為 500 公尺，面積為 25 公頃（圖一）。於 2007 年 10 月至 2008 年 7 月間完成每木調查，調查胸高直徑（diameter breast height, DBH）大於或等於 1 公分以上的木本植物個體。在每木調查結果顯示，樣區內共有 153268 個體，分屬 39 科 86 屬之 144 物種（Chang et al. 2010）。其中，以樟科（Lauraceae）、殼斗科（Fagaceae）及茜草科（Rubiaceae）最為優勢，主要物種為茜草樹（*Randia cochinchinensis*）、柏拉木（*Blastus cochinchinensis*）、鵝掌柴（*Schefflera octophylla*）和厚殼桂（*Cryptocarya chinensis*）。

### 葉功能特徵取樣方法

葉功能特徵之取樣方法主要根據熱帶森林科學中心（Central for Tropical Forest Science, CTFS）植物功能特徵取樣方法發展而來（附錄一），針對蓮華池動態樣區內之 144 物種，分別選取六棵最大胸徑和最小胸徑的個體，每個體皆於不同枝條處採集三片成熟完整的陽葉（包含葉柄），採集的標準單位為葉片，若為單葉物種，則採集單葉；若為複葉物種，則採集所有小葉及小葉柄。為了減少對個體的傷害，採集的葉片數不得超過總葉數的百分之十。總葉數大於 30 片，採三片葉；若總葉數 20-29 片，採 2 片葉，而總葉數 10-19 片，採 1 片葉（附錄一）。避免採集幼葉、老葉或具有蟲癭損害的葉子。最後，為防止葉片內水分散失，將野外採集的葉片樣本保存於備有潮溼紙團的封口袋中，放入冰桶內冷藏，並將葉片樣本帶回實驗室進行植物功能特徵的測量工作（附錄一）。

### 葉功能特徵之測量

本研究共測量六個葉功能特徵（表一），包括：比葉面積（specific

leaf area, SLA,  $\text{cm}^2/\text{g}$ )、葉乾物質含量 (leaf dry matter content, LDMC,  $\text{g}/\text{cm}^2$ )、葉厚度(leaf thickness, TH, mm)、葉面積 (leaf area, LA,  $\text{cm}^2$ )、碳氮比 (carbon to nitrogen ratio, C/N) 以及氮磷比 (nitrogen to phosphorus ratio, N/P)。葉片測量分成三階段進行：首先，當葉片新鮮時，測量葉鮮重、厚度與葉面積。隨後，當葉烘乾之後，測量葉乾重，並進行葉片之化學組成分析。最後，根據葉之乾鮮重、葉面積與化學成分，計算比葉面積、葉乾物質含量、碳氮比與氮磷比(附錄一)。葉片之測量步驟如下：

### **葉鮮重**

首先，將從封口袋取出的葉片上多餘的水分擦拭掉，枝剪將葉柄去除（複葉物種的葉片，將所有小葉的葉柄全部剪去），將屬於相同葉片的葉子放置在微量天平上測量重量，複葉物種則測量屬於相同葉片的所有小葉一同測量，測量準確至毫克（mg），每一個體皆有三個葉片鮮重的測量值。

### **葉厚度**

利用測微器（micrometer）測量葉厚度，首先選取一段葉片最寬的範圍，避開葉片的主脈和側脈部份，於範圍內沿著葉主脈兩側各選取兩點作為測量點（複葉物種則每片葉子各選取四片小葉，每片小葉各取一點測量值，共四點），測量準確至於 0.01 公釐（mm）。

### **葉面積**

葉面積的測量則是利用掃描機將葉片掃描作數據化處理，儲存成灰階格式的圖片，再利用 image J 影像分析軟體計算各葉片面積（附錄一），單位為平方公分（ $\text{cm}^2$ ）。

## 葉乾重

將葉片送入烘箱內於 60°C 烘乾，進行至少 72 個小時烘乾後，用微量天平進行第一次葉片乾重的測量，接著送回烘箱再烘乾 24 小時後，再進行第二次乾重的測量，為了減少乾重的誤差需測量至恆重，葉片將重複烘乾測量，至最後兩次測量乾重數值誤差小於 0.05%，則最後一次的數據為葉片乾重，測量準確至毫克 (mg)。

## 比葉面積與葉乾物質含量

根據上述測量值，計算比葉面積與葉乾物質含量。其中，比葉面積為單位葉質量所含之葉面積，由葉面積除以葉乾重計算得來 (Cornelissen et al. 2003)。葉乾物質含量為葉乾重占葉鮮重的比例，由葉乾重除以葉鮮重而得 (Cornelissen et al. 2003)。

## 葉碳氮比與葉氮磷比

葉碳氮比與葉氮磷比分別由葉總碳含量、總氮含量以及總磷含量計算得來。葉總碳含量約葉乾重之百分五十，葉總碳含量直接由葉乾重計算而來。葉總氮含量為銨態氮之含量由水楊酸測定法 (salicylate method) 測定。葉總磷含量則由孔雀石綠定磷法 (malachite green) 測出無機磷酸的含量 (黃等 2010)。葉碳氮比，則為葉總碳含量與葉總氮含量的比值，而葉氮磷比，則為葉總氮含量與葉總磷含量的比值，以上的葉總氮含量和總磷含量皆由臺灣大學農業化學系陳建德老師實驗室進行分析。

## 環境因子資料

本樣區的環境因子包含地形因子與土壤因子的資料，環境資料來自林業試驗所蓮華池研究中心 (張 未發表資料)。環境因子之估算，

以每木調查所劃分的 625 個 20 m x 20 m 網格為單位。其中，地形因子有四，分別為平均海拔高度 (elevation)、地形凹凸度 (convexity)、坡度 (slope) 及坡向 (aspect)。平均海拔高度，乃根據二十五公頃森林動態樣區內每五公尺的海拔資料，推算每 20 m x 20 m 樣方各角落的平均海拔，再將四個角落海拔，加以平均，求得該樣方的平均海拔。其他地形因子則由樣方平均海拔高度估計，其計算方法與定義如下。地形凹凸度定義為目標樣方與鄰近八個樣方的平均海拔差，若目標樣方高於鄰近八個樣方的平均海拔高度，則其地形凹凸度其為正值 (凸地形)；相反的，則目標樣方之凹凸度為負值 (凹地形)。再者，地形坡度與坡向則由目標樣方之四個角落，每任選三點所形成之四個三角平面，計算其水平面或垂直面的平均角度差而來 (Harms et al. 2001, Valencia et al. 2004)。

土壤因子共有 12 個，包括：土壤水含量、土壤酸鹼值、有機碳、無機氮、磷、鉀、銅等因子。自每一個 20 m x 20 m 樣方西南角樁點周圍隨機選取三個採集點，收集 0- 15 公分深之土壤，將土壤混和均勻當作此樣方的土壤樣本。土壤帶回實驗室風乾且過篩，接著進行以下土壤之物理和化學分析，以下土壤採集及分析實驗由林試驗所張勵婉帶領研究團隊進行，土壤分析之步驟如下：

### **土壤含水量**

將土壤樣本放至 105 °C 烘箱內烘乾 24 小時，利用重量法測量烘乾土壤之毛細孔土壤含水量，取 5 毫克土壤放置於密閉的容器中，土壤上面墊一層濾紙，其上再鋪上 5 毫克的土壤蓋滿整個濾紙，計算乾燥前後濾紙重量之差值，再以土壤乾重為基礎，計算水分含量 (%)。

### **土壤酸鹼值**

土壤酸鹼值分別利用過濾水和氯化鉀 (KCl) 當作溶劑，分別以 1:1 和 1:2.5 的土水比例將土壤和溶液混合，等溶液靜置後，再利用玻璃電極測定土壤酸鹼值。

### **土壤碳、氮元素含量檢定**

利用土壤經由乾燒法 (Dry combustion Method) 產生氧化性氣體的特性，再以元素分析儀測得土壤內有機碳元素及氮元素之含量。

### **土壤肥力檢測**

可交換性鉀、鈣、鎂、鐵、錳、鈷、鋅和磷則利用 Mehlich-3 solution method (孟立克三號法) 測得。

### **土壤因子整合**

透過主成份分析法 (principal component analysis, PCA) 將 12 個土壤變數簡化，產生能解釋原始資料所含的最大訊息之新變數組合 (Legendre and Legendre 1998)，取前兩個主成份來代表土壤因子，其解釋力 (explanatory power) 達 68.5% (附錄二)。土壤第一主成份之負荷係數 (loading) 以鐵離子最高 (0.30)，並受五種微量元素 (鈣離子、銅離子、鋅離子、錳離子以及鎂離子) 影響，其負荷係數介於 -0.37 與 -0.39 間 (附錄二)。而第二主成份其主要和土壤碳含量、氮含量與磷含量相關，負荷係數介於 0.43 與 0.55 間 (附錄二)。

## **資料分析**

### **葉功能特徵之空間分布**

各功能特徵於 25 公頃樣區的空間分布，以  $400 \text{ m}^2$  (20 m x 20 m) 為最小單位估算。首先，根據 2008 年每木調查的結果，建構物種分

布矩陣（附錄三），選取出現於各樣區內胸徑大於一公分之物種。然後，帶入各物種之葉功能特徵平均值，再將出現於該樣區內各物種之葉特徵平均值予以平均，計算出 625 個樣方內各葉功能特徵（比葉面積、葉乾物質含量、葉厚度、葉面積、碳氮比及氮磷比）之平均值（附錄三）。在此計算中，並未考量物種於樣區內的相對豐度（relative abundance），僅考慮物種的出現與否。以比葉面積的空間分布為例，首先將相同物種的比葉面積值平均，其數據則代表該物種的比葉面積平均值，再根據各樣方內存在的物種，將存在物種的比葉面積平均值加總，再除以物種數，即可得到 20 m x 20 m 樣方的比葉面積平均值。然後，利用不同的色階代表不同比葉面積平均值的大小，畫出 25 公頃樣區的比葉面積平均值之空間分布圖。

### 葉功能特徵之空間自相關檢定

若環境篩選效應存在，則預測葉功能特徵具有顯著空間自相關。空間自相關為某一空間單位與其他周圍的空間單位的相關性，莫林指數（Moran's I）常用來檢測空間自相關性的指數，依照檢測的需求不同可分成兩類，分別是全域型（Global Moran's I）和區域型（Local Moran's I）兩種（Moran 1950），其中全域性莫林指數是描述某特徵在空間上的分布情況，判斷是否有聚集的特性存在。本分析，則採取全域性莫林指數來檢測樣區內葉功能特徵之空間分布是否有空間自相關的存在，指數的公式如下：

$$I = \frac{n}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij}} \times \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$$

