



樹皮成分的季節變化與臺灣水鹿啃食 樹皮行為之間的相關性

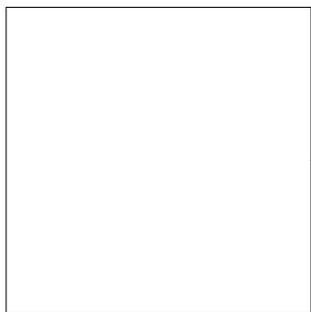
指導教授：翁國精 博士

研究生：周庭安

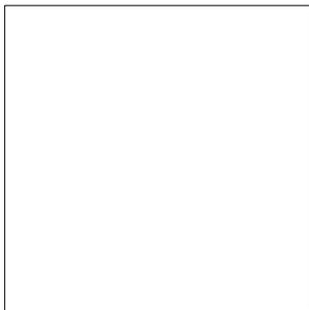
中華民國 112 年 4 月 10 日

生態上 - 草食動物的影響力

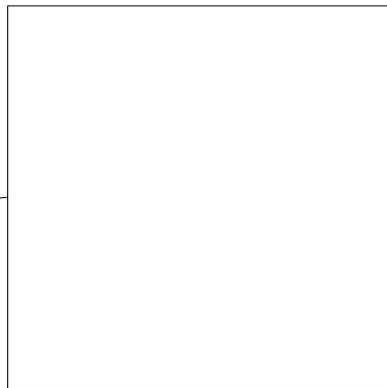
➤ 改變棲地：



▲ 踩踏



▲ 排便



▲ 食用植物

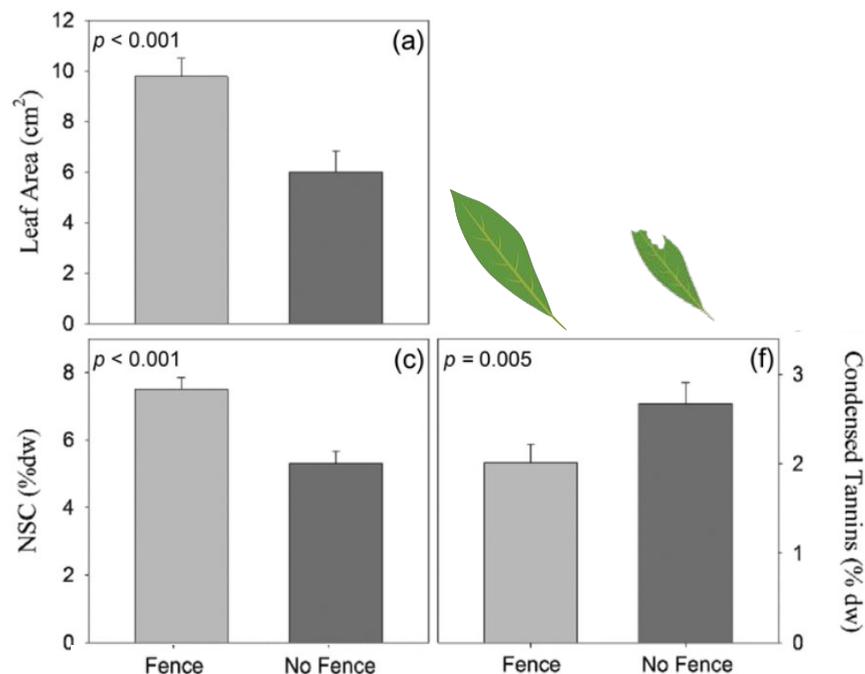
生態上 - 草食動物的影響力

➤ 食用植物：

- 葉子的差異 (Rhodes *et al.*, 2017)



▲美國白楊 (*Populus tremuloides michx*)

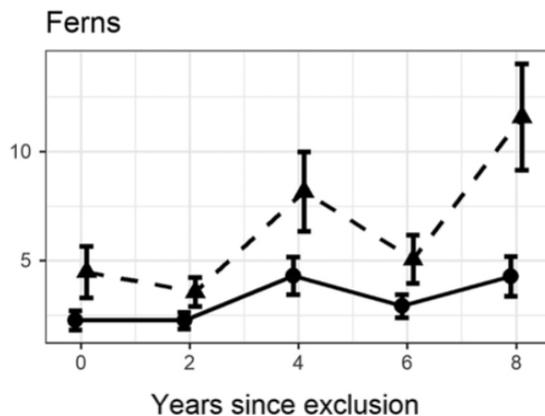
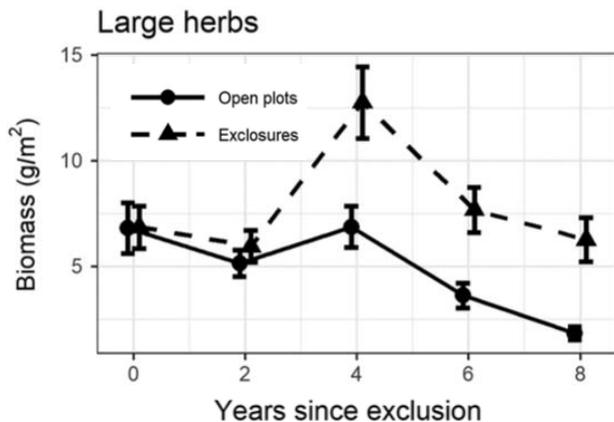


▲平均值與標準誤差

生態上 - 草食動物的影響力

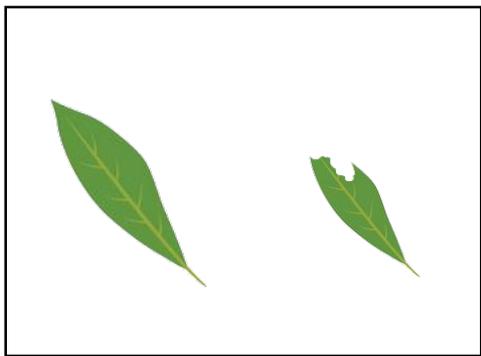
➤ 食用植物：

- 林相發展 (Lorentzen Kolstad *et al.*, 2018)

