

國立屏東科技大學野生動物保育研究所

碩士學位論文

台灣水鹿 (*Rusa unicolor swinhoii*) 生活史的地區變異

Spatial variation in life history of Formosan Sambar (*Rusa unicolor swinhoii*)

指導教授：翁國精 博士

研究生：黃慎雯

中華民國 108 年 7 月 15 日

摘要

學號: M10517006

論文題目: 台灣水鹿 (*Rusa unicolor swinhoii*) 生活史的地區變異

總頁數: 62

學校名稱: 國立屏東科技大學 系(所)別: 野生動物保育研究所

畢業時間及摘要別: 107 學年度第 2 學期碩士學位論文摘要

研究生: 黃慎雯

指導教授: 翁國精 博士

論文摘要內容:

生物為了適應不同的環境，會在形態、生理、行為上產生不同反應，進而呈現不同的生活史。台灣水鹿 (*Rusa unicolor swinhoii*) 適應力強，廣泛分布於台灣低至高海拔山區。由於海拔不同導致棲息環境的植被、溫度、光照等不一致的現象，可能導致不同地區水鹿族群的生活史具有差異。本研究利用自動相機觀察不同地區的水鹿生活史特徵發生時期，包括高海拔的石水山、新康山區、中海拔的楠梓仙溪林道及低海拔的知本林道與九份二山。生活史特徵包含公水鹿的角週期、打鬥、雌雄同群、交配、幼鹿出現。本研究結果顯示不同地區的水鹿其角週期發生的時間有差異，但角週期發生時間與海拔無關。雌雄同群與打鬥兩項生活史特徵機率分布呈正相關。此外，幼鹿出現的時間會隨海拔降低而延後。幼鹿最早出現在高海拔地區的石水山，最晚出現在低海拔的知本林道。欲釐清造成生活史差異的原因，應針對不同地區的植被、物候及食草品質對水鹿有何影響做進一步的研究。

關鍵字: 海拔、角週期、自動相機、核密度估計

Abstract

Student ID : M10517006

Title of thesis : Spatial variation in life history of Formosan Sambar(*Rusa unicolor swinhoii*)

Total page : 62

Name of Institute : Institute of Wild Life Conservation, National Pingtung University of Science and Technology

Graduate date : July,2019 Degree Conferred : Master

Name of student : Shen-Wen Huang Adviser : Dr. Guo-Jing Weng

The contents of abstract in this thesis :

In order to adapt to different environments, organisms response in form, physiology and behavior, which produces variations in life history. Formosan Sambar (*Rusa unicolor swinhoii*) has great adaptability and is widely distributed from low to high altitudes in Taiwan. Differences in vegetation, temperature, and solar radiation along the elevations may lead to variations in life history of Sambar liveing in different regions. This study uses camera traps to observe life history traits of Sambar in Sinkang Mountain and Shishuishan at high altitudes, Nianxi Forest Road at middle altitudes, and Zhiben Forest Road and Jiufen Ershan at low altitudes. Life history traits included antler cycle of male, fighting, grouping of male and female, mating,

and fawn. Timing of antler cycle differed among areas, but the difference was not correlated with altitude. Grouping of male and female and fighting occurred during the same period of time. In addition, fawn appeared later at lower altitudes. Fawn appeared earliest in Shishuishan at high altitude and latest in Zhibenlin road at low altitude. Further study on the effects of vegetation, phenology and food quality on sambar is necessary to answer why life history traits vary spatially.

key words: elevation, antler cycle, camera trap, kernel density estimate

謝誌

三年日子過去，這本論文能夠完成，非常謝謝翁老師在各方面的指導和支助。進入學術領域才了解自身能力拙劣，謝謝老師總是在我研究有困難時，以循序漸進的方式梳理問題讓我理解。或是在我也不知道自己在表達什麼鬼問題時逐步釐清盲點。也謝謝顏士清老師、張仕緯老師擔任口委時提供建議與指導。

研究之路得以走到最後，要謝謝基因庫的每一位成員。謝謝小祥總是在每一次出差時安排細節及提醒我們各種大小事。謝謝小古跟我們一起上山、一起錯誤嘗試 R 軟體怎麼用。謝謝黃揚總是有食物能餵我還有跟我聊天。謝謝阿 win 跟我去惱人的九份二山架相機。謝謝道瑀在要畢業的這學期成為我的戰友一起努力。謝謝正安和謙宜協助我出差，準備上山時的各種飯菜。謝謝硯涵，跟著我去又濕又冷又熱又刺又一直迷路有時路程又很長的各個樣區收資料。當然還要謝謝佳玲，在研究所的日子陪我排解負能量，每一天的閒聊讓我生活不致於太過痛苦。

謝謝 105 級的每一位同學，佳玲、硯涵、昀姍、承儒、心柔、有齡、家銘、盈瑋、承毅、聿訢、小陳。有你們才能組成在研究所生活的回憶。

特別要謝謝我的家人，在我這老大不小的年紀支持我重回學生身分。謝謝老爸、老媽在經濟和心靈上的支持，我愛你們！謝謝老哥總是在我最無助的時候用秒懂的道理打氣，祝你能夠成名發大財。

最後，要謝謝這輩子最愛的吳立越。在研究所的日子能夠遇見你應該是我上輩子修來的福氣。謝謝你那些天外飛來一筆的幽默感總是能化解研究所的哀愁、創造奇妙的吳式料理填飽我的胃，還有在生活上的種種貼心扶持。往後的日子我們一起走，一起成為更好的人。

還要謝謝臺灣的野生動物們，也謝謝臺灣的自然環境得以讓我們從現實的無奈脫離一下，倘佯在山中 fly。總而言之謝謝這塊土地。2019/8/10

目錄

摘要.....	I
Abstract	II
謝誌.....	IV
目錄.....	V
圖表目錄.....	VII
壹、前言	1
貳、前人研究.....	3
一、水鹿簡介.....	3
二、圈養台灣水鹿生活史.....	3
三、野外台灣水鹿生活史研究.....	4
參、材料方法.....	6
一、研究樣區.....	6
二、自動相機架設.....	7
三、生活史特徵定義及說明.....	8
四、資料分析.....	8
肆、結果.....	13
一、資料蒐集狀況.....	13
二、各生活史特徵於不同地區呈現的機率分布模式	13
三、各地核密度重疊程度差異.....	18
伍、討論.....	21
一、生活史特徵於各地發生時間重疊度.....	21
二、角週期.....	22

三、繁殖期與幼鹿出現時間.....	23
四、遷移行為導致水鹿生活史的不同.....	25
五、以核密度法估計生活史時間.....	26
六、結論.....	27
陸、參考文獻.....	28
附錄 1.各生活史特徵參考照片	59
附錄 2.知本林道有彎曲鹿角且身形消瘦的水鹿照片.....	61
附錄 3.卡大地布原住民在知本林道區域拾獲具彎曲鹿角的頭骨。照片提供:沈祥仁.....	61
附錄 4.楠溪林道與石水山水鹿在 2017、2018 兩年的平均 OI 值變化	62
作者簡介.....	63

圖表目錄

圖 1. 本研究的 5 個樣區在台灣地區的相對位置圖	38
圖 2. 九份二山相機位置圖	39
圖 3. 知本林道相機位置圖	40
圖 4. 楠溪林道相機位置圖	41
圖 5. 石水山相機位置圖	42
圖 6. 新康樣區相機位置圖	43
圖 7. 五個樣區硬角水鹿在一年內的 Kernel Density 機率分配模式	44
圖 8. 五個樣區茸角水鹿在一年內的 Kernel Density 機率分配模式	45
圖 9. 五個樣區解角水鹿在一年內的 Kernel Density 機率分配模式	46
圖 10. 五個樣區打鬥水鹿在一年內的 Kernel Density 曲線機率分配模式	47
圖 11. 五個樣區水鹿雌雄同群在一年內的 Kernel Density 機率分配模式	48
圖 12. 石水山打鬥及雌雄同群的 Kernel Density 機率分配模式對照	49
圖 13. 楠溪林道打鬥及雌雄同群的 Kernel Density 機率分配模式對照	50
圖 14. 知本林道打鬥及雌雄同群的 Kernel Density 對照機率分配模式對照	51
圖 15. 九份二山打鬥及雌雄同群的 Kernel Density 對照對照機率分配模式對照	52
圖 16. 五個樣區幼鹿在一年內的 Kernel Density 曲線機率分配模式	53
表 1. 台灣水鹿於野外情況下各生活史階段發生時間歸納	54
續表 1. 台灣水鹿於野外情況下各生活史階段發生時間歸納	55
表 2. 不同生活史特徵於各樣區拍攝的樣本數（台*天總和）	56
表 3. 五個樣區硬角核密度曲線下面積重疊程度	57

表 4. 五個樣區茸角核密度曲線下面積重疊程度	57
表 5. 五個樣區解角核密度曲線下面積重疊程度	57
表 6. 五個樣區打鬥核密度曲線下面積重疊程度	58
表 7. 五個樣區雌雄同群核密度曲線下面積重疊程度	58
表 8. 五個樣區幼鹿出現核密度曲線下面積重疊程度	58

壹、前言

生物從出生、繁殖和衰老進而死亡的所有階段之總和，即為該物種的生活史(life history) (Flatt, 2011)。生活史展現一物種成長發育、求偶繁殖...等各種生理現象及行為的發生。不同物種隨著棲息環境的不同，其食性、型態、生理條件、行為也會產生不同的策略來因應(Berven, 1979)。在演化上，不同物種各自演化出自己對環境變化的妥協方式(Lemloh, 2011)。因此，不同物種的生活史也截然不同(Daniel, 2012)。生物會在生長、生存和產生後代...等不同生活史階段中分配有限的資源，以達到最高適應度(fitness)(Ricklefs, 1990)。

廣域性物種(habitat generalist)對生存的條件較為彈性，在不同的棲息地有較高的適應能力，因而能廣泛生存於不同地區。換句話說，一物種若只棲息於特定環境、食物種類侷限且繁殖力低，受到棲地喪失或棲地破碎化的影響最大(Öckinger, 2010)。只限於特定環境生活的物種可能將面臨高死亡率甚至滅絕的風險。由於同種物種大多棲息於相似的棲地，只有少數廣域性物種能棲息於差異甚大的環境中，廣域性物種在族群間所面臨的環境差異會隨著分布範圍擴大而增加，在極端不同的環境中，族群間的生活史特徵可能出現變異(Gómez-Mestre, 2002)。例如，同一種兩棲類在高海拔地區體型較大、較晚達到性成熟、產卵數較少但卵較大(Morrison, 2003; 賴肅如, 2003)。而同一鳥種在越高海拔窩卵數較少、蛋較大、哺育時期較長、繁殖期較晚((Badyaev, 1997; Li, 2012)。

臺灣位於北緯 22 度至 25 度之間，緯度差異不大。然而因為造山運動發達導致台灣山地、丘陵地形佔全島總面積的三分之二，也因為海拔差異使台灣山區氣候包含熱帶、亞熱帶、溫帶及寒帶不同類型。氣候差異使各棲地環境條件不一，也讓台灣成為研究廣域性物種生活史差異的絕佳場所。然而在台灣，比較廣域性物種生活史差異的研究多為兩棲類或節肢動物，對於哺乳類動物生活史差異的研究非常稀少。

台灣水鹿 (*Rusa unicolor swinhoii*) 適應力強，是一種廣域性分布物種。在日治時期文獻記載曾分布於海拔 300 m 至 3600 m，依照台灣垂直氣候帶分布來看，其分布範圍的氣候橫跨熱帶至溫帶甚至寒帶。雖然因為棲地破壞和過往狩獵關係目前大多分布於海拔 2000 m 以上之山區 (Timmins, 2014)，但近年來研究顯示台灣水鹿族群有往中低海拔擴散並且族群量漸漸增加之情況(顏士清等，2009；葉川逢及翁國精，2013；王穎等，2014)。

由於海拔不同導致棲息環境的植被、溫度、光照等差異，可能導致不同地區水鹿族群之生活史差異。例如本研究室於玉山國家公園楠梓仙溪林道(以下簡稱楠溪林道)長期監測樣區中，發現在同一月份中，可同時觀察到解角、茸角與硬角三種角況的公鹿出現，但在雪山、南湖與新康山區(翁國精及林宗以，2009；王穎等 2013；2014)等樣區則較少觀察到這種現象。就溫帶地區的鹿隻而言，公鹿的鹿角在雄性素含量開始下降時脫落，在含量最低時生長新鹿角，而在雄性素含量上升時，鹿角骨化並脫去茸毛，而成為骨質硬角，如此週而復始(Michael, 1974；West, 1976；Mirarchi, 1977)。水鹿鹿角的生長周期和牠們的發情期一致，當公鹿鹿角變硬就進入水鹿的求偶交配季節(林宗以，2013)。不同地區的族群生活史(求偶期、交配期、繁殖期)是否也與角週期同樣有不一致的現象，值得進一步釐清。

本研究目的是利用紅外線自動相機觀察不同地區的水鹿生活史特徵(life history trait)，包括公水鹿的角週期、公鹿打鬥、雌雄同群、幼鹿、交配等現象，進而推測不同地區水鹿族群的求偶期、交配期、繁殖期等生活史特徵出現的時間差異。期望水鹿生活史之基礎資訊，可讓管理部門能有效管理不同環境之水鹿族群。例如了解各地區水鹿繁殖出生之季節制定該時期入山遊憩人數管制、狩獵議題之管理方法及棲地品質維護等工作。

貳、前人研究

一、水鹿簡介

水鹿的分布地區從從印度和斯里蘭卡向東延伸至喜馬拉雅山脈南部，包含中國西南部地區並向南延伸至整個東南亞。水鹿幾乎廣泛分布於整個南亞及鄰近島嶼(Corbet, 1992)。在澳洲、紐西蘭、美國的族群則屬引入之物種。

台灣水鹿為台灣陸域中最大型的草食動物，且為水鹿七個亞種內其中一種。台灣水鹿、蘇門答臘亞種(*R.u.equinus*)及婆羅洲亞種(*R.u.brookei*)皆屬體型較小的島嶼型亞種。早期因為狩獵壓力及棲地面臨開發之雙重影響下，台灣水鹿族群有大量減少之跡象(林宗以，2006)。近年來由於自然與動物保育政策、社會風氣變遷、且獵捕壓力改變等因素，導致台灣水鹿族群增加(裴家騏及姜博仁，2004；林宗以，2006；鍾佳玲，未發表資料)。目前台灣水鹿的海拔分布範圍從海拔 300~3800 m 的山區，從低海拔的亞熱帶闊葉林至高海拔溫帶針葉林皆有分布(李玲玲及林宗以，2003；裴家騏，2003；裴家騏及姜博仁，2004；李玲玲等，2006a)。

二、圈養台灣水鹿生活史

由於目前對於野生台灣水鹿的生活史發生時間並沒有詳細的記載，因此本研究參考圈養水鹿的生活史，特別是每種生活史特徵之持續時間，例如各種角況的維持時間、懷孕期長度、母鹿發情高峰期等，並據以建構野生族群於不同地區的生活史變異。

由於鹿茸具食用及醫藥上的經濟價值，台灣水鹿與台灣梅花鹿為目前台灣養鹿業之主要鹿種。其中又以台灣水鹿更為重要，因為台灣水鹿體型較大，鹿茸產量較多。

楊錫坤及陳俊吉(1994)、楊錫坤(1988)的研究顯示圈養台灣水鹿仔鹿出生多集中於 5 月至 7 月時期。由於水鹿懷孕期大約是 240~260 天左右(林信宏，高雄種畜繁殖場，私人通訊)，因此推估圈養的台灣水鹿在 9 月至 11 月時為配種的高峰期。然而，位於海南島的水鹿(*R.u.hainana*)之生殖無明顯季節性(盛和林等，1992)；而在紐約動物園中，印度水鹿(*R.u.niger*)與馬來西亞水鹿(*R.u.equinus*)也沒有明顯季節性生殖的現象(Manville, 1964)；在美國地區印度水鹿仔鹿出生時間則分布於 5 月至 2 月(Les, 1990)。因此，不同亞種的水鹿生殖季節具有差異。

台灣圈養水鹿通常從 12 月開始至 5 月皆有解角個體，但解角的高峰期落在 2 月~3 月(楊錫坤及陳俊吉，1994)。公鹿每年從 1 月~3 月陸續解角以後開始長茸。一般而言，個體的茸角期維持 80 天以後，大約 5 月開始骨化並在脫茸後形成硬角(林信宏，高雄種畜繁殖場，私人通訊)。個體的硬角維持期大約 240 天以後脫落，即為解角。依據王俊強的研究(2003)觀察，解角大約維持 45 天左右。待解角傷口癒合一段時間後再長出新角，如此周而復始。印度水鹿解角期為 3 月~8 月，大多集中在 4 月~6 月(Semiadi, 1994)；中國之水鹿集中於 3 月~6 月解角(盛和林等，1992)；紐約動物園之印度水鹿與馬來亞水鹿期解角無季節性(Manville, 1964)。

三、野外台灣水鹿生活史研究

台灣水鹿截至目前為止，除了早期描述分類及形態的研究(林俊義及林良恭，1983；于名振及林良恭，1988)以及訪查山產店及估算獵捕壓力與野外族群分布(王穎，1986；王穎及林文昌，1987；王穎，1988)以外，近年來關於水鹿基礎生態的研究包含水鹿野外食性(李玲玲及林宗以，2003；李玲玲等，2006a)、利用糞便及食草氮元素含量分析食物品質(梁又仁，2006)、利用自動相機結果分析活動模式(裴家騏，2002；王穎，2003；吳海音，2003；裴家騏，2003；王穎，2004；裴家騏，2004)、棲地利用及分布模式預測(Yen, 2019)。近年來也有關於水鹿因部分地區族群有密度漸高的跡象進而導致對當地森林植群造成影響的原因探討(葉川逢及翁國精，2013；劉一新，2016；劉士豪，2016)。

近年關於在野外水鹿生活史方面包含活動範圍、活動模式...等等。或是只針對研究地區的水鹿生活史做描述性的記載。然而對於不同地區水鹿族群的各生活史特徵發生時間及差異之研究或整理較為缺乏。

