

研究報告

樹木葉片營養成分對臺灣山羌攝食選擇的影響

林美峰¹⁾ 蘇聲欣²⁾ 黃俐雯²⁾ 陳建文²⁾ 鄭美如²⁾ 王相華^{2,3)}

摘 要

臺灣山羌廣泛分布於全島平地至高海拔山區，但我們對野生山羌的食物選擇機制瞭解不多。本研究於福山試驗林野生山羌活動頻繁區域，採行投食試驗方式，記錄山羌對35種原生樹木葉片的取食偏好，並經由葉片營養成分分析，探討山羌對不同樹木葉片營養成分的喜好與忌避。

福山地區野生山羌喜食非纖維性碳水化合物含量高的葉片，不喜食中纖維含量高的葉片，尤其是忌避木質素含量高的樹木葉片。然而少部分低木質素、高非纖維性碳水化合物含量的葉片(例如山豬肝、柏拉木)山羌也完全不取食。葉片投食試驗中有5種殼斗科的葉片，山羌全數不取食，8種樟科葉片中有6種山羌全數不取食，另2種為少量取食，推測山羌可能不喜食質地堅硬的葉片(例如殼斗科植物)及富含揮發性精油的葉片(例如樟科植物)。除了葉片營養成分是否容易消化、吸收外，葉片的物理性狀，以及與礦物質、氣味、毒性有關的化學成分，都可能影響山羌對樹木葉片的選擇。

關鍵詞：山羌、食物偏好、營養成分、臺灣、樹葉。

林美峰、蘇聲欣、黃俐雯、陳建文、鄭美如、王相華。2017。樹木葉片營養成分對臺灣山羌攝食選擇的影響。台灣林業科學32(3):237-49。

¹⁾ 臺灣大學動物科學技術學系，106臺北市基隆路三段155巷50號 Department of Animal Science and Technology, National Taiwan University, 50 Lane 155, Keelung Road Section 3, Taipei 106, Taiwan.

²⁾ 林業試驗所，10066臺北市南海路53號 Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

³⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail: hhwang9@gmail.com

2017年1月送審 2017年4月通過 Received January 2017, Accepted April 2017.

Research paper

Tree Leaf Choice by Formosan Reeve's Muntjac in Relation to Nutrient Content

Mei-Fong Lin,¹⁾ Sheng-Hsin Su,²⁾ Li-Wen Huang,²⁾
Chien-Wen Chen,²⁾ Meei-Ru Jeng,²⁾ Hsiang-Hua Wang^{2,3)}

【 Summary 】

Formosan Reeve's muntjac (*Muntiacus reevesi micrurus*) is widely distributed in Taiwan, but its food selection mechanisms in the wild are still unclear. In this study, the herbivory preferences of Formosan Reeve's muntjac to 35 native tree species' leaves were tested at the Fushan Experimental Forest, northeastern Taiwan. In addition, leaf nutrient contents were analyzed to examine their associations with muntjac herbivory preferences.

Wild muntjacs at Fushan preferred the leaves with high non-fibrous carbohydrate (NFC) content and avoided of the ones with high neutral detergent fiber (NDF) content, and particularly those with high lignin content. However, tree leaves of *Symplocos theophrastifolia* and *Blastus cochinchinensis*, which contained high NFC and low lignin contents, were also avoided by muntjacs. We also found that tree leaves of 5 Fagaceae species and 6 of 8 Lauraceae species were avoided by muntjacs, suggesting that muntjacs might dislike tree leaves with coriaceous texture (e.g., Fagaceae) or with strong volatile essences (e.g., Lauraceae). Therefore, in addition to leaf nutrient contents, leaf physical traits as well as chemical composition like minerals, odorant substances, and phytotoxins, may also affect the herbivory preference of muntjacs.

Key words: muntjac, herbivory preference, nutrition content, Taiwan, tree leaf.

