

研究報告

台灣梅花鹿取食偏好及磨角行為 與墾丁森林稚樹族群變動之關係

葉定宏^{1,2)} 郭耀綸^{3,4)} 林照松¹⁾

摘 要

恆春地區野放的臺灣梅花鹿已對墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區植群的更新造成衝擊。本研究測試野外台灣梅花鹿對墾丁高位珊瑚礁森林樹種葉片的取食偏好，並調查稚樹遭梅花鹿磨角情形，探討鹿隻取食偏好與不同樹種幼齡稚樹族群變動率的關係。取食偏好結果顯示，梅花鹿對有效受測77樹種葉片的啃食率具明顯差異，有9樹種全數葉片會被梅花鹿取食，適口性等級最高，例如山黃麻、稜果榕、血桐等。然而，有12樹種葉片完全不被梅花鹿取食，適口性等級最低，包括紅柴、樹杞、海州常山、厚殼樹、梧桐、白樹仔、石苓舅、大葉楠、台灣山桂花、粗糠柴、台灣梭羅樹及假酸漿。磨角痕跡調查發現樹幹磨損程度隨植株徑級加大而減輕，遭嚴重磨損植株的徑級以小於2 cm的幼齡稚樹居多。紅柴及毛柿分別為梅花鹿喜歡，以及避免磨角的樹種。梅花鹿對不同樹種的啃食率，與墾丁森林動態樣區2001~2013年間，26樹種的幼齡稚樹族群減少率有極顯著正相關，梅花鹿適口性越高的樹種，其稚樹族群減少率越大。梅花鹿取食偏好較高的樹種，若其族群空間分布集中在隆起礁岩生育地，則其族群減少率較小，幼齡稚樹能躲避梅花鹿的取食傷害。此外，本研究也發現墾丁高位珊瑚礁森林71樹種，由光合潛力代表的耐陰性，與梅花鹿取食偏好並不具顯著相關。

關鍵詞：啃食率、磨角痕跡、適口性等級、族群變動率、耐陰性。

葉定宏、郭耀綸、林照松。2021。台灣梅花鹿取食偏好及磨角行為與墾丁森林稚樹族群變動之關係。

台灣林業科學36(1):69-86。

¹⁾ 林業試驗所森林恆春研究中心，946005 屏東縣恆春鎮墾丁里公園路203號 Hengchun Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 203 Gougyuan Rd., Kenting Village, Hengchun Township, Pingtung County 946005, Taiwan.

²⁾ 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 Xuefu Rd., Neipu Township, Pingtung 91201, Taiwan.

³⁾ 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 Xuefu Rd., Neipu Township, Pingtung 91201, Taiwan.

⁴⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:ylkuo@mail.npust.edu.tw

2021年1月送審 2021年5月通過 Received January 2021, Accepted May 2021.

Research paper

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

Ding-Hong Yeh,^{1,2)} Yau-Lun Kuo,^{3,4)} Chao-Song Lin¹⁾

[Summary]

The reintroduced Formosa Sika deer are impacting regeneration of forest vegetation in the Kenting Karst Forest Dynamic Plot (KKFDP). In this study, browsing preferences of deer of leaf-bearing twigs were tested, and saplings of various species were surveyed for fraying scars caused by deer to investigate the relationship between browsing preferences and rates of change of juvenile populations of different tree species. Results showed that browsing rates significantly differed among 77 tested tree species. Twigs of 9 species were entirely browsed, including *Trema orientalis*, *Ficus septica*, *Macaranga tanarius*, etc., indicating that these species were the most palatable to deer. On the other hand, twigs of 12 species were not browsed at all, including *Aglaia formosana*, *Ardisia sieboldii*, *Clerodendrum trichotomum*, *Ehretia acuminata*, *Firmiana simplex*, *Gelonium aequoreum*, *Glycosmis citrifolia*, *Machilus japonica* var. *kusanoi*, *Maesa perlaria* var. *formosana*, *Mallotus philippensis*, *Reevesia formosana*, and *Trichodesma calycosum*, and thus were the least palatable. Surveys of fraying scars showed that damage to trees was alleviated as the diameter of the saplings increased, and the most severe fraying damage occurred in saplings with a diameter of ≤ 2 cm. The deer preferred saplings of *Aglaia formosana* and avoided saplings of *Diospyros blancoi* for their fraying behavior. The browsing rates of 26 tree species had significant positive correlations with rates of decline of juvenile populations between 2001 and 2013 in the KKFDP. Results showed that the higher the palatability level of a tree species, the higher the rate of decline of its juvenile population. Declining rates of juvenile populations of species with higher palatability rates were lower if the population was primarily growing on exposed limestone habitats, which prevented browsing damage by deer. In addition, this study found that shade tolerance, represented by the photosynthetic capacity, of 71 tree species of the Kenting Karst Forest had no significant relationship with browsing rates of deer.

Key words: browsing rate, fraying scar, palatability level, population change rate, shade tolerance.

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.

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種類具差異性偏好，致對生態系內不同植物物種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)。較受鹿隻喜好的植物受損程度會較高，因此透過差異性的取食偏好(browsing preference)，鹿隻可改變地被層植物的物種組成，較耐啃食或不受喜好的植物因而成為主要的組成物種(Nugent et al. 2001, Kuijper et al. 2010)。台灣位處亞熱帶地區，因森林經營方式改變及社會環境變遷，鹿科動物活動造成的樹木危害也逐漸普遍。除了中央山脈分布的水鹿(*Rusa unicolor swinhoi*)之外(Wang et al. 2015)，恆春半島人為野放的臺灣梅花鹿(*Cervus nippon taiouanus*) (以下簡稱梅花鹿)已對墾丁高位珊瑚礁森林植群也產生了危害(Wang et al. 2015)。

研究顯示梅花鹿會廣泛取食墾丁地區的植物，且對不同植物的取食偏好具差異性(Hu and Wang 1994, Wang et al. 1998, Chen et al. 2009)。Hu and Wang (1994)於社頂梅花鹿復育區圍籬內，藉跟蹤觀察法記錄5頭梅花鹿啃食之植物種類，發現會取食151種植物，其中64種為木本植物，有食葉者(browser)之傾向。Wang et al. (1998)在上述復育區內發現餵食的135種植物中，有110種會被梅花鹿取食。Chen et al. (2009)採取社頂地區植物測試台北動物園圈養梅花鹿的食性偏好，發現餵食的217種植物中有144種會被取食，並依據枝葉被取食程度區分為：吃光葉片及芽(100%)，吃掉大部分葉子(99~51%)、吃掉少部分葉子(50~11%)、僅吃數片葉子或淺嚐(10~1%)、完全沒吃(0%)等5類適口性等級(palatability level)。該研究並調查社頂地區植物在野外被梅花鹿取食的食痕，發現172種植物中有141種會被梅花鹿取食。

墾丁高位珊瑚礁自然保留區位於恆春半島南端，是臺灣唯一保存較完整的高位珊瑚

礁原始森林。於1996年在保留區內設立森林動態樣區，並於2001年完成10 ha樣區的森林植群調查，後續定期監測森林組成結構之長期變化。監測結果發現，由2001至2013的12年期間，動態樣區內幼齡稚樹(胸徑1~2 cm)的密度大幅減少，從2001年約1600株 ha^{-1} 降至2013年的770株 ha^{-1} ，減少比例高達52% (Wang et al. 2015)。該期間不同樹種幼齡稚樹族群量的變動有很大的差異，減少較多的樹種如血桐(*Macaranga tanarius*)及蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa*)，稚樹族群量都減少90%以上；但有少數樹種稚樹族群量會增加，例如樹杞(*Ardisia sieboldii*)及毛柿(*Diospyros blancoi*)，族群量分別增加70及45% (Wang et al. 2015)。該森林原本茂密的林下地被層草本與木本植群已變為極度稀疏，推測野放梅花鹿的活動是地被植群及幼齡稚樹減少的重要原因。因此，各樹種稚樹族群量的增減可能肇因於鹿隻喜食與否，或對鹿隻取食有著不同的抵抗力或耐受度(Wang et al. 2015)。

前述關於墾丁地區梅花鹿食性的研究，只涵蓋墾丁高位珊瑚礁森林組成的部分樹種，或是測試的情境較為人工化，故各項梅花鹿食性偏好的研究結果並不完全一致，其樣本廣度也不足以進行高位珊瑚礁森林幼齡稚樹族群量變化與梅花鹿食性偏好之相關性分析。Lin et al. (2017)曾於福山試驗林地投放木本植物葉片測試野生臺灣山羌(*Muntiacus reevesi micrurus*)的取食選擇，結果發現其取食偏好具有樹種間的差異，可以區分為完全取食、部分取食及完全不取食三類型。此結果顯示，以少量食物材料於開放環境進行餵食測試也可以得知鹿科動物的取食偏好特性。因此，本研究於恆春熱帶植物園，測試非圈養狀態的梅花鹿，對墾丁高位珊瑚礁森林眾多樹種的食性偏好或適口性是否具顯著差異，並與先前研究互相印證。

