

東海大學生命科學系  
碩士論文

指導教授：林宜靜 博士

Dr. Yi-Ching Lin

熱帶森林中台灣梅花鹿 (*Cervus nippon taiouanus*) 啃食對原生木本小苗群聚組成之影響  
Herbivory effects of Formosan sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) on community composition of native woody seedlings in a tropical forest

研究生：呂俊緯

Jun-Wei Lu

中華民國 一百零七 年 六 月

## 致謝

兩年的碩士班，一路走來真的遇到很多挫折，要感謝的人也非常多。首先感謝趙國容老師、宋國彰老師及江智民老師在口試時給我諸多建議，指出許多可以改進的地方，幫助我完成論文。再來，我要感謝我的恩師，林宜靜老師。在大學時期，我並不是特別突出的學生，但是宜靜老師仍然願意花心思指導我，教我寫程式和跑統計，甚至後來收我當研究生。在實驗室的這幾年，老實說我真的闖了不少禍，但老師依然願意花時間在我身上，甚至幫忙我申請獎學金以及擔任課堂的小助教，使我有一些額外的助學金可以領，衷心感謝老師，一路上的栽培。然後我想謝謝囧哥、阿弟、阿德、小愛、雞哥、李立、風鳥、雅琪、淮實、大柯、逸柔、姚豬、阿貓、騏瑞、阿狗、慶雅、新雅、阿澤、佳好、逸萱、文瑞、Kayo、冠蓓、香菇、立薇，這些實驗室的學長姐學弟妹及助理們，讓我每次的野外調查都能在繁重的工作中找到樂趣。謝謝郁潔拯救我的英文，以及帶給我許多樂趣。謝謝念澤、哲銓、立薇、還有遠在香港的Ivy，在我碩士班期間，陷入人生的低潮時，依然不離不棄。最後謝謝我的家人，包容久久回家一次的我。

# 目錄

目錄.....	1
中文摘要.....	3
英文摘要.....	5
壹、前言.....	6
貳、研究目的.....	12
參、材料及方法.....	13
一、實驗地介紹.....	13
二、樣區設置.....	13
三、小苗調查.....	14
四、功能特徵.....	14
五、資料分析.....	15
肆、結果.....	19
一、圍籬內外木本小苗群聚之新增與存活.....	19
二、圍籬內外木本小苗群聚之物種多樣性.....	20
三、圍籬內外木本小苗群聚之葉功能特徵加權平均.....	20
四、圍籬內外木本小苗群聚之功能多樣性.....	21
伍、討論.....	22
一、臺灣梅花鹿對木本小苗新增與存活之影響.....	22

二、臺灣梅花鹿對木本小苗物種多樣性之影響.....	24
三、臺灣梅花鹿對木本小苗群聚葉功能特徵加權平均之影響....	25
四、臺灣梅花鹿對木本小苗功能多樣性之影響.....	26
陸、結論.....	28
柒、參考文獻.....	29
捌、表目及圖目.....	33
玖、表及圖.....	34
拾、附錄.....	49

## 摘要

鹿科動物在森林生態系中扮演重要的角色，對於植物的族群及群聚具有深遠的影響。然而，過去 20 年間許多探討鹿科動物啃食植物對群聚影響之研究多半以物種為單位，其結果並不一致，且忽略了鹿科動物的偏好與植物的功能特徵可能有更直接的關聯。本研究將探討臺灣梅花鹿對於木本小苗群聚於物種和功能層級上的影響，評估鹿對木本小苗群聚建構之影響。本研究團隊於 2014 年 12 月在墾丁森林動態樣區周圍架設 15 個 6 m × 6 m 的圍籬組，並於周遭設置一個等面積的對照組。自 2015 年 1 月至 2017 年 10 月，每隔三個月記錄樣區內高度大於 10 公分的木本植物小苗其存活狀況，並上標。同時，我使用葉厚度、比葉面積 (SLA)、葉乾物質含量 (LDMC)、光合潛力 4 種功能特徵，估算功能多樣性。結果顯示，圍籬組共有 35 種 2333 棵木本植物小苗，對照組則有 22 種 888 棵，小苗的新增及存活於圍籬內外具種間差異，且圍籬組的物種多樣性顯著高於對照組。圍籬組木本小苗之葉厚度平均值顯著低於對照組，比葉面積顯著高於對照組，葉乾物質含量則無顯著差異。功能多樣性於圍籬組、對照組則無顯著差異。綜合以上結果，臺灣梅花鹿為影響木本小苗物種層級的重要因子，對於木本小苗的族群及群聚皆有顯著影響，但於功能層級的影響則不明顯，因此，對於現階段易受臺灣梅花鹿影響之物種，可透過大

型圍籬予以保護，相關單位可參考本研究之結果，作為高位珊瑚礁森林保留區經營管理之依據。

## Abstract

Deer play a key role in a variety of ecosystems, and they have long-term impacts on plant populations and communities. However, most of previous studies used species-based approaches and indicated that impacts of deer herbivory on forest ecosystems are context-dependent and inconsistent among ecosystems. The studies with species-based approaches may overlook strong relationship between feeding preference of deer and functional traits of plants. In this study, we would like to evaluate effects of Formosan sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) herbivory on community assembly of woody seedlings in a Taiwanese tropical forest. Two questions were addressed in this study. First, would deer show preferences on woody seedlings? Second, would deer herbivory cause directional changes in functional composition of woody seedlings? In December 2014, we established 15 deer exclosure and control plots adjacent to the Kenting Forest Dynamics Plot. We tagged and mapped every seedling of woody plant taller than 10 cm at a three-month interval from January, 2015 to October, 2017. Four functional traits, including leaf thickness, specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), and photosynthetic capacity, were used to estimate functional diversity. Our results showed that there were 2333 seedlings of 35 woody species in exclosure plots and 888 seedlings of 22 woody species in control plots. Species diversity of woody seedlings in the exclosure plots were significantly higher than control plots. Moreover, the pattern of seedling recruitment and survival were species-specific. The community-weighted mean of leaf thickness in exclosure plots was significantly lower than control plots. The opposite pattern occurred in the community-weighted mean of specific leaf area. Furthermore, functional diversity of woody seedlings was not significantly different between the exclosure and control plots. In conclusion, deer herbivory led to decreased species diversity, but did not alter functional diversity significantly. This study suggested that appropriate protection of palatable species was necessary for the conservation of species diversity in the Nature Reserve. Our study can be applied to develop management plans for the Kenting Uplifted Coral Reef Nature Reserve.

## 壹、前言

鹿科動物在森林生態系中扮演重要的角色，對於植物的族群及群聚具有深遠的影響。在族群層次，鹿隻的啃食會降低植物的存活率、數量，限制族群的增長，影響族群長期的動態(Rooney & Waller 2003 ; Côté *et al.* 2004)。例如：美國東半部的白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)減少當地優勢的東方鐵杉(*Tsuga canadensis*)之新增小苗及小樹，進而限制東方鐵杉的更新(Rooney 2001)。而在日本東部地區，梅花鹿的啃食也顯著降低當地森林中，生長於林隙內小苗的存活率(Tamura & Nakajima 2017)。

在群聚層次，鹿科動物則可能改變森林植物群聚的物種組成及多樣性(Nagaike 2012)。許多文獻指出，鹿科動物在取食上，存在取食偏好，在鹿隻取食偏好的篩選下，森林植物群聚與物種多樣性，可能隨之改變(Frerker *et al.* 2014)。曾有文獻利用整合分析(meta analysis)彙整近幾年約 20 幾篇，討論鹿科動物對於植物群聚之物種多樣性影響研究的結果，他們發現排除鹿的影響後，木本植物的物種豐度(species abundance)、豐富度(species richness)以及覆蓋度顯著的提高(Habeck & Schultz 2014)，鹿科動物可能對於物種的多樣性具有負面的影響。然而，Nishizawa 等人(2016)比較有無梅花鹿(*Cervus nippon yesoensis*)啃食下對於植物群聚之影響則發現，有梅花鹿的植



物群聚，其物種豐富度及多樣性顯著高於沒有鹿隻影響的群聚，與前述整合分析結果並不一致 (Habeck & Schultz 2014)。沒有鹿的啃食壓力下，植物的覆蓋度上升，可能促使資源競爭的發生，使得在競爭上較為弱勢的物種消失，最終促成物種多樣性下降 (Nishizawa *et al.* 2016)。

鹿隻啃食對於物種多樣性不一致的效應，或許可透過功能多樣性的分析，加以整合。功能為導向探討群落建構的過程之方法，在近 10 年間逐漸受到生態學家的重視。物種透過功能特徵 (functional trait) 加以分類成不同的功能群 (functional guild)，更能直接反映環境篩選與生物因子交互作用對於群聚的影響 (Swenson 2013)。除了透過功能群的比較，生態學家也利用結合多種功能特徵加以計算群聚功能多樣性 (functional diversity, FD) 的方法，來釐清群落建構之過程。舉例來說，當植物群聚的功能多樣性高，代表該群聚的物種數量上較為均勻，功能特徵的變異程度較大，而功能多樣性低時，則意味該群聚中存在著優勢種，功能特徵相似，變異較小 (Laliberté & Legendre 2010; Swenson 2013; Laureto *et al.* 2015)。

過往的文獻多半從以物種為單位，探討鹿科動物對於植物群聚的影響 (Koda & Fujita 2011; Frerker *et al.* 2014; Habeck & Schultz 2014; Kurten & Carson 2015; Nishizawa *et al.* 2016; Paine *et al.* 2016)。然而，

以物種為單位的分析，可能忽略鹿科動物的取食特性，因鹿科動物大多以植物的葉做為食物來源，且被認為是廣食性的物種(Wright 2002; Côté *et al.* 2004)。鹿科動物對於物種的偏好，可能並非以物種為對象，而與植物的功能特徵 (functional trait) 有更為直接的關聯。換言之，探討鹿科動物對於物種多樣性的影響，以植物功能群為對象，可能更具意義。舉例來說，葉功能特徵被認為能反應出植物的適口性 (palatability)，前人研究發現，比葉面積和鹿科動物啃食所損失之生物量為顯著的正相關，比葉面積 (specific leaf area, SLA) 越大，受到啃食的比例越高 (Lloyd *et al.* 2010)。Nishizawa 等人 (2016) 的研究也發現，植物群聚中葉面積及葉綠素含量 (chlorophyll content) 的群聚加權平均值 (community-weighted mean, CWM) 在有鹿及沒有鹿的情況下有顯著的差異。葉乾物質含量 (leaf dry matter content, LDMC) 及葉厚度 (leaf thickness) 則與植物對於物理性傷害的耐受力有關 (Cornelissen *et al.* 2003)。根據上述研究結果，若鹿科動物的啃食具有篩選作用，則可能造成群聚均質化的發生 (homogenization)，即群聚間物種的相似度提高 (Rooney *et al.* 2004; Olden 2008)。除此之外，由於鹿科動物對於物種的偏好可能源自於葉功能特徵的偏好，使群聚之特定葉功能特徵的平均值與功能多樣性有所改變，而這樣的結果使得均質化的發生可能不僅僅存在於物種的層級，在功能層級上植物群

聚的功能組成也比較相似，發生功能的均質化（functional homogenization）。如此，結合物種與功能多樣性的探討，可釐清鹿科動物對於植物群聚的影響。功能層級的探討，能幫助我們推測鹿科動物是否選食特定特徵的物種，進而評估鹿科動物啃食於群聚建構（community assembly）的過程中，是決定性（deterministic）或隨機性（stochastic）的生態過程。

近年來，全球部分地區的鹿科動物數量逐漸上升，其原因可能與食肉目動物（carnivores）數量減少與人類狩獵活動的改變有關。近 20 年來，山獅（*Puma concolor*）、灰狼（*Canis lupus*）這類的食肉目動物在數量上有減少甚至滅絕的趨勢，可能導致鹿科動物的數量逐年上升。除此之外，禁捕母鹿、社會風氣對於狩獵野生動物的觀感等因素，造成人類狩獵活動的減少，也使鹿科動物數量增加（Côté *et al.* 2004）。此外，隨著氣候變遷，造成暖冬的情況，使得鹿科動物在冬天的存活率上升，增加族群密度（Rooney 2001；Côté *et al.* 2004；Ripple *et al.* 2014）。

