

## 研究報告

## 圍籬排除梅花鹿啃食對墾丁高位珊瑚礁 森林樹苗群落更新的影響

葉定宏<sup>1,2)</sup> 郭耀綸<sup>3,5)</sup> 林照松<sup>4)</sup>

## 摘要

野放的台灣梅花鹿已對墾丁高位珊瑚礁森林的更新造成嚴重衝擊。本研究在該森林設置面積890 m<sup>2</sup>的圍籬樣區，於緊鄰處另設面積850 m<sup>2</sup>的無圍籬對照樣區，並在兩樣區都栽植易遭梅花鹿危害的12種樹苗。研究目的為比較有無梅花鹿啃食對樹苗群落之物種豐度及樹苗更新動態的影響。試驗2年期間，圍籬樣區高度≥ 10 cm的大苗、高度< 10 cm的中苗，以及新生苗的物種數與株數都提高，而對照樣區大苗及中苗該兩介量都下降，只有新生苗增加。對照樣區梅花鹿較偏好取食的大苗及中苗，數量減少的程度也都高於不好取食之樹種，但在圍籬樣區三類取食偏好的苗木數量都增加。圍籬樣區大苗的香農-威納及辛普森兩物種多樣性指數持續提高，而在對照樣區則下降。本研究發現梅花鹿對樹苗群落的啃食壓力已下達< 10 cm高的低矮苗木。此外，梅花鹿對不同種樹苗的取食偏好，與先前人為餵食試驗之偏好程度具顯著正相關。對照樣區人為栽植的樹苗在短期內即遭嚴重啃食，只存活2種3株，而圍籬樣區仍存活11種120株，令整體大苗群落的香農-威納指數 $H'$ 由2.51提高至2.90。結論為設置圍籬阻絕梅花鹿，可提高樹苗群落的物種豐度並維持更新，若無圍籬保護則梅花鹿較偏好取食之樹種的天然更新苗難以更新。兩年期間圍籬樣區三類形體苗木整體的豐量已增為3.4倍，顯示苗木群落恢復速度快。

關鍵詞：取食偏好、圍籬樣區、天然更新、樹苗群落、多樣性指數。

葉定宏、郭耀綸、林照松。2022。圍籬排除梅花鹿啃食對墾丁高位珊瑚礁森林樹苗群落更新的影響。台灣林業科學37(2):99-119。

<sup>1)</sup> 林業試驗所太麻里研究中心，96341 臺東縣太麻里鄉大王村橋頭6號 Taimalee Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 6 Qiaotou, Taimali Township, Taitung County 96341, Taiwan.

<sup>2)</sup> 國立屏東科技大學生物資源博士班，91201屏東縣內埔鄉學府路1號 Graduate Institute of Bioresources, National Pingtung Univ. of Science and Technology, 1 Xuehu Rd., Neipu Township, Pingtung 91201, Taiwan.

<sup>3)</sup> 國立屏東科技大學森林系，91201屏東縣內埔鄉學府路1號 Department of Forestry, National Pingtung Univ. of Science and Technology, 1 Xuehu Rd., Neipu Township, Pingtung 91201, Taiwan.

<sup>4)</sup> 林業試驗所恆春研究中心，94644 屏東縣恆春鎮墾丁里公園路203號 Hengchun Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 203 Gongyuan Rd., Kenting Village, Hengchun Township, Pingtung County 94644, Taiwan.

<sup>5)</sup> 通訊作者 Corresponding author, e-mail:ylkuo@mail.npust.edu.tw

2022年3月送審 2022年7月通過 Received March 2022, Accepted July 2022.

## Research paper

## Effects of Exclosure to Prevent Browsing from Formosan Sika Deer (*Cervus nippon taiouanus*) on the Regeneration of Seedling Communities in the Kenting Karst Forest

Ding-Hong Yeh<sup>1,2)</sup> Yau-Lun Kuo<sup>3,5)</sup> Chao-Song Lin<sup>4)</sup>

### 【 Summary 】

The reintroduced Formosan Sika deer has caused severe impacts to the regeneration of forest vegetation in the Kenting Karst Forest. The impacts of deer herbivory were studied by comparing the dynamics in species richness and natural regeneration of seedling communities in an exclosure plot (890 m<sup>2</sup>) vs. an unfenced control plot (850 m<sup>2</sup>) in the vicinity. We also planted seedlings of 12 tree species prone to deer damage in both plots. During the 2-yr investigation period, the species richness and abundance of large-sized (height  $\geq 10$  cm), middle-sized (height  $< 10$  cm), and emerging seedlings in the exclosure plot all increased. On the other hand, large- and middle-sized seedlings in the control plot decreased, with only emerging seedlings increasing. In the control plot, the abundance of large- and middle-sized seedlings that were highly preferred by Formosan Sika deer were more greatly reduced compared to lower-preference seedlings. However, in the exclosure plot, amounts of higher-preference seedlings of all size classes increased. Values of the Shannon-Wiener index ( $H'$ ) and Simpson's index of species diversity of large-sized seedlings increased in the exclosure plot, but both indices decreased in the control plot. This study found that the browsing pressure of Formosan Sika deer on seedling communities had lowered to individuals of  $< 10$  cm in height. The browsing preferences of various tree species in the karst forest were significantly related to the preferences obtained in previous artificial feeding tests. Planted seedlings in the control plot were severely browsed within a short time, and only 2 species had 3 seedlings survive. While in the exclosure plot, 120 seedlings of 11 species survived. Therefore, the value of  $H'$  of large-sized seedlings increased from 2.51 to 2.90 in the exclosure plot. In conclusion, exclosure treatment increased the species richness of the seedling community and promoted natural recruits. Natural regeneration of tree species that are highly preferred by Formosan Sika deer will be hampered if there are no fences for protection. Abundances of these 3 sizes of seedlings had increased 3.4-times 2 yr after establishing the exclosure plot. This showed that the recovery rate of the seedling community was relatively fast.

**Key words:** browsing preference, exclosure plot, natural regeneration, seedling community, species diversity index.

**Yeh DH, Kuo YL, Lin CS. 2022.** Effects of exclosure to prevent browsing from Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) on the regeneration of seedling communities in the Kenting karst forest. *Taiwan J For Sci* 37(2):99-119.

## 緒言

有蹄類動物族群近幾十年來在北半球溫帶林擴張，影響局部地區樹種的密度及分布(Gill 1992, Côté et al. 2004, Skarpe and Hester 2008, Takatsuki 2009)。鹿科動物因對取食植物的種類有不同的取食偏好(browsing preference)，降低喜好啃食物種的更新機會，而不受鹿隻喜好或較耐鹿隻啃食的物種，因競爭壓力減少反而成為優勢物種，造成地被層植物之組成明顯改變(Augustine and McNaughton 1998, Nugent et al. 2001, Wright 2002, Kuijper et al. 2010, Russell et al. 2017)。鹿科動物因對取食植物種類具差異性偏好，致對生態系內不同植物的群聚組成及族群數量具有深遠影響，被視為是生態系的基石物種(keystone species) (Drayton and Primack 1996, DeCalesta and Stout 1997)。

臺灣梅花鹿(*Cervus nippon taiouanus*) (以下簡稱梅花鹿)為臺灣特有亞種，於1969年在野外滅絕(McCullough 1974)，至1994年重新人為引入臺灣南端恆春半島。梅花鹿野放後族群數量持續增長，已對墾丁高位珊瑚礁森林的植群造成危害(Wang et al. 2015, Pei 2017)。研究顯示梅花鹿會廣泛取食墾丁地區の木本與草本植物，且對不同植物種類的取食具差異性的偏好(Hu and Wang 1994, Wang et al. 1998, Chen et al. 2009, Yeh et al. 2021)。此外，梅花鹿對不同樹種的取食偏好，與墾丁森林動態樣區2001~2013年期間，稚樹族群量的減少率具顯著正相關，梅花鹿偏好取食的幾種樹種，其稚樹族群減少率顯著較大(Wang et al. 2015, Yeh et al. 2021)。

設置圍籬可保護特定植物種類不受有蹄類(ungulates)動物危害，且設置圍籬排除有蹄類動物取食與踐踏，也可以清楚對照出未受保護之植群，遭受該類動物危害的程度及其動態變化。墾丁國家公園梅花鹿復育區曾於引入鹿隻前，於局部區域設置防鹿圍籬，藉以比較梅花鹿引入復育區(密度約75隻 $\text{km}^{-2}$ )之後對植群的影響(Su and Chen 1990)。然而該調查因僅為期8個月，梅花鹿明顯的取食效應尚未出現，故大部分物種在圍籬內、外的相對優勢度都無明顯差異，但觀察到圍籬區域內出現圍籬外所無的

血桐(*Macaranga tanarius*)、土樟(*Cinnamomum reticulatum*)及細葉鰻頭果(*Glochidion rubrum*)等樹苗(Su and Chen 1990)。墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區外圍早期也曾設置過圍籬，於設置1年後發現圍籬內、外苗木的死亡率差異不大，但此區的絕對優勢種黃心柿(*Diospyros maritima*)苗木，在圍籬外遭取食的數量最多(Wu 2007)。在上述森林動態樣區，Lu (2018)曾設置15組6×6 m圍籬小區排除梅花鹿啃食，於3年期間發現圍籬小區內的植物種類、新增株數及物種多樣性(species diversity)都高於圍籬外對照區，且圍籬小區新增的苗木數量是對照區的2.5倍。另外，Weng et al. (2017)在臺灣中海拔雲霧帶森林設置圍籬樣區，3年的調查結果顯示於小苗建立初期，有蹄類動物的傷害就會顯著造成小苗死亡，且不同樹種小苗因動物取食所造成的死亡率並不同；較熟齡的苗木通常是由其它因子造成死亡，且死亡率都不高；該研究也發現植株初始高度較高，以及受其它植物遮蔽保護之耐陰樹種的小苗，其存活率較高。

梅花鹿取食不同樹種葉片的偏好程度不一，且取食偏好程度與墾丁高位珊瑚礁森林稚樹族群量變化有顯著相關，推論梅花鹿對不同樹種的取食偏好已經影響該森林稚樹的新增與死亡(Yeh et al. 2021)。此推論雖然符合野外觀察之植群組成變化趨勢，但仍需確實的科學證據來支持「梅花鹿的取食偏好與墾丁高位珊瑚礁森林稚樹族群組成的變化，兩者間具因果關係」的假說。森林內稚樹族群量變動的原因，除了受稚樹族群本身的死亡，以及稚樹因長高晉級成大樹之外，現地小苗的成長補充也是重要的影響因子(Chang-Yang et al. 2013)，如果特定樹種在小苗階段的數量因遭梅花鹿取食而減損，其後續影響很可能會導致該樹種在稚樹階段的族群量明顯降低。

梅花鹿啃食、磨角及踐踏的壓力，隨著其族群量增大而大幅提高，致森林生態系承載能力(carrying capacity)在趨近臨界點時，即迫切需要藉設置圍籬來阻絕鹿隻危害，從而保存該生態系的完整(Takatsuki 2009, Ramirez et al. 2019)。目前鹿隻族群量已達100隻 $\text{km}^{-2}$