王穎等人(2013;2014)報導原住民認為水鹿之茸角期似乎存在南北差異。新竹縣五峰鄉受訪者提到水鹿在 1~5 月帶小鹿、約 5 月離開媽媽。其他研究人員(鍾佳玲,未發表資料)針對原住民訪談的資料也記載了不同地區台灣水鹿生活史發生時間有不一致之現象：烏來地區的人員表示母鹿約 4-5 月生產,8-12 月這段時間是發情期。並表示北部水鹿跟南部的水鹿生活史差不多,只是南部比較熱,水鹿生長的速度比較快、而信義鄉布農族原民受訪者提到高海拔的長鹿茸的時間比較慢,郡大溪長鹿茸時間比久,因為海拔比較高,丹大溪附近的長鹿茸時間比較快長成硬角。這些敘述雖然僅為原住民的經驗之談,但仍可發現不同地區的水鹿生活史各階段的發生時間與維持時間不一致。

目前對於野外水鹿生活史的描述,整理歸納於表 1。大致上歸納的結果為雄鹿在出生後 8 個月即長出角座,次年冬季開始長鹿角,公鹿與雌鹿性成熟年齡大約在 2 歲(馬春祥及楊錫坤,1996)。公鹿約在每年 12 月~隔年 3 月解角,約在 4 月時為茸角開始生長階段。到了 7~8 月茸皮逐漸脫落形成硬角。硬角維持到 11 月開始解角(林宗以,2006)。由於公鹿角周期與繁殖周期有密切關聯,因此可推估野外水鹿族群可能開始出現發情行為(包含打鬥、雌雄同群、交配)的時間約在 9~12 月左右。然而以上歸納為各地區觀察結果綜合整理下的初步結論,不同地區的生活史周期是否有差異,有待進一步的研究。

參、材料方法

一、研究樣區

本研究共有 5 個樣區：九份二山、知本林道、楠梓仙溪林道、石水山山區、新康山區(圖 1)。

(一)九份二山樣區

九份二山位於南投縣中寮鄉和興村與國姓鄉南港村交界處。1999 年 9 月 21 日大地震時，九份二山北側之坡面受地震之影響發生大規模滑動，崩塌的土石阻斷南港溪支流韭菜湖溪與澀仔坑溪兩條溪流，形成澀仔坑湖與韭菜湖兩處天然堰塞湖。本研究樣區位於韭菜湖東北側與龍南道路之間的森林地區，共架設 6 台相機，架設海拔介於 602 m~620 m 之間(圖 1)。架設時間為 2017/03/26~2018/09/28。九二一大地震經 20 年的棲地復原，附近區域的野生哺乳動物多已進入並重新棲息於此地區(張仕緯及鄭錫奇，2018)。

(二)知本林道

知本林道位於台東縣卑南鄉，知本國家森林遊樂區上方。此區架設 12 台相機，架設海拔介於 274 m~1006 m 之間(圖 2)。架設時間為 2017/09/16~2018/09/13。知本林道總長 25 公里，但目前只可通行至 11.5 公里處，舊稱知本越嶺古道。為低海拔森林，主要造林物種以台灣光臘樹、楓香為主，常見的原生樹種包含青剛櫟、呂宋莢迷、長尾栲...等及多種榕屬植物。早期可由此通往大武山自然保留區或雙鬼湖野生動物重要棲息環境，因此知本林道沿途生態資源豐富。

(三)楠梓仙溪樣區

楠梓仙溪林道(以下簡稱楠溪林道)位於嘉義縣玉山國家公園西界。此區架設 14 台相機，架設海拔介於 1872 m~2135 m 之間(圖 3)。架設時間為 2017/01/01~2018/09/30。本研究於楠溪林道 7 K~14 K 間選擇水池、有

水鹿活動痕跡處架設相機。林道從塔塔加鞍部海拔 2610 m 一路降至 11K 左右的林務局工作站海拔約 1800 m。林道沿線植被類型可分為林道 2~4 K 的台灣鐵杉雲杉林帶、林道 4~10 K 檜木林帶與 10~14 K 闊葉林帶三種類型(楊國禎等，2002)。

(四)石水山樣區

石水山地區位處嘉義縣阿里山鄉。此區架設 10 台相機，架設海拔介於 2673 m~2800 m 之間(圖 4)。架設時間為 2017/01/01~2018/09/30。石水山海拔 2200~2600 m 處屬於由鐵杉、紅檜、台灣扁柏及雲杉之針葉樹林型。海拔 2600-2850m 左右為厚葉桫欏木與森氏杜鵑形成的灌木疏林。山頂及西向坡面海拔 2650-2800m 則屬於玉山箭竹草生地，並散生有華山松及台灣二葉松之小喬木(呂福原等，1991)。

(五)新康山區

新康山區位處玉山國家公園東南側。此區架設 22 台相機，架設海拔介於 1952 m~3387 m 之間(圖 5)。架設時間為 2009/03/26~2010/03/31。本研究範圍自新康橫斷與南二段岔路口到日治八通關越嶺古道新康山登山口。沿線植被類型包含玉山箭竹草地、二葉松林、鐵杉林、雲杉林、冷杉林、針闊葉混合林、闊葉林等林相。

二、自動相機架設

本研究以架設紅外線自動相機之方式蒐集台灣水鹿各生活史特徵發生時期。使用的相機機型包括 Keepguard(760 及 790 兩種型號)、Reconyx(HC500 Hyperfire 及 WR6 兩種型號)。樣點之間最短距離為 100 公尺，分別沿林道或步道兩旁深入林地架設。架設位置優先以獸徑交會且地處較開闊處，或是森林內的水窪處為首選。因為研究目標物種為台灣水鹿，相機架設高度約 1.3 公尺高，角度以些微俯角方式架設。研究期間除楠溪林道樣區為每個月更換電池及記憶卡並檢查相機是否損毀以外，九份二山、石水山、知本林道為每 2 個月收取一次。新康山區之照片資料來自翁國

精及林宗以(2010)執行玉山國家公園管理處的計畫，非本研究架設。使用的自動相機型號為 Cuddeback Expert 及 Capture 兩種。

三、生活史特徵定義及說明

本研究記錄的生活史特徵包括角週期、打鬥、雌雄同群、交配及幼鹿。其中角週期包括茸角、硬角、解角等三個階段。各生活史特徵的照片請參考附錄 1。依據林宗以(2013)的文章描述，台灣水鹿之角週期與其發情期一致，當公鹿鹿角變硬便進入發情求偶之季節。而打鬥行為較常發生在公鹿發情之階段。因此，透過記錄硬角開始發生和打鬥兩種生活史特徵可以間接推估該地區公水鹿的發情期。而據王穎(1988)非繁殖時期雄鹿多半呈現單獨活動，雌鹿和幼鹿常呈 5 頭以下小群，然而在繁殖期時經常可見雌雄水鹿成群活動之現象，因此，雌雄同群及交配兩種生活史特徵可間接推估該地區水鹿求偶時期。在本研究定義雌雄同群的照片為，在同一張照片中同時出現公鹿和母鹿，即標示為有雌雄同群這項生活史特徵的照片。而交配在本研究的定義為有記錄到跨騎行為的照片才視為具有交配這項生活史特徵的照片。本研究以體型大小判斷幼鹿，台灣水鹿雄鹿肩高大約 1.2 m，雌鹿稍小，約 80 cm。若照片中有體型較大的母鹿或公鹿和體型較小的鹿隻同時出現，較小隻的鹿肩高落在成年鹿後腳長度的一半，約後腳膝蓋位置(約 50~60 cm)，體長為較大鹿隻體長的 1/3，則視為幼鹿。此體型大小的幼鹿經高雄種畜繁殖場林先生(私人通訊)判斷應為年齡 2~3 個月的幼鹿。由於水鹿懷孕期大約 8 個月，藉由幼鹿出現的時間可回推該地區水鹿分娩及懷孕時期。

四、資料分析

本研究收集的樣本單位為一個生活史特徵在樣區被拍攝到之相機台數乘以天數(台天)。例如，某生活史階段在某樣區共有 2 天被拍到，其中

一天有 2 台相機拍到，另一天有 3 台相機拍到，則該生活史特徵之樣本數為 5 台天，不計算一台相機在同一天內拍攝同一生活史特徵的頻度。

本研究以兩個方式描述各樣區的水鹿生活史特徵出現時間。第一為各生活史特徵在一年當中出現的機率分布，此機率分布以核密度估計法(Kernel Density Estimation；KDE)呈現。第二為各生活史特徵在各樣區出現的重疊度，重疊度利用上述核密度估計法的數據兩兩比較並記錄重疊度。藉此比較各地區生活史發生的時間的差異性。以下敘述核密度估計法和核密度重疊度的詳細內容。

(一) 核密度估計法

核密度估計法是在概率論中用以計算未知資料密度分布的函數，為非參數檢驗方法之一。此方法的概念為，假設某一天拍到某生活史特徵的水鹿，則在這個日期的前後一段時間內也有可能出現該生活史特徵，且愈接近此日期拍攝到的機率愈高，反之距離此日期愈遠，出現該生活史特徵的機率愈低。這個機率分布(kernel)通常預設為常態分布，亦即以拍攝到生活史特徵的日期為常態分布的中心，往兩邊的拍攝機率逐漸降低。

本研究以「天」為時間單位，每個拍到某一生活史特徵的 Julian date(儒約日期)都建立一個常態的機率分布(kernel)。若該 Julian date 在同樣區內有 n 台相機拍攝到相同的生活史特徵，則在該 Julian date 建立 n 個 kernel。亦即，一整年當中一個生活史特徵被拍攝到之總台天，即為 kernel 的總數。

而 kernel 的標準差則參考圈養水鹿維持該生活史特徵的時間，以一隻個體維持該生活史特徵的天數作為該常態分布最集中的 95%區間而此區間大約是 4 個標準差的寬度。因此個體維持該生活史特徵的天數除以 4 即為此常態分布的標準差。例如，根據王(2003)、楊(1994)的文獻及高雄種畜繁殖場林先生口述，一隻圈養水鹿個體的硬角期大約可以維持 240 天左右，因此每個拍攝到硬角的日期所產生的常態分布之標準差為 60(240 除以 4)。而個體維持茸角大約是 104 天左右，因此常態分布的標準差為 26。根據王俊強(2003)觀察，個體的解角維持大約 48 天，因此常態分布

的標準差為 12。另外，圈養公鹿在發情期時約莫會有 20 天左右有較密集打鬥的行為發生，因此其常態分布的標準差為 5；水鹿在圈養的環境下大多是在 9~12 月(總共 92 天)配種(楊錫坤，1988；楊錫坤及陳俊吉，1994)，因此雌雄同群這項生活史特徵的常態分布標準差為 23。根據楊錫坤(1988)的研究，雌鹿分娩的日期大約在 5 月~7 月(92 天)最多，因此幼鹿此生活史特徵以標準差 23 計算。最後，由於交配的照片在 5 個樣區捕捉到的照片只有 11 筆，樣本數太少，因此交配這項生活史特徵只以文字描述呈現結果，不計算核密度。

本研究假設每個生活史特徵的發生週期皆為一年，亦即同一個生活史特徵連續兩次的出現時間間隔為一年。因此，有完整一年資料的樣區即以該年資料為準；超過一年但不足兩年資料的樣區，則重複觀察的月份累計兩年的 kernel，未能重複的月份則將該月份的觀測資料重複累計。例如，石水山與楠溪林道觀測時間為 2017 年 1 月至 2018 年 9 月，因此 2018 年 10~12 月的資料採用 2017 年 10~12 月的拍攝結果，其他月份採用兩年的資料累計，如此石水山與楠溪林道的一整年資料實為 24 個月的累加；九份二山觀測時間為 2017 年 3 月~2018 年 9 月，因此 2017 年 1~2 月的資料採用 2018 年的成果，2018 年 10 月~12 月的資料採用 2017 年的成果，如此九份二山的一整年資料實為 24 個月的累加。新康山區及知本林道觀測時間正好為一年，因此沒有累計。

由於每個 kernel 的機率總和為 1，每個生活史特徵累計一年或兩年的 kernel density 將遠大於 1，因此本研究將累計的 kernel density 除以被拍攝到的總台天，使得每個生活史特徵在一年當中的發生機率總和皆為 1。例如，九份二山的解角紀錄有 29 台天，則累計的 kernel density 要除以 29 才為最終 kernel density。這個作法使得每個生活史特徵在一整年當中出現的機率值合計為 1，因此 kernel density 的數據並非代表生活史特徵在特定時間被觀察到的絕對機率，而是在生活史特徵全年出現機率為 1 的前提下，特定日期的機率分配值。

為了顯示每個生活史特徵發生時間最集中的時段，本研究將每一天的機率分配值由大到小排序，並由最大值開始累加至總和為 0.5，即表示

該地區水鹿族群發生該生活史特徵機率最高的前 50%時段，本研究稱之為「50%高峰期」。

由於 kernel density 在年初的時候因沒有更早的日期可累計機率，而在年尾的時候沒有更晚的日期可累計機率，因此年初和年尾的機率值會下降，這是 kernel density 難以避免的邊界效應。然而有些生活史是在年初或年尾時達到高峰，為了避免 kernel density 在年初或年尾下降導致機率分布不正確，且因為 Julian date 為 1 至 365 不斷循環的數值，因此本研究在計算 kernel density 之前，將同一樣區的資料複製為連續三年，使得中間(第二年)的資料得以與前後兩年接續，而避免了邊界效應。計算 kernel density 時是以複製為三年的資料計算，並擷取第二年的資料(366~730 天)以消除邊界效應。

需注意的是，本研究建立的各項生活史特徵的機率分配，並非代表單一個體的生活史特徵在一年中的機率分配，而是在每個樣區當中以相機觀察水鹿生活史特徵時所呈現的機率分配。此外，每個樣區內的水鹿並不一定終年生活於相同樣區中。因此，此機率分配受到個體之間生活史特徵發生時間不一致的影響，也受到個體在樣區遷入、遷出、族群量變化等影響。

本研究以 Microsoft Office 365 Excel 建立上述各生活史特徵在一年當中的機率分布。

(二)各地核密度重疊程度

本研究以各地核密度重疊的程度來比較不同地區發生某一生活史特徵的時間相近的程度。由於核密度估計法的結果最後是將累計的 kernel density 除以被拍攝到的總台天，使得每個生活史特徵在一年當中的發生機率總和皆為 1，因此 KDE 畫出的曲線下面積無論何種生活史或地區，其面積皆為 1。各地區發生同一生活史的時間可利用 KDE 的曲線下面積兩兩比較面積重疊的程度，由此方法判斷同一生活史於不同地區發生的時間的差異。

用來計算重疊程度的資料為上述核密度估計法所得出的結果。同一生活史比較兩地的 KDE 曲線重疊面積的百分比。當重疊面積百分比為 0% 顯示兩地區發生該生活史特徵的時間完全不同，而重疊面積百分比為 100% 表示兩地區發生該生活史特徵的時間完全一樣。

本研究以 Microsoft Office 365 Excel 計算各生活史特徵於不同地區發生的時間重疊程度差異。

肆、結果

一、資料蒐集狀況

不同生活史特徵於各樣區拍攝的台*天總和

各生活史特徵於不同地區的工作天數及拍到樣本數(台*天數)呈現於表 2。5 個樣區中，楠溪林道收集到的樣本數最多(1715 台天)；九份二山最少(747 台天)。7 種生活史特徵中，無論樣區，硬角被記錄的樣本數最多；交配最少，只有 11 筆樣本數。

二、各生活史特徵於不同地區呈現的機率分布模式

(一)硬角

本研究發現在一整年的時間，無論海拔高低，皆會拍到硬角期的公鹿，只是在一年中機率分配值會隨時間而有所不同。石水山的 50%高峰期最早開始(Julian date 204)，其次為新康山區(Julian date 216)，第三為九份二山(Julian date 219)，第四為知本林道(Julian date 251)，最後是楠溪林道(Julian date 282)(圖 7)。

在高海拔的石水山，硬角水鹿的 50%高峰期落在 7 月底至 11 月(Julian date 204~333)，總計 130 天。為 5 個樣區中硬角 50%高峰期最多天的地區。而同為高海拔樣區的新康山區的硬角 50%高峰期則是在 8~11 月(Julian date 216~329)，總計 114 天(圖 7)。

低海拔地區的九份二山和知本林道，雖架設海拔皆在 1000m 以下，然而兩地在整年度中硬角的機率分布模式略有不同。九份二山的 50%高峰期落在 8 月~11 月(Julian date 219~323)，總計 105 天，為所有樣區中硬角 50%高峰期最短的地區。而知本林道的硬角 50%高峰期則是在 9 月~隔年 1 月(Julian date 251~9)，總計 124 天，較九份二山長 19 天(圖 7)。

中海拔地區的楠溪林道硬角的硬角 50%高峰期落在 10~隔年 2 月 (Julian date 282~44)，總共 128 天(圖 7)。

(二)茸角

與硬角終年可見的情況不同，每個樣區拍到茸角的機率分佈都明顯有季節性。楠溪林道的茸角 50%高峰期最早開始(Julian date 58)，第二是新康山區(Julian date 64)，第三是知本林道(Julian date 73)，第四為九份二山(Julian date 120)，最後是石水山(Julian date 125) (圖 8)。

中海拔地區的楠溪林道的茸角 50%高峰期落在 3 月到 5 月 (Julian date 58~140)，總計 83 天(圖 8)。

高海拔的新康山區的茸角 50%高峰期落在 3 月到 6 月 (Julian date 64~160)，總計 97 天，為所有樣區中茸角 50%高峰期最長的地區。而石水山的茸角 50%高峰期為 5 月至 7 月初(Julian date 125~187)，總計 63 天，與新康山區茸角發生的 50%高峰起始時間與維持時間有相當的差異(圖 8)。

在低海拔的九份二山的茸角 50%高峰期為 4 月底至 6 月(Julian date 120~175)，總計 56 天。也是所有樣區中的茸角 50%高峰期最短的地區。而知本林道的茸角 50%高峰期為 3 月至 5 月(Julian date 73~140)，總計 68 天。低海拔兩地發生茸角的高峰時間也有相當的差異(圖 8)。

(三)解角

楠溪林道的水鹿的解角 50%高峰期最早開始(Julian date 15)，第二是知本林道(Julian date 18)，第三為九份二山(Julian date 22)，第四是石水山(Julian date 41)，最後則是新康山區(Julian date 43)(圖 9)。

