

研究報告

恆春半島高士佛常綠闊葉林14年林分短期動態

張勵婉¹⁾ 葉定宏^{2,5)} 黃正良³⁾ 陳意婷⁴⁾

摘 要

高士佛試驗林地0.6 ha (300×20 m)永久樣區設立於1995年，後續於2002及2009年進行兩次木本植物複查。本研究分析2002~2009年第2次調查結果，並結合第1次調查資料，比較樣區樹木14年來之新增、死亡、密度、胸高斷面積、徑級結構之動態變化及探討可能的原因。結果顯示高士佛森林14年來，因少量物種移出或移入，造成物種組成少許變動；樹木底面積持續增加，但密度下降，數量優勢物種及胸高斷面積優勢種皆變動不大，而各物種的表現卻不一致，可能為單一特殊的原因造成物種變動趨勢和總體變化趨勢有差異；各徑級死亡率皆隨徑級增大而遞減，顯示個體競爭可能是控制死亡率的主要因子，而整體樹木徑級結構有往大徑級移動之現象。依海拔高低將樣區劃分為稜線上坡、中坡、下坡三個微生育地，比較各微生育地內物種的新增率、死亡率發現，下坡持續呈現高死亡率、新增率變動幅度大之趨勢，而稜線上坡區之死亡率及新增率變動幅度則相對穩定，可能為下坡區坡度較陡，產生許多小面積滑坡造成植株死亡。總體而言，高士佛森林在長期頻繁颱風侵襲下，植株已發展出一定程度的適應性，為一受擾動後但趨於穩定的森林。

關鍵詞：高士佛常綠闊葉林、複查、森林動態、台灣。

張勵婉、葉定宏、黃正良、陳意婷。2015。恆春半島高士佛常綠闊葉林14年林分短期動態。台灣林業科學30(4):271-80。

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

²⁾ 林業試驗所恆春研究中心，94644屏東縣恆春鎮公園路203號 Hengchun Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 203 Gongyuan Rd., Hengchun Township, Pingtung County 94644, Taiwan.

³⁾ 林業試驗所中埔研究中心，60081嘉義市文化路432巷65號 Chungpu Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 65 Wenhua Rd., Ln. 432, West Dist., Chiayi City 60081, Taiwan.

⁴⁾ 98341花蓮縣富里鄉富里村中山路358號 358 Zhongshan Rd., Fuli Township, Hualien County 98341, Taiwan.

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

2015年8月送審 2015年9月通過 Received August 2015, Accepted September 2015.

Research paper

Fourteen Years of Stand Dynamics of an Evergreen Forest in the Kaoshifo Experimental Forest, Southern Taiwan

Li-Wan Chang,¹⁾ Ding-Hong Yeh,^{2,5)} Jeen-Lian Huang,³⁾ Yi-Ting Chen⁴⁾

【 Summary 】

In 1995, a 0.6-ha (300×20 m) permanent forest plot was established in the Kaoshifo Experimental Forest, southern Taiwan. The second and third censuses were done in 2002 and 2009, respectively. In this study, we reveal demographic patterns of recruitment, mortality, abundance, basal area, and structure of size classes of diameter at breast height in both census intervals. During the past 14 years, the species composition was almost the same except for a few species for which a few individuals moved into or moved out the plot. Both census intervals showed the same pattern of increased basal area and decreased number of individuals. The rank of the top 10 dominant species changed slightly. Not all species had the same pattern of change, because species responded to fluctuations of the environment differently in the time series. The mortality rate decreased with the size class increment indicating that individual tree competition was the main mechanism controlling the mortality pattern. Comparing the demographics of 3 habitats defined by the positions on slopes, the lower slopes had a higher mortality rate and more-variable recruitment rate than the other 2 habitats. On the other hand, the upper slopes had more-stable mortality and recruitment rates. This pattern might have been caused by small-scale landslides which more frequently occurred on the steep lower slopes after typhoons than on the gentle upper slopes. After the these 2 censuses, we concluded that the Kaoshifo forest might be adapted to frequent typhoon influence. The forest has maintained a stable species composition, and the structure of diameter at breast height is shifting to larger size classes.

Key words: Kaoshifo evergreen forest, re-census, stand dynamics, Taiwan.

Chang LW, Yeh DH, Huang JL, Chen YT. 2015. Fourteen years of stand dynamics of an evergreen forest in the Kaoshifo Experimental Forest, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 30(4):271-80.