Lin MF, Su SH, Huang LW, Chen CW, Jeng MR, Wang HH. 2017. Tree leaf choice by Formosan Reeve's muntjac in relation to nutrient content. *Taiwan J For Sci* 32(3):237-49.

緒言

全球有10幾種麂屬(*Muntiacus*)的小型鹿科動物，其中山羌(*Muntiacus reevesi*)廣泛分布於中國東南部及臺灣，19、20世紀初期也分別有人為引入的族群分布於日本及英國等地。分類學者將分布於臺灣的山羌定位為特有亞種(*M. reevesi micrurus*)，英文名Formosan Reeve's muntjac，中文名為臺灣山羌，但民間亦俗稱為山羌。山羌在臺灣由淺山到海拔3000公尺均有分布，為臺灣3種鹿科動物(水鹿、梅花鹿、山羌)中體型最小但族群量最大者。

反芻動物(ruminants)可依據食物及消化系

統特徵區分為粗食者(bulk and roughage eaters; grazers)、中間型攝食者(intermediate feeders)及精食者(concentrate selectors; browsers)三類(Hofmann 1985, 1989)。粗食者之瘤胃構造適合大量高纖維性食物之攝食，再藉由反芻慢慢消化；相較於粗食者，精食者的瘤胃較小，無法一次大量攝食，需以蠶食(nibble)的方式咬食富含可溶性細胞質的低纖維性食物；中間攝食者落在前述兩類之間，雖然避免大量的纖維性食物，但選擇食物的程度低於精食者(Hofmann 1985, 1989)。鹿科麂屬動物即因需要較高之

進食及反芻頻率，而被歸類為精食者(Kay 1987)，而山羌之消化道特徵亦被證實近似於精食者(Lin et al. 2011)。

雖然世界上超過40%的反芻動物被歸類為精食者(Lashley et al. 2014)，或許受限於體型較小、畜產價值相對較低，亦或因其攝食行為對環境的干擾程度較輕微等因素，鹿科麂屬動物食物選擇方面的研究較少受到關注。中國東南部雖然是山羌的最大分布區域，但受到人為干擾的影響，山羌現存的族群數量極少，也沒有食性相關的研究報告。英國於19世紀從中國引進山羌，部分區域在族群數量激增狀況下，曾有山羌啃食對森林衝擊的報導與相關研究發現山羌喜食闊葉草本(forb)，造成山羌不喜食的禾本、莎草科植物變成地被的優勢種(Cooke and Farrell 2001)。與山羌同屬的印度麂(*Muntiacus muntjak*)有一些針對攝食植物種類方面的研究，海南島大田自然保護區的印度麂食性研究發現，木本植物的取食率高達53%，且取食率較高的5種植物中有4種是木本植物(Ten et al. 2004)；尼泊爾針對印度麂的食性研究亦發現，取食的種類中有約2/3是木本植物(Nagarkoti and Thapa 2007)。國內也有一些與山羌取食植物種類相關的調查、研究，Chen (2001)採用目擊、食痕觀察方式，於花蓮瓦拉米地區記錄山羌食用12種闊葉草本、6種藤本及2種木本植物；Lee (2010)經由食痕、望遠鏡觀察，以及其他研究人員提供的觀察資料，在福山試驗林地區記錄到山羌取食掉落在地面的樹木葉片有19種，與觀察到被取食的地被草本、灌木種數相當；此外，筆者於福山植物園區內多次目擊山羌選擇性取食掉落在地面的葉片，也數次觀察到山羌跟隨猴群，取食猴群從樹上攀折、丟棄枝條上的果實及葉片。

由上述調查研究及現地觀察記錄資料可得知，除了草本及藤本植物外，木本植物的葉片也是山羌喜好的食物來源。前人有關山羌取食行為的研究僅限於根據目擊、食痕觀察，記錄山羌取食的植物種類，並未比較各種植物的取食偏好程度，也尚未進行過與葉片營養成分的相關分析。為進一步了解山羌對不同樹種葉片的取食偏好，本研究於福山試驗林中的山羌活