中海拔的楠溪林道的解角 50%高峰期從 1 月到 3 月初 (Julian date 15~62)，總計 48 天(圖 9)。

低海拔地區，知本林道的解角 50%高峰期從 1 月至 3 月(Julian date 18~84)，總計 67 天。知本林道也是所有樣區中的解角 50%高峰期最長的

地區。而九份二山的解角 50%高峰期從 1 月底至 2 月 (Julian date 22~57)，總計 36 天(圖 9)。

高海拔的石水山的解角 50%高峰期從 2 月中至 3 月 (Julian date 41~92)，總計 52 天。而新康山區的解角 50%高峰期則是從 2 月中到 3 月初 (Julian date 43~69)，總計 27 天。新康山區也是所有樣區中的解角 50%高峰期最短的地區(圖 9)。

(四)打鬥

打鬥這項生活史特徵的樣本數在所有樣區中都比較少(表 2)，新康山區甚至未記錄到打鬥的水鹿。因此 KDE 結果難以呈現明確的趨勢，但並非表示打鬥這項生活史特徵在整年度中有多個高峰，而是因為資料較離散，持續時間較長。因此本研究僅描述打鬥開始及持續的時間。石水山打鬥行為的 50%高峰期最早開始(Julian date 247)，第二為楠溪林道(Julian date 280)，第三是九份二山(Julian date 291)，最後是知本林道(Julian date 333)(圖 10)。

在高海拔的石水山地區，打鬥的 50%高峰期落在 9 月至 11 月 (Julian date 247~333)，總計 87 天(圖 10)。

中海拔地區的楠溪林道水鹿打鬥的 50%高峰期從 10 月至隔年 1 月 (Julian date 280~25)，總計 111 天。楠溪林道也是有記錄到打鬥行為的 4 個樣區中，打鬥 50%高峰期最長的地區(圖 10)。

在低海拔地區，九份二山打鬥的 50%高峰期落在 10 月至 12 月 (Julian date 291~347)，總計 57 天。而知本林道的 50%高峰期則是從 11 月底至 12 月初 (Julian date 333~353)，總計 21 天。知本林道為 4 個記錄到水鹿打鬥行為的樣區中 50%高峰期最短的地區(圖 10)。

(五)雌雄同群

在整年度的週期當中，石水山記錄到雌雄同群的 50%高峰期最早開始(Julian date 157)，第二是新康山區(Julian date 224)，第三為知本林道

(Julian date 245)，第四為九份二山(Julian date 256)，最後則是楠溪林道(Julian date 332)(圖 11)。

高海拔中，石水山雌雄同群的 50%高峰期落在 6 月至 9 月(Julian date 157~259)，總計 103 天。新康山區雌雄同群的 50%高峰期則是從 8 月至 11 月 (Julian date 224~327)，總計 104 天。新康山區為所有樣區中雌雄同群的 50%高峰期最長的地區(圖 11)。由雌雄同群和前述打鬥的結果對照(圖 12)，可以發現石水山公鹿打鬥時間落在 6 月~隔年 2 月，雌雄同群機率開始上升大約是在 5 月開始到 7 月達高峰，但到 12 月皆有較高的機會發生。石水山公鹿打鬥的機率分布與雌雄同群的機率分布重疊且具正相關($r=0.349, p<0.001$)，因此石水山的雄鹿發情時間推測介於 6~12 月之間。

在中海拔地區的楠溪林道，雌雄同群的 50%高峰期落在 11 月底至隔年 3 月(Julian date 332~63)，總計 97 天(圖 11)。與前述打鬥的結果對照(圖 13)，楠溪林道出現打鬥的高峰也是在 1 月左右。兩者的機率分布為正相關($r=0.5643, p<0.001$)，因此推測楠溪林道地區的雄鹿發情時間約為 7 月~隔年 2 月。

低海拔地區中，在知本林道雌雄同群的 50%高峰期落在 9 月至隔年 1 月 (Julian date 245~24)，總計 97 天(圖 11)。知本林道的水鹿打鬥在 12 月時機率分配值最高，與雌雄同群的機率分布一致，兩者呈正相關($r=0.6938, p<0.001$)(圖 14)。而九份二山雌雄同群的 50%高峰期落在 9 月至 11 月 (Julian date 256~321)，總計 66 天(圖 11)。九份二山也是所有樣區中雌雄同群的 50%高峰期最短的地區(圖 11)。同時對照九份二山水鹿打鬥的機率分布(圖 15)，10 月~12 月為九份二山地區水鹿打鬥機率較高的月份，同時也是雌雄同群機率分配值較高的時候，兩者的機率分布呈正相關($r=0.4842, p<0.001$)。由上述結果推測水鹿於這兩個樣區可能發情的時間大月是在 5 月~12 月。

(六)交配

交配這項生活史特徵在九份二山及新康山區觀察期間並未記錄到，其他地區記錄總樣本數為 11 筆，分別是石水山 3 筆、楠溪林道 6 筆、知本林道 2 筆。

在石水山地區，記錄到水鹿交配的日期為 9/22、9/28、9/29，這 3 筆交配日期落在上述打鬥及雌雄同群發生的區間內(圖 12)。

在楠溪林道，記錄到水鹿交配的日期為 9/10、10/7、10/8、1/28、2/4。也落在楠溪林道打鬥及雌雄同群的發生區間內(圖 13)。

知本林道記錄到水鹿交配的日期為 9/21、2/5。2 筆資料也是落在知本林道打鬥及雌雄同群的發生區間內(圖 14)。

楊錫坤(1988)，楊錫坤及陳俊吉(1994)表示圈養水鹿大多於 9~11 月配種。本研究記錄到交配的日期也大多是在 9~11 月，然而在楠溪林道及知本林道兩地在 1 月和 2 月時也有記錄到交配行為。

(七)幼鹿

幼鹿出現的高峰會隨海拔降低而延後，最早出現幼鹿的為石水山與楠溪林道(3 月)，其次為九份二山(4 月)，最後才是知本林道(5 月)。最早出現幼鹿的石水山與最晚出現的知本林道約有 3 個月的差距(圖 16)。

高海拔的新康山區沒有記錄到年齡小於 3 個月的幼鹿。在石水山，幼鹿出現的 50%高峰期落在 5 月至 6 月(Julian date 125~178)，總計 54 天。石水山也是 4 個樣區中幼鹿出現的 50%高峰期最短的地區(圖 16)。石水山 3 月開始幼鹿出現的機率逐漸升高，直到 5 月底 6 月初時機率分配值達到最高(0.0104)，直到 11 月機率最低，幾乎趨近於零(圖 16)。從幼鹿出現的高峰時間回推，石水山地區的懷孕雌鹿分娩高峰可能在 3 月。

在中海拔地區的楠溪林道幼鹿出現的 50%高峰期落在 5 月至 7 月(Julian date 140~200)，總計 61 天。楠溪林道從 3 月開始幼鹿出現的機率逐漸增加，直到 6 月時機率分配值達到最高峰(0.0091)，在 12 月時幼鹿

出現的機率最低(圖 16)。由此回推，楠溪林道的懷孕雌鹿大約也是在 3 月時為分娩高峰期。

低海拔地區的九份二山與知本林道兩地幼鹿出現機率的高峰不太一致。九份二山幼鹿出現的 50% 高峰期落在 6 月至 7 月(Julian date 161~216)，總計 56 天。九份二山幼鹿出現的最高機率在 6 月底 7 月初(0.0101)，在 11 月到隔年 3 月幼鹿出現的機率很低，趨近於零(圖 16)。由此回推九份二山懷孕雌鹿分娩的時間可能約在 4 月時為高峰。而在知本林道，幼鹿出現的 50% 高峰期落在 7 月至 9 月(Julian date 191~262)，總計 72 天。知本林道為 4 個樣區中幼鹿出現的 50% 高峰期最長的地區(圖 16)。知本林道較高的機率分配值則是在 8 月(0.0084)，在 11 月~12 月時有另一波高峰。1 月~4 月時幼鹿出現逐漸減少，5 月機率最低(圖 16)。由上述結果顯示，知本林道則是 5 月為分娩高峰。兩地分娩高峰時間推測有 1 個月的時間差。

三、各地核密度重疊程度差異

(一)硬角

由 5 個樣區兩兩比較硬角核密度曲線下面積重疊程度，新康山區與九份二山發生硬角的時間重疊程度最高(95.3%)，而楠溪林道與九份二山發生硬角的時間重疊程度最低(75.5%)(表 3)。硬角 5 個樣區比較之結果發現各樣區發生硬角的時間雖有差異但程度不大，任兩地之間硬角機率重疊度之平均值為 87.0%，標準差為 6.4%。且高海拔的新康山區發生時間與低海拔的九份二山重疊程度高，顯示兩地發生硬角之時間沒有因為海拔而有明顯差異。

(二)茸角

由 5 個樣區兩兩比較茸角核密度曲線下面積重疊程度，石水山與九份二山發生茸角的時間重疊程度最高(91.3%)，石水山與楠溪林道發生茸角的時間重疊程度最低(65.2%)(表 4)。茸角 5 個樣區比較之結果與硬角類

似，在高海拔的石水山與低海拔的九份二山茸角發生時間重疊度高，與同樣是低海拔的知本林道重疊程度也比高海拔的新康山區高。且高海拔的新康山區和低海拔的知本林道茸角發生時間重疊程度相對較高。而石水山反而與海拔差異較小的楠溪林道發生茸角時間有較明顯的差異。任兩地之間茸角機率重疊度之平均值為 73.9%，標準差為 9.5%。

(三)解角

由 5 個樣區兩兩比較解角核密度曲線下面積重疊程度，楠溪林道與九份二山兩地發生解角的時間重疊程度最高(82.2%)，石水山與九份二山兩地發生解角的時間重疊程度最低(56.2%)(表 5)。在高海拔的石水山發生解角的時間與低海拔的九份二山有較明顯的差異，與硬角和茸角之情況不同。任兩地之間解角機率重疊度之平均值為 65.3%，標準差為 8.6%。

(四)打鬥

在新康山區並未記錄到打鬥行為的水鹿。在 4 個樣區兩兩比較打鬥行為的核密度曲線下面積重疊程度，高海拔的石水山與九份二山兩地發生解角的時間重疊程度最高(35.6%)，中海拔的楠溪林道與九份二山發生打鬥的時間重疊程度最低(20.4%)(表 6)。4 個地區中，各地發生打鬥的時間重疊程度皆偏低，可能與打鬥的樣本數較低有關。任兩地之間打鬥機率重疊度之平均值為 26.9%，標準差為 6.2%。

(五)雌雄同群

在 5 個樣區兩兩比較出現雌雄同群行為的核密度曲線下面積重疊程度，楠溪林道與知本林道兩地發生雌雄同群的時間重疊程度最高(82.1%)，楠溪林道與九份二山兩地發生雌雄同群的時間重疊程度最低(43.7%)(表 7)。同樣都是低海拔地區的九份二山與知本林道與楠溪林道發生雌雄同群的時間重疊程度卻不一樣。可說明即使同為低海拔，水鹿開始有發情行為的時間點也具差異。任兩地之間雌雄同群機率重疊度之平均值為 63.5%，標準差為 11.0%。

(六)交配

因為收集到交配這項生活史特徵的資料量太少(表 2)，無法以重疊度得到較理想的結果，因此不同地區水鹿交配行為發生的時間無法比較。

(七)幼鹿

在新康山區並未記錄到小於 3 個月年齡的幼鹿。4 個樣區兩兩比較幼鹿出現核密度曲線下面積重疊程度，4 個地區中，石水山與楠溪林道兩地出現幼鹿的時間重疊程度最高(84.2%)，石水山與知本林道兩地出現幼鹿的時間重疊程度最低(40.4%)(表 8)。幼鹿出現時間的重疊程度結果顯示高海拔地區與低海拔兩地有明顯的差異，且與中海拔的重疊程度則較高。說明高海拔與低海拔幼鹿出現時間不同以外，海拔差異可能也會導致水鹿分娩及懷孕的時間有所不同。任兩地之間幼鹿出現機率重疊度之平均值為 63.0%，標準差為 17.0%。

伍、討論

一、生活史特徵於各地發生時間重疊度

除了交配無法探討重疊度之外，所有生活史特徵的發生機率在任兩地之重疊度平均值最高者為硬角期，亦即硬角在各地發生的時間最一致。發生機率重疊度最低者為打鬥行為，但打鬥行為可能受到樣本數較低的影響而使得重疊度極低。若排除打鬥行為，則解角期、雌雄同群及幼鹿出現三種生活史特徵的出現機率在任兩地之間的平均重疊度大約都在 63%-65% 左右，是各地區一致性較低的生活史特徵。而任兩地之間發生機率重疊度變異(標準差)最大者為幼鹿出現時間，這也是除了打鬥行為之外，任兩地發生機率重疊度最低的生活史特徵。

雖然硬角期在任兩地之間的發生機率重疊度最高，但硬角期也是持續時間最長的生活史特徵，因此受到環境影響的程度可能是最低。而自雌雄同群開始，也就是水鹿進入交配期，各地的發生機率一致性就開始降低。隨後幼鹿出現的發生機率重疊度則更低，變異程度更高。而幼鹿出現的發生時間也是各項生活史特徵中唯一與海拔有顯著相關的特徵，這暗示地區或海拔上的差異，對於水鹿生活史的影響最顯著的就是幼鹿的出生時間。由幼鹿出現時間不一致的現象推測，各地水鹿結束交配的時間應該也不一致，因此公鹿解角的發生機率重疊度與雌雄同群、幼鹿出現的發生機率重疊度大致上都呈現較低的結果。

然而，各地水鹿在解角(交配期結束)、雌雄同群、及幼鹿出現時間之排序卻不一致。例如最早結束解角期的地區依序為九份二山及楠溪林道、新康山區、石水山，最晚者為知本林道。但幼鹿出現高峰依序為石水山、楠溪林道、九份二山，最晚者為知本林道。因此各生活史特徵可能受到不同因子的影響，水鹿在海拔之間的播遷行為也可能影響觀察的結果。

二、角週期

本研究結果顯示三種角週期特徵發生之模式與海拔並無直接關係，其發生順序並不依循海拔往上或往下發生。硬角在 5 個樣區發生時間重疊度較高，然而在茸角和解角的發生時間並不像硬角重疊度偏高之現象。推測角週期發生機制除了海拔以外可能還有其他因素導致角週期發生之時間高峰在各海拔樣區不一致之現象。

有許多研究顯示，光照週期的變化會觸發生物的活動和生理變化，光週期和動物的活動及季節性節律有直接關聯(Lincoln, 2005; Woodbury, 2007)。在溫帶地區，光週期為驅使角周期變化的主要影響因子(Goss, 1984)，一般而言，當光照開始增加時，鹿角會開始掉落；而在光照減少時，鹿角會逐漸脫茸形成硬角。在中國麋鹿(*Elaphurus davidianus*)的研究顯示在 8 個研究樣區的麋鹿族群角週期明顯會隨光週期變化(程志斌等，2016)。台灣梅花鹿在圈養條件下進行光照的操作性實驗，發現以人工逆轉光照週期，鹿隻會在光照增長的情況下解角，減短時蛻茸變成硬角(陳俊吉，1993)。而鹿角的生長週期，主要會受到內分泌的激素影響(Simpson, 1984; Li, 2004; Bartos, 2012)。在已被研究的鹿種中均發現雄性激素中的睪固酮是維持硬角不脫落的關鍵激素(Lincoln, 1972; Whitehead, 1973; Brown, 1978; 楊錫坤及馬春祥，1990; Norma, 1991)。在公鹿血液中雄性素含量開始下降時，會發生解角，而在雄性素含量最低時茸角開始生長，並在雄性素上升時開始骨化並脫茸成為硬角(Fennessy, 1985; Chapman, 1991; Dradjat, 2001)。光週期的變化對雄鹿的內分泌產生季節性調節，更進一步影響角週期的循環(Goss, 1976)。推測本研究 5 個樣區角週期發生時期不一致之原因很有可能與該低區光週期變化有關，欲釐清需再做進一步的研究。

而在知本林道的水鹿族群，解角持續的時間相較於其他樣區來得長，在 6 月~7 月還可拍到解角公鹿(圖 8)。其原因或許和鹿隻本身的營養狀況有關。鹿角的生長須有足夠的體重支持，當體重達一定水平後才有足夠的

能量生長鹿角(Fennessy, 1985)。營養不良的鹿隻可能會導致鹿角生長長度較短或有延遲解角的現象(French, 1956; Landete-Castillejos, 2012)。在中國關於麋鹿(程志斌等, 2016)的研究中也顯示麋鹿族群中, 較瘦弱的麋鹿解角時間與同齡雄鹿相比會比較晚解角。其他研究也顯示, 鹿隻的營養狀況會進而改變雄鹿分泌睪固酮在不同季節時的調節(Suttie, 1981)。在知本林道區域比較常發現鹿角有彎曲的現象, 有可能與鹿角成長時鈣質或其他營養攝取不足有關(林信宏, 私人通訊), 且知本林道拍到通常有彎曲鹿角的公鹿身形大多消瘦(附錄 2、附錄 3)。本研究並無針對不同地區水鹿的食草進行營養成分分析, 尚需更多的佐證以說明不同地區解角時間有差異是何種因子(光週期、食草營養品質...等)造成。

三、繁殖期與幼鹿出現時間

高海拔地區的石水山在冬季(11 月~2 月)並沒有交配行為發生, 且對照打鬥及雌雄同群的機率分布, 兩項生活史特徵的高峰也沒有發生於 1 月~2 月的階段。然而在楠溪林道和知本林道地區皆可發現 1 月~2 月期間有水鹿交配的行為。顯示水鹿交配的時間於不同地區可能存在差異。而幼鹿出現的平均時間, 會隨海拔降低而延後(圖 16)。最早出現幼鹿與最晚的地區相比, 最多約有 3 個月的時間差。由此回推不同地區幼鹿出生的高峰期可能因海拔而異。綜合關於不同地區水鹿繁殖期的生活史特徵(雌雄同群、打鬥、交配)和幼鹿出現兩項結果, 顯示不同地區的水鹿在發情繁殖及交配的平均日期應有所區別。