緒言

森林動態(forest dynamics)的研究，主要是藉由觀察森林隨著時間所產生的變化，包括森林的物種組成(species composition)、徑級結構(size structure)、新增(recruitment)、生長(growth)與死亡(mortality)等面向(Pickett and White 1985)，並配合外在環境因子資料，如雨量、溫度、極端氣候事件等(White 1979, Oliver

and Larson 1990)，以探討造成森林現況之原因並進而推測森林未來的動向(Wu 1998, Chao et al. 2010)。

森林生態系隨時間所產生的改變，尤其是在受到干擾(disturbance)之後的回復，為森林生態研究之重要課題(Connell and Slatyer 1977)。傳統的研究認為森林生態系經由長時

間的演替之後，森林結構與組成會達到穩定平衡(equilibrium)的狀態，變動不大，後如又遭受到劇烈的干擾，如颱風、火災、森林皆伐等，森林生態系會回到森林建立之初的狀態，再重新經歷一次演替的過程(Connell 1978, Huston 1979)。近20年來研究則認為森林生態系即使未經劇烈干擾仍是處於一個不平衡(non-equilibrium)的狀態，植群的變化也非朝向一個特定的、穩定的極盛相(climax)發展；生態系內物質與能量的流動、物種的遷入遷出、植物社會的組成等，均是開放地與外界作用並且不斷地變化著，機會因子(stochastic mechanism)對森林生態系內樹種組成的豐富度(richness)與優勢狀態(abundance)常有重要的影響；這些機會因子有可能源自於一倒樹所造成的孔隙(gap)，或源自於大規模的破壞(destruction)，都將改變森林物種組成之歧異度、也會導致森林局部地區微環境之改變(Hubbell 1979, Hubbell and Forster 1983, 1986)。

傳統的穩定平衡理論所根據發展的溫帶森林，其颱風再訪頻率是10年或更長的尺度，而非平衡理論源於幾無颱風等毀滅性干擾的熱帶森林。相較於此，臺灣島的亞熱帶地區森林位於颱風最頻繁的西北太平洋區域，幾乎每年都有颱風侵襲(Mabry 1998, Lin et al. 2011)，其森林受擾動影響的變化機制似乎也難全然契合上述任一理論。根據Lin et al. (2011)研究指出，台灣的森林在結構特徵或生態過程上，具有減緩颱風影響或加快森林恢復速度之機制，但颱風破壞程度年間變化不穩定且難以預期，需要透過長時間的觀察取得更多資訊後，才能進一步探討森林所處狀態與動態變化方向，因此近年來在台灣設立許多森林動態樣區，希望經由長期的監測瞭解森林的動態；對任一森林而言，瞭解其動態越多，對其經營管理與保育的效益就越大。

恆春半島位於台灣島南端，植物相與台灣本島有顯著差異，高士佛試驗林地位於恆春半島(楓港溪以南區域)偏北之地理位置，大尺度的植物相分類上處於台灣本島及恆春半島的過渡帶(Yang et al. 1998)。樣區於1995年設置

並首次進行木本植物每木調查，後續於2002及2009年進行兩次複查，共累計兩期調查資料，第1期(1995~2002)樣區植株密度略減，總底面積明顯增加，森林可能處於低擾動狀態，漸朝老熟林階段之結構及組成方向前進(Chang et al. 2005)。本研究接續分析2002至2009年間(第2期)森林短期動態變化情形，與第1期作比較，並延伸比較鄰近樣區之森林動態，以瞭解森林的動態變化方式，進而探討變化發生之機制及推測未來發展趨勢。

材料與方法

一、試驗地概述

高士佛試驗林地為林業試驗所恆春研究中心轄管之試驗林地，位於屏東縣牡丹鄉高士佛山(514 m)東側之南向集水區中，海拔高度介於250~430 m之間，面積約58 ha。本區位於恆春半島東側，根據Su (1985)台灣本島之地理氣候區分型，屬於夏雨型(季風型)氣候之東南地理氣候區。氣象方面，依據屏東科技大學於南仁山長期生態研究站之氣象資料(1997~2003年)，月平均溫度在21~23°C間，平均年雨量2000 mm以上，颱風及西南氣流帶來豐沛雨量，降雨集中於夏季，冬季有東北季風帶來降雨，故全年少有缺水現象。在地質上屬於中新世至中新世晚期之牡丹層，頁岩及薄砂頁岩交錯互層，更夾雜有厚層砂礫岩透鏡體(Ho 1986)。