動頻繁區域，採行葉片投食試驗探討山羌對福山常見樹木葉片的取食偏好，並經由葉片營養成分分析，探討山羌對葉片營養成分的喜好與忌避。

材料與方法

一、葉片投食

投食試驗地為福山研究中心的行政中心東側平坦地，面積約200 m²，稀疏栽植了幾株山櫻花，平坦地的西北側為一片有輕度干擾的近天然林地，坡度約20°，以樟科、殼斗科植物為主要優勢種。經長期觀察發現，1年4季的晨昏及中午時段都經常可見到數隻山羌在此處悠閒進食。因此處沒有遊客進出、山羌活動相對穩定、容易進行觀察，經評估是適合進行投食試驗的地點。投食試驗材料為35種闊葉樹的成熟葉片，除火燒柯為栽植種外，其餘34種均為試驗地點周邊森林常見的原生樹種。投食試驗自2015年9月起開始進行，為降低人為活動干擾，投食試驗主要選在福山植物園的休園日(每周二)進行。試驗分為二階段進行，第一階段在2015年9~10月間進行，試驗進行前將16~20張50×30 cm的塑膠網集中鋪設在監測的空地上。試驗當日早上採摘測試樹種20片成熟葉片，並於中午前將每一種類的葉片隨機放置在1片塑膠網上，並於放置24小時後檢查剩餘葉片數。受限於投食試驗地點的林間空地大小，每次選取16~20種葉片進行投食試驗，合計進行了6次，且每一樹種之葉片都至少測試3次。每次皆採用隨機方式將不同種類的葉片放置在不同的位置，以降低因山羌接近不同種類葉片的難易度及先後順序所導致的試驗誤差。記錄時依據葉片取食情形區分為不取食(not browsed, N)、部分取食(partially browsed, P)及全數取食(completely browsed, C)三個類別，用以區分山羌對不同樹種葉片的喜好或忌避情形。投食試驗採用有葉柄的完整葉片，因先期試驗期間發現，山羌在吃葉片時是全部葉片都完整食用，且通常連同葉柄也一併食用，僅偶爾發現葉柄很長的江某有少數的葉柄殘留；因此，在取食程度歸類時，只要葉片被完全取食，不論是否

有葉柄殘留都算是完全食用；此外，針對部分取食的種類，增加紀錄其被取食的葉片比例。第二階段於2016年4~5月間進行，並於試驗地點架設監視器(廠牌-型號，ACTi-B96)，每隔30秒拍攝1張照片，用以輔助觀察山羌取食葉片及活動情形，並協助確認是否有其他動物會取食或擾動葉片。本階段總計進行9次投食試驗，並以第一階段確認山羌會全部或部分取食之15個種類為主，且輪流搭配3~5種第一階段完全不取食的種類當對照；除了確認放置葉片的塑膠網全數位於攝影機可監測的空地範圍外，投食試驗的相關步驟及調查、記錄方式均與第一階段相同。

二、葉片營養成分分析

為了解山羌對試驗樹種葉片之偏好情形是否與該植物的營養成分有關，於2016年4~5月第二階段葉片投食試驗期間，同時採取35樹種各約1000 g的成熟葉。樣本攜回實驗室後放入烘箱，用55°C烘乾72小時後於室溫下冷卻，用磨粉機研磨並以20 mesh篩網過篩，以供後續營養成分分析之用。分析項目包括水分、粗脂肪(crude fat, CF)、粗蛋白(crude protein, CP)、灰分(ash)等一般成分分析(Wu 2001)，及中洗纖維(neutral detergent fiber, NDF) (Van Soest et al. 1991)、酸洗纖維(acid detergent fiber, ADF)、酸洗木質素(acid detergent lignin, ADL)分析(Goering and Van Soest 1970)。分析所得之數據除水分外，皆以乾基中之含量表示(乾基%)。纖維可細分為半纖維素(hemicellulose, h-Cel)、纖維素(cellulose, Cel)及木質素(lignin)，可依據中洗纖維、酸洗纖維及酸洗木質素分析數據的結果導出：