其中， $X_i$  為空間單元  $i$  之變數，例如：樣方  $i$  之葉功能特徵值， $n$  為

所有空間單位之總數 (625 個樣方數);  $W_{ij}$  為每一個空間單元  $i$  與空間單元  $j$  之間的空間相鄰加權值,  $W_{ij}$  介於 0 到 1 之間, 等於 1 表示兩個空間單元愈相鄰。全域性莫林指數介於 -1 到 1 之間, 當全域性莫林指數大於 0 為正相關, 代表葉特徵值的變異隨著距離增加而變大, 距離越近, 葉特徵值彼此越相似, 且在空間上呈現聚集分布; 相反地, 全域性莫林指數小於 0 為負相關, 代表葉特徵值的變異隨著距離的增加而變小, 距離越近, 葉功能特徵值彼此不相似, 在空間上呈現具離散分布。另外, 當指數等於 0 時, 則葉特徵的變異與距離遠近無關, 其葉特徵呈隨機分布。本研究利用空間分析與統計軟體 GeoDa (Anselin et al. 2006), 進行葉功能特徵之空間自相關分析。

### 半變異法

若葉功能特徵具有顯著的空間自相關, 則利用半變異法 (semivariograms) 用來描述各個樣方之葉功能特徵值在空間上變異的程度, 並且推估出由空間自相關的尺度。半變異法是由三個變數組合而成 (圖二), 分別是門檻值 (still)、影響範圍 (range) 和碎塊效應 (nugget effect)。當半變異數小, 代表兩距離之間的葉功能特徵越相似, 變異小 (McBratney and Webster 1986)。反之, 半變異數數大, 代表兩距離之間的葉特徵越不相似, 變異大; 且變異程度受到距離的影響, 隨著兩樣方之間的距離增加, 半變異數值隨之變大。當距離大於影響範圍時, 半變異值會接近於門檻值, 則兩樣方之間無空間自相關的存在。另外, 本試驗使用了三個模式測試: 指數模式、高斯模式以及球面模式, 並利用誤差平方和 (sum of squared errors) 來判斷哪一種模式最符合半變異模式, 將選取最低的誤差平方和之模式, 作為最佳的半變異模式 (Bivand et al. 2008)。此分析利用統計軟體 R 執行 (R Development Core Team 2009), 並配合 sp 和 gstat 程式進行半變

異法分析，估算葉功能特徵之空間自相關尺度 (Pebesma 2004)。

### **棲地分類**

利用多變量迴歸樹 (multivariable regression tree, MRT) 根據環境條件與物種組合將樣區分成不同的棲地類型，將具有相似物種組合的樣方根據樣方的環境條件分組 (De'ath 2002)。本分析中，自變數為環境因子 (包括：地形海拔、凹凸度、坡度、坡向、土壤第一主成份以及土壤第二主成份)，因變數為樣方的物種組成，以組成矩陣表示。多變量樹之結果顯示，樣區內 625 個 20 m x 20 m 樣方共分成四種棲地類型 (圖三、圖四)，各棲地所占之樣方格數分別為 206 格、250 格、100 格、69 格。第一層分類的因子為土壤第一主成份 (1.603)，第二層分類的因子分別為土壤第一主成份因子 (0.178) 和凹凸度 (2.602 公尺) (圖三)。土壤第一主成份小於 0.178 的樣方屬於棲地類型一；土壤第一主成份大於或等於 0.178，且小於 1.603 的樣方屬於棲地類型二；土壤第一變數組合大於或等於 1.603，且凹凸度低於 2.602 公尺的樣方屬於棲地類型三；土壤第一主成份大於或等於 1.603，且凹凸度大於或等於 2.602 公尺的樣方屬於棲地類型四 (圖三)。

### **重複排列檢定**

利用重複排列檢定法 (permutation test) 檢測不同棲地之葉功能特徵是否皆偏離逢機組合。將樣區依據環境因子與物種組成分類成不同棲地類型，再以重複排列檢定法創造出棲地內逢機組合的虛無模式 (null model)，進而比較觀測值之葉功能特徵是否偏離逢機組合。

重複排列檢定中，為了檢測環境篩選效應，假設虛無模式假設樣區內共存物種的葉功能特徵為隨機分布。根據前人虛無模式的設定 (Kraft et al. 2008)，必須將樣方內物種豐富度 (species richness) 固

定，再重新組合物種之間葉功能特徵值。因此，本實驗中對於每 20 m x 20 m 的樣方，以維持樣方相同物種豐富度 (species richness) 的條件下，從物種庫中隨機挑選物種至每一個樣方內，創作出一個樣區內葉功能特徵之逢機組合。接著，挑選出屬於相同棲地類型的樣方，計算同一棲地內的葉功能特徵平均值與標準偏差，以上步驟重複一萬次，即可得到同一棲地內的葉功能特徵平均值與標準偏差的逢機組合(附錄三)。平均值之檢定採取雙尾檢定，若觀察值落在 95% 信賴區間外，則該同一棲地內葉功能特徵之平均值偏離逢機組合 (圖五)。標準偏差之檢定採取單尾檢定，若觀察值小於 95% 信賴區間之下限，我們則預測該同一棲地內葉功能特徵之標準偏差小於逢機組合 (圖五)。

### **葉功能特徵之空間分布與環境因子間關係**

葉功能特徵之空間分布與環境因子之間的關係，利用廣義最小平方迴歸 (generalized least squares regressions, GLS) 來檢定 (Schabenberger and Gotway 2005)。廣義最小平方迴歸不同於線性迴歸 (linear regressions)，可容許模式誤差項具有相關。本研究中，樣方之間具有空間自相關，並非獨立樣本。因此，我們於模式中的誤差項使用了兩種不同空間相關模式，分別是：指數型空間相關 (exponential spatial correlation) 與球面型空間相關 (spherical spatial correlation)。廣義最小平方迴歸中的自變數 (independent variables) 為環境因子，分別為地形海拔、凹凸度、坡度、坡向、土壤第一主成份以及土壤第二主成份；因變數 (dependant variables) 為各樣方之六種葉功能特徵值。針對各葉功能特徵分別建立 GLS 模式，並選取具有最小 Akaike 訊息指標 (Akaike's information criterion, AIC) 的模式為最佳模式 (Burnham and Anderson 2002)，此分析以 R 之 nlme 程式進行 (Pinheiro et al. 2011)。

## 結果

### 葉功能特徵之收集

野外採集的時間為 2009 年至 2011 年二月間，共採集到 130 種 828 株小樹個體，105 種 395 株大樹個體，共 3577 片葉子，其中 2396 片來自小樹個體，1181 片來自大樹個體。本實驗分析數據的對象取自小樹葉片樣本。葉片形態特徵（比葉面積、葉厚度、葉乾物質含量、比葉面積）利用 130 種小樹物種來進行分析，而葉片化學特徵（碳氮比及氮磷比），只分析了 111 種小樹物種的原因，是由於稀有種個體不足或個體總葉片過少。小樹物種數之化學分析不足全部 144 個物種，但經過計算，所有樣方內採計之個體占總分析個體數之比例，皆高達 90 % 以上。

### 葉功能特徵之空間分布

以 20 m x 20 m 樣方之葉功能特徵平均值來看，樣方的葉功能特徵平均值隨著樣區的地勢起伏變化，共存物種其葉功能特徵相似（圖六）。生存於地勢較高的樣方（凸坡區，如：稜線和山脊），其共存物種具有較小的比葉面積與較大的葉厚度和葉乾物質含量（圖六）。反之，對於地勢較低的樣方（凹坡區，如：溪谷或崩塌地），其共存物種具有較大的比葉面積，與較小的葉厚度和葉乾物質含量（圖六）。然而，葉片碳氮比和氮磷比之空間分布與地勢的起伏較無明顯的一致性（圖六）。

### 葉功能特徵之空間自相關檢定

全域性莫林空間自相關檢定結果（表二），所有的葉功能特徵之

莫林指數皆大於 0，範圍為 0.106 - 0.626 之間，表示葉功能特徵值皆具有顯著空間自相關，且呈現聚集分布。結果顯示，樣方之間的葉功能特徵值與樣方之間的距離為正相關。另外，最佳的半變異模式顯示樣區內這六個葉功能特徵之空間自相關尺度範圍約為 21.5 公尺至 72.4 公尺（表二）。其中以葉厚度的空間自相關尺度最大，氮磷比的空間自相關尺度最小。

### 棲地內葉功能特徵之組合

比較四種棲地類型的葉功能特徵值的結果（表三），屬於棲地類型一（土壤第一主成份小於 0.178）的樣方內，具有最大的比葉面積與最小的葉厚度、葉乾物質含量、碳氮比及氮磷比值。反之，屬於棲地類型四（土壤第一主成份大於 1.603 以上，且地形凹凸度大於 2.602 公尺以上）的樣方，具有最小的葉面積，但其葉厚度與葉乾物質含量為四類棲地中最大。單因子變數分析（one-way analysis of variance, ANOVA）顯示，六個葉功能特徵在各棲地之間均呈顯著差異（表三），Tukey 公正顯著差異法（Tukey's honestly significant difference）進一步顯示不同棲地之比葉面積與葉厚度呈差異顯著，而葉乾物質含量、葉面積、碳氮比與碳磷比，在部分棲地間無顯著差異（表三）。

重組排列檢定法的結果，顯示棲地內葉功能特徵的空間分布非隨機的組合，生存於同棲地的物種其葉功能特徵較相似且變異小（圖八、圖九）。各棲地類型內葉功能特徵之平均值與一萬次重組排列之逢機組合比較，各棲地類型內之比葉面積、葉厚度、葉乾物質含量、葉面積以及碳氮比之觀測值大多偏離逢機組合，符合預期（圖八），僅棲地類型三的葉面積之觀測值和棲地類型一內碳氮比之觀測值落在 95% 信賴區間內。然而，四種棲地的氮磷比多落在 95% 信賴區間內，顯示氮磷比未偏離逢機組合，不符合預期（圖八）。

葉功能特徵之標準偏差檢測結果中，顯示四種棲地類型內六個葉功能特徵之觀測值大部分小於 95 % 信賴之下限，表示其觀測標準偏差小於逢機組合，符合預期（圖九）。唯一例外為棲地類型一之葉乾物質含量，其觀測值落於在 95 % 信賴區間內，不符合預期。