(Pei 2017)，遠高於其它區域評估的最適族群量5~25隻 $\text{km}^{-2}$  (DeCalesta and Stout 1997)。因此，墾丁國家公園管理處與林業試驗所，於2018年在墾丁高位珊瑚礁自然保留區，試驗性的設置面積約890  $\text{m}^2$ 的圍籬小區域，用以局部保護重要的森林生態系，並於緊鄰圍籬樣區處設置面積類似的無圍籬對照樣區。本研究在圍籬設置後，持續監測圍籬內、外兩樣區不同形體樹苗之組成種類及植株數量的動態變化。此外，本研究也栽植易遭梅花鹿取食之12種的苗木，探討人為栽植樹苗對復育易受害樹種之族群量的效益。研究目的為比較有無梅花鹿啃食，對樹苗群落(seedling community)之物種豐富度(species richness)及樹苗更新的影響。本研究提出下列3個問題：(1)設置圍籬阻絕梅花鹿啃食後，圍籬樣區內不同形體大小的樹苗，於兩年期間的物種數、株數及物種多樣性之提高程度，是否都會高於圍籬外對照樣區？(2)若無圍籬保護，對照樣區內梅花鹿較偏好取食之樹種，其樹苗物種數及株數減少的程度，是否都會高於圍籬樣區？相對的，梅花鹿較不好取食之樹種的苗木，上述介量在兩樣區的差異是否較小？(3)圍籬樣區內人為栽植黃心柿、枯里珍(*Antidesma pentandrum* var. *barbatum*)、大葉山欖(*Palaquium formosanum*)等12種易遭梅花鹿啃食的樹苗，對復育這些物種樹苗族群量，以及提高整體樹苗群落物種多樣性的效益如何？

## 材料與方法

### 試驗地環境概述及圍籬設置

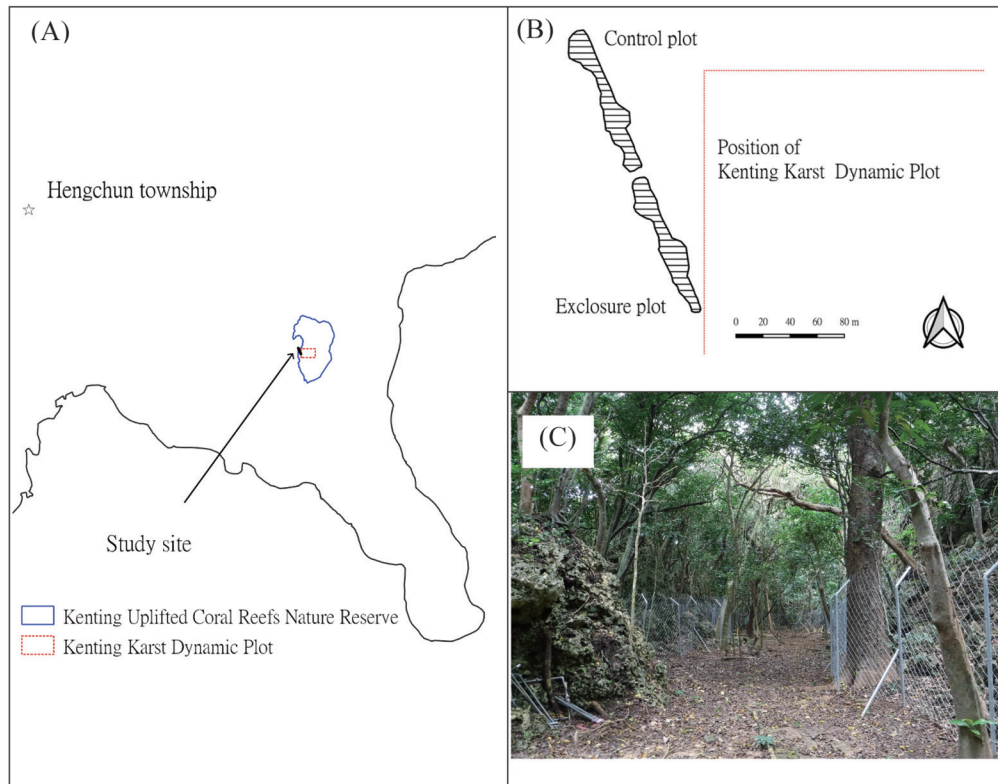
試驗地位於臺灣南端墾丁高位珊瑚礁自然保留區內，海拔高度為200~300 m。依據中央氣象局恆春測候站1990~2020年間之資料(中央氣象局網站資料)，本區平均年降雨量2054 mm，但乾季、雨季區別明顯，85%的降雨量集中在5~9月，10月至翌年4月為盛行東北季風(俗稱落山風)的乾季；月均溫以一月最低(21.0°C)，七月最高(28.7°C)。植群方面，自然保留區內面積為10 ha之墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區有95種木本植物，優勢樹種為黃心柿、鐵色(*Drypetes*

*littoralis*)、紅柴(*Aglaia formosana*)、山柚(*Champereia manillana*)、咬人狗(*Dendrocnide meyeniana*)等(Wu et al. 2011)。梅花鹿密度方面，估計此保留區於2017年梅花鹿的密度約為100隻 $\text{km}^{-2}$  (Pei 2017)；鄰近的恆春熱帶植物園自2016年至2020年藉紅外線自動相機監測梅花鹿活動，發現其出現頻度整體呈上升趨勢(第一作者未發表資料)。

於2018年12月在墾丁高位珊瑚礁自然保留區內設置圍籬樣區(Fig. 1A, B)。立柱為圓形鍍鋅鐵管，網片採用菱形鍍鋅鐵網，高度2.5 m。圍籬架設半年內曾有野豬拱土鑽入圍籬內覓食，造成鐵質網片變形，顧慮長期可能會失去阻擋梅花鹿的功效，因此在圍籬基部再覆蓋1 m寬的尼龍網片，將其對折成L型平貼固定於地面，防止再產生動物入侵的破口。該圍籬設置於兩道突起珊瑚礁岩間的長帶狀平坦谷地(Fig. 1C)，樣區呈西北-東南走向，長度約100 m，寬度5~15 m不等，面積約890  $\text{m}^2$ 。在圍籬內劃分19條垂直於長軸的5 m寬小樣帶，各小樣帶再劃分5×5 m的1~3個樣方，共計40個樣方。在圍籬內的長軸及小樣帶上，放置適量的鏤空踏板，降低研究人員調查時對土壤環境的衝擊。另於圍籬區西北端相連通的谷地，設置對照樣區(Fig. 1B)，面積約850  $\text{m}^2$ 。對照樣區也以同樣方法設置19條小樣帶，再劃分計有34個樣方。在研究期間圍籬樣區內未發現梅花鹿啃食新生萌枝，也無排遺或蹄印等梅花鹿活動的痕跡。

### 樹苗群落的組成及梅花鹿啃食痕跡調查

圍籬樣區及對照樣區於2019年4月首次調查胸徑(DBH) < 1 cm樹苗的群落組成。因為不同物種的樹苗其單葉面積大小差異很大，吸引梅花鹿啃食利用的效應不同，且不同物種新生苗萌發的季節及出現的數量差異也很大，加上此處新生幼苗存續時間多不超過6 mo (Lin et al. 2017)，因此依據個體形體大小及發育程度，將樹苗細分為大苗(large-sized seedlings)、中苗(middle-sized seedlings)、新生苗(emerging seedlings)三類形體。植株高度≥ 10 cm者即視為大苗，將其繫上塑膠牌(長4 cm、寬1 cm)



**Fig. 1.** Study site located on the Hengchun Peninsula of southern Taiwan (A). The enclosure plot and control plot were adjacent to the Kenting Karst Dynamic Plot (B). View inside the enclosure plot showing the valley habitat (C).

編號標記、標定位置並量測植株高度。例外的樹種為大葉山欖及柿葉茶茱萸(*Gonocaryum calleryanum*)，因其種子較為大型，種子萌發後新生幼苗高度常 $\geq 10$  cm，故展葉後即視為中苗，若後續長出的葉片長度 $\geq 15$  cm才將其判定為大苗。調查時植株高度 $<10$  cm者視為中苗或新生苗。若植株高度 $<10$  cm，但本葉已明顯成長，或莖部已明顯木質化，則判定為中苗；若植株處於大量發生階段、莖部尚未木質化、僅有子葉，或已出現本葉但仍為幼嫩狀態，則視為新生苗。後續於2019年10月、2020年1月、2021年2月，分別進行第2、3、4次調查，記錄原本植株之存活狀態及高度，也記錄新增之天然更新苗種類及數量。

本研究也計算兩樣區之三種形體類別苗木，於4次調查時的香農-威納多樣性指數

(Shannon-Wiener index,  $H'$ )及辛普森多樣性指數(Simpson's index,  $\lambda$ )，計算公式如下：

$$H' = -\sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i}{N}\right) \ln\left(\frac{n_i}{N}\right) \dots\dots\dots (1)$$

$$\lambda = -\sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)}\right) \dots\dots\dots (2)$$

公式中 $n_i$ 為第 $i$ 種之株數， $N$ 為全部株數， $s$ 為物種數。

此外，也繪製兩樣區大苗或中苗，分別於第1或第4次調查時的等級-豐量曲線(rank-abundance curve)。以兩樣區大苗(或中苗)於各次調查時出現之物種為樣本，計算各物種之株數佔該樣區苗木總株數的豐量比例(proportional abundance)，再將各物種依其豐量比例高低排列等級(rank)，以豐量比例為縱軸，豐量等級(abundance rank)為橫軸，繪製等級-豐量曲線

(Molles 2016)。豐量等級總數可顯示其物種豐富度(species richness)，曲線分布樣式可顯現各物種豐量比例差異大小。

自第2次調查開始，也記錄兩樣區大苗是否有遭梅花鹿啃食的痕跡。梅花鹿取食成熟葉片的方式通常會殘留纖維較粗的葉柄與小部分葉片基部，因此依據植株完整葉片與殘存破損葉片的數量，推估該樹苗全株葉片遭啃食的程度，若植株主莖遭截斷後再重新萌蘖，則判定該樹苗單株之啃食率(browsing rate, BR)為 > 60%；植株若完全無葉片或僅有啃食之後再萌蘖的未成熟葉片，則判定該樹苗單株之BR為100%。對照樣區個別樹種大苗族群之啃食頻度(browsing frequency, BF)的計算方法為：(該樹種大苗遭啃食株數/該樹種大苗全部株數)，啃食頻度數值在0.0~1.0範圍。對照樣區個別樹種大苗族群平均啃食率的計算方法為：(該樹種所有遭啃食大苗單株之啃食率的加總值/該樹種大苗所有遭啃食的植株數量)。此外，本研究藉計算Ivlev's選擇指數(Ivlev's index of electivity) (Strauss 1979)來指示梅花鹿對各樹種大苗葉片的選擇偏好程度，計算公式如下：

$$E = (R_i - P_i) / (R_i + P_i) \dots\dots\dots (3)$$

E為梅花鹿對各樹種大苗葉片的選擇偏好度； $R_i$ 為*i*物種被取食量佔所有被取食量的比例，(亦即*i*種類被取食的單位食物量總和/所有被取食單位食物量總和，於本研究1株大苗視為1單位食物量)； $P_i$ 為*i*物種食物量在環境中佔所有潛在食物量的比例，於本研究為在該次調查時*i*物種大苗株數，佔對照樣區所有大苗株數的比例。此選擇指數數值範圍在-1.0~1.0之間，負值表示梅花鹿會避免取食該種樹苗；0表示梅花鹿對取食該種樹苗並無偏好性；正值表示梅花鹿會主動選擇取食該種樹苗。將本研究調查到的樹苗群落各組成樹種區分為梅花鹿高度偏好取食(Ivlev's選擇指數 $\geq 0.70$ )、中度偏好取食(Ivlev's選擇指數0.10~0.69)、不偏好取食(Ivlev's選擇指數 $< 0.10$ )三類適口性類別。前兩類合併通稱為梅花鹿較偏好取食的樹種。此外，有些樹種只在圍籬樣區出現，並未遭梅花鹿啃食，無法計算其Ivlev's選擇指數，故依