臺灣梅花鹿（*Cervus nippon taiouanus*）曾經是臺灣野生鹿科動物之一，然而，由於狩獵或是棲地破壞的關係，推測於 1960 年代於野外絕跡（McCullough 1974）。墾丁國家公園管理處於 1984 年，啟動臺灣梅花鹿復育計畫，爾後於 1990 年代在臺灣南部的恆春半島地區進

行野放(王等 1996)。由於復育計畫的成功，近年來鹿隻數量逐漸上升，顏等(2012)的研究中評估鹿隻的密度在森林棲地內，約為每平方公里 9.6-11.4 隻，而在族群數量持續上升的情況下，臺灣梅花鹿對周遭森林的影響也日益增加。陳(2002)的研究指出，臺灣梅花鹿在取食上有較高的比例偏向食用原生闊葉樹種，並以植物的葉為主食，其次為嫩莖、果實、花。王等(2015)的研究顯示，墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區內胸高直徑 1-2 公分的小樹其密度 2001 年、2008 年、2013 年三次調查中逐年下降，2001 年密度約 1600 株/公頃，2013 年密度下降至 770 株/公頃，減少了 52%胸高直徑 1-2 公分的小樹。雖然森林動態樣區資料，能夠對於木本植物整體，提供詳細的量化資料，但無法釐清植物群聚的改變是否由臺灣梅花鹿啃食所造成。若需探討梅花鹿啃食的效應，操作型實驗實屬必要。

過往研究中，生態學家普遍使用操作型實驗釐清鹿科動物對植物群聚之影響，主要透過建立大型的圍籬來排除鹿隻活動，並比較有鹿及沒有鹿的情況下，植物群聚組成的差異(Beguin *et al.* 2011; Frerker *et al.* 2014; Paine *et al.* 2016; Nishizawa *et al.* 2016; Tamura & Nakajima 2017; Weng *et al.* 2017)。Frerker 等人(2014)的研究透過長期的操作型實驗證明鹿科動物確實改變了威斯康辛州森林 50 年來植物的群聚組成。除了操作型實驗外，過去的研究中也經常透過觀察型的實驗

方法，探討鹿科動物的影響，如：以鹿隻偏好的物種作為其啃食強度指標的糖楓啃食指數 (sugar maple browsing index, SMBI)、透過排遺量換算出鹿隻密度指數 (deer density index, DDI)，或以時間及空間劃分鹿隻數量的多寡來推論其啃食強度 (Roobey & Waller 2003 ; Akashi *et al.* 2011 ; Koda & Fujita 2011 ; Nagaike 2012 ; Suzuki *et al.* 2012)。

然而，相較於觀察型的實驗方法，操作型實驗能更直接的測試鹿隻對於植物群聚的影響，即使未知該地鹿隻的族群量，也能透過實驗操作，推論有鹿及沒有鹿的情況下，群聚所發生的改變之差異。

## 貳、研究目的

本研究將透過長期圍籬實驗，並結合功能導向之方法，評估臺灣梅花鹿對於木本小苗群聚建立之影響，主要研究問題如下：

### 一、臺灣梅花鹿對於木本小苗於物種層級上的影響為何？

若臺灣梅花鹿為木本小苗物種層級的重要影響因子，我預期會看到以下的結果：

1. 在族群層次，有梅花鹿影響之木本小苗群聚的新增數量、存活率顯著較低，且對於不同物種的影響有所差異。
2. 在群聚層次，有梅花鹿影響之木本小苗群聚的物種豐富度、多樣性、及均勻度顯著較低。

### 二、臺灣梅花鹿對於木本小苗在功能層級上的影響為何？

若臺灣梅花鹿的啃食壓力對木本小苗存在方向性的影響，我預期會看到以下結果：

1. 有梅花鹿影響之木本小苗群聚中的葉厚度、葉乾物質含量族群加權平均值顯著較高，比葉面積加權平均則顯著較低。
2. 臺灣梅花鹿使木本小苗群聚傾向功能的均質化，有鹿隻影響之木本小苗群聚的功能多樣性顯著較低。

## 參、材料與方法

### 一、實驗地介紹

本研究始於 2015 年 1 月至 2017 年 10 月，實驗地位於屏東縣恆春鎮的墾丁高位珊瑚礁森林自然保留區(東經 120° 49'，北緯 21° 57' ) 內進行。該自然保留區海拔約為 250-300 公尺，年雨量約為 2000 公釐，乾季為 10-4 月，長達 6 個月，年均溫為攝氏 25.4 度，土壤 pH 值介於 5.3-7.4 間，周遭森林為常綠性闊葉林，並具有高低起伏的喀斯特地形。1996 年孫義方博士於保留區內設立墾丁森林動態樣區(東經 120° 49' 7"，北緯 21° 57' 58")，動態樣區內以熱帶物種為優勢，如黃心柿 (*Diospyros maritima*)、鐵色 (*Drypetes littoralis*)、紅柴 (*Aglaia formosana*) 等(伍等 2011)。樣區內紅外線自動照相機所拍攝到之大型植食動物包含臺灣梅花鹿(*Cervus nippon taiouanus*)、臺灣野豬(*Sus scrofa*)、山羌(*Muntiacus reevesi micrurus*)、及逃逸家羊。2015 年 5 月至 2016 年 4 月間共拍攝到 17300 張有效照片，以臺灣梅花鹿的有效照片數最多，共拍攝到 13170 張，而臺灣野豬之有效照片數為 230 張、逃逸家羊為 451 張、山羌僅 1 張有效照片(裴等，2011；林等，未發表資料)。

### 二、樣區設置

東海大學生命科學系森林動態實驗室於 2014 年 12 月在自然保留區內，墾丁森林動態樣區周邊，設置實驗圍籬(圖一)。樣區可分為 3

個區集(blocks)，分別位於動態樣區之東北角、東南角，以及西北角，彼此相距至少 50 公尺，每一區集內架設五座高 1.8 公尺、長寬為 7.4 公尺×7.4 公尺的圍籬，限制梅花鹿進入此區。為避免邊緣效應，在圍籬內建立長寬為 6 公尺×6 公尺的植物調查樣區，並於圍籬附近植被及微棲地相似處同樣設置長寬為 6 公尺×6 公尺的對照組樣區，每座圍籬彼此間隔約為 15 - 25 公尺，圍籬組與對照組各有 15 個。

### 三、小苗調查

本研究於 2015 年 1 月份進行第一次小苗調查，每隔三個月進行複查至 2017 年 10 月為止。調查對象為圍籬組及對照組內，高度  $\geq 10$  公分、胸高直徑 (diameter at breast height, DBH)  $< 1$  公分之喬木、灌木等木本植物的小苗。調查時，若該株小苗為新增的個體，會以刻有編碼之塑膠套環標記該株小苗。調查舊苗及新增苗時皆會記錄該株小苗的物種、該時間點之狀況 (存活、死亡或失蹤，連續失蹤三次視為死亡)、位於該樣區的位置，並測量小苗的高度。

### 四、功能特徵

本研究功能多樣性之資料分析使用 4 種功能特徵，分別為：葉厚度 (leaf thickness, mm)、比葉面積 (specific leaf area,  $\text{cm}^2/\text{g}$ )、葉乾物質含量 (leaf dry matter content,  $\text{mg}/\text{g}$ )、光合潛力 (photosynthetic capacity,



$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )。而上述三種葉功能特徵的資料由林業試驗所恆春研究中心提供（伍等，未發表數據），臺灣土沉香（*Excoecaria formosana*）、龍眼（*Euphoria longana*）之葉功能特徵資料參考 TRY-Categorical Traits Dataset 之同科物種平均值（Kattge *et al.* 2012），高士佛紫金牛（*Ardisia kusukuensis*）之葉功能特徵參考同屬物種之平均值（楊 2012），光合潛力之資料則參考苗圃小苗測量值（Kuo & Yeh 2015）。

## 五、資料分析

### 1. 圍籬內外木本小苗群聚之新增與存活

由於 2015 年 1 月初次調查到之木本小苗為架設圍籬前已存在之個體，無法確認其實際的存活時間，因此以下分析僅使用 2015 年 4 月後新增之個體。圍籬內外木本小苗之新增數量的差異的部分，使用廣義線性混合模型（generalized linear mixed model, GLMM）進行分析。該模型之固定因子（fixed factor）為該株小苗位於圍籬組或對照組，隨機因子（random factor）為調查時間及物種。此外，本研究也將分析優勢種木本小苗於圍籬組、對照組之新增數量是否具顯著差異。在此分析中，優勢種木本小苗之定義為至少出現在兩個圍籬組及對照組且數量總和大於 15 之物種。

圍籬內外木本小苗之存活的部分則使用 Kaplan-Meier 存活分析估

計小苗的存活時間 (Kaplan & Meier 1958)，並使用混合比例風險迴歸模型 (mixed proportional hazard regression model) 分析圍籬內外小苗的存活時間有無顯著差異，估算其風險係數 (hazard ratio)。該模型中，固定因子為木本小苗之最初調查記錄到之起始高度以及該株小苗位於圍籬內或外，並將樣區以及物種做為隨機因子。此外，本研究也將分別估算優勢種木本小苗於圍籬內外之存活時間，此分析中，優勢種的定義為至少出現在兩個圍籬組及對照組且數量總和大於 60 之物種。

## 2. 圍籬內外木本小苗群聚之物種多樣性

本論文將使用 2015 年 1 月至 2017 年 10 月調查資料，估算 12 次調查中圍籬內外的物種豐富度 (species richness,  $S$ )、香儂-韋納多樣性指數 (Shannon-Wiener index,  $H'$ ) 及香儂均勻度指數 (Shannon evenness,  $J$ )。物種豐富度定義為出現於樣區內的總物種數，不考慮物種之數量。香儂-韋納多樣性指數之公式 (Shannon 1948) 如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

其中， $P_i$  為第  $i$  物種出現的機率，可使用該物種的數量除以樣區內所有物種數量總和求得。由於香儂-韋納多樣性指數，不具備倍增性質 (Hill 1973)，我將香儂-韋納多樣性指數，經指數運算 ( $e^{H'}$ )，轉

換為有效物種數 (effective of number species)。香儂均勻度指數 ( $J$ )，可根據物種豐富度 ( $S$ ) 與香儂-韋納多樣性指數 ( $H'$ ) 求得，其公式如下：

$$J = \frac{H'}{\ln S}$$

其中， $H'$  為香儂-韋納多樣性指數， $S$  為物種豐富度。

為比較圍籬與對照組樣區之物種多樣性，我使用拔靴法 (bootstrap method)，估算圍籬與對照組樣區有效物種數 ( $e^{H'}$ ) 於研究期間的信賴區間 (confidence interval)，透過區間估計判定圍籬組及對照組之有效物種數是否有顯著差異。拔靴法的程序如下：將每次調查所記錄到的個體，利用置換抽樣法 (sample with replacement)，重複 9999 次，隨後加入觀察值後，計算圍籬組及對照組有效物種數之 99% 信賴區間，比較兩組的信賴區間，是否重疊。

### 3. 圍籬內外木本小苗群聚之功能多樣性

此分析中將使用 2015 年 1 月至 2017 年 10 月之調查資料並結合功能特徵資料，計算葉厚度、比葉面積、葉乾物質含量之群聚加權平均值，評估圍籬組及對照組木本小苗群聚功能組成之變化。爾後使用上述三種葉功能特徵外，加入光合潛力並計算木本小苗群聚之功能均勻度 (functional evenness)、功能分歧度 (functional divergence)

及功能分散度 (functional dispersion)。最後，同樣使用拔靴法，重複 9999 次，分別計算出圍籬組及對照組功能多樣性指數之 99%信賴區間，透過區間估計判定圍籬組及對照組之功能多樣性是否有顯著差異。