### 葉功能特徵之空間分布與環境因子關係

廣義最小平方迴歸結果顯示，葉功能特徵的空間分布與環境因子呈顯著關係（表四）。在最佳模式中，比葉面積、葉厚度、葉乾物質含量與四個環境因子呈現顯著關係，這四個環境因子分別為海拔、凹凸度、坡度與土壤第一主成份（表四）；葉面積則和凹凸度、坡度、土壤第一主成份呈現顯著關係。其中，比葉面積與葉面積和其環境因子具有負相關，而葉乾物質含量與葉厚度和其環境因子呈正相關（表四）。然而，碳氮比與氮磷比僅和土壤因子具有顯著相關（表四）。

## 討論

蓮華池森林動態樣區之葉功能特徵（比葉面積、葉厚度、葉乾物質含量、比葉面積、碳氮比及氮磷比）具有空間自相關，且相同類型棲地內的葉功能特徵變異小且偏離逢機組合。葉功能特徵之空間分布與環境因子呈現顯著相關，其中，又以地形海拔、凹凸度、坡度與土壤因子最為重要，顯示環境篩選效應可能存在於蓮華池動態樣區內。

蓮華池森林動態樣區內葉功能特徵之空間自相關，與其他森林相似。Kraft 等人（2008）指出，一個厄瓜多爾森林動態樣區內，發現植物功能特徵呈現聚集分布，共存物種其植物功能特徵相似性高。此種聚集分布可能是由樣區內不同棲地之篩選效應所造成。例如：生長

於山脊區的物種具有較小的比葉面積和葉厚度。反之，生存於溪谷區的植物具有較大比葉面積和較小葉厚度。

各類棲地可能篩選具不同生存策略物種，生存於棲地類型一和類型二的共存物種以比葉面積大的植物為主，此兩棲地類型之土壤第一主成份小於 1.603 且多為溪谷地形。前人研究指出，比葉面積大的植物其光合作用效率高、葉相對生長速率快、葉更新速度快且壽命短，推測多為偏好快速生長的先驅物種，例如：幼苗為陽性先驅物種的鵝掌柴 (*Schefflera octophylla*) 與白匏子 (*Mallotus paniculatus*) 等物種。反之，多分布於樣區凸地形之棲地類型三和四 (且土壤第一主成份大於或等於 1.603)，生存於該地的物種具有較小比葉面積和較大之葉厚度，推測該地之物種多為耐陰性物種，例如：林下的冠層植物多為大丁黃 (*Euonymus laxiflorus*)、茜草樹 (*Randia cochinchinensis*) 等。普遍來說，葉厚度反映出葉結構的支持能力，葉厚度大顯示植物抵抗外力 (草食動物啃食或病原體侵害) 的能力強，次級化合物 (secondary compounds) 比例較高 (Poorter et al. 2009)，葉片壽命長 (Westoby et al. 2002)。推測分布於棲地類型三和四的林下物種，其生存策略主要在於提高植物的存活率。如此，各類棲地內，葉功能特徵差異反映植物於生長與存活間的權衡 (trade-off)，具有大葉片的樹種傾向發展快速生長的策略，而有小葉子的樹種傾向緩慢生長的策略。此種空間分布，可能與蓮華池動態樣區之干擾型式 (disturbance regime) 有關，蓮華池動態樣區內之溪谷區域，經常發生崩塌現象 (張 未發表資料)，造成溪谷區干擾頻度較高，先驅物種較多。相對的，蓮華池樣區之稜線區域，森林垂直結構層次多，林下光線較少，使得林下多為耐陰性物種的分布。

除此之外，我們發現蓮華池樣區內葉形態特徵之分布與地形和土

壤因子皆呈顯著相關。地形因子可能造成微棲地的差異，篩選不同的植物功能特徵 (Ackerly et al. 2002)。另外，葉化學特徵與土壤成份有關，先前研究於蓮華池土壤之空間分布調查，發現位於谷地的棲地類型一和類型二有較低的土壤碳含量 (林 2010)，此區的共存物種具有相對較大的比葉面積，較小的葉厚度、葉乾物質含量及碳氮比值。從 Ordoñez 等人 (2009) 分析全球各樣區土壤與葉特徵關係，發現葉特徵的變異與土壤養分有顯著關係 (Ordoñez et al. 2009)，推測土壤因子可能也是蓮華池動態樣區內主要的環境篩選作用力之一。

相較於其他葉功能特徵，葉氮磷比值之空間自相關程度較低，自相關程度發生的空間尺度較小。此種現象可能是由於競爭排斥 (Stubbs and Wilson 2004) 所造成。Cornwell (2009) 等人於加利福尼亞 (California) 沿海的 40 個 20 m x 20 m 樣區內，調查 54 種木本植物之 14 個植物功能特徵，結果發現其中 6 種葉功能特徵值呈現均勻分布。Cornwell (2009) 等人將此均勻分布歸因於競爭所產生之限制相似性，使各物種發展出獨特的葉功能特徵。近年來，有關物種共存的研究，生態學家皆認為環境篩選假說與競爭排斥假說互相不違背，可同時解釋物種共存機制 (Kraft et al. 2008, Legendre et al. 2009, Kraft and Ackerly 2010, Lin et al. 2011)。甚至，在某一群落內，相同的葉功能特徵會同時受到環境篩選假說與競爭排斥的影響 (Cornwell and Ackerly 2009)。推測原因可能是由於物種共存過程中，植物需經歷多樣的生活史階段 (種子、小苗、幼樹至成樹)，每階段牽涉到許多複雜且多樣的層面，例如：種內特徵的變異、植物特徵與非生物因子的關係以及物種之間的交互作用 (Cornwell and Ackerly 2009)。因此，不同的葉功能特徵之空間分布呈現兩種相異的分布情形。

為何本實驗中不同的葉特徵，存在不同的分布模式呢？這可能是

由於不同的葉功能特徵反映不同層面的生存策略，且與本身遺傳變異和特徵可塑性有關係。舉例來說，植物比葉面積與葉乾物質含量兩者表現與植物體的資源利用有很大的關係：比葉面積反映出植物的光合作用效率，葉乾物質含量類似葉片密度與葉片結構組成有關。在許多植物功能特徵中，兩者最能完整反映出植物對環境適應。甚至，可用來當作預測森林環境（如：土壤肥沃度）的指標（Westoby 1998）。

相對於葉形態特徵，葉生理上氮與磷兩種元素是植物生育的必需元素，氮元素為組成有機化合物的重要元素，構成調節所有的植物體內生理過程的物質。前人發現，葉片氮含量與光合作用速率有正相關。磷元素則是酵素的組成元素，葉片磷含量與土壤的磷含量有顯著正相關。Han 等人（2005）於中國 127 個樣區做跨緯度之葉片化學分析之研究，發現不同功能群之間葉片氮磷比值的變異很小（相較於葉片氮含量和磷含量）。本實驗分析中，樣方氮磷比值之聚集分布最不顯著，推測葉片氮磷比值較不受環境篩選的壓力。

物種分布和群落的組成隨著時間和空間尺度變化而不同，使得在檢測物種共存機制需考慮到時間與空間尺度大小的問題。前人研究發現以 20 m x 20 m 為樣方下，植物功能特徵呈現非隨機分布（Kraft et al. 2008）。本實驗分析的樣方尺度亦為 20 m x 20 m，同樣發現類似的結果，大部份的葉功能特徵呈聚集分布。然而，觀察的空間尺度不同，顯測出來的物種共存效應強度也不同。Kraft 等人於熱帶雨林內，從不同的空間尺度下檢測物種共存機制，發現環境篩選效應存在於相對較大的空間尺度（25 m<sup>2</sup>- 10000 m<sup>2</sup>），而侷限相似性假說存在於相對較小的空間尺度（25 m<sup>2</sup>- 400 m<sup>2</sup>）下（Kraft and Ackerly 2010）。推測原因可能是由於環境因子涉及的空間尺度較很廣泛，從小尺度的光照變化至大尺度的地形梯度皆會影響植物的生存與生長。因此，較大的

空間尺度之下，環境的篩選效應成為物種分布的決定因素，於大尺度層次下，共存物種的特徵發展比較相似。另外，而侷限相似性假說發生的尺度可能與物種其生態棲位有關聯。因此，較小的空間尺度，具有相似生態棲位之物種會互相競爭排斥，使得競爭排斥效應成為主要的物種共存機制，在小尺度的物種層次之下，共存物種之間的特徵發展較不相似。

然而，並非植物功能特徵的變異皆可被環境因子所解釋。物種的演化歷史亦可能對植物特徵的表現有影響，親緣關係愈接近的物種可能具有愈相似的生態特徵 (Wiens and Graham 2005)，使得植物功能特徵具有遺傳上的保守性 (trait conservatism)。前人研究指出，某一群落中組成的共存物種其親緣關係為非隨機的組合 (Webb 2000)。其他效應亦可能導致距離相近的樹種具有相似的植物功能特徵，例如：種子傳播限制，此將造成母樹附近的子代其植物功能特徵比較相似。然而，本研究並沒有計算葉功能特徵之親緣關係，或考慮種子傳播限制效應的影響於分析中，未來可將物種之親緣關係加入於分析中，或發展其他虛無假說，進一步來檢測解析蓮華池樣區內物種共存的機制。

## 結論

1. 植物功能特徵之空間分布是一個適合用來檢測物種共存假說的方法，透過空間分布瞭解物種共存的情形，可進一步瞭解物種對於資源利用之利用。
2. 本實驗結果支持環境篩選假說，證實高環境歧異度的臺灣低海拔森林中，環境因子對其共存機制扮演決定性的角色。
3. 關於蓮華池動態樣區之物種共存的機制，除了環境篩選效應以外，競爭排斥效應亦有可能存在，兩者共同成為維持物種多樣性的基本驅動力。
4. 樹種的葉功能特徵隨著棲地環境條件不同而改變，且不同棲地的物種採取的不同生存策略適應環境。
5. 建議可將物種間親緣關係與傳播限制加入分析中，更能對物種之共存機制有更透徹的探討。

## 引用文獻

- 林佳佳。2010。蓮華池 25 公頃闊葉林長期動態樣區土壤性質之空間變異。國立臺灣大學生物資源暨農學院農業化學系碩士論文。
- 黃述欽、林宜靜、劉畊甫、陳建德。2010。微孔盤法分析植物總氮與磷之研究。台灣農業化學與食品科學 **49**:19-25。
- Ackerly, D. D., C. A. Knight, S. B. Weiss, K. Barton, and K. P. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* **130**:449-457.
- Anselin, L., I. Syabri, and Y. Kho. 2006. GeoDa: An Introduction to Spatial Data Analysis. *Geographical Analysis* **38**:5-22.
- Bivand, R. S., E. J. Pebesma, and V. Gómez-Rubio. 2008. Applied spatial data analysis with R. Springer, Heidelberg, New York, USA.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. SpringerVerlag, New York, USA.
- Cavender-Bares, J., K. Kitajima, and F. A. Bazzaz. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 oak species in North Central Florida. *Ecological Monographs* **74**:635-662.
- Chang, L. W., J. L. Hwong, S. T. Chiu, H. H. Wang, K. C. Yang, H. Y. Chang, and C. F. Hsieh. 2010. Species composition, size-class structure, and diversity of the Lienhuachin Forest Dynamics Plot in a subtropical evergreen broad-leaved forest in central Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science* **25**:81-95.
- Condit, R., P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. P. Hubbell, R. B. Foster, A. Itoh, J. V. LaFrankie, H. S. Lee, E.

