

玉山國家公園大型哺乳動物相對豐富度與櫟實結果之關係

林冠甫¹，黃美秀^{1,2}

¹國立屏東科技大學野生動物保育研究所；²通訊作者 E-mail: hwangmh@mail.npust.edu.tw

[摘要] 櫟實是許多野生動物重要的食物資源，其季節性的產量會造成食物資源可得性的變動，而影響野生動物族群的豐富度和時空分布。本研究旨在探討玉山國家公園台灣黑熊(*Ursus thibetanus formosanus*)的重要棲息地—大分，該地主要樹種青剛櫟(*Cyclobalanopsis glauca*)的櫟實生產狀況與大型哺乳動物相對豐富度的關係，以期瞭解殼斗科森林對於野生動物的潛在影響。於 2006 年 10 月至 2009 年 1 月，利用紅外線自動相機監測 5 種大型哺乳動物(包括台灣黑熊及 4 種偶蹄類動物)的相對豐富度，發現台灣黑熊的相對豐富度於各年之青剛櫟結果季(10 月至次年 1 月)皆顯著大於非青剛櫟結果季，且青剛櫟季的年間豐富度變動以 2008 年為最高。台灣水鹿(*Rusa unicolor*)和野豬(*Sus scrofa taiwanus*)的豐富度亦呈現類似的季節性變動。山羌(*Muntiacus reevesi micrurus*)的相對豐富度亦呈季節性差異，但在於兩年間的變化趨勢不同；台灣野山羊(*Capricornis swinhoei*)的相對豐富度在季節間則無顯著差異。本研究顯示大分地區青剛櫟果實提供該地多數大型哺乳動物重要的季節性食物資源，唯對於不同物種的影響不一，推測此除了與物種食性、生態習性及種間交互作用有關之外，亦可能也受到其他食物資源的大尺度分布和豐度變化影響。

關鍵字：台灣黑熊、偶蹄類動物、自動相機、族群監測

The Relationship Between the Relative Abundance of Large Mammals and Acorn Production in Yushan National Park

Kuan-Fu Lin¹ and Mei-Hsiu Hwang^{1,2}

¹Institute of Wildlife Conservation, National Pingtung University of Science and Technology;

²Corresponding author E-mail: hwangmh@mail.npust.edu.tw

ABSTRACT Acorns are a highly nutritious food resource for many wildlife species. The acorn production results in fluctuation of seasonal food availability, and then affects the relative abundance and distribution of wildlife populations. The study objective was to clarify the relationship between the temporally relative abundance of large mammals and the acorn production of ring-cupped oaks (*Cyclobalanopsis glauca*) in Dafen of Yushan National park, a critical habitat for the endangered Formosan black bear (*Ursus thibetanus formosanus*). From October 2006 to January 2009, we used infrared camera traps to monitor the relative abundance of five large mammals, including black bears and four ungulate species. The result indicated that the relative abundances of Formosan black bears in acorn seasons (October-next January) were extensively greater than those in non-acorn seasons (February-September) for all studied years. The relative abundance of bears was related to the amount of acorn production, with the highest record in 2008.

The relative abundance of sambar deer (*Rusa unicolor*) and wild boar (*Sus scrofa*) also showed the similar seasonal patterns like bears. However, the seasonal variation of relative abundance of Formosan Reeve's muntjacs (*Muntiacus reevesi micrurus*) differed by years, and no significant difference was found in serows (*Capricornis swinhoei*). The result indicated that the acorn of ring-cupped oaks in Dafen presented a critical seasonal food resource for most of the large mammals. The effects of acorns on the abundance of the animals may vary by species through their specific ecological requirement, inter-specific interaction, along with the large-scale distribution and abundance of other food resources.

Keywords: *Ursus thibetanus formosanus*, ungulate, camera trap, population monitoring

前言

食物資源的可得性(availability)和豐富度(abundance)是影響野生動物族群結構或動態的重要因子之一(McShea 2000, Fuller and Sievert 2001, Ryan *et al.* 2004)。食物資源的供應不僅會影響到個體的生長如體重、營養狀況、脂肪的儲存等(Todd and Keith 1983)，個體的生理條件也會反映在生殖和存活的狀況(Albon *et al.* 1983, McDonald and Fuller 2005)。除了物種生活史之外，食物的可得性也會改變動物的分布狀況、活動範圍、領域大小、遷徙或播遷、移動型式、食性、棲地利用等生態習性，從而直接和間接影響族群動態(Garshelis and Pelton 1981, Carlock *et al.* 1993, Clark *et al.* 1994, Fuller and Sievert 2001)。因此，研究食物資源的可得性、豐富度，以及與消費者之間的關係，除了有助於我們了解食物資源對於物種的重要性之外，藉由監測食物資源和野生動物族群二者之變動，以評估食物資源的變動對族群分布和豐富度的影響，更是野生動物族群保育和生態系經營管理的重要基礎。

櫟實(acorns)是營養豐富的食物資源，有高含量的脂質和碳水化合物(Vander Wall 2001)。在眾多植物性食物中，由於具有容易消化和高代謝能的特性，加上相對體積較大的果實，櫟實可視為高度濃縮形式的食物能源(Pekins and Mautz 1987, Servello and Kirkpatrick 1987, Kirkpatrick and Pekins 2002)。櫟樹的大量結果(masting)具有相當的變異性，導致櫟實的產量有從櫟樹個體間、族群

間、同種間到年間的多元性變化(Koenig *et al.* 1994, Koenig and Knops 2002)。櫟樹在森林中的組成和數量，以及季節性的結果和其果實產量的差異，便會造成食物資源的豐富度變動，從而影響野生動物群落的組成(Koenig and Knops 2005, McShea *et al.* 2007)和族群動態(Wentworth *et al.* 1992, Elkinton *et al.* 1996, McShea 2000, Greenberg and Parresol 2002)。是以有的學者甚至建議，將櫟實的功能視為影響森林群落動態和動植物交互作用的關鍵資源(Wolff 1996, McShea and Healy 2002)。

櫟實也是許多大型哺乳動物相當重要的食物資源。櫟實的生產和動物的覓食行為對大型哺乳動物的許多生態層面都有直接或間接的重要影響，包括繁殖、生存、活動和生長(Vaughan 2002)。由於高代謝能的食物可以有效的促進儲存和建構脂肪(Holter and Hayes 1977)，對野生動物於渡冬的存活率、季節性能量的可得性限制，以及進入生殖階段的準備，櫟實的重要性是其他多數食物資源所無法取代的(Pekins and Mautz 1988, Kirkpatrick and Pekins 2002, McShea *et al.* 2007)。

大型哺乳動物因一般通常擁有較大的活動範圍、較多樣的資源需求，常被視為庇護物種(umbrella species)，透過保護這些動物的族群及棲息環境，同時達到保護其他共存物種的成效(Simberloff 1998, Seddon and Leech 2008)。當區域性的櫟實產量低時，許多大型哺乳動物如美洲黑熊(*Ursus americanus*)、亞洲黑熊(*Ursus thibetanus*)、鹿等，會靠近人類活動區域，甚至取食與人有關的食物，增加被人狩獵的機會，或導致人類生命和財產的損失

(Carlock *et al.* 1993, Noyce and Garshelis 1997, Oka *et al.* 2004, Ryan *et al.* 2004)。因此，了解櫟林生態系櫟實產量的時空變動對於大型哺乳動物族群豐富度之影響，不僅對野生動物族群的保育和經營管理相當重要，也有助於提供化解人和野生動物衝突對策的資訊。然國內對於野生哺乳類動物族群和環境食物資源之關係的研究為數不多，以針對小型食肉目(Carnivora)和嚙齒目(Rodentia)動物為主，且研究期間通常短暫，比如一季節或一年。其他地區性的中、大型哺乳動物的族群監測調查，甚少探究動物族群與環境中食物資源變動的關係。針對櫟實生產對於大型哺乳動物的影響，則僅有玉山國家公園的台灣黑熊(*Ursus thibetanus formosanus*)的相關研究方有較多的著墨(Hwang 2003, Hwang and Garshelis 2007, Hwang *et al.* 2010)。

估算及監測動物的族群數量或豐富度，以及其變動情形，對於研究族群動態、疾病的影響、獵物和掠食者的關係，以及提早預測族群量的改變等，扮演重要的角色，也協助擬定野生動物經營管理策略和執行保育計畫的優先性，並且提供評估工作成效和調整內容的依據(Gibbs 2000, Wilson and Delahay 2001, Lancia *et al.* 2005)。其中非侵入性(noninvasive)的族群監測技術的使用近年來漸趨普遍，如自動照相系統則具有以下幾個優點：1. 非侵入性，較少涉及動物福利的議題，特別是對於稀少或瀕危的物種，則可降低致死和緊迫的風險；2. 人力、時間和資金的花費較少，而可進行大範圍的研究；3. 效率高、可提供較大的樣本數和較多的資訊，且可以同時偵測多種物種；4. 簡單、易執行，通常不需要太專業的技術和器材，即使透過訓練也比較方便；5. 效率高，研究人員無須留在研究地，而可持續地收集資料；6. 可較有效的偵測到稀有或隱密性高的物種，並同時調查多種共域動物；7. 樣點可確認相關棲地環境的特性，而相片資料可提供日期、時間、個體年齡、性別和行為等資訊；8. 針對不同的研究目的和目標物種，可以修