本研究之分析均使用統計軟體 R (R Core Team 2017)，分別使用套件 `vegan`、`lme4`、`survival`、`coxme`、FD 分析木本小苗群聚之物種多樣性、新增、存活、以及功能多樣性 (Laliberté & Legendre 2010; Bates *et al.* 2015; Oksanen *et al.* 2018; Therneau 2018)。

## 肆、結果

2015 年 1 月至 2017 年 10 月間，一共記錄到 3141 株分屬 20 科 32 屬 36 種喬木與灌木小苗。本論文僅針對 14 組圍籬與對照組樣區進行分析，排除一組圍籬與對照組樣區資料，在此圍籬，2015 年 10 月出現約 6000 株龍眼 (*Euphoria longana*) 小苗 (附錄一)。由於本研究主要針對臺灣梅花鹿對原生種木本小苗之影響，龍眼不在探討的範圍內，且龍眼僅出現於此一圍籬，為避免高密度龍眼小苗影響分析結果，本論文將此圍籬與其鄰近的對照組樣區予以排除。除龍眼以外，非洲奎寧樹(*Rauvolfia caffra*)亦為栽培種。在圍籬組樣區，紅柴(*Aglaia formosana*)、大葉楠 (*Machilus japonica var. kusanoi*)、黃心柿 (*Diospyros maritima*) 為前三優勢的物種。對照組樣區則記錄到 884 株 21 種之木本植物小苗，前三優勢的物種分別為紅柴、大葉楠、毛柿 (*Diospyros philippensis*，附錄二)。

### 一、圍籬內外木本小苗群聚之新增與存活

廣義線性混合模型之結果顯示(表一)，圍籬組之木本小苗新增數量顯著高於對照組(圖二)。此外，分析 8 種優勢木本小苗發現(表二)，紅柴、土楠 (*Cryptocarya concinna*)、黃心柿、臺灣土沉香 (*Excoecaria formosana*)、臺灣欒樹 (*Koelreuteria henryi*)、大葉楠、無患子 (*Sapindus mukorossi*) 於圍籬組之新增數量顯著高於對照組，

毛柿則無顯著差異（圖三）。

使用 Kaplan-Meier 存活分析結果顯示，圍籬內之木本小苗存活時間中位數為 21 個月，對照組則為 18 個月，30 個月後圍籬內之木本小苗的存活率下降至 0.201，對照組為 0.106（圖四）。混合比例風險迴歸模型之結果顯示，圍籬組之木本植物小苗存活時間顯著高於對照組（表三）。此外，分析 5 種優勢木本小苗之發現，起始高度顯著影響黃心柿的存活時間，對於其他 4 個樹種則無顯著影響（表四）。而圍籬組的黃心柿、臺灣欒樹、大葉楠、無患子小苗之存活時間顯著高於對照組（圖五）。

## 二、圍籬內外木本小苗群聚之物種多樣性

圍籬組之物種豐富度範圍為 19 - 32 之間、有效物種數為 6.23 - 9.86、物種均勻度 0.62 - 0.71。對照組之物種豐富度則為 16 - 21、有效物種數 5.63 - 7.31、物種均勻度為 0.60 - 0.66 之間。使用拔靴法並比較圍籬組及對照組之 99% 信賴區間，結果顯示，圍籬組之有效物種數於 2015 年 10 月後顯著高於對照組（圖六）。

## 三、圍籬內外木本小苗群聚之葉功能特徵加權平均

計算圍籬組及對照組之葉厚度、比葉面積、葉乾物質含量的群聚加權平均值結果顯示，圍籬組之葉厚度的群聚加權平均值為 0.21-0.25

(mm)、比葉面積為 113.18–124.65 ( $\text{cm}^2/\text{g}$ )、葉乾物質含量則在 350.96–359.47 ( $\text{mg}/\text{g}$ ) 間。對照組之葉厚度的群聚加權平均值則為 0.24 – 0.25 (mm)、比葉面積為 108.06 – 109.63 ( $\text{cm}^2/\text{g}$ )、葉乾物質含量則介於 357.38 – 362.39 ( $\text{mg}/\text{g}$ ) 之間。使用拔靴法分別計算三種葉功能特徵之群聚加權平均值的 99%信賴區間，結果顯示，圍籬組之葉厚度的加權平均值顯著低於對照組，比葉面積之群聚加權平均值則顯著高於對照組，葉乾物質含量的群聚加權平均值於圍籬組及對照組間，無顯著差異（圖七）。由於部分物種缺乏光合潛力資料，因此該分析中並未計算光合潛力之群聚加權平均值，僅於功能多樣性的分析中，加入光合潛力之資料。

#### 四、圍籬內外木本小苗群聚之功能多樣性

功能多樣性估算的分析中，我使用了葉厚度、比葉面積、葉乾物質含量及光合潛力四種葉功能特徵，結果顯示，圍籬組之功能均勻度介於 0.43 – 0.50 間、功能分歧度為 0.68 – 0.81、功能分散度則為 0.14 – 0.16。對照組之功能均度為 0.34 – 0.50，功能分歧度為 0.67 – 0.77、而功能分散度為 0.11 – 0.15。爾後，使用拔靴法分別估算圍籬組及對照組之功能多樣性指數的 99%信賴區間，結果顯示，功能均勻度、功能分歧度、以及功能分散度於圍籬組及對照組間皆無顯著差異（圖八）。

## 伍、討論

本研究結果顯示，臺灣梅花鹿為影響木本小苗族群與群聚的重要因子。在族群的層次，圍籬組內小苗的新增數量及存活率顯著高於對照組，且對於大多數的物種具有顯著影響。在群聚層次，圍籬組內的木本小苗之物種豐富度及多樣性顯著高於對照組，物種均勻度於圍籬內外無顯著差異。臺灣梅花鹿也可能對植物群聚的功能特徵具有方向性的篩選作用，因葉厚度及比葉面積的加權平均值於圍籬內外有顯著差異。然而，葉乾物質含量加權平均值、功能均勻度、功能分歧度以及功能分散度在有鹿及沒有鹿的情況下並無顯著差異。

### 一、臺灣梅花鹿對木本小苗新增與存活之影響

本研究分析木本小苗之新增發現，圍籬組內小苗的新增顯著高於對照組。過去許多研究皆指出，鹿科動物顯著降低植物的覆蓋度及密度 (Rooney 2001; Rooney *et al.* 2004; Kurten & Carson 2015; Nishizawa *et al.* 2016; Tamura & Nakajima 2017)，顯示鹿科動物可能為限制植物族群增長的重要因子之一。在本研究中，新增小苗在每年 10 月最多，小苗新增的季節變化，和此地的雨季一致。墾丁高位珊瑚礁森林之降雨集中在 4 月至 10 月間，乾季長達 6 個月，10 月為雨季的末期。除了乾旱的影響外，林隙亦為影響植物新增的重要因子。Tamura 和 Nakajima (2017) 發現，有梅花鹿的情況下，林隙下和林下的小苗數



量無顯著差異，而沒有鹿的時候，林隙下的新增苗顯著多於林下，顯示在木本植物新增個體的建立的階段，鹿科動物的啃食可能抵銷林隙對新增的影響。

本研究也發現臺灣梅花鹿對於木本小苗之存活具有顯著的影響，圍籬組之木本小苗的存活時間中位數顯著高於對照組。過去的研究發現，梅花鹿對於植物存活的影響於物種之間有所差異，存活上的種間差異可能為鹿科動物取食偏好的結果 (Tamura & Nakajima 2017)。

本研究在 5 種優勢木本小苗存活之個別分析中發現，僅紅柴之存活時間在圍籬組及對照組間無顯著差異，該結果顯示，隨著紅柴存活時間的增加，梅花鹿對其的影響可能逐漸降低。因此，對於紅柴而言，新增苗的建立與否，可能為該物種在更新 (regeneration) 上的關鍵。此外，雖然本研究因毛柿樣本數不足，未分析其存活時間，但毛柿於實驗期間，有觀察到其被重複啃食卻不致死的情況，在前人研究中也出現相似的情況 (吳, 2007)。而毛柿也為本研究所分析之物種中，具有最小的比葉面積之物種，推測毛柿對於梅花鹿的啃食可能具有一定程度的耐受性。此外，雖然起始高度對於黃心柿小苗的存活具有顯著影響，但本研究僅針對高度大於等於 10 公分的個體，因此該起始高度並非該株小苗萌芽後的實際起始高度。黃心柿的子葉為出土萌發型，具有行光合作用的能力，本研究中起始高度接近 10 cm 之黃心柿

多半為僅有子葉無葉的狀態，因此，起始高度較矮的黃心柿小苗其存活可能更易受到台灣梅花鹿啃食的影響。

過去亦有文獻指出，鹿科動物這類有蹄類動物 (ungulate) 在棲地的利用上，會傾向選擇資源較為豐富的棲地活動，如林隙下會有較多植物，這樣情況使得鹿科動物這類有蹄類動物會因豐富的食物而於林隙下有較高的活動頻率 (Kuijper *et al.* 2009)。因此，建議未來可探討鹿科動物的啃食及林隙大小、乾旱等環境因子的關聯以及強弱，有助於釐清生物因子與非生物因子之交互作用對植物於早期階段的影響。

## 二、臺灣梅花鹿對木本小苗物種多樣性之影響

本研究發現，圍籬組之木本小苗物種多樣性及物種豐富度顯著高於對照組，而物種均勻度於圍籬內外則無明顯的改變，此結果顯示，在圍籬的保護下，圍籬組內出現了數種相對豐度低的稀有種，進而提升物種多樣性，與前人研究的結果相符 (Habeck & Schultz 2014; Miller *et al.* 2014; Kurten & Carson 2015)。其中，Kurten 和 Carson (2015) 發現，隔絕有蹄類動物的影響後，隨著木本小苗的密度上升，物種豐富度及多樣性也有顯著增加的趨勢，而此種情況在小樹的階段則不明顯。

Nishizawa 等人 (2016) 的研究亦得到相反的結果，在隔絕鹿隻的影響後，植物群聚的物種豐富度及多樣性反而上升。該研究與本研究

結果之不一致，可能在於本研究僅針對喬木及灌木進行探討，而 Nishizawa 等人 (2016) 的研究除了木本植物外，還包含了草本及蕨類。Habeck 和 Schultz (2014) 整合分析的結果顯示，鹿科動物對於木本植物的物種豐富度、豐富度及覆蓋度具有顯著的影響，對於草本的物種豐富度、多樣性及覆蓋度則無顯著影響。而將草本及木本植物綜合之分析結果顯示，物種豐富度、多樣性、覆蓋度在有無鹿隻影響的情況下，皆無顯著差異。植物生長型 (growth form) 的不同，可能影響鹿科動物的啃食結果不同的結果。

然而，僅比較植物群聚在有無鹿隻影響兩者之間的差別，可能並不能釐清鹿科動物對於植物群聚建構過程的機制為何。Myers 等人 (2015) 曾探討野火對於植物群聚多樣性及群聚建構過程的影響，他們發現野火對於群聚的  $\alpha$ 、 $\beta$  多樣性有顯著的影響。然而，植物群聚在  $\alpha$ 、 $\beta$  多樣性上的差異，僅為野火降低群聚大小 (community size) 的結果，在群聚建構的過程中，野火的效應仍偏向隨機性。

### 三、臺灣梅花鹿對木本小苗群聚之葉功能特徵加權平均之影響

本研究發現，圍籬組內木本小苗群聚內之葉厚度加權平均值顯著低於對照組，而比葉面積則有顯著高於對照組，葉乾物質含量則無顯著差異。此結果顯示，在臺灣梅花鹿的啃食壓力下，木本小苗群聚中大多為葉厚且比葉面積大的物種。前人研究指出，葉厚度與比葉面積

