

誰吃了青剛櫟(*Cyclobalanopsis glauca*)? 玉山國家公園大分地區的櫟實取食壓力

郭彥仁¹，翁國精¹，黃美秀^{1,2}

¹國立屏東科技大學獸醫學院野生動物保育研究所；²通訊作者 E-mail:

hwangmh@mail.npust.edu.tw

[摘要] 殼斗科果實為許多野生動物重要的食物資源，但動物對於種子的掠食會造成種子死亡，從而影響植物的更新和森林演替過程。本研究旨在瞭解玉山國家公園東部園區的大分地區之主要樹種青剛櫟(*Cyclobalanopsis glauca*)櫟實被各種哺乳動物取食的狀況。此區也是目前已知臺灣黑熊分布的熱點，青剛櫟結果影響黑熊和其他野生動物的移動和活動模式。我們於 2010 年 11 月至 2011 年 1 月，利用紅外線自動相機記錄到 6 種掠食者會取食人工擺設地面的櫟實，鼠類動物取食次數最高(79%)，其次為水鹿(*Rusa unicolor*) (15%)，二者累計取食總量分別為 20%和 73%，為最主要的地面櫟實掠食者。其他 4 種掠食者累計取食數量僅占 7%。本研究顯示大分的水鹿和鼠類是主要地面青剛櫟櫟實掠食者，且櫟實被掠食的壓力與掠食者出現頻度有關。本研究雖然低估樹冠層的櫟實掠食者的重要性，然此結果乃是臺灣首次勾勒出在瀕危的臺灣黑熊分布的重要棲息地中，野生動物與殼斗科森林的複雜動態關係，並期盼透野外第一手的觀察資料和相關的討論引起對此森林更新更多關注。

關鍵字：森林更新、臺灣黑熊、種子掠食者、櫟實、種子命運

Who Ate the *Cyclobalanopsis glauca* Acorns: Acorn Predation in Dafen, Yushan National Park, Taiwan

Yen Jen Kuo¹, Guo-Jing Weng¹ and Mei-Hsiu Hwang^{1,2}

¹Institute of Wildlife Conservation, College of Veterinary Medicine, National Pingtung University of Science and Technology, Taiwan; ²Corresponding author E-mail: *hwangmh@mail.npust.edu.tw*

ABSTRACT While acorns are important food for wildlife, seed consumption by animals can lead to failure of oak forest regeneration. This study aims to understand the effect of various wildlife predation on the acorns of ring-cupped oak (*Cyclobalanopsis glauca*) in Dafen, Yushan National Park, Taiwan. Six species of ground acorn predators were identified. Small rodents and the Formosan sambars (*Rusa unicolor*) ate or used ring-cupped oak acorns, with high seed removal rates of 79% and 15%, respectively. However, the Formosan sambars consumed most of the acorns (73%), followed by rodents (20%). Sambars and rodents were the main acorn seed predators in the study area, and their occurrences were related to the removal pressure of acorns. Although our result may underestimate impact from acorn predators in tree canopies, this has been the first attempt to affirm the complex interaction between wildlife and oak forests in a critical habitat for the endangered Formosan black bears. We also hope to draw more attention to forest

regeneration through first-hand on-site observation and extensive discussion.

Keywords: forest regeneration, Formosan black bear, seed predator, acorn, seed fate

前言

在森林演替的過程中，植物的更新會影響森林的結構與未來演替的方向，從而影響野生動物的棲息環境(MacDougall *et al.* 2010)。植物更新代表新的個體彌補死亡的個體的數量，以維持族群永續的生存，其過程包含從母樹的開花授粉、果實發育成熟掉落、發芽長出新個體等階段(Johnson *et al.* 2009)。植物透過種子繁殖後代，然種子階段卻是生活史中死亡率最高的時期，其中影響因素除了環境資源匱乏之外，另一關鍵因素乃動物的掠食作用(Janzen 1971, Wall *et al.* 2005)。探討植物種子成熟掉落、被動物掠食或是播遷(dispersal)，直到種子發芽長成幼苗的這段過程，也就是探究種子與周遭環境的各種互動過程，稱之種子命運(seed fate)(Forget *et al.* 2005)。從種子在母樹上開始，直到成熟掉落到母樹附近的地面，種子在等待發芽的過程當中，可能會被非生物力量(如風力、重力、水力)與生物力量(如昆蟲、鳥類和哺乳動物等)播遷，同時面臨各種不同掠食者的取食而死亡。這些種子掠食者(seed predator)透過覓食活動而使種子數量減少，導致大部分種子無法順利長成幼苗，僅有少部分躲過掠食的種子能夠成長為幼苗(Fenner and Thompson 2005)。因此，種子掠食者對於森林演替間接產生程度不一的影響。

殼斗科植物的果實俗稱為櫟實(acorn)。相較於其他果實，櫟實含有較高的脂肪和營養(Vander Wall 2001)。對動物而言，這代表高消化率、高代謝率的食物資源，故擁有較高的取食價值(Servello and Kirkpatrick 1987, Kirkpatrick and Pekins 2002, 陳亞萱 2009)。櫟實遂成為很多野生動物重要的食物來源，包括嚙齒類、鹿科和熊科動物等(McShea and Healy 2002, Johnson *et al.* 2009)，如美洲黑熊(*Ursus*

americana)、馬來熊(*Helarctos malayanus*)、亞洲黑熊(*U. thibetanus*)等(Garshelis 2009)。因此，殼斗科植物演替歷程面對嚴苛的自然篩選，包含掠食者捕食的壓力、環境資源限制，以及物種間的競爭作用等(Tyler *et al.* 2006)。有些研究則指出，野生動物對於櫟實和幼苗的過度掠食可能是造成櫟林更新失敗的主因(Rooney and Waller 2003, Tremblay *et al.* 2007)。野生動物對於櫟樹林更新的影響可從櫟實對於動物的重要性來探討，包括櫟樹的分布範圍、櫟實的產量和營養價值，以及結果的時機等(McShea and Healy 2002)。另從野生動物個體的生理變化(如體重、脂肪含量)、存活率和行為改變(如遷移模式、活動時間、覓食策略)，以及族群數量的增減等，亦可顯示野生動物對於櫟實的依賴程度(McShea and Schwede 1993, Ostfeld *et al.* 1996, Ostfeld *et al.* 1997, McShea 2000, Gomez 2004, Mengak and Castleberry 2008)。

殼斗科森林廣泛分布於不同的棲地環境，隨著時空背景的變化而有不同的種子掠食者，並且各自發展出獨特的動植物交互作用。在眾多的哺乳動物種類中，不同動物對櫟實的依賴程度也不一，其中小型哺乳動物則以嚙齒目動物為最主要的掠食者，牠們除了直接啃食櫟實之外，也會於落果期間儲存櫟實，等待後續再食用(hoarding, Forget *et al.* 2005, Blendinger and Diaz-Velez 2010)。此散播儲藏行為有助於櫟實離開母樹，減少被其他掠食者發現的機會，即二次播遷(second dispersal)有幫助櫟實抵達適合的生育地，提升種子的萌芽率之功用(Ostfeld *et al.* 1997)。然櫟實被儲存在土壤層中，卻也會減少被其他掠食者發現的機會(Forget *et al.* 2005)。大型哺乳動物的櫟實掠食者則以草食性或雜食性動物為主，如鹿、野豬或熊等動物。大型動物因體型較大之故，對櫟實的需求量較高，故當大型動物大量出現，過度掠食

可能會導致櫟實數量大為減少。例如，北美地區高密度的白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)覓食是造成地面櫟實數量減少的主因，估計鹿會消耗該季櫟實產量高達 30% (McShea and Schwede 1993)。在日本，梅花鹿(*Cervus nippon*)於秋季的胃內含物亦高達 27%的櫟實 (Weerasinghe and Takatsuki 1999)。某些地區受到放牧的影響，櫟實掠食者也包含各種家畜(如牛、羊)，不僅造成櫟樹種子死亡，大型動物在櫟林下的密集活動對幼苗踐踏或啃食，都會加劇櫟林更新的挑戰(DeMattia *et al.* 2004, Russell and Fowler 2004, Gao and Sun 2005, DeMattia *et al.* 2006)。