植物的物候(vegetation phenology)是隨著氣候變化表現。氣候會驅使植物在不同季節下發生不同的物候表現, 進而讓動物根據這些物候變化形塑不同行為(Schwartz, 2003)。例如有蹄類動物會根據季節及環境的變化引發遷徙或繁殖等行為(Kerby, 2013)。物候的變化對哺乳動物的繁殖會直接影響某一物種的族群動態(Post, 1999)。

繁殖對於雌性有蹄類動物而言是最需要能量的生活史階段。尤其是懷孕晚期到哺乳這段時間最消耗能量(Stoner, 2016)。對於新生幼鹿來說,

母鹿的營養狀況在懷孕前到新生幼鹿斷奶這段時間會直接影響幼鹿的生存率(Bowyer, 1991; Monteith, 2014)。當母鹿營養條件不好時，可能會延遲排卵或延緩新生幼鹿分娩的時間(Rolf, 2004)。因此，分娩和哺乳時間如果能剛好落在食草品質較多且較好的階段，即可讓新生小鹿獲得較高的營養，也能提高幼鹿的生存率(Schwartz, 2003)。若在植物生長期的後期才出生的幼鹿，通常個體比較小，脂肪也較少，可能無法度冬導致死亡率提高(Clutton-Brock, 1987)。

有蹄類動物的生活史與植被營養變化兩者會相互配合，無論是交配、哺乳、懷孕，往往都發生在植物的品質及數量最豐富的時期(McNaughton, 1990)。在季節性變化的環境中，一物種繁殖的時間與物候變化同步的策略被認為能有比較高的適應度(fitness)(Price, 1988)。棲息於溫帶地區的有蹄類動物繁殖時間經常與春季植物生長的時間相互搭配。在 Loe (2005)的研究顯示，高緯度地區植物生長季節的時間較低緯度地區晚，導致在高緯度地區的紅鹿繁殖季節也比低緯度地區晚。而 Stone(2016)的研究也證實黑尾鹿(mule deer)在不同緯度，幼鹿出生的日期會介於植物開始生長到生長高峰的這段時間，因此不同地區的黑尾鹿出生日期會稍有不同，此差異可以使新生幼鹿獲得較好的食草品質。

利用上述物候和鹿隻繁殖的交互作用，推測幼鹿出現高峰會隨著海拔越低而延後的原因可能與當地植被隨季節變化有關。幼鹿出生的時機若能與植物生長季節互相搭配將可獲得品質較好的食草和遮蔽環境以躲避天敵(Shallow, 2015)。在高海拔的石水山樣區地貌以箭竹和高山芒為主，兩種植物生長季大約都是在每年 4~5 月時抽芽。石水山幼鹿推測大約都是在 3 月出生，配合箭竹和高山芒的生長季節可以獲得較好的食草品質。在低海拔的九份二山，其植被為天然次生林，主要以山黃麻、相思樹、白匏等演替初期之物種組成。在地被層則以風藤、密毛毛蕨、芒萁為主要物種(李訓煌, 2016)。這些植物生長季大多介於 4~6 月。這與本研究推測九份地區雌鹿分娩高峰時間為 4 月相符。而知本林道植被則是天然闊葉林，以白榕、呂宋夾迷、長尾栲為主要物種。其生長季節大多為 5~8 月，大致符合本研究結果推估知本地區雌鹿分娩高峰為 4 月~5 月的推論。

在蛙類的研究(Morrison, 2003; 蔡雯嘉, 2011)顯示高海拔地區的蛙類產卵時期會在春、或初夏時期；而在低海拔則是在秋季產卵。其原因與增加子代生存率有關，高海拔地區的蛙類可能因為避免冬季溫度過低導致卵受損而選擇在溫度稍微變暖的春季產卵；而低海拔的蛙類為了避免夏季溫度過高導致卵乾熱而受損進而在秋季時產卵。然而在鳥類繁殖生活史的研究則相反，高海拔地區的鳥類繁殖產卵的時間相較低海拔地區來得晚(Badyaev, 1997; Li, 2012)，其原因與食物資源有關，由於低海拔地區植物生長季節較早，而高海拔則較晚，食物資源因而隨海拔升高而延後。關於不同生物繁殖時間差異的原因探討，以兩棲類之文獻來看似乎符合本研究之結果。然而哺乳類與兩棲類之生理條件不同，較難直接以文獻探討的原因支持本研究之結果。而在鳥類文獻探討原因則大多與本研究結果相反。因此推測本研究造成幼鹿出生時間差異之原因可能與食草生長的季節有關，未來可針對此線索做進一步的驗證。

四、遷移行為導致水鹿生活史的不同

廖昱銓(2013)、Yen et al.(2019)指出，水鹿在冬季時會遷移至中海拔，夏季時則移動到高海拔活動的現象。因此，在一個樣區內觀察到的生活史週期，可能受到水鹿遷移的影響。

由於楠溪林道與石水山兩地距離相近，兩地的水鹿很有可能在季節變化時有遷移的行為發生。由楠溪林道及石水山於 2017、2018 兩年平均的 OI 值(occurrence index,(裴家騏及姜博仁, 2004))(附錄 4)來看，夏季(6~8 月)時石水山的水鹿 OI 值高於楠溪林道，而到了冬季(12~2 月)楠溪林道的水鹿 OI 值則高於石水山，因此可間接推測兩地的水鹿可能有遷移的行為。劉士豪(2016)提到楠溪林道的公鹿個體數高峰會比母鹿提早出現，公鹿出現高峰在 12~1 月，母鹿則是在 2~3 月，兩者相差約一個月，而這些公鹿又主要是硬角公鹿為主。此現象有可能造成本研究在石水山硬角水鹿發生的平均日期早於與楠溪林道(圖 12)。石水山的水鹿從 KDE 的結果來看，硬角機率分配值最高值的時間約在 9 月，到了 10~11 月時下降，然而楠溪林道的硬角機率分配值在 10~12 月時反而處在上升的狀態(圖 7)。

這說明石水山的硬角期雄鹿可能有部分個體會在 10 月後降遷至楠溪林道，因為增加這些降遷個體，這段時間在楠溪林道拍到硬角水鹿的機率上升，進而導致楠溪林道硬角水鹿的機率分配值高峰呈現比石水山晚的結果(圖 7)。

而在高海拔的新康山區沒有觀察到打鬥、交配及幼鹿，有可能是母鹿在繁殖期間為了攝取品質較好的食物而遷移到其他地區，造成樣區內母鹿減少，公鹿亦隨之遷移，因此未觀察到打鬥與交配的行為，進而後續的幼鹿也不容易觀察到。而水鹿在海拔之間隨氣溫變化而產生的季節性遷移現象，可能造成同一樣區內觀察到的水鹿生活史特徵事實上是生活史與族群量兩者的季節變化共同造成的現象。未來在距離相近的地區探討水鹿生活史差異的研究，可針對不同生活史特徵的水鹿分析其 OI 值或針對公母鹿執行性別差異之研究。也須納入遷移的因子，釐清兩地生活史是否因遷移行為間接造成生活史不相同的結果。

五、以核密度法估計生活史時間

本研究的 kernel 標準差以圈養水鹿該生活史維持的天數除以 4 作為該生活史特徵的標準差。然而像硬角期在各文獻整理下來之結果顯示，個體維持硬角的時間大約為 240 天左右。一年 365 天中有 240 天為硬角期，顯示硬角維持的時間很長，幾乎是一年有 2/3 的時間為硬角期。240 再除以 4 為 60，當 kernel 標準差越大時，很有可能將該地區維持該生活史的時間拉長，導致誤差。例如，在年初及年尾時計算的台天 kernel 因為標準差很大的關係，導致結果在年初或年尾呈現比實際情況更高的機率分布，進而高估該生活史特徵在整年中持續的時間。

因此本研究在結果描述上是呈現不同地區發生該生活史特徵的機率累加值達到 0.5 所花費的天數及時間，進而可以從 kernel 的分布結果顯現不同地區發生同一生活史的高峰時間。

六、結論

本研究發現不同地區的水鹿生活史有些許不同的現象，但僅有幼鹿出現的時間隨海拔高度有規律性的變化，亦即隨海拔降低而延後。本研究建議針對不同地區的植被、物候的季節性變化及食草品質對水鹿營養狀的影響，以釐清造成生活史差異的原因。因為不同地區的水鹿生活史具有差異，若能釐清那些環境因子會影響水鹿之生活史，在棲地經營管理策略上，便可在該生活史發生時期制訂保育方針，例如了解各地區水鹿繁殖出生之季節制定該時期入山遊憩人數管制或棲地品質維護等工作。

陸、參考文獻

- 于名振、林良恭 (1988) 東埔玉山區哺乳類動物調查報告(二)。內政部營建署玉山國家公園管理處，29 頁。
- 王俊強 (2003) 牡台灣水鹿生殖功能之一年內變化與精液之冷凍保存。碩士論文，東海大學畜牧學系，80 頁。
- 王穎 (1986) 台灣地區山產店對野生動物資源利用調查(I)。行政院農業委員會，91 頁。
- 王穎 (1988) 台灣地區山產店對野生動物資源利用調查(III)。行政院農業委員會，62 頁。
- 王穎 (2003) 丹大野生動物重要棲息環境野生動物調查研究計畫。行政院農委會林務局，44 頁。
- 王穎 (2004) 丹大地區野生動物重要棲息環境動物監測及原住民狩獵利用之調查。行政院農委會林務局，36 頁。
- 王穎、朱有田、翁國精 (2013) 臺灣水鹿跨域整合研究(二)。內政部營建署太魯閣國家公園管理處，121 頁。
- 王穎、朱有田、翁國精 (2014) 臺灣水鹿跨域整合研究(三)。內政部營建署太魯閣國家公園管理處，128 頁。
- 王穎、林文昌 (1987) 台灣地區山產店對野生動物資源利用調查(II)。行政院農業委員會，77 頁。
- 吳海音 (2003) 玉山國家公園東部園區中大型哺乳動物監測計畫。內政部營建署玉山國家公園管理處，81 頁。
- 呂福原、歐辰雄、廖秋成 (1991) 阿里山與鹿林山針闊葉樹林自然保護區植群生態之研究。臺灣省農林廳林務局，63 頁。

- 李玲玲、林宗以 (2003) 台灣水鹿的食性研究。行政院農委會林務局，68 頁。
- 李玲玲、林宗以、蔡振光 (2006a) 臺灣水鹿食性暨玉里野生動物保護區水鹿族群生態研究(三)。行政院農委會林務局，64 頁。
- 李訓煌 (2016) 九份二山生物多樣性調查及長期監測模式之建立成果報告書。行政院農業委員會水土保持局，398 頁。
- 林宗以 (2006) 台灣水鹿生態研究歷史，現況與展望。野生動物保育彙報及通訊 10:16-22。
- 林宗以 (2013) 山林雕塑者--臺灣水鹿。科學發展月刊 491:6。
- 林俊義、林良恭 (1983) 台灣哺乳類動物地理初探。省立博物館科學年刊 26:53-61。
- 翁國精、林宗以 (2009) 玉山國家公園新康山區暨南二段中大型哺乳動物調查計畫。內政部營建署玉山國家公園管理處，88 頁。
- 翁國精、林宗以 (2010) 玉山國家公園新康山區中大型哺乳動物監測暨水鹿族群生態調查。內政部營建署玉山國家公園管理處，83 頁。
- 馬春祥、楊錫坤 (1996) 養鹿學。華香園出版社，244 頁。
- 張仕緯、鄭錫奇.(2018) 九份二山生物資源解說圖鑑：哺乳類篇。行政院農業委員會水土保持局，14-15 頁。
- 梁又仁 (2006) 梅蘭林道地區水鹿 (*Cervus unicolor swinhoei*) 與山羌 (*Muntiacus reevesi micrurus*) 食物品質與族群的季節變化。碩士論文，國立屏東科技大學野生動物保育研究所，60 頁。
- 盛和林、大泰司紀之、張恩迪、查普曼、曹克清、李文軍、馬逸清、徐宏發 (1992) 中國鹿類動物。華東師範大學出版社，305 頁。

- 陳俊吉 (1993) 長光照與短光照交替進行對梅花鹿鹿角週期與睪固酮含量之影響。碩士論文，東海大學畜牧學系。
- 程志斌、白佳德、鍾震宇 (2016) 麋鹿鹿角生長周期及影響因子。生態學報 36:59-68。
- 楊國禎、陳玉峰、趙偉村 (2002) 玉山國家公園楠梓仙溪流域植物資源調查研究。內政部營建署玉山國家公園管理處，149 頁。
- 楊錫坤 (1988) 玉山國家公園梅山水鹿復育研究（生理營養學基本資料之建立）。內政部營建署玉山國家公園管理處，60 頁。
- 楊錫坤、馬春祥 (1990) 梅花鹿睪丸分泌睪固酮功能之季節性變化。博士論文，國立臺灣大學畜牧研究所。
- 楊錫坤、陳俊吉 (1994) 舍飼臺灣水鹿之生殖及生長性狀與鹿角週期。東海學報 35:187-200。
- 蔡雯嘉 (2011) 太魯閣國家公園莫氏樹蛙 (*Rhacophorus moltrechti*) 繁殖活動之海拔變異。碩士論文，國立東華大學自然資源與環境學系，64 頁。
- 廖昱銓 (2013) 中部山區台灣水鹿(*Rusa unicolor swinhoii*)活動模式之探討。碩士論文，國立臺灣師範大學生命科學研究所，61 頁。
- 裴家騏 (1998) 利用自動相機設備紀錄野生動物活動模式之評估。台灣林業科學 13:317-324。
- 裴家騏 (2002) 墾丁國家公園陸域野生哺乳類動物調查研究。內政部營建署墾丁國家公園，68 頁。
- 裴家騏 (2003) 太魯閣國家公園內中大型野生哺乳類族群監測計畫。內政部營建署太魯閣國家公園管理處，26 頁。

- 裴家騏 (2004) 雪霸國家公園哺乳類調查研究—大雪山地區。內政部營建署雪霸國家公園管理處，33 頁。
- 裴家騏、姜博仁 (2004) 大武山自然保留區和周邊地區雲豹及其他中大型哺乳動物隻現況與保育研究(三)。行政院農委會林務局，159 頁。
- 劉一新 (2016) 太麻里研究中心台灣水鹿族群監測。中華林學季刊 49:189-200。
- 劉士豪 (2016) 楠溪林道水鹿啃食紅檜樹皮原因之探討。碩士論文，國立屏東科技大學野生動物保育研究所，38 頁。
- 賴肅如 (2003) 海拔對台灣山區梭德氏赤蛙蝌蚪生長與發育的影響。博士論文，國立東華大學自然資源與環境學系，80 頁
- 顏士清、王穎、歐恒佑 (2009) 太魯閣國家公園台灣水鹿 (*Rusa unicolor swinhoii*) 分布之預測。生物學報 44:89-96。
- Bartos, L.(2012) Endocrine relationships between rank - related behavior and antler growth in deer. *Frontiers in bioscience* 4:1111-1126.
- Badyaev, A.V.(1997) Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia* 111:365-374.
- Berven, K. A., Gill, D. E. and Smith-Gill, S. J. (1979) Countergradient Selection in the Green Frog, *Rana clamitans*. *Evolution* 33:609-623.
- Bowyer, R. T. (1991) Timing of Parturition and Lactation in Southern Mule Deer. *Journal of Mammalogy* 72:138-145.
- Brown, R. D., Cowan, R. L., and Kavanaugh, J. F. (1978) Effect of Pinealectomy on Seasonal Androgen Titters, Antler Growth and Feed Intake in White-Tailed Deer. *Journal of Animal Science* 47:435-440.

- Chapman, N. G., and Harris, S. (1991) Evidence that the seasonal antler cycle of adult Reeves' muntjac (*Muntiacus reevesi*) is not associated with reproductive quiescence. *Reproduction* 92:361-369.
- Clutton-Brock, T. H., Major, M., Albon, S. D. and Guinness, F. E. (1987) Early Development and Population Dynamics in Red Deer. I. Density-Dependent Effects on Juvenile Survival. *Journal of Animal Ecology* 56:53-67.
- Corbet, G. B., and Hill, J. E. (1992) *The Mammals of the Indomalayan Region: A Systematic Review*. Oxford University Press, Oxford, UK. 488pp.
- Daniel F., and Flatt, T. (2012) Life History Evolution. *Nature Education Knowledge* 3(10):24.
- Dradjat, A. S. (2001) Relation of antler stages and reproductive activity of Bawean deer (*Axis kuhlii*) Stags. *Buletin Peternakan* 25:152-160.
- Fennessy, P. F., and Suttie, J. M. (1985) Antler growth: nutritional and endocrine factors. p.242-250. In: *Biology of Deer Production*. Royal Soc. New Zealand.
- Flatt, T., and Heyland, A. (2011) *Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. Oxford University Press, 478pp.
- Flynn, L. B. (1990) *Ecology of sambar deer on St. Vincent National Wildlife Refuge, Florida*. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, USA. 107pp.
- Forand, K. J., Marchinton, R. L., and Miller, K. V. (1985) Influence of Dominance Rank on the Antler Cycle of White-Tailed Deer. *Journal of Mammalogy* 66:58-62.

- French, C. E., McEwen, L. C., Magruder, N. D., Ingram, R. H. and Swift, R. W. (1956) Nutrient Requirements for Growth and Antler Development in the White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management* 20:221-232.
- Gómez-Mestre, I., and Tejedo, M. (2002) Geographic variation in asymmetric competition: a case study with two larval anuran species. *Ecology* 83:2102-2111.
- Goss, R. J. (1976) Photoperiodic control of antler cycles in deer. III. Decreasing versus increasing day lengths. *Journal of Experimental Zoology* 197:307-312.
- Goss, R. J. (1984) Photoperiodic control of antler cycles in deer. VI. Circannual rhythms on altered day lengths. *Journal of Experimental Zoology* 230:265-271.
- Kawecki, T. J., and Ebert, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7:1225-1241.
- Kerby, J., and Post, E. (2013) Reproductive Phenology of Large Mammals. Pages 467-479. In: M. D. Schwartz, 2ed. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Springer Netherlands, Dordrecht. 610pp.
- Landete-Castillejos, T., Jose, A. E., Francisco, C., Andres, J. G., and Laureano, G. (2012) A review of factors affecting antler composition and mechanics. *Frontiers in Bioscience* 4(7):2328-2339.
- Leimu, R., and Fischer, M. (2008) A meta-analysis of local adaptation in plants. *PLoS One* 3(12):e4010.
- Lemloh, M., Brümmer, F., and Schill, R. O. (2011) Life-history traits of the bisexual tardigrades *Paramacrobiotus tonollii* and *Macrobiotus sapiens*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49:58-61.