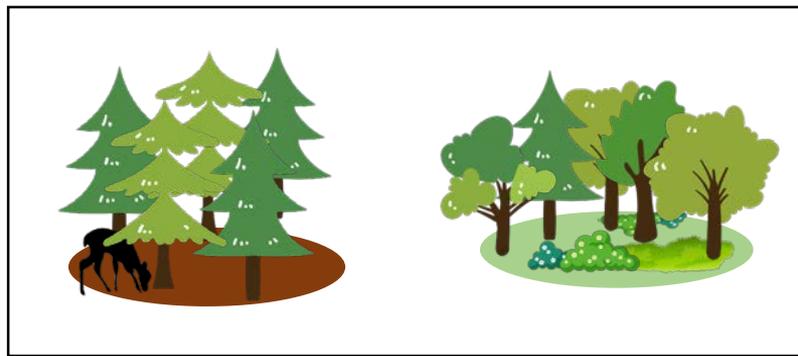


生態上 - 草食動物的影響力

- 了解選擇食物的原因
 - 進一步：



▲ 植被演替



▲ 環境變遷

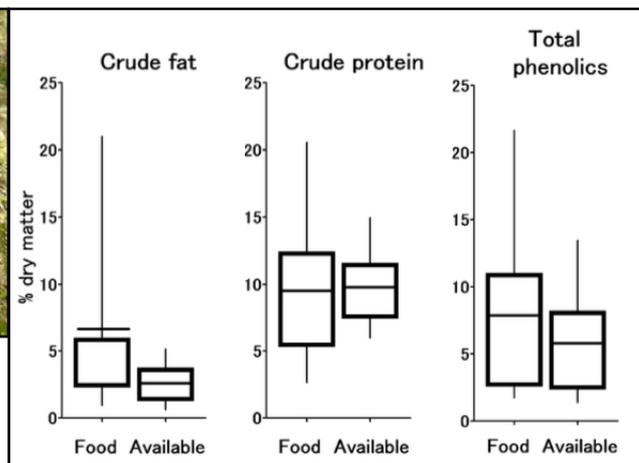
植物的成分 - 草食動物選擇食物的原因之一

➤ 營養成分：

- 梅花鹿選擇吃的食物 (Agetsuma *et al.*, 2019)



▲梅花鹿(*Cervus nippon*)



▲平均值與百分位數

蛋白質、
脂肪



Variable in selected model	Coefficient	P
Crude fat	0.603	<0.001
Crude protein	0.127	0.004
Lignin	-0.052	0.016
Total phenolics	0.194	0.001
Condensed tannin	-0.726	0.036

▲多變項廣義線性混合模型(GLMM)

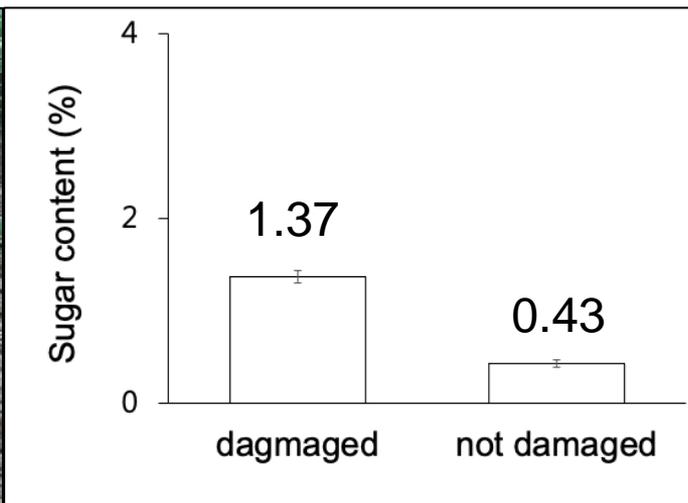
植物的成分 - 草食動物選擇食物的原因之一

➤ 營養成分：

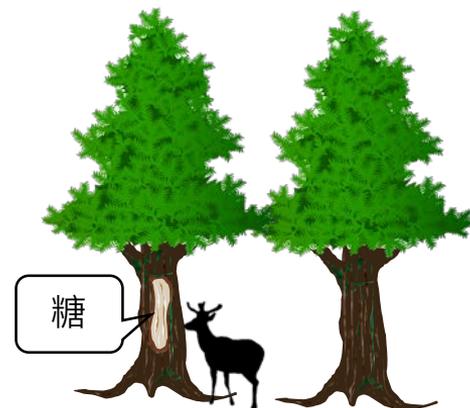
- 被鹿啃食的樹木 (Kurek *et al.*, 2019)



▲ 歐洲山毛櫸
(*Fagus sylvatica*)