然而，臺灣森林有關的種子命運的研究卻十分有限，初步的觀察顯示闊葉林中常見的種子掠食者為鳥類和嚙齒類動物，後者如刺鼠(*Niviventer coninga*)、白面鼯鼠(*Petaurista alborufus*)、大赤鼯鼠(*Petaurista philippensis*)，以及較大型哺乳動物，如臺灣獼猴(*Macaca cyclopis*)和臺灣黑熊(*Ursus thibetanus formosanus*)等(林佩蓉 2000, Hwang *et al.* 2002, 林冠甫和黃美秀 2011, Chou *et al.* 2011, 黃美秀等 2011)。相較於上述歐美地區的研究，殼斗科是臺灣中低海拔的優勢植物之一，櫟實的重要性，以及哺乳動物對於櫟實的取食狀況卻甚少被提及，這除了與相關研究數據本身稀疏之外，也可能與大型動物多分布於偏遠不易抵達山區有關。因此，本研究旨在了解玉山國家公園大分地區取食地面青剛櫟(*Cyclobalanopsis glauca*)落果的哺乳動物種類，釐清這些掠食者對於櫟實移除的相對重要性，以及這些動物的活動狀況。另由於此區森林也是臺灣黑熊分布的重要熱點，該區青剛櫟的結果週期和豐富度影響臺灣黑熊的季節性食性、移動和活動模式(Hwang *et al.* 2002, 2010)。因此，此研究有助於釐清在此重要棲地的動植物互動關係。

材料與方法

一、研究樣區

研究樣區位於花蓮縣卓溪鄉中央山脈核心地區的玉山國家公園東部園區的大分山區(北緯 23°22' 25" 47，東經 121°05' 21" 49)，這也是長期研究臺灣黑熊的重要樣區。樣區優勢的喬木層組成為臺灣二葉松(35.3 cm²/m²)，優勢度=樣區內某樹種之胸高斷面積/樣區面積)和青剛櫟(22.7 cm²/m²)，優勢度遠高於其他樹種(皆<5 cm²/m²)。此區青剛櫟樹分布於海拔 1,100 m 至 1,500 m 間，出現頻度和密度分別為 67%及 24.7 棵/100 m²(黃美秀等 2009)。青剛櫟果實直到 10 月中旬之後才逐漸成熟，落果期從 10 月持續到隔年 2 月，青剛櫟結果產量有年間豐歉的變動(黃美秀等 2014)。

大分山區地處偏遠且人跡罕至，一般需步行三日方可及，野生動物種類豐富，哺乳動物記錄 15 種，4 種常見大型偶蹄類動物的出現頻度依序為山羌(*Muntiacus reevesi*)、水鹿(*Rusa unicolor swinhoii*)、野豬(*Sus scrofa*)、臺灣野山羊(*Capricornis swinhoei*) (林冠甫 2009, 黃美秀等 2011)。

二、櫟實掠食者鑑定與取食狀況

為了鑑定青剛櫟種子掠食者種類與其對櫟實的相對移除量，我們於 2010 年青剛櫟結果季(11 月起至隔年 1 月青剛櫟季尾聲，黃美秀等 2008)，每月利用 12-16 台紅外線自動相機(二款型號：Cuddeback 和 CAPTURE-1125, Green Bay, WI)架設在樣點的青剛櫟林中，涵蓋範圍約 1.5 Km²。相機架設於明顯動物獸徑上，每台相機前方擺設 100 顆當地採集的成熟青剛櫟櫟實(即櫟餌)，以吸引種子掠食者前來取食。扣除第一天擺設櫟實之外，自次日開始，連續 14 天，每天檢查相機拍攝狀況，之後再將該堆櫟餌補齊至 100 顆，次日再行複查。

透過自動相機拍攝取食櫟實的照片來鑑定掠食者。如果相機有拍攝到動物掠食(包括取食或移除)櫟實的行為畫面，則判定該物種為青剛櫟櫟實掠食者，遂記錄該日動物種類和取食次數，並現場計數櫟實該日被動物移除的

數量。

三、資料分析

為了瞭解活動於大分地區潛在獾實掠食者及其相對重要性，我們鑑定自動相機在每個月拍攝到的所有動物、獾實移除次數和數量。動物相對豐度以出現頻度(Occurrence index, OI)表示，即(物種在該樣點的有效照片數/該樣點的總工作時)*1,000 小時(Pei *et al.* 1997)。有效照片的計算方式是將同 1 種動物均視為 1 張有效照片，除非可以明顯判斷為不同個體，否則半小時內連拍的同 1 物種均視為同一個體。如果在同張照片拍攝到 2 隻動物以上，則每隻動物皆視為 1 張有效照片，然群居為主的臺灣獼猴則以群體作為 OI 值計算。

為了解不同動物對獾實相對的使用量，我們計算每種掠食者每天對擺設獾實的移除數量，並比較每種掠食者的獾實移除占有掠食者總移除量的百分比。資料僅使用當天內只有一種動物進入樣站取食獾餌的資料；若一相機於同一日記錄到兩種以上動物，則無法得知個別物種實際的取食數量，故該筆紀錄僅作掠食者種類鑑定，而不納入移除量分析。故可得知特定掠食者各月每日平均於一獾餌站取食的獾實數量。

本研究自動相機監測野生動物的出現頻度及掠食者移除數量等資料，經過常態分布的檢定在 Kolmogorov-Smirnov 統計量與 Q-Q 圖檢定後，P 值皆小於顯著水準 0.05，不符合常態分布，故所有分析皆以無母數 Kruskal-Wallis 法進行統計分析，若有顯著差異再以 Dunn 法進行事後檢定。針對主要的兩種主要的獾實掠食者，我們將彼此距離約為 0.5-1.0 km 的三個樣點相機，各區為 4 至 8 台相機，分析各月各樣點拍攝動物的出現頻度與取食獾實次數之關係及出現頻度與取食數量的關係，並利用皮爾森積差相關 (Pearson's Product-Moment Correlation) 檢定。統計分析以統計軟體 SPSS 18.03 版完成。

結果

本研究紅外線自動相機於青剛獾結果季期間，在獾實餌站從 2010 年 11 月起至 2011 年 01 月，共架設三個月，其中 11 月架設 12 台，然其中有 3 台因故障無法正常運作，其他兩個月份(12 月、次年 1 月)則皆架設 16 台，總計架設 41 月-台。相機總工作時數為 9,770 小時，共拍攝到 2,808 張照片。扣除於半小時內連拍照片和少數無法鑑定者，累計 1,426 張有效照片，包括 11 種哺乳動物和 5 種鳥類(圖 1、表 1)。較大型的哺乳動物以水鹿 OI 值最高(OI=40.6)，其次為山羌(OI=10.5)、臺灣獼猴(OI=5.2)，以及臺灣黑熊(OI=4.2)；小型哺乳動物則以鼠類最高(OI=77.1)(表 1)，自動相機拍攝到的鼠類主要是刺鼠。

記錄到 5 種大分地區常見的大型哺乳動物各月 OI 值變化不一致(表 1)。臺灣黑熊的出現頻度月變化顯著(n=41 月-台，H=16.98，P<0.001)，集中在落果密度最高的 12 月(OI=10)，其次為 1 月的零星記錄(OI=0.31)。其他 4 種偶蹄類動物的 OI 值在落果尾聲的 1 月達最高，但月間沒有達到顯著差異(山羌，n=41，H=1.98，P=0.372；水鹿，n=41，H=4.8，P=0.091；臺灣野山羊，n=41，H=2.39，P=0.302；臺灣野豬，n=41，H=1.77，P=0.412)。水鹿和山羌於 12 月的 OI 值無升反降，為 3 個月中最低者，恰好與臺灣黑熊的 OI 值變化相反。反之，鼠類動物的 OI 值逐月升高，但於月間的變化則沒有達到顯著差異(n=41，H=2.17，P=0.34)。