除了梅花鹿葉片適口性的差異可能影響森林幼齡稚樹族群量變化之外，森林樹冠開闊度的長期變化，結合個別樹種耐陰性的差異(Kuo and Yeh 2015)，也可能造成不同樹種的稚樹族群量在同一期間有不同的變動趨勢。資源有效性假說

(resource availability hypothesis)解釋不同植物種類間，具有不同程度的植物防禦物質成分，並預期適應於資源良好環境的物種，相較適應於資源貧瘠環境的物種，會有較快的生長速率，葉片壽命較短，具有較少的化學防禦物質，因此有較高的被取食率(Coley et al. 1985, Endara and Coley 2011)。研究發現可生長在低光環境的耐陰樹種，通常會投資較高比例的化學防禦物質於葉片，因此有較低的適口性，較能抵抗植食動物的取食(Coley and Barone 1996)。梅花鹿為食性廣泛的植食動物，取食行為可能也會受到葉片化學防禦物質的影響，意味著樹種本身的生理功能性狀(耐陰性)，可能會間接影響不同樹種幼齡植株被梅花鹿取食的機會，致幼齡稚樹族群量有不同的變動程度及方向。

此外，食物取得的難易程度也可能會影響該種類食物的被利用率。Wang et al. (1998)觀察梅花鹿在野放初期，鹿隻並不會移動到高位珊瑚礁岩頂部覓食，因此空間分布群聚在隆起礁岩生育地的樹種，可能會受到地形的保護，稚樹不易遭鹿隻取食危害，這或許也是共同影響此處稚樹族群量動態變化的另一個因子。

本研究目的為測試野外梅花鹿對墾丁高位珊瑚礁森林樹種葉片的取食偏好，並觀察其磨角行為對林木的傷害樣式，探討鹿隻取食偏好或磨角行為與樹種幼齡稚樹族群量變化的關係。本研究提出的問題包括：(1)梅花鹿對墾丁高位珊瑚礁森林不同樹種葉片的取食偏好(葉片啃食率leaf browsing rate)有何差異？(2)梅花鹿對不同樹種的取食偏好若具明顯差異，則葉片啃食率與該樹種幼齡稚樹族群變動率之間是否具顯著相關？(3)樹種的耐陰程度與其葉片啃食率間是否具顯著相關？若是，樹種的耐陰性是否與稚樹族群變動率也具顯著相關？(4)主要分布在隆起礁岩生育地的樹種，其幼齡稚樹族群減少程度是否較小？

針對上述各項問題，本研究提出的假說為：(1)梅花鹿對於墾丁高位珊瑚礁森林不同樹種葉片的取食偏好有差異，亦即梅花鹿對不同樹種葉片的啃食率並不相同。(2)適口性較高的樹種較易遭梅花鹿啃食葉片，其幼齡稚樹族群

的減少率會較大；適口性較低的樹種免於或僅受輕微的啃食壓力，其幼齡稚樹族群量僅會小幅減少甚或增加，因此各樹種葉片啃食率與其幼齡稚樹的族群減少率間會呈顯著正相關。(3)越耐陰的樹種其葉片具有較高的化學或物理性防禦能力，令其適口性較低，故耐陰程度越高的樹種，其葉片啃食率會較低，兩者呈顯著負相關；耐陰程度越高的樹種其幼齡稚樹的族群減少率也會較低。(4)相較於平坦谷地，珊瑚礁頂環境較不適合梅花鹿活動；若為梅花鹿喜好取食，但空間分布集中在隆起礁岩生育地的樹種，因地形的保護效應，其幼齡稚樹族群的減少率會較低。

材料與方法

一、試驗地及主要樹種

於2001年在墾丁高位珊瑚礁自然保留區內，設立一處面積10 ha的森林動態樣區(Wu et al. 2011)，標記胸徑 ≥ 1 cm木本植物種類、位置及胸徑；又於2008及2013年進行過兩次複查，記錄樣區內存活植株的種類及胸徑，計算各樹種新增及死亡的數量。在此森林動態樣區內調查到95種木本植物，數量前5名的優勢樹種分別為黃心柿(*Diospyros maritima*)、鐵色(*Drypetes littoralis*)、紅柴(*Aglaia formosana*)、山柚(*Champereia manillana*)、咬人狗(*Dendrocnide meyeniana*) (Wu et al. 2011)。恆春熱帶植物園與上述10 ha森林動態樣區最近的距離約200 m，植物園範圍內約有1/3，面積約8 ha為展示區，栽植多數非原生的木本植物，植物園其它區域則為天然林，其樹種組成與上述森林動態樣區類似。

二、梅花鹿對受測樹種葉片取食偏好測試

森林動態樣區內鹿隻族群量較多，受到梅花鹿取食的歷程較植物園區久，2 m高度以下的木本植物已經極為稀疏。如果在森林動態樣區內以小量枝葉進行食性測試，可能多數的種類在測試時間內即會被全部取食，鑑別不出適口性較佳樹種之間偏好程度的差異。植物園區由於人為

活動頻繁，梅花鹿族群尚未大規模出現覓食，又不至於稀少到只有少數鹿隻活動，造成測試失敗或僅能測試少數個體的取食偏好。經評估選定此熱帶植物園的展示區與天然次生林交界之處，距離森林動態樣區約700 m的地點(21°57'42.5"N 120°48'49.6"E)進行梅花鹿取食偏好測試，測試時期自2017年7月至2019年5月。

本研究選取墾丁高位珊瑚礁森林85樹種，測試梅花鹿對其葉片的取食喜好程度。試驗期間每次選取7樹種各一枝帶有健康葉片的枝條供測試。各枝條長度約30~60 cm，剪除破損葉片後記錄可供飼食的葉片數量。受測枝條其中1枝置於中間，其它6枝環繞於外側排列成六角形，各枝條相距1.5 m。為防止葉片萎凋影響鹿隻取食偏好，本研究於土面下埋入貯水之水瓶，再將枝條末端插入水瓶內，令其持續吸水保持葉片膨挺，並令枝條直立於地面模擬小苗樣態。為避免受測枝條被鹿隻叨離無法記錄，測試時以細繩及夾子將枝條與土面下水瓶連結固定。各測試日均於傍晚放置新鮮枝條，次日早晨記錄枝條遭啃食情形。已被啃食或葉片已枯萎的枝條均將其更換，未被啃食且未枯萎的枝條則繼續留用測試。供試枝條若都未遭啃食，最多只做3次(天)的測試。自2017年7月中旬至2018年9月共進行616次(枝)的測試，某日只要供試7枝條中有任一枝的葉片被鹿隻啃食，該次即視為有效測試，該7樹種各1枝條均視為有效樣本；若某次任一枝條葉片均無被鹿啃食痕跡，則判斷該次無梅花鹿造訪，7枝條均屬無效樣本。為減少誤判梅花鹿是否有造訪測試區，自2018年9月至2019年5月期間共328次的測試，每次測試的7樹種枝條，均各自與梅花鹿喜食的伴測樹種(血桐或蟲屎)枝條綁在一起，依伴測枝條葉片有無被鹿啃食來判斷各受測枝條是否為有效測試。本研究同一樹種有效枝條樣本要達3枝(含)以上，才列為有效測試樹種。本研究原本放置85樹種的枝葉供測試，其中屬於有效測試的樹種計77種(Table. 1)。梅花鹿對各樹種葉片啃食率的計算，是估算各有效測試樣本枝條原有葉片數被取食多少比例，再將同一樹種所有的有效樣本枝條葉片被取食比例平均，即

為鹿隻對該樹種葉片的啃食率。依照啃食率高低再將受測樹種分成5個適口性等級(Chen et al. 2009)。

本研究另以Ivlev's選擇指數(Ivlev's index of electivity) (Strauss 1979)來計算梅花鹿對各樹種葉片的選擇偏好程度。此指數考量到動物取食時，因食物本身數量多寡可能會影響取食偏好，故需將不同食物種類的可獲得性(availability)，即食物量，標準化。計算時將每一有效受測枝條視為1單位食物量，如果枝條葉片被取食比例為60%，則有0.6單位食物量被取食。此指數計算公式為

$$E = (R_i - P_i) / (R_i + P_i) \dots\dots\dots(1)$$

指數E代表選擇偏好度；R_i為i種植物被取食量佔所有被取食量的比例(i種類被取食的單位食物量總和/所有受測枝條的被取食單位食物量總和)；P_i為i種植物食物量在環境中佔所有潛在食物量的比例，本研究引伸此參數為i種植物食物量在測試實驗中佔所有測試食物總量的比例(i種類有效測試枝條總數/所有受測枝條總數)。此選擇指數介於 -1.0~1.0之間，負值表示梅花鹿會避免選擇該種植物；0表示梅花鹿對取食該種植物並無偏好性；正值表示梅花鹿會主動選擇啃食該種植物。

三、梅花鹿磨角行為及偏好樹種調查

本研究於2017至2019，共3年期間進行三項梅花鹿對林木樹幹磨角行為(fraying behavior)的研究。第一項研究於2017年1~11月在恆春熱帶植物園展示區，普查成樹樹幹磨痕狀態。第二項研究是針對稚樹(胸徑≤ 10 cm)遭磨角傷害的調查，分別在2017年11月、2018年11月及2019年11~12月間進行，此期間為雌性梅花鹿發情期，屬磨角行為為高峰期；調查對象植株為植物園展示區天然林步道兩側各5 m，以及森林邊緣5 m範圍內的稚樹。第三項研究則探討梅花鹿磨角時是否會選擇或避開某些特定樹種。

在調查項目方面，第一項研究記錄了樹幹遭梅花鹿磨角的樹種及植株胸徑、磨痕離地高度、輕微磨痕(磨損未達木質部)的長度、嚴重磨痕(磨損至木質部裸露)的長度、磨痕位置的樹幹

Table 1. Leaf browsing rate, Ivlev's index, and photosynthetic capacity (A_{\max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) of 77 tree species which were nibbled by Formosan Sika deer in the Kenting Karst Forest. A_{\max} provided by Kuo and Yeh (2015) and unpublished data. N/A denotes data not measured.