據Yeh et al. (2021)報導的梅花鹿對不同樹種枝葉食性試驗之平均啃食率，區分梅花鹿對取食該種樹苗之高度偏好、中度偏好、不偏好的程度，區隔分界點為平均啃食率70%及20%。

#### 易受害樹種苗木人為復育栽植

於2019年5月在圍籬及對照兩樣區都栽植梅花鹿適口性高，或現地小苗已開始遭梅花鹿啃食的12種苗木，樹種包括分布於礁頂生育地之鐵色、枯里珍、山柚、樹青(*Planchonella obovata*)；廣泛分布之黃心柿、大葉山欖、茄冬(*Bischofia javanica*)、咬人狗；分布於谷地生育地之蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa*)、土楠(*Cryptocarya concinna*)、臺灣梭羅樹(*Reevesia formosana*)、番仔林投(*Dracaena angustifolia*)等(Table 1)。試驗材料是由附近林地採取之種子育成苗木，或採集樣區外林下天然更新苗。栽植時苗木高度在5~30 cm範圍，每種30~65株。因苗木數量有限，且判斷苗木栽植於缺乏圍籬保護的對照樣區後，在短期內即會遭梅花鹿嚴重啃食，故同一樹種在對照樣區栽植之苗木數僅為圍籬樣區的一半，大多為11~15株，圍籬樣區栽植總數為318株，對照樣區則共栽植159株(Table 1)。栽植樹種沿著谷地短軸方向，以60~100 cm間距排列配置，同一樹種群植1~2排並標定苗木位置。苗木於出栽時記錄苗高及成熟葉片數，後續每隔2~3天記錄各單株葉片數，計算其葉片留存率(leaf retention rate) (當次調查葉片數/首次調查葉片數)及苗木死亡率(死亡株數/栽植株數)。當對照樣區大多數苗木消失，株數變化趨緩後，逐漸延長調查期間，至2021年1月起與天然更新苗的調查同時進行。

#### 統計分析

藉Wilcoxon signed-rank test比較第1及第4次調查期間，以樹種為單位，成對比較合併梅花鹿中度與高度偏好取食樹種，在兩樣區大苗株數改變比例(changing ratio of individuals)之差異顯著性。藉Wilcoxon rank-sum test比較兩種處理(有、無圍籬保護)之不偏好取食樹種大苗

**Table 1. Distribution habitats, shade-tolerance levels (ST level), palatability by deer (Pal.), and planted individual of seedlings of vulnerable tree species in the enclosure and control plots in Kenting Karst Forest**

Species	Habitat	ST level	Pal. (%)	Planted individuals	
				Exclosure	Control
<i>Antidesma pentandrum</i> (枯里珍)	Ridge <sup>1)</sup>	Tolerant <sup>2)</sup>	100 <sup>3)</sup>	23	12
<i>Bischofia javanica</i> (茄冬)	Ubiquitous	Intolerant	28	23	11
<i>Champereia manillana</i> (山柚)	Ridge	Tolerant	73	34	12
<i>Cryptocarya concinna</i> (土楠)	Valley	Tolerant	17	22	12
<i>Dendrocnide meyeniana</i> (咬人狗)	Ubiquitous	Intolerant	100	24	12
<i>Diospyros maritima</i> (黃心柿)	Ubiquitous	Very tolerant	74	43	22
<i>Dracaena angustifolia</i> (番仔林投)	Valley	-	99	24	14
<i>Drypetes littoralis</i> (鐵色)	Ridge	Very tolerant	48	28	15
<i>Melanolepis multiglandulosa</i> (蟲屎)	Valley	Very intolerant	92	25	12
<i>Planchonella obovata</i> (樹青)	Ridge	Mid-tolerant	47	20	12
<i>Palaquium formosanum</i> (大葉山欖)	Ubiquitous	Mid-tolerant	97	22	13
<i>Reevesia formosana</i> (臺灣梭羅樹)	Valley	Tolerant	0	29	12

<sup>1)</sup> Reported by Wang et al. (2004); <sup>2)</sup> Reported by Kuo et al. (2021); <sup>3)</sup> Reported by Yeh et al. (2021).

株數改變比例，分別與中度或高度偏好取食樹種大苗之株數改變比例的差異顯著性。藉迴歸分析檢定對照樣區第4次調查時23樹種之被梅花鹿取食的Ivlev's選擇指數，與人為餵食試驗相同樹種的Ivlev's選擇指數間是否具顯著相關。本研究資料分析與統計檢定皆是以R 3.6.1統計語言(R Core Team 2019)進行。

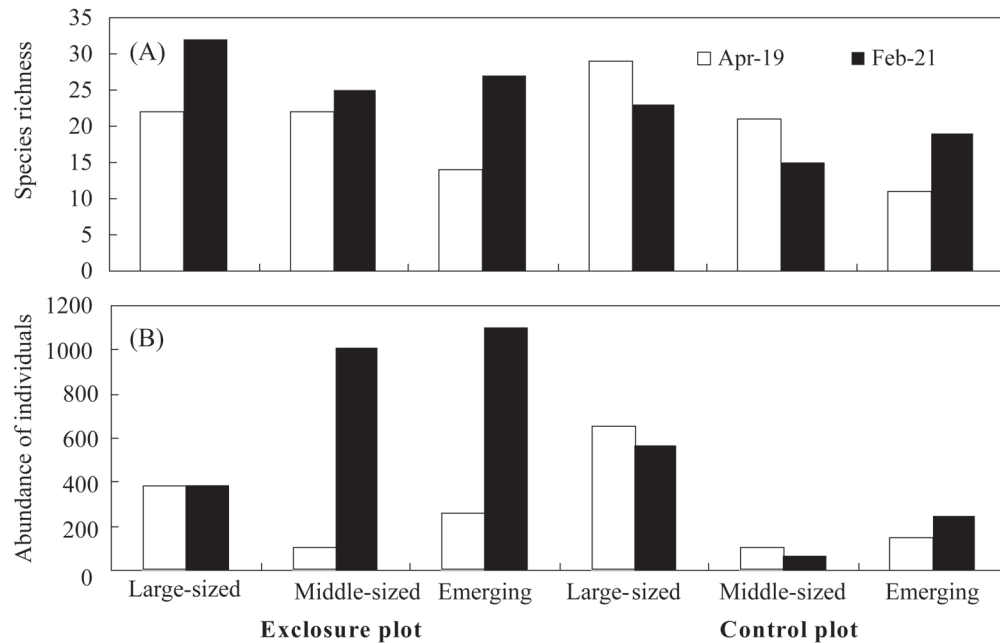
## 結果

### 樹苗更新在圍籬內外的差異

比較第1次(Apr. 2019)及第4次(Feb. 2021)調查時，三種形體類別苗木物種豐富度(物種數)的改變，發現圍籬樣區之大苗、中苗、新生苗的物種豐富度分別增加10、3、13種；相反的，對照樣區之大苗、中苗均減少6種，新生苗卻增加8種(Fig. 2A)。前後兩次調查期間的株數變化方面，大苗在圍籬樣區增加7株，在對照樣區卻減少78株；調查期間圍籬樣區中苗由95株增至1007株，而對照樣區卻由98株減至62株；若不計為數眾多但只有兩片子葉的茄冬嫩苗，則兩次調查期間圍籬及對照樣區分別增加845株及97株數新生苗(Fig. 2B)。圍籬樣區由第1次至第

次調查，大苗、中苗及新生苗合計總數由727株增加到2491株，提高為3.4倍，對照樣區則為由897株減少到880株。

物種多樣性的變化方面，圍籬樣區大苗於調查期間的香農-威納多樣性指數( $H'$ )由2.01持續增加到2.51；相反的，對照樣區則由2.08持續下降至1.75 (Fig. 3A)。中苗的 $H'$ 數值在兩樣區都呈現下降趨勢，但下降幅度卻是以圍籬樣區較大(Fig. 3B)。兩樣區新生苗(不含茄冬)於第2次調查時 $H'$ 數值都下降之後上升，但兩樣區的 $H'$ 數值則極為相近(Fig. 3C)。三種形體類別苗木的辛普森多樣性指數在兩樣區的變化(Fig. 3D-F)，與香農-威納多樣性指數的變化樣式(Fig. 3A-C)極為類似。另一方面，等級-豐量曲線顯示在第1次(Fig. 4A)或第4次(Fig. 4B)調查時，兩樣區大苗曲線變化趨勢極為類似，但大苗豐量等級總數(物種豐富度)原本以對照樣區較高，兩年後卻以圍籬樣區較高。中苗的等級-豐量曲線顯示，第1次調查時豐量等級總數及曲線變化趨勢在兩樣區都相近(Fig. 4C)；然而，兩年後圍籬樣區中苗的豐量等級總數比對照樣區高出10種，但兩樣區於豐量等級排序第2種之後，兩曲線變化趨勢即類似(Fig. 4D)。



**Fig. 2.** Species richness (A) and abundance of individuals (B) of large-sized, middle-sized, and emerging seedlings in the enclosure and control plots at the first (Apr. 2019) and last (Feb. 2021) censuses.