相機所記錄的有效照片中，835 張(58.6%)出現動物移除獾實的紀錄。這些掠食獾實動物被拍攝的有效照片以鼠類最多，佔 79.3%，其他紀錄到的 4 種較大型哺乳動物佔 20.2%，照片比例依次為水鹿(15.3%)、臺灣黑熊(3.5%)、野豬(0.7%)，與臺灣獼猴(*Macaca cyclops*, 0.7%)等(表 2)。另還記錄到一種鳥類，即松鴉(*Garrulus glandarius*) (0.47%)。



圖 1. 利用紅外線自動照相機鑑定取食地面青剛櫟果實的動物種類和相對數量(a)，其中水鹿(b)和台灣黑熊(c)是常見的大型櫟實掠食者

自動相機拍攝三種主要的櫟實掠食者(臺灣黑熊、水鹿和鼠類)出沒於自動相機前移除櫟實的時間顯示，水鹿雖全日皆有取食櫟實的紀錄，然以白天(7:00~19:00)為主；臺灣黑熊則集中於夜間活動(19:00~5:00)，尤其是上半夜，且在入夜後(19:00)有一移除高峰，而中午偶有零星活動；鼠類則主要在夜間活動(19:00~6:00) (圖 2)。

研究期間我們每天在自動相機前人工擺設 100 顆櫟實吸引動物取食，於自動相機前共

擺設 47,100 顆青剛櫟，其中 18,851 顆被掠食者取食或被搬離現場，占總擺設量的 40.0%。櫟實被動物移除的比例逐月升高，11、12 及次年 1 月被取食或移除比例分別為 16%(=2,237/14,000)、34%(=7,165/21,000) 及 78%(=9,449/12,100)。

為釐清各種掠食者移除櫟實之相對數量，我們扣除同一天有 2 種以上掠食者移除櫟實之照片(占總有效照片數的 20%)，其餘 668 張有效照片，累計 14,952 顆櫟實被移除(占總移

表 1. 玉山國家公園大分地區 2010 年青剛櫟結果季(11 月至次年 1 月)自動相機記錄出現於人為放置青剛櫟堆(1 堆 100 顆)前的動物種類和出現頻度(OI 值=有效照片數/總工作時*1,000)

動物類別	物種	11 月	12 月	1 月	有效照片數 ^a	OI 值	
偶蹄類	山羌	12.8	4.5	16.2	103	10.5	
	水鹿	34.4	23.7	66.2	397	40.6	
	台灣野山羊	0.0	1.0	1.2	8	0.8	
	台灣野豬	1.2	1.5	4.0	22	2.3	
靈長類	台灣獼猴	6.4	4.7	4.9	51	5.2	
	台灣黑熊	0.0	10.0	0.3	41	4.2	
食肉目	黃喉貂	0.0	1.2	2.5	13	1.3	
	黃鼠狼	0.0	0.0	2.1	7	0.7	
	鼬獾	0.4	0.5	0.0	3	0.3	
	白鼻心	0.8	1.2	1.2	11	1.1	
	食蟹獾	0.0	0.2	0.6	3	0.3	
	嚙齒目	鼠類	31.6	67.7	123.5	753	77.1
		鳥類					
	虎鵝	0.0	0.7	0.9	6	0.6	
	紫嘯鵝	0.0	0.2	0.0	1	0.1	
	松鴉	0.0	0.2	1.2	5	0.5	
	藍腹鵲	0.0	0.0	0.3	1	0.1	
	深山竹雞	0.0	0.2	0.0	1	0.1	
OI 值總計		87.5	117.8	225.2	225.2	135.4	
相機台數		9	16	16	16	41 (月-台)	
相機總工作時		2502	4004	3264		9770	

^a 定義為半小時內連拍的同 1 物種均視為同一個體，除非可以明顯判斷為不同個體，如果在同張照片拍攝到 2 隻動物以上，則每隻動物皆視為 1 張有效照片，另群居的台灣獼猴則以群體作為 OI 值計算(Pei *et al.* 1997)

表 2. 利用自動相機於 2010 年青剛櫟結果季(11 月至次年 1 月)記錄玉山國家公園大分地區取食或搬離現場人為擺設青剛櫟(一堆 100 顆)的動物種類和有效照片數

物種	11 月	12 月	1 月	有效照片	
				總計	百分比(%)
鼠類	55	229	378	662	79.3
水鹿	22	42	64	128	15.3
台灣黑熊	0	28	1	29	3.5
台灣獼猴	4	1	1	6	0.7
野豬	1	0	5	6	0.7
松鴉	0	1	3	4	0.5
照片總計(張)	82	301	452	835	
OI 值	32.8	75.2	138.5	85.5	

除量 79.3%)。就青剛櫟季擺置櫟實被移除總量來看，水鹿的移除量占 72.9%，遠高於其他 5 種掠食者移除量。其次為鼠類，占總移除量 19.9%，以及臺灣黑熊(4.2%)、野豬(2.3%)、臺灣獼猴(0.6%)、松鴉(0.01%) (表 3)。水鹿與鼠類合計移除 93% 的櫟實量，且兩者在各月均有出現，為主要的櫟實掠食者。其他動物移除櫟實的紀錄較為零星，臺灣黑熊和野豬則分別出現於 12 月 10 次和 1 月 4 次，並分別移除 632

和 341 顆櫟實。另臺灣獼猴則 11 和 12 月出現，共 3 次移除 96 顆櫟實；松鴉則 11 和 12 月出現各 1 次飛至地面移除櫟實，每次移除 1 顆櫟實。

就每天放置 100 顆的櫟實被動物移除的狀況而言，以水鹿平均每天於一樣站移除 90 顆(SD=20, n=121)最多，是 5 種掠食者中最高。其次鼠類平均每天於一樣站移除 33 顆青剛櫟(SD=32, n=90)，每月櫟實移除量則逐月升高，

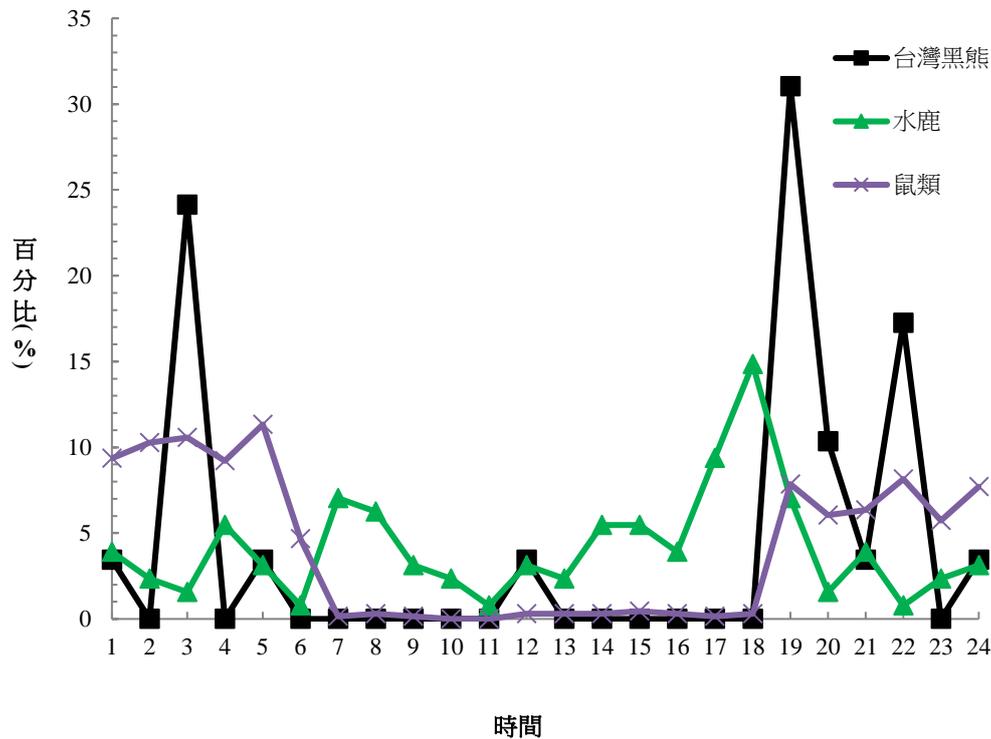


圖 2. 玉山國家公園大分地區 2010 年青剛標結果季(11 月至次年 1 月)，自動相機記錄三種常見標實掠食者(水鹿、台灣黑熊和鼠類)，全日各時段取食或搬離人工擺設青剛標的相對頻度(有效照片數：水鹿= 128 張，台灣黑熊= 29 張，鼠類= 662 張)