- Li,S.,and Xin,L.(2012) Breeding Biology of Rock Sparrows *Petronia petronia* in the Tibetan Plateau, with Special Reference to Life History Variation Across Altitudes. *Acta Ornithologica* 47:19-25.
- Li, C., Suttie, J. M., and Clark, D. E. (2004) Morphological observation of antler regeneration in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Morphology* 262:731-740.
- Lincoln, G. A., Guinness, F.,and Short, R. V. (1972) The way in which testosterone controls the social and sexual behavior of the red deer stag (*Cervus elaphus*). *Hormones and Behavior* 3:375-396.
- Lincoln, G. A., Johnston, J. D.,Andersson, H.,Wagner, G., and Hazlerigg, D. G. (2005) Photorefractoriness in Mammals: Dissociating a Seasonal Timer from the Circadian-Based Photoperiod Response. *Endocrinology* 146:3782-3790.
- Loe, L. E., Bonenfant, C.,Mysterud, A.,Gaillard, J. M.,Langvatn, R.,Klein, F.,Calenge, C.,Ergon, T.,Pettorelli, N.,and Stenseth, N. C. (2005) Climate predictability and breeding phenology in red deer: timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. *Journal of Animal Ecology* 74:579-588.
- Manville, R. H. (1964) The Management of Wild Mammals in Captivity. *Science* 145:1039.
- McNaughton, S. J. (1990) Mineral nutrition and seasonal movements of African migratory ungulates. *Nature* 345:613-615.
- Michael, M. J., Seal, U. S.,Keenlyne, K.D.,Erickson, A. W.,and Jones, J. E. (1974) Annual Testosterone Rhythm in the Adult White-Tailed Deer (*Odocoileus virginianus borealis*). *Endocrinology* 94:1034-1040.

- Mirarchi, R. E., Scanlon, P. F., and Kirkpatrick, R.L. (1977) Annual Changes in Spermatozoan Production and Associated Organs of White-Tailed Deer. *Journal of Wildlife Management* 41:92-99.
- Monteith, K. L., Bleich, V. C., Stephenson, T. R., Pierce, B. M., Conner, M. M., Kie, J. G., and Bowyer, R. T. (2014) Life-history characteristics of mule deer: Effects of nutrition in a variable environment. *Wildlife Monographs* 186:1-62.
- Morrison, C., and Hero, J. (2003) Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72:270-279.
- Norma, G. C., and Stephen, H. (1991) Evidence that the seasonal antler cycle of adult Reeves' muntjac (*Muntiacus reevesi*) is not associated with reproductive quiescence. *Reproduction* 92:361-369.
- Öckinger, E., Schweiger, O., Crist, T. O., Debinski, D.M., Krauss, J., Kuussaari, M., Petersen, J. D., Pöyry, J., Settele, J., Summerville, K. S., and Bommarco, R. (2010) Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13:969-979
- Post, E., and Stenseth, N. C. (1999) Climatic Variability, Plant Phenology, and Northern Ungulates. *Ecology* 80:1322-1339.
- Price, T., Kirkpatrick, M., and Arnold, S. J. (1988) Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240:798-799.
- Ricklefs, R.E. (1990) *Ecology*. W.H. Freeman, New York. 896pp.
- Rolf L., Atle M., Nils C. S., and Nigel G. Y. (2004) Timing and Synchrony of Ovulation in Red Deer Constrained by Short Northern Summers. *The American Naturalist* 163:763-772.

- Schwartz, M. (2013) Phenology: An Integrative Environmental Science. Springer Netherlands, Dordrecht. 610pp.
- Semiadi, G., Muir, P. D., and Barry, T. N. (1994) General biology of sambar deer (*Cervus unicolor*) in captivity. New Zealand Journal of Agricultural Research 37:79-85.
- Shallow, J. R. T., Hurley, M. A., Monteith, K. L., and Bowyer, R. T. (2015) Cascading effects of habitat on maternal condition and life-history characteristics of neonatal mule deer. Journal of Mammalogy 96:194-205.
- Stoner, D. C., Sexton, J. O., Nagol, J., Bernales, H. H., and Edwards, T. C. (2016) Ungulate Reproductive Parameters Track Satellite Observations of Plant Phenology across Latitude and Climatological Regimes. PLoS One 11:e0148780.
- Simpson, A.M., Suttie, J.M., and Kay, R.N.B. (1984) The influence of artificial photoperiod on the growth, appetite and reproductive status of male red deer and sheep. Animal Reproduction Science 6(4): 291-299.
- Suttie, J. M., Lincoln, G. A., and Kay, R. N. B. (1984) Endocrine control of antler growth in red deer stags. Reproduction 71:7-15.
- Timmins, R., Kawanishi, K., Gimán, B., Lynam, A., Chan, B., Steinmetz, R., Sagar Baral, H., and Samba K. N. (2014) *Rusa unicolor*. The IUCN Red List of Threatened Species
- West, N. O. and Nordan, H. C. (1976) Hormonal regulation of reproduction and the antler cycle in the male Columbian black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). Part I. Seasonal changes in the histology of the reproductive organs, serum testosterone, sperm production, and the antler cycle. Canadian Journal of Zoology 54:1617-1636.

- Whitehead, P. E., and McEwan, E. H. (1973) Seasonal variation in the plasma testosterone concentration of reindeer and caribou. *Canadian Journal of Zoology* 51:651-658.
- Woodbury, M. R., and Haigh, J. C. (2007) CHAPTER 133 - Antlers and Reproduction. p.977-982. In: R. S. Youngquist, and Threlfall, W. R., ed. *Current Therapy in Large Animal Theriogenology* (Second Edition). W.B. Saunders, Saint Louis.1088pp.
- Yen, S. C., Wang, Y.,Kuan, Y.P.,Weng, G. J.,Yu, P.,Chen, K. H., and Liao, Y. C. (2019) Seasonal Space Use and Habitat Selection of Sambar in Taiwan. *The Journal of Wildlife Management* 83: 22-31