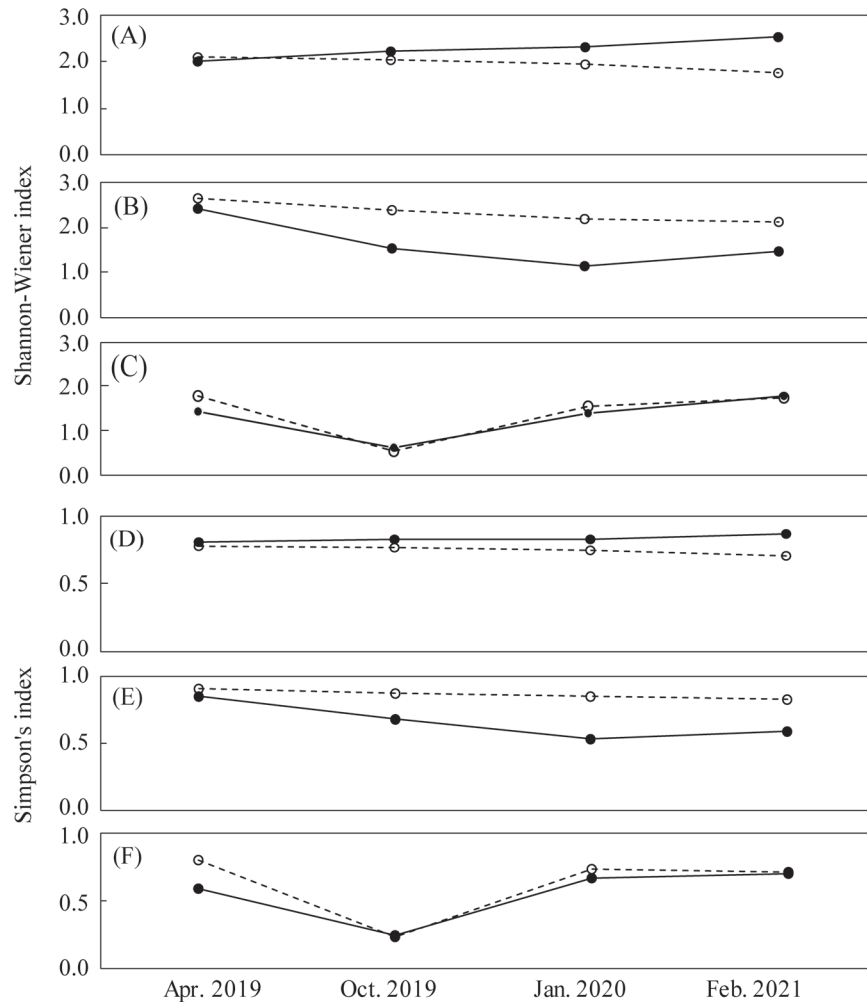
#### 梅花鹿取食偏好對樹苗數量變化的影響

比較梅花鹿同一類取食偏好樹種，三種形態類別苗木在兩樣區植株數量增減的差異，結果發現圍籬樣區除了梅花鹿較不好取食之大苗的數量降低之外，其餘各類樹苗無論梅花鹿取食偏好如何，於第1及第4次調查期間的數量均增加(Fig. 5)。相反的，對照樣區梅花鹿中度及高度偏好取食的大苗，其數量分別減少26、52%，而中苗數量分別減少57、84%；梅花鹿不偏好取食的大苗及中苗數量分別僅減少9及4% (Fig. 5)。新生苗方面，梅花鹿三類取食偏好的株數在兩樣區都增加，但圍籬樣區增加的數量遠高於對照樣區(Fig. 5)。

圍籬樣區及對照樣區於4次調查期間，梅花鹿三類取食偏好個別樹種大苗族群量的變化情形列如Table 2。圍籬樣區於第1或第2次調查時有出現大苗的樹種共28種。若不區分梅花鹿取食偏好，該28樹種中有14種大苗之株數增加，6種株數無改變，8種株數減少(Table 2)。然而，對照樣區於第1次調查時有出現大苗的29樹種

中，株數減少者高達21種，只有3種株數增加(Table 2)。合併梅花鹿中度與高度偏好取食，調查期間兩樣區可進行成對比較的15樹種，發現圍籬樣區其中有8種大苗的株數為正成長，而對照樣區正成長者僅2種(Table 2)，致該兩類較受偏好取食之大苗，在圍籬樣區整體的株數正成長比例顯著高於對照樣區(0.74 vs. -0.46,  $p = 0.003$ )。對照樣區梅花鹿不偏好、中度、高度偏好樹種大苗的株數改變比例平均值分別為-0.21、-0.54、-0.51，雖以不偏好取食樹種株數減少的程度較小，但統計上不具顯著差異( $p = 0.06$ )。圍籬樣區梅花鹿上述三類取食偏好樹種大苗的株數改變比例平均值分別為-0.23、0.47、1.04，反而以不偏好取食樹種的株數正成長比例最低(負值)，但與另兩類樹苗均不具顯著差異( $p = 0.089$ )。上述結果顯示，圍籬阻絕梅花鹿啃食，對於梅花鹿較偏好取食之樹種的大苗，確實具有保護效果。相對的，未受圍籬保護，梅花鹿較偏好取食之樹種的大苗，其族群量會顯著減少。





**Fig. 3.** Values of the Shannon-Wiener index of large-sized (A), middle-sized (B) and emerging (C) seedling communities in the exclusion plot (—●—) and control plot (---○---) at each census. Values of Simpson's index are shown in (D)~(F) in the same order of the 3 seedling categories.

對照樣區大苗遭梅花鹿啃食的程度

對照樣區於第2次調查時，發現26種大苗中的12種，計98株遭梅花鹿啃食，其中有6樹種遭啃食的頻度(BF)超過0.50 (Table 3)。在平均啃食率(BR)方面，BR數值為100%者為石朴(*Celtis formosana*)及黃心柿，而大葉楠(*Machilus japonica* var. *kusanoi*)、臺灣欒樹(*Koelreuteria henryi*)、石苓舅(*Glycosmis citrifolia*)、澀葉榕(*Ficus irisan*)的BR數值則在95~80%；然而有14樹種大苗的植株完全未遭啃食(Table 3)。至第4次調查時，23種大苗中BF數值為1.00者高

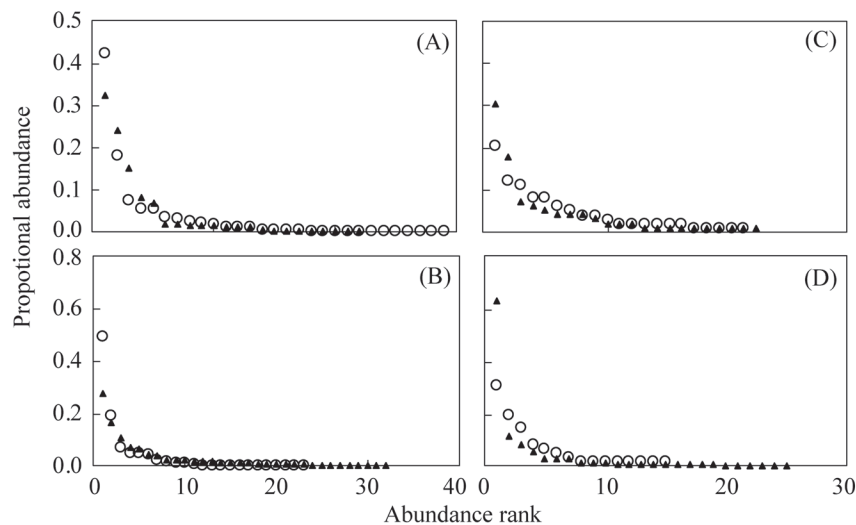
達11種，且這些物種的植株數量都少於4株；此11樹種中有6種在第2次調查時並未被梅花鹿啃食，但到第4次調查時被梅花鹿成功覓食 (Table 3)。第4次調查時梅花鹿均未取食臺灣土沉香(*Excoecaria formosana*)、小芽新木薑子(*Neolitsea parvigemma*)、小葉樹杞(*Ardisia quinquegona*)、紅柴、及樹杞(*Ardisia sieboldii*)等7樹種的大苗，其BR數值均為0，Ivlev's選擇指數均為-1.00 (Table 3)，顯示梅花鹿的取食行為會避開這些樹種。第4次調查時對照樣區大苗中有13種的Ivlev's選擇指數大於0.70，代表梅花

**Table 2. Dynamics of abundance in large-sized seedlings in the exclosure plot and control plot at each census. CR denotes the changing ratio of individuals between the 1<sup>st</sup> and 4<sup>th</sup> censuses. *Italicized numbers denote the CR between the 2<sup>nd</sup> and 4<sup>th</sup> censuses. Species preference levels follow Ivlev's index in Table 3 or else follow feeding tests reported by Yeh et al. (2021)***

Species	Exclosure plot					Control plot				
	1 <sup>st</sup>	2 <sup>nd</sup>	3 <sup>rd</sup>	4 <sup>th</sup>	CR	1 <sup>st</sup>	2 <sup>nd</sup>	3 <sup>rd</sup>	4 <sup>th</sup>	CR
<b>Less preference</b>										
<i>Aglaia formosana</i>	90	76	68	64	-0.29	48	49	47	40	-0.17
<i>Gonocaryum calleryanum</i>	57	50	18	16	-0.72	0	0	0	0	-
<i>Excoecaria formosana</i>	30	32	31	41	0.37	274	275	283	282	0.03
<i>Neolitsea parvigemma</i>	0	1	0	0	<i>-1.00</i>	4	4	3	1	-0.75
<i>Ardisia sieboldii</i>	7	7	7	9	0.29	35	32	31	28	-0.20
<i>Cryptocarya concinna</i>	1	1	1	1	0.00	8	7	8	6	-0.25
<i>Arenga tremula</i>	0	0	1	0	-	0	0	0	0	-
<i>Litsea hypophaea</i>	0	0	0	1	-	1	2	2	1	0.00
<i>Swietenia macrophylla</i>	0	0	0	1	-	0	0	0	0	-
<i>Maesa perlaria</i> var. <i>formosana</i>	0	0	0	0	-	36	27	28	29	-0.19
<i>Ardisia quinquegona</i>	0	0	0	0	-	2	2	2	2	0.00
<i>Croton cascarilloides</i>	0	0	0	0	-	21	18	17	14	-0.33
<b>Mid-preference</b>										
<i>Diospyros blancoi</i>	121	121	114	107	-0.12	117	112	112	109	-0.07
<i>Diospyros maritima</i>	25	24	25	27	0.08	7	7	7	8	0.14
<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i>	7	6	7	10	0.43	13	15	10	2	-0.85
<i>Drypetes littoralis</i>	5	6	10	17	2.40	0	0	0	0	-
<i>Sapindus mukorossi</i>	4	0	0	0	-1.00	3	0	0	0	-1.00
<i>Liodendron formosanum</i>	1	2	3	3	2.00	0	0	0	0	-
<i>Bischofia javanica</i>	0	8	2	8	<i>0.00</i>	0	0	0	0	-
<i>Murraya exotica</i>	0	0	1	1	-	0	0	0	0	-
<i>Leea guineensis</i>	0	0	1	1	-	1	0	0	0	-1.00
<i>Crateva adansonii</i> subsp. <i>formosensis</i>	0	0	0	1	-	0	0	0	0	-
<i>Diospyros eriantha</i>	1	1	1	1	0.00	1	1	1	1	0.00
<i>Planchonella obovata</i>	0	0	0	0	-	1	0	0	0	-1.00
<b>High preference</b>										
<i>Melicope semecarpifolia</i>	6	5	4	4	-0.33	11	10	10	4	-0.64
<i>Glochidion philippicum</i>	4	4	4	6	0.50	23	39	34	26	0.13
<i>Beilschmiedia erythrophloia</i>	1	1	1	1	0.00	2	2	1	1	-0.50
<i>Koelreuteria henryi</i>	2	2	2	1	-0.50	8	2	0	0	-1.00
<i>Celtis formosana</i>	1	2	2	3	2.00	3	3	2	1	-0.67
<i>Dendrocnide meyeniana</i>	1	2	3	6	5.00	1	1	1	0	-1.00
<i>Ficus septica</i>	0	4	5	6	<i>0.50</i>	1	1	1	1	0.00
<i>Palaquium formosanum</i>	6	7	17	26	3.33	1	2	1	1	0.00
<i>Champereia manillana</i>	0	1	1	4	3.00	2	2	2	1	-0.50
<i>Ficus irisana</i>	0	1	0	0	<i>-1.00</i>	2	2	1	0	-1.00
<i>Macaranga tanarius</i>	1	2	2	2	1.00	0	0	0	0	-
<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	1	2	2	2	1.00	0	0	0	0	-

con't

<i>Pisonia umbellifera</i>	0	5	5	5	0.00	0	0	0	0	-
<i>Dracaena angustifolia</i>	0	0	1	2	-	0	0	0	0	-
<i>Clausena excavata</i>	0	0	0	0	-	2	2	1	1	-0.50
<i>Trichodesma calycosum</i>	0	0	0	0	-	4	4	4	2	-0.50
<i>Glycosmis citrifolia</i>	4	4	4	4	0.00	17	19	16	10	-0.41
<i>Boehmeria nivea</i> var. <i>tenacissima</i>	0	0	0	2	-	0	0	0	0	-



**Fig. 4.** Species rank-abundance curve of large seedlings in Apr. 2019 (A), large seedlings in Feb. 2021 (B), middle-sized seedlings in Apr. 2019 (C), and middle-sized seedlings in Feb. 2021 (D) in the enclosure plot (▲) and control plot (○).