Species	Browsing rate (%)	Ivlev's index	A_{\max}	Species	Browsing rate (%)	Ivlev's index	A_{\max}
<i>Antidesma pentandrum</i>	100	0.46	14.1	<i>Drypetes littoralis</i>	48	0.13	10.5
var. <i>barbatum</i>				<i>Planchonella obovata</i>	47	0.12	17.4
<i>Boehmeria nivea</i>	100	0.46	N/A	<i>Radermachera sinica</i>	42	0.06	24.7
var. <i>tenacissima</i>							
<i>Dendrocnide meyeniana</i>	100	0.46	23.0	<i>Scolopia oldhamii</i>	38	0.01	17.2
<i>Ficus benjamina</i>	100	0.46	22.0	<i>Diospyros ferrea</i>	37	0.00	12.0
<i>Ficus irisana</i>	100	0.46	16.7	<i>Ficus superba</i> var. <i>japonica</i>	33	-0.06	22.2
<i>Ficus septica</i>	100	0.46	23.4	<i>Ficus caulocarpa</i>	33	-0.06	20.6
<i>Macaranga tanarius</i>	100	0.46	31.9	<i>Glochidion philippicum</i>	33	-0.06	21.5
<i>Schefflera octophylla</i>	100	0.46	17.4	<i>Syzygium formosanum</i>	32	-0.07	10.9
<i>Trema orientalis</i>	100	0.46	27.7	<i>Bischofia javanica</i>	28	-0.14	22.7
<i>Dracaena angustifolia</i>	99	0.46	10.2	<i>Melicope semecarpifolia</i>	27	-0.15	16.3
<i>Fraxinus insularis</i>	99	0.46	22.0	<i>Mallotus paniculatus</i>	27	-0.16	29.4
<i>Ficus ampelos</i>	98	0.45	20.8	<i>Ardisia quinquegona</i>	20	-0.30	12.3
<i>Palaquium formosanum</i>	97	0.45	17.6	<i>Gonocaryum calleryanum</i>	19	-0.32	11.8
<i>Koelreuteria henryi</i>	93	0.43	19.1	<i>Cryptocarya concinna</i>	17	-0.37	12.5
<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	92	0.43	31.0	<i>Lagerstroemia subcostata</i>	17	-0.38	25.7
<i>Neonauclea reticulata</i>	92	0.42	18.1	<i>Litsea hypophaea</i>	16	-0.39	16.7
<i>Pisonia umbellifera</i>	85	0.40	14.7	<i>Heritiera littoralis</i>	16	-0.41	17.7
<i>Melia azedarach</i>	80	0.36	34.6	<i>Euphoria longana</i>	15	-0.42	N/A
<i>Celtis formosana</i>	78	0.35	19.6	<i>Croton cascarilloides</i>	14	-0.44	12.5
<i>Ehretia dicksonii</i>	75	0.34	20.6	<i>Diospyros blancoi</i>	6	-0.71	12.3
<i>Gleditsia rolfei</i>	75	0.34	25.1	<i>Swietenia macrophylla</i>	3	-0.84	17.5
<i>Diospyros maritima</i>	74	0.33	12.2	<i>Viburnum odoratissimum</i>	3	-0.85	16.8
<i>Champereaia manillana</i>	73	0.33	12.4	<i>Neolitsea parvigemma</i>	2	-0.90	14.5
<i>Gardenia jasminoides</i>	72	0.32	16.5	<i>Psychotria rubra</i>	2	-0.91	13.8
<i>Eriobotrya deflexa</i>	71	0.32	16.6	<i>Diospyros eriantha</i>	2	-0.91	12.7
<i>Premna serratifolia</i>	71	0.31	27.7	<i>Cinnamomum reticulatum</i>	1	-0.96	16.9
<i>Boehmeria wattersii</i>	69	0.30	16.3	<i>Aglaia formosana</i>	0	-1.00	15.7
<i>Murraya exotica</i>	68	0.29	17.3	<i>Ardisia sieboldii</i>	0	-1.00	15.0
<i>Beilschmiedia erythrophloia</i>	67	0.29	13.5	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	0	-1.00	N/A
<i>Liodendron formosanum</i>	67	0.29	11.5	<i>Ehretia acuminata</i>	0	-1.00	27.6
<i>Ficus microcarpa</i> var. <i>microcarpa</i>	67	0.29	23.9	<i>Maesa peralaria</i> var. <i>formosana</i>	0	-1.00	17.6
<i>Leea guineensis</i>	66	0.28	20.1	<i>Gelonium aequoreum</i>	0	-1.00	13.6
<i>Kleinhovia hospita</i>	60	0.24	22.6	<i>Glycosmis citrifolia</i>	0	-1.00	10.7
<i>Crateva adansonii</i> subsp. <i>formosensis</i>	57	0.21	15.5	<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i>	0	-1.00	14.9
<i>Fraxinus griffithii</i>	56	0.20	24.6	<i>Firmiana simplex</i>	0	-1.00	27.4
<i>Ficus virgata</i>	54	0.19	N/A	<i>Mallotus philippensis</i>	0	-1.00	14.3
<i>Sapindus mukorossi</i>	51	0.16	19.4	<i>Reevesia formosana</i>	0	-1.00	13.2
<i>Bridelia balansae</i>	50	0.15	15.4	<i>Trichodesma calycosum</i>	0	-1.00	N/A

直徑。此外，也記錄磨痕的新舊。當年度造成的磨痕為新磨痕，超過1年則為視為舊磨痕，部分樹木則同時具有新、舊兩種磨痕。若磨痕傷口潮濕、顏色較為鮮明有光澤、有鹿毛沾附、磨損的樹皮纖維還連在樹幹上，則判斷為新磨痕；若磨痕傷口顏色已變黯淡或已產生癒傷組織，則判斷為非本季之舊磨痕。第二項針對稚樹磨痕的研究，記錄了樹種、植株胸徑、環剝程度、植株葉片是否枯死等項目。將嚴重磨痕寬度佔樹幹周長的比例視為環剝比例，並將環剝比例區分為1~29、30~59及60~100%三個級距，各代表樹木遭輕度、中度及重度環剝。

第三項針對梅花鹿磨角時是否會選擇或避開某些特定樹種的研究，是於2019年11~12月在進行上述第二項研究時，一併調查被磨角樹木相鄰半徑2 m內不同樹種植株是否也遭磨角(Ramos 2006)。若已遭磨角植株半徑2 m內有植株大小相近，但未遭磨角的相異樹種植株，則假設梅花鹿曾經歷二擇一的選擇過程，並選取該樹種進行磨角，如此完成一次較可信的選擇事件。某樹種樹幹被梅花鹿磨角比例(磨角率)的計算方法，為該樹種被磨角次數除以該樹種參與磨角選擇事件的總次數，即除以被磨次數與未被磨次數之加總。某樹種之磨角率越高，代表梅花鹿越偏好選擇該樹種進行磨角。

四、幼齡稚樹族群變動率與梅花鹿取食偏好之相關性分析

為探討墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區內，不同樹種幼齡稚樹(胸徑1~2 cm)族群量變動的可能原因，本研究以該樣區在2001年幼齡稚樹 ≥ 40 株的26樹種，於2001~2013年12年期間的族群變動率(Wang et al. 2004, Table 2)當應變數(dependent variable)，自變數(independent variable)則有三項。第一項自變數為梅花鹿對各樹種葉片啃食率。第二項自變數為樹種的光合潛力(photosynthetic capacity)，代表各樹種的耐陰性程度。第三項自變數為樹種在森林動態樣區內群聚在隆起珊瑚礁岩的程度。此森林動態樣區各樹種的空間分布類型，經分析得知上述26樹種中有20樹種的個體會出現在隆起珊瑚

礁岩生育地(Wang et al. 2004)，可計算礁岩集中度數值。礁岩集中度計算方法為將供試某樹種在動態樣區之隆起礁岩生育地的重要值指數(IVI, Wang et al. 2004)，除以同一樹種在森林動態樣區共四類型生育地各自的重要值指數的加總值(Table 2)。若該樹種僅分布在隆起礁岩生育地，則數值為1；若完全沒有分布在隆起礁岩生育地，則數值為0。本研究藉迴歸分析法，計算供試樹種12年期間幼齡稚樹族群變動率，分別與三項自變數間是否具顯著相關($p \leq 0.05$)。