半纖維素 = 酸洗纖維 - 中洗纖維

纖維素 = 酸洗木質素 - 酸洗纖維

木質素 = 酸洗木質素

此外，主要成分為可溶性碳水化合物(如醣類、澱粉等)的非纖維性碳水化合物(non-fiber carbohydrates, NFC)則經由下列計算公式導出：

非纖維性碳水化合物% = 100% - (粗脂肪% + 粗蛋白% + 中洗纖維% + 灰分%)

三、資料分析

(一) 單變量分析

為了解山羌取食葉片的偏好程度是否與葉片成分有關聯，本研究採用前述第二階段山羌投食葉片試驗所觀察到的3種取食情形(完全取食、部分不取食、完全不取食)做為類別變量(categorical variable)，採用Kruskal-Wallis無母數檢定法(Kruskal-Wallis test)進行逐項的營養成分單變量檢驗，以了解各項葉片成分在3種類群樹種間是否存有明顯差異。

(二) 多變量分析

將不同樹種的各項葉片成分含量整理為一個多變量資料矩陣，由35個樹種及8項成分所構成。先將資料矩陣中的各項葉片成分含量進行標準化(standardization)，成為平均值為0、標準差為1的資料後，再進行主成分分析(principal component analysis, PCA)，以檢視樹種之間不同成分的多變量變異情形、成分間的相關性，並探討樹種間是否有分化成不同群聚(cluster)，而哪些成分有可能是重要的區隔因子。此外，再以置換排列多變量變方分析法(permutational MANOVA)檢驗3種山羌取食偏好程度的樹種是否在葉片成分上存有明顯差異(McArdle and Anderson 2001)；其中的隨機置換排列次數(no. of permutations)設定為9999次。

(三) 模型分析

在了解不同樹種的葉片成分變異情形以及哪些成分在不同類別樹種間具有明顯差異後，再採用分類與迴歸樹模型(classification and regression trees, CART)來更進一步分析哪些成分會是區別山羌對不同樹種葉片取食偏好的最重要因子，並且估計該項成分的臨界決定值。CART的模型選擇方式(model selection)採用10摺交叉驗證法(10-fold cross-validation)，並根據單一標準誤差規則(1-SE rule)來選出最簡約模型(De'ath and Fabricius 2000)。

以上統計分析工作均使用R 3.3.1統計語言(R Core Team 2016)完成，其中的多變量分析、

CART模型分別使用到vegan、rpart、rpart.plot等擴充套件(Therneau et al. 2015, Milborrow 2016, Oksanen et al. 2016)。

結果

一、葉片種類偏好

在測試的35種樹種葉片中，第一階段全數取食的種類有8種，佔所有投食植物種類的23%；部分取食的有7種，佔所有投食植物種類的20%；完全不取食的有20種，佔所有投食植物種類的57% (Table 1)。第二階段全數吃掉的有9種，除了第一階段的8種之外，增加了

杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)1種(第一階段為部分取食)；部分取食的有6種，都是第一階段也是部分取食的種類；所有第一階段未取食的物種(第二階段試驗的對照物種)，在第二階段試驗中也都沒有被取食的紀錄(Table 1)。葉片部分被取食的種類只有7種，其中杜英、臺灣山桂花(*Maesa perlaria* var. *formosana*)、樹杞(*Ardisia sieboldii*)、裡白鰻頭果(*Glochidion acuminatum*)葉片的被取食率均高於75%，但香葉樹(*Lindera communis*)、紅楠(*Machilus thunbergii*)、九芎(*Lagerstroemia subcostata*)葉片的被取食率低於30% (Table 1)。第二階段的監視器影像資料顯示，試驗地點雖有獼猴、