高士佛試驗地之植被約略可分成三大部份：北部原始林區、中部次生林區、南部試驗林造林區(Yang et al. 1998)。高士佛永久試驗樣區位於北部原始林區，設立於1995年，從上坡稜線至港口溪支流上游溪谷呈長帶狀，坡向大致向東，東西向長300 m，南北寬20 m，由60個10×10 m之小區組成，海拔330~416 m，樹冠層平均高度10.5~13 m，經緯度座標為22°07'42"N, 120°49'20"E。

二、植被複查

本樣區於1995年初次對胸高直徑≥1 cm之木本植物進行調查，後續分別於2002及2009年

進行植被複查，紀錄樹木之編號(標定至植株個體之每一分枝)、座標位置、胸徑、存活及死亡狀態，調查方式參考熱帶森林科學中心(CTFS)發展之森林動態樣區(forest dynamics plot)調查方法(Condit 1998)。

三、樣區資料建檔及分析

以Microsoft Excel完成資料建檔，並整理至CTFS建議之欄位格式，資料分析軟體採用R (R Core Team 2015)配合CTFS R Package進行。徑級別分析時，分成1~2、2~4、4~8、8~16、16~32、> 32 cm共6種徑級，以該個體當期最大分枝胸徑值為分級標準。

計算調查期間整體林分及樹種之平均年新增率、平均年死亡率、株數變動率、平均年株數變動率、胸高斷面積變動率及平均年胸高斷面積變動率，公式如下：

$$\text{平均年新增率} = (\log N_1 - \log N_0) / t;$$

$$\text{平均年死亡率} = (\log N_0 - \log N_1) / t;$$

$$\text{株數變動率} = (\text{期末株數} - \text{期初株數}) / \text{期初株數};$$

$$\text{平均年株數(密度)變動率} = (\log N_1 - \log N_0) / t.$$

N_0 為期初植株數量； N_1 為期末植株數量； N_s 為

兩次調查期間存活植株數量； t 為調查期長(年)

胸高斷面積變動率 = (期末胸高斷面積 - 期初胸高斷面積) / 期初胸高斷面積；

$$\text{平均年胸高斷面積變動率} = (\log BA_1 - \log BA_0) / t.$$

BA_0 為期初胸高斷面積； BA_1 為期末胸高斷面積； t 為調查期長(年)

樣區生育地分型：樣區呈一長帶狀，從西向東由稜線低降至溪谷，依據海拔高低將樣區平均分成3個面積相等的小區，分別代表為稜線上坡區、中坡區、以及下坡近溪谷區3種不同地形的生育地，進行各生育地間森林動態變化之比較。

本研究經2009年調查後，更正少許2002年調查時無法辨認或辨認錯誤的樹種，並重新計算2002年調查統計資料。

結果

一、樹種組成及林分結構變化

物種種類組成方面，高士佛樣區在2009年調查紀錄到122種，與2002年記錄127種相較，總體物種數減少5種(Table 1)，7年來移入物種為野牡丹(*Melastoma candidum*)、幹花榕(*Ficus variegata* var. *garciae*)、鄧氏胡頹子(*Elaeagnus thunbergii*)及山菜豆(*Radermachia sinica*)，移出物種為長花厚殼樹(*Ehretia longiflora*)、白榕(*Ficus benjamina*)、稜果榕(*Ficus septica*)、鵝掌藤(*Schefflera arboricola*)、山豬肉(*Meliosma rhoifolia*)、山羊耳(*Symplocos glauca*)、台灣蕘花(*Wikstroemia taiwanensis*)、裏白瓜馥木(*Fissistigma glaucescens*)及星刺栲(*Castanopsis fabri*)等9種。

從2002~2009年，樣區植株死亡1505株，平均年死亡率為3.6%，新增667株，平均年新增率1.71%，總死亡數量大於新增數量。與前一期比較，整體樣區的新增率下降，而死亡率增加(Table 2)。植株密度方面，在2009年為每公頃9625株，相較於2002年每公頃有11018株，每公頃減少1393株(Table 1)，株數變動率為-12.6%，平均年株數變動率為-1.89%。胸高斷面積方面，從2002年的53.53 m² ha⁻¹，增加為2009年的55.11 m² ha⁻¹，增加量為1.58 m² ha⁻¹ (Table 1)，胸高斷面積變動率為2.95%，每年平均變動增加0.18%。

總體而言，統計14年來物種數目、植株數量、新增率都呈現下降的趨勢，僅有胸高斷面

Table 1. Species richness, density, and basal area of the Kaoshifo plot in different census years