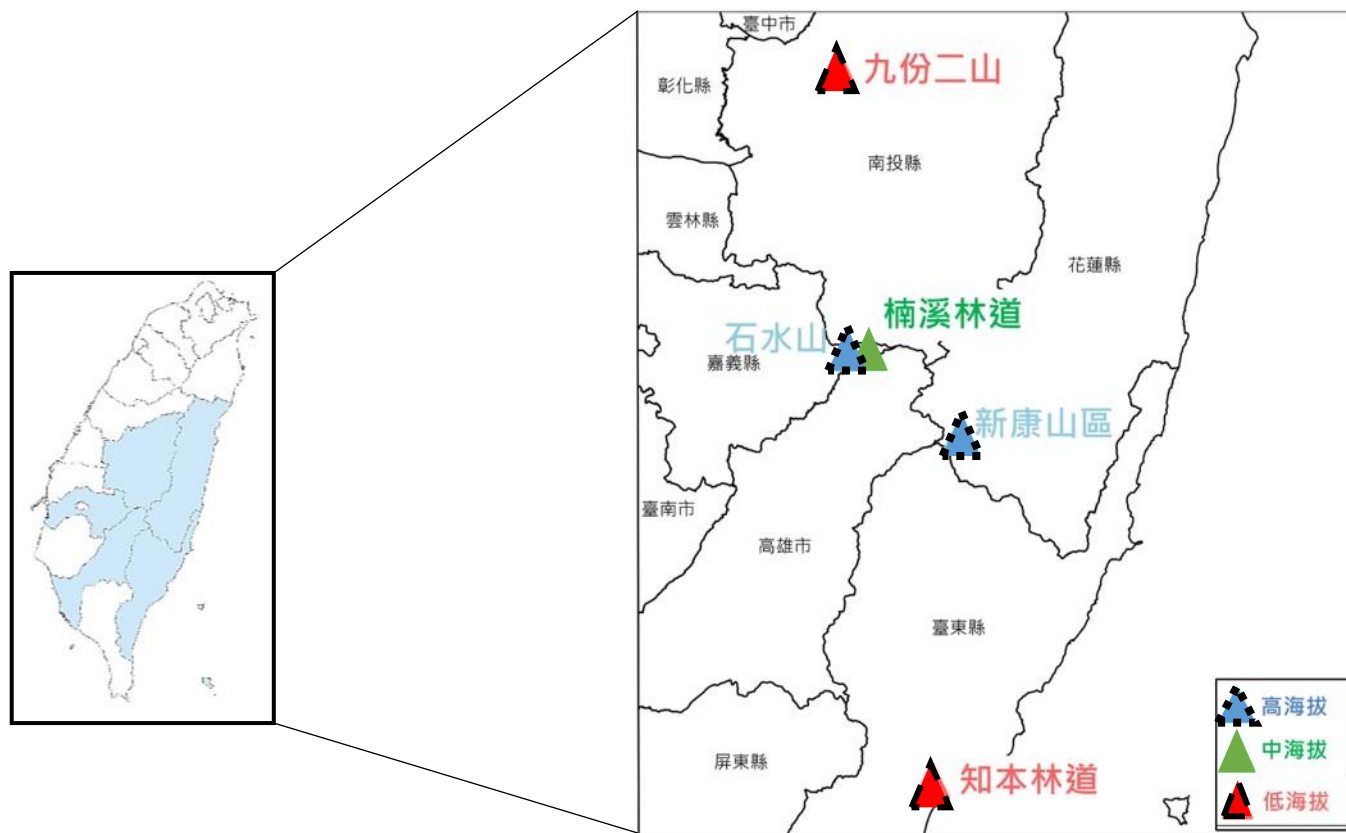


圖 1. 本研究的 5 個樣區在台灣地區的相對位置圖。



圖 2. 九份二山相機位置圖。拍攝時間:2017/03/26~2018/09/28

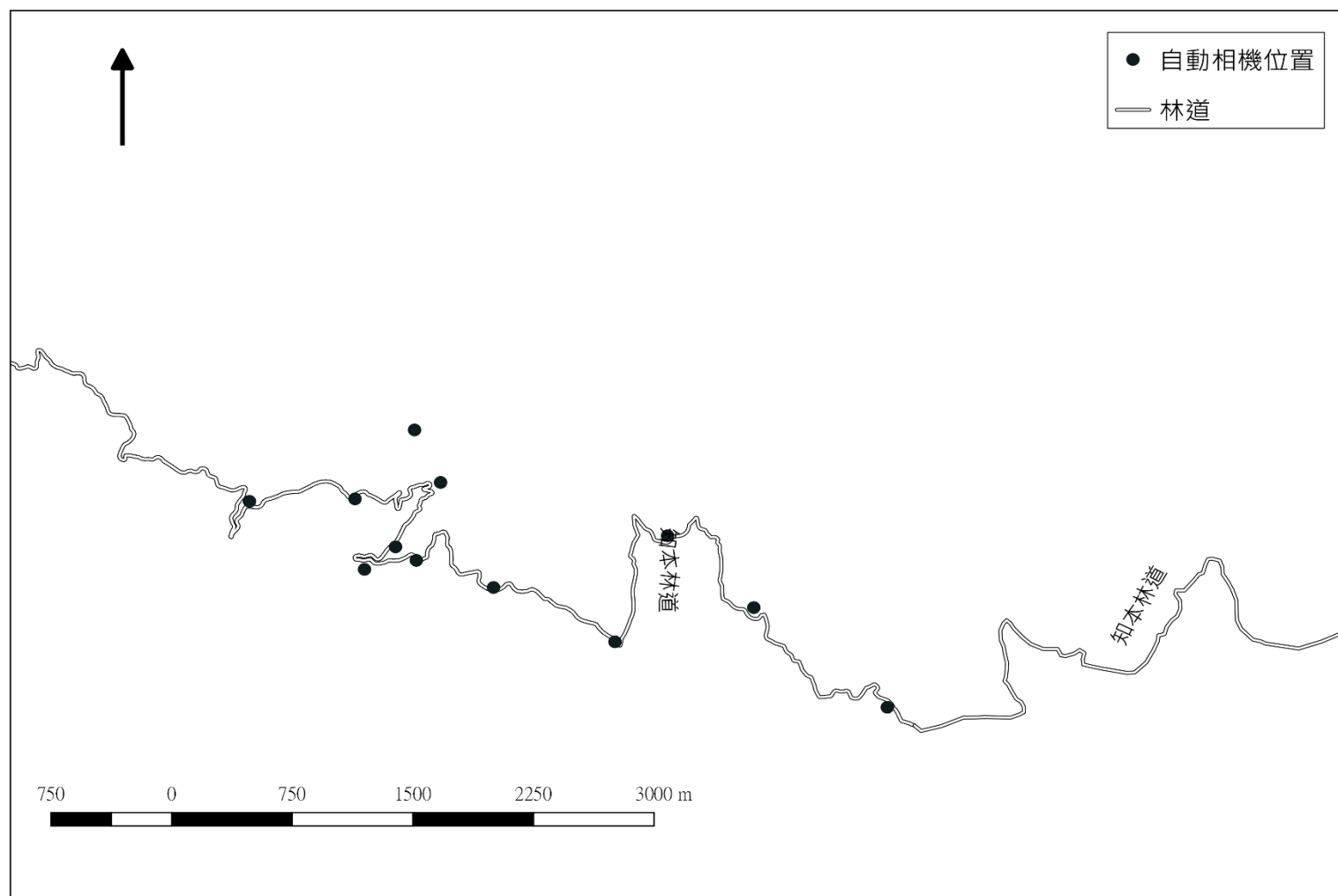


圖 3. 知本林道相機位置圖。拍攝時間:2017/09/16~2018/09/13

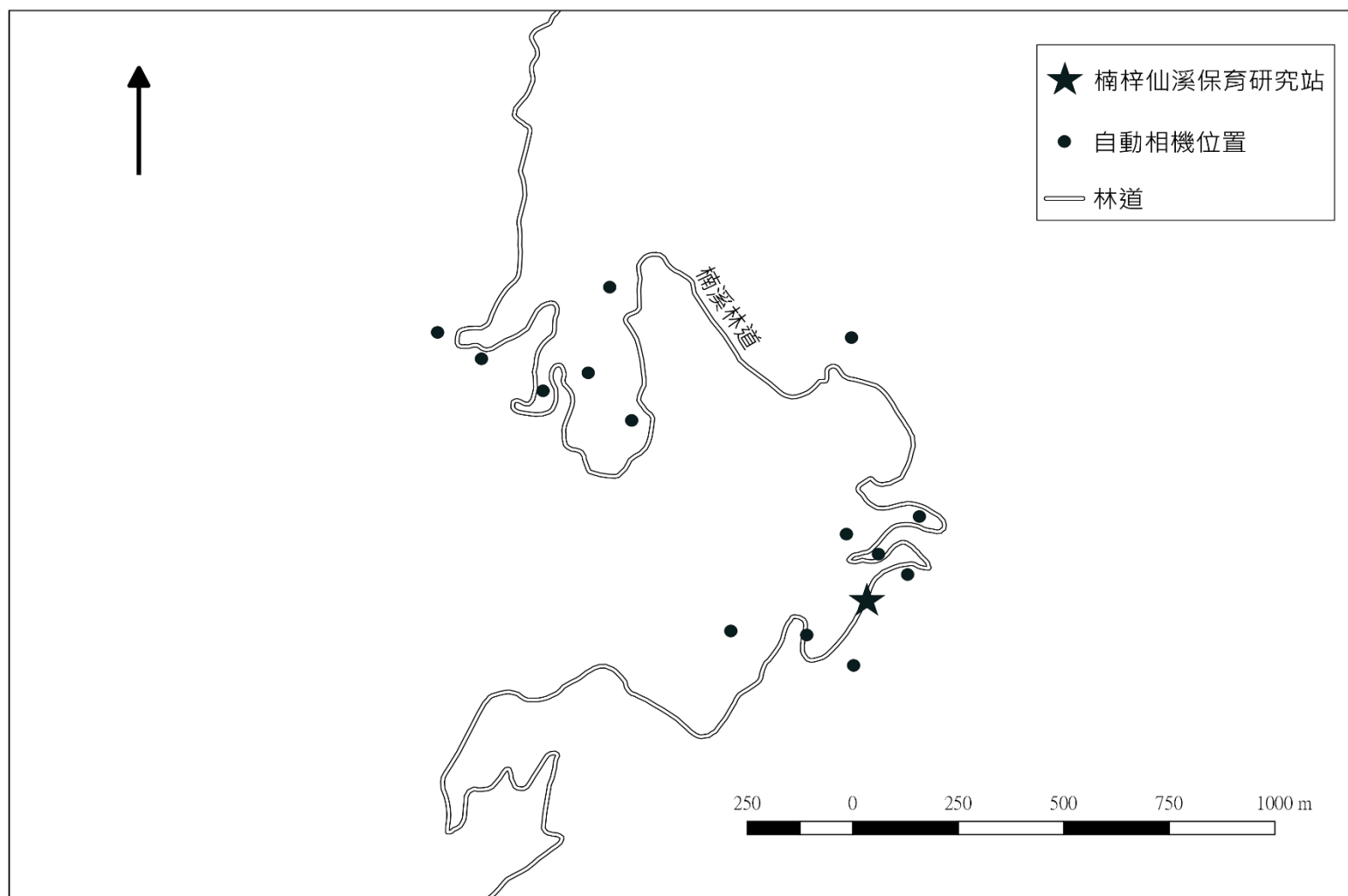


圖 4. 楠溪林道相機位置圖。拍攝時間:2017/01/01~2018/09/30

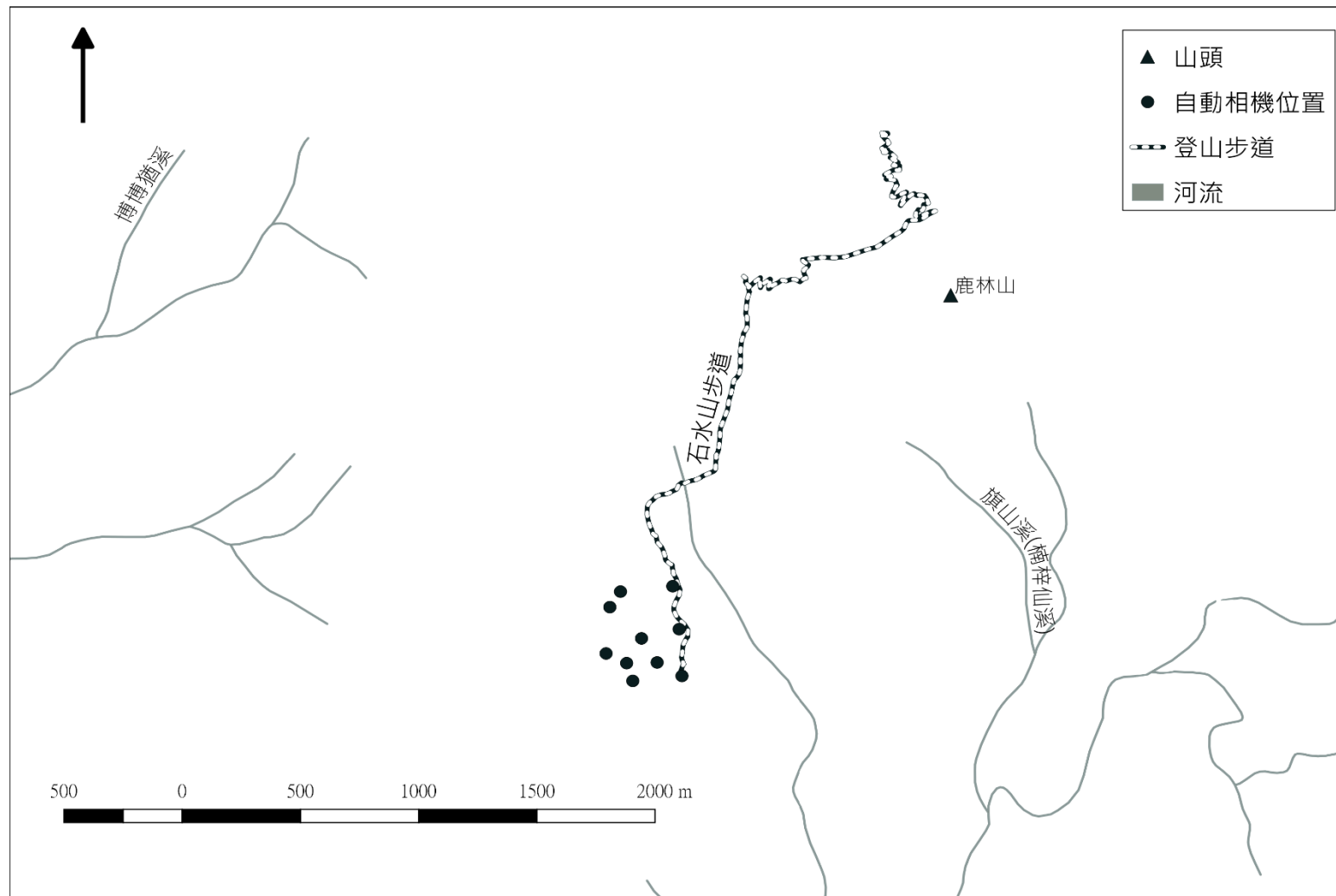


圖 5. 石水山相機位置圖。拍攝日期:2017/01/01~2018/09/30

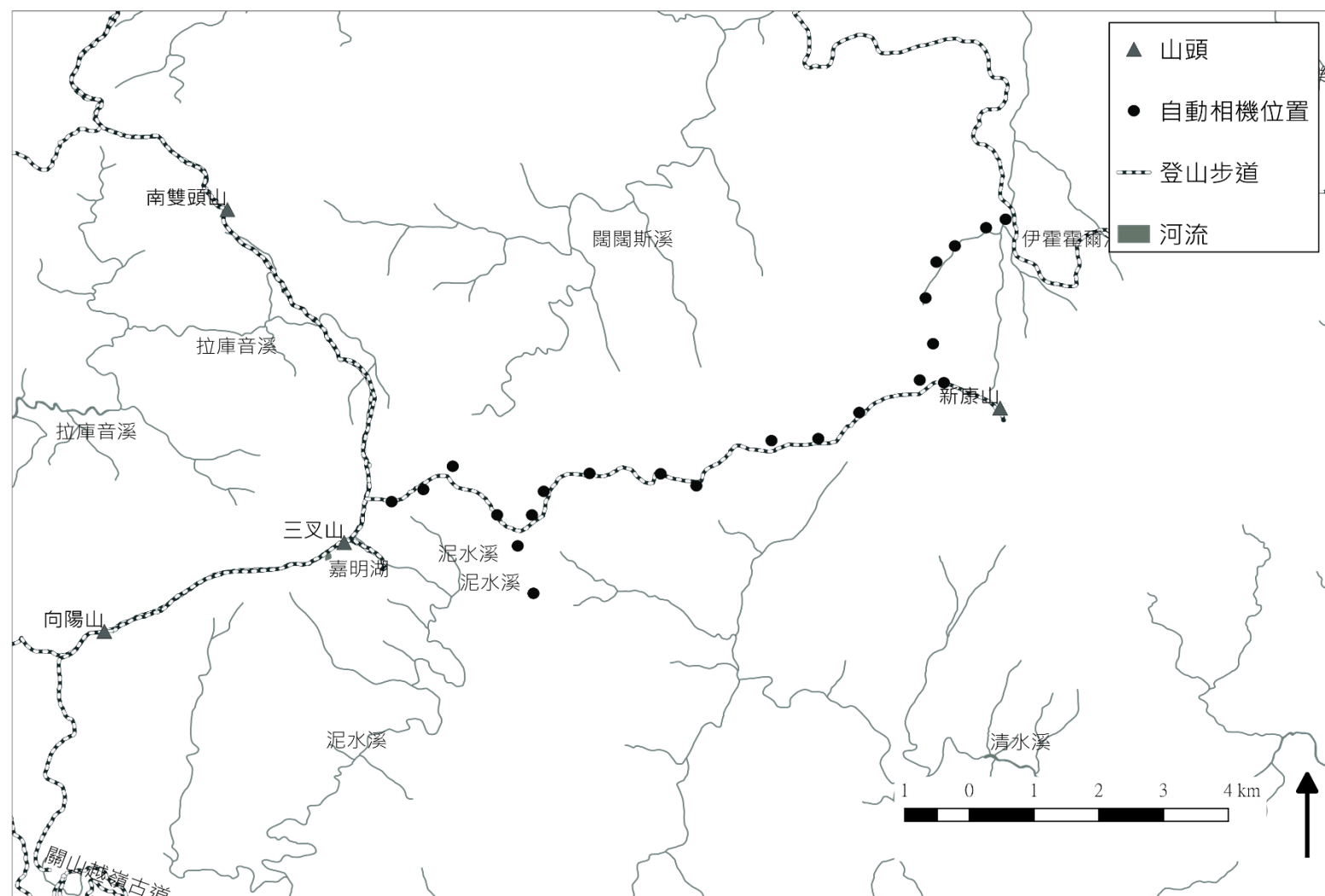


圖 6. 新康樣區相機位置圖。拍攝日期:2009/03/26~2010/03/31

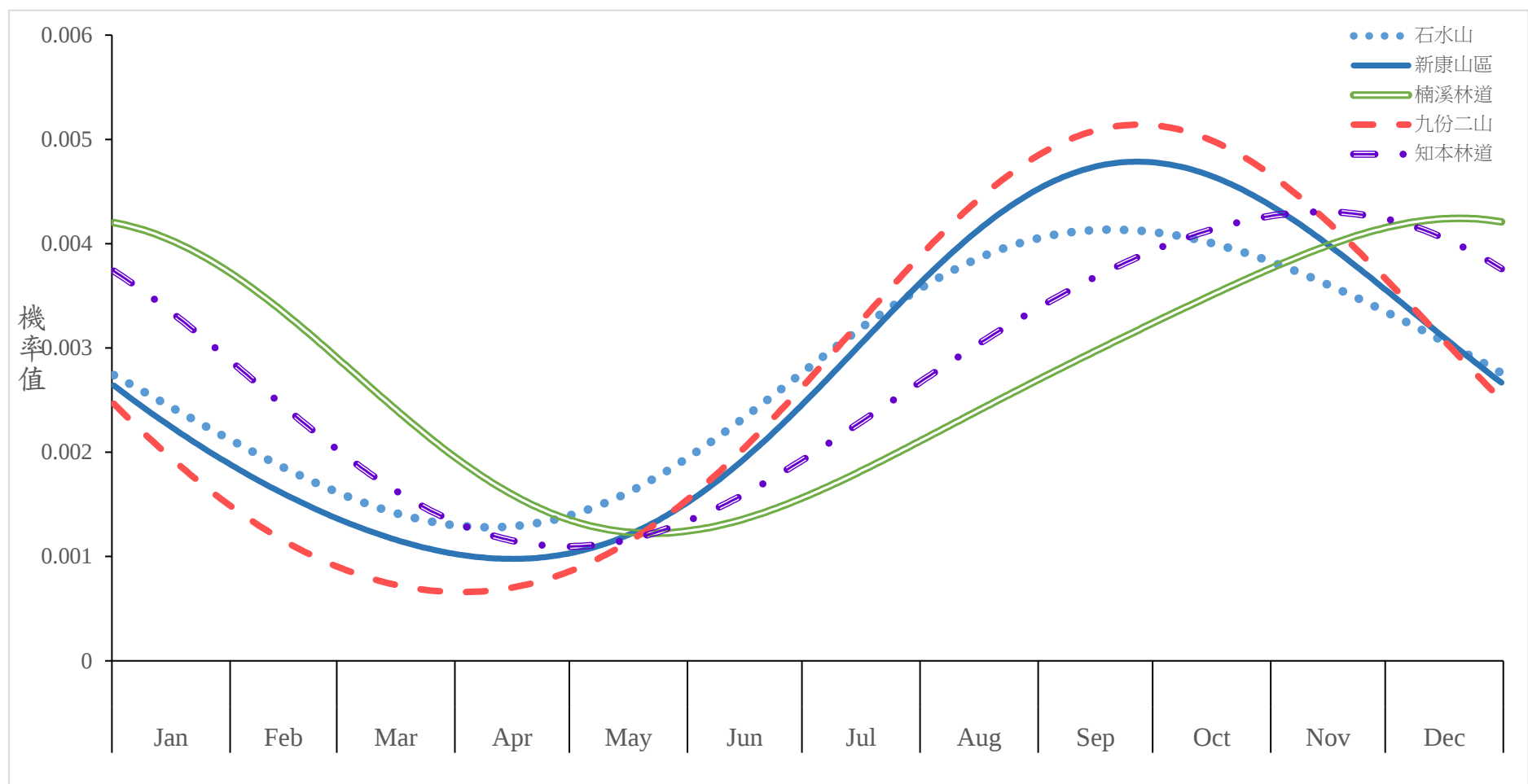


圖 7. 五個樣區硬角水鹿在一年內的 Kernel Density 機率分配模式，橫軸為月份，縱軸為機率值。

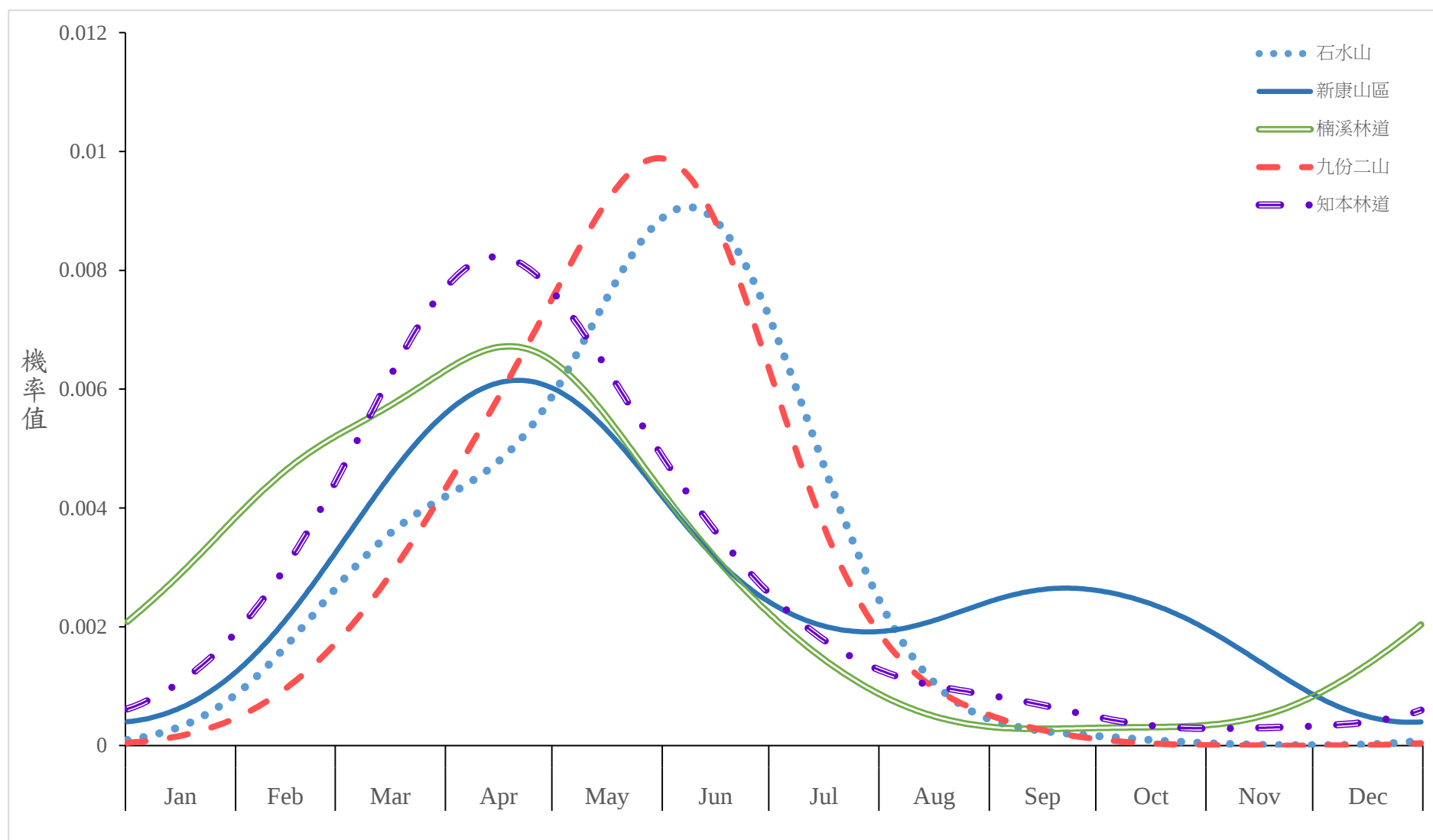


圖 8. 五個樣區茸角水鹿在一年內的 Kernel Density 機率分配模式，橫軸為月份，縱軸為機率值。

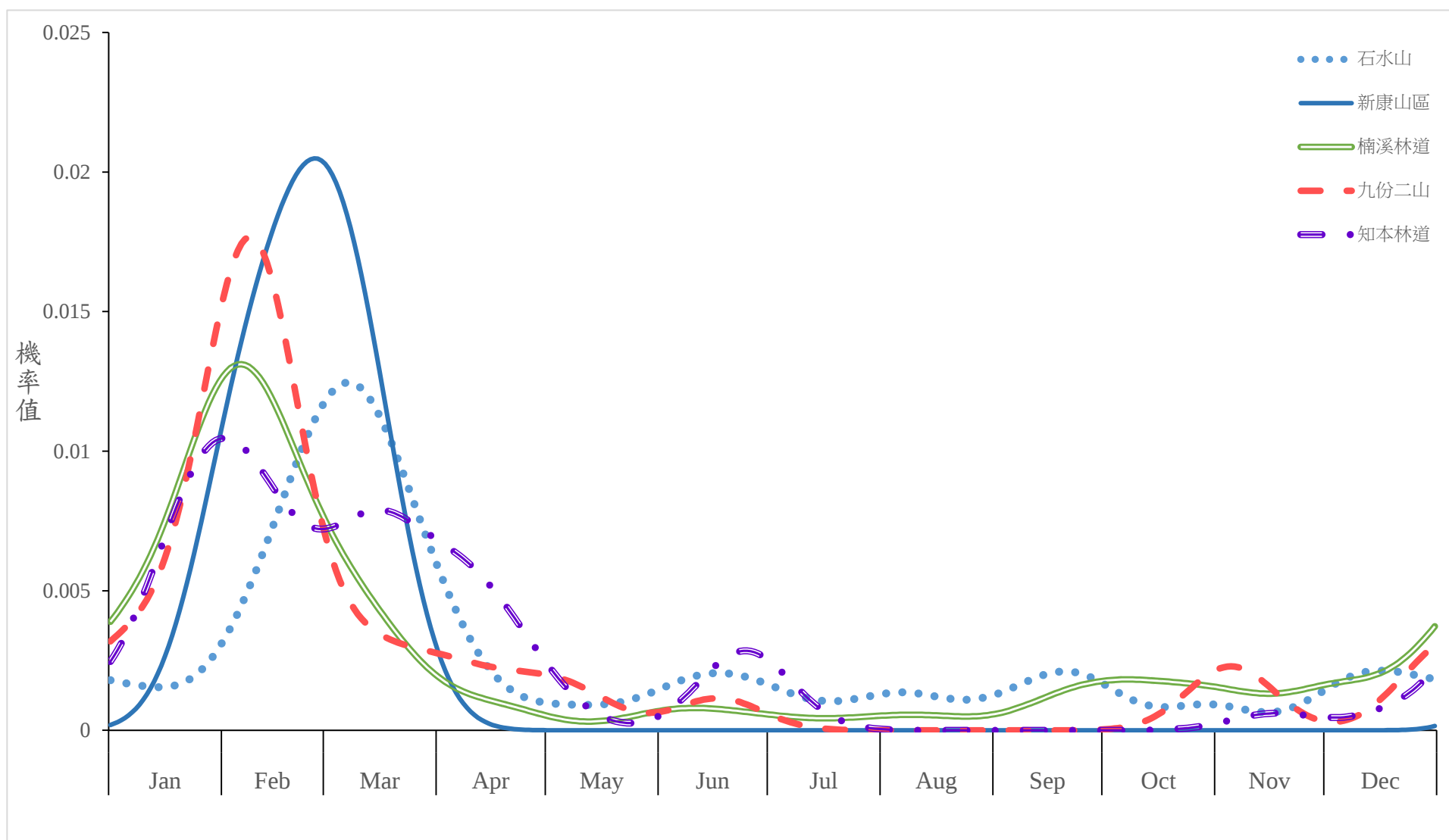


圖 9. 五個樣區解角水鹿在一年內的 Kernel Density 機率分配模式，橫軸為月份，縱軸為機率值。

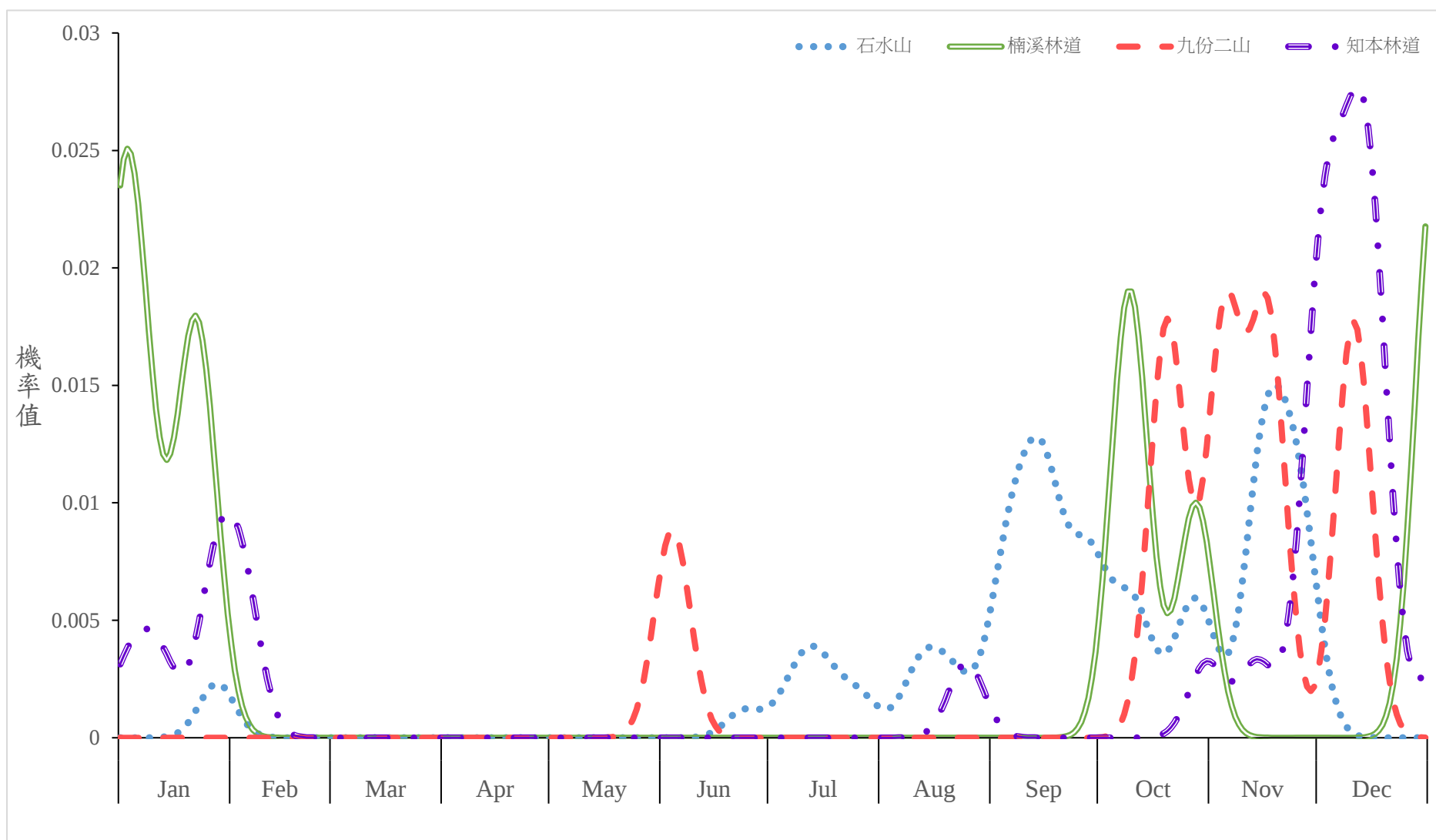


圖 10. 五個樣區打鬥水鹿在一年內的 Kernel Density 曲線機率分配模式，橫軸為月份，縱軸為機率值。

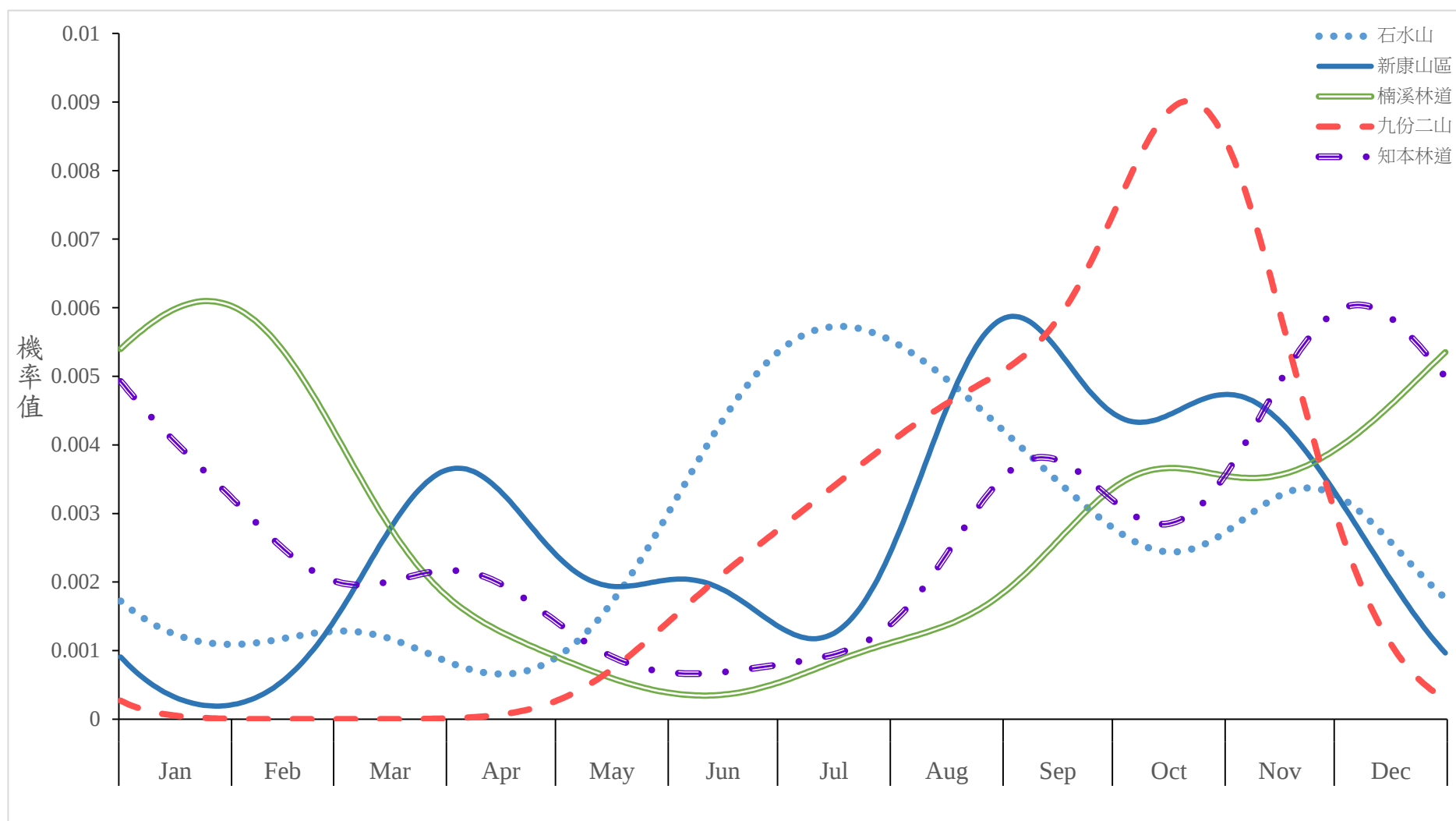


圖 11. 五個樣區水鹿雌雄同群在一年內的 Kernel Density 機率分配模式，橫軸為月份，縱軸為機率值。

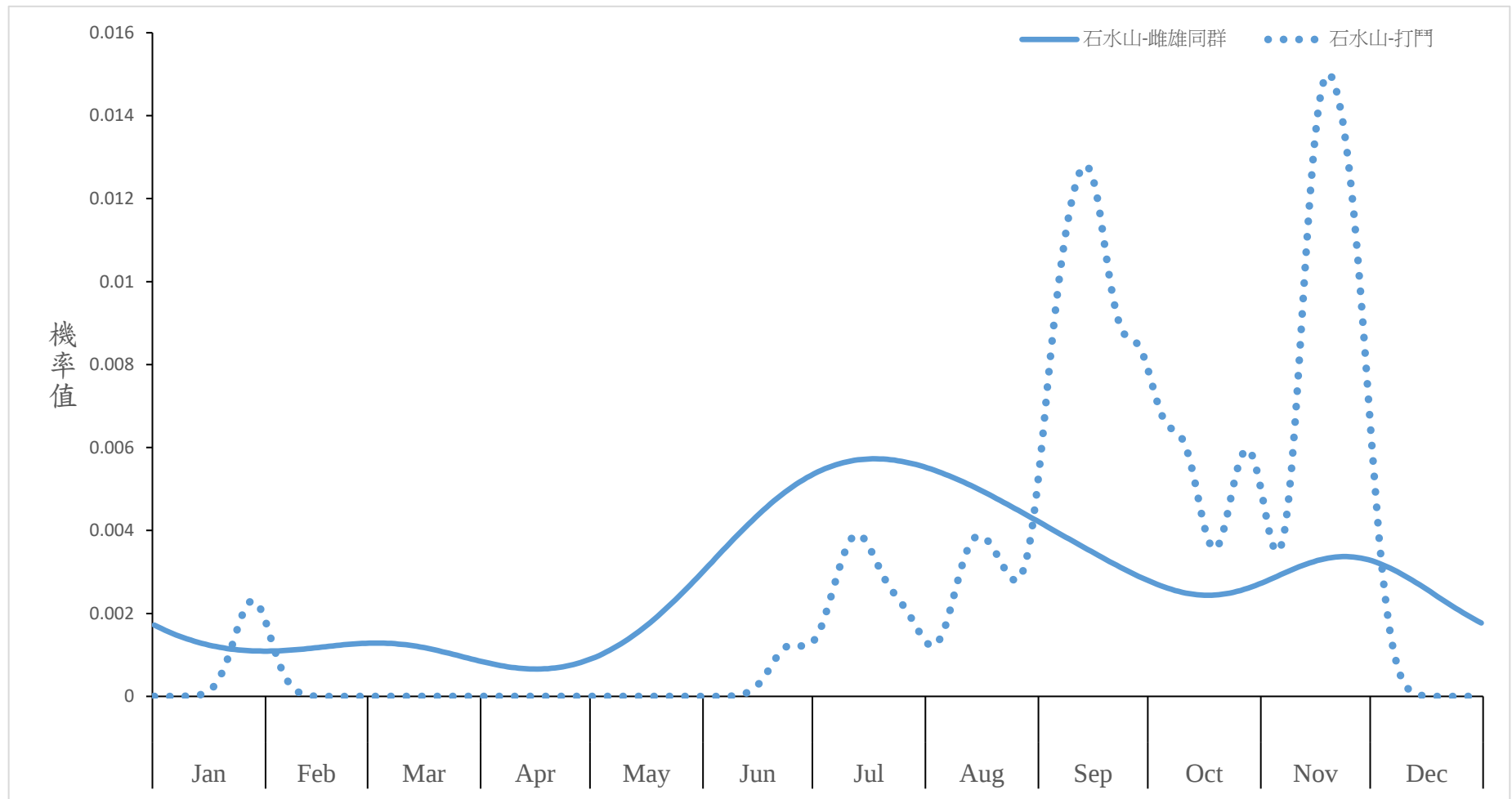


圖 12. 石水山打鬥及雌雄同群的 Kernel Density 機率分配模式對照。橫軸為月份，縱軸為機率值。實線為雌雄同群，虛線為打鬥。

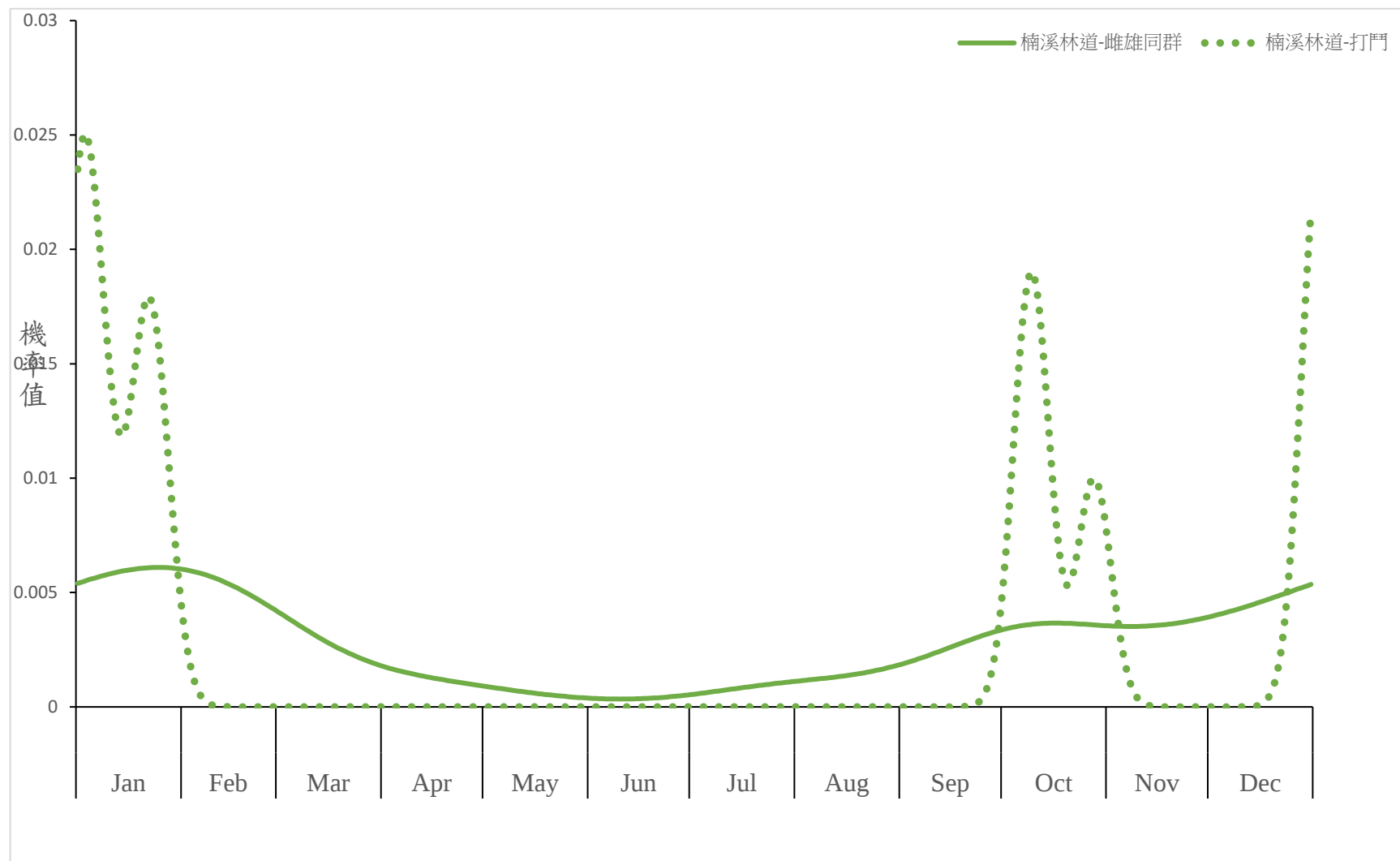


圖 13. 楠溪林道打鬥及雌雄同群的 Kernel Density 機率分配模式對照。橫軸為月份，縱軸為機率值。實線為雌雄同群，虛線為打鬥。

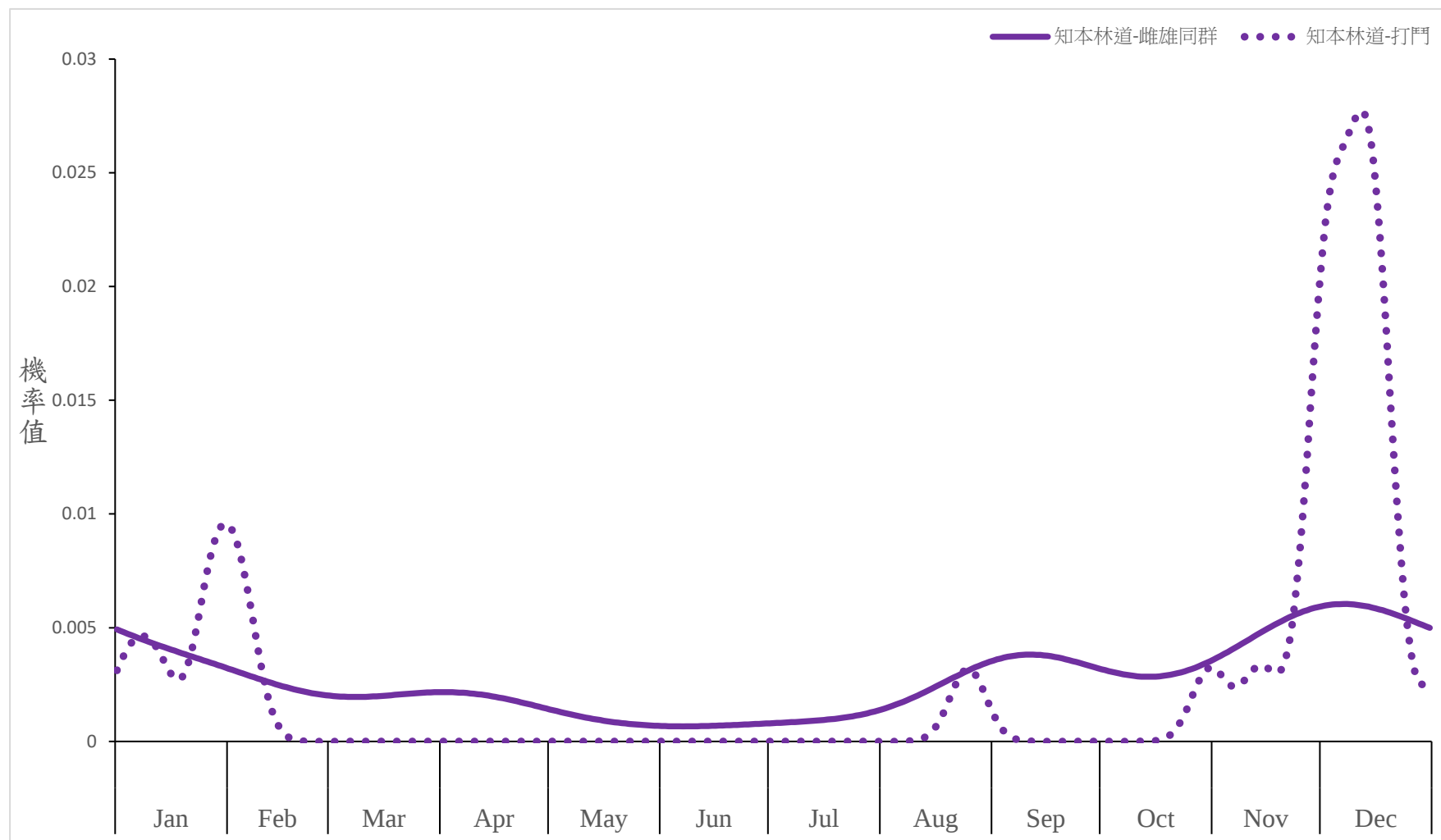