結果

梅花鹿對受測樹種葉片的取食偏好

墾丁高位珊瑚礁森林95種組成樹種中，有85種在本研究進行梅花鹿食性測試，其中77種有效測試次數達3次(含)以上(Table 1)。總共測試944個枝條(次)中，有505枝次屬於有效測試，測試成功率約53%。在有效測試的77樹種中，有65種會被取食(Table 1)。

將77種有效測試樹種的平均啃食率(Table 1)區分成5個葉片適口性等級，適口性第一級，平均啃食率達100%的樹種有9種，包括枯里珍(*Antidesma pentandrum* var. *barbatum*)、青芋麻(*Boehmeria nivea* var. *tenacissima*)、白榕(*Ficus benjamina*)、澀葉榕(*Ficus irisana*)、稜果榕(*Ficus septica*)、咬人狗、血桐、江某(*Schefflera octophylla*)、山黃麻(*Trema orientalis*)。適口性第二級，平均啃食率在99~50%的樹種有29種，包括番仔林投(*Dracaena angustifolia*)、白雞油(*Fraxinus griffithii*)、大葉山欖(*Palaquium formosanum*)、台灣欒樹(*Koelreuteria henryi*)、皮孫木(*Pisonia umbellifera*)、黃心柿、山柚、無患子(*Sapindus mukorossi*)等。適口性第三級，平均啃食率在49~10%的樹種有20種，包括鐵色、樹青(*Planchonella obovata*)、茄苳(*Bischofia javanica*)、白匏子(*Mallotus paniculatus*)、九芎(*Lagerstroemia subcostata*)及小梗木薑子(*Litsea hypophaea*)等。適口性第四級，啃食率在9~1%的樹種有7種，包括毛

柿、小芽新木薑子(*Neolitsea parvigemma*)、軟毛柿(*Diospyros eriantha*)、九節木(*Psychotria rubra*)、土樟(*Cinnamomum reticulatum*)等。適口性第五級，葉片完全未被啃食者計有12種，包括紅柴、樹杞、海州常山(*Clerodendrum trichotomum*)、厚殼樹(*Ehretia acuminata*)、梧桐(*Firmiana simplex*)、白樹仔(*Gelonium aequoreum*)、石苓舅(*Glycosmis citrifolia*)、大葉楠(*Machilus japonica* var. *kusanoi*)、台灣山桂花(*Maesa peralaria* var. *formosana*)、粗糠柴(*Mallotus philippensis*)、台灣梭羅樹(*Reevesia formosana*)、假酸漿(*Trichodesma calycosum*) (Table 1)。

供試77樹種的Ivlev's選擇指數最高為0.46，為啃食率100%的那9樹種(Table 1)。供試樹種Ivlev's選擇指數最低為-1.00，為啃食率0%的那12樹種。各樹種平均啃食率的排序與Ivlev's選擇指數的排序一致(Table 1)。

梅花鹿食性偏好測試的樹種中有72種曾測定過光合潛力(Table 1)，而此72樹種的光合潛力與各樹種的啃食率並不具顯著相關($p > 0.05$, $r^2 = 0.091$) (Fig. 1)，表示梅花鹿偏好取食的樹種並不限於較不耐陰或較耐陰者，取食偏好與樹種的耐陰性無關。

梅花鹿磨角行為及樹種偏好

2017年在植物園展示區內，共發現82樹種計185株林木遭梅花鹿磨角。遭磨角株數 ≥ 10 株的樹種包括：穗花棋盤腳(*Barringtonia racemosa*) (16株)、毛土連翹(*Hymenodictyon orixense*) (14株)、變葉木(*Codiaeum variegatum*) (13株)；遭磨角株數 ≤ 2 株的樹種高達64種。因本項研究並未統計展示區內各樹種可供磨角的總株數，因此上述數據並不足以顯示梅花鹿磨角行為是否偏好某些特定樹種。

梅花鹿磨角行為對樹木造成的破壞樣式，主要是在樹幹上造成帶狀磨痕，有176株(95%)出現此類傷害；另有9株的磨角傷害樣式為戳刺痕或細長劃痕。帶狀磨痕下緣離地高度在1~30 cm範圍者有47株，高度31~60 cm者有66株，高度61~90 cm者有55株，高度範圍在91~120 cm則僅8株。出現帶狀磨痕的176株其磨痕平均長度為60 cm，以31~60及61~90 cm兩長度範圍的株數較多，分別有70及62株。然而，磨損程度達到木質部外露的嚴重磨痕，其平均長度為33 cm，以1~30及31~60 cm兩範圍的株數較多，分別為69及91株。出現磨痕的林木胸徑以 ≤ 10 cm的株數較多(62%)，胸徑較大者遭鹿隻磨角的株數較少(Fig. 2A)。樹木遭輕度、中度及重度環

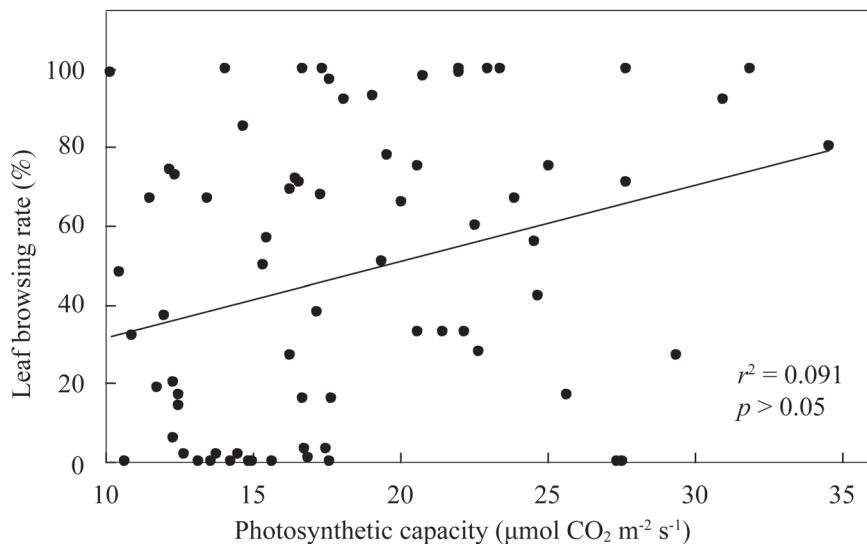


Fig. 1. Relationships between the photosynthetic capacity and leaf browsing rate of 72 tree species in the Kenting Karst Forest.

剝的植株比例分別為47、27及26%。此三級傷害程度的平均幹徑分別為20.0、5.7及4.3 cm，遭重度環剝植株的平均幹徑最小，遭輕度環剝植株的平均幹徑最大，顯示遭磨損程度會隨植株徑級加大而減輕。在遭磨角總數185株的磨損傷口中，判定為新傷口者有44%，判定為舊傷口者則有43%，但有13%為舊傷口上再出現新的磨痕，歸類為新舊混合傷口。

本研究第二項稚樹遭鹿隻磨角傷害方面，於2017、2018、2019三年期間分別調查到133、355及223株，合計731株稚樹遭鹿隻磨角，分屬40科97樹種，其中711株稚樹呈現嚴重磨損。遭嚴重磨損植株的徑級以 ≤ 2.0 cm者居多(59%)，徑級2.1~4.0 cm者佔25%，8.1~10.0 cm較大徑級者株數僅為2% (Fig. 2B)。新舊磨痕方面，有67%為新磨痕，舊磨痕只有4%，但有29%的植株混合著新舊磨痕。遭磨角稚樹株數 ≥ 20 株的樹種，包括紅柴(94株)、樹杞(61株)、春不老(*Ardisia squamulosa*) (42株)、土楠(*Cryptocarya concinna*) (37株)、變葉木(31株)、山柚(31株)、大葉楠(28株)、龍眼(*Euphoria longana*) (20株)等。

在鹿隻磨角樹種選擇方面，2019年11~12月調查到223次磨角事件中，遭磨角植株旁2 m半徑內有形體類似，但卻未遭磨角的不同樹種共出現41次事件，可視為有效的對比事件。其中可供有效對比的樹種有25種，但只有紅

柴、樹杞及毛柿此3樹種可供對比的次數 ≥ 10 次。紅柴遭磨角11次，未遭磨角2次；樹杞遭磨角及未遭磨角各有6次；毛柿則22次均未遭磨角。上述三樹種遭磨角機率分別為85、50、0%，顯示紅柴為梅花鹿偏好磨角，毛柿為梅花鹿避免磨角的樹種。