Census year	Species richness	Density (individuals ha ⁻¹)	Basal area (m ² ha ⁻¹)
1995	128	11047	50.09
2002	127	11018	53.53
2009	122	9625	55.11

Table 2. Recruitment and mortality rates of the Kaoshifo plot during different census periods

Census period	Recruitment		Mortality	
	Individuals	(% yr ⁻¹)	Individuals	(% yr ⁻¹)
1995~2002	966	2.25	975	2.27
2002~2009	667	1.71	1505	3.60

積增加，但第2期增加幅度相較於第1期趨緩。前5名數量優勢種及胸高斷面積優勢種的排序變化均維持不變，數量優勢種佔樣區總株數之比例僅微幅上升1%，而胸高斷面積優勢種佔樣區總胸高斷面積僅微幅減少1%，皆變動不大。

二、各別樹種的密度及胸高斷面積變化

比較52個普遍種(數量15株以上) 2002~2009年的數量變化，僅6種數量增加或不變，其餘46種數量都是減少。總體而言，大多數普遍種都有數量減少的趨勢，和樣區總體植株密度下降的變動趨勢一致。

2002、2009年兩次調查各別樹種之數量及胸高斷面積如Table 3，第2期調查，數量增加最多的前5名種類依序為長穗馬藍(*Strobilanthes longesplicatus*) (24株)、白匏子(*Mallotus paniculatus*) (21株)、咬人狗(*Dendrocnide meyeniana*) (14株)、小葉樹杞(*Ardisia quinquegona*) (9株)、南仁山雞屎樹(*Lasianthus nanjenshanensis*) (4株)；數量減少最多前5種，依序為南仁五月茶(*Antidesma hiiranense*) (84株)、九節木(*Psychotria rubra*) (81株)、奧氏虎皮楠(*Daphniphyllum glaucescens* subsp. *oldhamii*) (79株)、大頭茶(*Gordonia axillaris*) (57株)、黃杞(*Engelhardtia roxburghiana*) (49株)。

另比較52個普遍種胸高斷面積變化，正成長的有30種，多於負成長的22種，大體反映出總體胸高斷面積呈現增加的整體趨勢。胸高斷面積增加最多的前5種為黃杞(0.37 m² ha⁻¹)、鐵冬青(*Ilex rotunda*) (0.28 m² ha⁻¹)、印度栲(*Castanopsis indica*) (0.27 m² ha⁻¹)、樹杞(*Ardisia sieboldii*) (0.21 m² ha⁻¹)與細脈赤楠(*Syzygium euphlebioides*) (0.20 m² ha⁻¹)；減少最多的物種物種是奧氏虎皮楠(0.46 m² ha⁻¹)，之後依序為白匏

子(0.32 m² ha⁻¹)、大頭茶(0.26 m² ha⁻¹)、細葉饅頭果(*Glochidion rubrum*) (0.14 m² ha⁻¹)及三葉山香圓(*Turpinia ternata*) (0.10 m² ha⁻¹) (Table 3)。

三、不同徑級植株狀況

比較各徑級植株數量之增減如Fig. 1，最小徑級(1~2 cm)，2002年調查5142株ha⁻¹，2009年調查3820 ha⁻¹，共減少1322株ha⁻¹，為減少株數佔前1期調查株數比率最高(25.7%)之徑級，佔當期總減少株數1393株之95%，而最大徑級(> 32 cm)增加比率最高(11.1%)，其它介於中間的徑級植株數量大多減少，增減比率都在10%以內(Fig. 1)。比較各徑級兩期新增與死亡狀況(Table 4)，最小徑級(1~2 cm)年死亡率5.11%最高，最大徑級(> 32 cm)年死亡率0.8%最低，中間徑級年死亡率介於2~2.6%之間，死亡率隨徑級遞增而遞減。各徑級的死亡率與前一期相比較，除了4~8 cm徑級幾乎維持不變，其餘各徑級死亡率皆有增加趨勢，尤其是1~2 cm徑級的死亡率增加最多，由2.74%大幅上升為5.11% (Table 4)。總體而言，14年來因小徑級植株大幅減少、死亡率高，而大徑級植株增多且死亡率低，整體樹木徑級結構呈現往大徑級移動之現象。