改架設方式，搭配誘餌和氣味劑的使用；9. 配合使用無線電追蹤，或拍攝物種獨特的型態特徵，而可做個體辨識時，則可估算其族群量(裴家騏等 1997, 裴家騏 1998, Wilson and Delahay 2001, Garshelis 2006, Jackson *et al.* 2006, Kays and Slauson 2008)。

玉山國家公園東側園區的台灣黑熊重要棲息地一大分地區，主要的殼斗科植物為青剛櫟(*Cyclobalanopsis glauca*)，其果實是許多動物的食物來源。該區為台灣黑熊於秋冬季出沒較頻繁的地區，黑熊的季節性移動、食性和活動模式都和櫟實的生產、產量有密切關係，且不同種類的殼斗科櫟實於秋冬季的結果量有逐年波動的現象(Hwang 2003, Hwang and Garshelis 2007, Hwang *et al.* 2010)。本研究的目標乃利用自動照相機系統監測大分地區台灣黑熊和四種偶蹄目動物，即山羌(*Muntiacus reevesi micrurus*)、台灣水鹿(*Rusa unicolor*)、台灣野山羊(*Capricornis swinhoei*)和台灣野豬(*Sus scrofa taiwanus*)的相對豐富度，以及季節性和年間的變動情形，以期瞭解這些共域的大型動物對於環境資源的利用模式。

方法

一、研究地區

大分地區位於花蓮縣卓溪鄉拉庫拉庫溪流流域(北緯 23°22' 25" 47，東經 121°05' 21" 49)，屬於玉山國家公園東側園區，該區海拔約由闊闊斯溪溪床 1,100 m 至大分山 2,000 m。2007 年 11 月起，大分研究站旁(海拔約 1,320 m)設置的氣象觀測站，顯示該年累計降水量為 889 mm，年平均溫為 16.9 °C，最高溫出現在 6 月至 8 月，皆約 21 °C，最低溫在 2 月為 11 °C(黃美秀等 2008)。位於園區東部鄰近的中央氣象局佳心測站(北緯 23°20' 49"，東經 121°12' 18"，海拔約 704 m)於 2006~2008 年三年的資料則顯示，年均溫為 18.4 °C，最高溫出現在 7 月，月均溫為 23.7 °C，最低溫則在 1 月和 2 月，月均溫皆為 13.6 °C，年平

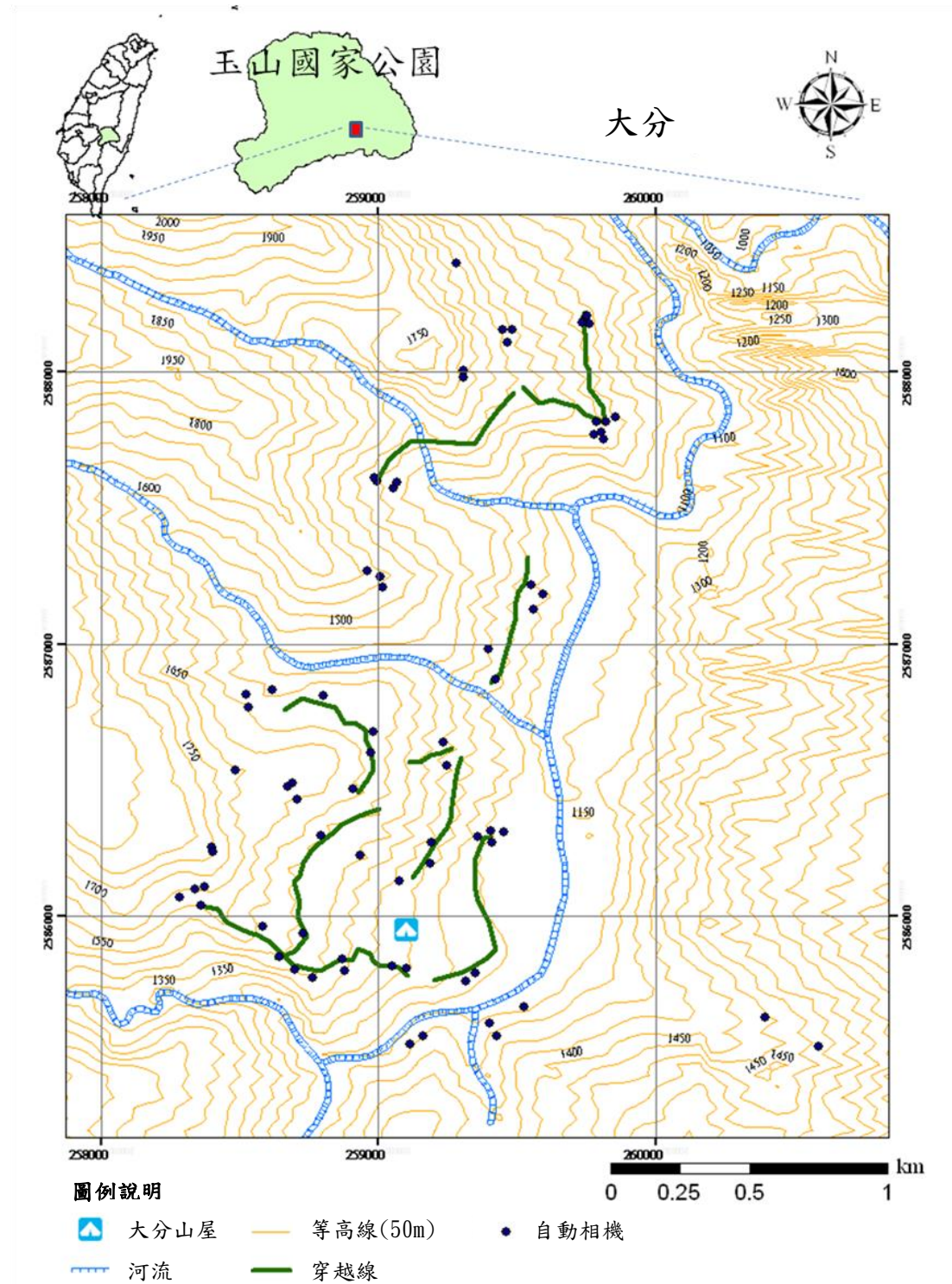


圖 1. 位於玉山國家公園東部園區(座標系統為 TWD-67)的研究樣區，大分地區的調查樣線及樣點位置圖

均降水量為 2,056 mm。

本研究在大分地區青剛櫟分布的主要區域進行 (258000E, 2585500N; 260000E, 2588500N, TWD-67), 樣區範圍約 5 km², 海拔 1,100~1,700 m。黃美秀等(2009b)調查該區的植群發現, 樣區的優勢林型為細葉鰻頭果 – 青剛櫟型 (*Glochidion rubrum*–*C. glauca*), 並可細分為台灣肉桂 – 青剛櫟 (*Cinnamomum insulari-montanum*–*C. glauca*) 及金毛杜鵑 – 台灣二葉松 (*Rhododendron oldhamii*–*Pinus taiwanensis*) 二亞型。青剛櫟為該區優勢的喬木層組成樹種, 出現頻度和密度皆最高, 分別為 67%和 24.7 棵/100 m²; 優勢度則是台灣二葉松(33.5 cm²/m²)和青剛櫟(22.7 cm²/m²)最高。喬木樹種的相對重要值(important value index)以青剛櫟最高(27.5%), 台灣二葉松次之(20%), 其餘樹種皆小於 11%。

二、大型哺乳動物相對豐富度之監測

本研究利用被動式紅外線感應的自動照相設備, 監測哺乳類動物相對豐富度的變化。該系統由台製的紅外線被動式感應器 (Heat-in-motion sensor) 和自動對焦相機 (Olympus μ II) 所組成, 當感應器感應到有溫差的移動時, 便會啟動照相機而進行拍攝。於 2006 年 10 月至 2009 年 1 月, 每個月至各樣點收集已拍攝之底片卷, 同時更換底片、照相機和紅外線感應器之電池。

為瞭解目標物種出現在樣區的出現頻度的時空變化, 並考量到不同海拔和坡度的可能影響, 故於青剛櫟主要分布範圍內設置 8 條樣線。部分自動照相機樣點沿樣線兩側架設, 部分則先於地圖上畫出大致位置, 於調查時再至現場觀察環境後架設, 儘量讓同一時間相鄰相機點間的直線距離為 500 m(圖 1)。將相機架於獸徑的交會點附近, 以增加可能拍攝到動物的機會, 並將相機設置於茂密的樹冠層底下, 以降低相機因光照變化而造成空拍的機率。相機置於離地約 1.5~2 m 的樹幹上, 以約 45 度俯角架設。為了避免因動物利用同一行進路