表 3. 2010 年 11 月至 2011 年 1 月，大分地區利用自動相機記錄移除人為擺放地面青剛標標實(一堆 100 顆)的 6 種掠食者，當天僅有一種動物利用餌標堆的狀況

物種	11 月		12 月		1 月		總計	
	移除次數 (%)	累計移除顆數 (%)	移除次數 (%)	累計移除顆數 (%)	移除次數 (%)	累計移除顆數 (%)	移除次數 (%)	累計移除顆數 (%)
水鹿	12(66.7)	1200(94.1)	55(48.7)	4504(79.5)	54(54.5)	5200(64.9)	121(52.6)	10904(72.9)
野豬	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	4(4)	341(4.3)	4(1.7)	341(2.3)
台灣黑熊	0(0)	0(0)	10(8.8)	632(11.1)	0(0)	0(0)	10(4.3)	632(4.2)
台灣獼猴	1(5.6)	47(3.7)	2(1.7)	49(0.9)	0(0)	0(0)	3(1.3)	96(0.6)
鼠類	5(27.8)	28(2.2)	45(39.8)	483(8.5)	40(40.4)	2466(30.8)	90(39.1)	2977(19.9)
松鴉	0(0)	0(0)	1(0.9)	1(0.01)	1(1)	1(0.01)	2(0.9)	2(0.01)
總計	18	1275	113	5669	99	8008	230	14952
樣站*天數	140		210		124		474	

從 11 月平均取食量最少為 6 顆至 1 月平均每天取食量 62 顆不等(圖 3)。

針對兩種主要的掠食者，我們比較取食次數與數量和該物種的 OI 值關係。水鹿和鼠類對標餌站的取食次數和每月累計取食標實數量，分別與自動照相機記錄該月出現頻度(OI

值)呈現顯著正相關(水鹿： $r^2=0.923$ ， $n=9$ ， $P<0.001$ ；鼠類： $r^2=0.935$ ， $P<0.001$ ，圖 4a；水鹿： $r^2=0.842$ ， $P=0.004$ ；鼠類： $r^2=0.842$ ， $P=0.004$ ，圖 4b)。鼠類頻繁造訪標餌站通常會將標實搬離現場，之後再折返回來搬運；而水鹿則於現場取食後再離開，表示動物出現頻度

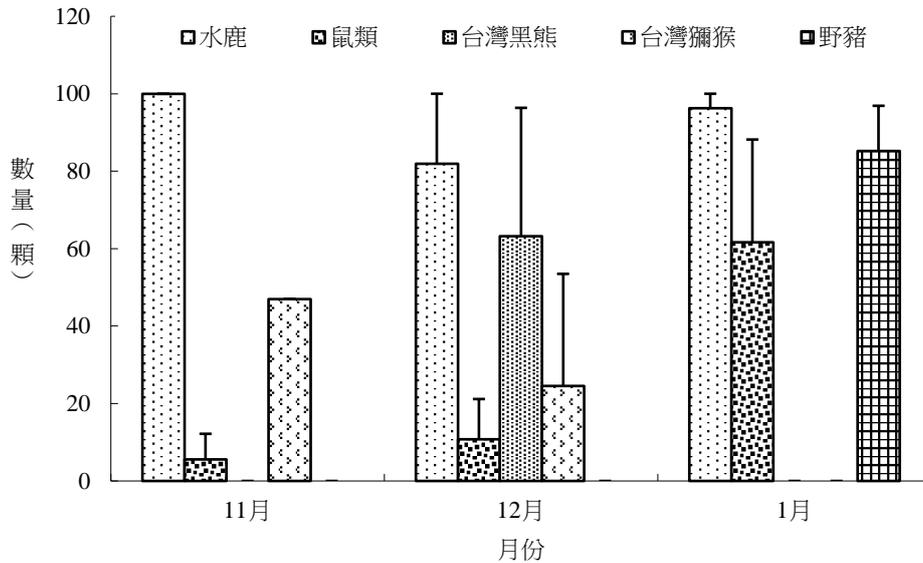


圖 3. 2010 年大分地區青剛櫟季，自動相機拍攝到取食人為擺放青剛櫟櫟實(一堆 100 顆)的 5 種哺乳動物，平均每日於一櫟餌站取食的櫟實數量(誤差線為標準差)。

越高的地區，櫟實被取食的次數和數量也隨之增加。

討論

一、潛在的青剛櫟掠食者

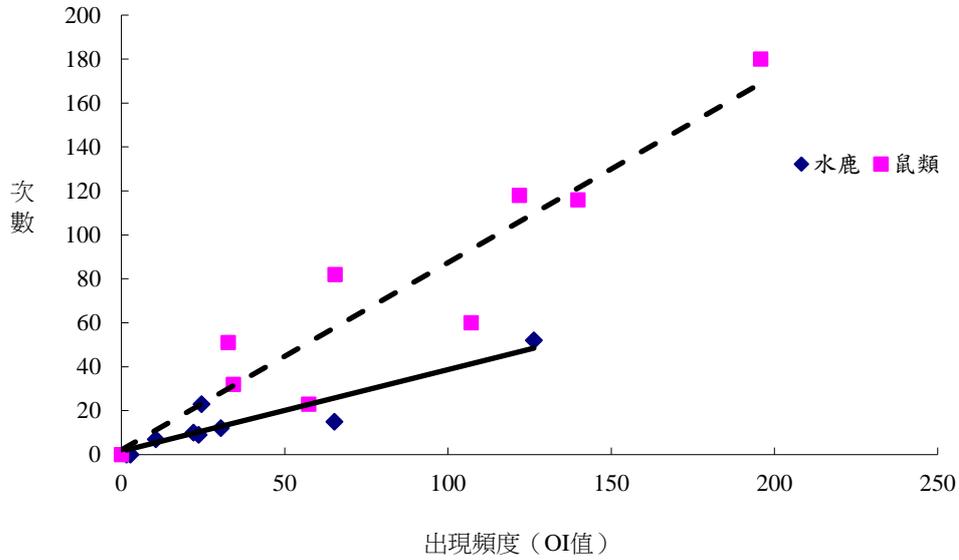
本研究於玉山國家公園大分地區利用自動相機記錄到四種掠食地面櫟實的大型哺乳動物，取食頻度依次為水鹿、臺灣黑熊、臺灣野豬和臺灣獼猴，而小型掠食者則為鼠類，其中水鹿和鼠類是主要移除地面櫟實的哺乳動物，占全部移除量的 93%。活動於該區常見的其他偶蹄類動物臺灣野山羊和山羌，則未在記錄之列。

大分青剛櫟結果季一般是從十月底至隔年一月初，根據研究者於樣區長達八年(2006-2013)結果量監測顯示，本研究進行期間(2010年)的結果狀況為豐年，僅略低於 2008 年。青剛櫟落果量通常從十月至十二月會隨之增加，該年 12 月青剛櫟樹梢上已少見成熟的果實，且至 1 月則大幅降低(黃美秀等 2011, 2014)。這樣的結果變化不僅反映於出沒於當地的黑熊豐度變化上(黃美秀等 2014)，也與本研究記

錄出沒當地的較大型哺乳動物豐富度的變化一致(表 1)。唯本研究的櫟實被移除比例從 11 月至次年 1 月隨之增加(16%，34%，78%)，1 月不減反增，此結果與現場用自動照相機拍攝到最主要的兩個櫟實移除者，即水鹿和鼠類的相對豐富度和取食量的月間變化一致。這雖多少可能與因研究需求而人為延長食物來源(櫟餌)提供有關，因為該區整體的自然櫟實可得性已大幅降低，一些大型動物如黑熊可能陸續離開而移往他處覓食，但地面殘存的自然落果，或仍吸引這二類動物活動該區覓食。