幼齡稚樹族群變動率與梅花鹿食性偏好之關係

於2001至2013年12年期間，墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區內26樹種之幼齡稚樹(胸徑1~2 cm)的族群變動率，與梅花鹿對該樹種葉片的啃食率間，具極顯著相關($p < 0.001$)，決定係數(r^2)為-0.524 (Fig. 3A)。梅花鹿偏好取食的樹種，在此期間其幼齡稚樹的族群減少率越高，族群偏向負成長。相反的，梅花鹿不喜歡或避免取食的樹種，其幼齡稚樹的族群量降低程度較低，甚至有些樹種幼齡稚樹族群量有增加的表現，例如樹杞、毛柿、石苓舅、樹青、裏白巴豆(*Croton cascarilloides*)、紅柴及軟毛柿(Table 2)。此外，稚樹族群變動率與樹種的光合潛力(耐陰性)間也呈顯著負相關($p < 0.05$, $r^2 = -0.236$) (Fig. 3B)。然而，20種可分佈在隆起礁岩生育地的樹種，其礁岩集中度與其幼齡稚樹族群變動率(Table 2)間不具顯著相關($p = 0.39$)，但上述樹種如果排除梅花鹿不喜歡取食，葉片啃食率 $< 20\%$ (Table 1)的樹杞、毛柿、紅柴、軟毛柿、土楠、柿葉茶株莖

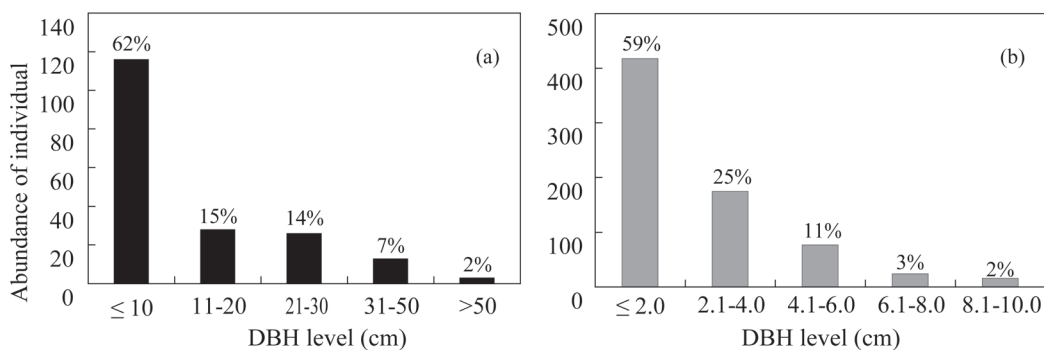


Fig. 2. The abundance of individual trees (a) and saplings (b) with different values of the diameter at breast height (DBH) which were used by Formosan Sika deer to fray their antlers in the Hengchun Botanical Garden. The value at the top of each bar represents the percentage.

(*Gonocaryum calleryanum*)等6樹種，則上述兩因子間即具極顯著正相關($p < 0.01$, $r^2 = 0.512$, $n = 14$) (Fig. 4)。此結果顯示，排除梅花鹿避開取食的樹種後，族群空間分布越集中在隆起礁岩生育地的樹種，則其幼齡稚樹族群減少率也越低。

討論

本研究梅花鹿葉片適口性的分級方式，採

用與Chen et al. (2009)在台北動物園測試圈養梅花鹿食性偏好相同的分級法，將適口性依照葉片啃食率由高至低分為1~5級。此方法採用目視評估受測葉片被啃食的比例，估算法較為粗略，會出現兩種植物葉片啃食率差距雖不大，但會被區分在不同的適口性等級。因此，本研究測試的植物若與Chen et al. (2009)調查之同種植物之適口性等級前後僅差一級，則該植物視為兩研究適口性分級結果一致。在兩研究都共同測試的45種植物中，有31種(69%)的分級結

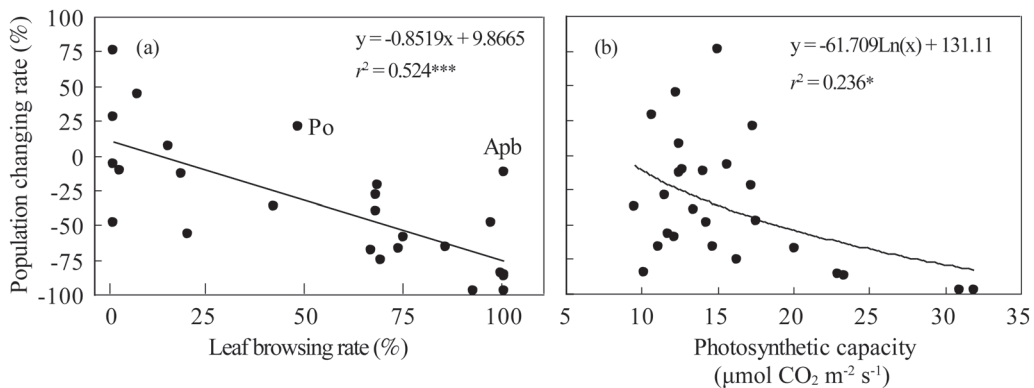


Fig. 3. Relationships of leaf browsing rate (a) and photosynthetic capacity (b) of 26 tree species with population change rate of juveniles in the Kenting Karst Forest. *: $p < 0.05$; ***: $p < 0.001$. Apb: *Antidesma pentandrum* var. *barbatum*; Po: *Planchonella obovata*.

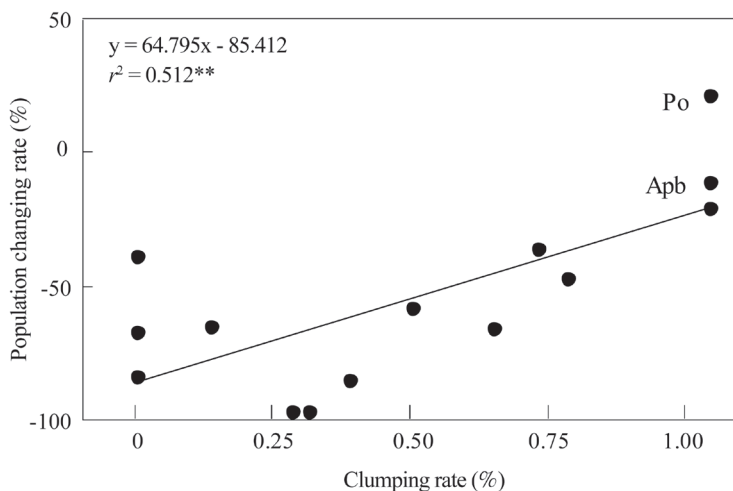


Fig. 4. Relationships of clumping on exposed limestone ratio of 14 tree species with population change rate of juveniles in the Kenting Karst Forest. ** $p < 0.01$. Apb: *Antidesma pentandrum* var. *barbatum*; Po: *Planchonella obovata*.

Table 2. Population of juveniles of 26 tree species with a diameter at breast height of ≤ 2.0 cm in 2001 and 2013, population change rate, and ratio of population clumping on an exposed limestone habitat in the Kenting Karst Forest Dynamic Plot

Species	Juvenile population		Population change rate (%)	Limestone clumping ratio
	2001	2013		
<i>Ardisia sieboldii</i>	49 ¹⁾	86 ¹⁾	76 ¹⁾	0.00 ²⁾
<i>Diospyros blancoi</i>	161	232	44	0.43
<i>Glycosmis citrifolia</i>	104	133	28	N/A
<i>Planchonella obovata</i>	107	128	20	1.00
<i>Croton cascarilloides</i>	41	44	7	N/A
<i>Aglaia formosana</i>	808	752	-7	0.86
<i>Diospyros eriantha</i>	418	372	-11	0.29
<i>Antidesma pentandrum</i> var. <i>barbatum</i>	84	74	-12	1.00
<i>Cryptocarya concinna</i>	436	381	-13	0.00
<i>Murraya exotica</i>	76	59	-22	1.00
<i>Liidendron formosanum</i>	51	36	-29	N/A
<i>Drypetes littoralis</i>	1128	715	-37	0.70
<i>Beilschmiedia erythrophloia</i>	258	156	-40	0.00
<i>Palaquium formosanum</i>	118	61	-48	0.75
<i>Mallotus philippensis</i>	99	50	-49	N/A
<i>Gonocaryum calleryanum</i>	230	99	-57	1.00
<i>Diospyros maritima</i>	8501	3492	-59	0.48
<i>Pisonia umbellifera</i>	87	30	-66	0.13
<i>Champereia manillana</i>	256	85	-67	0.62
<i>Leea guineensis</i>	158	51	-68	0.00
<i>Boehmeria wattersii</i>	284	68	-76	N/A
<i>Dracaena angustifolia</i>	278	41	-85	0.00
<i>Dendrocnide meyeniana</i>	568	81	-86	0.37
<i>Ficus septica</i>	107	14	-87	N/A
<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	938	21	-98	0.30
<i>Macaranga tanarius</i>	57	1	-98	0.27

¹⁾ Values provided by Wang et al. (2015).

²⁾ Values provided by Wang et al. (2004).