Table 1. Muntjac herbivory preferences on the leaves of the 35 broadleaved tree species

Herbivory preference	Lifeform	Tree species	
		Scientific name	Chinese name
Completely browsed (C)	Shrub	<i>Oreocnide pedunculata</i>	長梗紫麻
	Tree	<i>Diospyros morrisiana</i> , <i>Michelia compressa</i> , <i>Elaeocarpus japonicas</i> , <i>Prunus phaeosticta</i> , <i>Rhus succedanea</i> , <i>Ficus erecta</i> var. <i>beeheyana</i> , <i>Schefflera octophylla</i>	山紅柿、烏心石、薯豆、黑星櫻、山漆、牛奶榕、江某
Partially browsed (P)	Shrub	<i>Maesa perlaria</i> var. <i>formosana</i> (82.5%)	臺灣山桂花(82.5%)
	Tree	<i>Elaeocarpus sylvestris</i> ¹⁾ (95.0%) ²⁾ , <i>Ardisia sieboldii</i> (80.0%), <i>Glochidion acuminatum</i> (77.5%), <i>Lindera communis</i> (25.0%), <i>Machilus thunbergii</i> (22.3%), <i>Lagerstroemia subcostata</i> (6.3%)	杜英(95.0%)、樹杞(80.0%)、裡白鰻頭果(77.5%)、香葉樹(25.0%)、紅楠(22.3%)、九芎(6.3%)
Not browsed (N)	Shrub	<i>Maesa perlaria</i> var. <i>formosana</i> , <i>Blastus cochinchinensis</i> , <i>Melastoma candidum</i>	山桂花、柏拉木、野牡丹
	Tree	<i>Engelhardtia roxburghiana</i> , <i>Machilus zuihoensis</i> , <i>Pasania hancei</i> var. <i>ternaticupula</i> , <i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>carlesii</i> f. <i>sessilis</i> , <i>Litsea acuminata</i> , <i>Cryptocarya chinensis</i> , <i>Symplocos glauca</i> , <i>Sym. theophrastifolia</i> , <i>Cleyera japonica</i> , <i>Pasania brevicaudata</i> , <i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i> , <i>Phoebe formosana</i> , <i>Cyclobalanopsis longinux</i> , <i>Castanopsis fargesii</i> , <i>Helicia formosana</i> , <i>Ilex formosana</i> , <i>Machilus zuihoensis</i> var. <i>mushaensis</i>	黃杞、香楠、三斗柯、鋸葉長尾栲、長葉木薑子、厚殼桂、山羊耳、山豬肝、紅淡比、短尾柯、大葉楠、雅楠、錐果櫟、火燒柯、山龍眼、糊櫨、霧社槲楠

¹⁾ *Elaeocarpus sylvestris* was partially browsed in the first-phase feeding experiment and completely browsed in the second-phase feeding experiment.

²⁾ Numbers in parentheses represent the percentage of browsed leaves.

藍腹鷓及食蟹獾經過的影像紀錄，但於投食試驗期間並沒有取食或明顯擾動試驗中的樹種葉片。以下的「營養成分偏好」分析將以第二階段試驗的葉片取食偏好結果為分析基礎。

二、葉片營養成分

35種葉片的乾物質中，粗脂肪含量為 $4.6 \pm 1.5\%$ ，粗蛋白含量為 $13.0 \pm 2.60\%$ ，半纖維素含量為 $15.2 \pm 4.2\%$ ，纖維素含量為 $16.4 \pm 5.6\%$ ，木質素含量為 $16.1 \pm 7.8\%$ ，灰分含量為 $5.5 \pm 3.0\%$ ，非纖維性碳水化合物含量為 $29.2 \pm 9.7\%$ (Table 2)。中洗纖維(半纖維素+纖維素+木質素)的含量為 $47.7 \pm 11.1\%$ ，約佔乾物質的一半，非纖維性碳水化合物約佔乾物質的3成，粗脂肪、粗蛋白及灰分合計約佔乾物質的2成。灰分、木質素在不同物種間變化較大，離散係數(標準差/平均值)分別為0.54、0.48；粗蛋白在不同物種間的變化最小，離散係數為0.20；粗脂肪、半纖維素、纖維素、非纖維性碳水化合物在不同物種間的變化居間，離散係數介於0.28~0.34。