會影響植物的適口性，當葉厚度增加、比葉面積下降，葉子會變得較為強韌及有較長的葉壽命，使植物能夠增加對啃食或其他物理傷害的耐受度 (Cornelissen *et al.* 2003)。這樣的結果顯示，鹿科動物可能篩選出特定葉功能特徵的物種，造成木本小苗群聚群落建立的過程中具有方向性。

然而，木本小苗群聚之葉乾物質含量加權平均於圍籬組及對照組間，無顯著差異，其原因可能為本研究中較為優勢的物種之葉乾物質含量，其種間的變異程度相較於葉厚度及比葉面積小（葉厚度之 CV 值：33.35；比葉面積之 CV 值：34.41；葉乾物質含量之 CV 值：24.89，coefficient of variation, CV)。本研究使用 4 種功能特徵，但部分物種缺乏光合潛力的資料，木本小苗群聚之光合潛力加權平均並未計算。過去文獻指出，臺灣水鹿 (*Rusa unicolor swinhoii*) 雖然會啃食含有單寧之樹皮，但仍偏好食用單寧含量低之物種，如：高山芒 (*Miscanthus transmorrisonensis*)、玉山箭竹 (*Yushania niitakayamensis*, 葉 2015)。因此，若能增加與化學防禦相關之功能特徵至分析中，有助於加以釐清鹿科動物對木本小苗群聚於功能層級的影響。

#### 四、臺灣梅花鹿對木本小苗功能多樣性之影響

本研究發現，圍籬內外木本小苗群聚之功能均勻度、功能分歧度及功能分散度，並無顯著差異，顯示目前臺灣梅花鹿未顯著影響木本

小苗群聚之功能多樣性。本研究圍籬設立的時間僅 3 年，可能因時間不足以反應功能多樣性的差異，圍籬內外群聚的功能分歧度僅在 2017 年 10 月有顯著差異的趨勢。

然而，本研究在群聚功能特徵加權平均的分析中發現梅花鹿對群聚具有方向性的影響，在功能多樣性卻未發現顯著的影響，這樣的差異可能為群聚加權平均僅考慮單一特徵的變化，而功能多樣性則考慮群聚整體的功能特徵變異為分散或集中。此外，Myers 等人 (2015) 發現物種  $\alpha$ 、 $\beta$  多樣性會受到群聚大小的影響，在功能的層級可能也有相同的情況，如群聚加權平均的計算方式就容易受到物種數量的影響。因此，若要釐清鹿科動物對於群聚建構的影響，藉由推翻虛無假說，可能更為直接，如利用電腦模擬的方式，建立虛無模型 (null model)。

## 陸、結論

- (1) 臺灣梅花鹿為木本小苗群聚的重要影響因子，梅花鹿會限制小苗的新增、使小苗存活率下降。其中，梅花鹿對毛柿的新增及紅柴的存活並無顯著的影響，此結果可能促使兩物種為未來成樹的物種組成中，相對優勢之物種。
- (2) 臺灣梅花鹿降低木本小苗群聚的物種豐富度，透過限制相對數量較少之稀少物種的出現，進而降低木本小苗群聚之物種多樣性，建議相關單位可透過大型圍籬保護稀少的物種，維持物種的多樣性。
- (3) 臺灣梅花鹿對木本小苗群聚功能層級上之影響並不一致，在有鹿影響的群聚中，多以葉厚且比葉面積小的物種為優勢，然而，對功能多樣性並無顯著影響，可能需要更長的研究時間才足以反應對木本小苗群聚在功能層級上的影響。
- (4) 本研究僅探討有無梅花鹿對木本小苗群聚物種及功能階層上影響的差異，然而，這些差異可能為梅花鹿降低群聚大小的結果，建議未來可透過數據模擬的方式，釐清鹿科動物造成之生態過程為隨機性或決定性。

## 柒、參考文獻

王相華、伍淑惠、孫義方、陳可芳。2015。墾丁高位珊瑚礁森林之幼齡稚樹在 2001 至 2013 年間急遽減少。國家公園學報 25：17-23。

王穎、陳順其、孫元勳、林政田、廖秀芬。1996。墾丁國家公園臺灣梅花鹿野放後之生態學研究。內政部營建署墾丁國家公園管理處保育研究報告第 93 號，屏東縣。

伍淑惠、許正一、施郁庭、孫義方、王相華、沈勇強。2011。墾丁高位珊瑚礁森林動態樣區樹種特徵及分布模式。行政院農業委員會林業試驗所，台北市。

吳郁娟。2007。臺灣梅花鹿 (*Cervus nippon taiouanus*) 在墾丁高位珊瑚礁林中之棲地利用與對林下苗木啃食。國立東華大學自然資源管理研究所，花蓮縣。

陳順其。2002。墾丁國家公園臺灣梅花鹿 (*Cervus nippon taiouanus*) 活動模式及其對棲地之利用。國立臺灣師範大學生物學系博士論文，台北市。

葉川逢。2015。楠溪林道臺灣水鹿對樹皮之啃食偏好與化學成分關聯。國立屏東科技大學野生動物保育研究所碩士論文，屏東縣。

楊雅婷。2012。蓮華池森林動態樣區葉功能特徵之空間分布。東海大

學生命科學系碩士論文，台中市。

裴家騏。2011。100 年度墾丁國家公園陸域野生哺乳類動物調查。內

政部營建署墾丁國家公園管理處委託研究報告，屏東縣。

顏士清、王穎、賴冠榮、廖昱銓、高詩豪、陳匡洵、陳順其。2012。

墾丁國家公園及鄰近地區臺灣梅花鹿 (*Cervus nippon taiouanus*)

之族群現況。國家公園學報 **22**: 27-44。

Akashi, N., A. Unno, and K. Terazawa. 2011. Effects of deer abundance on broad-leaf tree seedling establishment in the understory of *Abies sachalinensis* plantations. *Journal of Forest Research* **16**:500-508.

Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**:1-48.

Beguin, J., D. Pothier, and S. Côté. 2011. Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis. *Ecological Applications* **21**:439-451.

Côté, S. D., T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**:113-147.

Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. t. Steege, H. D. Morgan, M. G. A. v. d. Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.

Frerker, K., A. Sabo, and D. Waller. 2014. Long-term regional shifts in plant community composition are largely explained by local deer impact experiments. *PLoS ONE* **9**:e115843.

Habeck, C. W., and A. K. Schultz. 2014. Community-level impacts of white-tailed deer on understory plants in North American forests: a meta-analysis. *AoB PLANTS* **7**:plv119.

Hill, M. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**: 427-432.



- Kaplan, E. L., and P. Meier. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association* **53**:457-481.
- Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. Van Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Ackerly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. Chapin III, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. F. Méndez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N. M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. I. Higgins, J. G. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. A. Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. M. H. Knops, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusià, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. E. Medlyn, J. Messier, A. T. Moles, S. C. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, Ü. Niinemets, S. Nöllert, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. G. Pausas, J. Peñuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. S. Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J. F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zanne, C. Wirth. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**:2905-2935.
- Koda, R., and N. Fujita. 2011. Is deer herbivory directly proportional to deer population density? Comparison of deer feeding frequencies among six forests with different deer density. *Forest Ecology and Management* **262**:432-439.
- Kuo, Y. L., and C. L. Yeh. 2015. Photosynthetic capacity and shade tolerance of 180 native broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science* **30**:229-243.

- Kuijper, D. P. J., J. P. G. M. Cromsigt, M. Churski, B. Adam, B. Jędrzejewska, and W. Jędrzejewski. 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management* **258**:1528-1535.
- Kurten, E. L., and W. P. Carson. 2015. Do ground-dwelling vertebrates promote diversity in a neotropical forest? Results from a long-term exclosure experiment. *Bioscience* **65**:862-870.
- Laliberté, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**:299-305.
- Laureto, L. M. O., M. V. Cianciaruso, and D. S. M. Samia. 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* **13**:112-116.
- Lloyd, K. M., M. L. Pollock, N. W. H. Mason, and W. G. Lee. 2010. Leaf trait-palatability relationships differ between ungulate species: evidence from cafeteria experiments using naïve tussock grasses. *New Zealand Journal of Ecology* **34**:219-226.
- McCullough, D. R. 1974. Status of larger mammals in Taiwan. Tourism Bureau, Taipei, Taiwan.
- Miller, D. R. B., A. L. Hipp, B. H. Brown, M. Hahn, and T. P. Rooney. 2014. White-tailed deer are a biotic filter during community assembly, reducing species and phylogenetic diversity. *AoB PLANTS* **6**:plu030.
- Myers, J. A., M. Chase Jonathan, M. Crandall Raelene, and I. Jiménez. 2015. Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. *Journal of Ecology* **103**:1291-1299.
- Nagaike, T. 2012. Effects of browsing by sika deer (*Cervus nippon*) on subalpine vegetation at Mt. Kita, central Japan. *Ecological Research* **27**:467-473.
- Nishizawa, K., S. Tatsumi, R. Kitagawa, and A. S. Mori 2016. Deer herbivory affects the functional diversity of forest floor plants via changes in competition-mediated assembly rules. *Ecological Research* **31**:569-578.
- Olden Julian, D., L. Comte, and X. Giam. 2016. Biotic homogenisation. eLS. doi:10.1002/9780470015902.a0020471
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlenn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos,

- M. M. H. Stevens, E. Szoecs, and H. Wagner 2018. Vegan: community ecology package. R package version 2.5-1. URL <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paine, C. E. T., H. Beck, and J. Terborgh 2016. How mammalian predation contributes to tropical tree community structure. *Ecology* **97**:3326-3336.
- R Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ripple, W. J., J. A. Estes, R. L. Beschta, C. C. Wilmers, E. G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic, M. P. Nelson, O. J. Schmitz, D. W. Smith, A. D. Wallach, and A. J. Wirsing. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* **343**:151.
- Rooney, T. P., S. M. Wiegmann, D. A. Rogers, and D. M. Waller. 2004. Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology* **18**:787-798.
- Rooney, T. P. 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry: An International Journal of Forest Research* **74**:201-208.
- Rooney, T. P., and D. M. Waller. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* **181**:165-176.
- Shannon, C. E. 1948. The mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* **27**: 379–423.
- Suzuki, M., T. Miyashita, H. Kabaya, K. Ochiai, M. Asada, and Z. Kikvidze. 2012. Deer herbivory as an important driver of divergence of ground vegetation communities in temperate forests. *Oikos* **122**:104-110.
- Swenson, N. G. 2013. The assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography* **36**:264-276.
- Tamura, A., and K. Nakajima. 2017. Effects of 10 years of fencing under a gap and closed canopy on the regeneration of tree seedlings in an old-growth Japanese fir (*Abies firma*) forest overbrowsed by sika deer. *Journal of Forest Research* **22**:224-232.
- Therneau, T. M. 2018. Coxme: mixed effects cox models. R package

- version 2.2-10. URL <https://CRAN.R-project.org/package=coxme>
- Weng, C., C. H. Hsieh, and M. H. Su. 2017. Recruitment dynamics mediated by ungulate herbivory can affect species coexistence for tree seedling assemblages. *Taiwania* **62**:283-293.
- Wright, J. S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**:1-14.

