

一、緣起與目的：

面對全球環境劣化的危機，自然資源經營必需重視生態系的永續發展並探討達成永續發展的策略及方法，運用於實際的經營上。森林經營如何在經濟與環境兼顧下，提供人類在經濟與水土及生物資源保護的多種福祉，已是全球森林經營者必需面對的共同課題。

台灣森林經營已朝向森林生態系經營為策略，企求達成森林永續發展的目標前進。此一策略最主要的目標為減少或防止各種營林措施造成的森林結構與功能的破壞，降低土、砂、養分進入水體，並影響森林的生物多樣性。

森林養分循環會隨森林結構、森林演替的改變而產生變化。外來環境的改變如全球暖化、酸雨等也會影響其動態的變化。能對這些相關的變動加以了解，將有利應用復育生態學於調整森林在時空的分佈，進而減少對於森林及其環境的影響。森林養分流失是否在演替中期最低？森林組成的樹種愈多，結構愈複雜，是否穩定最高，養分流失最少？酸雨減少，森林生態系是否能在短期內就回復健康？這些目前仍有爭議，有待研究解決。

歐洲經過人類長期居住及工業化所造成的天然林大量減少，空氣與水污染嚴重已是眾所周知，但是過去幾十年則積極改善空氣與水污染，並透過森林經營策略的改變，恢復森林的健康。德國森林因受酸雨的影響，產生嚴重的衰退現象。在過去 20 年積極從養分循環的觀點進行研究，並提出改善對策已有良好成效。德國森林 90% 是人工林，他們目前也積極研究透過森林組成與結構的調整加以改善。

個人希望至德森林養分循環的重鎮 Goettingen 大學，參與他們的研究，並進行討論，進而了解歐盟在森林與環境研究的進展，做為台灣相關理論與措施的參考。

個人從 1983 年初返國後，即開始以森林養分循環為研究的目標，

從事相關的工作。先後進行中部杉木人工林、天然闊葉林的生物量聚積與養分循環，六龜試驗林不同林型土壤礦化與硝化作用等。在福山試驗林，則與同仁合作，進行樟櫛材的養分循環研究工作。同時，希望了解外在干擾（如颱風、小面積砍伐、施肥等）對於養分循環的影響。這些工作無非是以養分循環的觀點，來看森林更新、演替及干擾對於森林生態系多樣性與穩定性的關係，做為本土相關知識的發展及提供森林經營的基礎。

此次研究計畫的目標是在驗證個人對台灣森林養分循環的認知，及從歐洲吸收相關的資訊。因此赴德國之前，將把個人在台灣進行的台灣森林養分循環資料，加以整合，攜往 Goettingen 大學與相關學者進行討論，同時藉著參加研究計畫的機會，了解他們研究群的運作及吸收新的理論與方法。

二、行程與任務

日期	行程	任務
4/25 - 4/26	台北∨法蘭克福、哥廷根	行程
4/27 - 5/5	哥廷根	研究
5/6 - 5/8	哥廷根!∨Solling	參加永續林業監測方法研討會
5/9 - 6/10	哥廷根	研究
6/11 - 6/13	哥廷根!∨Bayreuth	赴 Bayreuth 大學森林生態系研究中心
6/14 - 8/13	哥廷根	研究
8/13 - 8/15	哥廷根∨台北	行程

三、成果與心得

1. 生物多樣性的成因

雖然種的組成因地區性入侵及消滅 (colonization and extinction) 的狀況有所不同，但一個區域內種的豐富度 (richness) 常很明顯地保持常態 (或一定)。因此在一個窄小範圍內種的多樣性受入侵與消滅互補的控制可能是一個廣泛的現象。

種的豐富度可以視為生態系過程的突出結果 (emergent consequence)。種與種間是互補的而不是互有冗贅的。

大部分的研究認為生產力、生物量、養分流動及各種穩定度是種豐富度的函數，但有研究則從相反方向出發。

植物多樣性隨著時間而增加的現象大多可由植物的改進 (主要是花、種子等生殖器官) 與地質過程 (板塊移動, plate tectonics) 加以解釋。全球多樣性的控制，主要是板塊移動、大滅絕 (mass extinction) 與提昇 (escalation) (食鏈關係)。因為板塊作用控制了高地的數目與環境的複雜性，因而控制了全球植物的多樣性，因而也與植物多樣性最具相關性。