圖 14. 知本林道打鬥及雌雄同群的 Kernel Density 對照機率分配模式對照。橫軸為月份，縱軸為機率值。實線為雌雄同群，虛線為打鬥。

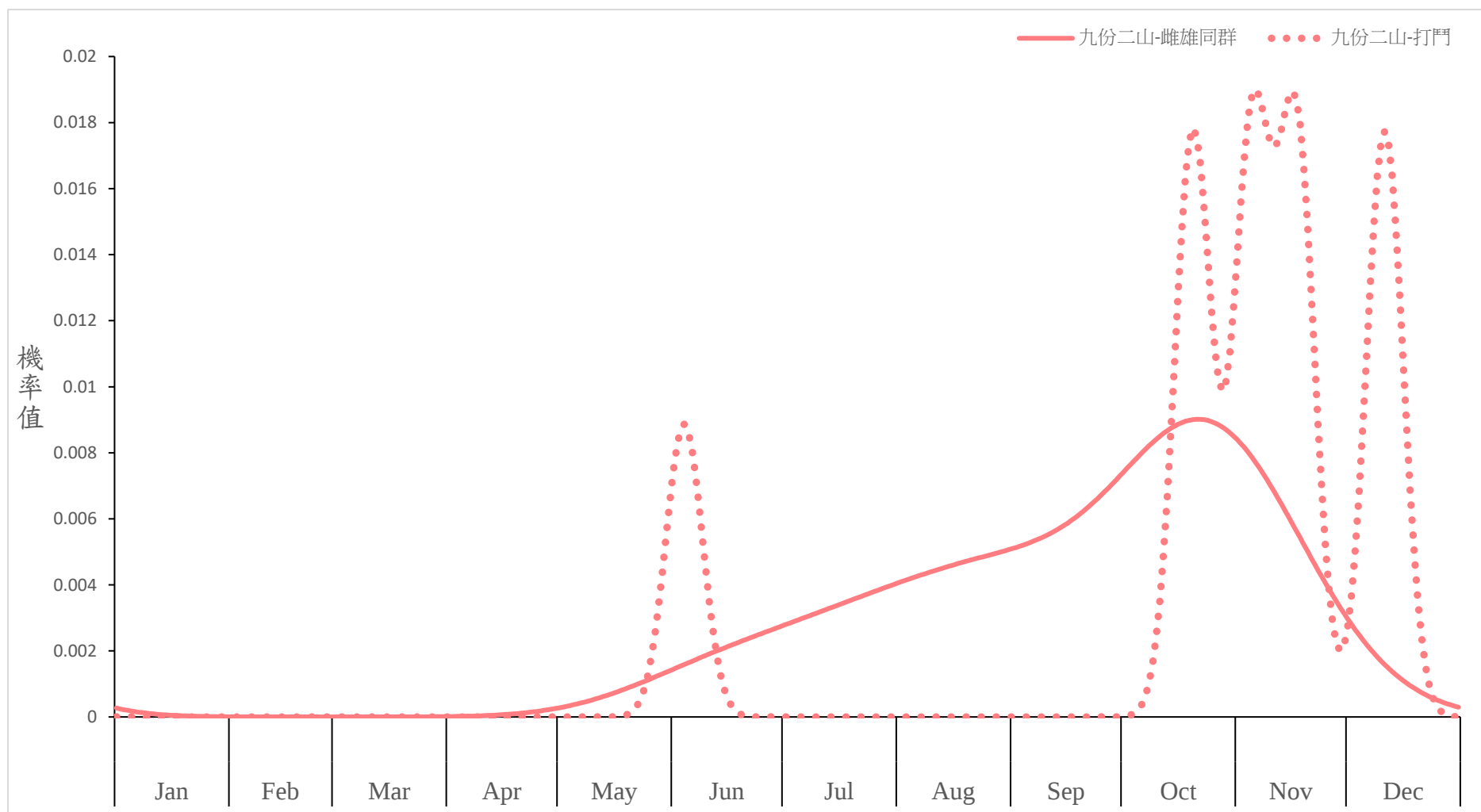


圖 15. 九份二山打鬥及雌雄同群的 Kernel Density 對照對照機率分配模式對照。橫軸為月份，縱軸為機率值。實線為雌雄同群，虛線為打鬥。

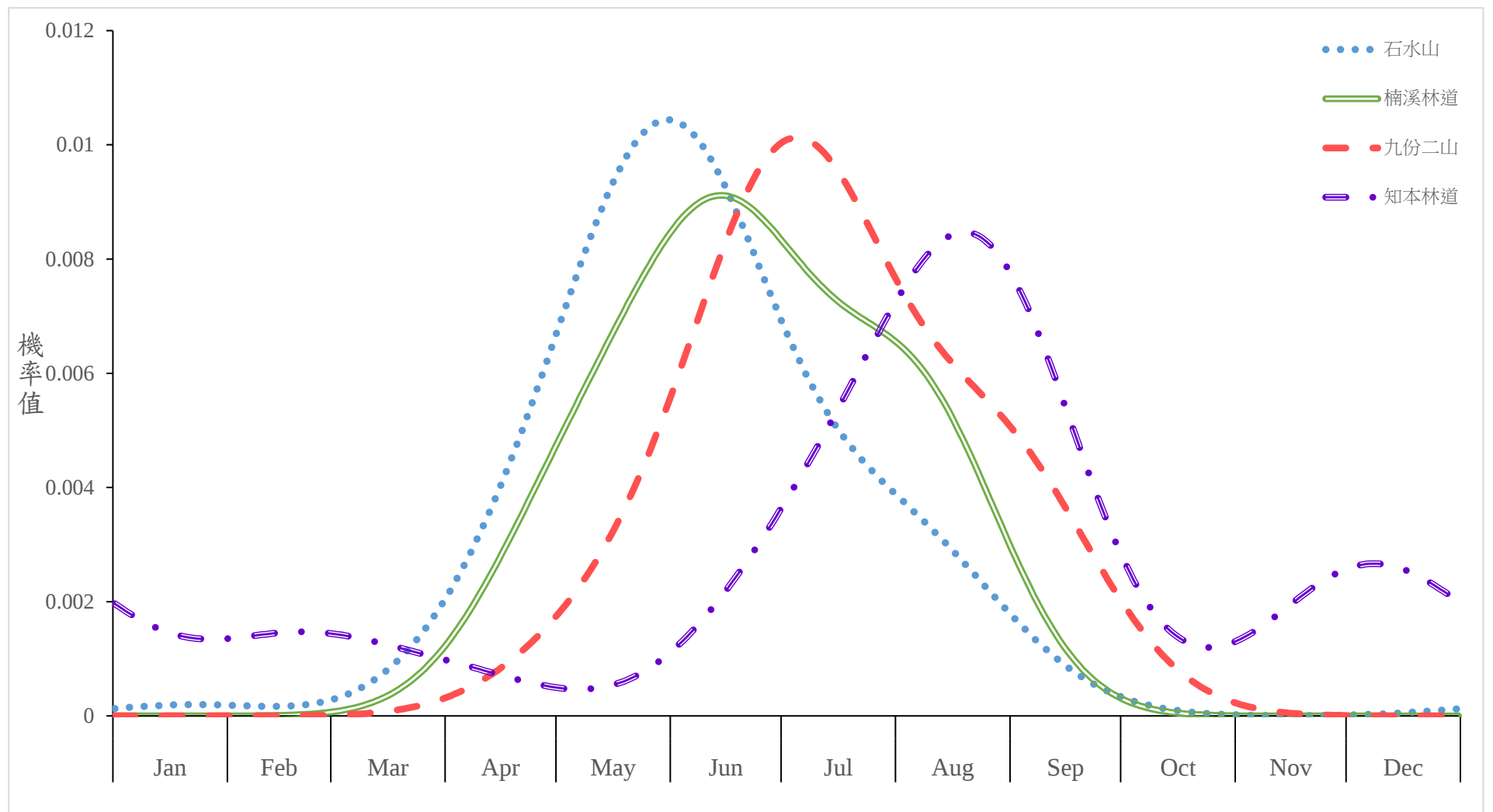


圖 16. 五個樣區幼鹿在一年內的 Kernel Density 曲線機率分配模式，橫軸為月份，縱軸為機率值。

表 1. 台灣水鹿於野外情況下各生活史階段發生時間歸納

生活史階段	參考文獻	地點	月份												研究方法
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
硬角	李玲玲(2003)	玉里太平溪源													穿越線
		南湖山區大濁水溪源													
	鍾佳玲(未發表資料)	太魯閣地區													訪查
茸角	鍾佳玲(未發表資料)	烏來地區													訪查
	李玲玲(2003)	玉里太平溪源													穿越線
	王穎(2013、2014)	新竹縣五峰鄉													訪查
		高雄市桃源區													
		台灣中南部													訪查
	鍾佳玲(未發表資料)	太魯閣地區													
解角	王穎(2013、2014)	台灣北部													訪查
	王穎(2013、2014)	高雄市桃源區													訪查
	鍾佳玲(未發表資料)	太魯閣地區													

續表 1. 台灣水鹿於野外情況下各生活史階段發生時間歸納

生活史階段	參考文獻	地點	月份												研究方法
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
雌雄同群	李玲玲(2003)	玉里太平溪源													穿越線
發情交配	王穎(2013、2014)	卓溪鄉													訪查
	鍾佳玲(未發表資料)	烏來地區													訪查

表 2. 不同生活史特徵於各樣區拍攝的樣本數（台*天總和）。

地點	相機台數	工作天數	樣本數（台*天）及百分比							合計
			硬角	茸角	解角	打鬥	雌雄同群	交配	幼鹿	
九份二山	6	730	545(73%)	74(10%)	29(4%)	9(1%)	41(5%)	0	49(6%)	747
知本林道	12	365	527(54%)	220(22%)	55(6%)	25(2.5%)	50(5%)	2(0.2%)	89(9%)	968
楠溪林道	14	730	1026(60%)	311(18%)	213(12%)	16(0.9%)	133(7%)	6(0.3%)	10(0.5%)	1715