大分地區青剛櫟結果季時，除黑熊之外，水鹿和野豬的相對豐富度皆有增加趨勢(林冠甫、黃美秀 2011)。北美地區鹿科動物在秋季偏好取食櫟實，鹿群會停留在櫟林內取食，儲存度冬能量 (McShea and Schwede, 1993)。先期的研究觀察顯示，大分青剛櫟結果時會吸引水鹿前來取食，其痕跡豐富度是非青剛櫟季之 2-3 倍，且水鹿的相對豐富度以 12 月和次年一月達高峰(林冠甫 2009)。然而，我們卻發現青剛櫟季水鹿於 12 月的相對豐最低，此時恰值其潛在掠食者臺灣黑熊的豐度是最高的月份(OI 值為 10，臺灣最高紀錄值)，此季黑熊的活動

(a)取食次數



(b)取食數量

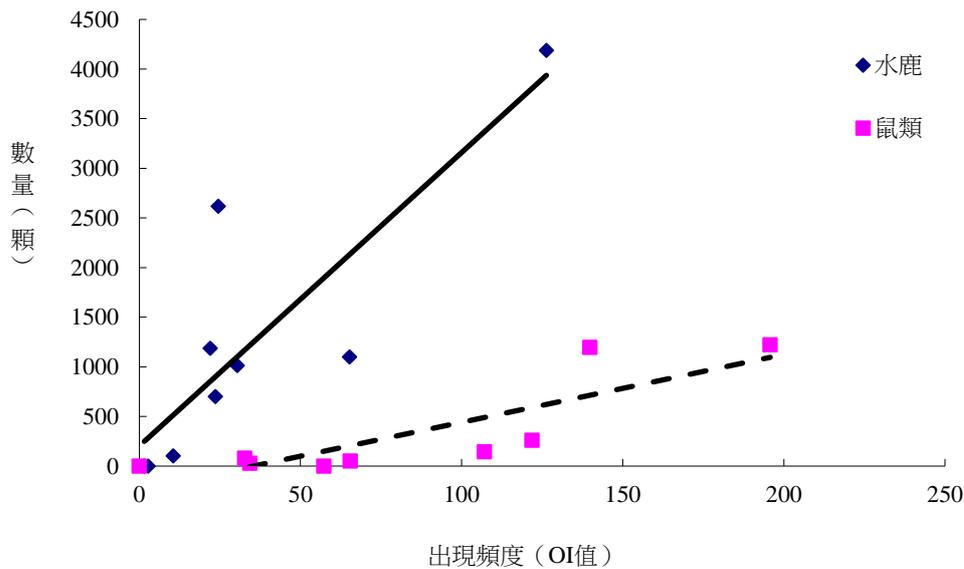


圖 4. 水鹿、鼠類兩種主要櫟實掠食者於櫟餌樣站的相對出現頻度(OI 值=有效照片數/總工作時*1000)，與動物取食櫟實的次數(a)和累計數量(b)之關係。虛線:鼠類，實線：水鹿。

主要是夜間，不同於白晝活動為主的水鹿(圖 2)，故推測水鹿在食物豐富的林地或可能避開黑熊。

反芻動物的取食策略根據動物體型和腸道長度一般可分為三類：(1)精食者、(2)粗食者、(3)中間型或環境適應型(Hofmann 1973)。水鹿是臺灣體型最大型的鹿科動物，食性多樣化且

隨著環境或海拔改變食物組成，在高海拔主要取食玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis*)等禾本科植物，屬粗食的覓食策略，而在中低海拔地區則偏好取食樹葉類和灌叢等，可謂中間偏嫩食者(李玲玲、林宗以 2003)。這樣的擇食偏好隨環境而調整，或可解釋水鹿在櫟實結果期取食大量櫟實，或掉落的青剛櫟折枝樹葉的現

象。反之，山羌是臺灣產體型較小的鹿科動物，偏向取食較精緻的食物，被歸類為精食者 (Green 1987)；偏好取食灌木或草本層植物 (梁又仁 2006)。因此，山羌的食性偏好性導致對櫟實的選擇性較低，目前也未有取食殼斗科櫟實的觀察紀錄。臺灣野山羊食性則偏中間型，從蕨類、草本和灌木都有啃食紀錄 (黃郁文 1988)。在臺灣目前雖尚未有取食殼斗科植物的紀錄，但屬近親的中國山羊 (*Capricornis sumatraensis*) 則會取食茅栗 (*Castanea seguinii*) 和思茅櫟 (*Quercus glandulifera*) 果實 (宋延齡等 2005)。同屬的日本山羊 (*Capricornis crispus*) 會在秋冬季取食蒙古櫟 (*Quercus mongolica*) 落果，甚至會挖掘深及 10 cm 的積雪覓食櫟實 (Ochiai 1999)。本研究雖未記錄到野山羊取食青剛櫟果實，然不排除因其相對豐富度較低 (OI=0.8)，導致不易記錄其取食活動，尚待進一步觀察。

野豬食性廣泛，屬雜食性動物 (吳幸如 1993)。本研究雖有野豬取食櫟實的紀錄，但零星取食 (有效照片 12 張)，即便在 1 月野豬的出現頻度增高，並無顯著增加取食櫟實的狀況。Focardi (2000) 認為櫟實可能並非野豬主要掠食的食物資源，但野豬在搜尋地棲無脊椎動物時，也同時取食落果或埋藏土中或石縫裏的櫟實。故即使櫟實是高價值的食物資源，野豬對於櫟實的選擇度似乎偏低 (Elston and Hewitt 2010)。然而，我們也懷疑研究期間值青剛櫟盛產，豐富的落果也可能促使野豬四處拱土而取食多樣性食物 (包括櫟實)，而無須特意尋覓人為成堆的櫟實。對於取食地面櫟實的動物如水鹿和野豬而言，即使 1 月幾乎停止落果，我們仍可以在落葉層內發現櫟實，故推測這些動物仍可能會停留在櫟林內覓食，直到地面上櫟實數量降到太低不易搜尋才離開。西班牙櫟林內野豬豐富度在果季結束後仍升高，即因野豬會搜尋還殘留在地表與埋藏在土壤層或石縫中的櫟實 (Focardi *et al.* 2000)。

在櫟林，動物除了取食自然落果之外，也會利用樹上的果實，這可能是本研究設計上恐

有低估青剛櫟掠食者之處，故本研究結果較能反映地面落果被掠食的情況。根據大分地區 2010 年的青剛櫟結果調查顯示，利用種子陷阱收集的落果中，受損果實佔總收集量之 32%，即有近三分之一的果實於落地前可能已被其他動物食用了 (黃美秀等 2011)。學者在高雄低海拔常綠闊葉林觀察印度苦槠 (*Castanopsis indica*)，發現臺灣獼猴、大赤鼯鼠 (*Petaurista philippensis*) 和赤腹松鼠 (*Callosciurus erythraeus*) 是樹冠層主要的種子取食者；刺鼠則是地被層主要的種子取食者 (Chou *et al.* 2011)。本研究為臺灣極少數在中海拔有黑熊分布山區的記錄，樹上取食櫟實的動物包括鳥類、臺灣獼猴、其他非鼠類的齧齒類動物 (如飛鼠和松鼠等)，以及臺灣黑熊，故討論也特別著墨後者。

臺灣黑熊擅長爬樹，大分地區青剛櫟樹過半數的樹幹上有新舊不一的熊爪痕，結果季期間也常可發現黑熊折斷樹冠枝條而取食櫟實的痕跡 (Hwang *et al.* 2002)。可以利用樹上櫟實的掠食者在果實尚未飽熟掉落之前，有時序上的利用優勢。根據我們長期觀察顯示，黑熊於櫟區櫟實開始成熟時，於十月底便會陸續聚集於大分，且以青剛櫟為主食，直到十二月底或一月當樹上果實漸趨稀疏時，便陸續離開當地 (Hwang *et al.* 2002, Hwang *et al.* 2010, 林宛青 2017)。此時的黑熊於夜間的活動頻度會增加，上樹取食櫟實 (未發表資料)，或如本研究紀錄覓食地面落果 (Hwang and Garshelis 2007)。我們雖無數據瞭解樹上櫟實或落果的相對利用程度，但根據現場的熊覓食活動或痕跡來看，推測可能是以爬樹取食為主，並隨機撿食掉落地上的櫟實。因此，本研究利用櫟餌有 29 次黑熊取食的紀錄，取食量僅占 4.2%，顯然低估黑熊的利用程度。