鹿高度偏好取食這些樹種。

#### 栽植苗的存活及葉片留存率

圍籬及對照樣區於2019年5月分別栽植317、159株易遭梅花鹿啃食危害樹種的12種苗木。栽種後6 d (1 wk)對照樣區的鐵色及番仔林投(*Dracaena angustifolia*)立即遭嚴重啃食，幾無留存葉片，該12種栽植苗的平均死亡率已達38%，而圍籬樣區栽植苗均全數存活(Table 4)。栽植24 wk後圍籬樣區臺灣梭羅樹的栽植苗全數死亡，而對照樣區有7樹種全數死亡，苗木平均死亡率已高達92%，且平均葉片留存率僅剩3% (Table 4)。栽植9 mo後，圍籬樣區栽植苗平均葉片留存率為53%，而對照樣區僅為2%；栽植21 mo後，對照樣區栽植苗的死亡率提高至98%，只有1株枯里珍及2株鐵色存活，而圍籬樣區12

種栽植苗中仍有11種存活，計120株，平均存活率為38%，其中枯里珍、黃心柿、番仔林投、鐵色、樹青的存活率> 50%，然而，茄冬、山柚、咬人狗、蟲屎的存活率只有4~12% (Table 4)。

## 討論

### 設置圍籬對樹苗群落的恢復效果

設置圍籬防止梅花鹿取食幼齡植株，應有助於維持森林正常的更新過程。有研究發現設置圍籬阻隔大型草食動物啃食後，樹苗群落的物種豐度及多樣性會高於圍籬外的對照區 (Habeck and Schultz 2015, Lu 2018, Ramirez et al. 2019)。但也有研究發現圍籬設施僅提高苗木數量及促進苗木生長，但物種豐度並未顯著提高(Kumar et al. 2006, Nishizawa et al. 2016)。

**Table 3. Abundance of individuals (Ind), browsed individuals (B-ind), mean browsing rate of browsed individuals (BR, %), and browsing frequency (BF) of large-sized seedlings on the 2<sup>nd</sup> and 4<sup>th</sup> censuses in the control plot. Values of Ivlev's index of large-sized seedlings at the 4<sup>th</sup> census are provided**

Species	2 <sup>nd</sup> census (Oct. 2019)				4 <sup>th</sup> census (Feb. 2021)				Ivlev's index
	Ind	B-ind	BR	BF	Ind	B-ind	BR	BF	
<b>High preference</b>									
<i>Trichodesma calycosum</i>	4	4	48	1.00	2	2	98	1.00	0.81
<i>Koelreuteria henryi</i>	2	2	90	1.00	0	-	-	-	-
<i>Celtis formosana</i>	3	1	100	0.33	1	1	100	1.00	0.81
<i>Melicope semecarpifolia</i>	10	8	78	0.80	4	4	89	1.00	0.79
<i>Clausena excavata</i>	2	1	50	0.50	1	1	90	1.00	0.79
<i>Beilschmiedia erythrophloia</i>	2	0	0	0.00	1	1	80	1.00	0.77
<i>Ficus irisana</i>	2	1	80	0.50	0	-	-	-	-
<i>Glycosmis citrifolia</i>	19	10	80	0.53	10	9	79	0.90	0.74
<i>Glochidion philippicum</i>	39	18	38	0.46	26	23	67	0.88	0.70
<i>Champereia manillana</i>	2	0	0	0.00	1	1	60	1.00	0.70
<i>Ficus septica</i>	1	0	0	0.00	1	1	60	1.00	0.70
<i>Dendrocnide meyeniana</i>	1	0	0	0.00	0	-	-	-	-
<i>Palaquium formosanum</i>	2	0	0	0.00	1	1	60	1.00	0.70
<b>Mid-preference</b>									
<i>Diospyros eriantha</i>	1	0	0	0.00	1	1	50	1.00	0.66
<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i>	15	2	95	0.13	2	2	45	1.00	0.62
<i>Diospyros maritima</i>	7	2	100	0.29	8	3	75	0.38	0.46
<i>Diospyros blancoi</i>	112	48	47	0.43	109	60	44	0.55	0.40
<b>Less preference</b>									
<i>Litsea hypophaea</i>	2	0	0	0.00	1	1	10	1.00	-0.02
<i>Cryptocarya concinna</i>	7	0	0	0.00	6	1	30	0.17	-0.35
<i>Excoecaria formosana</i>	275	1	40	0.00	282	0	0	0.00	-1.00
<i>Aglaia formosana</i>	49	0	0	0.00	40	0	0	0.00	-1.00
<i>Maesa perlaria</i> var. <i>formosana</i>	27	0	0	0.00	29	0	0	0.00	-1.00
<i>Croton cascarilloides</i>	18	0	0	0.00	14	0	0	0.00	-1.00
<i>Neolitsea parvigemma</i>	4	0	0	0.00	1	0	0	0.00	-1.00
<i>Ardisia quinquegona</i>	2	0	0	0.00	2	0	0	0.00	-1.00
<i>Ardisia sieboldii</i>	32	0	0	0.00	28	0	0	0.00	-1.00
<b>Total</b>	<b>640</b>	<b>98</b>			<b>571</b>	<b>112</b>			

本研究設置圍籬1年10個月後，圍籬樣區三種形體類別苗木的物種數均提高，而對照樣區大苗及中苗的物種數均減少(Fig. 2A)。在豐量方面，圍籬樣區出現大苗的32樹種中，株數增加者高達22種(Table 2)，且中苗及新生苗群落的豐量分別增加960、330% (Fig. 2B)。對照樣區

大苗及中苗整體的豐量分別減少12、37%，但可能因調查時幼苗剛萌芽但尚未被取食，對照樣區新生苗豐量增加65%。本研究兩個樣區在調查期間新生苗的物種數及株數均有增加，反映了在森林冠層仍完整的狀況下，許多樹種仍可結實產生種子，傳播進入兩樣區並發芽長出

**Table 4. Seedling mortalities and leaf retention rates of planted species in the enclosure plot and control plot at various periods after planting. # leaves denoted initial total leaf abundance of each species**

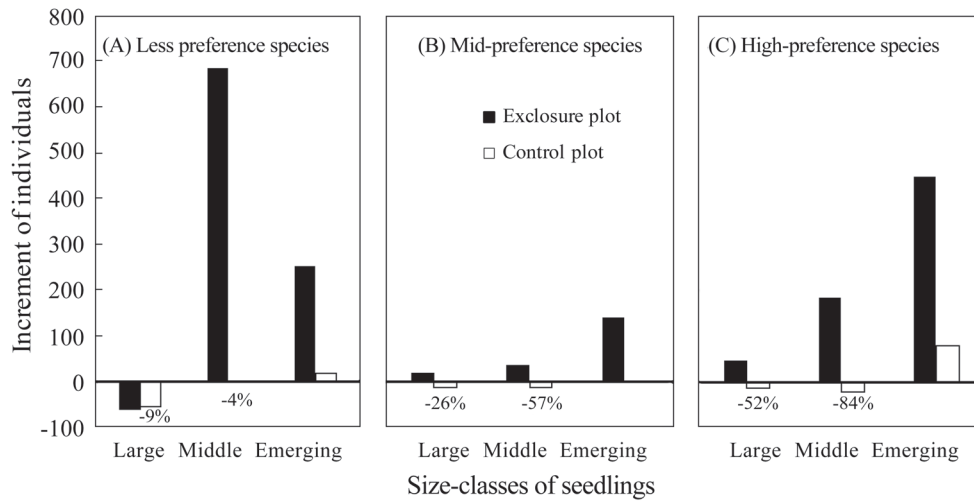
Species <sup>1)</sup>	Seedling mortality (%)						# leaves	Leaf retention rates (%)				
	1 wk	2 wk	7 wk	24 wk	9 mo	21 mo		1 wk	2 wk	7 wk	24 wk	9 mo
<b>Enclosure plot</b>												
<i>Antidesma p.</i>	0	9	22	35	39	39	65	100	92	75	69	65
<i>Bischofia j.</i>	0	0	13	52	74	96	131	100	100	83	48	25
<i>Champereia m.</i>	0	0	29	71	71	88	91	100	100	69	27	27
<i>Cryptocarya c.</i>	0	9	41	59	59	59	49	100	91	60	44	44
<i>Dendrocnide m.</i>	0	33	75	88	92	92	75	100	76	35	17	9
<i>Diospyros m.</i>	0	0	7	14	21	23	228	100	100	93	85	79
<i>Dracaena a.</i>	0	0	8	13	13	33	75	100	100	92	87	87
<i>Drypetes l.</i>	0	0	25	29	25	25	321	100	100	69	68	69
<i>Melanolepis m.</i>	0	16	56	80	84	96	54	100	93	49	17	14
<i>Palaquium f.</i>	0	0	14	23	23	41	64	100	100	89	75	75
<i>Planchonella o.</i>	0	0	5	45	50	70	43	100	100	98	47	45
<i>Reevesia f.</i>	0	28	79	100	100	100	61	100	74	24	0	0
Mean	<b>0</b>	<b>8</b>	<b>31</b>	<b>50</b>	<b>53</b>	<b>62</b>	-	<b>100</b>	<b>96</b>	<b>73</b>	<b>58</b>	<b>53</b>
<b>Control plot</b>												
<i>Antidesma p.</i>	0	0	25	67	75	92	27	100	100	57	24	15
<i>Bischofia j.</i>	18	27	100	100	00	100	53	69	36	0	0	0
<i>Champereia m.</i>	33	42	92	100	100	100	33	64	52	6	0	0
<i>Cryptocarya c.</i>	8	17	33	67	75	100	23	91	78	61	35	26
<i>Dendrocnide m.</i>	8	17	92	100	100	100	40	93	75	1	0	0
<i>Diospyros m.</i>	36	41	77	91	100	100	109	25	24	6	2	0
<i>Dracaena a.</i>	86	86	86	100	100	100	55	8	8	2	0	0
<i>Drypetes l.</i>	93	93	87	87	87	87	180	0	0	2	2	1
<i>Melanolepis m.</i>	50	58	75	100	100	100	30	47	33	5	0	0
<i>Palaquium f.</i>	38	54	77	100	100	100	41	29	23	8	0	0
<i>Planchonella o.</i>	50	58	67	100	100	100	28	54	39	32	0	0
<i>Reevesia f.</i>	8	42	83	92	100	100	23	91	70	17	0	0
Mean	<b>38</b>	<b>46</b>	<b>75</b>	<b>92</b>	<b>96</b>	<b>98</b>	-	<b>37</b>	<b>29</b>	<b>9</b>	<b>3</b>	<b>2</b>

<sup>1)</sup> Refer to Table 1 for species full scientific name.