石水山	10	730	1016(60%)	368(21%)	74(4%)	69(4%)	80(4%)	3(0.1%)	80(4%)	1690
新康山區	22	365	491(64%)	220(28%)	45(5%)	0	9(1%)	0	0	765

表 3. 五個樣區硬角核密度曲線下面積重疊程度。單位為%。

	石水山	新康山區	楠溪林道	九份二山	知本林道
石水山					
新康山區	94.1				
楠溪林道	82.3	79.8			
九份二山	90.1	95.3	75.5		
知本林道	89.3	88.5	90.8	84.3	

表 4. 五個樣區茸角核密度曲線下面積重疊程度。單位為%。

	石水山	新康山區	楠溪林道	九份二山	知本林道
石水山					
新康山區	68.5				
楠溪林道	65.2	77.2			
九份二山	91.3	65.8	63.5		
知本林道	70.8	80	86.1	70.2	

表 5. 五個樣區解角核密度曲線下面積重疊程度。單位為%。

	石水山	新康山區	楠溪林道	九份二山	知本林道
石水山					
新康山區	57.1				
楠溪林道	63.8	58.2			
九份二山	56.2	62.1	82.3		
知本林道	68	59.6	71.8	74.4	

表 6. 五個樣區打鬥核密度曲線下面積重疊程度。單位為%。

	石水山	楠溪林道	九份二山	知本林道
石水山				
楠溪林道	23.2			
九份二山	35.6	20.4		
知本林道	24.8	23.6	33.7	

表 7. 五個樣區雌雄同群核密度曲線下面積重疊程度。單位為%。

	石水山	新康山區	楠溪林道	九份二山	知本林道
石水山					
新康山區	70.5				
楠溪林道	56	59.8			
九份二山	65.4	71.4	43.7		
知本林道	64.1	69.3	82.1	52.3	

表 8. 五個樣區幼鹿出現核密度曲線下面積重疊程度。單位為%。

	石水山	楠溪林道	九份二山	知本林道
石水山				
楠溪林道	84.2			
九份二山	64.1	79.7		
知本林道	40.4	48.9	60.7	

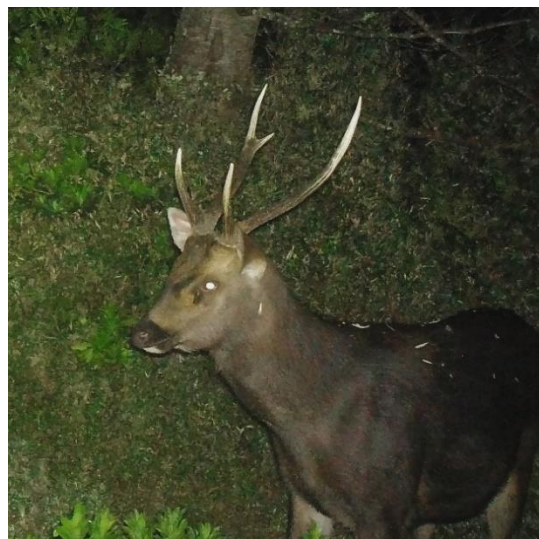
附錄 1.各生活史特徵參考照片



茸角



解角



硬角



雌雄同群



交配



幼鹿

打鬥

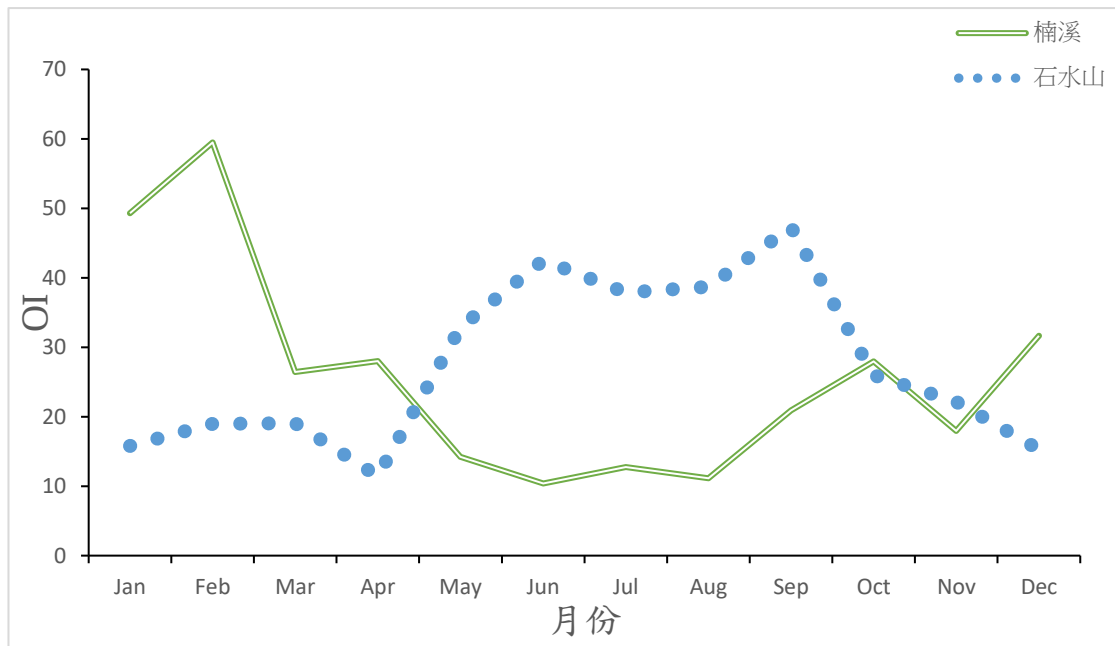




附錄 2.知本林道有彎曲鹿角且身形消瘦的水鹿照片。



附錄 3.卡大地布原住民在知本林道區域拾獲具彎曲鹿角的頭骨。照片提供:沈祥仁



附錄 4.楠溪林道與石水山水鹿在 2017、2018 兩年的平均 OI 值變化

作者簡介

作者姓名：黃慎雯

性別：女

學經歷：臺北市立雨農國小

臺北市立蘭雅國中

臺北市立明倫高中

私立東吳大學微生物學系