- Losos, N. Manokaran, R. Sukumar, and T. Yamakura. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* **288**:1414-1418
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Population*. Ed. P.J. Den Boer and G.R. Gradwell. Wageningen.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**:1302-1310.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. t. Steege, H. D. Morgan, M. G. A. v. d. Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Cornwell, W. K. and D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* **79**:109-126.
- Cornwell, W. K., D. W. Schwilk, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* **87**:1465-1471.
- Díaz, S., M. Cabido, and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**:113-122.
- Dahlgren, J. P., O. Eriksson, K. Bolmgren, M. Strindell, and J. Ehrlén. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science* **17**:557-582.
- De'ath, G. 2002. Multivariate regression trees: a new technique for

- modeling species-environment relationships. *Ecology* **83**: 1105-1117.
- Engelbrecht, B. M. J., L. S. Comita, R. Condit, T. A. Kursar, M. T. Tyree, B. L. Turner, and S. P. Hubbell. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* **447**:80-83.
- Han, W., J. Fang, D. Guo, and Y. Zhang. 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist* **168**:377-385.
- Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell, and F. R. B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* **89**:947-959.
- He, F. L., P. Legendre, and J. V. LaFrankie. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* **8**:105-114.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* **104**:501-528.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**:157-164.
- Klooster, S. H. J. T., E. J. P. Thomas, and F. J. Sterck. 2007. Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests. *Journal of Ecology* **95**:1250-1260.
- Kraft, N. J. B. and D. D. Ackerly. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* **80**:401-422.
- Kraft, N. J. B., R. Valencia, and D. D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* **322**:580-582.

- Lavorel, S. and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.
- Legendre, P. and L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd ed. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- Legendre, P., X. Mi, R. H., K. Ma, M. Yu, I. F. Sun, and F. He. 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology* **90**:663-674.
- Lin, Y. C., L. W. Chang, K. C. Yang, H. H. Wang, and I. F. Sun. 2011. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia* **165**:175-184.
- Maharjan, S. K., L. Poorter, M. Holmgren, F. Bongers, J. J. Wieringa, and W. D. Hawthorne. 2011. Plant functional traits and the distribution of West African rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica* **43**:552-561.
- McBratney, A. B. and R. Webster. 1986. Choosing functions for semi-variograms of soil properties and fitting them to sampling estimates. *Journal of Soil Science* **37**:617-639.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* **37**:17-23.
- Ordoñez, J. C., P. M. Van Bodegom, J.-P. M. Writte, I. J. Wright, P. B. Reich, and R. Aerts. 2009. A Global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* **18**:137-149.
- Pebesma, E. J. 2004. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers and Geosciences* **30**:683-691.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R Development Core Team. 2011. *Nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. R package version 3.1-102.

- Poorter, H., Ü. Niinemets, L. Poorter, I. J. Wright, and R. Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* **182**:565-588.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martínez-Ramos, S. J. Mazer, H. C. Muller-Landau, M. Peña-Claros, C. O. Webb, and I. J. Wright. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* **89**:1908-1920.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, and M. B. Walters. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* **12**:948–958.
- Schabenberger, O. and C. A. Gotway. 2005. Statistical methods for spatial data analysis. Chapman and Hall, New York, USA.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* **19**:605-611.
- Stubbs, W. J. and J. B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Ecology* **92**:557-567.
- Thuiller, W., C. H. Albert, A. Dubuis, C. Randin, and A. Guisan. 2010. Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. *Biology Letters* **6**:120-123.
- Uriarte, M., N. G. Swenson, R. L. Chazdon, L. S. Comita, W. J. Kress, D. Erickson, J. Forero-Montaña, J. K. Zimmerman, and J. Thompson. 2010. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications

- for community assembly. *Ecology Letters* **13**:1503-1514.
- Valencia, R. V., R. B. Foster, G. Villa, R. Condit, J. C. Svenning, C. Hernández, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magård, and H. Balslev. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* **92**:214-229.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* **116**:882-892.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist* **156**:145-155.
- Westoby, M. 1998. A leaf- height- seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**:213-227.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, and I. J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:125-159.
- Wiens, J. J. and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**:519-539.
- Wright, I. J., P. B. Reich, and M. Westoby. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* **15**:423-434.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**:1-14.

## 表目

表一、蓮華池動態樣區六種葉功能特徵之縮寫名稱和單位 .....	30
表二、蓮華池動態樣區六種葉功能特徵之空間自相關檢定 .....	31
表三、蓮華池動態樣區四種棲地類型內葉功能特徵之平均值和標準偏差.	32
表四、以廣義最小平方迴歸估計蓮華池動態樣區葉功能特徵與環境因子關係之結果。表中顯示最佳模式中，參數檢定之結果，數字為 $t$ 值..	33

## 圖目

圖一、蓮華池 25 公頃森林動態樣區的位置圖及樣區等高線圖 .....	34
圖二、半變異分析之示意圖 .....	35
圖三、多變量迴歸樹分析所得之四種棲地類型判定 .....	36
圖四、蓮華池動態樣區內四種棲地類型的分布 .....	37
圖五、以重組排列法所得之比葉面積平均值與標準偏差之頻度分布圖 .....	38
圖六、蓮華池動態樣區六種葉功能特徵之空間分布 .....	39
圖七、蓮華池森林動態樣區六種葉功能特徵之半變異圖 .....	40
圖八、蓮華池動態樣區各棲地內葉功能特徵平均值與逢機組合之比較圖 ...	41
圖九、蓮華池動態樣區各棲地內葉功能特徵標準偏差與逢機組合之比較圖	42

表一、蓮華池動態樣區六種葉功能特徵之縮寫名稱和單位。

葉功能特徵	英文代號	英文縮寫	單位
比葉面積	Specific leaf area	SLA	cm <sup>2</sup> /g
葉厚度	Leaf thickness	LT	mm
葉乾物質含量	Leaf dry matter content	LDMC	g/g
葉面積	Leaf area	LA	cm <sup>2</sup>
碳氮比	Carbon to nitrogen ratio	C/N	-
氮磷比	Nitrogen to phosphorus ratio	N/P	-

表二、蓮華池動態樣區六種葉功能特徵之空間自相關檢定。

	比葉面積 ( $\text{cm}^2/\text{g}$ )	葉厚度 (mm)	葉乾物質 含量 (g/g)	葉面積 ( $\text{cm}^2$ )	碳氮比	氮磷比
全域莫林 指數	0.592	0.626	0.574	0.407	0.207	0.106
<i>p</i> -value	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
空間尺度 (公尺)	53.8	72.4	43.9	62.8	48.1	21.5

表三、蓮華池動態樣區四種棲地類型內葉功能特徵之平均值和標準偏差。

	比葉面積 (cm <sup>2</sup> /g)	葉厚度 (mm)	葉乾物質 含量 (g/g)	葉面積 (cm <sup>2</sup> )	碳氮比	氮磷比
平均值						
類型一	167.4 <sup>a</sup>	0.140 <sup>a</sup>	0.364 <sup>a</sup>	81.8 <sup>a</sup>	44.6 <sup>a</sup>	37.8 <sup>a</sup>
類型二	151.4 <sup>b</sup>	0.151 <sup>b</sup>	0.387 <sup>b</sup>	67.5 <sup>b</sup>	56.2 <sup>b</sup>	39.1 <sup>b</sup>
類型三	146.8 <sup>c</sup>	0.154 <sup>c</sup>	0.394 <sup>c</sup>	62.7 <sup>b</sup>	60.2 <sup>b</sup>	38.3 <sup>a,c</sup>
類型四	141.6 <sup>d</sup>	0.160 <sup>d</sup>	0.401 <sup>c</sup>	53.7 <sup>c</sup>	55.3 <sup>b</sup>	38.8 <sup>b,c</sup>
變異數分析結果						
<i>F</i> <sub>3,621</sub>	153.4 <sup>**</sup>	159.2 <sup>**</sup>	130.6 <sup>**</sup>	69.9 <sup>**</sup>	17.3 <sup>**</sup>	9.9 <sup>**</sup>
標準偏差						
類型一	13.5	0.008	0.023	21.9	20.8	3.1
類型二	10.0	0.009	0.014	13.1	21.7	2.9
類型三	9.1	0.008	0.013	10.8	19.5	2.2
類型四	5.9	0.006	0.008	10.4	19.8	2.1