新生苗。上述結果證實圍籬設置兩年內，三種形體類別樹苗群落的物種豐度及豐量都增加，顯示圍籬可發揮阻隔梅花鹿取食的功效，對恢復樹苗更新的效果顯著。

在個別樹種方面，圍籬樣區有幾個樹種的大苗數量明顯增多，例如大葉山欖、鐵色、台灣土沉香分別增加20、12、11株，而茄冬、稜果榕(*Ficus septica*)、咬人狗、皮孫木(*Pisonia*

*umbellifera*)、山柚則增加4~8株大苗，另外有14種於調查期間新增1~3株大苗(Table 2)。這些樹種新增的大苗，推測大多數是由中苗長高晉級而來；然而，茄冬、稜果榕、咬人狗為生長較快的陽性樹種(Kuo et al. 2021)，有可能是由新生苗長高成為大苗。圍籬樣區原本大苗株數眾多的毛柿(*Diospyros blancoi*)、紅柴、柿葉茶茱萸，調查期間其大苗數量逐漸減少，可能



**Fig. 5. Increment of individuals of the 3 size-classes of seedlings for species of lesser preference (A), mid-preference (B), and high preference (C) in the enclosure and control plots between the first and last censuses. Values in the figures denote the decreasing percentage of large- and middle-sized seedlings in the control plot.**

是母樹下方更新苗集中，受相鄰植株密度制約 (Lin et al. 2017) 而不利生存。然而，現地觀察發現毛柿死亡的植株，其葉片在圍籬前大多已遭梅花鹿嚴重取食，致健康狀況不良而死亡；紅柴及柿葉茶茱萸均為梅花鹿不偏好取食的物種，圍籬前其葉片並未遭危害，除了相鄰植株的競爭之外，林內光資源不足可能也會是該兩種大苗死亡的原因之一。本研究雖然未實際測定圍籬樣區內林下光量，但現地觀察該樣區上方的樹冠層大多為鬱閉狀態，而墾丁高位珊瑚礁森林在樹冠鬱閉的條件下，林下相對光量多只有1~2% (Kuo and Wu 1997, Wang et al. 1997, Kuo et al. 2007)，推測本研究兩樣區林內光資源也會很受限。圍籬樣區於少數光資源相對較高的微生育地，發現有幾株高度 $\geq 30$  cm之先驅種(血桐、蟲屎)或陽性樹種(咬人狗、稜果榕)的大苗發生。茄冬有8個植株在樹冠孔隙處長成大苗，雖然產生多達數千株的新生幼苗，但因其本質為陽性樹種，在光資源甚低的林下環境新生苗難以存活(Wang and Kuo 1995)。然而，在鬱閉度較高的森林下方出現的多為較耐陰的樹苗，其分布面積雖然較廣且數量較多，但大多數樹苗的高生長及新增葉片數都有限(未發表

數據)，植株的生長整體上是處於緩慢或停滯狀態。這些耐陰樹苗可忍受低光逆境，等待不定期且程度不一的樹冠擾動發生後，才可能會有較明顯的生長(Kuo et al. 2007)。

柿葉茶茱萸及大葉山欖在圍籬樣區內母樹結實量眾多，加上種子大型且發芽率高，發芽後的幼苗即達中苗體型，令該兩樹種於調查期間分別新增629及113株中苗。對照樣區內因為沒有柿葉茶茱萸的母樹，因此調查期間並未出現該樹種任何形體的苗木。此生態現象顯示，母樹的存在與否及種子的傳播限制，都會影響更新苗出現的種類及數量(Chang-Yang et al. 2013)。調查期間中苗新增株數較多的尚有皮孫木(82株)、大葉楠(52株)、鐵色(26株)、紅柴(24株)、台灣土沉香(23株)、黃心柿(11株)。這6種加上柿葉茶茱萸、大葉山欖、毛柿共9樹種，因為有較多的大苗與中苗族群，將來會是圍籬樣區樹苗群落最主要的組成份子，其它數量較少的23種則是維持物種多樣性的基礎物種。

Kumar et al. (2006)調查日本中部Ohdaigahara山區森林一處設置13年的圍籬樣區，發現圍籬內高度 $\leq 120$  cm的樹苗密度為 $40,365$ 株 $ha^{-1}$ ，是圍籬設置前的3倍。本研究圍

籬設置2年時，三類型體苗木整體的株數為2491株，換算樹苗密度為 $27,989 \text{株ha}^{-1}$ ，是圍籬初設置時( $8169 \text{株ha}^{-1}$ )的3.4倍。與上述日本研究案例比較，本研究樹苗群落的密度於圍籬設置2年內恢復速度相當快。圍籬設置後短期間個別樹種恢復的速度直接取決於種子產生及傳播進入林地的數量，主要與樣區及周邊母樹的結實量、豐歉年物候及傳播者動物的存在有關，後續則主要受制於個別樹種的耐陰性與微生育地光環境的配合。調查期間圍籬樣區柿葉茶茱萸及皮孫木的新增樹苗多於600株，大葉山欖、大葉楠、鐵色的新增樹苗則有上百株，顯示這5樹種成樹的生殖特性為結實量大，易於發芽長出眾多新生苗。柿葉茶茱萸、大葉山欖、皮孫木都具大型種子，大葉楠及鐵色的種子可被鳥類取食傳播(個人觀察)，大葉山欖種仁亦可食，也可能經由動物傳播。在生態生理性狀方面，大葉山欖屬中等耐陰樹種，大葉楠及皮孫木都是耐陰樹種，而柿葉茶茱萸及鐵色都是極耐陰樹種(Kuo et al. 2021)，這5樹種的天然更新苗都適合生長在光量較低的林下環境，易於恢復族群數量。圍籬樣區雖阻隔梅花鹿危害，但是結實量稀少、動物不易傳播、較不耐陰的樹種，即難在此環境長出更新苗，族群數量的恢復需要較長的時間。

#### 不同多樣性指數的比較

香農-威納多樣性指數( $H'$ )及辛普森多樣性指數( $\lambda$ )，都是結合物種豐度與物種均勻度(species evenness)兩種概念而創制，屬複合指數(MacDonald et al. 2017)，當物種豐度與均勻度兩者呈負相關時，這類複合指數會隱蔽該兩種組成要素的趨勢，讓研究成果無法清晰呈現，也與物種多樣性的直覺概念有糾葛(Hurlbert 1971, MacDonald et al. 2017)。此外，複合性的多樣性指數，相對於單純的物種豐度，於計算時賦予優勢種(株數較多者)較高的權重，株數較少的稀有種之權重較低(Hill 1973)，因此複合指數會受到少數族群量大發生之物種的影響，優勢種權重越高的指數則越容易受到影響。例如，本研究圍籬樣區的中苗群落，雖

然於調查期間其物種數及株數都增加，但增加的株數集中在柿葉茶茱萸(629株)、大葉山欖(113株)及皮孫木(82株)等少數物種，造成中苗群落的 $H'$ 數值由首次調查時的2.4下降到第4次調查時的1.5 (Fig. 3B)。相反的，中苗的等級-豐量曲線則呈現不同的結果。在第4次調查時，圍籬樣區中苗之豐量等級總數由22增加到26種，而對照樣區則由22種降至15種(Fig. 4D)，顯示對照樣區中苗群落的物種豐度不如圍籬樣區。同樣是顯示物種多樣性狀況，圍籬樣區中苗群落因有3種優勢種的存在，會顯著降低整體中苗群落的均勻度，致使屬複合指數的香農-威納指數的 $H'$ 及辛普森指數的 $\lambda$ 數值都會降低，圍籬樣區各次調查時中苗群落上述兩項多樣性數值可能因而都低於對照樣區(Fig. 3B, E)。然而，等級-豐量曲線顯示群落中各物種豐量比例的變化，並呈現整體的物種豐度(Fig. 4)，不會因為群落中有少數幾種數量眾多之優勢種而混淆該群落實際的物種多樣性狀況。本研究圍籬樣區的新生苗群落也有幾個明顯的優勢種，例如於第4次調查時圍籬樣區的紅柴、鐵色及大葉楠分別有110、115及133株新生苗，而皮孫木新生苗高達567株(佔總數1095株之51%)，上述4個優勢種會大幅降低圍籬樣區新生苗群落 $H'$ 及 $\lambda$ 數值。事實上，圍籬樣區中苗群落物種豐度比對照樣區多10種，總株數也比對照樣區高出甚多(1007 vs. 62株)；新生苗方面，圍籬樣區新生苗群落物種豐度比對照樣區高(26 vs. 18種)，總株數也比對照樣區多出848株(Fig. 2)，顯示圍籬阻絕梅花鹿啃食，的確可增加中苗及新生苗群落的物種豐度及豐量。然而，複合指數的香農-威納指數( $H'$ )及辛普森指數( $\lambda$ )計算結果(Fig. 3)，均無法顯現圍籬保護中苗及新生苗群落的功效。

Lu (2018)於墾丁高位珊瑚礁森林的小面積圍籬試驗，發現圍籬內樹苗的物種豐度及有效物種數( $e^H$ )均顯著高於圍籬對外，但圍籬內外的物種均勻度則無明顯差異，可能也同樣是受到少數會大量發生之樹苗的影響。此外，因為新生苗的產生在時間上具有高度變動性(Chang-Yang et al. 2013)，或是呈季節性波動(Lin et al.

2017)，加上種子萌芽長出小苗後可能經歷一段時間才會被鹿隻取食。上述原因都可能造成本研究兩樣區新生苗的 $H'$ 及 $\lambda$ 於第2次調查時大幅度降低(Fig. 3C)。設置圍籬可令圍籬樣區大苗群落的 $H'$ 及 $\lambda$ 高於對照樣區，但是中苗及新生苗群落並不如此。在應用方面，物種豐富度常被視為可靠且較直觀的物種多樣性評量方式(Wilsey et al. 2005, MacDonald et al. 2017)，複合性的多樣性指數似乎較適用於在物種豐富度及總數量相近的條件下，進一步比較兩區域的多樣性程度。此外，採用偏重稀少種或優勢種的指標，應該取決於研究背景及研究目的。本研究比較的對象為高位珊瑚礁森林幼齡植群，梅花鹿過度啃食會造成較偏好取食之樹種的稚樹及小苗族群消失，而設置圍籬之目的即在於避免更多樹種的幼齡植株遭危害，或積極的讓更多樹種的小苗於林下天然更新並建立。於本研究的情境中，兩樣區中苗及新生苗群落的物種豐富度及植株數量差距較大，藉複合性的多樣性指數來比較其多樣性，可能無法顯示設置圍籬顯著提高該兩形體苗木植株數量的效益。