臺灣獼猴利用櫟實的方式也與黑熊類似，同時會取食樹上或地上果實。我們僅有零星獼猴取食的紀錄，且從自動照相機結果顯示，獼猴通常隨機撿拾幾顆櫟實便離開，故推測其對櫟實的利用可能以樹上居多。另相機也可能會

低估鳥類，我們雖僅記錄到 4 筆松鴉取食的紀錄，但現場常可觀察到成群樹上覓食的松鴉。松鴉利用青剛櫟果實的方式可分為 3 種：(1)啄食：以爪抓住青剛櫟啄去種皮後，啄食種仁；(2)吞食：整顆直接吞食；(3)叼走：將青剛櫟帶離現場，且曾觀察到松鴉將口中吐出青剛櫟埋到地底下和樹洞的行為。現場也曾觀察到同為鴉科的星鴉(*Nucifraga caryocatactes*)活動於樹冠取食櫟實；也有人曾記錄綠鳩(*Treron sieboldii*)取食(林冠甫 2009)。

在溫帶地區的櫟林下，嚙齒類動物對於櫟實的移除效率相當的迅速(Sun *et al.* 2004, Haas and Heske 2005, Munoz and Bonal 2007, Perea *et al.* 2011)。然研究發現，分布在不同的棲地間的櫟實被取食的比例則差異很大，顯示即使是嚙齒類動物在不同的棲地和環境間的取食效率也有不同(Leiva and Fernandez-Ales 2003, Schuberta *et al.* 2018)。本研究自動相機拍攝到的嚙齒類主要是刺鼠，然在樣區則另有條紋松鼠(*Tamias maritimus*)和赤腹松鼠取食樹上櫟實的記錄(林冠甫 2009, 黃美秀等 2011)。其它樹棲性的潛在嚙齒類櫟實掠食者，應該還包括白面鼯鼠(*Petaurista alborufus*)和大赤鼯鼠(*P. philippensis*)。此差異除了與動物的活動習性(如樹棲性、擇食偏好等)有關之外，也應與當地的族群密度有關。由於有些嚙齒類有搬離儲存櫟實的行為，可能是影響種子的關鍵播遷者，故若欲瞭解動物對於種子命運的影響，需要更明確量化動物對櫟實的利用情況，如種子破壞程度、搬遷埋藏或播遷距離等(張楊家豪等 2006, Chou *et al.* 2011, Bartlow *et al.* 2018)。

二、櫟食掠食者的活動和相對豐度變化

大分青剛櫟林從 11 月開始至隔年 1 月動物的 OI 值逐月升高，取食櫟實的 2 種主要掠食者(水鹿與鼠類)的出現頻度一致在 1 月最高(表 1)，並與櫟餌被取食的頻度和總量有關。此觀察似乎符合逃亡假說(Janzen 1970, Connell 1971)，即掠食者密度越高的地區，櫟實被取食的機會也隨之增加。

本研究人工擺設櫟實量有 40%被動物移除，這是個三月內每日補充後的總數中被吃的部分。事實上，在大分地區青剛櫟林裡，二月時的地面通常已經很不容易看到當季的落果了。在國外溫帶地區進行的相關研究顯示，動物取食量可能接近 100% (Sun *et al.* 2004, Haas and Heske 2005, Munoz and Bonal 2007, Perea *et al.* 2011)。根據掠食者飽食效應的影響(Janzen 1971)，本研究期間的青剛櫟產量屬於豐年(黃美秀等 2014)，故動物取食櫟餌狀況可能受到結果豐年地面櫟實豐富而減少，或者可能因此延長利用的時間(如試驗期結束之後)。

動物取食櫟實數量可能也與櫟實成分有關，例如單寧酸含量過高會影響適口性，從而降低動物取食櫟實的意願(McShea and Healy 2002)；單寧酸濃度會隨時間變化，也會影響動物取食的時機和取食的部位(Shimada *et al.* 2006)。前人對大分青剛櫟單寧酸變化測試結果顯示，10 月尚未完全成熟時期的單寧酸含量為 0.37%，到了 12 月果實飽熟時則下降至 0.1%，即 2 個月內青剛櫟的單寧酸即有很大的變化(邱昌宏 2006)。本試驗從 11 月開始進行，雖已考量要避免使用尚未成熟的櫟實做試驗，以免影響動物的取食率，但由於是當月採集，故恐仍難保證不同月份的測試櫟實成熟度或成分一致，而恐影響觀察結果。

除了目標殼斗科物種產量、櫟實內單寧酸含量、動物的擇食偏好之外，動物的覓食活動或櫟實被移除狀況也會受到棲地或其他食物資源的影響(Plucinski and Hunter Jr 2001, Kennedy 2005, Schuberta *et al.* 2018)。例如，在美國花栗鼠(*Tamias amoenus*)對櫟實的移除量研究發現，在第二年移除量增加，除了當地櫟實掠食者族群量提升之外，也與該年松果生產不佳有關(Roth and Wall 2005)。然在玉山國家公園地區，除了黑熊之外，對於會利用櫟實的幾種大型哺乳動物的移動模式和食性等研究相當匱乏，加上缺乏樣區以外較大範圍的食物資源監測資料，遂造成研究者欲解釋這些動物利用大分青剛櫟變化的困難。這應該也是未來

生態系統經營管理於科研資料收集上可努力的方向。

三、野生動物對青剛櫟森林更新的可能影響

殼斗科(Fagaceae)植物在全世界主要分佈在北半球的溫帶和亞熱帶地區，其堅果為許多野生動物(包括熊類)的秋冬季或入冬前的重要食物來源。櫟樹在森林中的組成和數量，以及季節性的結果和產量變化，皆會造成食物資源的可得性和豐富度的變動，從而影響野生動物群落的組成和族群動態(McShea 2000, Greenberg and Parresol 2002, Koenig and Knops 2005, McShea *et al.* 2007)。例如，美洲黑熊於秋季會因櫟實生產而離開其春、夏季活動的區域，移動並聚集到櫟實豐富的地區，並會影響個體繁殖、生存、活動和生長，從而影響族群變動(Garshelis and Pelton 1981, Vaughan 2002, Garshelis and Noyce 2007)。玉山國家公園的臺灣黑熊也有觀察到類似的情況(Hwang and Garshelis 2007, Hwang *et al.* 2010, 林宛青 2017)。故有學者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(keystone resource)(Wolff 1996, McShea and Healy 2002)。

青剛櫟為臺灣最常見的喬木，廣泛分布於海平面到兩千公尺的中低海拔山區(柳楷 1968)。櫟實被掠食的壓力是限制櫟林的更新的重要因素之一(Sun *et al.* 2004, Bartlow *et al.* 2018)。青剛櫟從櫟實授粉發育開始，便不斷面對掠食者的掠食壓力，從前期掠食者造成的損失，到櫟實成熟落地後的種子命運，皆會影響到櫟實能否順利長成幼苗。我們在大分現場觀察落地的青剛櫟通常也很快便會被動物移除，或被昆蟲蛀蝕，或發霉腐朽，導致有效的種子庫存量減，地上殘餘落果至次年2月不及0.1顆/m²(黃美秀等 2013)。當地森林底層開闊，不難發現當年落果剛長出的青剛櫟幼苗，但卻不易發現苗木(幼樹)，顯示幼苗的高死亡率。此觀察似乎也與最近學者於宜蘭福山植物園森林樹木動態的長期監測結果相似，多數小苗

發芽後沒多久便死亡，林中鮮少胸高直徑大於1 cm的小樹(Chang-Yang *et al.* 2021)。這是否與動物(如草食獸或昆蟲)的啃食導致幼苗死亡，或其他抑制生長等因素，是未來值得進一步探究的主題。就大分青剛櫟林而言，我們也認為單就藉由種子雨及土壤種子庫的機制而達到族群更新的程度可能相當低，其他機制如萌蘗(sprout seedling)或動物的種子播遷作用或許也是關鍵。