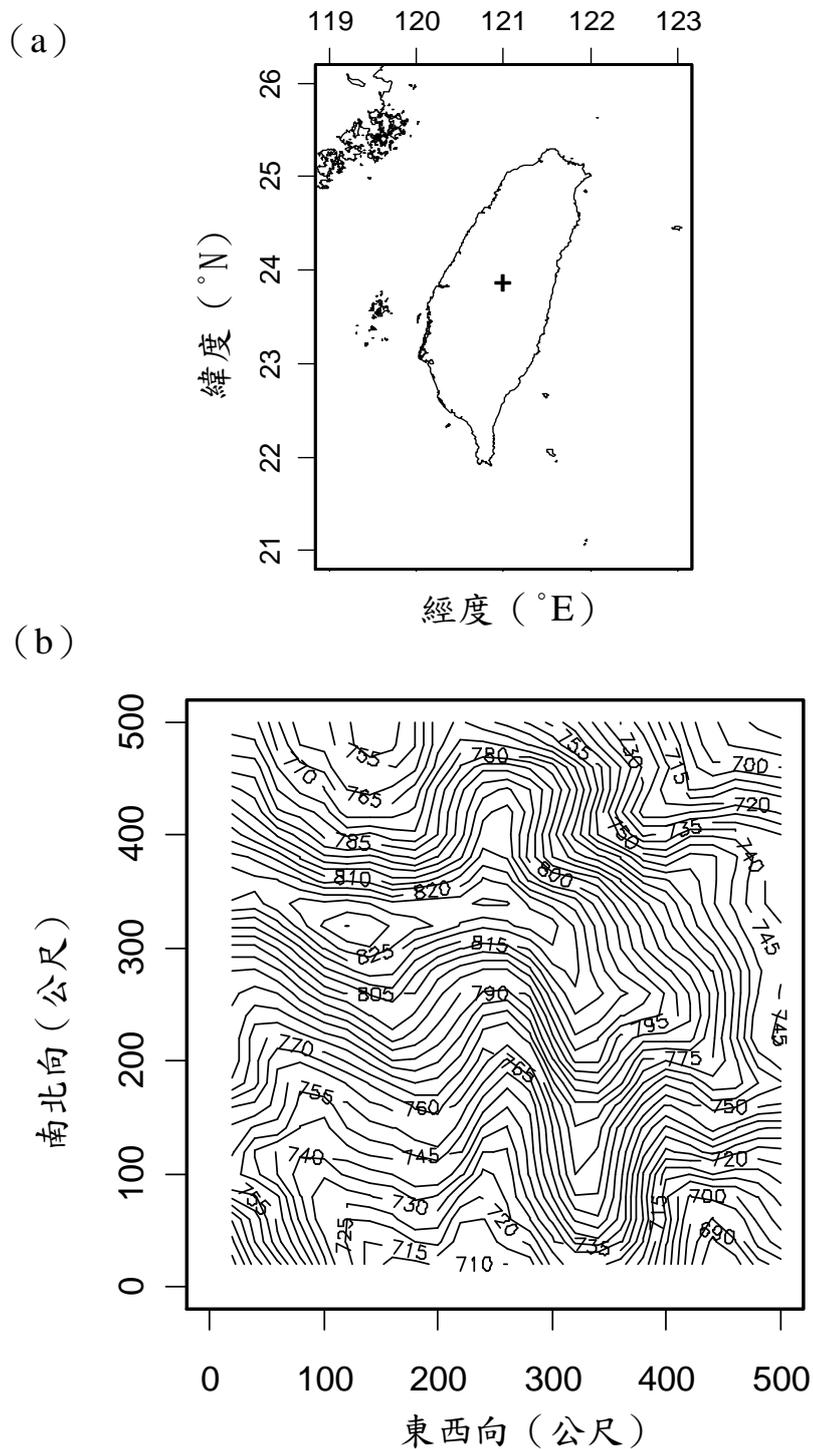
1. 字母代表 Tukey 公正顯著差異法 (Tukey's honestly significant difference) 之結果

2. \*  $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$

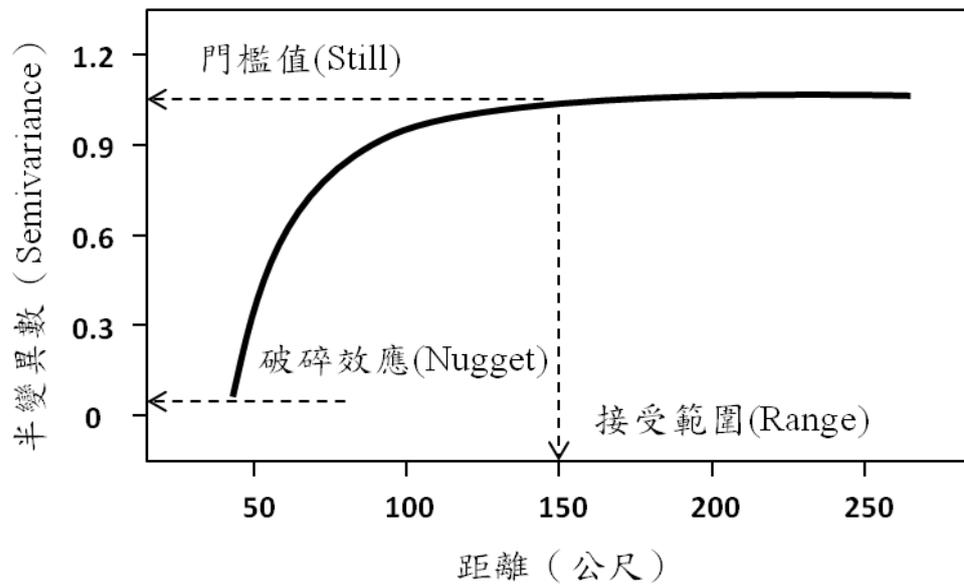
表四、以廣義最小平方迴歸估計蓮華池動態樣區葉功能特徵與環境因子關係之結果。表中顯示最佳模式中，參數檢定之結果，數字為  $t$  值。

	比葉面積 ( $\text{cm}^2/\text{g}$ )	葉厚度 (mm)	葉乾物質 含量 (g/g)	葉面積 ( $\text{cm}^2$ )	碳氮比	氮磷比
海拔	-2.607*	3.376*	2.979*	-	-	-
凹凸度	-8.770*	6.328*	10.312*	-11.078*	-	-
坡度	-3.860*	3.072*	6.177*	-3.789*	1.515	-
土壤第一 主成份	-9.071*	9.489*	7.987*	-5.832*	4.953*	2.943*
土壤第二 主成份	-	-	-	-	-	-2.144*

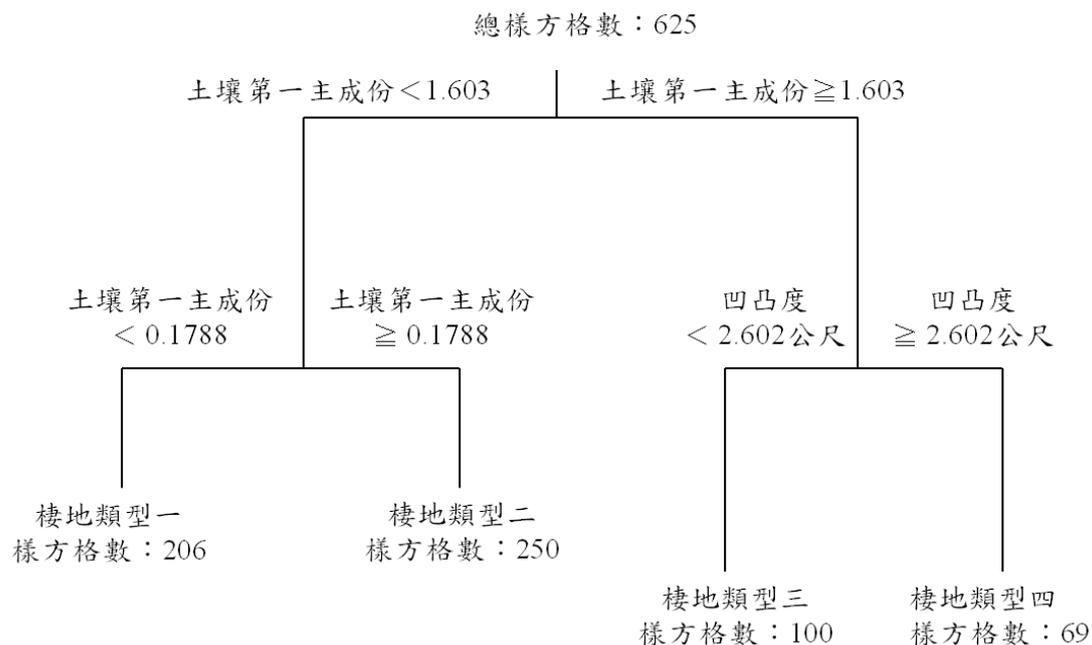
\*  $p < 0.05$



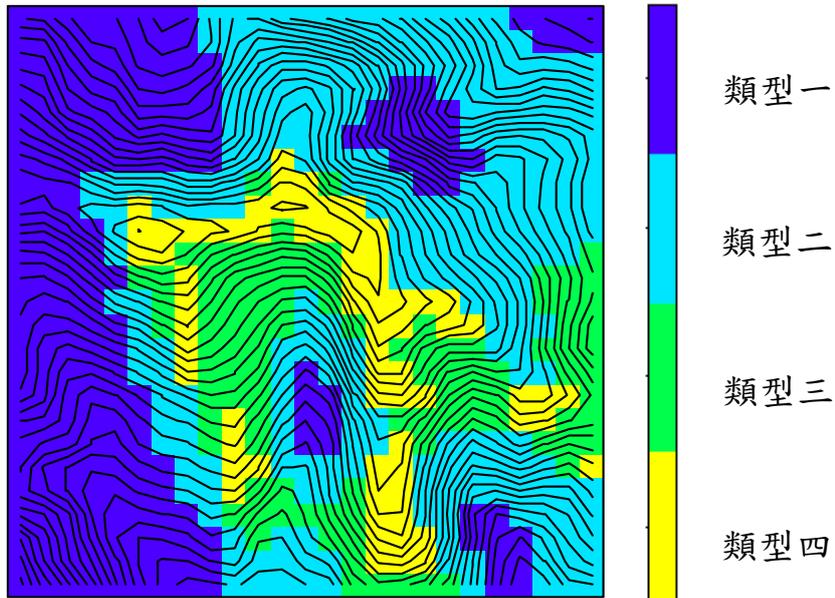
圖一、蓮華池 25 公頃森林動態樣區的位置圖 (a) 及樣區等高線圖 (b)。圖中十字代表樣區所在地，位於臺灣南投縣魚池鄉 (a)。樣區長寬各為 500 公尺，黑線代表每 5 公尺為間隔的等高線，海拔高度範圍為 667 - 845 公尺 (b)。