果一致，其中有14種分級完全相同(Table 3)。本研究葉片適口性較動物園測試結果晉一級(本研究啃食率較大)的植物有9種，退一級者則有8種，其餘14種的情況都是本研究植物適口性等級較動物園測試者高，其中本研究適口性晉升3級者，包括火筒樹(*Leea guineensis*)、台灣欒樹、青苧麻、枯里珍、稜果榕及咬人狗等6種(Table 3)。Chen et al. (2009)也將社頂地區野外梅花鹿啃食葉片的食痕出現率，在100~0%的範圍中採用與上述相同的標準，區分適口性等

級。在與本研究共同測試的43種植物中，有36種(84%)兩研究適口性分級結果一致，其中有17種分級相同，本研究植物適口性晉一級有11種，退一級則有8種(Table 3)。上述結果顯示梅花鹿對不同種類的植物有明確的喜好或忌避。Chen et al. (2009)也曾比較動物園圈養，以及野外非圈養梅花鹿之食性偏好差異，發現35種共同測試植物中有28種(80%)之適口性等級一致，其餘7種均為野外梅花鹿的適口性高於動物園圈養者。

Boulanger et al. (2009)調查法國兩處溫帶森林，不同年度鹿隻啃食木本植物的選擇性，發現鹿隻的食性偏好在不同年度，或兩處森林均呈現一致性，顯示因不同啃食壓力致鹿隻食物組成種類或數量的差異，不會顯著改

變鹿隻對取食植物種類的選擇樣式(selectivity pattern)。然而，與Chen et al. (2009)台北動物園鹿隻餵食測試結果比較，本研究部分植物測試的適口性分級差異較大，可能是因為動物園只測試少數圈養個體，可能僅反映固定的少數

Table 3. Comparisons of palatability levels of the same tree species by Formosan Sika deer investigated by this study and by Chen et al. (2009) in the Taipei Zoo and the Shedding area

Species	Palatability level			Species	Palatability level		
	This study	Taipei Zoo	Shedding area		This study	Taipei Zoo	Shedding area
<i>Antidesma pentandrum</i> var. <i>barbatum</i>	1 (100) ¹⁾	5	3	<i>Ficus superba</i> var. <i>japonica</i>	3 (33)	4	1
<i>Boehmeria nivea</i> var. <i>tenacissima</i>	1 (100)	5	3	<i>Mallotus paniculatus</i> var. <i>paniculatus</i>	3 (27)	2	N/A
<i>Dendrocnide meyeniana</i>	1 (100)	4	4	<i>Scolopia oldhamii</i>	3 (38)	N/A	2
<i>Ficus benjamina</i>	1 (100)	3	2	<i>Diospyros ferrea</i>	3 (37)	4	N/A
<i>Ficus irisana</i>	1 (100)	4	3	<i>Glochidion philippicum</i>	3 (33)	2	2
<i>Ficus septica</i>	1 (100)	5	4	<i>Drypetes littoralis</i>	3 (48)	4	3
<i>Macaranga tanarius</i>	1 (100)	2	1	<i>Syzygium formosanum</i>	3 (32)	3	4
<i>Schefflera octophylla</i>	1 (100)	N/A ²⁾	5	<i>Radermachera sinica</i>	3 (42)	3	N/A
<i>Trema orientalis</i>	1 (100)	1	N/A	<i>Bischofia javanica</i>	3 (28)	3	2
<i>Fraxinus insularis</i>	2 (99)	4	N/A	<i>Lagerstroemia subcostata</i>	3 (17)	3	2
<i>Palaquium formosanum</i>	2 (97)	4	2	<i>Litsea hypophaea</i>	3 (16)	3	4
<i>Koelreuteria henryi</i>	2 (93)	5	3	<i>Diospyros blancoi</i>	4 (6)	3	4
<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	2 (92)	1	2	<i>Neolitsea parvigemma</i>	4 (2)	4	4
<i>Melia azedarach</i>	2 (80)	3	N/A	<i>Psychotria rubra</i>	4 (2)	4	N/A
<i>Celtis formosana</i>	2 (78)	2	3	<i>Diospyros eriantha</i>	4 (2)	N/A	4
<i>Diospyros maritima</i>	2 (74)	1	2	<i>Cinnamomum reticulatum</i>	4 (1)	4	4
<i>Champerea manillana</i>	2 (73)	3	3	<i>Aglaia formosana</i>	5 (0)	4	5
<i>Gardenia jasminoides</i>	2 (72)	4	2	<i>Ardisia sieboldii</i>	5 (0)	4	N/A
<i>Eriobotrya deflexa</i>	2 (71)	4	N/A	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	5 (0)	5	4
<i>Premna serratifolia</i>	2 (71)	3	2	<i>Ehretia acuminata</i>	5 (0)	5	5
<i>Murraya exotica</i>	2 (68)	N/A	2	<i>Ehretia resinosa</i>	5 (0)	N/A	4
<i>Ficus microcarpa</i> var. <i>microcarpa</i>	2 (67)	3	2	<i>Maesa perlaria</i> var. <i>formosana</i>	5 (0)	5	5
<i>Leea guineensis</i>	2 (66)	5	3	<i>Gelonium aequoreum</i>	5 (0)	5	4
<i>Kleinhovia hospita</i>	2 (60)	4	3	<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i>	5 (0)	N/A	4
<i>Fraxinus griffithii</i>	2 (56)	4	3	<i>Mallotus philippensis</i>	5 (0)	3	3
<i>Ficus virgata</i>	2 (54)	3	N/A	<i>Trichodesma calycosum</i>	5 (0)	N/A	5
<i>Sapindus mukorossi</i>	2 (51)	N/A	3				

¹⁾ Values in parentheses are leaf browsing rates.

²⁾ Denotes not measured.

個體之取食偏好或忌避。本研究食性測試地點位於恆春熱帶植物園開放空間，該處自動照相機夜間可拍攝到數隻至高達10隻梅花鹿在測試地點活動情形。此外，梅花鹿在人工圈養環境的食性偏好有可能與野外環境不同。

本研究餵食測試的枝條僅受到梅花鹿1~3天短期的啃食壓力，單一受測枝條被梅花鹿造訪取食的次數有限，餵食測試的結果可能存在個體取食行為之差異。然而，野外天然更新的苗木會受到梅花鹿長期的啃食壓力，食物量較為缺乏的季節取食壓力較大，苗木被啃食情形較為嚴重。另外，梅花鹿對未曾覓食的種類，會少量取食後再決定是否繼續取食(Hu and Wang 1994)，野外苗木若遭到鹿隻大量造訪，即使是適口性不佳的種類，也會累積較高的被啃食率。因此，梅花鹿整體族群對此森林地被植群及幼齡木的啃食壓力應會比短期測試結果更加嚴重。本研究葉片啃食率小於10%的樹種中，有部分樹種如台灣梭羅樹、石苓舅及白樹仔，現地觀察到其野外幼齡植株葉片被啃食比例已超過50%。此外，毛柿在本研究之葉片啃食率僅6%，但在鄰近的毛柿造林地，其野外樹苗的葉片啃食率也已超過50%。自2017年起作者觀察到此森林動態樣區內毛柿樹苗葉片出現食痕的頻度也逐年加大。

短期食性測試之主要目的在比較不同種植物葉片適口性高低。然而單位時間內若造訪的鹿隻數量眾多，令測試樹種遭極大的啃食壓力，則大部分樹種的葉片啃食率可能都會接近100%，因此僅適口性較低的樹種間才能比較其適口性高低；相反的，如樹種間啃食壓力均很輕微，則較能測出原本適口性即高的各樹種間葉片啃食率的差異。Motta (1996)認為在鹿隻密度較高的條件下，有些樹種會持續遭強烈的取食壓力，然而有些樹種則是要待鹿隻較偏好樹種的葉片即將耗盡時，才會開始遭啃食。因此，本研究測得不同樹種葉片適口性的排序，可供指示墾丁高位珊瑚礁森林面臨鹿隻嚴重啃食壓力時，各樹種幼齡植株消失的時間順序。此外，仍有一些因素會影響食性測試的結果，例如整體的食物量對梅花鹿族群是否充足

(Gerhardt et al. 2013)、季節性造成的整體食物來源改變(Dumont et al. 2005)、葉片成熟程度為老葉或是幼葉(Coley 1980)等。因此，若是以短期食性測試的結果來推論天然植群中，各樹種可能受到的啃食壓力高低，仍需更多面向的考量。

葉片的某些功能性狀曾被提出作為預測動物取食偏好的指標(Coley 1985, Grime 1996, Forsyth 2005)。葉壽命(leaf lifespan)為樹種重要的功能性狀之一，此性狀與樹種的耐陰性呈顯著正相關(Reich et al. 1999, Wright et al. 2005)。葉壽命較長的耐陰樹種，其葉片通常有較高的結構性防禦功能(Wright and Cannon 2001)，也會投資較多的化學防禦物質在葉片(Coley and Barone 1996)。在低光環境下，幼齡植株能固定的碳水化合物很有限，若葉片常被動物取食利用，則植株將遭嚴重傷害。因此，耐陰樹種幼齡植株的葉片常具適口性低的特性(Hallik et al. 2009)。另一方面，葉壽命較短，光合潛力較高的不耐陰或陽性樹種，其葉片氮含量較高(Wright et al. 2005)，但投資在葉片的化學防禦物質較少，因此較容易受到植食動物取食(Matsuki and Koike 2006)。然而，分析墾丁高位珊瑚礁森林72樹種的光合潛力與各樹種被梅花鹿取食的程度，卻發現這些樹種光合潛力及由此代表的耐陰性，與梅花鹿取食偏好並不具顯著相關。此森林有些陽性樹種葉片大幅度被梅花鹿取食，例如山黃麻、血桐、白榕等，但也有部分陽性樹種如厚殼樹及梧桐則完全不被取食；另一方面，毛柿、台灣梭羅樹、石苓舅等光合潛力較低，耐陰程度較高的樹種，的確不為梅花鹿喜食，但梅花鹿卻也偏好取食某些較耐陰的樹種，例如枯里珍、黃心柿、山柚等(Table 4)。因此，墾丁高位珊瑚礁森林樹種的耐陰性並不能供作梅花鹿對樹種葉片適口性的指標。