▲ 平均值與標準誤差

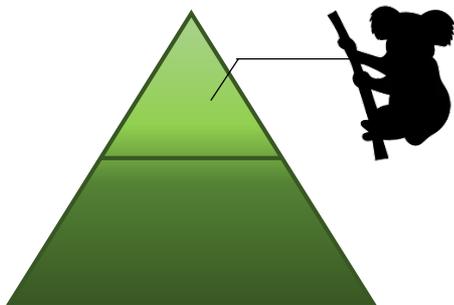


植物的成分 - 草食動物選擇食物的原因之一

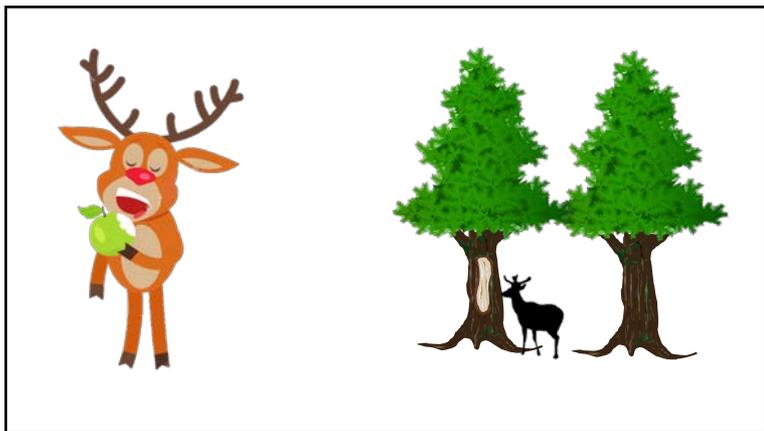
► 為獲取主要食草所缺乏的營養：

• 鈉：

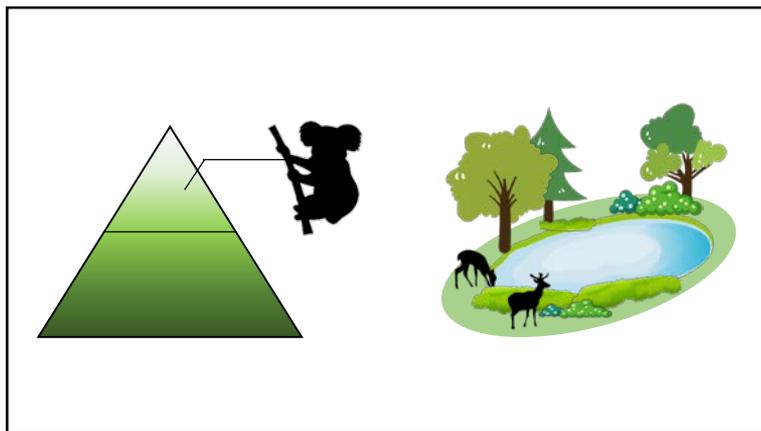
1. 無尾熊 (*Phascolarctos cinereus*) 啃食樹皮 (Au et al., 2017)
2. 馬鹿 (*Cervus elaphus*) 夏季食用水生植物：鈉 (Ceacero et al., 2014)



植物的成分 - 草食動物選擇食物的原因之一



▲挑選營養成分高為食物



▲獲取缺乏的營養

季節變化 - 植物成分



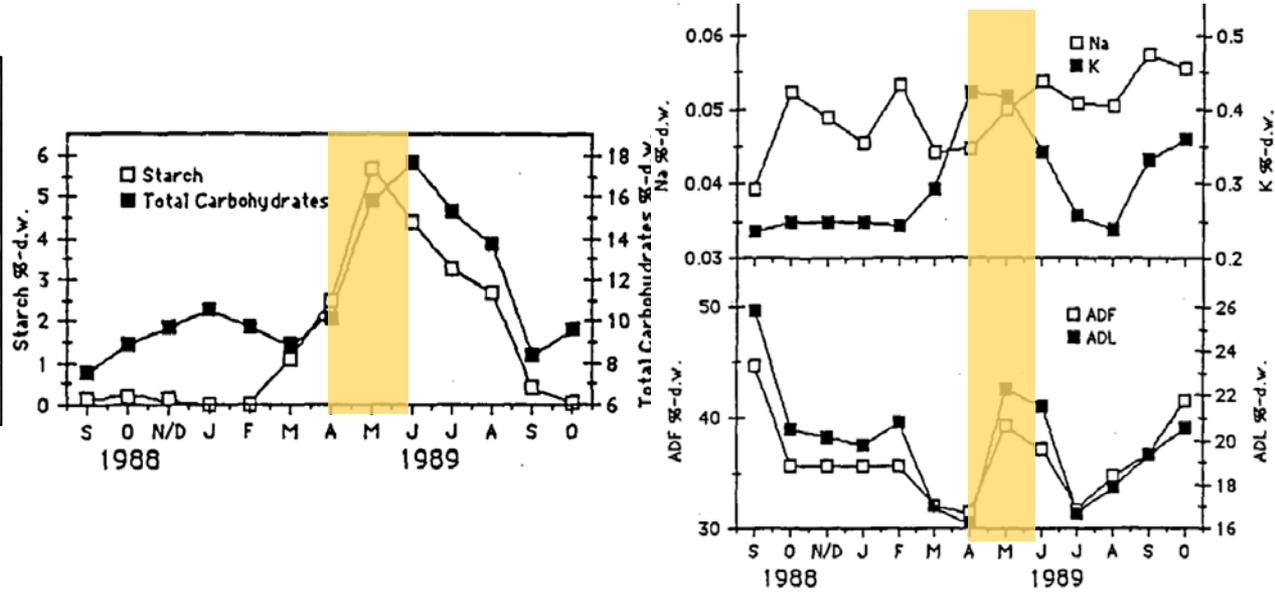
生長期	葉子成熟	休眠期
<ul style="list-style-type: none"> • 磷、鉀、氮 ↑ (Palacio <i>et al.</i>, 2018) • 醣類 ↓ (Gruber <i>et al.</i>, 2013) 	<ul style="list-style-type: none"> • 醣類 ↑ 	<ul style="list-style-type: none"> • 常綠樹種：醣類 ↓ • 落葉樹種：儲存醣類

季節變化 - 植物成分與動物飲食

➤ 駝鹿啃食樹皮高峰期，樹皮中的醣、鉀、纖維含量較高 (Faber., 1996)



▲ 駝鹿 (*Alces alces*)



季節變化 - 植物成分與動物飲食

- 赤腹松鼠啃食柳杉，樹皮受損量與總糖變化成正比 (劉啟福, 1982)



▲ 赤腹松鼠 (*Callosciurus erythraeus*)



Low



總糖

High

以植物成分探討啃食原因

方向	植物成分				
種類	含量差異				
時機	季節變化				

臺灣水鹿-啃食樹皮的行為

➤ 主要食草：高山芒和玉山箭竹（李玲玲，2003）

➤ 夏季為啃食高峰

- 新康山區（6-8月）（翁國精，2010）
- 楠溪林道（3-5月）（劉士豪，2016）

➤ 主要食草鈣含量較低（葉川逢，2015）

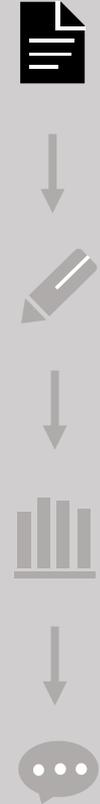
➤ 樹種偏好性與鈣含量成正比（劉士豪，2016）



▲臺灣水鹿(*Rusa unicolor swinhoii*)

研究動機

- 不同地區啃食情形不同
- 植物成分與啃食行為有關
- 缺乏不同季節的資料



研究架構

問題	預期	方法	結果	討論
是否有季節性	有	每個月啃食頻度	1	
是否有偏好性	有	偏好係數	2	
啃食樹皮	獲取缺乏的營養	主要食草 v. s. 樹皮	3	
偏好性	獲取較高的營養 與某成分有關	偏好 v. s. 不偏好 偏好係數與營養成分	4 5	
季節性	獲取較高的營養 OR 與某生活史有關	旺季 v. s. 淡季 啃食頻度與生活史	6 7	

研究架構

問題	預期	方法	結果	討論
是否有季節性	有	每個月啃食頻度	1	
是否有偏好性	有	偏好係數	2	
啃食樹皮	獲取缺乏的營養	主要食草 v. s. 樹皮	3	
偏好性	獲取較高的營養 與某成分有關	偏好 v. s. 不偏好 偏好係數與營養成分	4 5	
季節性	獲取較高的營養 OR 與某生活史有關	旺季 v. s. 淡季 啃食頻度與生活史	6 7	