生物多樣性形成的假說至少有二種：

- (1) 能量 - 多樣性假說：能量的可獲性也許控制一個社會共存的種的數量。有更多的能量隱指有更大的生物量，及支持更多的生物。溫度、降水及土壤水影響年蒸發數量，進而影響植物的初級生產力。

但是以洲為基礎而言，亞洲濕潤溫帶林 (moist temperate forests) 植物是北美相似的森林的三倍。亞洲溫帶林很明顯地比北美與歐洲類似的森林更多樣化。但洲間多樣性的差異度 (二倍) 卻比緯度間多樣性的差異度 (十倍) 小。從全球的尺度而言，樹種多樣性的緯度型式也許反應了非常長期的演替與

地理過程與大多數被子植物演化的歷史碰在一起有關 能量 - 多樣性假說並無法解釋此種現象。

- (2) 因此，新的假說：生態系多尺度的機制階層 (hierarchy of mechanisms at many scales of ecological systems) 認為在板塊分離後，源於熱帶，東亞與北美東部斷離分佈的植物演化而產生許多的新種。

2. 生物多樣性與生產力：

生產力是一個生態系內生物與非生物過程綜合產生的淨效益的一個複合測值 (complex measure)，可做為比較不同生態系行為的一個方便的指數 (index)。

理論上而言，生產力有三種假說：

- (1) 比例假說 (proportional hypothesis)：Ni Pi 之總和 (E_2)。
- (2) 恆常生產 (constant yield) - 多種栽培 (polyculture) 常比最有生產力的單種栽培 (monoculture) 產量少 (E_2)。
- (3) 生產力 (productivity) - 種對於其環境特定反應的函數 (E_3)。一個五種植物的試驗指出平均多種栽培的淨生產 (NPP) 隨種的數量增加而增加。但是對於多樣性梯度，種的特定反應有一定的範圍：當種減少時，淨生產可能不變，增加或減少；此一現象決定於種的特定生產力的分佈以及對於種豐富度反應分佈的狀況。但此一試驗僅操縱種的豐富度 (richness) 而沒有考慮均勻度 (evenness)，而且只有研究短期的淨生產力。

雖然增加生態系的生產力可能降低生物多樣性，但降低生物多樣性不見得會增加生態系的生產力。因此在生態系內多樣性的減少可能會增加也可能會減少生態系的淨生產力。

至於生產力在大尺度上是否影響種的豐富度則沒有普遍的型式；初級生產力與種的豐富度型式隨尺度而改變。在湖泊、濕地與北方森林的演替則呈單峰型式（unimodal patterns）。

3. 生物多樣性與森林結構與功能關係 - 個案

在非常低的多樣性（小於五種）之下，豐富度增加陸生植物社會的生物量生產。數十年來林業與農業間作系統支持現在的結果，如同達爾文在一百多年前一樣。一個較少解決的問題是超過五種以上的植物多樣性增加，生產力是否不再增加。有二個例子顯示生產力在至少十六種時生產力仍然增加，但當試驗的植物社會變老時，多樣性 - 生產力關係的正相關曲線變陡。植物多樣性減少當地入侵植物的數目，而較大的菌根菌豐富度導致較大的植物生產力。多樣性可能緩衝初次干擾的影響，但多重干擾對於多樣性與生態系功能的潛在非線性影響仍有待研究。

多樣性對於生態系功能大小的增加之機制有二：

1. 取樣效應（sampling effect） - 高多樣性增加一個植物社會含有一種功能優勢種的機率。
2. 互補效應（complementary effect） - 因為種對資源利用與種間的正交互作用的不同，多種的社會可能使用較廣範的資源。