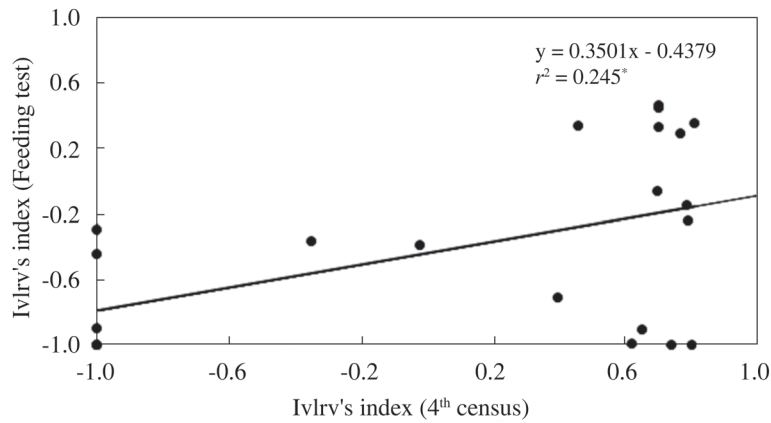
Habeck and Schultz (2015)認為試驗地若因鹿隻數量過多，致負面影響持續延續，或有外來種植物在當地歸化，或是採用不適當的多樣性指數進行評估時，可能無法顯示圍籬阻隔大型草食動物啃食，對地被層植物之物種豐富度及多樣性的促進效應。這可解釋本研究在排除鹿隻後，為何樹苗群落的物種多樣性並沒有顯著提高。另一方面，在大型草食動物族群量適度的情況下，可能有助於維持或提高地被層植物的物種多樣性。例如在巴西熱帶地區，大型草食動物的出現有助於減緩地被層植物多樣性下降的趨勢(Villar and Medici 2021)。於火燒和樹冠孔隙兩種擾動同時出現後，鹿隻在適度的族群量時會優先取食先驅性植物，可促進地被層草本植群之物種豐富度(Royo et al. 2010)。梅花鹿為廣泛取食者，當鹿隻密度為中等程度時，地區性的植物物種豐富度可達到最高(Suzuki et al. 2013)。本區域目前鹿隻族群量已達100隻 $\text{km}^{-2}$ (Pei 2017)，遠高於其它區域評估的最適族群量5~25隻 $\text{km}^{-2}$ (DeCalesta and Stout 1997)。相對

於圍籬樣區，本研究對照樣區之樹苗群落的物種豐富度會降低，且多數樹種苗木的族群量已呈負成長，天然更新困難，顯示此處鹿隻密度已超過中等程度甚多，無法維持此處森林樹苗群落的物種豐富度及植株豐富度。

#### 梅花鹿對不同樹苗之取食偏好

本研究第4次調查時對照樣區23樹種的大苗，有7種的葉片均未遭梅花鹿取食，Ivlev's選擇指數均為-1.00，然而有10樹種的大苗上述指數 $\geq 0.70$ (Table 3)，此現象與Yeh et al. (2021)野外餵食試驗的結果一樣，証實梅花鹿對不同樹種葉片的取食偏好差異很大。然而，本研究對照樣區23種大苗葉片遭梅花鹿取食的程度，與先前餵食試驗的結果並不完全一致。餵食試驗(Yeh et al. 2021)發現梅花鹿完全不取食或取食率極低的紅柴、臺灣山桂花、樹杞、小芽新木薑子，於本研究同樣也都未遭取食；但是餵食試驗完全不被取食的大葉楠、毛柿、石苓舅、假酸漿(*Trichodesma calycosum*)，前兩種於本研究遭中度取食，後兩種則遭高度取食(Table 3)。上述差異可能反映不同時期或地點，梅花鹿族群量相對於食物供給量的充裕或不足狀態(Yeh et al., 2021)。臺灣土沉香及裏白巴豆過去並無梅花鹿取食偏好程度的調查資料，本研究首次發現此兩植物為梅花鹿忌避取食的物種，其Ivlev's選擇指數均為-1.00 (Table 3)。餵食試驗發現梅花鹿適口性極高的臺灣欒樹、漚葉榕、大葉山欖、山柚、咬人狗、稜果榕(Yeh et al. 2021)，於本研究則同樣遭嚴重取食(Table 3)。將第4次調查時對照樣區23樹種大苗被取食的Ivlev's選擇指數，與Yeh et al. (2021)餵食試驗相同樹種的Ivlev's選擇指數進行迴歸分析，結果發現兩者雖然具顯著正相關，但相關程度並不高( $p = 0.016$ ,  $r^2 = 0.245$ ) (Fig. 6)，顯示Yeh et al. (2021)藉人為餵食枝葉測試梅花鹿取食偏好的結果，整體上雖然符合森林現地取食的偏好程度，但是因為兩種情境的食物供應情況不同，原來不會被取食的樹種開始遭到取食，致使兩種測試方式得到的偏好程度相關性較低。Chen et al. (2009)調查社頂地區野外梅花鹿取食





**Fig. 6.** Relationship between values of species Ivlev's index of large-sized seedlings in the control plot at the 4<sup>th</sup> census (Feb. 2021) and values of Ivlev's index of the same species reported by Yeh et al. (2021). \*  $p < 0.05$ .

葉片的食痕出現率，也發現80%樹種的適口性等級(分為1~5級)和臺北動物園餵食試驗的結果一致，顯示餵食測試可用來預測梅花鹿野外的取食選擇，但無法完全代表野外狀態。

#### 無圍籬保護對樹苗組成的影響

與本研究相鄰的墾丁森林動態樣區，於2001~2013年期間之許多樹種的稚樹族群量大幅減少，且不同樹種減少的程度不同(Wang et al. 2015)。Yeh et al. (2021)則發現不同樹種稚樹的族群量減少率，與梅花鹿對該樹種的取食偏好呈顯著正相關，梅花鹿偏好取食的幾種樹種，其稚樹族群減少率顯著較大。因為樹苗的更新與成長是稚樹族群量變動的重要原因(Chang-Yang et al. 2013)，而本研究結果顯示沒有圍籬保護時，大苗及中苗植株數量持續減少，其株數變化也如同稚樹族群的變化那樣，都會受到梅花鹿啃食的影響。VanderMolen and Webster (2021)報導美國賓州白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)密度6.5~9.3隻 $\text{km}^{-2}$ 的林地，經18年的監測發現鹿隻啃食對樹苗的更新具有強烈的篩選效應，某些樹種因此無法天然更新；上述研究也發現未受圍籬保護、高度在0.5~2.0 m的苗木稚樹，有90%的植株遭白尾鹿啃食。本研究墾丁高位珊瑚礁森林及其鄰近地區，梅花鹿密度估計已高達100隻 $\text{km}^{-2}$  (Pei 2017)，遠高於

上述美國賓州林地，本研究對照樣區多數適口性高之大苗及中苗，因為梅花鹿啃食而難以更新，此不利效應已呈現在植株高度 $< 10 \text{ cm}$ ，更為低矮的小苗木。

就個別樹種而言，本研究對照樣區29種大苗中，株數減少者高達21種，另有5種(原本僅1~2株)大苗之株數無改變，只有梅花鹿不偏好的臺灣土沉香、中度偏好的黃心柿、高度偏好的菲律賓饅頭果(*Glochidion philippicum*)的株數有少量增加(Table 2)。第4次調查時對照樣區大苗株數 $> 100$ 株的僅有臺灣土沉香(282株)、毛柿(109株)兩種。毛柿為梅花鹿中度偏好取食的物種，雖然在對照樣區大苗株數尚多，然而其中有55%的植株之葉片已遭啃食，被啃食的單株平均啃食率為44% (Table 3)，健康狀況並不佳，且該樣區毛柿中苗只發現1株而全無新生苗，顯示本樹苗極缺後繼者，長期以後難以成為該樣區樹苗群落主要的組成份子。對照樣區於第4次調查時大苗株數5~40株者多為梅花鹿不偏好取食的樹苗，包括紅柴(40株)、台灣山桂花(29株)、樹杞(28株)、裏白巴豆(14株)、土楠(6株)，另有梅花鹿中度偏好的黃心柿(8株)，高度偏好的菲律賓饅頭果(26株)及石苓舅(10株) (Table 2)。然而，後兩種90%的大苗植株已遭嚴重取食，且其中苗分別只餘9及1株，故此兩種樹苗長期之後也無法在對照樣區建立。黃心

柿苗木在梅花鹿出現前，是此高位珊瑚礁森林樹苗群落最優勢的組成，數量多到以「苗木地毯」來形容(作者野外觀察)，可惜過去並無調查數據顯示其豐量或密度。綜上所述，本研究缺乏圍籬保護的對照樣區，只有梅花鹿適口性低或忌避取食的物種，才有較高機會成長為大苗，樹苗群落將來會是以臺灣土沉香、紅柴、台灣山桂花、樹杞、裏白巴豆及土楠為主要組成。根據野外觀察，這些樹種苗木的族群分布樣式多為小面積群聚分布，並不會大面積隨機分布在整個樣區內。

然而，梅花鹿不偏好取食樹種的大苗，如果能成長到可被磨角的形體(胸徑1~2 cm)，又可能會面臨遭梅花鹿磨角而死亡的風險(Wang et al. 2019, Yeh et al. 2021)，致使森林植群整體的徑級結構由反J型逐漸變成鐘型(Wang et al. 2015)。若鹿隻密度未能「及時」隨著森林地被層供應食物的生產力下降而減少，新增補充的稚樹數量恐將不足以彌補遭到磨角死亡的數量，原本樹冠鬱閉的森林可能逐漸轉變為樹冠不連續，充滿孔隙的疏林植群形相。雖然本研究樣區的空間尺度對於梅花鹿活動範圍而言過小，且未包含較為崎嶇的珊瑚礁岩地形，但是對照樣區小苗數量的消長變化，以及受梅花鹿啃食危害情況，與整體高位珊瑚礁自然保留區差別不大。此處自然保留區的崎嶇礁岩生育地與平坦谷地生育地，兩者受梅花鹿影響的嚴重程度逐漸接近(作者個人觀察)。本研究結果對推測未來此高位珊瑚礁森林組成結構及植群形相的變化趨勢應有參考價值。因此，林業試驗所已另外設置2座面積分別為1.3及8.0 ha的圍籬區域，將來藉由較大空間尺度的植群監測調查，可獲得較為全面的數據，了解梅花對此森林的衝擊，並提出有效的因應對策。

#### 人為栽植樹苗對大苗群落復育的影響

人為栽植的12樹種中，臺灣梭羅樹、枯里珍及樹青等3樹種沒有成樹分布在圍籬樣區內，故於兩年調查期間也未曾出現上述樹種的天然更新苗。栽植21 mo後枯里珍、樹青分別有14、6株樹苗存活，可增加圍籬樣區樹苗群落的物

種豐度。若將第4次調查時圍籬樣區內尚存活的11種，共計120株栽植苗也併入計算圍籬樣區大苗群落的多樣性指數( $H'$ )，則 $H'$ 數值可由首次調查時的2.51提升為2.90，顯示人為栽植樹苗可提升大苗群落整體的物種豐度及物種多樣性。圍籬樣區人為栽植的樹苗雖然其死亡率低於有梅花鹿啃食危害的對照樣區，但是栽植24 wk後其整體死亡率已達50%，且大多數存活樹苗的葉片數量都沒有超過起始數量，顯示樹苗的成長並不佳。現地觀察發現栽植苗死亡的直接原因，為雨季期間因強降雨在谷地環境形成嚴重的地表逕流，部份栽植苗遭逕流沖刷或是遭凋落物掩埋而倒伏死亡或消失。如果該處天然更新的樹苗群落未遭梅花鹿嚴重危害，原本密集生長的幼齡植群應具有一定的水土保持功能，可減少地表逕流對栽植苗的機械危害。此外，因圍籬樣區上方樹冠鬱閉，而蟲屎為先驅樹種，茄冬及咬人狗為陽性樹種(Kuo et al. 2021)，栽植的苗木可能因環境光資源過低，光合作用碳收穫無法補償呼吸消耗，令其死亡率高於其他耐陰性較高的栽植樹苗。臺灣梭羅樹、山柚分別為極耐陰、耐陰樹種(Kuo et al. 2021)，理論上應可適應低光環境，但在圍籬樣區的死亡率卻很高，推測前者可能是苗木品質不佳，而後者為半寄生樹種，可能因為栽植後根系寄生不良而大量死亡。人為栽植樹苗雖然可在短期內促進圍籬樣區樹苗群落的物種多樣性，但在鬱閉森林下方應選用較耐陰的樹苗，在光資源較高的微生育地才栽植陽性的樹苗，且需考慮適當的栽植季節與合適的樹苗形體，才能有效達到人為復育的目標。