綜合本研究食性測試結果及現地觀察，推測墾丁高位珊瑚礁森林適口性較低的樹種可能具有幾方面的特性，包括(1)具毒性或複雜的次階代謝物質，例如裏白巴豆(Xu 2018)、台灣土沉香(*Excoecaria formosana*) (Kumar 2013)、

紅柴(Paritala 2015)；(2)具有特殊的味道，例如海州常山、珊瑚樹(*Viburnum odoratissimum*)及樟科(Lauraceae)的樹種；(3)特定的分類群，例如紫金牛科(Myrsinaceae)的樹杞、小葉樹杞(*Ardisia quinquegona*)及台灣山桂花。Lin et al. (2017)也發現有多重因素會影響臺灣山羌的取食偏好。葉片木質素成分比例的高低，可以解釋臺灣山羌對受測樹種葉片的取食程度，但有一些樹種則為例外。葉片質地及富含揮發性精油的葉片也可能會影響臺灣山羌的取食偏好(Lin et al. 2017)。另外，該研究測試顯示紫金牛科的樹杞及台灣山桂花均屬於臺灣山羌高取食率的樹種，而本研究結果則顯示梅花鹿不喜歡取食樹杞及台灣山桂花葉片。

鹿科動物每年定期落角，新生的茸角在硬化過程中，外層茸皮會壞死，因此鹿隻會藉由磨角行為來清除茸角上壞死的茸皮，藉以提升舒適感(Geist 1998)。此外，藉由磨角製造樹幹上的視覺(磨痕)及氣味信號，可在發情期向其它雄鹿傳遞領域性訊息，達到展示及溝通之目的(Massei and Bowyer 1999)，磨痕及氣味也可能具有後續向雌鹿溝通的作用(Johansson and Liberg 1996)。本研究假設空間位置為鹿隻選擇磨角植株的決定因子，或是當誘發磨角行為的情境出現時，鹿隻才會就近選擇一株適合的樹木去磨角。假設鹿隻進行磨角行為時只會利用就近方便的植株，那麼選擇行為發生的空間尺度應不大。本研究針對遭鹿隻磨角之植株，其半徑2 m內徑級相近的不同樹種進行兩兩對比，區別磨角行為是否具樹種偏好，結果發現紅柴遭梅花鹿磨角的比例高達85%。Chen and Wang (1999)於鄰近的社頂地區也調查到紅柴遭磨角比例為15%，此數值高於該樹種株數佔調查區域總株數的比例(3.2%)，且紅柴遭磨角的Ivlev's指數為0.66，顯示梅花鹿對選擇紅柴來磨角具有正向偏好，此發現與本研究調查結果一致。相反的，Wang et al. (2019)在墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區調查到紅柴遭梅花鹿磨角比例僅2.0%，低於此樹種背景株數比例的4.6%，且紅柴遭磨角的Ivlev's指數低至-0.40，顯示梅花鹿避免選擇紅柴進行磨角。然而，Wang et al.

(2019)調查對象多為較大徑級林木，而本研究僅分析胸徑 ≤ 10 cm的稚樹，可能因此造成兩研究梅花鹿利用紅柴來磨角的偏好傾向不一致。此外，本研究發現毛柿為梅花鹿避免選用來磨角的樹種，此結果與Wang et al. (2019)的調查結果一致。Gill (1992)認為鹿科動物選擇特定樹種磨角，是因為該樹種所具備的物理特性；Tompson (1969)報導麂鹿(roe deer, *Capreolus capreolus*)喜好選用具彈性、單幹無分枝的稚樹(sapling-size)來磨角；Larner (1977)認為梅花鹿似乎喜好胸徑大於30 cm而樹皮平滑的植株磨角，選擇紅豆杉(yew)、花楸(rowan)更勝於橡樹(oak)。毛柿具有粗糙硬質的樹皮，又為耐陰樹種不易天然修枝，枝下高極低，常具有低處側枝，似乎符合上文獻歸納的規則。此外，毛柿的側枝與主幹通常呈90度夾角，似乎比其它側枝斜上生長的樹種更容易卡住鹿角分叉，可能會阻礙梅花鹿磨角過程的順暢度。墾丁國家公園梅花鹿復育區蔡木生先生認為，梅花鹿偏好選擇樹幹較具彈性的小樹去磨角，例如紅柴、過山香(Wang et al. 2019)。本研究調查時也發現紅柴常有幹徑小於0.5 cm的幼齡植株遭磨角，與上述報導吻合。推測梅花鹿磨角時採取身體長軸正對樹幹的方向，上下擺動頭部讓鹿角磨擦樹幹，鹿角上磨擦位置移動的軌跡呈弧形。如果的彈性不足，樹幹就無法對鹿角施加足夠的反作用力；但若樹幹太硬，則鹿角移動的弧形軌跡可能就會受阻，梅花鹿頭部擺動的幅度無法達到預期的距離。

鹿隻對磨角樹木的選擇，會受到植株大小、灌叢或藤蔓的干擾等因素影響(Ramos 2006)。對梅花鹿而言，選用不同樹種植株來磨角，可能對其內在感受差別不大，不至於出現嚴重的負面反應，也不至於妨礙磨角的主要功能，因此樹種間的被取代性較高。相對的，食物品質良窳與其內在感受及生存有關，有毒或次階代謝物含量高的植物，可能會造成身體不適，或出現嚴重的負面感受。因此，食物品質與可食性，對動物的取食選擇應更具影響力。此外，鹿隻一天中耗費較長的時間進行覓食，但用較少的時間進行磨角(Braza 1986, Chen

2002)，這也可能令研究人員不易辨別鹿隻對磨角樹種的偏好性。

Motta (1996)指出鹿隻對磨角對象樹種較不具選擇性，那麼在特定區域內族群數量較多的樹種應該會有較多遭磨角的植株。本研究發現恆春熱帶植物園內原有的主要樹種中，適口性不佳樹種遭到磨角的稚樹數量較多，如紅柴(94株)、樹杞(61株)、土楠(37株)及大葉楠(28株)；黃心柿、咬人狗及番仔林投等適口性較佳的樹種，則僅有8株稚樹遭磨角。此結果顯示，磨角對稚樹族群影響的嚴重程度，不能獨立於啃食影響而單獨評估，須同時考量鹿隻族群量、啃食壓力、現存稚樹族群量等狀況，情境(scenario)界定明確後才能進行評估。當情境屬於梅花鹿族群量相對較少、啃食壓力小、稚樹株數相對較多，則樹木被磨角比例會偏低(Lu 2002)，故磨角對稚樹損害的嚴重性可忽略；當梅花鹿數量過多，可磨角的株數相對較少時，即使適口性差的樹種也會因遭磨角而使其更新更困難，在此情境下沒有任何樹種可以從小苗晉級成長為稚樹或大樹，森林生態系的整體組成結構可能會大幅改變。

墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區在2001至2013年期間，整體幼齡稚樹減少程度遠高於鄰近的高士佛及欖仁溪兩森林樣區，且不同樹種族群量變動幅度有很大的差異(Wang et al. 2015)。推測此現象較可能的原因，是梅花鹿對不同樹種具不同的取食偏好，且各樹種對鹿隻啃食各有不同的抵抗力或耐受度。本研究第一項食性測試結果，證實梅花鹿對墾丁高位珊瑚礁森林不同樹種的葉片，具有不同的取食偏好，不同樹種間葉片適口性的差異很大。然而，此種固定地點短時間的食性測試，是否能反映梅花鹿取食行為對此森林幼齡植株更新的長期影響？本研究第三部分迴歸分析結果顯示，梅花鹿對不同樹種的取食偏好程度與其幼齡稚樹族群變動率間，具極顯著相關，梅花鹿葉片啃食率越高的樹種，其幼齡稚樹族群減少率越大(Fig. 3A)，可支持此森林「幼齡稚樹的減少與梅花鹿的取食有顯著相關」的假說。幼齡稚樹族群減少率較大的樹種，多為梅花鹿喜

好取食的種類，包括黃心柿、山柚、血桐、蟲屎及稜果榕等；幼齡稚樹族群減少率較小或是增加的樹種中，土楠、軟毛柿、紅柴、裏白巴豆、石苓舅、毛柿、樹杞多為梅花鹿不喜好取食的樹種。