## 捌、表目及圖目

表一、圍籬內外木本小苗新增之分析.....	36
表二、圍籬內外優勢木本小苗新增之分析.....	37
表三、圍籬內外木本小苗存活之分析.....	39
表四、圍籬內外優勢木本小苗存活之分析.....	40
圖一、實驗地位置及樣區設置.....	42
圖二、圍籬內外木本小苗新增數量之時間變化.....	43
圖三、圍籬內外優勢木本小苗新增數量之時間變化.....	44
圖四、圍籬內外木本小苗存活之分析.....	46
圖五、圍籬內外優勢木本小苗存活之分析.....	47
圖六、圍籬內外木本小苗群聚物種多樣性.....	48
圖七、圍籬內外木本小苗群聚葉功能特徵加權平均.....	49
圖八、圍籬內外木本小苗群聚之功能多樣性.....	50
附錄一.....	51
附錄二.....	52
附錄三.....	57

## 玖、表及圖

表一、圍籬內外木本小苗新增之分析。以廣義線性混合模型分析 2015 年 4 月至 2017 年 10 月，圍籬組及對照組木本小苗新增數量是否有顯著差異之結果。該模型中將起始高度、對照組圍籬組與否作為固定因子 (fixed factor)，調查時間做為隨機因子 (random factor)。

自變數 <sup>1</sup>	參數估計值	z 值	p 值
對照組 / 圍籬組	1.548	27.03	<0.001

<sup>1</sup> 以對照組為比較基準

表二、圍籬內外優勢木本小苗新增之分析。以廣義線性混合模型分析 2015 年 4 月至 2017 年 10 月，圍籬組及對照組 9 種優勢木本小苗新增數量是否有顯著差異之結果。該模型中將起始高度、對照組圍籬組與否作為固定因子(fixed factor)，調查時間做為隨機因子 (random factor)。

物種	自變數 <sup>1</sup>	參數估計值	z 值	p 值
紅柴	對照組 / 圍籬組	0.890	9.207	<0.001
土楠	對照組 / 圍籬組	1.386	3.281	0.001
黃心柿	對照組 / 圍籬組	2.370	12.50	<0.001
毛柿	對照組 / 圍籬組	0.452	0.935	0.350
臺灣土沉香	對照組 / 圍籬組	0.836	2.562	0.010
臺灣欒樹	對照組 / 圍籬組	2.697	6.525	<0.001

續表二

物種	自變數	參數估計值	z 值	p 值
大葉楠	對照組 / 圍籬組	1.317	13.85	<0.001
無患子	對照組 / 圍籬組	2.461	6.385	<0.001

<sup>1</sup> 以對照組為比較基準



表三、圍籬內外木本小苗存活之分析。以混合比例風險迴歸模型模型分析 2015 年 4 月至 2017 年 10 月，圍籬組及對照組木本小苗存活時間是否有顯著差異之結果。該模型中將起始高度、對照組圍籬組與否作為固定因子 (fixed factor)，樣區、物種做為隨機因子 (random factor)。

自變數	風險係數	z 值	p 值
起始高度	0.986	-1.44	0.150
對照組 / 圍籬組 <sup>1</sup>	0.542	-3.15	0.002

<sup>1</sup> 以對照組為比較基準

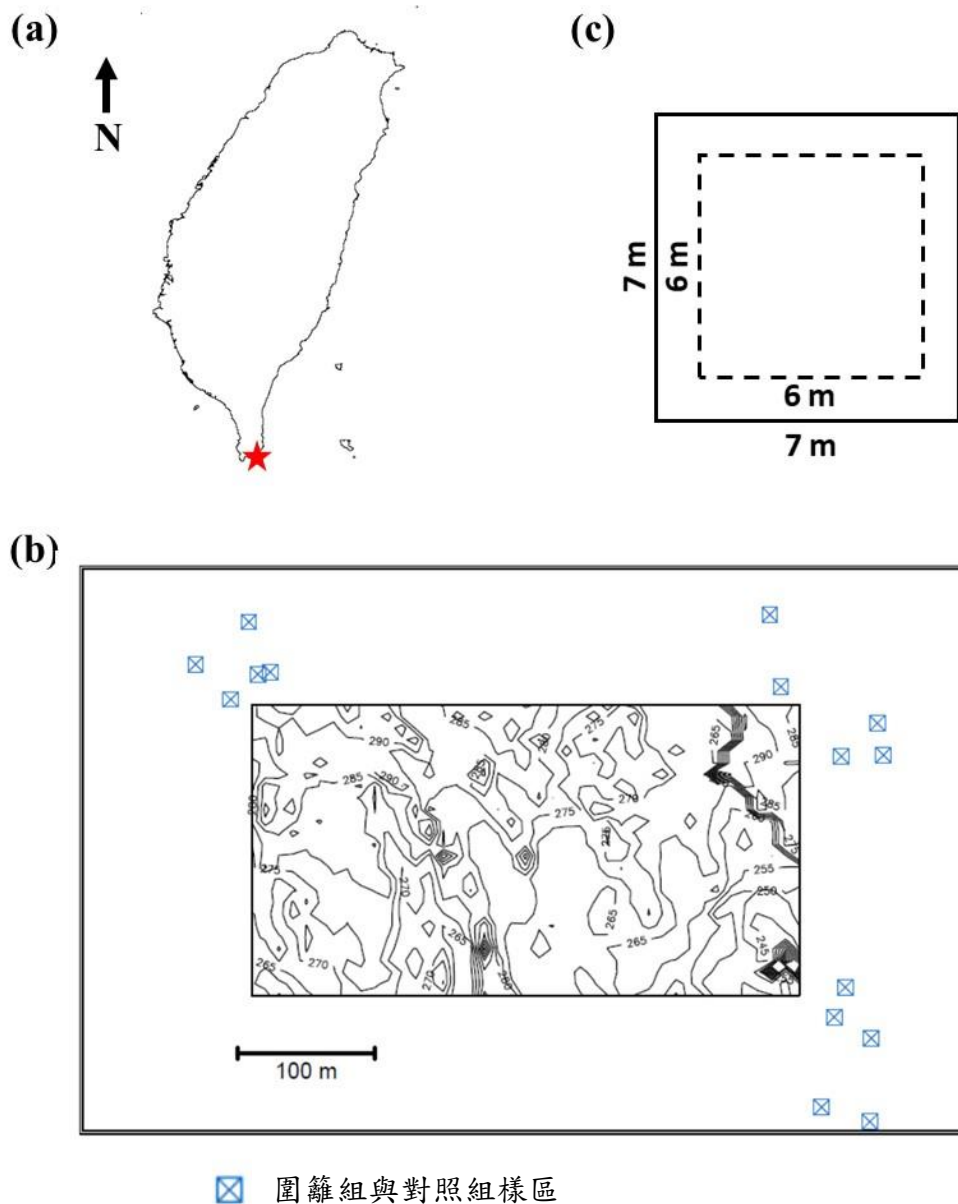
表四、圍籬內外優勢木本小苗存活之分析。以混合比例風險迴歸模型模型分析 2015 年 4 月至 2017 年 10 月，圍籬組及對照組 5 種優勢木本小苗存活時間是否有顯著差異之結果。該模型中將起始高度、對照組圍籬組與否作為固定因子 (fixed factor)，樣區、物種做為隨機因子 (random factor)。

物種	自變數 <sup>1</sup>	風險係數	z 值	p 值
紅柴	起始高度	0.972	-1.16	0.250
	對照組 / 圍籬組	1.051	0.16	0.880
黃心柿	起始高度	0.978	-0.91	<0.001
	對照組 / 圍籬組	0.195	-4.25	<0.001
臺灣欒樹	起始高度	0.971	-0.31	0.760
	對照組 / 圍籬組	0.308	-2.65	0.008

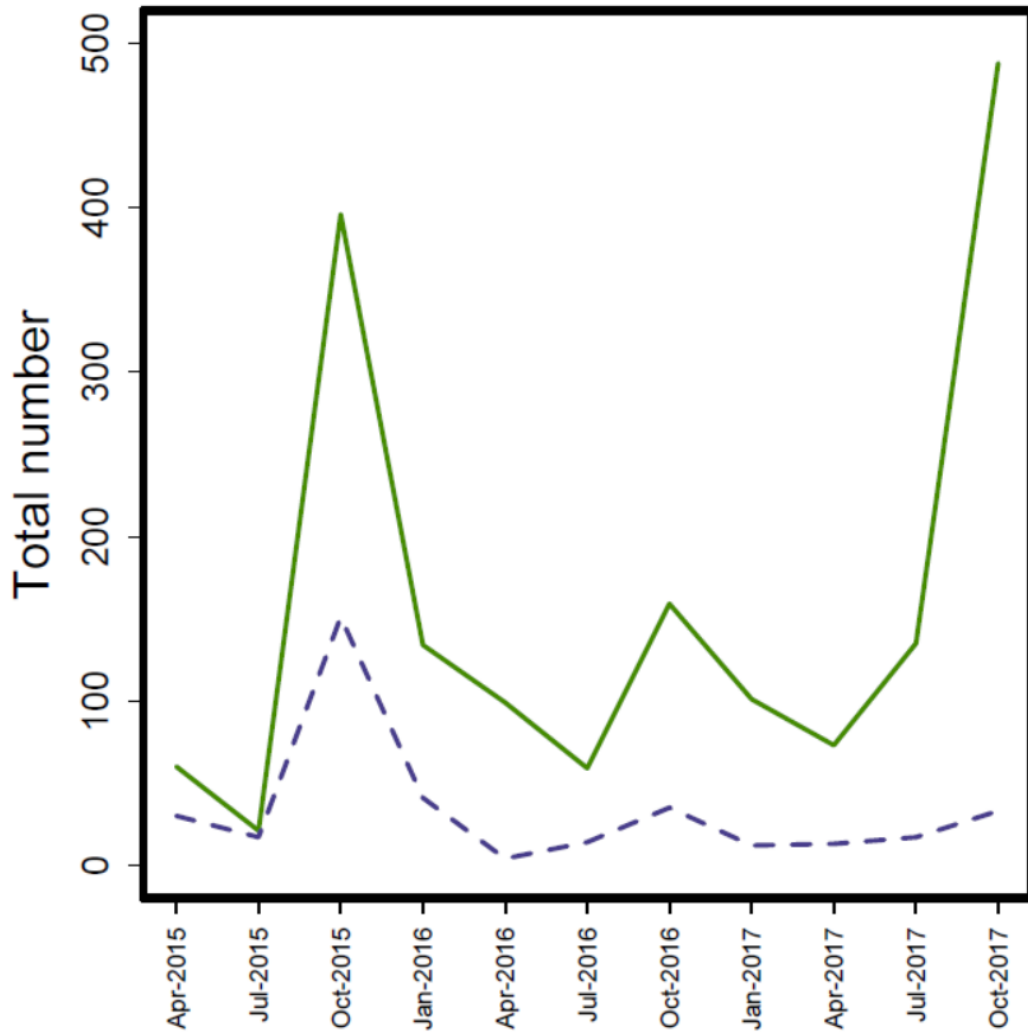
續表四、

物種	自變數 <sup>1</sup>	風險係數	z 值	p 值
大葉楠	起始高度	0.970	-1.3	0.190
	對照組 / 圍籬組	0.642	-2.26	0.024
無患子	起始高度	0.918	-1.28	0.200
	對照組 / 圍籬組	0.115	-3.26	<0.001