#### 結論

本研究設置圍籬阻絕梅花鹿活動，調查2年期間發現圍籬樣區三類形體之苗木整體的物種豐度與株數都持續提高，而對照樣區大苗及中苗的物種數與株數均下降。圍籬樣區三類形體苗木整體的株數已增為3.4倍，顯示苗木群落恢復速度快。柿葉茶茱萸、大葉山欖、皮孫木、大葉楠、鐵色此5樹種新增苗木數量多，族群恢

復較快。梅花鹿較偏好取食的樹種，於對照樣區大苗的數量增加程度顯著低於圍籬樣區，且對照樣區僅有3樹種之大苗的株數有微幅正成長，其餘樹種的株數大多為負成長。圍籬樣區大苗的多樣性指數( $H'$ )高於對照區，但中苗受到少數物種數量大增之影響，其 $H'$ 反而下降，若以等級-豐量曲線比較則可呈現圍籬保護的功效。梅花鹿的啃食壓力已經下達高度低於10 cm的低矮小苗，對於現地不同樹種小苗的取食偏好，與過去人為餵食試驗的結果具有顯著正相關，支持墾丁高位珊瑚礁森林個別樹種之稚樹大幅減少，是因遭梅花鹿取食之影響。人為栽植梅花鹿偏好取食之樹苗，短期間即可增加苗木物種數、族群量及物種多樣性，但仍需改進栽植技術以提高樹苗成活率。墾丁高位珊瑚礁森林內已有密度極高的野放梅花鹿族群活動，設置圍籬可保護幼齡植群免遭危害，若無圍籬保護則梅花鹿較偏好取食的樹種會面臨更新瓶頸，天然更新過程遭嚴重抑制，長此以後將改變此森林的組成與結構。

## 謝誌

本研究承蒙墾丁國家公園管理處提供設置圍籬經費，僅此致謝。林宜靜教授、翁國精教授、王相華組長、張勳婉組長提供初稿邏輯表達及統計上的修改意見，兩位審查委員對稿件給予建設性寶貴建議，藉此均敬表謝意。

## 引用文獻

- Augustine DJ, McNaughton SJ. 1998.** Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *J Wildlife Manage* 62(4):1165-83.
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM. 2004.** Ecological impacts of deer overabundance. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 35(1):113-47.
- Chang-Yang CH, Lu CL, Sun IF, Hsieh CF. 2013.** Long-term seedling dynamics of tree species in a subtropical rain forest, Taiwan. *Taiwania* 58(1):35-43.
- Chen SC, Wang FI, Cheng SC. 2009.** From food palatability of Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) in Taipei Zoo to analyzing the quality and quantity of the plants for deers at Kenting area. *Taipei Zoo Bull* 21:11-22. [in Chinese with English summary].
- DeCalesta DS, Stout SL. 1997.** Relative deer density and sustainability: a conceptual framework for integrating deer management with ecosystem management. *Wildlife Soc Bull* 25(2):252-8.
- Drayton B, Primack RB. 1996.** Plant species lost in an isolated conservation area in metropolitan Boston from 1894 to 1993. *Conserv Biol* 10(1):30-9.
- Gill RMA. 1992.** A review of damage by mammals in north temperate forest: 1. Deer. *Forestry* 65(2):145-69.
- Habeck CW, Schultz AK. 2015.** Community-level impacts of white-tailed deer on understory plants in North American forests: a meta-analysis. *AoB Plants* 7:plv119. Available at doi:10.1093/aobpla/plv119.
- Hill M. 1973.** Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54(2):427-32.
- Hu CH, Wang Y. 1994.** A preliminary study on food habit of Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*). *Biol Bull Natl Taiwan Normal Univ* 29(1):11-20 [in Chinese with English summary].
- Hurlbert SH. 1971.** The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52(4):577-86.
- Kuijper DPJ, Jędrzejewska B, Brzeziecki B, Churski M, Jędrzejewski W, Żyburka H. 2010.** Fluctuating ungulate density shapes tree recruitment in natural stands of the Białowieża Primeval Forest, Poland. *J Veget Sci* 21:1082-98.

- Kumar S, Takeda A, Shibata E. 2006.** Effects of 13-year fencing on browsing by Sika deer on seedlings on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J For Res* 11:337-42.
- Kuo YL, Lin TY, Yang YY, Chen HL, Yang CK, Yu SY. 2021.** Photosynthetic characteristics and shade tolerance of 440 native woody species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 36(3):189-220.
- Kuo YL, Wu SM. 1997.** Photosynthetic and morphological plasticity to light environments in seedlings of *Diospyros maritima*, *Diospyros discolor*, and *Palaquium formosanum*. *Q J Chin For* 30:165-85.
- Kuo YL, Yu GL, Yang YL, Wang HH. 2007.** Effects of typhoon disturbances on understory light and seedling growth of six tree species in a forest at Kenting, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 22(4):367-80.
- Lin YC, Comita LS, Johnson DJ, Chen MR, Wu SH. 2017.** Biotic vs abiotic drivers of seedling persistence in a tropical karst forest. *J Veget Sci* 28:206-17.
- Lu JW. 2018.** Herbivory effects of Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) on community composition of native woody seedlings in a tropical forest [Master's thesis]. Taichung, Taiwan: Department of Life Science, Tunghai Univ. 62 p. [in Chinese with English abstract].
- MacDonald ZG, Nielsen SE, Acorn JH. 2017.** Negative relationships between species richness and evenness render common diversity indices inadequate for assessing long-term trends in butterfly diversity. *Biodivers Conserv* 26:617-29.
- McCullough DR. 1974.** Status of larger mammals in Taiwan. Taipei, Taiwan: Tourism Bureau. 35 p.
- Molles Jr MC. 2016.** Ecology: concepts and applications. 7<sup>th</sup> ed. New York: McGraw-Hill. 592 p.
- Nishizawa K, Tatsumi S, Kitagawa R, Mori AS. 2016.** Deer herbivory affects the functional diversity of forest floor plants via changes in competition-mediated assembly rules. *Ecol Res* 31:569-78.
- Nugent G, Fraser W, Sweetapple P. 2001.** Top down or bottom up? Comparing the impacts of introduced arboreal possums and 'terrestrial' ruminants on native forests in New Zealand. *Biol Conserv* 99:65-79.
- Pei KJC. 2017.** Investigation on wild population of Formosan Sika deer and development of population management strategies in Kenting National Park. Pingtung, Taiwan: Kenting National Park. 120 p. [in Chinese with English abstract].
- R Core Team. 2019.** R: a language and environment for statistical computing, vers. 3.6.1. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at <http://www.r-project.org>.
- Ramirez JI, Jansen PA, Ouden JD, Goudzwaard L, Poorter L. 2019.** Long-term effects of wild ungulates on the structure, composition and succession of temperate forests. *For Ecol Manage* 432:478-88.
- Royo A, Collins RE, Adams M, Kirschbaum CD, Carson WPJE. 2010.** Pervasive interactions between ungulate browsers and disturbance regimes promote temperate forest herbaceous diversity. *Ecology* 91(1):93-105.
- Russell MB, Westfall JA, Woodall CW. 2017.** Modeling browse impacts on sapling and tree recruitment across forests in the northern United States. *Can J For Res* 47:1474-81.
- Skarpe C, Hester A. 2008.** The ecology of browsing and grazing. Berlin: Springer. 328 p.
- Strauss RE. 1979.** Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Trans Am Fish Soc* 108(4):344-52.
- Su HJ, Chen YC. 1990.** The effect of Formosan Sika deer on the vegetation of Sheting area. Taipei, Taiwan: Construction and Planning

Agency. 30 p. [in Chinese with English summary].

**Suzuki M, Miyashita T, Kabaya H, Ochiai K, Asada M, Kikvidze Z. 2013.** Deer herbivory as an important driver of divergence of ground vegetation communities in temperate forests. *Oikos* 122(1):104-10.

**Takatsuki S. 2009.** Effects of Sika deer on vegetation in Japan: a review. *Biol Conserv* 142:1922-9.

**VanderMolen MS, Webster CR. 2021.** Influence of deer herbivory on regeneration dynamics and gap capture in experimental gaps, 18 years post-harvest. *For Ecol Manage*. Available at doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119675.

**Villar N, Medici EP. 2021.** Large wild herbivores slow down the rapid decline of plant diversity in a tropical forest biodiversity hotspot. *J Appl Ecol* 58:2361-70.

**Wang HH, Kuo YL. 1995.** Population dynamics of young *Bischofia javanica* Blume seedlings in the Kenting uplifted coralreef forest. *Bull Taiwan For Res Inst New Ser* 10:383-9. [in Chinese with English summary].

**Wang HH, Kuo YL, Pan SY. 1997.** Effects of canopy opening on seed germination among twenty species of uplifted coral reef Forest trees at Kenting, Taiwan. *Taiwan J For Sci* 12(3):299-307.

**Wang HH, Sun IF, Chien CT, Pan FJ, Kuo CF, Yu MH, et al. 2004.** Tree species composition and habitat types of a karst forest in Kenting, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 19(4):323-5. [in Chinese with English summary].

**Wang HH, Wang YT, Wu SH, Su SH. 2019.** Fraying damage to trees by Formosan Sika deer in the Kenting Uplifted Coral Reef Forest. *Taiwan J For Sci* 34(3):207-15. [in Chinese with English summary].

**Wang HH, Wu SH, Sun IF, Chen KF 2015.**

Young sapling dramatically decreased during 2001 and 2013 in Kenting Uplifted Coral Reef Forest, southern Taiwan. *J Natl Park* 25(1):17-23. [in Chinese with English summary].

**Wang Y, Chan SC, Chen SC, Chen FH. 1998.** Population and environmental monitoring of the released Formosan Sika deer at Kenting National Park - application of GIS system. Taipei, Taiwan: Construction and Planning Agency. 61 p. [in Chinese with English summary].

**Weng CY, Hsieh CH, Su MH. 2017.** Recruitment dynamics mediated by ungulate herbivory can affect species coexistence for tree seedling assemblages. *Taiwania* 62(3):283-93.

**Wilsey BJ, Chalcraft DR, Bowles CM. 2005.** Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* 86(5):1178-84.

**Wright SJ. 2002.** Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130(1):1-14.

**Wu SH, Hseu ZY, Shih YT, Sun IF, Wang HH, Sen YC. 2011.** Kenting karst forest dynamics plot: tree species characteristics and distribution patterns. Taipei, Taiwan: Taiwan Forestry Research Institute. 306 p.

**Wu YJ. 2007.** Habitat use and sapling browsing by Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) in karst forest, Kenting [Master's thesis]. Hualien, Taiwan: Institute of Natural Resource Management, National Dong Hwa Univ. 60 p. [in Chinese with English abstract].

**Yeh DH, Kuo YL, Lin CS. 2021.** Browsing preferences of and fraying behavior by Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) and their relationships with changes in sapling populations in the Kenting Karst Forest. *Taiwan J For Sci* 36(1):69-86. [in Chinese with English summary].