值得注意的是，枯里珍及樹青雖然屬於梅花鹿喜好取食的樹種，但其幼齡稚樹數量減少的幅度很小，或會微幅增加，偏離整體趨勢(Fig. 3A)。原因可能是與此兩樹種族群的空間分布，集中在隆起礁岩生育地有關。梅花鹿在野放初期並不會爬到高位珊瑚礁岩頂部覓食(Wang et al. 1998)。根據林業試驗所恆春研究中心同仁的觀察，2012年時梅花鹿還鮮少攀登珊瑚礁岩，約自2015年起即觀察到梅花鹿取食區域從平坦谷地頻繁的往礁岩上發展；到了2018年梅花鹿攀登礁岩尋找可能的食物來源，已成為常態。枯里珍及樹青族群主要分布在隆起礁岩及隆起台地等較崎嶇的地形(Wang et al. 2004)，推測可能是地形的保護效應，梅花鹿野放初期對此兩樹種稚樹的啃食壓力較小，所以相較於其它取食偏好同等級的樹種，其幼齡稚樹族群變動程度較為持平穩定。由此推論，空間分布越集中於隆起礁岩地形的樹種，在2001至2013年這段期間較能受益於地形保護效應，整體上遭梅花鹿啃食的壓力較輕微，幼齡稚樹族群變動率也較小。此外，無論族群生育地分布類型為何，適口性偏低的樹種都較能避免遭梅花鹿啃食，因此地形對低適口性樹種的保護效應不大。排除6種梅花鹿適口性低的樹種後，此動態樣區內14種幼齡稚樹的族群減少率與礁岩分布集中度，兩者即呈極顯著正相關(Fig. 4)，顯示隆起礁岩地形對梅花鹿偏好取食的幼齡稚樹確實存在保護作用。

葉片壽命較長，耐陰性較高的樹種，通常會投資較高比例的化學防禦物質於葉片，藉以抵抗植食動物取食(Coley and Barone 1996)。由此推論，墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區內，耐陰程度較高的樹種，應較不會遭梅花鹿嚴重啃食，幼齡稚樹族群的減少率也應較低。本研究分析影響此動態樣區26種幼齡稚樹族群12年間

變動率的因子，發現藉光合潛力代表的樹種耐陰程度，與上述變動率間的確具顯著相關，耐陰性較高的樹種，其幼齡稚樹族群的減少率會較低(Fig. 3B)。然而，梅花鹿食性偏好測試的72樹種，其光合潛力與各樹種葉片啃食率間並不顯著相關(Fig. 1)。此結果並不支持「耐陰性較高的樹種，其葉片較不會遭梅花鹿啃食」的假說，顯示墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區樹種的耐陰程度，整體上與梅花鹿取食偏好並不相關，因此樹種的耐陰性並不是幼齡稚樹在上述12年期間族群變動率的主要影響因子。

結論

梅花鹿對墾丁高位珊瑚礁森林樹種葉片的取食偏好具有明顯差異，有效測試的77樹種中，有一半的樹種其啃食率 $\geq 50\%$ ，而有1/4的樹種其啃食率 $\leq 10\%$ ，其中梅花鹿忌避取食，啃食率為0%者只有12種。然而，梅花鹿的取食偏好與樹種的耐陰性並不具顯著相關。梅花鹿磨角對樹幹的磨損方式以帶狀磨痕為主，磨角部位以離地高度30~90 cm為多。胸徑 ≤ 10 cm稚樹遭梅花鹿嚴重磨損植株的徑級以 < 2 cm者居多；成樹樹幹遭磨角的傷害程度則隨林木徑級加大而減輕。紅柴與毛柿分別為梅花鹿喜歡與避免在樹幹磨角的樹種。墾丁森林動態樣區梅花鹿片啃食率越高的樹種，於2001~2013年期間其幼齡稚樹族群減少率越大。梅花鹿較偏好取食的樹種，若其族群空間分布集中在隆起礁岩生育地，則其幼齡稚樹能躲避梅花鹿的取食傷害，族群減少率較低。

謝誌

本研究承蒙106農科-11.4.1-子-G1, 107農科-10.1.1-森-G4, 108農科-10.2.1-森-G2三項科技計畫經費補助，謹此致謝。我們也感謝兩位審查委員對先前稿件給予廣泛且深入的建議。

引用文獻

Boulanger V, Baltzinger C, Saïd S, Ballon

P, Picard JF, Dupouey JL. 2009. Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *For Ecol Manage* 258(7):1397-406.

Braza F, Garcia J, Alvarez F. 1986. Rutting behaviour of fallow deer. *Acta Theriol* 31:467-78.

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.

Chen SC. 2002. The activity pattern and habitat use of Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) at Kenting National Park [PhD thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Normal Univ. 130 p. [in Chinese with English summary].

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].

Chen SC, Wang Y. 1999. Rubbing of the Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) and its effect on trees in Kenting National Park. *Biol Bull Natl Taiwan Normal Univ.* 34(2):151-62. [in Chinese with English summary].

Coley PD. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284(5756):545-6.

Coley PD, Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann Rev Ecol Syst* 27(1):305-35.

Coley PD, Bryant J, Chapin FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-9.

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.
- Dumont B, Renaud PC, Morellet N, Mallet C, Anglard F, Verheyden-Tixier H. 2005.** Seasonal variations of red deer selectivity on a mixed forest edge. *Anim Res* 54(5):369-81.
- Endara MJ, Coley, PD. 2011.** The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Funct Ecol* 25:389-98.
- Forsyth D, Richardson S, Menchenton K. 2005.** Foliar fibre predicts diet selection by invasive red deer *Cervus elaphus scoticus* in a temperate New Zealand forest. *Funct Ecol* 19:495-504.
- Geist V. 1998.** Deer of the world. Mechanicsburg, Pennsylvania: Mechanicsburg Press. 421 p.
- Gerhardt P, Arnold JM, Hackländer K, Hochbichler E. 2013.** Determinants of deer impact in European forests - a systematic literature analysis. *For Ecol Manage* 310:173-86.
- Gill RMA. 1992.** A review of damage by mammals in north temperate forest: 1. Deer. *Forestry* 65(2):145-69.
- Grime J, Cornelissen J, Thompson K, Hodgson J. 1996.** Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77:489-94.
- Hallik L, Niinemets Ü, Wright IJ. 2009.** Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? *New Phytol* 184(1):257-74.
- 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].
- Johansson A, Liberg O. 1996.** Functional aspects of marking behavior by male roe deer (*Capreolus capreolus*). *J Mammal* 17(2):558-67.
- 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(6):1082-98.
- Kumar SS, Sen P, Anbuselvi S. 2013.** Preliminary phytochemical analysis of *Excoecaria agallocha* and *Avicennia*. *BioMedRx* 1:371-3.
- Kuo YL, Yeh CL. 2015.** Photosynthetic capacity and shade tolerance of 180 native broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 30(4):229-43.
- Larner JB. 1977.** Sika deer damage to mature woodlands of southwestern Ireland. In: Proceedings of the 13th International Congress of Game Biologists. Atlanta, GA: Wildlife Management Institute. p 192-202.
- Lin MF, Su SH, Huang LW, Chen CW, Jeng MR, Wang HH. 2017.** Tree leaf choice by Formosan Reeve's muntjac in relation to nutrient content. *Taiwan J For Sci* 32(3):237-49.
- Lu HF, Chen SC, Wang Y. 2002.** Rubbing behavior of the Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) in Kenting National Park. *J Nat Park* 22(3):22-30. [in Chinese with English summary].
- Massei G, Bowyer RT. 1999.** Scent marking in fallow deer: effects of lekking behavior on rubbing and wallowing. *J Mammal* 80(2):633-8.
- Matsuki S, Koike T. 2006.** Comparison of leaf lifespan, photosynthesis and defensive traits across seven species of deciduous broadleaf tree seedlings. *Ann Bot* 97(5):813-7.
- Motta R. 1996.** Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the western Italian Alps. *For Ecol Manage* 88(1):93-8.
- Nugent G, Fraser W, Sweetapple P. 2001.** Top down or bottom up? Comparing the im-

pacts of introduced arboreal possums and 'terrestrial' ruminants on native forests in New Zealand. *Biol Conserv* 99(1):65-79.

Paritala V, Chiruvella KK, Thammineni C, Ghanta RG, Mohammed A. 2015. Phytochemicals and antimicrobial potentials of mahogany family. *Rev Brasil Farmacognosia* 25(1):61-83.

Ramos JA, Bugalho MN, Cortez P, Iason GR. 2006. Selection of trees for rubbing by red and roe deer in forest plantations. *For Ecol Manage* 222:39-45.

Reich PB, Ellsworth DS, Walter MB, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-69.

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 Fisher Soc* 108(4):344-52.

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

Thompson B. 1969. Fraying by roebucks at Glentress Forest. *Deer* 1:307-11.

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):323-35. [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].

Wang Y, Yen SC, Weng GJ. 2015. Synthesis cross-domain research on Formosan sambar deer. Taipei, Taiwan: Construction and Planning Agency. 109 p. [in Chinese with English summary].

Wright IJ, Cannon K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Funct Ecol* 15:351-9.

Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Garnier E, Hikosaka K, et al. 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytol* 166:485-96.

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.

Xu WH, Liu WY, Liang Q. 2018. Chemical constituents from croton species and their biological activities. *Molecules* 23(2333). doi:10.3390/molecules23092333.