四、不同生育地動態變化

樣區呈帶狀由西向東從稜線低降至溪谷，依據海拔高低將樣區平均分成3個小區，分別代表稜線上坡區、中坡區、以及下坡近溪谷區，統計各區之新增率和死亡率變化如Table 5，以死亡率而言，第1期下坡的死亡率為最高(2.71%)，依次為上坡(2.32%)、中坡(2.04%)，第2期仍以下坡區域最高(4.66%)高，依次為中坡(4.02%)、上坡(2.89%)；以新增率而言，第1期上坡區域新增最多(2.42%)，依次為中坡

Table 3. Number of individuals and basal area of different species in the Kaoshifo permanent plot in 2002 and 2009

Species	No. of individuals			Species	Basal area (m ² ha ⁻¹)		
	2002	2009	Change		2002	2009	Change
<i>Strobilanthes longespicus</i>	6	30	24	<i>Engelhardia roxburghiana</i>	8.86	9.22	0.37
<i>Mallotus paniculatus</i>	25	46	21	<i>Ilex rotunda</i>	0.81	1.10	0.28
<i>Dendrocide meyeniana</i>	12	26	14	<i>Castanopsis indica</i>	1.82	2.09	0.27
<i>Ardisia quinquegona</i>	41	50	9	<i>Ardisia sieboldii</i>	0.98	1.19	0.21
<i>Lasianthus nanjenshanensis</i>	12	16	4	<i>Syzygium euphlebiun</i>	2.26	2.46	0.20
<i>Tricalysia dubia</i>	15	18	3	<i>Castanopsis carlesii</i>	2.97	3.10	0.13
<i>Ficus formosana</i>	58	23	-35	<i>Cyclobalanopsis longinux</i>	1.70	1.82	0.12
<i>Turpinia ternata</i>	137	101	-36	<i>Elaeocarpus sylvestris</i>	0.36	0.48	0.12
<i>Ilex uraiensis</i>	376	335	-41	<i>Schima superba</i> var. <i>kankaoensis</i>	2.65	2.61	-0.05
<i>Eurya chinensis</i>	253	209	-44	<i>Schima superba</i>	1.61	1.54	-0.07
<i>Ardisia cornudentata</i>	105	57	-48	<i>Photinia lucida</i>	0.29	0.20	-0.10
<i>Engelhardia roxburghiana</i>	192	143	-49	<i>Turpinia ternata</i>	0.72	0.62	-0.10
<i>Gordonia axillaris</i>	210	153	-57	<i>Glochidion rubrum</i>	0.25	0.11	-0.14
<i>Daphniphyllum</i>	129	50	-79	<i>Gordonia axillaris</i>	3.75	3.49	-0.26
<i>glaucescens</i> subsp. <i>oldhamii</i>							
<i>Psychotria rubra</i>	1496	1415	-81	<i>Mallotus paniculatus</i>	0.45	0.13	-0.32
<i>Antidesma hiiranense</i>	524	440	-84	<i>Daphniphyllum</i>	0.72	0.26	-0.46
				<i>glaucescens</i> subsp. <i>oldhamii</i>			
Other species	376	321	-55	Other species	6.05	6.67	0.62
Total	6606	5768	-838	Total	53.43	55.10	1.58

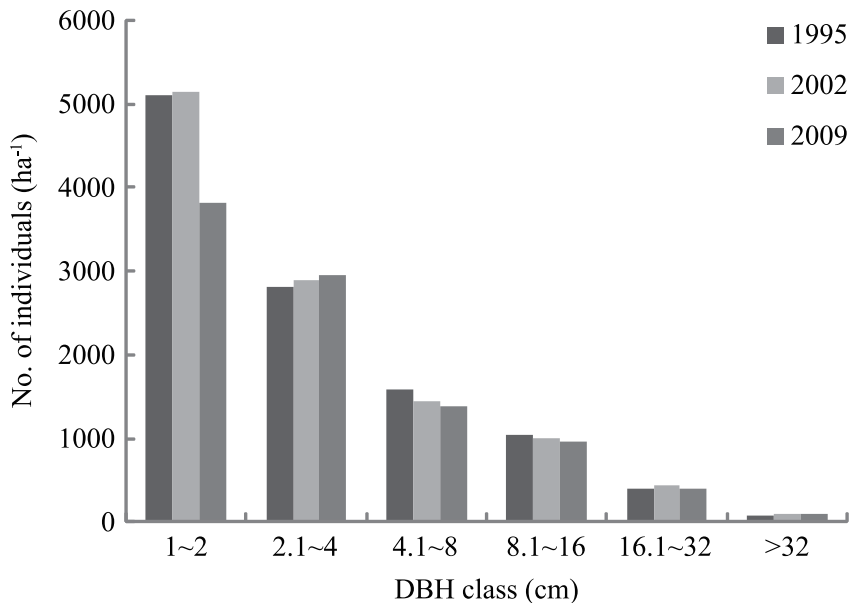
**Fig. 1. Diameter at breast height structure of the Kaoshifo plot in different census years.**