玉山國家公園

➤ 沿線隨機標選看到的樹

- 東埔大草原 (A) : 100 棵
- 黑森林步道 (B) : 314 棵
- 鹿林山與麟趾山 (C) : 215 棵
- 玉山林道 (D) : 145 棵
- 樣區 (B45) : 45 棵
(B79) : 79 棵
(G99) : 99 棵

➤ 無距離限制

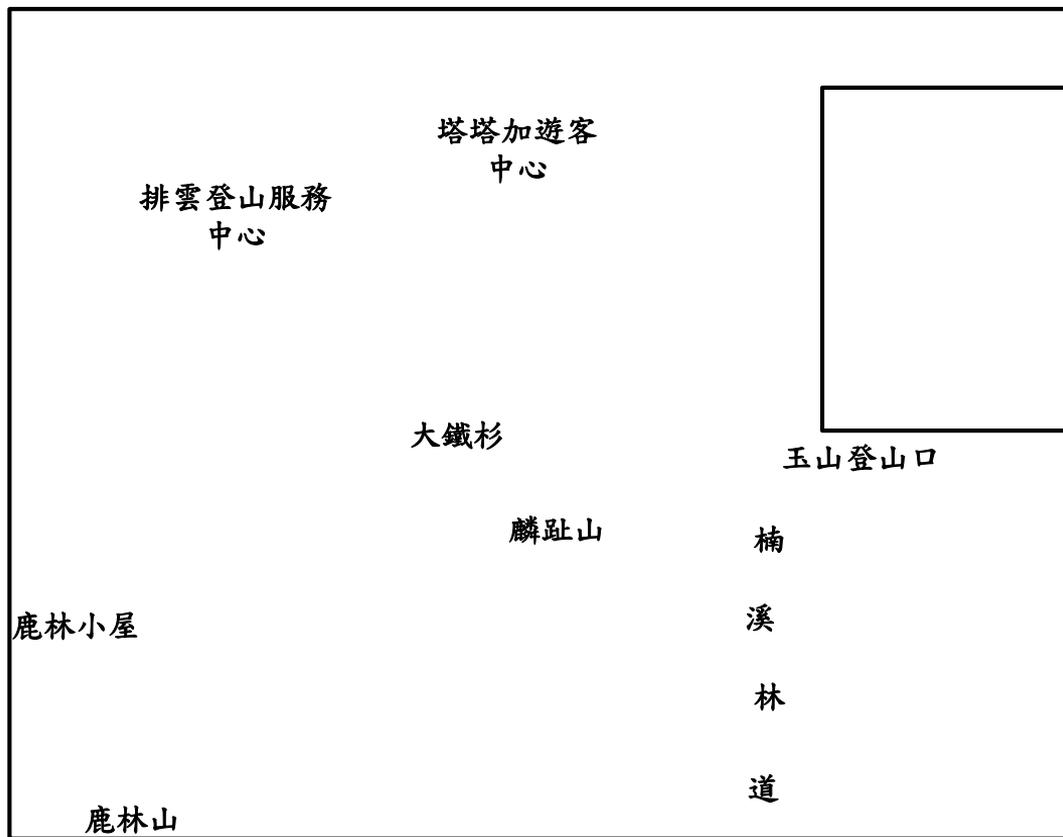


圖 1

記錄啃痕

- 每個月調查 樹木是否有新增啃痕
- 記錄主幹
- 測量啃痕面積
- 用蠟筆畫記避免重複
- 計算啃食頻度

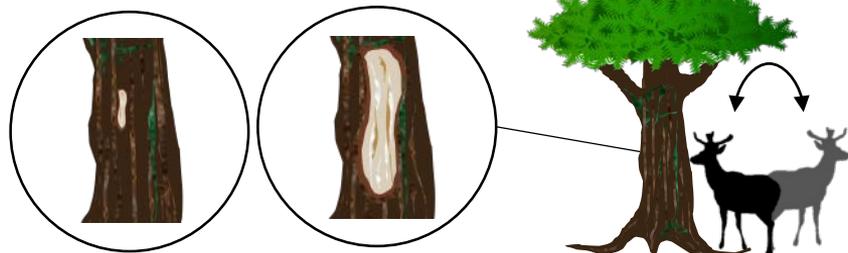


圖 2

啃食頻度計算方式

1. 每月啃食總面積 \longrightarrow 群體、實際數值
2. 需求指標(每月啃食總面積/每月傷口數) \longrightarrow 個體需求
3. 總需求量(需求指標 \times 各水鹿生活史OI_3) \longrightarrow 可細分生活史、預測

(個體需求量) \times (相對族群量)



相機位置

➤ 架設方式：

- < 2 km : 1 台
- > 2 km : 2 台
- 樣區內 : 1 台
- 總共 : 9 台

(A、B1、B2、C、D、E、B45、B79、G99)

➤ 距離樣線 < 50 m

➤ 相機之間間隔 > 200 m

➤ 型號：Browning(BTC-8A)