線, 而造成同一相機地點重複拍攝相同個體的可能性, 每一相機點有效運作時間最多於 7 個月後便更換樣點。

沖洗的照片經物種鑑定之後, 提供分析出現於該地區的動物種類、相對數量, 以及活動時間。為方便和其他研究結果比較, 本研究參考裴家騏等(1997), 以及裴家騏、姜博仁(2002)對於物種出現相對頻度的定義和計算方式, 即樣區中自動照相設備在每 1,000 個工作小時中, 所拍得的有效個體照片(individual-picture)數或群體數(=出現指數; Occurrence Index, OI)。此指數的計算乃將同一種物種於半小時以內的連拍照片, 皆只視為 1 張有效個體照片, 除非照片可依據性別或體型明顯地分辨為不同個體, 方視為不同的有效照片。如果一張照片同時拍到 2 隻以上的動物個體, 則每隻個體皆記錄為 1 筆獨立的有效照片。每次收集和更換自動相機底片的日期皆集中在月初, 故該捲底片資料皆以該相機運作的主要月份表示。

為了檢視青剛櫟果實生產對於動物的影響, 根據青剛櫟物候的調查結果(黃美秀等 2009b), 將各年 10 月至隔年 1 月視為青剛櫟結果季, 2 月至 9 月則為非青剛櫟結果季, 以進行季節間的比較。由於每個月的相機樣點有所變動, 故各季節的資料以月份為樣本單位, 再平均各季節內所有月份的 OI 值, 以平均值 \pm 標準差(mean \pm SD)表示, 並以 Mann-Whitney U test 分別檢定 OI 值之季節間(青剛櫟結果季和非青剛櫟結果季)和年間(2007 年和 2008 年)之差異。

結果

一、哺乳動物相對豐富度(OI 值)

於 2006 年 10 月至 2009 年 1 月期間, 除 2007 年 4 月外, 每月至樣區進行調查, 共架設自動照相機 420 月台(即每一相機工作回合的加總), 運作正常的相機總工作時數為 199,577 小時, 約為 8,316 個工作天。扣除於半小時內連拍動物的照片, 以及少數無法辨識

物種和人類的照片，累計哺乳動物有 5,355 張有效個體/群體照片，OI 值為 26.83(表 1)。除了鼠類、食蟲目動物(共 1,528 張有效個體照片，OI 值為 7.66)之外，相機共拍攝到 15 種可辨識的哺乳動物，動物的相對出現頻度依次為山羌、水鹿、台灣獼猴(*Macaca cyclopis*)、台灣野豬、台灣野山羊、鼬獾(*Melogale moschata*)、台灣黑熊、白鼻心(*Paguma larvata*)、黃喉貂(*Martes flavigula*)、黃鼠狼(*Mustela sibirica*)、赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)、食蟹獾(*Herpestes urva*)、長吻松鼠(*Dremomys pernyi owstoni*)、條紋松鼠(*Tamiops maritimus*)、白面鼯鼠(*Petaurista alborufus lena*)(表 1)。較大型哺乳動物於樣區的出現頻度以偶蹄類動物最高，整體 OI 值為 15.69，其次為靈長類(即台灣獼猴，OI = 4.23)和食肉目(OI = 3.12)。

偶蹄類動物的 OI 值分別以山羌 7.64 最高，其次為水鹿 4.70、台灣野豬 1.92，以及台灣野山羊 1.43(表 1)。

表 1. 2006 年 10 月至 2009 年 1 月，自動照相機記錄大分地區哺乳類動物之有效相片數和 OI 值(有效相片數/1,000 小時)

	物種	有效相片數 ¹⁾	OI 值	
大型食肉目	台灣黑熊	144	0.72	
	靈長類	844 ²⁾	4.23	
偶蹄類	台灣野豬	384	1.92	
	山羌	1,524	7.64	
	水鹿	939	4.70	
	台灣野山羊	285	1.43	
	小計(偶蹄類)	3,132	15.69	
	小型食肉目	黃喉貂	83	0.42
		黃鼠狼	81	0.41
鼬獾		179	0.90	
白鼻心		112	0.56	
食蟹獾		23	0.12	
小計		478	2.40	
松鼠和飛鼠		赤腹松鼠	62	0.31
	長吻松鼠	6	0.03	
	條紋松鼠	4	0.02	
	白面鼯鼠	1	0.01	
	小計	73	0.37	
小型鼠類與食蟲目		1,528	7.66	
總計		5,355	26.83	

¹⁾同一種物種於半小時以內的連拍照片，只視為 1 張有效個體相片

²⁾群體數

唯一大型食肉目的台灣黑熊之 OI 值為 0.72，總計有 144 張有效個體照片。就單月而言，黑熊以 2008 年 12 月最高(OI = 5.99)，共 44 張有效個體照片，其次為 2009 年 1 月(OI = 5.33)，共 20 張有效個體相片；前者也是唯一台灣黑熊為 5 種目標大型哺乳動物中出現頻度最高的物種的月份，同月份 4 種偶蹄類動物中最多是水鹿，OI 值為 5.58。研究期間相機紀錄到熊的月份佔所有相機監測月份的 51.9% (n = 27)，但各月有拍攝到熊的機率在青剛櫟季為非青剛櫟季的 2.3 倍(75%, n=12 vs. 33.3%, n=15)。

三個青剛櫟季總計拍攝到 124 張黑熊有效相片，佔所有熊照片的 86.1%，其中 2008 年的青剛櫟季各月皆有黑熊紀錄，不像 2006 和 2007 年的 10 月，以及 2007 年 1 月出現沒有拍攝到熊的情況，即每年 11 月和 12 月皆有拍攝到黑熊的紀錄(圖 2)。各年 11 月至次年 1 月拍攝黑熊照片總共 117 張，為全部黑熊紀錄之 81.3%，所有青剛櫟季之 94.4%，顯示此時為黑熊活動於樣區頻度的高峰期。其他非青剛櫟計有熊記錄的月份包括 2007 年 5 月，以及 2008 年 4 月、5 月、6 月、9 月。

四種偶蹄類動物中，除了調查期間的第一個月(2006 年 10 月)沒有拍攝到野山羊之外，每個月份皆有記錄到四種動物(圖 2)，其中山羌在三分之二的調查月份中皆為各月出現頻度最高的偶蹄類動物。單月最高的紀錄則以山羌在 2008 年 8 月之 OI 值為 16.03，其次為 2006 年 12 月(OI = 12.53)。水鹿最高同樣出現於 2008 年 8 月(OI = 9.33)，2009 年 1 月次之(OI = 9.32)。野豬 OI 值以 2006 年 11 月和 12 月最高(OI = 11.73, 13.75)，明顯高於其他月份(0.47-6.62)。野山羊於樣區的 OI 值一般偏低，除 2006 年 11 月為 4.15 外，其他月份皆小於 2.46(圖 2)。

二、大型哺乳動物 OI 值之季節性及年間變化

1. 台灣黑熊

黑熊於各年青剛櫟結果季之 OI 值以 2008

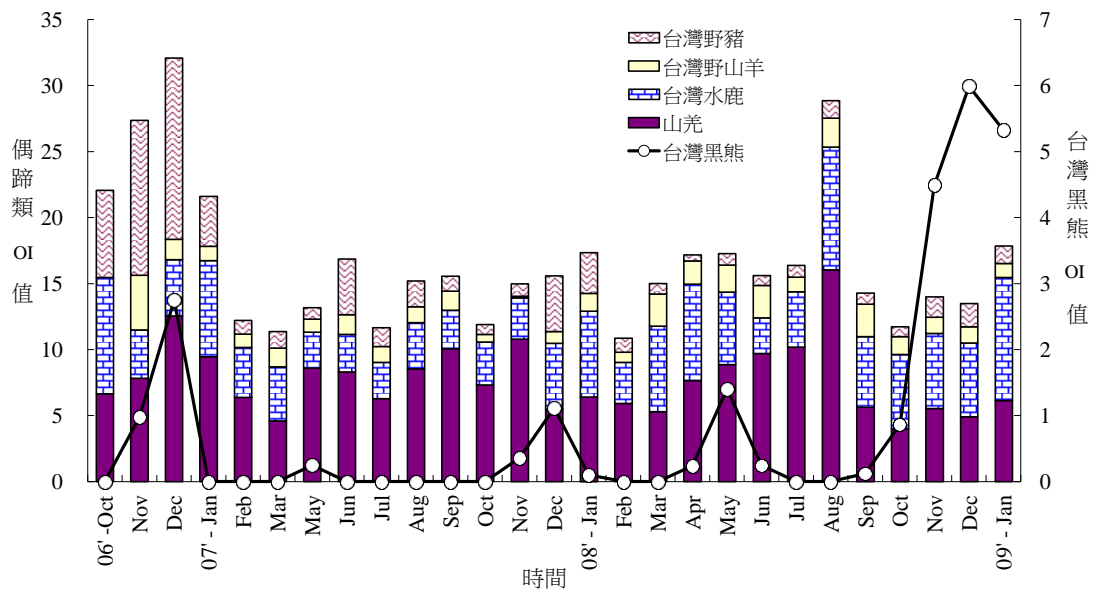


圖 2. 2006 年 10 月至 2009 年 1 月，自動照相機於大分地區紀錄五種大型哺乳動物之各月總體 OI 值(有效相片數/1,000 小時)