Table 4. Mortality rates of each size class in the Kaoshifo plot during different census periods

Size class (cm)	Dead individuals		Percentage of dead individuals (%)		Mortality (% yr ⁻¹)	
	1995~2002	2002~2009	1995~2002	2002~2009	1995~2002	2002~2009
1~2	536	944	35.7	62.8	2.74	5.11
2~4	222	292	14.8	19.4	2.01	2.58
4~8	141	131	9.4	8.7	2.30	2.28
8~16	58	97	3.9	6.5	1.38	2.48
16~32	15	36	1.0	2.4	0.90	2.01
> 32	2	3	0.1	0.2	0.66	0.80

Table 5. Recruitment and mortality rates of 3 habitat types in the Kaoshifo plot during different census periods

Habitat type	Recruitment (% yr ⁻¹)		Mortality (% yr ⁻¹)	
	1995~2002	2002~2009	1995~2002	2002~2009
Upper	2.42	1.73	2.32	2.89
Middle	2.31	1.11	2.04	4.02
Lower	1.63	3.25	2.71	4.66

(2.31%)、下坡(1.63%)，而第2期則以下坡區域增加最多(3.25%)，上坡區域次之(1.73%)，但中坡區域最少(1.11%)。總體而言，14年來下坡皆呈現最高死亡率，但其新增率由第1期的最低至第2期反而最高，兩期之間變動幅度最大。相對於下坡，上坡則呈現較穩定的趨勢，不論新增率或死亡率，兩期之間的變動幅度都是最低。

討論

一、整體林分短期動態變化

高士佛森林1995~2009年間，累計兩期調查資料顯示，植株密度於第1期維持穩定，僅小幅負成長(29株ha⁻¹，-0.036% yr⁻¹)，至第2期則呈現大幅的負成長(1393株ha⁻¹，-1.89% yr⁻¹)；胸高斷面積於第1及第2期均持續增加，但增加速率由6.88%減緩為2.95%。高士佛樣區位於恆春半島受颱風擾動頻繁，如以傳統的平衡觀點而言，森林14年來之變化，在經擾動後，森林底面積持續增加，密度下降，且前5名數量優勢種及胸高斷面積優勢種的排序皆變動不大，表

示高士佛森林符合Lieberman et al. (1990)所定義的「經擾動後趨於穩定的森林」。

比較同樣位於恆春半島的南仁山欖仁溪樣區，1990~2005年兩次複查，第1期(1990~1997)植株數僅微幅減少488株(1.23%)，但第2期(1998~2005)大幅減少4459株(12%)；底面積第1期大幅正成長12.34 m² (10%)，但第2期呈現負成長5.62 m² (-4.16%) (Yeh 2006)；另Chao et al. (2010)研究南仁山溪谷樣區2000~2008年森林動態的變化，結果為總體植株數量增加10%，但底面積減少1.6%。為何皆位於恆春半島的森林動態變化會有差異？Yeh (2006)研究指出，如以非平衡觀點而言，波動現象是由環境因子變動而決定，森林因為不斷受到不同擾動因子的影響，而使得株數、底面積不斷波動，原因可能是颱風、東北季風的干擾，或高密度的森林正在發生自我疏伐的現象(self-thinning)，從更長期的觀點來看，到底是何種因子造成動態變化，則需針對特定環境因子的變動進行調查，才可確切了解環境因子變動和森林變動之間的關係。

二、各別物種動態變化

樣區的物種種類組成只有小部份少量物種移出或移入，造成物種組成少許變動，除了野牡丹外，其他移入或移出的物種族群數量均不到2株，因其在樣區的個體數少，容易因少數個體死亡或新增，造成物種移出或移入，例如：稜果榕，在2002年調查時移入，又於2009年調查時移出。野牡丹在2002年調查時，17株個體全數死亡而移出樣區，2009年調查又新增4株而移入樣區，野牡丹為喜光性且不耐蔭之物種(Chao 2013)，在林冠鬱閉的森林下層較難發現，經由其在樣區中出現數量的變化，可反映樣區內部份孔隙之動態變化過程，此亦可驗證第1期調查森林趨向鬱閉，而第2期調查或許因干擾較大，故該物種又移入樣區之適合生育地內。