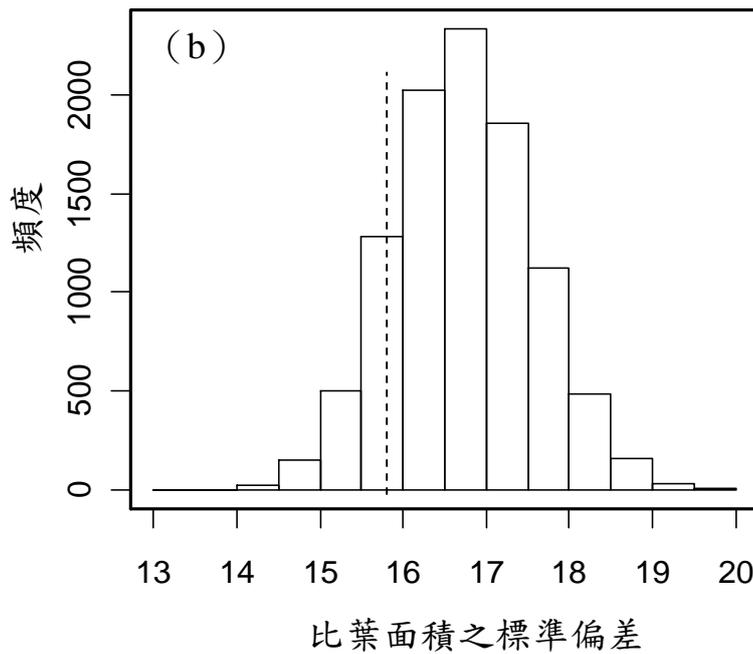
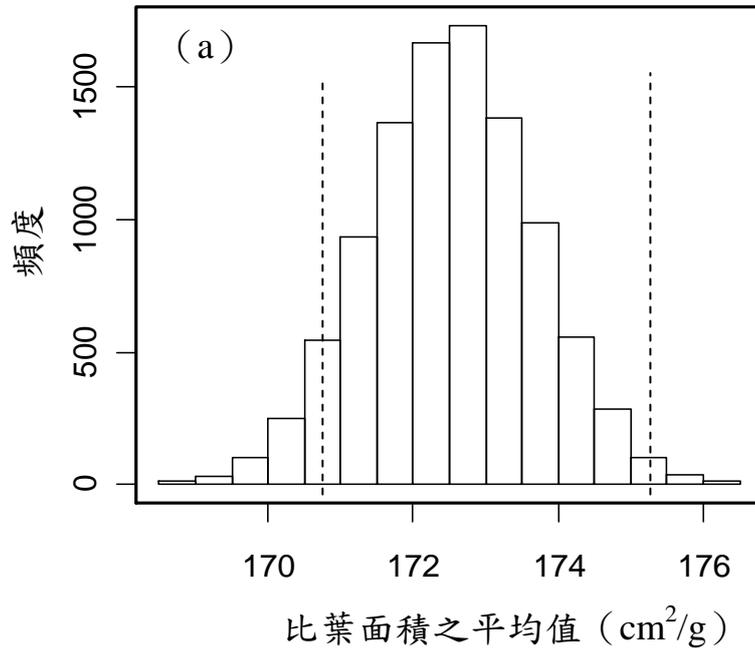
圖二、半變異分析之示意圖（改編自 McBratney and Webster 1986）。半變異圖主要由三個變數組合而成，分別是門檻值（Still）、影響範圍（Range）和碎塊效應（Nugget effect）。圖的橫軸為相鄰空間單位之距離，縱軸為半變異數。當空間單位距離小於影響範圍之內，半變異數隨著空間單位之距離愈大而增加，彼此之間具有空間相異性。



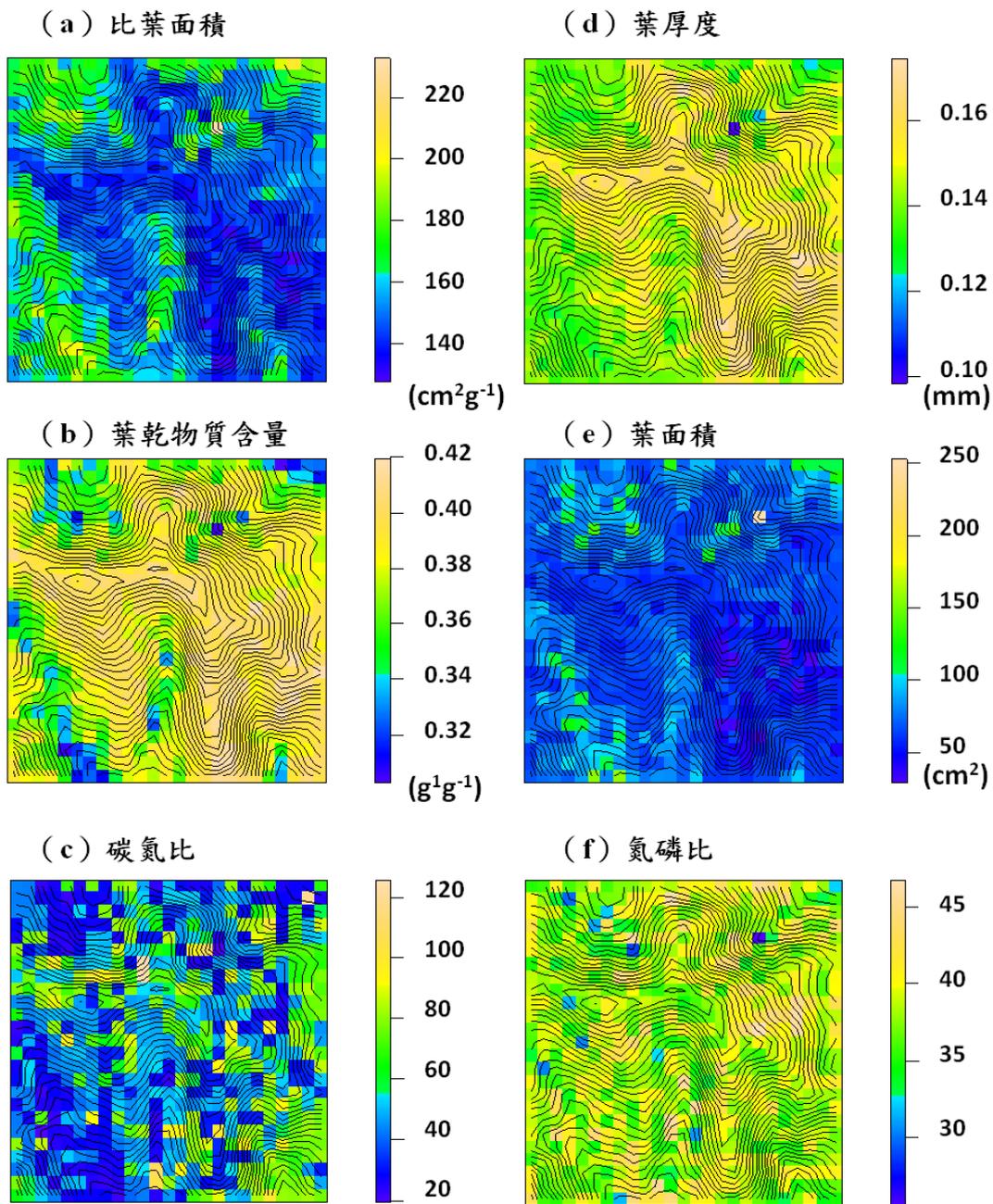
圖三、多變量迴歸樹分析所得之四種棲地類型判定。從左到右，依序為棲地類型一、類型二、類型三及類型四，樣方格數分別為 206、250、100、69。第一層分類的因子為土壤第一主成份（1.603），第二層分類的因子分別為土壤第一主成份因子（0.1788）和凹凸度（2.602 公尺）。



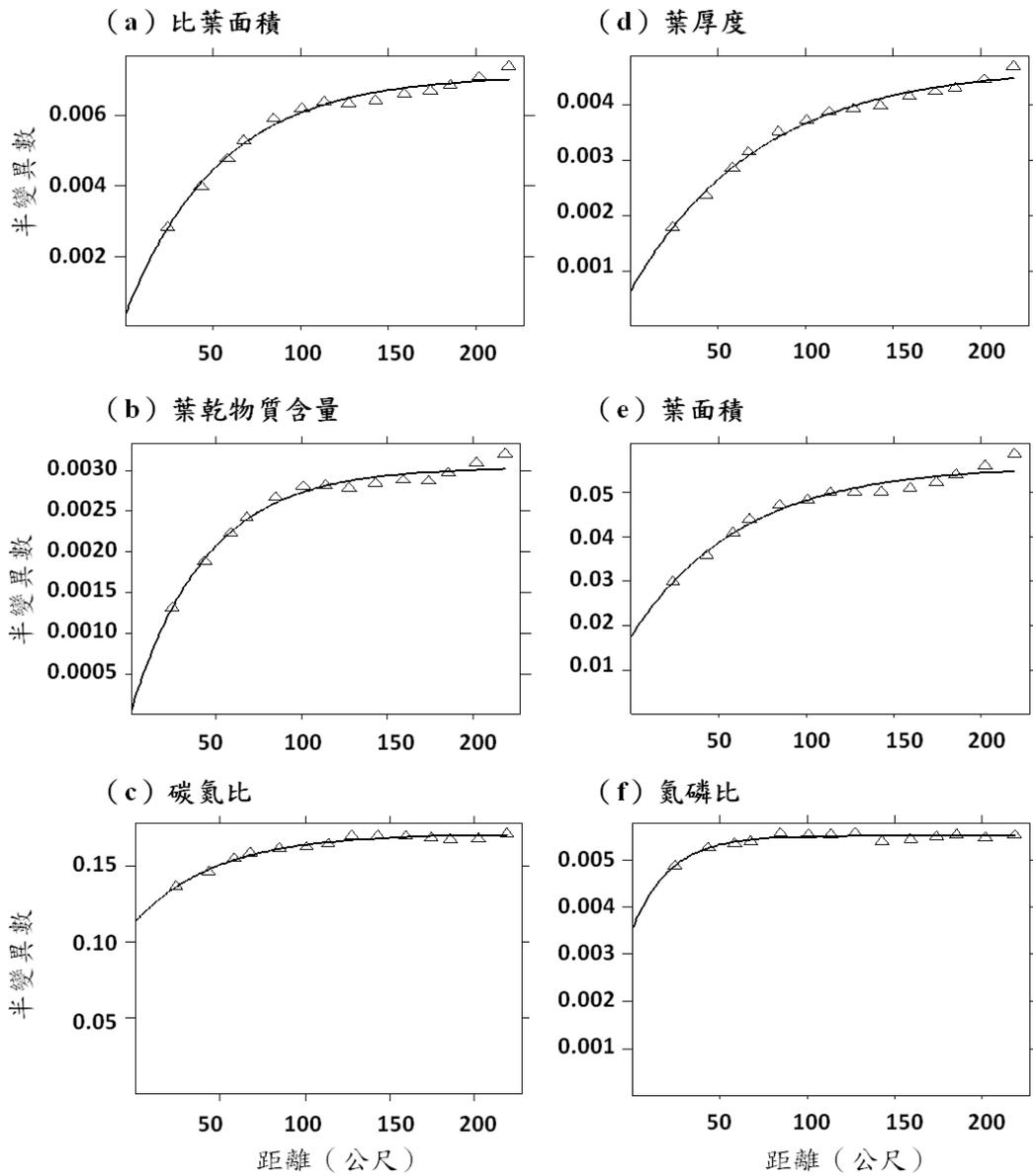
圖四、蓮華池動態樣區內四種棲地類型的分布。圖上黑線代表每5公尺為間隔的等高線，右側的顏色軸為各個棲地類型的代表顏色，包括：深藍色、藍色、綠色和黃色，分別代表類型一、類型二、類型三及類型四，棲地類型依土壤第一主成份及凹凸度判定，請見圖三。