年最高，月平均為 4.17 ± 2.29 ，顯著高於 2006 年 (0.93 ± 1.03) 及 2007 年 (0.39 ± 0.50) ($P = 0.043$)，而後二者則無顯著差異 ($P = 1.00$)。於非青剛櫟結果季的 OI 值，2008 年 (0.25 ± 0.48 , $n = 8$) 較 2007 年 (0.04 ± 0.09 , $n = 7$) 高，但年間並無顯著差異 ($P = 0.215$) (圖 3a)。合併各年同一季節的資料顯示，結果季各月平均的 OI 值為 1.83 ± 2.23 ($n = 12$)，顯著大於非結果季的 OI 值 0.15 ± 0.36 ($n = 15$, $P = 0.008$)

2. 台灣野豬

台灣野豬在各年青剛櫟結果季的平均月 OI 值以 2006 年最高為 8.97 ± 4.58 ，顯著高於 2007 年 (2.26 ± 1.69 , $P = 0.043$)、2008 年 (1.35 ± 0.44 , $P = 0.021$)，而後二者則無顯著差異 ($P = 0.564$)。非青剛櫟結果季的月平均 OI 值，2007 年 (1.70 ± 1.16) 約為 2008 年 (0.87 ± 0.24) 之 2 倍 (圖 3b)，且有顯著差異 ($P = 0.015$)。合併各年的季節資料，則結果季之平均月 OI 值 (4.19 ± 4.38) 顯著大於非結果季 (1.26 ± 0.89 , $P = 0.022$)，與上述黑熊 OI 值之季節性變化一致。

3. 山羌

山羌 OI 值在各年的青剛櫟季中，以 2006

年最高為 9.11 ± 2.56 ，其次為 2007 年 7.49 ± 2.33 、2008 年 5.13 ± 0.93 ，2008 年顯著低於 2006 年 ($P = 0.021$)。非青剛櫟結果季的山羌月 OI 值，2008 年 (8.65 ± 3.53) 和 2007 年 (7.52 ± 1.86) 並無顯著差異 ($P = 0.643$, 圖 3c)。合併各年同一季節的資料顯示，結果季和非結果季平均各月 OI 值分別為 7.24 ± 2.53 和 8.13 ± 2.84 ，未達顯著差異 ($P = 0.407$)。

4. 台灣水鹿

台灣水鹿各年青剛櫟結果季的 OI 值，依序為 2008 年為 6.57 ± 1.83 、2006 年 6.02 ± 2.46 和 2007 年 4.48 ± 1.60 ，年間皆無顯著差異 ($P = 0.149-0.564$)。非青剛櫟結果季的水鹿 OI 值亦以 2008 年 5.50 ± 2.21 較 2007 年 3.23 ± 0.56 高 ($P = 0.037$, 圖 3d)。合併各年同一季節的平均月 OI 值結果季 (5.69 ± 2.03) 和非結果季 (4.44 ± 1.98) 無顯著差異 ($P = 0.057$)。

5. 台灣野山羊

台灣野山羊在各年青剛櫟結果季的平均 OI 值，以 2006 年最高為 1.69 ± 1.76 ，其次為 2008 年 (1.21 ± 0.12)、2007 年 (0.73 ± 0.52)，年間並無顯著差異 ($P = 0.149-0.886$)。非青剛櫟結果

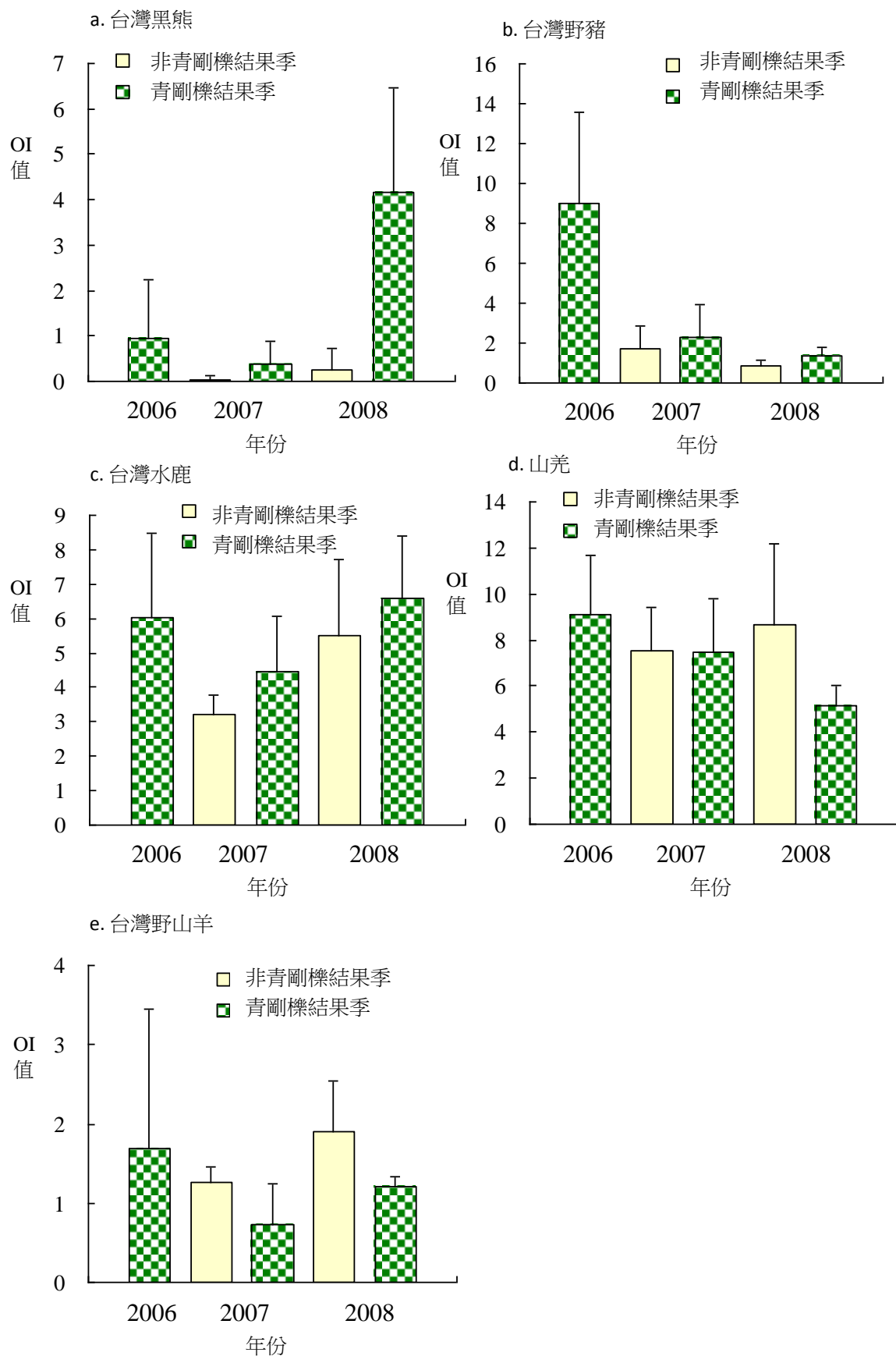


圖 3. 利用在自動照相機在大分地區所記錄的五種大型哺乳動物(a. 台灣黑熊，b. 台灣野豬，c. 台灣水鹿，d. 山羌，e. 台灣野山羊)，於青剛櫟結果季(10月一次年1月)和非青剛櫟結果季(2月-9月)的平均各月 OI 值(有效相片數/1,000 小時)

季的野山羊 OI 值 2008 年為 1.90 ± 0.64 ，2007 年為 1.26 ± 0.20 ，二者無顯著差異 ($P = 0.064$ ，圖 3e)。合併各年同一季節的平均月 OI 值，非結果季 (1.60 ± 0.58) 和結果季 (1.21 ± 1.05) 無顯著差異 ($P = 0.079$)。

討論

一、台灣黑熊相對豐富度年間及季節性變動

1. 青剛櫟結果季之年間變動

堅果產量呈現豐年與欠年的年間變化 (Greenberg and Parresol 2002, Koenig and Knops 2002)。大分地區的青剛櫟果實產量於研究期間以 2008 年青剛櫟果實產量最佳，種子陷阱之果實收集量分別為 2006 年及 2007 年之近二倍，2007 年則略高於 2006 年 (黃美秀等 2009a)。

在青剛櫟結果季時，本研究自動照相機紀錄黑熊的 OI 值呈年間差異，並以 2008 年顯著大於前兩年 (圖 3)，此結果與同時期調查黑熊痕跡累積率的結果相似，單位調查距離上出現熊痕跡 (熊爪痕) 數量、熊痕跡出現的頻度以及排遺量，皆以 2008 年最高，顯著大於前兩年，而 2007 年及 2006 年則未達顯著差異 (黃美秀等 2009a)。這些指標除了反映自動照相機可以提供具參考性的指標價值之外，並皆反映出黑熊相對豐富度與樣區青剛櫟果實產量的年間變化趨勢相符。