從第2期調查高士佛樣區森林整體優勢種的排名變動較少而言，森林無疑是符合穩定平衡之概念。然而，各物種的表現卻不一致，值得一提的是：奧氏虎皮楠族群，在樣區由1995年的301株 ha^{-1} ，到了2009年減少至83株 ha^{-1} ，減少了72%遠高於樣區內其它樹種，數量優勢也由1995年的第8名滑落到2009年的第24名；同樣的Chao (2013)研究南仁山欖仁溪樣區中奧氏虎皮楠族群數量，由1991年393株 ha^{-1} 持續的減少至2013年僅存138株 ha^{-1} 。兩個樣區分別在港口溪的東南側與西北側，相隔約9 km，一致出現數量大幅減少的情形，可能為非局部區域的單一事件。Huang et al. (2006)研究指出，觀察欖仁溪樣區奧氏虎皮楠常有真菌寄生之樹瘤，可能與其死亡有直接關聯，而本樣區奧氏虎皮楠族群數量減少的原因是否相同，則需要實際的調查。

三、不同徑級動態變化

Coomes et al. (2003)認為從徑級別死亡率的樣態，可以顯示出控制森林動態及結構的重要機制，此機制可區分成個體競爭、外生干擾、及競爭及外生干擾並存三類。個體競爭主導死亡率樣態時，因死亡率取決於掌握資源的能力，故最小徑級的死亡率最高，隨著徑級遞

增而死亡率遞減。當外生干擾為主導的重要機制時，各徑級的死亡率均等，因為個體不論大小都會致死。競爭及外生干擾並存時，大小兩端的徑級死亡率均會偏高。高士佛樣區第1、2兩期的徑級死亡率都是隨徑級增大而遞減，顯示個體競爭可能是控制死亡率的主要因子。雖然高士佛森林每年遭受颱風侵襲，但各徑級植株可能已發展出一定程度的適應性，因此颱風干擾不是直接造成死亡(Bellinghan et al. 2009)，可能是透過對落葉影響林冠鬱閉度進而影響林下光亮，間接影響小徑級之樹木。

四、不同生育地動態變化

兩期調查下坡皆呈現高死亡率，經實地觀察高士佛樣區微地貌後發現，下坡區域因坡度較陡，故產生許多小面積滑坡，而造成生長於下坡區域之樹木死亡。而上坡區域第1期與第2期新增率與死亡率之變動幅度，均較另兩個生育地小，可能為稜線上坡區每年持續受颱風及東北季風影響，生長於該區域的植株發產出一定的適應性，使得植株死亡及新增的變動幅度小；而溪谷地區因單一事件，如特定方向的強風或崩場地滑，造成樹木新增及死亡的變動幅度大。

另比較同是受颱風與東北季風擾動的南仁山區，Yeh (2006)將研究區域依受風程度不同，分成迎風區、緩風區、背風區及溪谷區四個微生育地，比較兩期調查，新增率、死亡率皆是以溪谷型最高，迎風型最低；高士佛樣區與南仁山樣區在溪谷區域，皆呈現死亡率高的趨勢，但新增率卻有差異。Chao et al. (2001)研究認為不同的森林雖然在相似的生育地，但森林的變動亦可能有差異，因為沒有兩座森林的環境影響因子是相同，如緯度、海拔、土壤、乾濕季、植群歷史等影響，為綜合各因子之作用，均為可能的解釋原因。

結論

研究高士佛森林14年來之變化，僅有少量物種移出或移入，造成物種組成少許變動。樹

木底面積持續增加，密度下降，數量優勢物種及胸高斷面積優勢種皆變動不大；但各物種的表現卻不一致，可能為單一特殊的原因造成物種變動趨勢和總體變化趨勢有差異。各徑級死亡率皆隨徑級增大而遞減，顯示個體競爭可能是控制死亡率的主要因子，而整體樹木徑級結構有往大徑級移動之現象。比較各微生育地內物種的新增率、死亡率發現，下坡呈現高死亡率、新增率變動幅度大，而稜線上坡區之死亡率及新增率變動趨勢則相對穩定，可能為下坡區域坡度較陡，產生許多小面積滑坡造成植株死亡。高士佛森林在長期頻繁颱風侵襲下，植株應已發展出一定程度的適應性，雖然小徑級植株數量大幅下降，但其非主要森林資源掌控者，故總體而言高士佛森林應為一受擾動後但趨於穩定的森林。