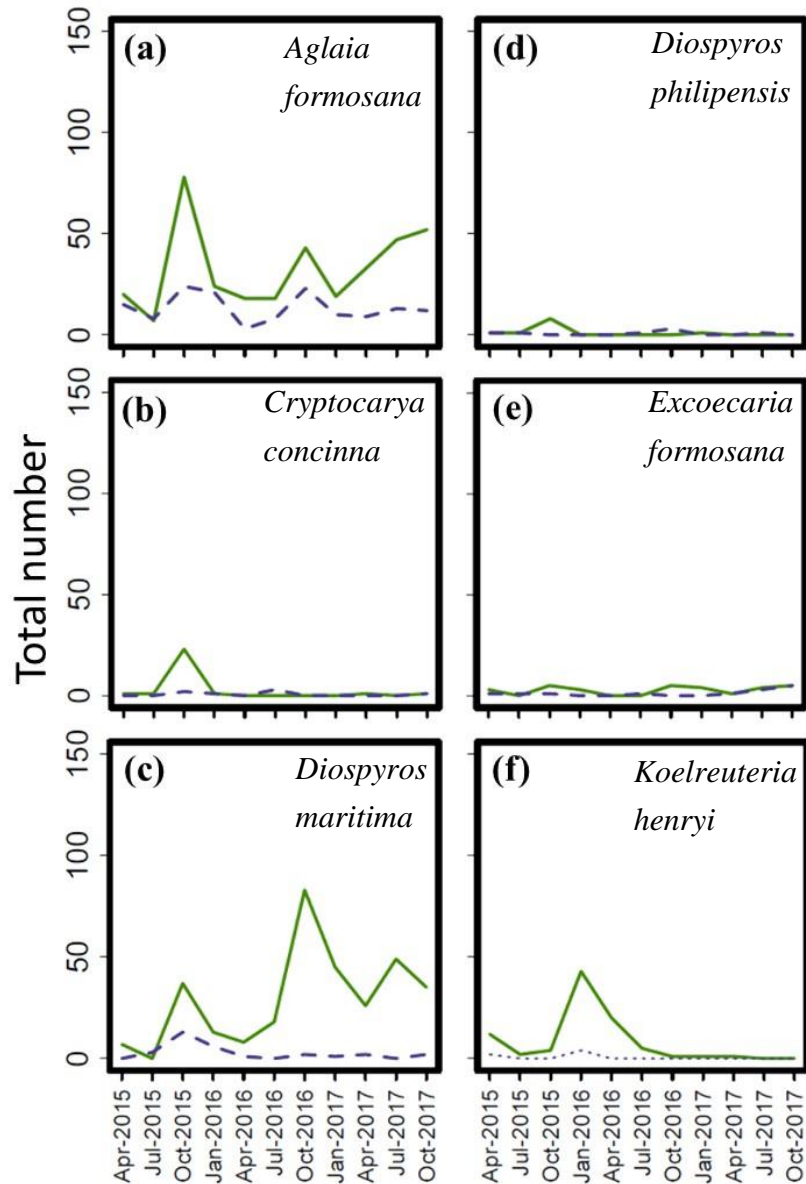
<sup>1</sup> 以對照組為比較基準



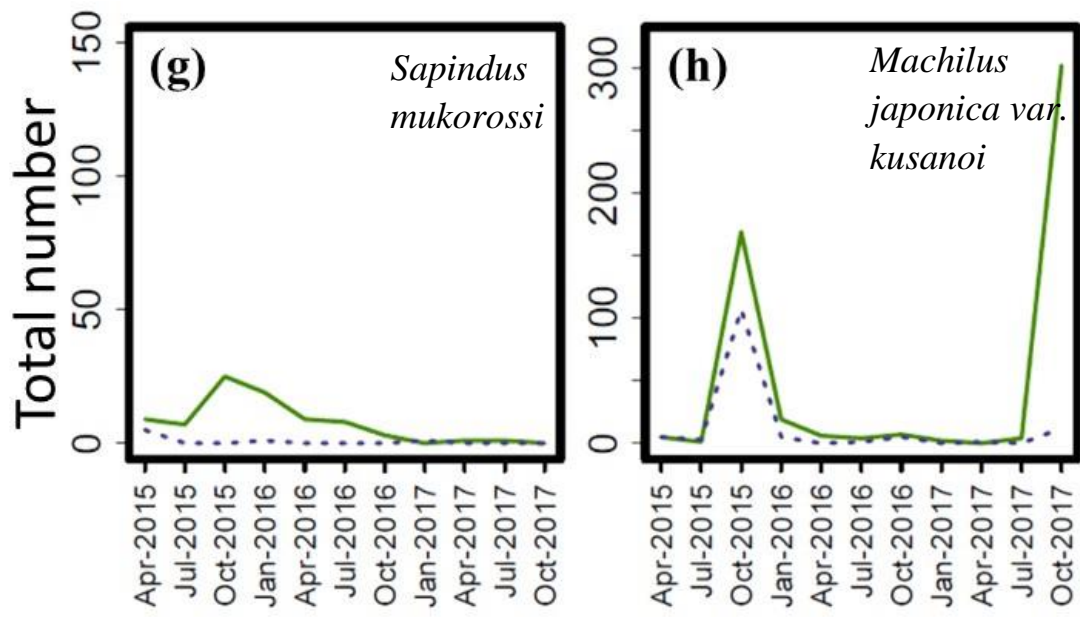
圖一、實驗地位及樣區設置。本研究地點位於 (a) 恆春半島之墾丁高位珊瑚礁森林自然保留區內 (東經  $120^{\circ}49''$ ，北緯  $21^{\circ}57''$ )。(b) 樣區設置於墾丁森林動態樣區之西北、東北及東南角，共 15 個樣點，1 個樣點包含 1 個圍籬組和 1 個對照組。(c) 圍籬的高度為 1.8 公尺、長寬為 7.4 公尺 $\times$ 7.4 公尺，為避免圍籬邊緣的小苗仍可能受到啃食，僅以圍籬內長寬為 6 公尺 $\times$ 6 公尺作為實際進行實驗的樣區大小。



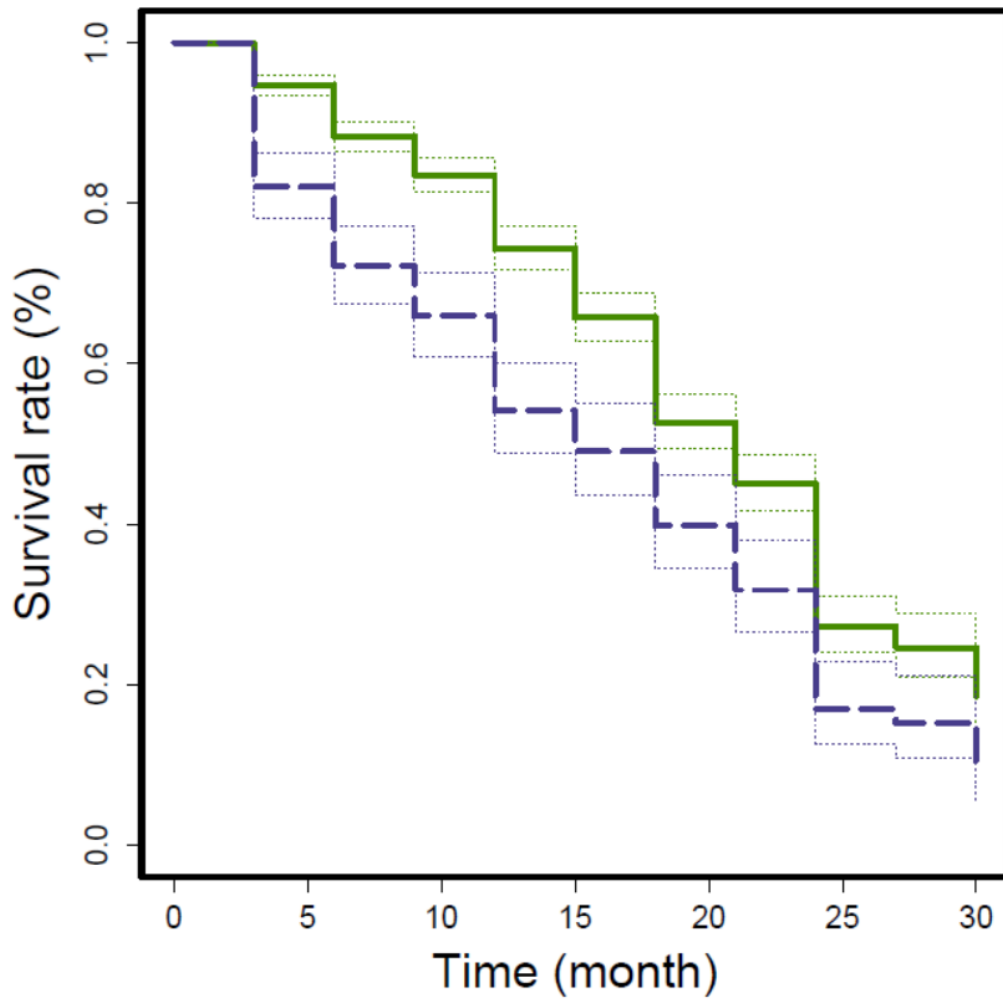
圖二、圍籬內外木本小苗新增數量之時間變化。2015年4月至2017年10月圍籬組及對照組木本小苗新增數量，實線為圍籬組，虛線為對照組。



圖三、圍籬內外優勢木本小苗新增數量之時間變化。2015年4月至2017年10月8種優勢木本小苗之新增。(a)紅柴 (b)土楠 (c)黃心柿 (d)毛柿 (e)臺灣土沉香 (f)臺灣欒樹 (g)無患子 (h)大葉楠。實線為圍籬組，虛線為對照組。