櫟實為台灣黑熊的季節性 (秋冬季) 主要食物資源 (Hwang *et al.* 2002)，同樣的現象亦見於中國和日本的亞洲黑熊的食性 (Schaller *et al.* 1989, Reid *et al.* 1991, Huygens and Hayashi 2001, Hashimoto 2002, Hashimoto *et al.* 2003)。研究者分析 2006-2009 年於大分地區收集的熊排遺亦發現，在青剛櫟結果季中，各年排遺內含物中青剛櫟果實的出現頻度 (frequency of occurrence) 和相對重要性 (relative volume) 皆超過 90% (91-99.7%，黃美秀等 2009a)。

2008 年青剛櫟結果量為研究期間堅果產

量最豐盛的一年 (黃美秀等 2009a)，而且鄰近區域亦無其他堅果或果實大量或集中生產的情況，可能因此吸引到較多的黑熊個體前來此區覓食，導致單年累積的熊排遺樣本數也是歷年最高的紀錄。此結果亦與過去捕捉繫放和無線電追蹤的結果一致，即當堅果大量結果時，樣區黑熊活動痕跡增加，黑熊捕捉效益和捕獲個體也最高；當櫟實產季結束後，黑熊平均移動 15 km 到牠們春夏季的活動區域 (Hwang 2003)。因而造成大分地區的黑熊族群豐富度有季節性的變動。

2. 季節差異

本研究樣區的範圍 (不及 10 km^2 ，圖 1) 相較於台灣黑熊的活動範圍可謂很小，然遺傳基因型檢測 2008 年青剛櫟季大分地區收集的熊毛髮及排遺，發現 93 隻個體活動於此範圍，可謂鮮見的高密度 (黃美秀等 2010a)。就台灣黑熊的移動能力而言，利用人造衛星追蹤玉山國家公園捕獲的一雌性成體的年活動範圍為 117 km^2 ，有近半數追蹤的個體會移動至國家公園以外區域 (Hwang *et al.* 2010)。因此，我們認為這些季節性移動至大分的黑熊的活動範圍有些可能來自玉山國家公園以外更廣的地區。另就台灣黑熊現今於全島的分布範圍來看，野外及部落訪查的資料目前皆尚未發現有類似大分這般會季節性吸引大量黑熊聚集的棲息環境 (黃美秀等 2010b)，此亦顯示大分地區對於玉山國家公園及鄰近地區的黑熊族群之獨特地位和重要性。

熊科動物的季節性移動或遷移會受到不斷變化的食物資源條件 (包括豐富度及分布) 影響，而在不同的海拔高度或不同類型的棲息環境之間移動，以尋找不同的食物資源，有時移動會達 50 km 或更遠以上的距離，遠超出其平常的活動範圍；甚至在某些年，也有大批的熊會朝同一食物資源集中的地區聚集，甚至走出歷史性的熊徑，長度達數 10 km 遠 (Garshelis 2009)。因此，深入瞭解活動於大分地區的黑熊個體所包括的實際活動地理範圍，更能協助我們瞭解大分地區或整個國家公園之於全島

黑熊族群的生態角色及可能的保育效能。此外，由於關鍵食物如殼斗科果實對於熊類秋冬季的移動有重要性的影響，故若能掌握大分地區的食物資源變動情況，配合非侵入法進行遺傳基因型檢定技術，則不僅可以藉由該調查樣點掌握該區域黑熊的族群數量，也可以藉由針對堅果結實豐盛的年度進行連續且一致性的長期監測，以達到利用簡易技術而監測族群變動的目標。

黑熊季節性活動於大分的程度應該與該區食物資源的供應狀況有密切相關，然相較於青剛櫟季，黑熊的相對豐富度於非青剛櫟季則明顯偏低，且年間變動較不明顯。這可能與季節性重要食物的可得性有關係。台灣黑熊為雜食性動物，在玉山國家公園地區，春夏季以草本植物和漿果類為主，秋冬季則以殼斗科堅果為主食 (Hwang *et al.* 2002)。青剛櫟為大分地區的優勢物種且集中分布(黃美秀等 2009b)，再加上黑熊對於堅果的可能偏好(邱昌宏 2007)，該地堅果產量年間變動影響黑熊於此區的數量和活動模式(Hwang *et al.* 2007)。反之，草本植物和漿果類食物於樣區的分布則無特別集中分布的狀況，而且許多漿果多為零星分布。故黑熊於非青剛櫟季出現於大分的情況，不僅稀疏，且偶或受到某些特定果實產量左右。例如於 2008 年 4 月曾記錄到 4 坨排遺的內含物為山櫻花(*Prunus campanulata*)的果實故推測覓食山櫻花果實是非青剛櫟季 4 月和 5 月仍有黑熊紀錄的原因之一。除山櫻花外，研究期間樣區紀錄到黑熊取食其他非堅果類食物包括 9 月至 10 月的呂宋莢蒾(*Viburnum luzonicum*)和台灣蘋果(*Malus doumeri*)、有台灣肉桂、台灣朴樹(*Celtis formosana*)和巒大越橘(*Vaccinium randaiensis*)，以及地上被熊挖掘過的蜂窩。

大型哺乳動物一般擁有比較廣泛的食性，常會因應食物資源的可得性而改變牠們的資源利用和食物組成，故食性呈現出季節性或區域性的差異(Feldhamer 2002, Davis *et al.* 2006)。牠們也會改變移動、活動範圍和空間

利用型式，以配合環境中資源的時空變動性，因而使得動物族群的分布和相對數量產生時間或空間性的變化(Mauritzen *et al.* 2001, Edwards *et al.* 2009)。例如，秋季的美洲黑熊會因櫟實的生產，而離開春、夏季的活動區域，移動並聚集到有豐富櫟實來源的地區(Garshelis and Pelton 1981, Vaughan 2002)。日本的亞洲黑熊在夏季則會利用高海拔地區(2,100~2,300 m)，秋季則會下降到中、低海拔地區(1,000~1,500 m)，覓食堅果和尋找冬眠巢穴(Izumiyama and Shiraishi 2004)。

台灣黑熊的相對豐富度之季節性變動非常明顯，自動相機 OI 值於整體青剛櫟結果季顯著大於非青剛櫟結果季，且平均值差異超過 10 倍；在各年內的 2 個季節，也都以結果季大於非結果季。季節性的自動相機調查結果與同時期樣線的痕跡結果(結果季: 3.08 vs. 非結果季: 0.09 痕跡數/月*km, 林冠甫 2009)一致。

青剛櫟果實的生產與否影響本區黑熊的季節性食性組成和移動(移入和移出)，推測為樣區黑熊族群豐富度變動的最大的原因。意即當青剛櫟結果時，黑熊為取食櫟實而移入大分地區，造成時間上區域性黑熊相對數量的變動。此外，當青剛櫟結果豐盛時，無線電追蹤顯示個體的全日活動程度和停留在大分的時間都隨之提高(Hwang 2003, Hwang and Garshelis 2007)，這也可能某種程度導致大分地區於青剛櫟結果季(尤其是豐年時)，出現較高的台灣黑熊相對豐富度(OI 值或痕跡)。

二、 偶蹄類動物

本研究發現除野山羊和山羌之外，整體而言，水鹿和野豬相較於非青剛櫟結果季，於各年結果季時皆有較高的相對豐富度，與台灣黑熊的季節性變動趨勢相似，但各種動物於青剛櫟結果季和非結果季間、不同年的季節間，以及各季節年間的變動程度不盡相同。

1. 台灣野豬

大分地區野豬之於青剛櫟果實可得行的季節性出現頻度與黑熊相同，在青剛櫟結果季

有較高相對豐富度。野豬和黑熊皆為雜食性動物，野豬的動物性食物以昆蟲、昆蟲幼蟲等無脊椎動物為主，植物性食物則包含殼斗科的果實；牠們似乎偏好以殼斗科植物為優勢的原始闊葉林之棲地類型，在櫟實生產的季節，也較容易發現其排遺(吳幸如 1993)。

櫟實是歐洲野豬(*Sus scrofa*)秋冬季的主要食物來源(Wood and Roark 1980, Graves 1984)，此時胃內食物中櫟實和胡桃之相對體積超過 80%，櫟實的出現頻度更接近 90%(Vernon and Conley 1972)。研究者在現場調查也發現，青剛櫟結果季紀錄的部分野豬排遺中可看到櫟實果皮的碎片，故可推測櫟實為野豬季節性的重要食物。

櫟實的生產和產量也會影響歐洲野豬的活動範圍、移動、活動力、棲地利用和族群動態(Singer *et al.* 1981, Massei *et al.* 1997)。歐洲野豬會因應食物資源的可得性，而進行海拔間的季節性遷徙，從春夏季活動區域移動到秋冬季櫟實生產的地區，此不同季節間活動區域中心的距離差異約為 6 km (Singer *et al.* 1981)。雖然有的學者認為台灣野豬在秋冬季的遷徙可能和櫟實的成熟有關(趙榮台、方國運 1988)，但在台灣尚缺乏野豬遷徙的確切證據。從本研究的資料來看，大分地區青剛櫟結果季之於野豬的吸引力類似黑熊的情況。