然而，在某些情況下，因為環境因子可能是影響生態系功能的壓倒性因素，地方性尺度的多樣性 - 功能關係不必然可延伸到區域性尺度。某些無生產力的熱帶土壤支持高植物多樣性。瑞典的島嶼上，環境的不同，而不是多樣性的不同決定了生產力。因此，多樣性 - 功能型式不必然可跨越各種尺度，除非促成這些型式的因子在各尺度上都

一樣。

有人認為植物與土壤微生物多樣性似乎對於分解速率沒有什麼影響。植物的存在與否，而不是植物的多樣性影響土壤呼吸。分解者與生產者間的回饋使多樣性與功能的關係複雜化。

而種損失的大小程度比真正種的損失數目更可能決定生態系過程的改變。非逢機滅絕將改變食物網的結構因而影響初級生產力。一個種的性質是預測種損失影響的要件。

植物多樣性對於土壤硝化作用的影響可能是在時空上植物氮吸收的種間差異；較之豐富度高的植物社會，低多樣性植物社會的部分土壤剖面有 NH_4^+ 的聚集，因而造成硝化作用速率與土壤 NO_3^- 增加。

4. 生物多樣性與生態系功能關係之爭論

Tilman 與 Hector 等人在美國 Minnesota 與英國 Silwood Park 草原的試驗支持“生物多樣性增加生態系的功能”的假說。但他們的試驗設計與解釋有些缺點：

- (1) 需要把多樣性效應與其他的效應分開，例如加入特定植種引起的取樣效應；這些特定植種有豆科植物、加入未做單純栽培的較高生產力植種；較高的植種可造成更多的生育環境。
- (2) 英國 Silwood Park 的 BIODEPTH 計畫，在未成熟的植物社會，以逢機方式增加或移除植種，這樣是不自然的，也不是人為造成的過程；統計不正確；未對重要處理及反應變數定量；也未考慮密度效應。
- (3) 混合栽植未以單純栽培的控制處理加以評估。
- (4) 雖然一個生態系只有一部分被取樣而形成穩定的生態系的情況

可能很少，但卻可隨著時間在非穩定狀況中加入或減少植種，而建造成穩定的生態系。因此生態系的複雜性的取樣觀點可能需要轉移至發展觀點；亦即隨著時間增減植種而不是（同一時間）逢機選取生態的可能性（sampling ecological possibility）。

(5) R. M. Ray 認為多樣性沒有一致的效應（consistent effect）。

(6) 達爾文認為物種滅絕的力量是極端的生育地與競爭的優勢；這些力量影響的是族群過程的功能而不是物種豐富度的關係。生態系過程主要由組成生物的功能性質而不是數目決定，因此，生態系過程可由優勢植物的功能性質預測，它是與植物多樣性無關的。

因此，在進行此類試驗時，或許移除植種可能較佳；競爭效應需去除；不能只看植種，還需檢視生根深度，對養分、光、水等資源吸收的狀況；以及菌根與其他微生物的效應。

5. 德國在 biodiversity 方面的研究與應用

由於德國目前單純人工林很多，且過去三十年來受空氣污染（尤其是酸雨）影響，造成大面積的森林衰退（forest decline），加上自然保育深入人心，蔚成風尚，尤其是生物多樣性保育與回復自然景觀等多重影響下，森林多樣性成為永續林業的重要指標。但受演化過程的影響，歐洲森林植物的多樣性原就比北美、東亞地區少很多，可選擇的機會亦少，因此研究仍集中在雲杉（spruce）、水青岡（beech）與櫟（oak）等主要幾種林木，但對地被植物的多樣性則特別重視。

從混合林功能的研究而言，特別重視主要樹種純林與混合林狀態下，根分佈及土壤微生物與土壤表層礦質化硝化作用關係的探討。Leuschner 等人發現在水青岡與櫟混合狀況下，水青岡根的生長比櫟的根快；在二樹種密度與葉面積相似的狀況下，水青岡細根的生物量、根尖與菌根數是櫟的 3-5 倍，而使水青岡的根莖比為 3.9，