嚙齒類動物除了是種子掠食者，也是潛在的播遷者(Forget *et al.* 2005, Blendinger and Diaz-Velez 2010)。刺鼠是本研究出沒最頻繁地面櫟實掠食者，我們雖無法得知其搬離儲存櫟實的行為，但推測櫟實若被進行二次播遷而埋藏到新的位置，則可能會降低被其他掠食者捕食的風險，且新埋藏的地點可能也是合適的生育地。因此有可能會讓櫟實順利發芽長成幼苗，進而影響青剛櫟森林的更新，唯其播遷距離可能不遠(如印度苦楮最遠 22 m, Chou *et al.* 2011)。另一重要的櫟實掠食者是水鹿，然鹿科動物對於森林更新則屬於掠食者的角色(Russell *et al.* 2001, Rooney and Waller 2003, Beguin *et al.* 2009)。牠們對於幼苗生存的干擾也很明顯，包括啃食或踐踏而造成死亡，讓種子補充受到影響。因此，當樣區水鹿族群量增加時，則可能會加劇青剛櫟種子和幼苗死亡的機會。

青剛櫟的櫟實落地後不會休眠，且櫟實如果沒有順利發芽，容易隨著時間喪失活性而腐爛死亡(林讚標 1995)，故不易在土壤層中形成種子庫儲存。對植物而言，體積大的果實因能夠提供發芽時較多的營養來源，故一般存活率較高，但大顆果實卻容易遭掠食者偏好，故移除率也相對提高(Moles and Westoby 2004)。近期的研究發現子葉大的櫟實會吸引動物偏好取食，然破損的種子仍有萌芽的潛力，再加上透過動物移動的二次播遷，也是一種適應的機制(Bartlow *et al.* 2018)。我們在黑熊取食青剛櫟後的排遺中，幾乎未曾發現完整的果實，然在其他地區卻曾發現熊排遺內不知種類的完

整櫟實(較小顆)，故對某些種類的殼斗科植物而言，或許黑熊仍有機會成為一有效的長距離播遷者。

結論與建議

玉山國家公園大分青剛櫟森林每年生產的櫟實是野生動物在秋冬季重要的食物來源之一，青剛櫟結果會吸引各種動物前來覓食。該區遂為瀕危臺灣黑熊及許多中大型哺乳動物之重要棲息地，青剛櫟的物候週期及結果變動，影響許多動物的活動模式、區域性的移動和季節性的豐富度變動，而動物豐度和活動變化也會影響該區森林的組成和演替趨勢。

本研究可能低估一些樹上青剛櫟掠食者的相對重要性，如臺灣黑熊、鳥類(如鴉科)和松鼠科動物，但櫟餌試驗顯示地面的主要櫟實掠食者主要為水鹿和刺鼠。這是臺灣首次勾勒出在臺灣黑熊分布的重要棲息地中，野生動物間與殼斗科森林的複雜關係，兼具生態和保育上的意義。動物對青剛櫟櫟實取食的數量不僅可能受到動物行為、活動模式和族群數量影響，同時也受到年間的產量變動、地面果實數量、果實內的營養或單寧酸等成分的變化，以及其他植物資源的變化而左右。因此，欲瞭解大分地區青剛櫟被動物取食的狀況，以及動植物之間的密切關係，還需要從更長的時間尺度監測動物族群與植物產量，以及相關的環境條件的變化，以深入了解其間的關係。同時建議持續追蹤青剛櫟季結束後的種子命運的發展，以進一步釐清森林的更新機制。

誌謝

本研究承蒙玉山國家公園管理處提供經費補助及各項行政上的協助，以及論文審查委員提供寶貴建議，特此一併感謝。野外的繁重調查工作則感謝多位研究志工的協助。

引用文獻

- 吳幸如。1993。臺灣野豬棲地利用及行為之研究。國立師範大學生命科學所碩士論文。89 頁。
- 宋延齡、鞏會生、曾治高、王學志、朱樂、趙納勛。2005。鬣羚食性的研究。動物學雜誌 40:50-56。.
- 李玲玲、林宗以。2003。臺灣水鹿的食性研究。行政院農業委員會林務局保育研究系列 91(3):17-18。
- 林佩蓉。2000。福山試驗林食果動物對五種樟科樹木果實與種子的利用。國立東華大學自然資源與環境學所碩士論文。76 頁。
- 林宛青。2017。衛星定位追蹤玉山國家公園臺灣黑熊(*Ursus thibetanus formosanus*)之移動與活動模式。國立屏東科技大學野生動物保育所碩士論文。97 頁。
- 林冠甫、黃美秀。2011。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。國家公園學報 21(2):21-37。
- 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。國立屏東科技大學野生動物保育所碩士論文。115 頁。
- 林讚標。1995。數種殼斗科植物種子之儲藏性質-赤皮、青剛櫟、森氏櫟與高山櫟。林業試驗所研究報告季刊 10:9-13。
- 邱昌宏。2006。圈養亞洲黑熊之食物偏好。國立屏東科技大學野生動物保育所碩士論文。53 頁。
- 柳楮。1968。臺灣植物群落分類之研究(I)臺灣植物群系之分類。林業試驗所報告 166:1-26。
- 張楊家豪、呂佳陵、謝長富。2006。福山植物物候與小苗更新動態研究。林業研究專訊 13:19-21。
- 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。國立屏東科技大學野生動物保育所

- 碩士。60 頁。
- 陳亞萱。2009。亞洲黑熊之表面消化率及校正係數。國立屏東科技大學野生動物保育所碩士論文。75 頁。
- 黃美秀、朱有田、潘姿麟、蔡蕙雯。2014。國家公園臺灣黑熊保育監測及推廣。玉山國家公園管理處。99 頁。
- 黃美秀、朱有田、蔡幸倩、蔡蕙雯。2013。玉山國家公園臺灣黑熊族群生態及遺傳狀況評估研究(4/4)。玉山國家公園管理處。123 頁。
- 黃美秀、林冠甫、賴秀芬。2008。臺灣玉山國家公園青剛櫟結果和物候對於大型哺乳動物豐富度之影響。第二屆海峽兩岸森林生態系統經營研討會。696-717 頁。
- 黃美秀、蔡幸菡、郭彥仁、林冠甫、何冠助、陳昇衛。2011。玉山國家公園臺灣黑熊族群生態及遺傳狀況評估研究(2/4)。內政部營建署玉山國家公園管理處。101 頁。
- 黃美秀、賴秀芬、林冠甫、葉慶龍。2009。山國家公園臺灣黑熊重要棲息地—大分地區之植群生態及森林更新。國家公園學報 19(1):62-82。
- 黃郁文。1988。臺灣長鬃山羊生物學之研究:族群估算和年齡鑑定。國立臺灣師範大學生命科學所碩士論文。76 頁。
- Bartlow AW, S. Agosta, R Curtis, X Yi and MA Steele. 2018. Acorn size and tolerance to seed predators: The multiple roles of acorns as food for seed predators, fruit for dispersal and fuel for growth. *Integrative Zoology* 2018; 13:248–263.
- Beguín J, M Prévost, D Pothier and SD Côté. 2009. Establishment of natural regeneration under severe browsing pressure from white-tailed deer after group seed-tree cutting with scarification on Anticosti Island. *Canadian Journal of Forest Research* 39(3):596–605.
- Blendinger PG and MC Diaz-Velez. 2010. Experimental field test of spatial variation in rodent predation of nuts relative to distance and seed density. *Oecologia* 163:415-423.
- Chang-Yang C-H, Needham J F, Lu C-L, Hsieh C-F, Sun I-F and McMahan SM. 2021. Closing the life cycle of forest trees: The difficult dynamics of seedling-to-sapling transitions in a subtropical rainforest. *Journal of Ecology*.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13677>
- Chou FS, WC Lin, YH Chen and JB Tsai. 2011. Seed fate of *Castanopsis indica* (Fagaceae) in a subtropical evergreen broadleaved forest. *Botanical Studies* 52:321-326.
- Conell, JH. 1971. On the role of the natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. pp. 298-310. In PJ den Boer and GR Gradwell (eds), *Dynamics of Populations*. Proceeding of the Advanced Study Institute, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- DeMattia EA, BJ Rathcke, LM Curran, R Aguilar and O Vargas. 2006. Effects of Small Rodent and Large Mammal Exclusion on Seedling Recruitment in Costa Rica. *Biotropica* 38:196-202.
- DeMattia EA, LM Curran and BJ Rathcke. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85:2161-2170.
- Elston JJ and DG Hewitt. 2010. Intake of mast by wildlife in Texas and the potential for competition with wild boars. *Southwestern Naturalist* 55:57-66.
- Fenner M and K Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Focardi S, D Capizzi and D Monetti. 2000. Competition for acorns among wild boar (*Sus scrofa*) and small mammals in a Mediterranean woodland. *Journal of Zoology* 250:329-334.
- Forget PM, JE Lambert, PE Hulme and SBV Wall. 2005. *Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment*, CABI publishing, Wallingford, UK.
- Gao X and S Sun. 2005. Effects of the small forest carnivores on the recruitment and survival of Liaodong oak (*Quercus wutaishanica*) seedlings. *Forest ecology and management* 206:283-292.
- Garshelis DL and KV Noyce. 2007. Seeing the world through the nose of a bear – Diversity of foods fosters behavioral and demographic stability. pp. 139-163. In Fulbright T and D Hewitt D (eds). *Frontiers in Wildlife Science: Linking Ecological Theory and Management Applications*, CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Garshelis DL and MR Pelton. 1981. Movements of black bears in the Great Smoky Mountains National Park. *Journal of Wildlife Management* 45:912-925.
- Garshelis DL. 2009. Family Ursidae (Bears). pp. 448–497. In Wilson DE and Mittermeier RA (eds.), *Handbook of the mammals of the world*. Volume 1. Carnivores. Lynx Edicions. New York, USA.
- Gomez JM. 2004. Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution* 58:71-80.
- Green MJB. 1987. Diet composition and quality in Himalayan musk deer based on fecal analysis. *Journal of wildlife management* 51:880-892.