然而，相較於黑熊相對豐富度隨對樣區青剛櫟結果量增加而提高，野豬卻呈降低的趨勢(圖 3)。推測可能原因包括：(1) 野豬對於青剛櫟果實之專一性不若黑熊高，大分地區以外區域其他食物的豐富度也可能會影響其對大分地區食物資源的利用程度。(2) 由於食物競爭關係，野豬可能會避免至高密度黑熊(2008年)的地區覓食，導致該年相對豐富度較低。(3) 基於研究者於樣區多年的活動經驗，野外初步觀察發現野豬及其痕跡似乎有逐年減少的情況，故此三年青剛櫟結果季的豐富度變化是否與玉山國家公園地區的族群波動有關係，則有待更密集的監測資料。

2. 台灣水鹿

水鹿、山羌和台灣野山羊 3 種偶蹄類為草食性反芻動物，以禾本科草類、非禾草類的草本植物和喬木、灌木類的樹葉為主食(陳擎霞 1990, 呂光洋等. 1991, 李玲玲、林宗以 2003, 梁又仁 2005)。國內目前尚無水鹿食用櫟實的紀錄，可能與採用排遺植物碎片顯微分析法(microhistological analysis)，無法偵測或區別易被消化分解的食物如櫟實有關(李玲玲、林宗以 2003)。但國外已有諸多研究發現多種鹿科動物取食櫟實的情形，甚至是有些種類秋冬季的主要食物，包括白尾鹿(*Odocoileus virginianus*, McCullough 1985, Wentworth 1990)、紅鹿(*Cervus elaphus*, Bugalho *et al.* 2005)和梅花鹿等(*Cervus Nippon*, Weerasinghe and Takatsuki 1999)。本研究則觀察到水鹿會食用青剛櫟果實，在 2008 年 11 月有一台自動相機曾記錄到，黑熊爬上青剛櫟樹覓食後(11 月 20 日，清晨 3:40)，造成許多果實和樹葉落至地面，接著在當天晚上 22:56 開始，13 分鐘內連續拍下 18 張同一隻水鹿取食掉落青剛櫟果實和樹葉過程的相片。

許多鹿科動物的食性不僅廣泛，也會因應食物資源的品質和可得性之季節變化，而進行長距離移動或遷徙，或改變移動模式，以反應資源的區塊分布，如白尾鹿(Carlock *et al.* 1993, Feldhamer 2002)，黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*, Schoen and Kirchoff 1985, Garrott *et al.* 1987, Thomas and Irby 1990)，梅花鹿(Sakuragi *et al.* 2003, Igota *et al.* 2004)，紅鹿(Luccarini *et al.* 2006)和獐鹿(*Capreolus capreolus*, Mysterud 1999, Ramanzin *et al.* 2007)等。水鹿的相對豐富度於青剛櫟結果季及非結果季雖無顯著差異，然若依據食用櫟實的行為來看，樣區櫟實生產時應該仍具有吸引水鹿前來覓食的作用，而使連續二年的相對豐富度於青剛櫟結果季仍略高於非結果季。

3. 山羌

樣區最優勢的兩種偶蹄類動物，山羌和水鹿，各季於樣區皆有相當的豐度，OI 值皆大於 3，然季節性相對豐富度與青剛櫟結果與否

無顯著關係。

國內過去對山羌的食性並無量化的研究，多數的研究指出山羌和同屬動物是以嫩枝芽、樹葉和漿果為主的精食者(concentrate feeder, 陳擎霞 1990, 滕麗微等 2004, Ilyas and Khan 2003)；但原住民訪談及覓食痕跡的間接證據則顯示，山羌會取食青剛櫟的果實(陳擎霞 1990)。一般體型較小的反芻動物，單位體重所需能量要比體型較大的動物來的多，加上消化道較短，食性偏向易消化和高品質的食物(Jarman 1974, Hofmann 1989)。因此以櫟實的高能量特性(Pekins and Mautz 1987, Kirkpatrick and Pekins 2002)來看，櫟實或許亦可能提供山羌季節性的食物能量來源，但櫟實本身對山羌食性的重要度和偏好度則仍不清楚。

動物的棲地利用亦受棲地類型、遮蔽、窩巢區、人為干擾等其他巨觀或微觀的生態因子影響(Weaver and Pelton 1994, Cuesta *et al.* 2003, Rueda *et al.* 2008)。山羌和中國的赤麂(*Muntiacus muntjak*)這些較小型的鹿科動物常出現、甚至偏好灌叢高度較高或覆蓋度高的棲地(McCullough *et al.* 2000, Hemami *et al.* 2004, Teng *et al.* 2004)。大分青剛櫟森林底層空曠，草本層和灌木層的覆蓋度低，可能減少山羌的其他食物來源以及所需的遮蔽程度，從而影響到其在青剛櫟結果季到青剛櫟林內覓食。

2008 年青剛櫟果實的結果產量雖是三年中特別高的(黃美秀等. 2009a)，但該年的山羌 OI 值卻是最低的，我們推測這可能與棲地利用和掠食風險有關。雖然 4 種偶蹄類動物皆為黑熊的潛在獵物，然其中又以體型較小的山羌為主(Hwang *et al.* 2002)。該年青剛櫟大量結果不僅吸引大量黑熊聚集，自動照相機也發現山羌的另一潛在掠食者—黃喉貂，於該時的 OI 值(1.44)鮮見地高，為其他季節的 3-5 倍(林冠甫 2009)。加上樣區青剛櫟林底層的遮蔽度低，高密度的掠食壓力可能會減少山羌對於此區的利用，從而影響山羌的相對豐富度於青剛櫟結果季之年間變動。

另一方面，偶蹄類動物亦可能因食性和覓食策略與台灣黑熊不同，而其族群的相對豐富度遂產生不同變化。Kirkpatrick and Pekins (2002)發現當櫟實很充足時，有些野生動物可以在短時間內食用非常大的食物，而快速滿足能量的需求，以減少覓食的時間，或因食物產量豐富，動物反而移動較少，且距離較短(Schoener 1981)，動物活動程度的改變不僅可以降低能量的支出，並減少被掠食的機會。

4. 台灣野山羊

與其他 4 種大型哺乳動物略異，野山羊於樣區的相對豐富度於年間或季節間的變化皆不顯著。國內目前尚無台灣野山羊直接食用殼斗科果實的文獻但其近親動物中，中國的鬣羚(*Capricornis sumatraensis*)則會食用殼斗科植物中茅栗(*Castanea seguinii*)和思茅槲櫟(*Quercus glandulifera*)的果實(宋延齡等 2005)。日本鬣羚(*Capricornis crispus*)在秋冬季也會取食掉落的蒙古櫟(*Quercus mongolica*)櫟實，且當積雪覆蓋未超過 10 cm 深時，仍會挖掘積雪以覓食櫟實(Ochiai 1999)。上述研究和台灣的研究(呂光洋等 1991)皆指出，山羊的主食為木本植物的樹葉、嫩枝芽和草本植物。由此或可推測櫟實於野山羊食性之重要性可能不如黑熊、野豬和水鹿。另一方面，由於台灣本土的相關文獻非常缺乏，建議未來研究應加強偶蹄類動物對於櫟實的利用情形，以助於瞭解各種動物的季節性食性和食物偏好的情形。

台灣野山羊的 OI 值是 5 種大型哺乳動物中最少者。野山羊一般喜歡在崩塌地和碎石坡活動及覓食，推測與躲避敵害和取食該地草本植物有關(呂光洋、黃郁文 1987, 陳月玲 1990, 蔡佳淳 2005)。現場調查發現野山羊排遺的出現地點多在較開闊或樹冠層鬱閉度較低的環境，但本研究自動相機的樣點則選擇林木鬱鬱處，也有可能因此低估野山羊的相對豐富度。

結論

維繫生態系功能及永續的動物族群為生

態保育的重要目標之一。本研究於大分地區所記錄到的 4 種偶蹄目(鹿科：山羌和台灣水鹿, 牛科：台灣野山羊, 豬科：台灣野豬)和 1 種食肉目大型哺乳類動物, 即台灣黑熊。其中除了台灣野豬之外, 皆為保育類野生動物, 台灣黑熊則被列為第 I 類瀕臨絕種野生動物, 顯見此地區對於大型野生動物保育之重要性。大分地區為台灣黑熊之高密度基準區(high-density benchmark), 該地青剛櫟結果狀況除了顯著地影響台灣黑熊的食性、移動和活動之外, 也會季節性地提高野豬及水鹿的相對豐富度。不同物種於季節間和年間的變動程度不盡相同, 這除了與青剛櫟結果有關之外, 其他食物資源的可得性和分布、動物食性和行為, 以及物種間之交互作用等因素影響大型哺乳動物對於此地區的利用程度。故欲釐清森林生態系與大型哺乳類動物之互動關係, 不僅有賴於物種基本生物學如食性和繁殖行為等資訊的掌握, 也需瞭解各項重要環境條件於地景尺度上的分布情況, 並透過長期、有系統的監測計畫, 以瞭解目標物種和環境資源的時空變化。

誌謝

本研究承蒙內政部營建署玉山國家公園管理處長期經費補助及各項行政上的協助, 嘉義大學許富雄助理教授、特有生物研究保育中心前副主任楊吉宗先生、屏東科技大學裴家騏教授、東華大學吳海音副教授, 以及姜博仁博士對於本研究提供諸多寶貴建議和相關資訊, 特此感謝。野外的繁重調查工作則感謝眾多研究志工的協助。