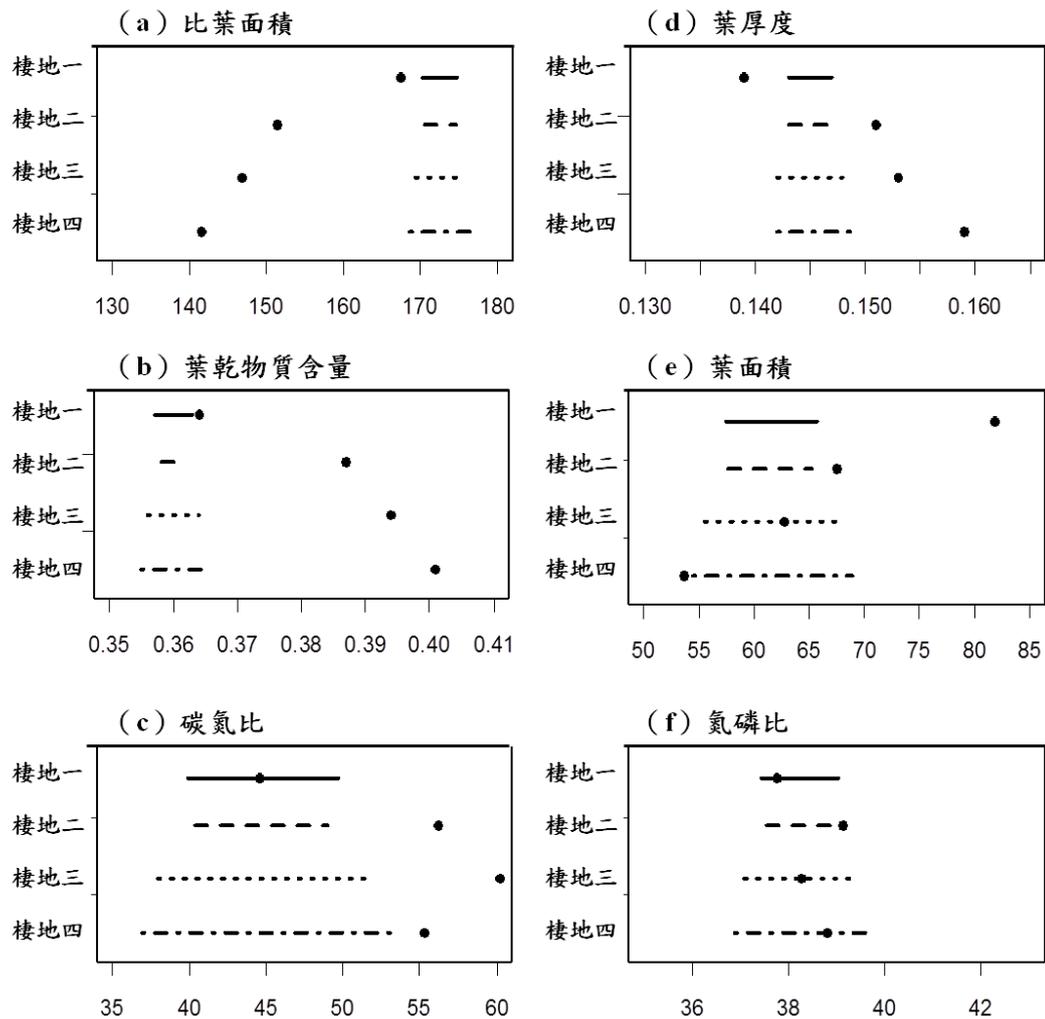
圖五、依重組排列法所得棲地類型一內，比葉面積平均值 (a) 與標準偏差 (b) 之頻度分布圖，橫軸為比葉面積之平均值 (或標準偏差)，縱軸為出現次數，虛線表示百分之九十五的信賴區之界線，平均值採雙尾檢定，標準偏差採單尾檢定。



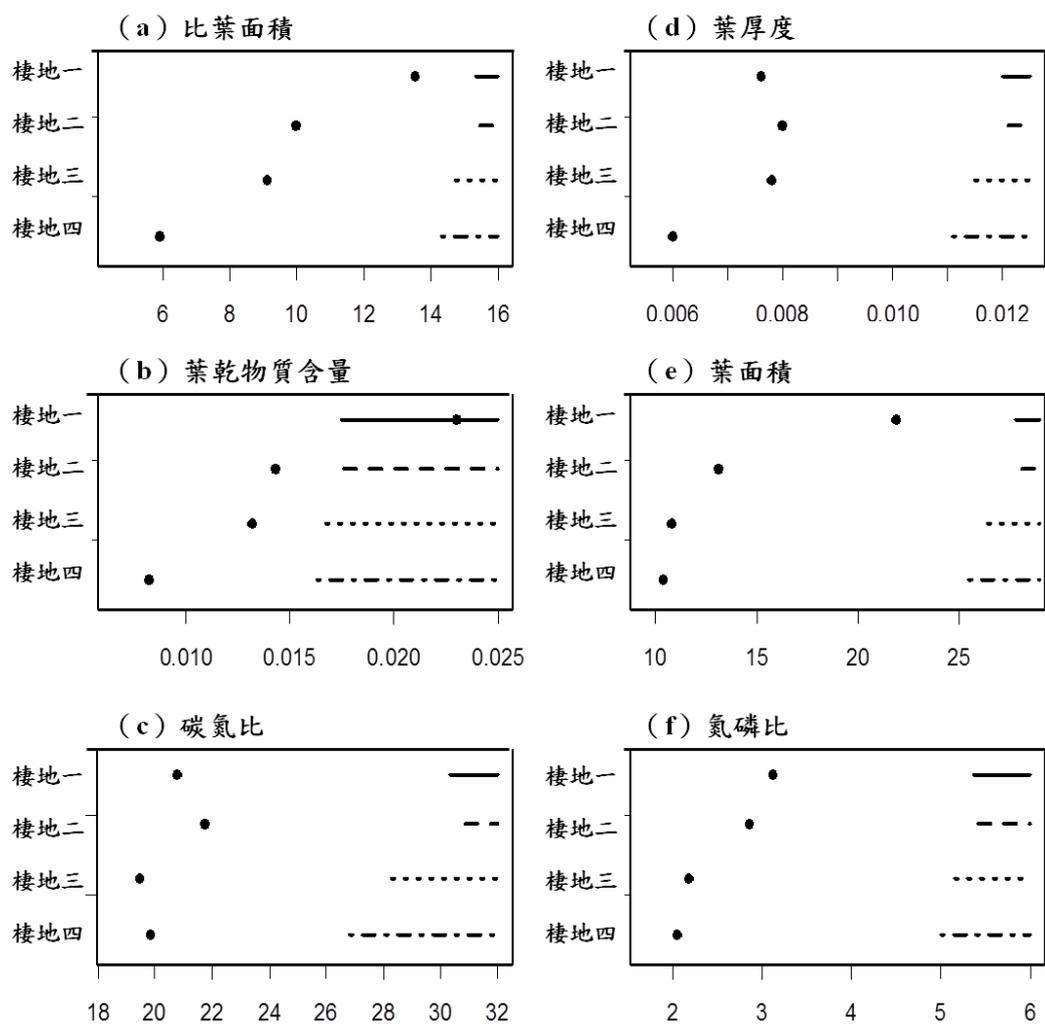
圖六、蓮華池動態樣區六種葉功能特徵之空間分布圖。依序分別為(a)比葉面積、(b)葉乾物質含量、(c)碳氮比、(d)葉厚度、(e)葉面積、(f)氮磷比。圖上的黑線代表每5公尺為間距的等高線，右側的色軸代表不同大小的葉功能特徵值。



圖七、蓮華池動態樣區葉功能特徵之半變異圖。依序分別為 (a) 比葉面積、(b) 葉乾物質含量、(c) 碳氮比、(d) 葉厚度、(e) 葉面積、(f) 氮磷比。橫軸為兩兩樣方之間的距離，單位為公尺，縱軸為半變異數，三角形代表觀察值，實線為指數符合模型之估計值。



圖八、蓮華池動態樣區各棲地內葉功能特徵平均值與逢機組合之比較圖。依序分別為(a)比葉面積、(b)葉乾物質含量、(c)碳氮比、(d)葉厚度、(e)葉面積、(f)氮磷比。圓點代表各棲地葉功能特徵之觀測值。直線為排列重組後的百分之九十五雙尾信賴區間。不同類型的直線分別代表四種棲地類型，由上到下依序為棲地類型一、類型二、類型三及類型四，分別以直線、虛線、點線和破折號區別。



圖九、蓮華池動態樣區各棲地內葉功能特徵標準偏差與逢機組合之比較圖。依序分別為 (a) 比葉面積、(b) 葉乾物質含量、(c) 碳氮比、(d) 葉厚度、(e) 葉面積、(f) 氮磷比。圓點代表各棲地葉功能特徵之觀測值。直線為排列重組後的百分之九十五單尾信賴區間，右上限為無限大。不同類型的直線分別代表四種棲地類型，由上到下依序為棲地類型一、類型二、類型三及類型四，分別以直線、虛線、點線和破折號區別。

## 附錄一、2008 年植物功能性狀理論與實務研討會之工作手冊

### 葉功能特徵測量

原作者：S. Joseph Wright

譯者：林宜靜

根據 Cornelissen et al. (2003)，植物功能特徵工作群選擇 6 個葉功能特徵，分別為：(1) 葉鮮重、(2) 葉面積 (3) 葉片厚度、(4) 葉乾重、(5) 比葉面積 (由前述葉面積及葉乾重計算而得)、(6) 營養鹽含量 (本項目不在本次研習範圍)。