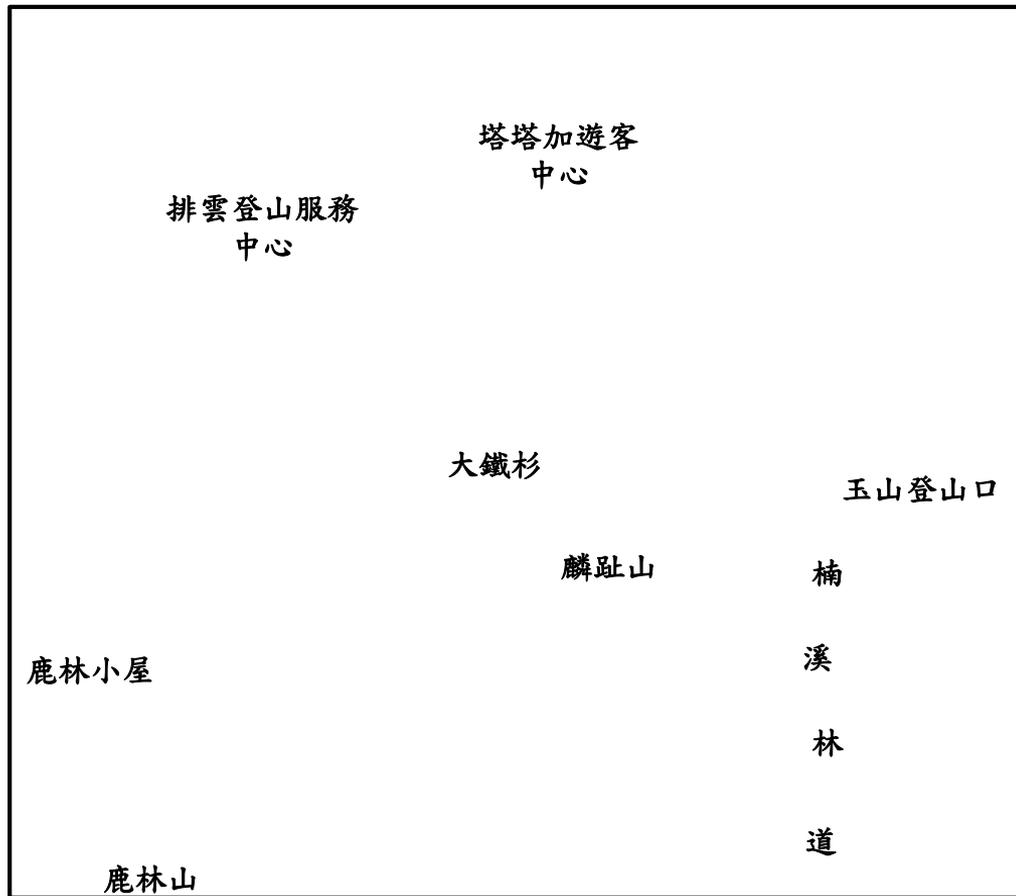


圖 3

照片判讀

➤ 水鹿生活史類別 (黃慎雯, 2019)



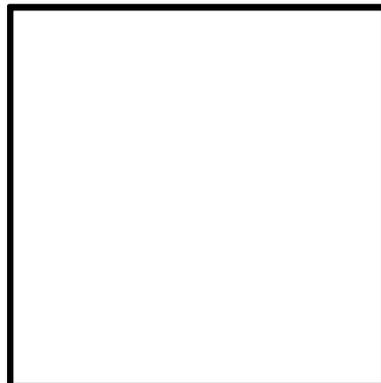
母鹿



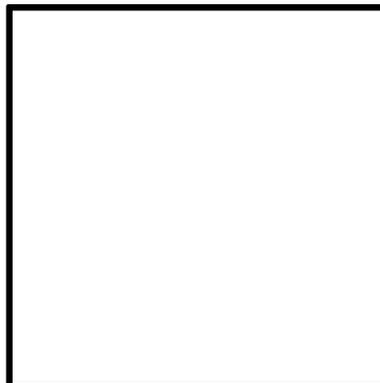
幼鹿



茸角



硬角



解角

整體
公鹿

整體
水鹿

相對族群量

- 出現指數 OI_3 (古馥宇, 2018) :
 1. 不辨識個體。
 2. 照片中動物數量 > 2, 只視為一張有效照片

- 有效照片定義 : 1 小時以內, 重複拍攝相同水鹿生活史, 只視為一張。

- OI_3 計算方式 :
$$\frac{\text{該相機 (各水鹿生活史) 有效照片數} \times 1000}{\text{該相機工作時數}}$$

啃食偏好係數計算方式

- 參考葉川逢 (2015) 的方法
- 意義：水鹿對樹種的啃食偏好程度
- 以假設水鹿為隨機啃食樹皮，計算：

$$\text{偏好係數} = \frac{\text{實際啃食比例}}{\text{預期啃食比例}}$$

- 實際啃食比例 = 某樹種被啃食數量(棵)/被啃食的總數(棵)
- 預期啃食比例 = 某樹種總數(棵) / 樣樹總數(棵)

- 數值判讀： 偏好： > 1 隨機： $= 1$ 不偏好： < 1
- 可信度：使用 Chi-squared test of independence

樹皮採集-時間與種類

➤ 夏季(6-8月)、冬季(12-2月)

➤ 種類：

1. 偏好：5 種

2. 不偏好：5 種

篩選方式：(不)偏好排名前五名，且該樹種總數大於 10 棵

3. 主要食草：玉山箭竹 & 高山芒

樹皮採集-方式與處理

- 以木鑿縱向剝離，一樣本至少採集 >5 棵樹。
- 被啃食過的樹木，再被啃食的機率會提高（楊硯涵，2020）
- 採集 >5 棵非樣樹的樹
 - 後續處理：
 1. 烘箱烘乾直至重量不變
 2. 用磨碎機磨成粉末