引用文獻

吳幸如。1993。臺灣野豬棲地利用及行為之研究。國立台灣師範大學碩士論文, 89 頁。
吳海音。2005。玉山國家公園東部園區台灣黑熊及偶蹄目動物群聚研究。內政部營建署玉山國家公園管理處, 68 頁。

呂光洋、黃郁文。1987。臺灣長鬃山羊(*Capricornis crispus swinhoei*)之生態學上之初步探討(二)。行政院農委會 76 年生態研究第 011 號, 38 頁。

呂光洋、黃郁文、張巍薩、陳定昆、曹潔如。1991。臺灣長鬃山羊(*Capricornis crispus swinhoei*)之生態研究(四)－食草種類及食草之能量和養分季節變化之分析。行政院農委會 80 年生態研究第 008 號。

宋延齡、鞏會生、曾治高、王學志、朱樂、趙納助。2005。鬣羚食性的研究。動物學雜誌 40:50-56。

李玲玲、林宗以。2003。台灣水鹿(*Cervus unicolor swinhoei*)的食性研究。行政院農委會林務局, 72 頁。

林冠甫。2009。玉山國家公園大分地區櫟實結果對於大型哺乳動物豐富度之影響。國立屏東科技大學碩士論文, 115 頁。

邱昌宏。2007。圈養亞洲黑熊之食物偏好。國立屏東科技大學碩士論文, 44 頁。

梁又仁。2005。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。國立屏東科技大學碩士論文, 60 頁。

陳月玲。1990。臺灣長鬃山羊(*Capricornis crispus swinhoei*)棲地及行為之研究。國立臺灣師範大學。碩士論文, 60 頁。

陳擎霞。1990。宜蘭縣舊金洋地區台灣山羌棲息地之選擇及其植被分析。行政院農業委員會 79 年生態研究 015 號, 56 頁。

黃美秀、林冠甫、何冠助。2010a。玉山國家公園台灣黑熊族群生態學及遺傳狀況評估研究(1/4)。內政部營建署玉山國家公園管理處, 94 頁。

黃美秀、林冠甫、張書德、何冠助、葉炯章。2009a。玉山國家公園台灣黑熊族群生態學及保育研究(4/4)。內政部營建署玉山國家公園管理處, 133 頁。

黃美秀、林冠甫、賴秀芬。2008。玉山國家公

- 園台灣黑熊族群生態學及保育研究 (3/4)。內政部營建署玉山國家公園管理處, 75 頁。
- 黃美秀、潘怡如、蔡幸蓓、郭彥仁、林冠甫。2010b。臺灣黑熊分布預測模式及保育行動綱領之建立(1)。行政院農業委員會林務局保育研究系列第 98-23 號, 127 頁。
- 黃美秀、賴秀芬、林冠甫、葉慶龍。2009b。玉山國家公園台灣黑熊重要棲息地—大分地區之植群生態及森林更新。國家公園學報 19(1):62-82。
- 裴家騏。1998。利用自動照相設備記錄野生動物活動模式之評估。台灣林業科學 13:317-324。
- 裴家騏、姜博仁。2002。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(一)。行政院農委會保育研究系列第 90-6 號, 62 頁。
- 裴家騏、陳朝圳、吳守從、滕民強。1997。利用自動照相設備與地理資訊系統研究森林野生動物族群之空間分布。中華林學季刊 30:279-289。
- 趙榮台、方國運。1988。臺灣野豬(*Sus scrofa taiwanus*)之生態與行為研究(I)。行政院農業委員會 77 年生態研究第 009 號, 51 頁。
- 滕麗微、劉振生、宋延齡、李善元、符明利。2004。海南大田國家級自然保護區赤麂的食性。動物學報 50:511-518。
- 蔡佳淳。2005。丹大地區台灣長鬃山羊(*Nemorhaedus swinhoei*)的活動以及原住民之利用方式。國立臺灣師範大學碩士論文, 59 頁。
- Albon, S. D., B. Mitchell, and B. W. Staines. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. *The Journal of Animal Ecology* 52:969-980.
- Bugalho, M. N., J. A. Milne, R. W. Mayes, and F. C. Rego. 2005. Plant-wax alkanes as seasonal markers of red deer dietary components. *Canadian Journal of Zoology* 83:465-473.
- Carlock, D. M., K. E. Kammermeyer, L. E. McSwain, and E. J. Wentworth. 1993. Deer movements in relation to food supplies in the Southern Appalachians. Pages 16-23 in *Proceedings of the Annual Conference Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*.
- Clark, J. D., D. L. Clapp, K. G. Smith, and B. Ederington. 1994. Black bear habitat use in relation to food availability in the interior highlands of Arkansas. Pages 309-318 in *International Conference on Bear Research and Management*.
- Cuesta, F., M. F. Peralvo, and F. T. van Manen. 2003. Andean bear habitat use in the Oyacachi River Basin, Ecuador. *Ursus* 14:198-209.
- Davis, H., R. D. Weir, A. N. Hamilton, and J. A. Deal. 2006. Influence of phenology on site selection by female American black bears in coastal British Columbia. *Ursus* 17:41-51.
- Edwards, M. A., J. A. Nagy, and A. E. Derocher. 2009. Low site fidelity and home range drift in a wide-ranging, large Arctic omnivore. *Animal Behaviour* 77:23-28.
- Elkinton, J. S., W. M. Healy, J. P. Buonaccorsi, G. H. Boettner, A. M. Hazzard, and H. R. Smith. 1996. Interactions among gypsy moths, white-footed mice, and acorns. *Ecology* 77:2332-2342.
- Feldhamer, G. A. 2002. Acorns and white-tailed deer. Pages 215-223 in W. J. McShea, and W. M. Healy, eds. *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Fuller, T. K., and P. R. Sievert. 2001. Carnivore demography and consequences of changes in prey availability. Pages 163-178 in J. L. Gittleman, S. M. Funk, D. W. MacDonald, and R. K. Wayne, eds. *Carnivore conservation*. Cambridge University Press, London, United Kingdom.
- Garrott, R. A., G. C. White, R. M. Bartmann, L. H. Carpenter, and A. W. Alldredge. 1987. Movements of female mule deer in Northwest Colorado. *The Journal of Wildlife Management* 51:634-643.
- Garshelis, D. L. 2006. On the allure of noninvasive genetic sampling - putting a face to the name. *Ursus* 17:109-123.
- Garshelis, D. L. 2009. Family Ursidae (bears). Pages 448-497 in D. E. Wilson, and R. A. Mittermeier, eds. *Handbook of the Mammals of the World. Volume 1: Carnivores*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Garshelis, D. L., and M. R. Pelton. 1981. Movements of black bears in the Great Smoky Mountains National Park. *The Journal of Wildlife Management* 45:912-925.
- Gibbs, J. P. 2000. Monitoring populations. Pages 213-252 in L. Boitani, and T. K. Fuller, eds. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, USA.
- Graves, H. B. 1984. Behavior and ecology of wild and feral swine (*Sus Scrofa*). *Journal of Animal Science* 58:482-492.
- Greenberg, C. H., and B. R. Parresol. 2002. Dynamics