謝誌

本研究感謝林業試驗所蓮華池研究中心多位研究助理協助野外調查工作，恆春研究中心伍淑惠小姐、劉阿好小姐、潘建忠先生協助安排住宿、車輛等事宜，以及兩位匿名審查者協助稿件審查。

引用文獻

- Bellingham PJ, Kapos V, Varty N, Healey JR, Tanner EVJ, Kelly DL, et al. 2009.** Hurricanes need not cause high mortality: the effect of Hurricane Gilbert on forests in Jamaica. *J Trop Ecol* 8:217-23.
- Chang LW, Wang HH, Chen YH, Yang KC, Chien CT, Hsueh HF. 2005.** Short-term stand dynamics of an evergreen forest in the Kaoshifo Experimental Forest, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 20:293-302.
- Chao WC. 2013.** Recensus project of Nanjenshan Forest Dynamic Plot. Taipei, Taiwan: Forest Bureau. 154 p.
- Chao KJ, Chao WC, Chen KM, Hsieh CF. 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.
- Coomes DA, Duncan RP, Allen RB, Truscott J. 2003.** Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecol Lett*, 6:980-9.
- Condit R. 1998.** Tropical forest census plots. New York and Berlin: Springer-Verlag.
- Connell JH, Slatyer RO. 1977.** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am Nat* 111:1119-44.
- Connell JH. 1978.** Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-9.
- CTFSRPackage.** Available at <http://ctfs.si.edu/Public/CTFSRPackage/>. Accessed 30 January 2015.
- Ho CS. 1986.** An introduction to the geology of Taiwan. Taipei, Taiwan: Central Geological Survey. 134 p.
- Huang SP, Yeh DH, Hsieh CF. 2006.** Ecology features of Lanjenshi Forest Dynamic Plot. *For Res Newsl* 13(2):16-8. [in Chinese].
- Hubbell SP. 1979.** Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-309.
- Hubbell SP, Foster RB. 1983.** Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC, editors. *Tropical rain forest: ecology and management*. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications. p 25-41.
- Hubbell SP, Foster RB. 1986.** Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J, Case TJ, editors. *Community ecology*. New York: Harper & Row. p 314-29.
- Huston MA. 1979.** A general hypothesis of species diversity. *Am Nat* 113:81-99.
- Lieberman D, Hartshorn G, Lieberman M,**

- Peralta R. 1990.** Forest dynamics at La Selva Biological Station 1969-1985. Gentry A, editor. London: Yale University Press.
- Lin TC, Hamburg SP, Lin KC, Wang LJ, Chang CT, Hsia YJ, et al. 2011.** Typhoon disturbance and forest dynamics: lessons from a Northwest Pacific subtropical forest. *Ecosystems* 14:127-43.
- Mabry CM, Hamburg SP, Lin TC, Horng FW, King HB, Hsia YJ. 1998.** Typhoon disturbance and stand-level damage patterns at a subtropical forest in Taiwan. *Biotropica* 30:238-50.
- Oliver CD, Larson BC. 1990.** Forest stand dynamics. New York: McGraw-Hill. 520 p.
- Pickett STA, White PS. 1985.** The ecology of natural disturbance and patch dynamics. San Diego, CA: Academic Press. 472 p.
- R Core Team. 2015.** R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at <http://www.R-project.org/>. Accessed 30 January 2015.
- Su HJ. 1985.** Studies on the climate and vegetation types of natural forest in Taiwan. (III) A scheme of geographical climatic regions. *Q J Chin For* 18(3):33-44.
- White PS. 1979.** Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot Rev* 45:229-99.
- Wu SH. 1998.** Short-term dynamics of a subtropical rain forest in Nanjenshan [M S thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan University. 164 p. [in Chinese with English summary].
- Yang KC, Chen YH, Pan FJ. 1998.** Discussion on the Hengchun Peninsula floristic region based on observation of the rare plants in Koshifo, Taiwan. In: Chiu ST, Peng CI, editors. *Proceedings of the Cross-strait Symposium on Floristic Diversity and Conservation*. Taichung, Taiwan: National Museum of Natural Science. p 27-45.
- Yeh DH. 2006.** Fifteen years dynamics of woody floristic community in a subtropical rain forest, Lanjenshi plot, southern Taiwan. [M S thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan University. 99 p. [in Chinese with English summary].