成分分析

- 委託屏東科技大學水產檢驗中心
- 成分：粗蛋白、總糖、鈣、磷、鎂、鈉、鉀、錳、鐵、銅

資料分析

➤ (非)常態分佈：Shapiro-Wilk Test

一. 比較偏好與不偏好樹種的成分差異

➤ 常：Independent sample t test

非：Wilcoxon rank sum test

二. 比較夏、冬兩季的樹皮成分

➤ 常：Paired t test

非：Wilcoxon signed rank test

三. 啃食偏好、啃食頻度與營養成分、水鹿生活史的相關性

➤ Spearman's rank correlation

每月啃食頻度

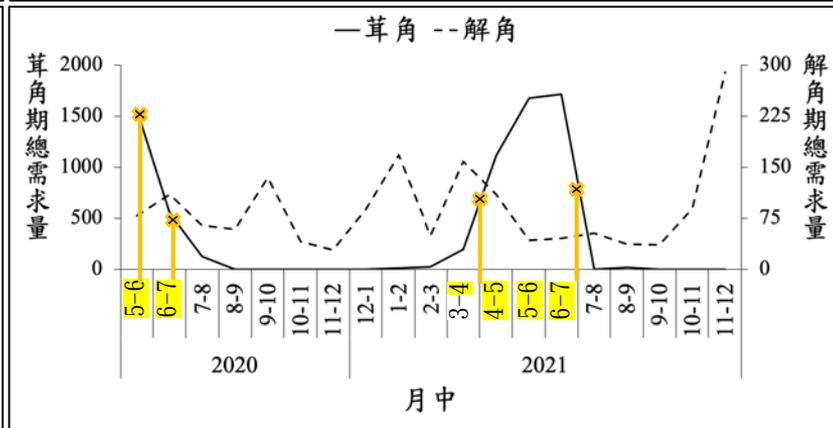
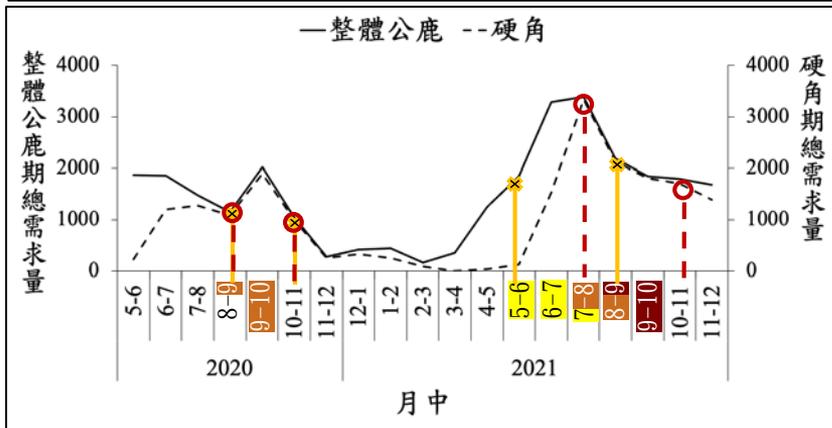
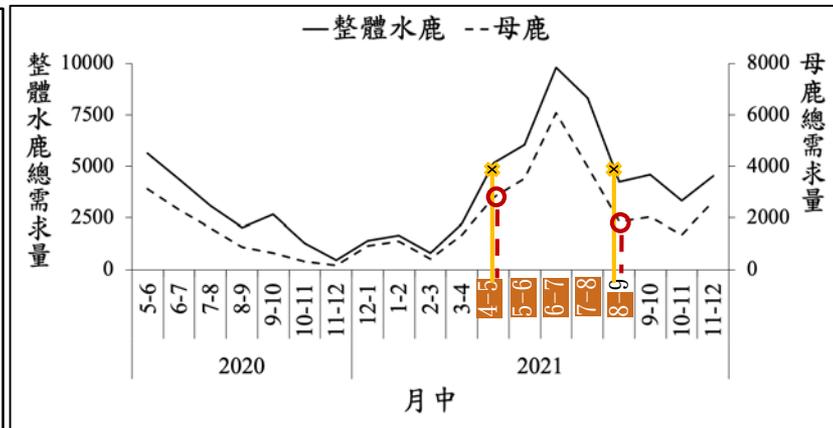
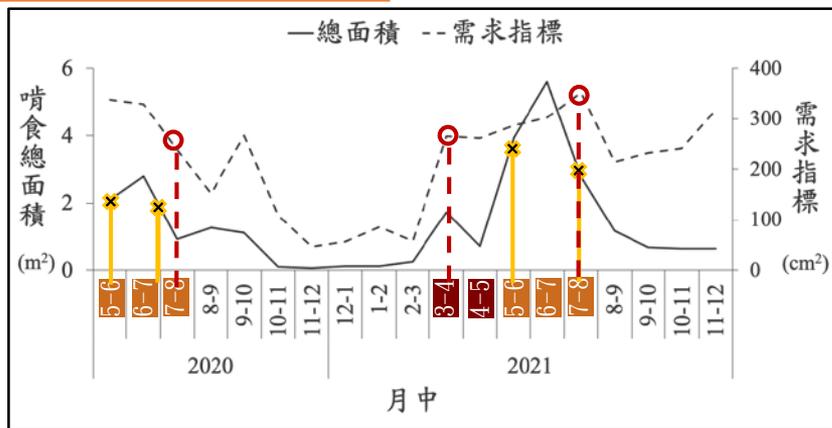


圖 4

啃食總面積與需求指標*水鹿生活史 OI_3 相關性

需求指標*OI_3	水鹿	母鹿	公鹿	硬角	茸角	解角
r	0.76	0.73	0.70	0.16	0.61	0.02
啃食總面積						
P-value	<0.001	<0.001	0.001	0.52	0.01	0.94

表 1

每月啃食頻度與水鹿生活史 OI_3 相關性

	OI_3	水鹿	母鹿	公鹿	硬角	茸角	解角
啃食總面積	r	0.28	0.29	0.19	-0.16	0.59	-0.70
	P-value	0.244	0.232	0.424	0.509	0.008	0.001
需求指標	r	0.18	0.20	0.07	-0.19	0.41	-0.57
	P-value	0.468	0.412	0.781	0.442	0.081	0.011

表 2

每月啃食頻度與各水鹿生活史的相關性

➤ 塔塔加啃食高峰：

➤ 啃食總面積：6-8月

需求指標：4-8月

1. 高峰期前，對樹皮的需求已在個體層面表現。

➤ 與啃食總面積顯著正相關

1. 需求指標*母鹿OI_3、茸角OI_3

2. 茸角OI_3

2. 啃食頻度變化：母鹿與茸角期公鹿需求有關

3. 啃食高峰與茸角期公鹿出現較有關

茸角期公鹿啃食樹皮

- 楠溪林道啃食情形 (劉士豪, 2016; 楊硯涵, 2020)
 - **Different** 啃食高峰：3 - 5 月
 - **Same** 與茸角期公鹿個體數呈顯著正相關
- 錄影證明啃食樹皮的主要為茸角期公鹿

結果 2 是否有偏好性？

樹種	總棵樹		被啃食棵樹		啃食面積		啃痕數量		偏好係數	P-value
	棵	%	棵	%	m ²	%	個	%		
華山松	224	22.5	126	36.2	9.15	34.22	404	38.92	1.61	<0.0001
玉山假沙梨	146	14.6	104	29.9	8.71	32.57	357	34.39	2.04	<0.0001
二葉松	102	10.2	7	2.0	0.16	0.60	13	1.25	0.20	<0.0001
厚葉柃木	85	8.5	6	1.7	0.04	0.16	11	1.06	0.20	<0.0001
紅檜	77	7.7	6	1.7	0.37	1.39	7	0.67	0.22	<0.0001
褐毛柳	64	6.4	31	8.9	3.03	11.31	64	6.17	1.39	0.019
馬醉木	64	6.4	4	1.1	0.01	0.02	8	0.77	0.18	<0.0001
紅毛杜鵑	56	5.6	5	1.4	0.02	0.08	5	0.48	0.26	<0.0001
雲杉	34	3.4	3	0.9	0.04	0.16	8	0.77	0.25	0.001
鐵杉	33	3.3	20	5.7	1.74	6.51	60	5.78	1.74	0.002
巒大杉	31	3.1	9	2.6	0.24	0.91	22	2.12	0.83	0.485
昆欄樹	25	2.5	7	2.0	0.22	0.83	19	1.83	0.80	0.463
山櫻花	14	1.4	2	0.6	0.18	0.68	4	0.39	0.41	0.103
玉山杜鵑	12	1.2	7	2.0	0.60	2.25	15	1.45	1.67	0.086
其他	30	3.0	11	3.2	2.22	8.29	41	3.95	-	-
總計	997		348		26.74		1038			