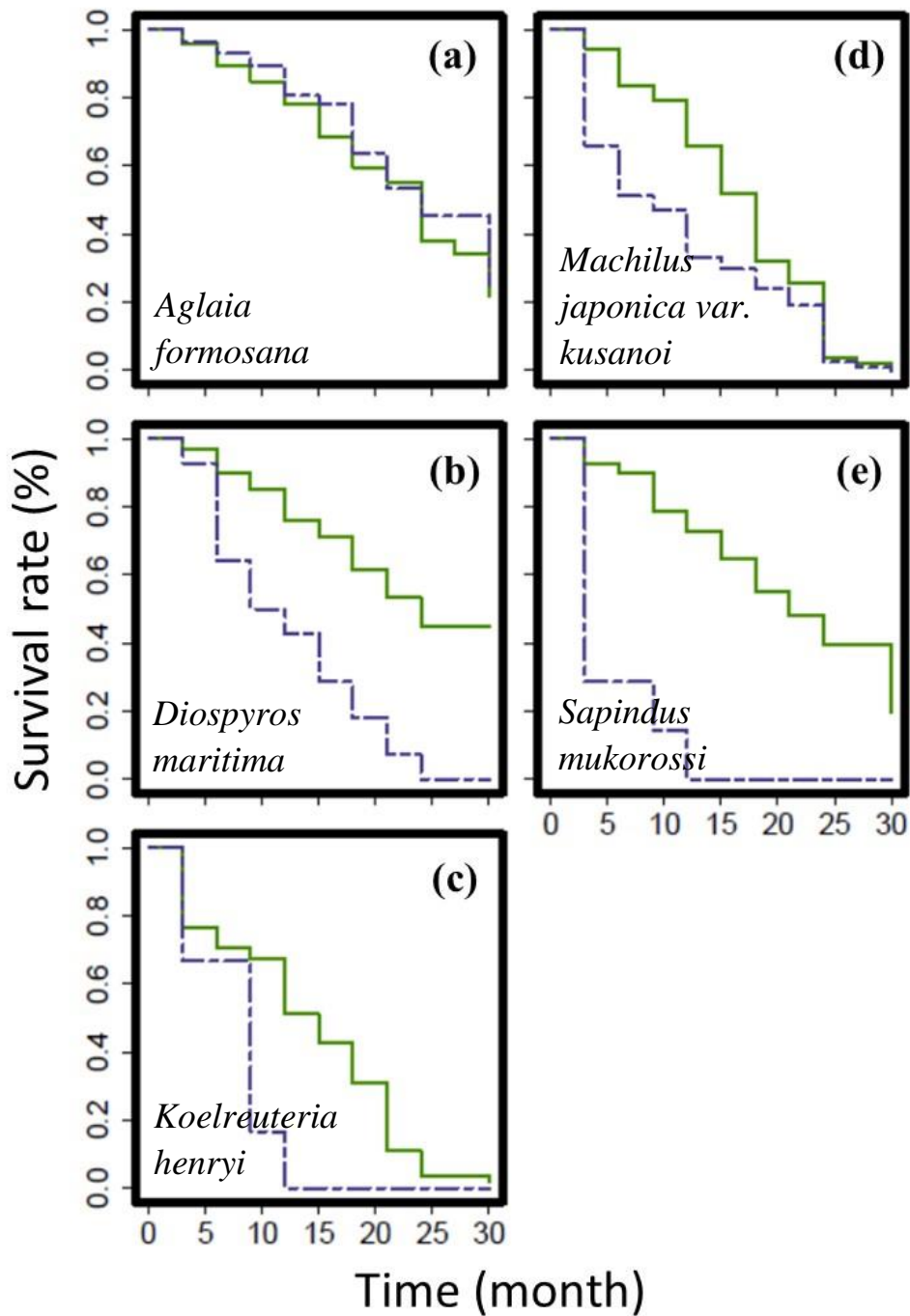


續圖三

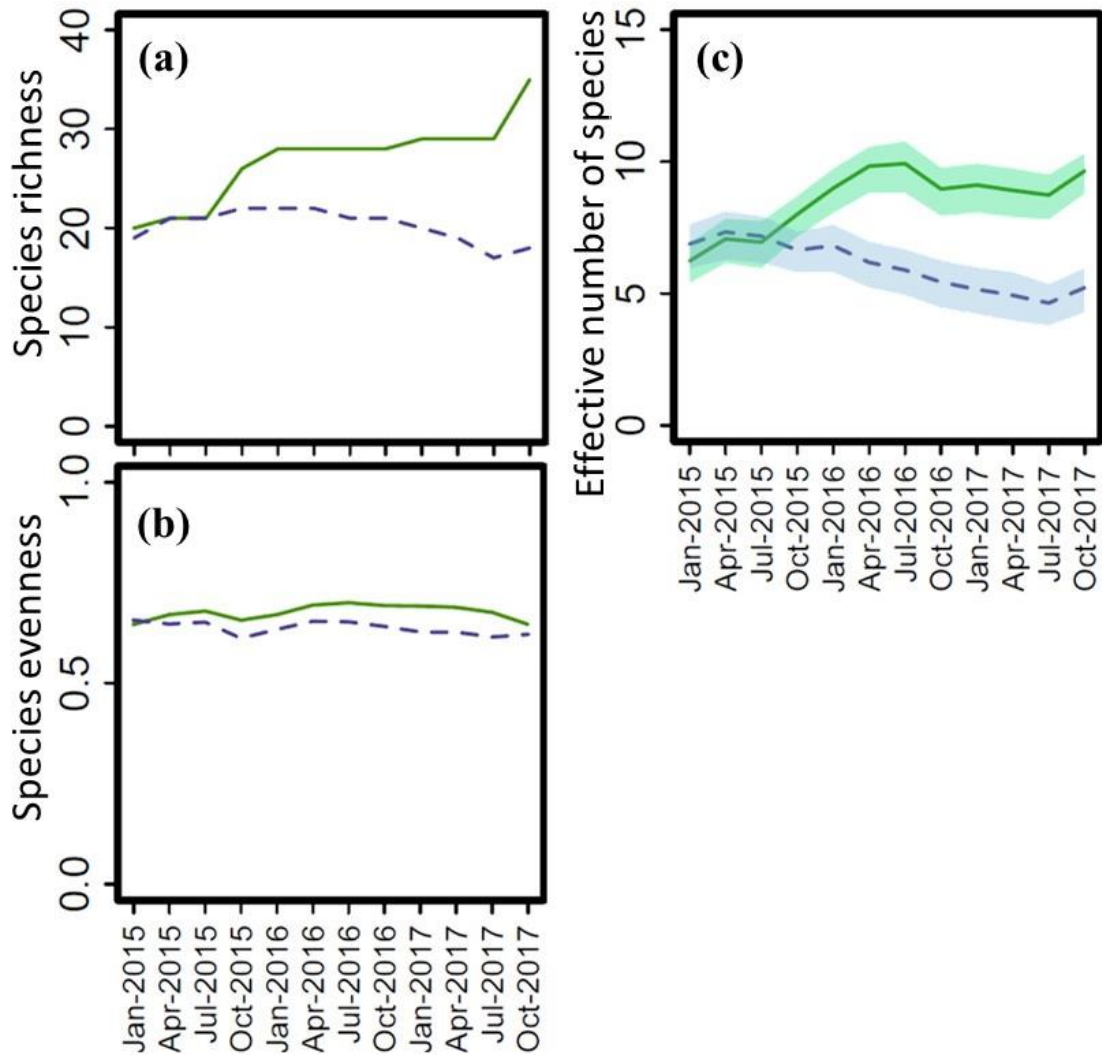


圖四、圍籬內外木本小苗之存活。2015年4月至2017年10月圍籬組及對照組木本小苗之存活時間，實線為圍籬組，虛線為對照組，點線則為95%信賴區間。

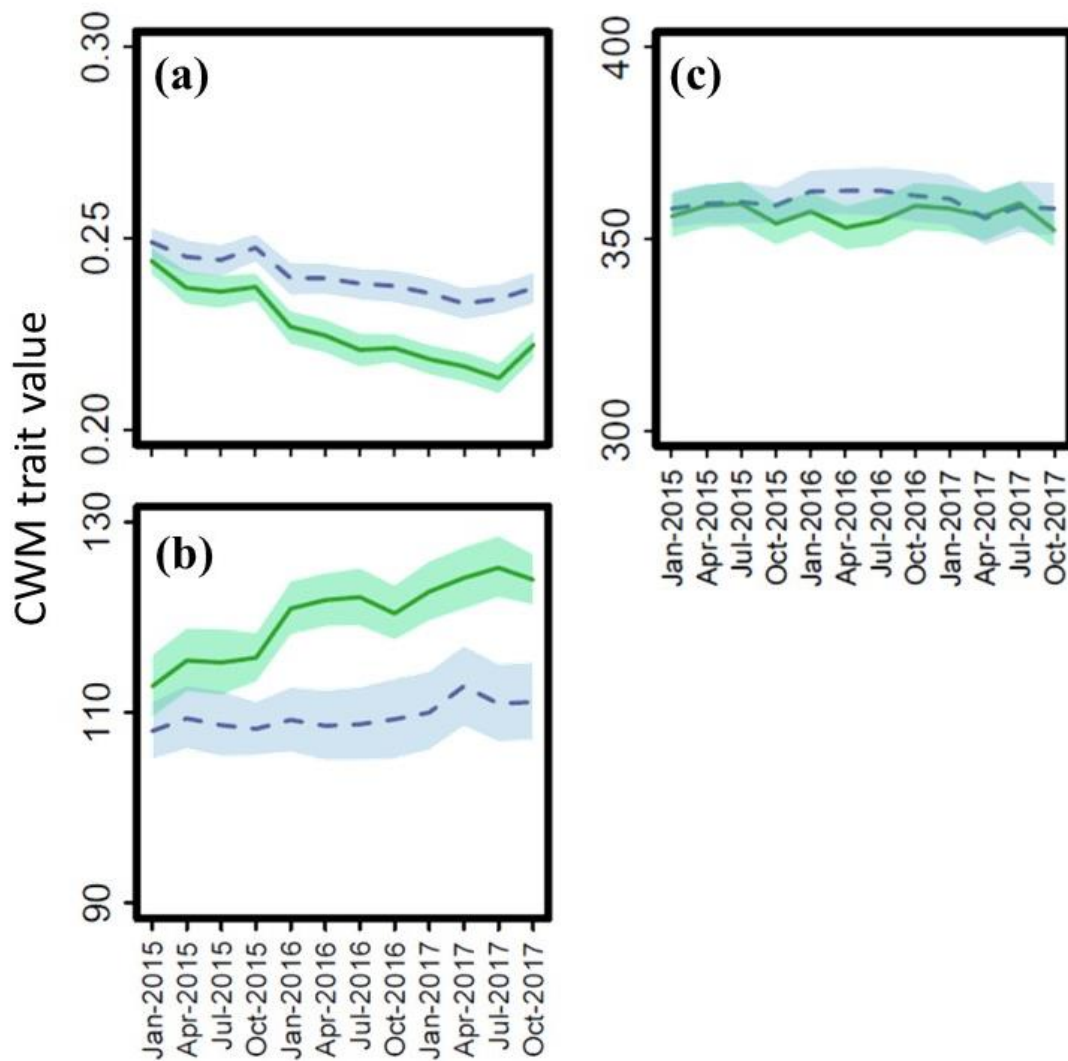




圖五、圍籬內外優勢木本小苗之存活。2015年4月至2017年10月圍籬組及對照組5種優勢木本小苗之存活時間。(a)紅柴 (b)黃心柿 (c)臺灣欒樹 (d)大葉楠 (e)無患子。實線為圍籬組，虛線為對照組。



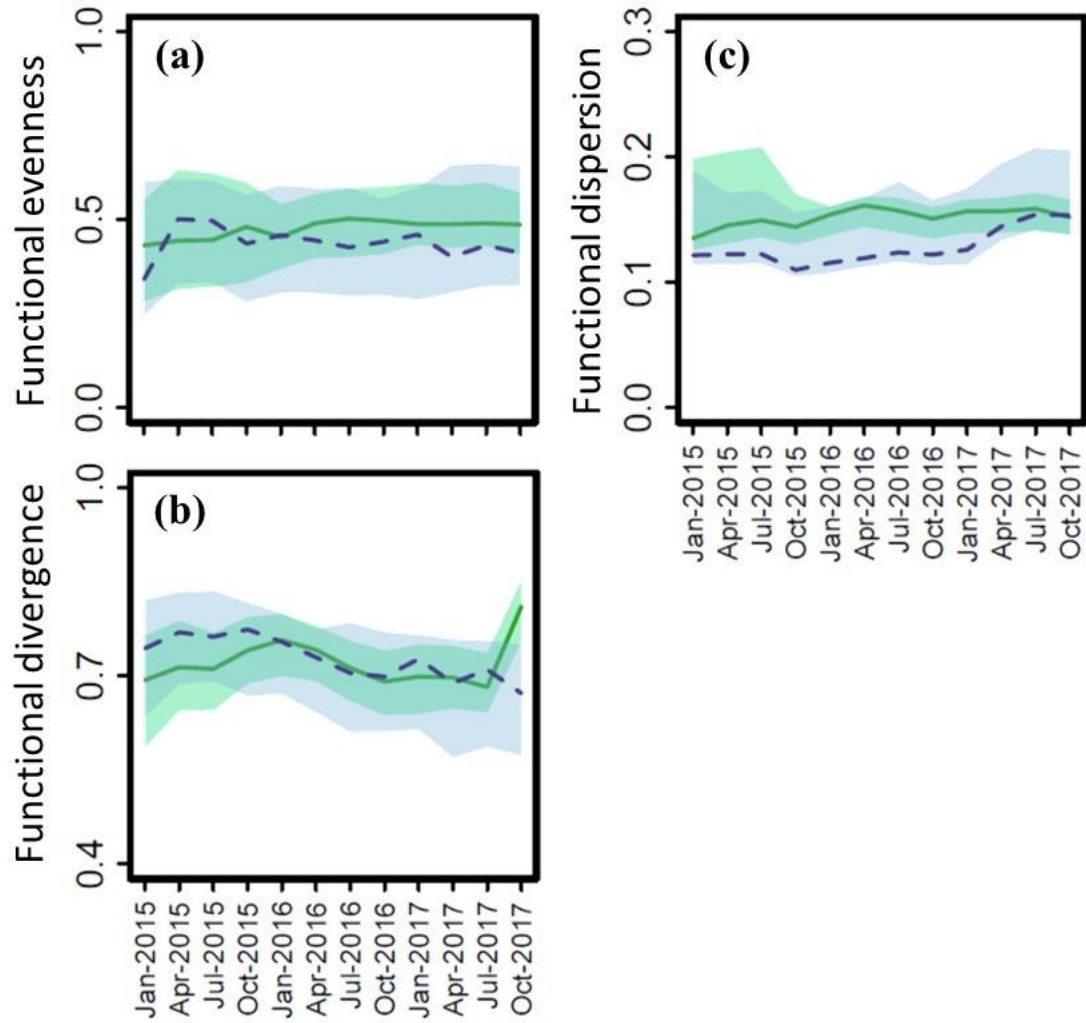
圖六、圍籬內外木本小苗群聚物種多樣性。2015年1月至2017年10月圍籬組及對照組木本小苗群聚之物種多樣性的變化 (a) 物種豐富度 (b) 物種均勻度 (c) 有效物種數。實線為圍籬組，虛線為對照組，色塊為 99% 的信賴區間。