#### 葉的採集方法 (*Methods for Leaf Collection*)

1. 各物種選取最大與最小各 6 株個體，共 12 株 (取樣資料由孫義方老師提供)。採集作業應儘量於上午進行，將採到的葉，立即放置於含濕潤紙巾之封口袋中，保存於冰桶內。大部分的葉應於採集當天下午進行測量。若測量無法於當天完成，應保存於 3°C 之冰箱內，於第二天完成測量。
2. 採集葉片時應包括葉柄，但不含枝條。每株植物取靠近樹冠層之成熟且完整葉子 3 片，置入有防水標籤 (標有樹號) 之封口袋內。採集時不應採超過該植株 10% 的葉。若植株具有 1-9、10-19、或 20-29 片葉，應分別採 0、1、2 片葉。
3. 葉功能特徵會因光環境而有極大變異，因此採集生長於標準光強度的葉是十分必要的。Cornelissen et al. (2003) 建議，儘量收集在全光下生長的葉以及上層的陰葉 (對大部份灌木個體與林下灌叢亦然)。矮小的植株，以枝剪採葉；較高的植株則可利用高枝剪配合地形採集葉片。
4. 每一株植株應估計該植之樹冠曝曬指數，其定義如第一章之表 1 及圖 5。

#### 葉形態之研究法

葉子形態特徵通常依以下的順序測量，從對實驗室環境最敏感的特徵開始。

#### 葉鮮重

1. 將一袋葉片 (三片全葉) 自冰桶與封口袋取出後，立刻以電子天平測量測量葉鮮重，精確度應至 1 mg。葉鮮重應去除單葉之葉柄 (petiole) 與複葉的葉軸 (rachis) 與小葉柄 (petiolules)，複葉各部份的名稱如圖 6。除葉身應保留外，其餘丟棄。
2. 秤完鮮種的葉身應立即放入標有葉片編號之小紙袋中 (葉片編號由數字及大寫字母組成)：數字部分為樹號，字母部分為採葉順序，以 A、B、C 表士)。

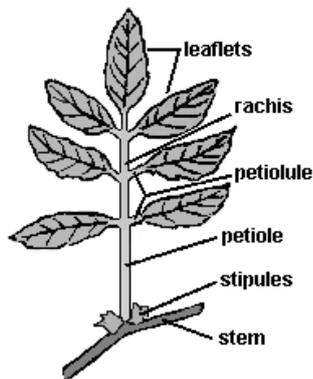


圖 6 羽狀複葉的主要部份名稱（資料來源：  
 (<http://generalhorticulture.tamu.edu/lectsupl/Anatomy/P14f2.gif>)。

### 葉面積

測量單位： $\text{mm}^2$ 。測完鮮重之葉片以掃描器將葉片影像數位化，再以圖形分析軟體（Image J：<http://rsb.info.nih.gov/ij/>）計算面積。葉片掃描步驟如下：

1. 將葉片之葉背向下，置於掃描器上。掃描器上應貼有比例尺（1 x 4 公分）。若要同時掃描三片葉子，則掃描器上應有三組比例尺及採葉序編號。
2. 調整葉片使葉片中肋平行於比例尺的長軸。
3. 掃描時，將掃描器調整至 8 位元彩色模式（8-bit color image），解析度為 300 dpi，存成中等壓縮度的 jpeg 檔案（moderate jpeg compression）。
4. 若葉片太大，可剪成幾個部份分別掃描，分別存檔。檔案命名方式見檔案管理部分。
5. 複葉的處理方式與單葉相同，若複葉的小葉很小可一起掃描，再將影像分開，每一影像應含各自的比例尺。
6. 每一複葉的小葉，均要掃描。

### 檔案管理

7. 每一影像檔案應以地名（大寫英文字母）、樹號、採葉序等組成檔名，如：蓮花池樹號 23456 植株的第一片葉子之影像應為 LHC23456A.jpeg。
8. 若同一片葉子分成幾個部份掃描，則每一部份之檔案以數字‘.01’，‘.02’表示，如：LHC23456A.01.jpeg、LHC23456A.02.jpeg、LHC23456A.03.jpeg。
9. 影像處理：可以兩種方式處理，第一種方式使用視窗軟體處理，所使用的軟體為 ImageJ。

### **葉厚度**

1. 以微量測徑計器 (micrometer) 測量葉厚度，精確至 0.01 mm。
2. 葉片厚度應取葉片最寬處測量，並避開主要葉脈，在中肋兩側各取兩個測量值，共四個測量點。
3. 若葉片為複葉，則取四小葉，於每片小葉上各取一測量值 (避開葉脈)。

### **葉乾重**

1. 將同一株植物的三個紙袋放置於一個大紙袋中，大袋上標示樹的編號。
2. 將所有葉片，置入烘箱，以 60°C 烘 72~96 小時。
3. 以電子天平測量葉子之乾重，精確至 1 mg。
4. 重複前述步驟，但烘乾期縮減為一天，多次秤重，直到各部分的乾重不再改變為止 (前後測量差低於 0.5%)。

### **葉營養含量測量**

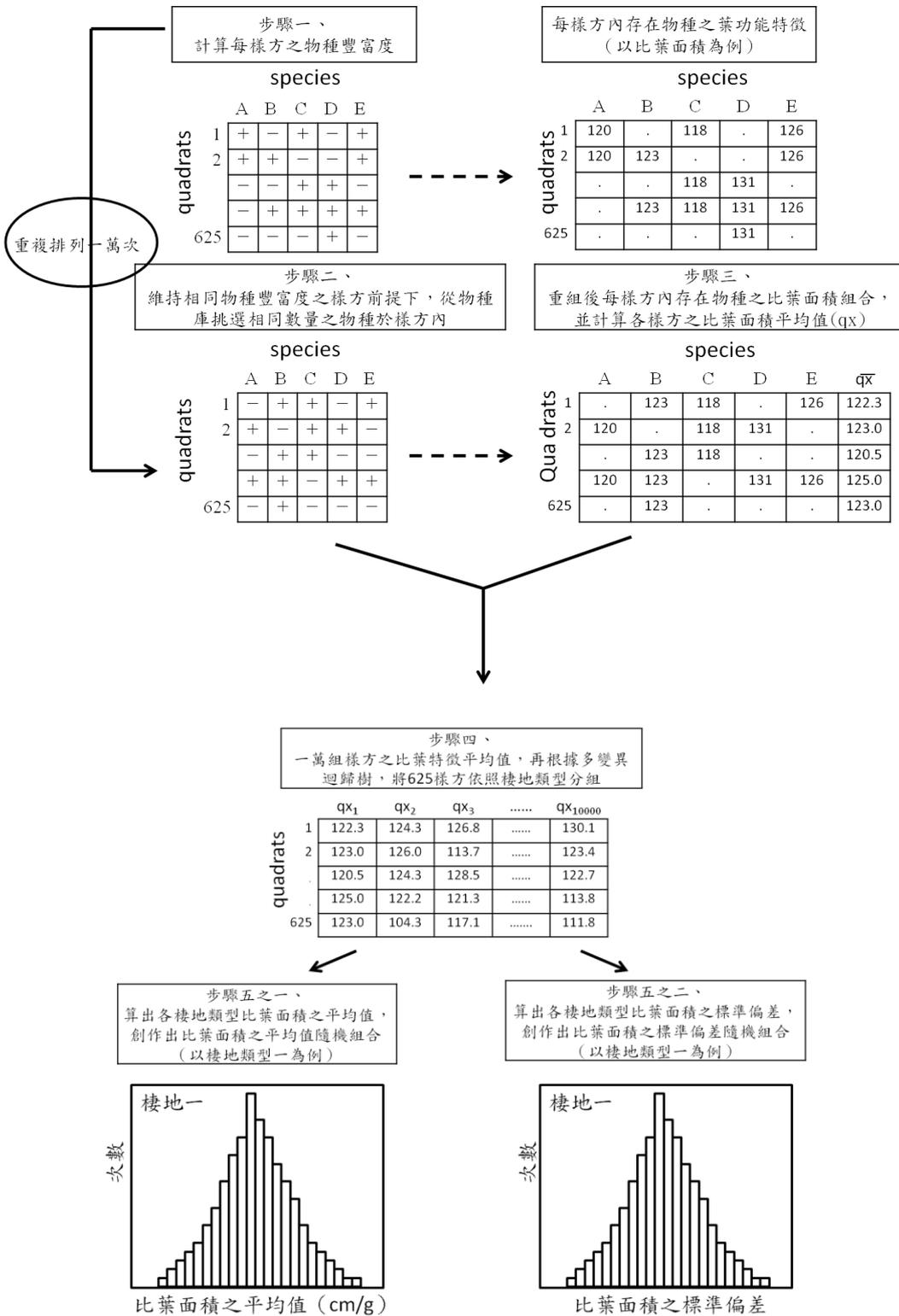
葉片在測量乾重之後，保存乾葉，以便做後續之營養分析。

附錄二、各土壤主成份（第一、二、三主成份）之負荷

	PC1	PC2	PC3
pH	-0.25649	-0.23807	-0.48648
water%	-0.22237	0.03895	0.73697
C	0.21918	0.49148	0.04116
N	0.13376	0.54951	0.09921
P	0.13669	0.42544	-0.32453
Ca	-0.38188	0.13619	-0.03162
Cu	-0.3741	0.10328	0.04236
Fe	0.30054	-0.0295	0.1589
Zn	-0.34419	0.24304	0.02226
Mn	-0.38842	0.04408	-0.02767
Mg	-0.3809	0.15831	0.03253
K	-0.09806	0.31802	-0.27018
累積解釋力(%)	46.9	68.5	76.5

註：累積解釋力（Cumulative proportion）為累積上一行主成份因子的解釋力。

### 附錄三、棲地內葉功能特徵值之重複排列流程圖



## 個人資料

### 學歷

2009.9-2012.2

東海大學生命科學所碩士

2003.8-2007.7

東海大學生命科學系學士班

### 經歷

2007.10~2009.6

專案研究助理 林業試驗所蓮華池研究中心

2007.8-2007.10

研究助理 東海大學生命科學系

### 參與研討會

2012.02 動物行為、生態與全球變遷研討會

2011.10 第五屆海峽兩岸森林動態研討會

2010.02 第四屆海峽兩岸森林動態研討會

2008.10 第二屆海峽兩岸森林動態研討會