表 3

結果 2 是否有偏好性？

樹種	總棵樹		被啃食棵樹		啃食面積		啃痕數量		偏好係數	P-value
	棵	%	棵	%	m ²	%	個	%		
華山松	224	22.5	126	36.2	9.15	34.22	404	38.92	1.61	<0.0001
玉山假沙梨	146	14.6	104	29.9	8.71	32.57	357	34.39	2.04	<0.0001
二葉松	102	10.2	7	2.0	0.16	0.60	13	1.25	0.20	<0.0001
厚葉柃木	85	8.5	6	1.7	0.04	0.16	11	1.06	0.20	<0.0001
紅檜	77	7.7	6	1.7	0.37	1.39	7	0.67	0.22	<0.0001
褐毛柳	64	6.4	31	8.9	3.03	11.31	64	6.17	1.39	0.019
馬醉木	64	6.4	4	1.1	0.01	0.02	8	0.77	0.18	<0.0001
紅毛杜鵑	56	5.6	5	1.4	0.02	0.08	5	0.48	0.26	<0.0001
雲杉	34	3.4	3	0.9	0.04	0.16	8	0.77	0.25	0.001
鐵杉	33	3.3	20	5.7	1.74	6.51	60	5.78	1.74	0.002
巒大杉	31	3.1	9	2.6	0.24	0.91	22	2.12	0.83	0.485
昆欄樹	25	2.5	7	2.0	0.22	0.83	19	1.83	0.80	0.463
山櫻花	14	1.4	2	0.6	0.18	0.68	4	0.39	0.41	0.103
玉山杜鵑	12	1.2	7	2.0	0.60	2.25	15	1.45	1.67	0.086
其他	30	3.0	11	3.2	2.22	8.29	41	3.95	-	-
總計	997		348		26.74		1038			

表 3

樹種的偏好係數

➤ 紅檜偏好係數：

➤ 塔塔加：0.22

楠溪林道：0.97 (葉川逢，2015)

➤ 日本，北方梅花鹿 (*Cervus nippon*) 吃禾本科植物，南方梅花鹿吃果實。
(Takatsuki, 2009)

1. 不同林相環境下，水鹿相對會選擇不同樹種啃食。
2. 塔塔加林相相對於楠溪林道，有水鹿更偏好啃食的樹種。

主要食草 v.s. 樹皮-各成分含量差異 (平均值)

成分	單位	主要食草			不偏好樹種			偏好樹種		
		N	Mean	SE	N	Mean	SE	N	Mean	SE
粗蛋白	g/ 100g	2	10.25	1.75	5	3.48	0.62	5	2.46	0.14
總糖	g/ 100g	2	1.50	1.0	5	2.56	0.79	5	2.46	0.66
鈣	mg/ kg	2	1755.0	635.0	5	6534.0	1003.70	5	11912.0	4678.18
鎂	mg/ kg	2	1170.0	40.0	5	900.40	190.46	5	722.80	86.39
鉀	mg/ kg	2	12500.0	1200.0	5	3798.0	753.97	5	3034.0	472.87
磷	mg/ kg	2	1575.0	135.0	5	537.80	64.37	5	503.20	52.72
鈉	mg/ kg	2	36.50	0.50	5	39.26	4.24	5	30.34	2.97
鐵	mg/ kg	2	74.85	1.65	5	116.16	51.89	5	36.70	12.25
錳	mg/ kg	2	475.0	136.0	5	1841.60	847.78	5	450.58	228.20
銅	mg/ kg	2	4.54	0.15	5	3.80	1.0	5	2.47	0.36

表 4

主要食草 v.s. 樹皮-各成分含量差異 (平均值)

成分	單位	主要食草			不偏好樹種			偏好樹種		
		N	Mean	SE	N	Mean	SE	N	Mean	SE
粗蛋白	g/ 100g	2	10.25	1.75	5	3.48	0.62	5	2.46	0.14
總糖	g/ 100g	2	1.50						2.46	0.66
鈣	mg/ kg	2	1755.0						11912.0	4678.18
鎂	mg/ kg	2	1170.0	40.0	5	900.40	190.46	5	722.80	86.39
鉀	mg/ kg	2	12500.0	1200.0	5	3798.0	753.97	5	3034.0	472.87
磷	mg/ kg	2	1575.0	135.0	5	537.80	64.37	5	503.20	52.72
鈉	mg/ kg	2	36.50	0.50	5	39.26	4.24	5	30.34	2.97
鐵	mg/ kg	2	74.85	1.65	5	116.16	51.89	5	36.70	12.25
錳	mg/ kg	2	475.0	136.0	5	1841.60	847.78	5	450.58	228.20
銅	mg/ kg	2	4.54	0.15	5	3.80	1.0	5	2.47	0.36

≈6.7 倍

表 4

比較主要食草與樹皮的營養成分

➤ 平均鈣含量： ➤ 偏好 >>(≈6.7倍)>> 主要食草

1. 水鹿啃食樹皮的原因，可能為獲取食草中所缺乏的鈣。

- 北美灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)生理上缺乏鈣(骨骼生長、泌乳等)，是啃食樹皮的原因。(Nichols *et al.*, 2016)
- 樹皮是環尾袋貂(*Pseudochirulus forbesi*)獲取鈣和鉀的來源之一。(Stephens *et al.*, 2006)



北美灰松鼠



環尾袋貂

鈣

- 自然環境中，動物獲取鈣的來源：
 - 土壤中碳酸鈣較高地區，鹿角的質量與長度也較高。(Sun *et al.*, 2019)
 - 馬鹿透過食用鹿角獲取礦物質。(Gambín *et al.*, 2017)
 - 1. 樹皮也可能是動物獲取鈣的資源之一。