- Greenberg CH and BR Parreso. 2002. Dynamics of acorn production by five species of southern Appalachian oaks. pp. 149-172 In *McShea WJ and WM Healy (eds.). Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Haas JP and EJ Heske. 2005. Experimental study of the effects of mammalian acorn predators on red oak acorn survival and germination. *Journal of Mammalogy* 86:1015-1021.
- Hofmann RR. 1973. *The ruminant stomach: stomach structure and feeding habits of East African game ruminants*. East African Literature Bureau, Nairobi, Kenya.
- Hwang MH and DL Garshelis. 2007. Activity patterns of Asiatic black bears (*Ursus thibetanus*) in the Central Mountains of Taiwan. *Journal of Zoology* 271:203-209.
- Hwang MH, DL Garshelis and Y Wang. 2002. Diets of Asiatic black bears in Taiwan, with methodological and geographical comparisons. *Ursus* 13:111-125.
- Hwang MH, DL Garshelis, YH 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(1):81-96.
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen DH. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- Johnson PS, SR Shifley and R Rogers. 2009. *The Ecology and Silviculture of Oaks*. CABI publishing, Wallingford, UK.
- Kennedy PG. 2005. Post-dispersal seed predation varies by habitat not acorn size for *Quercus chrysolepis* (Fagaceae) and *Lithocarpus densiflora* (Fagaceae) in central coastal California. *Madroño* 52:30-34.
- Kirkpatrick RL, and PJ Pekins. PJ. 2002. Nutritional Value of Acorns for Wildlife. pp. 173-181. In *McShea WJ and WM Healy (eds.). Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Koenig WD and JMH Knops. 2005. The mystery of masting in trees: some trees reproduce synchronously over large areas, with widespread ecological effects, but how and why? *American Scientist* 93(4):340-347.
- Leiva MJ and R Fernandez-Ales. 2003. Post-dispersive losses of acorns from Mediterranean savannah-like forests and shrublands. *Forest ecology and management* 176:265-271.
- MacDougall AS, A Duwyn and NT Jones. 2010. Consumer-based limitations drive oak recruitment failure. *Ecology* 91:2092-2099.
- McShea WJ and G Schwede. 1993. Variable acorn crops: responses of white-tailed deer and other mast consumers. *Journal of Mammalogy* 74:999-1006.
- McShea WJ and WM Healy. 2002. Oaks and acorns as a foundation for ecosystem management. pp. 1-12. In *McShea WJ and WM Healy (eds.). Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- McShea WJ. 2000. The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations. *Ecology* 81:228-238.
- McShea WJ, WM Healy, P Devers, T Fearer, FH 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.
- Mengak MT and SB Castleberry. 2008. Influence of Acorn Mast on Allegheny Woodrat Population Trends in Virginia. *Northeastern Naturalist* 15:475-484.
- Moles AT and M Westoby. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92:372-383.
- Munoz A and R Bonal. 2007. Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. *Oikos* 116:1631-1638.
- 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.
- Ostfeld RS, CG Jones and JO Wolff. 1996. Of mice and mast. *BioScience* 46:323-330.
- Ostfeld RS, RH Manson and CD Canham. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology* 78:1531-1542.
- Pei K, CT Chen, ST Wu and MC Teng. 1997. Use of auto-trigger camera and geographic information system to study spatial distribution of forest wild. *Quarterly Journal of Chinese Forestry* 30:279-289.
- Perea R, R González, A San Miguel, L Gil. 2011. Moonlight and shelter cause differential seed selection and removal by rodents. *Animal Behaviour* 82: 717-723.
- Plucinski KE and ML Hunter Jr. 2001. Spatial and temporal patterns of seed predation on three tree species in an oak pine forest. *Ecography* 24:309-317.
- Rooney TP and DM Waller. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181:165-176.
- Roth JK and SBV Wall. 2005. Primary and secondary seed dispersal of *bush chinquapin* (Fagaceae) by scatterhoarding rodents. *Ecology* 86:2428-2439.
- Russell FL and NL Fowler. 2004. Effects of white-tailed deer on the population dynamics of acorns, seedlings and small saplings of *Quercus buckleyi*. *Plant Ecology* 173:59-72.
- Russell FL, DB Zippin and NL Fowler. 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: a review. *American Midland Naturalist* 146:1-26.
- Schuberta SC, MB Pesendorfer and WD Koenig.

2018. Context-dependent post-dispersal predation of acorns in a California oak Community. *Acta Oecologica* 92(2018):52-58.
- Servello FA and RL Kirkpatrick. 1987. Regional variation in the nutritional ecology of ruffed grouse. *Journal of wildlife management* 51(4):749-770.
- Shimada T, T Saitoh, E Sasaki, Y Nishitani and R Osawa. 2006. Role of tannin-binding salivary proteins and tannase-producing bacteria in the acclimation of the Japanese wood mouse to acorn tannins. *Journal of Chemical Ecology* 32:1165-1180.
- Sun S, X Gao and L Chen. 2004. High acorn predation prevents the regeneration of *Quercus liaotungensis* in the Dongling Mountain Region of North China. *Restoration Ecology* 12:335-342.
- Tremblay JP, J Huot and FCO Potvin. 2007. Density related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology* 44:552-562.
- Tyler CM, B Kuhn and FW Davis. 2006. Demography and recruitment limitations of three oak species in California. *Quarterly Review of Biology* 81:127-152.
- Vander Wall SB. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *The Botanical Review* 67(1):74-117.
- Vaughan MR. 2002. Oak trees, acorns, and bears. pp. 224-240. In *McShea WJ and WM Healy (eds.). Oak Forest Ecosystems: Ecology and Management for Wildlife*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Wall SBV, KM Kuhn and MJ Beck. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86:801-806.
- Weerasinghe UR and S Takatsuki. 1999. A record of acorn eating by sika deer in western Japan. *Ecological Research* 14:205-209.
- Wolff JO. 1996. Population Fluctuations of mast-eating rodents: are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy* 77(3) 850-856.