- of acorn production by five species of Southern Appalachian oaks. Pages 149-172 in W. J. McShea, and W. M. Healy, eds. *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Hashimoto, Y. 2002. Seasonal food habits of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in the Chichibu Mountains, Japan. *Mammal Study* 27:65-72.
- Hashimoto, Y., M. Kaji, H. Sawada, and S. Takatsuki. 2003. Five-year study on the autumn food habits of the Asiatic black bear in relation to nut production. *Ecological Research* 18:485-492.
- Hemami, M. R., A. R. Watkinson, and P. M. Dolman. 2004. Habitat selection by sympatric muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in a lowland commercial pine forest. *Forest Ecology and Management* 194:49-60.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-457.
- Holter, J. B., and H. H. Hayes. 1977. Growth in white-tailed deer fawns fed varying energy and constant protein. *The Journal of Wildlife Management* 41:506-510.
- Huygens, O. C., and H. Hayashi. 2001. Use of stone pine seeds and oak acorns by Asiatic black bears in central Japan. *Ursus* 12:47-50.
- Hwang, M.-H., D. L. Garshelis, Y.-H. Wu, and Y. Wang. 2010. Home ranges of Asiatic black bears in the Central Mountains of Taiwan: Gauging whether a reserve is big enough. *Ursus* 21:81-96.
- Hwang, M. H. 2003. Ecology of Asiatic black bear (*Ursus thibetanus formosanus*) and people-bear interactions in Yushan National Park, Taiwan. Dissertation, University of Minnesota, Twin Cities, Minnesota.
- Hwang, M. H., and D. L. Garshelis. 2007. Activity patterns of Asiatic black bears (*Ursus thibetanus*) in the Central Mountains of Taiwan. *Journal of Zoology* 271:203-209.
- Hwang, M. H., D. L. Garshelis, and Y. Wang. 2002. Diets of Asiatic black bears in Taiwan, with methodological and geographical comparisons. *Ursus* 13:111-125.
- Igota, H., M. Sakuragi, H. Uno, K. Kaji, M. Kaneko, R. Akamatsu, and K. Maekawa. 2004. Seasonal migration patterns of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 19:169-178.
- Ilyas, O., and J. A. Khan. 2003. Food habits of barking deer (*Muntiacus muntjak*) and goral (*Naemorhedus goral*) in Binsar Wildlife Sanctuary, India. *Mammalia* 67:521-531.
- Izumiyama, S., and T. Shiraiishi. 2004. Seasonal changes in elevation and habitat use of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in the Northern Japan Alps. *Mammal Study* 29:1-8.
- Jackson, R. M., J. D. Roe, R. Wangchuk, and D. O. Hunter. 2006. Estimating snow leopard population abundance using picturegraphy and capture-recapture techniques. *Wildlife Society Bulletin* 34:772-781.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215-267.
- Kays, R. W., and K. M. Slauson. 2008. Remote cameras. Pages 110-140 in R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, and J. C. Ray, eds. *Noninvasive survey methods for carnivores*. Island Press, Washington, DC.
- Kirkpatrick, R. L., and P. J. Pekins. 2002. Nutritional value of acorns for wildlife. Pages 173-181 in W. J. McShea, and W. M. Healy, eds. *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Koenig, W. D., and J. M. H. Knops. 2002. The behavioral ecology of masting in oaks. Pages 129-148 in W. J. McShea, and W. M. Healy, eds. *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Koenig, W. D., and J. M. H. Knops. 2005. The mystery of masting in trees. *American Scientist* 93:340-347.
- Koenig, W. D., R. L. Mumme, W. J. Carmen, and M. T. Stanback. 1994. Acorn production by oaks in Central Coastal California: variation within and among years. *Ecology* 75:99-109.
- Lancia, R. A., W. L. Kendall, K. H. Pollock, and J. D. Nichols. 2005. Estimating the number of animals in wildlife populations. Pages 106-153 in C. Braun, ed. *Techniques for Wildlife Investigations and Management*. Wildlife Society, Bethesda, Maryland.
- Luccarini, S., L. Mauri, S. Ciuti, P. Lamberti, and M. Apollonio. 2006. Red deer (*Cervus elaphus*) spatial use in the Italian Alps: home range patterns, seasonal migrations, and effects of snow and winter feeding. *Ethology Ecology & Evolution* 18:127-145.
- Massei, G., P. V. Genov, B. W. Staines, and M. L. Gorman. 1997. Factors influencing home range and activity of wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean coastal area. *Journal of Zoology* 242:411-423.
- Mauritzen, M., A. E. Derocher, and O. Wiig. 2001. Space-use strategies of female polar bears in a dynamic sea ice habitat. *Canadian Journal of Zoology* 79:1704-1713.
- McCullough, D. R. 1985. Variables influencing food habits of white-tailed deer on the George Reserve. *Journal of Mammalogy* 66:682-692.
- McCullough, D. R., K. C. J. Pei, and Y. Wang. 2000. Home range, activity patterns, and habitat relations of Reeves' muntjacs in Taiwan. *Journal of Wildlife Management* 64:430-441.
- McDonald, J. E., and T. K. Fuller. 2005. Effects of spring acorn availability on black bear diet, milk composition, and cub survival. *Journal of Mammalogy* 86:1022-1028.

- McShea, W. J. 2000. The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations. *Ecology* 81:228-238.
- McShea, W. J., and W. M. Healy. 2002. Oaks and acorns as a foundation for ecosystem management. Pages 1-9 in W. J. McShea, and W. M. Healy, eds. Oak forest ecosystems : ecology and management for wildlife. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- McShea, W. J., W. M. Healy, P. Devers, T. Fearer, F. H. Koch, D. Stauffer, and J. Waldon. 2007. Forestry matters: Decline of oaks will impact wildlife in hardwood forests. *Journal of Wildlife Management* 71:1717-1728.
- Mysterud, A. 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. *Journal of Zoology* 247:479-486.
- Noyce, K. V., and D. L. Garshelis. 1997. Influence of natural food abundance on black bear harvests in Minnesota. *The Journal of Wildlife Management* 61:1067-1074.
- Ochiai, K. 1999. Diet of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) on the Shimokita Peninsula, northern Japan, in reference to variations with a 16-year interval. *Mammal Study* 24:91-102.
- Oka, T., S. Miura, T. Masaki, W. Suzuki, K. Osumi, and S. Saitoh. 2004. Relationship between changes in beechnut production and Asiatic black bears in northern Japan. *Journal of Wildlife Management* 68:979-986.
- Pekins, P. J., and W. W. Mautz. 1987. Acorn usage by deer: significance of oak management. *Northern Journal of Applied Forestry* 4:124-128.
- Pekins, P. J., and W. W. Mautz. 1988. Digestibility and nutritional value of autumn diets of deer. *The Journal of Wildlife Management* 52:328-332.
- Ramanzin, M., E. Sturaro, and D. Zanon. 2007. Seasonal migration and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Italian eastern Alps. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 85:280-289.
- Reid, D., M. Jiang, Q. Teng, Z. Qin, and J. Hu. 1991. Ecology of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in Sichuan, China. *Mammalia* 55:221-237.
- Rueda, M., S. Rebollo, L. Galvez-Bravo, and A. Escudero. 2008. Habitat use by large and small herbivores in a fluctuating Mediterranean ecosystem: Implications of seasonal changes. *Journal of Arid Environments* 72:1698-1708.
- Ryan, C. W., J. C. Pack, W. K. Igo, J. C. Rieffenberger, and A. B. Billings. 2004. Relationship of mast production to big-game harvests in West Virginia. *Wildlife Society Bulletin* 32:786-794.
- Sakuragi, M., H. Igota, H. Uno, K. Kaji, M. Kaneko, R. Akamatsu, and K. Maekawa. 2003. Benefit of migration in a female sika deer population in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 18:347-354.
- Schaller, G. B., T. Qitao, K. G. Johnson, W. Xiaoming, S. Heming, and H. Jinchu. 1989. The feeding ecology of giant pandas and Asiatic black bears in the Tangjiahe reserve, China. Pages 212-241 in J. L. Gittleman, ed. Carnivore behavior, ecology, and evolution. Cornell University Press, New York, USA.
- Schoen, J. W., and M. D. Kirchoff. 1985. Seasonal distribution and home-range patterns of Sitka black-tailed deer on Admiralty Island, Southeast Alaska. *Journal of Wildlife Management* 49:96-103.
- Schoener, T. W. 1981. An empirically based estimate of home range. *Theoretical Population Biology* 20:281-325.
- Seddon, P. J., and T. Leech. 2008. Conservation shortcut, or long and winding road? A critique of umbrella species criteria. *Oryx* 42:240-245.
- Servello, F. A., and R. L. Kirkpatrick. 1987. Regional variation in the nutritional ecology of ruffed grouse. *The Journal of Wildlife Management* 51:749-770.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape era? *Biological Conservation* 83:247-257.
- Singer, F. J., D. K. Otto, A. R. Tipton, and C. P. Hable. 1981. Home ranges, movements, and habitat use of European wild boar in Tennessee. *Journal of Wildlife Management* 45:343-353.
- Teng, L. W., Z. S. Liu, Y. L. Song, and Z. G. Zeng. 2004. Forage and bed sites characteristics of Indian muntjac (*Muntiacus muntjak*) in Hainan Island, China. *Ecological Research* 19:675-681.
- Thomas, T. R., and L. R. Irby. 1990. Habitat use and movement patterns by migrating mule deer in southeastern Idaho. *Northwest Science* 64:19-27.
- Todd, A. W., and L. B. Keith. 1983. Coyote demography during a snowshoe hare decline in Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 47:394-404.
- Vander Wall, S. B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *Botanical Review* 67:74-117.
- Vaughan, M. R. 2002. Oak trees, acorns, and bears. Pages 224-240 in W. J. McShea, and W. M. Healy, eds. Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Vernon, G. H., and R. H. Conley. 1972. Fall foods of European wild hogs in the Southern Appalachians. *The Journal of Wildlife Management* 36:854-860.
- Weaver, K. M., and M. R. Pelton. 1994. Denning ecology of black bears in the Tensas river basin of Louisiana. Pages 427-433 in International Conference on Bear Research and Management.
- Weerasinghe, U. R., and S. Takatsuki. 1999. A record of acorn eating by sika deer in western Japan. *Ecological Research* 14:205-209.
- Wentworth, J. M. 1990. Influence of acorn use on nutritional status and reproduction of deer in the Southern Appalachians. Pages 142-154 in Proceedings of the Annual Conference Southeastern Association of Fish and Wildlife

- Agencies.
- Wentworth, J. M., A. S. Johnson, P. E. Hale, and K. E. Kammermeyer. 1992. Relationships of acorn abundance and deer herd characteristics in the Southern Appalachians. *Southern Journal of Applied Forestry* 16:5-8.
- Wilson, G. J., and R. J. Delahay. 2001. A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildlife Research* 28:151-164.
- Wolff, J. O. 1996. Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy* 77:850-856.
- Wood, G. W., and D. N. Roark. 1980. Food habits of feral hogs in Coastal South Carolina. *The Journal of Wildlife Management* 44:506-511.