鈣

- 草酸鈣佔植物總鈣含量的 90%。(Franceschi and Nakata, 2005)
- 動物吸收草酸鈣的效率為零或差勁：
 - 被餵食草酸鈣的北美灰松鼠，骨質密度較對照組低。(Nichols *et al.*, 2018)
 - 馬無法從乾草中的草酸鈣吸收鈣。(Blaney *et al.*, 1981)
 - 反芻動物可利用草酸鹽分解菌吸收草酸鈣，但吸收程度不如提供碳酸鈣有效。(Blaney *et al.*, 1982)

未來：進一步證實水鹿啃食樹皮是為了獲取鈣

- 水鹿對樹皮中鈣的利用率
- 環境可利用資源的鈣含量

偏好 v. s. 不偏好樹種-各成分含量差異 (統計結果)

成分	單位	不偏好樹種			偏好樹種			T1/T2	P-value
		N	Mean	SE	N	Mean	SE		
粗蛋白	g/ 100g	5	3.48	0.62	5	2.46	0.14	22 T2	>0.05
總糖	g/ 100g	5	2.56	0.79	5	2.46	0.66	27 T2	>0.05
鈣	mg/ kg	5	6534.0	1003.70	5	11912.0	4678.18	26 T2	>0.05
鎂	mg/ kg	5	900.40	190.46	5	722.80	86.39	-0.849 T1	0.420
鉀	mg/ kg	5	3798.0	753.97	5	3034.0	472.87	-0.858 T1	0.416
磷	mg/ kg	5	537.80	64.37	5	503.20	52.72	-0.416 T1	0.688
鈉	mg/ kg	5	39.26	4.24	5	30.34	2.97	-1.723 T1	0.123
鐵	mg/ kg	5	116.16	51.89	5	36.70	12.25	21 T2	>0.05
錳	mg/ kg	5	1841.60	847.78	5	450.58	228.20	21 T2	>0.05
銅	mg/ kg	5	3.80	1.0	5	2.47	0.36	23 T2	>0.05

表 5

T1:Independent sample t-test

T2:Wilcoxon Rank Sum Test

嗜食偏好與各成分的相關性

	粗蛋白	總糖	鈣	鎂	鉀	磷	鈉	鐵	錳	銅	
偏好係數	r	-0.30	0.15	0.09	-0.24	-0.24	-0.18	-0.72	-0.39	-0.33	-0.15
	P-value	0.402	0.697	0.815	0.510	0.498	0.614	0.020	0.266	0.354	0.688

表 6

啃食偏好與樹皮的營養成分

- 偏好 v.s. 不偏好：
 - 兩者之間，皆沒有顯著差異
 - 鈣：偏好 $>(\approx 1.8 \text{ 倍})>$ 不偏好
- 偏好係數與營養成分相關性：
 - 與鈉呈高度顯著負相關
 - 與鈣無顯著正相關
- **Different** 偏好係數與樹皮鈣含量成正比（劉士豪，2016）
 1. 無法以這些營養成分，解釋啃食偏好性。

啃食偏好與樹皮的營養成分

未來：啃食行為具有偏好性的原因

- 增加樣本數
- 防禦性化學物質、適口性、樹皮硬度、厚度

- 飼料中添加縮和單寧或樹皮萃取物，會降低鹿選擇食用的意願與攝取量 (Bergvall *et al.*, 2013; Monteith *et al.*, 2019)
- 剝離樹皮所需的力，是波蘭原種馬 (*Equus ferus caballus*) 挑選樹種啃食的原因 (Klich, 2017)

比較夏季、冬季的營養成分（統計結果）

成分	單位	冬季			夏季			T3/T4	P-value	
		N	Mean	SE	N	Mean	SE			
粗蛋白	g/ 100g	5	2.72	0.18	5	2.46	0.14	1.594	T3	0.186
總糖	g/ 100g	5	2.22	0.47	5	2.46	0.66	-0.250	T3	0.815
鈣	mg/ kg	5	12186.0	4033.65	5	11912.0	4678.18	0.180	T3	0.866
鎂	mg/ kg	5	805.20	58.66	5	722.80	86.39	0.679	T3	0.535
鉀	mg/ kg	5	3576.0	513.54	5	3034.0	472.87	1.338	T3	0.252
磷	mg/ kg	5	531.80	86.94	5	503.20	52.72	6	T4	> 0.2
鈉	mg/ kg	5	39.14	2.02	5	30.34	2.97	3.818	T3	0.019
鐵	mg/ kg	5	31.50	5.57	5	36.70	12.25	6	T4	> 0.2
錳	mg/ kg	5	444.14	202.72	5	450.58	228.20	5	T4	> 0.2
銅	mg/ kg	5	2.94	0.49	5	2.47	0.36	1.139	T3	0.318

表 7

T3:Paired t-test

T4:Wilcoxon Signed Ranks Test

比較夏、冬季樹皮營養成分含量差異

- 夏(啃食旺季) v.s. 冬(啃食淡季)：
 - 冬季鈉含量顯著高於夏季
- 1. 不如預期，啃食旺季有較高的營養成分。
- 2. 啃食具有季節性，可能並不是由樹皮的營養含量變化主導的
- 西班牙，植物礦物質含量沒有季節性的差異，但在春夏季，馬鹿 (*Cervus elaphus*) 會攝取更多的人工礦物質，礦物質的攝入可能與生理需求有關（鹿角生長、泌乳等）。(Estevez *et al.*, 2010)
- 3. 啃食具季節性的原因，可能為水鹿在不同生理下所需的營養含量改變

研究架構

問題	預期	方法	結果	討論
是否有季節性	有	每個月啃食頻度	1. 有	6-8 4-8
是否有偏好性	有	偏好係數	2. 有	玉山假沙梨
啃食樹皮	獲取缺乏的營養	主要食草 v.s. 樹皮	3. 鈣	為了獲取鈣
偏好性	獲取較高的營養 與某成分有關	偏好 v.s. 不偏好 偏好係數與營養成分	4. 無顯著差異 5. 鈉	其他因素
季節性	獲取較高的營養 or 與某生活史有關	旺季 v.s. 淡季 啃食頻度與生活史	6. 鈉 7. 茸角OI_3	生理需求

結論

1. 茸角期公鹿為生理需求而啃食樹皮，促使啃食行為具季節性的現象。
2. 啃食原因，為了從樹皮中獲取主要食草所缺乏的鈣含量。
3. 營養成分無法解釋對樹種具啃食偏好性的原因。





感謝聆聽

歡迎提問