圖七、圍籬內外木本小苗群聚葉功能特徵加權平均。2015 年 1 月至 2017 年 10 月圍籬組及對照組木本小苗群聚之功能組成，Y 軸為 3 種葉功能特徵之群聚加權平均值 (community-weighted mean, CWM)。

(a) 葉厚度 (mm)、(b) 比葉面積 (cm<sup>2</sup>/g)、(c) 葉乾物質含量 (mg/g)。

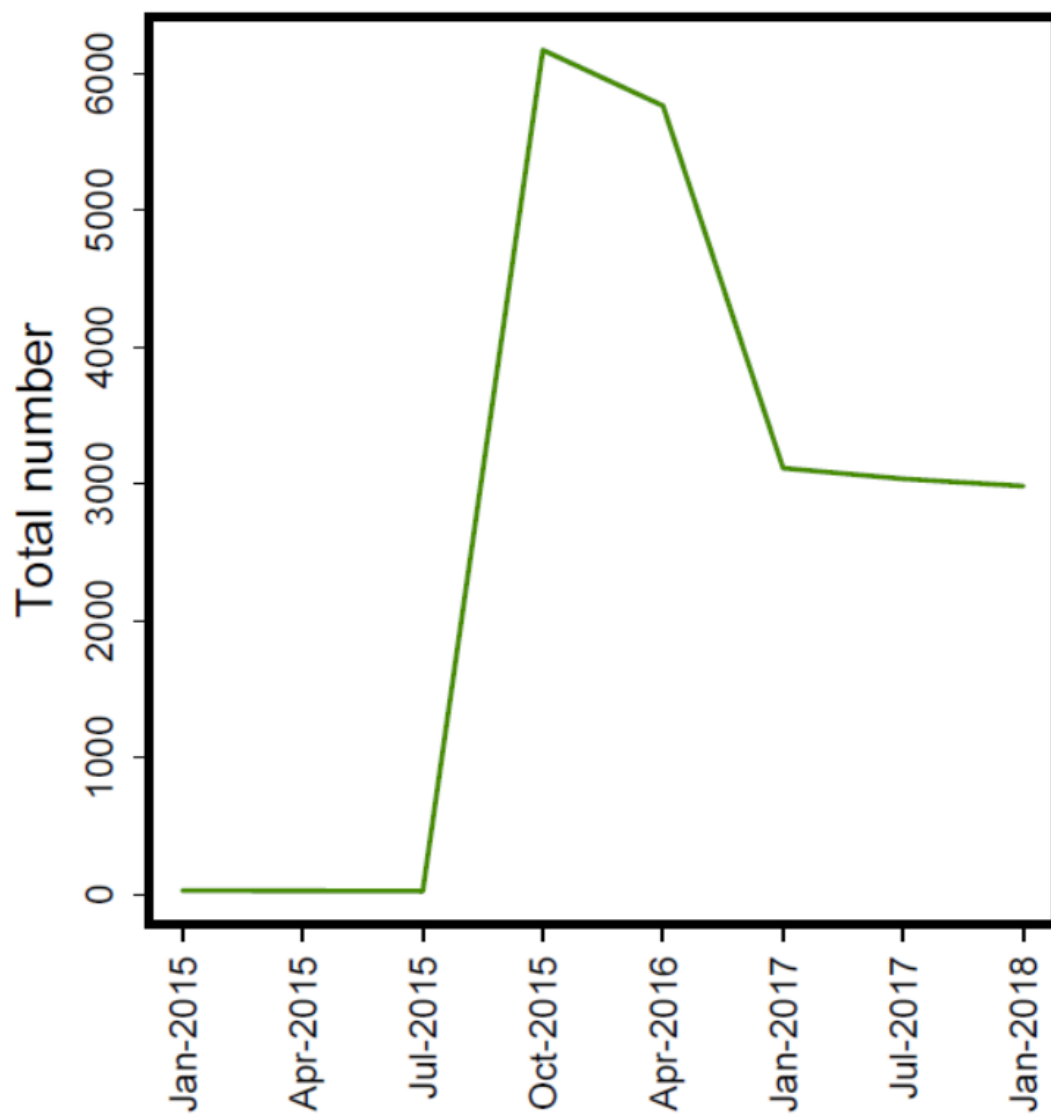
實線為圍籬組，虛線為對照組，陰影為 99% 信賴區間。



圖八、圍籬內外木本小苗群聚之功能多樣性。2015年1月至2017年10月圍籬組及對照組木本小苗群聚之功能多樣性變化。(a)功能均勻度 (b)功能分歧度 (c)功能分散度。實線為圍籬組，虛線為對照組，色塊為99%信賴區間。

## 拾、附錄

附錄一、2015年1月至2018年1月某一圍籬組中龍眼小苗之估計數量。



附錄二、2015 年 1 月至 2017 年 10 月，15 個圍籬組及 15 個對照組標記之所有木本小苗（喬木、灌木）之物種及數量。

科名	學名	中文名	圍籬組	對照組
Agavaceae	<i>Dracaena angustifolia</i>	番仔林投	59	0
Apocynaceae	<i>Rauvolfia caffra</i>	非洲奎寧樹 <sup>1</sup>	1	0
Asteraceae	<i>Blumea riparia var. megacephala</i>	大頭艾納香	7	2
Ebenaceae	<i>Diospyros eriantha</i>	軟毛柿	1	1
	<i>Diospyros maritima</i>	黃心柿	332	34
	<i>Diospyros philipensis</i>	毛柿	95	108
Euphorbiaceae	<i>Bridelia balansa</i>	刺杜密	1	0
	<i>Croton cascarilloides</i>	裏白巴豆	7	2

續附錄二

科名	學名	中文名	圍籬組	對照組
	<i>Drypetes littoralis</i>	鐵色	7	3
	<i>Excoecaria formosana</i>	臺灣土沉香	112	51
	<i>Liodendron formosanum</i>	臺灣假黃揚	1	0
	<i>Macaranga tanarius</i>	血桐	47	0
	<i>Mallotus philippensis</i>	粗糠柴	0	1
	<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	蟲屎	68	0
Flacourtiaceae	<i>Scolopia oldhamii</i>	魯花樹	0	1
Lauraceae	<i>Beilschmiedia erythrophloia</i>	瓊楠	15	26
	<i>Cryptocarya concinna</i>	土楠	46	27

續附錄二

科名	學名	中文名	圍籬組	對照組
	<i>Machilus japonica var. kusanoi</i>	大葉楠	625	301
	<i>Neolitsea parvigemma</i>	小芽新木薑子	2	0
Leeaceae	<i>Leea guineensis</i>	火筒樹	22	0
Meliaceae	<i>Aglaia formosana</i>	紅柴	544	265
Moraceae	<i>Ficus septica</i>	稜果榕	3	0
Myrsinaceae	<i>Ardisia kusukuensis</i>	高士佛紫金牛	7	4
	<i>Ardisia sieboldii</i>	樹杞	11	14
Myrtaceae	<i>Syzygium formosanum</i>	臺灣赤楠	8	0
Nyctaginaceae	<i>Pisonia umbellifera</i>	皮孫木	36	0



續附錄二

科名	學名	中文名	圍籬組	對照組
Rubiaceae	<i>Gardenia jasminoides</i>	山黃梔	2	4
Rutaceae	<i>Glycosmis citrifolia</i>	石苓舅	5	20
	<i>Melicope semecarpifolia</i>	山刈葉	3	4
Spindaceae	<i>Koelreuteria henryi</i>	臺灣欒樹	89	6
Spindaceae	<i>Sapindus mukorossi</i>	無患子	83	7
	<i>Euphoria longana</i>	龍眼 <sup>12</sup>	-	3
Sterculiaceae	<i>Reevesia formosana</i>	臺灣梭羅樹	1	0
Ulmaceae	<i>Celtis formosana</i>	石朴	2	0
Urticaceae	<i>Boehmeria wattersii</i>	長葉芋麻	2	0

續附錄二

科名	學名	中文名	圍籬組	對照組
	<i>Dendrocnide meyeniana</i>	咬人狗	13	3
		尚未知物種	33	22

<sup>1</sup> 為栽培種。

<sup>2</sup> 龍眼小苗僅集中出現於 1 個圍籬樣區中，由於密度過高僅能粗略估計數量（附錄三）。

附錄三、本論文資料分析所使用樹種之葉厚度、比葉面積、葉乾物質含量、光合潛力。

中文名	葉厚度 (mm)	比葉面積 (cm <sup>2</sup> /g)	葉乾物質含量 (mg/g)	光合潛力 <sup>1</sup> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
番仔林投	0.239	123.829	200.650	-
非洲奎寧樹	-	-	-	-
大頭艾納香	-	-	-	-
軟毛柿	0.148	140.186	438.379	-
黃心柿	0.212	112.216	425.691	12.2
毛柿	0.273	75.650	412.958	12.3
刺杜密	0.114	158.907	394.419	-
裏白巴豆	0.193	140.007	325.855	-

續附錄三

中文名	葉厚度 (mm)	比葉面積 (cm <sup>2</sup> /g)	葉乾物質含量 (mg/g)	光合潛力 <sup>1</sup> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
鐵色	0.287	84.498	384.857	9.5
臺灣土沉香 <sup>2</sup>	0.260	171.886	259.531	-
臺灣假黃揚	0.175	83.591	423.549	9.2
血桐	0.100	173.466	372.993	26.1
粗糠柴	0.109	160.168	530.054	-
蟲屎	0.078	257.641	270.161	28.4
魯花樹	0.249	86.925	399.032	-

續附錄三

中文名	葉厚度 (mm)	比葉面積 (cm <sup>2</sup> /g)	葉乾物質含量 (mg/g)	光合潛力 <sup>1</sup> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
瓊楠	0.203	107.528	377.233	11.1
土楠	0.232	105.819	381.531	-
大葉楠	0.279	105.502	340.533	15.5
香楠	0.250	93.838	391.093	17.9
小芽新木薑子	0.206	86.403	507.032	12.2
火筒樹	0.141	133.343	323.950	18.1
紅柴	0.220	104.022	365.494	15.3

續附錄三

中文名	葉厚度 (mm)	比葉面積 (cm <sup>2</sup> /g)	葉乾物質含量 (mg/g)	光合潛力 <sup>1</sup> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
稜果榕	0.129	208.265	218.874	23.3
高士佛紫金牛 <sup>3</sup>	0.278	142.016	279.923	-
小葉樹杞	0.142	169.683	280.082	-
樹杞	0.220	125.109	296.433	-
臺灣赤楠	0.164	113.309	376.874	10
皮孫木	0.228	154.704	151.225	14.5
山黃梔	0.151	161.306	370.532	-

續附錄三

中文名	葉厚度 (mm)	比葉面積 (cm <sup>2</sup> /g)	葉乾物質含量 (mg/g)	光合潛力 <sup>1</sup> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
石苓舅	0.183	151.734	343.506	-
山刈葉	0.140	176.044	345.469	-
龍眼 <sup>2</sup>	0.221	108.677	442.771	-
臺灣欒樹	0.095	181.039	409.871	19.3
無患子	0.103	182.928	446.945	19.5
臺灣梭羅樹	0.180	131.117	403.371	-
石朴	0.131	159.168	343.062	19.6
長葉芋麻	0.092	299.392	243.627	-

續附錄三

中文名	葉厚度 (mm)	比葉面積 (cm <sup>2</sup> /g)	葉乾物質含量 (mg/g)	光合潛力 <sup>1</sup> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
咬人狗	0.161	225.339	167.681	23

<sup>1</sup> 光合潛力的資料來源參考苗圃的測量值 (Kuo & Yeh 2015)。

<sup>2</sup> 臺灣土沉香及龍眼的葉厚度、比葉面積、葉乾物質含量資料參考 TRY – Categorical Traits Dataset 之同科物種平均值 (Kattge *et al.* 2012)。

<sup>3</sup> 高士佛紫金牛之葉厚度、比葉面積、葉乾物質含量資料參考楊 (2012) 同屬物種之平均值。