而櫟的是 1.7；這是競爭取代（competitive replacement）所造成的。水青岡在林內氮較豐富的區塊有機層內繁殖得比較成功，這種非對稱的根競爭有利水青岡的存在。

在數個雲杉 - 水青岡混合林的研究均發現雲杉與水青岡在土壤中的分佈有分層的現象，雲杉分佈於上層，水青岡分佈於低層，主要是水青岡的根耐酸所致。

德國目前正在進行森林結構重整（建）的工作，他們希望把水青岡等主要闊葉樹建入雲杉純林中，形成以水青岡佔優勢的混合林，這樣的重整將改變植群、水圈、大氣圈的各種交換過程，導致物候現象的改變，如葉部氣體交換的季節變短而降低生態系 CO₂ 淨交換的降低。

在哥廷根大學所在的 Lower Saxony 州的森林經營則提出 LOEWE 的十三個原則做為經營的指導原則，以利永續森林經營的實施：

1. 土壤保護與適地適木
2. 擴大闊葉林與混合林
3. 考慮生態的耐力
4. 多用天然更新
5. 改進林分結構
6. 目標直徑的伐採作業
7. 保育老樹，保護稀有與受威脅的物種
8. 建立受保護林（protected forest）的網絡
9. 確保特殊的森林功能
10. 撫育林緣
11. 進行生態性的森林保護
12. 適合於生態系的打獵經營

13.使用符合於環境的林業技術

6. 德國現代生態系研究的特點

哥廷根大學與 Bareuyth 大學為德國成立的五個生態研究中心中的二個。哥廷根大學生態研究中心是以土壤與森林營養研究所的講座教授為主任，並有三位專職的科學家負責計畫彙整、協調及新聞聯繫工作，主要計畫主持人為哥廷根大學及其附近研究機構及大學的科學家整合，亦即利用長久以來建立的良好研究設備與試驗地進行生產力、養分循環、生物多樣性、空氣污染等生態系的結構、功能之探討。哥廷根大學在世界著名的 Solling 試驗地發展出生態系過程的研究與監測方法已成為德國與歐洲其他相關研究的典範。Bareuyth 大學位於巴伐利亞州，它的生態研究中心是因酸雨造成雲杉林、水青岡林等森林生態系的衰退而緊急成立的，目標是解決空氣污染，尤其是酸雨對森林衰退的現象。該中心成立時，即有約七十位的專業研究人員，德國政府並一次給予所需的研究設備與儀器；成立十年以來研究群在酸雨、空氣污染有關的森林生產力、養分循環等均有很高的效率與成就。穩定同位素用於生態過程的研究近年成為生態系研究的重要課題。

二大生態系研究中心雖然成立的背景不同，但都能積極參與歐洲共同體的各項區域研究網絡的重大環境相關研究，例如生物多樣性與物種數目的相關研究、全歐生態系的氮與碳循環的研究、歐洲酸雨的研究、歐洲集水區的研究，以及永續森林經營的準測與指標等。

但最近各國對生物科技研究的重視，已對生態系的研究產生經費排擠的影響，而美國較優的研究環境，已大量吸走德國及其他歐洲的研究人才，將對歐洲生態的研究產生不利的影響。

德國大學長久已來的講座教授制度最近亦受政府教育部門的重視，企圖加以打破，朝向美國的制度發展，以消除講座教授權力過大，幾乎不受評鑑的約束等弊病。

四、檢討與建議

森林養分循環對於生態系基礎生產力與外來各種污染對於生態系結構與功能的影響有關鍵性的重要性，因此最近二十年歐洲各國均積極透過歐盟的研究網進行相關研究，以解決歐洲的環境污染問題。生物多樣性對於養分循環、生態系穩定性與回復力的影響漸受重視。最近引起爭議的生物多樣性與森林生產力、養分保存、食物網的關係是主要研究的重點。穩定同位素已成為生態系結構與功能，尤其是養分循環的重要利器，國內宜積極設法應用於相關的研究，以加速我們對於台灣各種生態系的結構與功能的了解。