三、營養成分偏好

35種葉片的營養成分，整理如Table 2所示。第二階段喜食性試驗中，9種全部取食物種葉片的中洗纖維含量平均值為38.2%，低於第二階段試驗中部分取食之6種葉片的49.5%，以及第一、二階段試驗皆完全不取食之20種葉片的51.5%。纖維可細分為半纖維素、纖維素及木質素，完全取食的9種葉片，其半纖維素及纖維素的含量與部分取食及完全不取食的物種沒有太大差異，但是木質素平均含量(8.9%)則明顯低於部分取食的6種葉片木質素平均含量(20.2%)以及完全不取食的20種葉片木質素平均含量(18.2%)。粗脂肪、粗蛋白、灰分的含量，在山羌不同偏好程度的葉片種類間沒有太大的差異，但完全取食的9種葉片之非纖維性碳水化合物(NFC)含量(36.4%)高於部分取食的6種葉片(26.0%)及完全不取食的20種葉片(26.9%) (Table 2)。Kruskal-Wallis檢定分析顯示，木質素、中洗纖維、非纖維性碳水化合物這3項成分

在3類群物種葉片間呈現顯著差異($p = 0.003$ 、 0.005 、 0.03) (Fig. 1)，其餘營養成分在3類群物種葉片間的差異則不顯著。

主成分分析結果顯示，前三軸共可解釋72.2%的變異；其中，第一軸解釋42.0%、第二軸解釋16.4%、第三軸解釋13.7%。由各樹種及營養成分在第一、二軸的空間位置可約略看出，非纖維性碳水化合物及山羌喜食的9種葉片多集中在第一軸偏左側地區域(Fig. 2)，顯示山羌喜食富含高比例非纖維性碳水化合物的葉片。相對的，中洗纖維、木質素及山羌不吃的20種葉片、部分取食的6種葉片多集中在第一軸偏右側地區域(Fig. 2)，顯示山羌不喜食富含高比例中洗纖維及木質素的葉片。但仍有山豬肝、柏拉木等含有較高的非纖維性碳水化合物比例、較低的木質素含量(Table 2)，且山羌卻不吃的樹種分布在第一軸的左側。置換排列多變量變方分析結果亦顯示，養分組成在3種山羌取食偏好的樹種類群間有顯著差異($p = 0.013$)。CART分析結果顯示，採用木質素單一因子即可清楚區分完全取食與不取食兩類型，木質素的臨界決定值為11.48%，模型的解釋力達到40% (Fig. 3)。在CART的分類結果中，只有2種實際上山羌完全不取食的樹種(山豬肝、柏拉木)被誤判為「完全取食」(C)的類別，也只有1種被山羌完全取食的樹種(黑星櫻)被誤判為「完全不取食」(N)的類別；但是部分取食類群則與其它兩類群混雜，找不到可以清楚區分的因子(Fig.3)。

討論

山羌雖然喜歡取食樹冠層活動生物(例如臺灣獼猴)採摘丟落的葉片，但多數時間還是只有自然掉落地面的葉片能供取食。長期觀察發現，山羌通常只取食剛掉落不久的多汁葉片，不取食掉落過久的枯乾葉片。然而在實驗進行時，地面不一定能夠蒐集到試驗樹種最近自然掉落之足夠葉片數。研究人員在正式投食試驗開始前曾進行先驅性試驗，採用幾種容易取得材料的樹種，測試山羌對幼葉、成熟葉、剛掉

Table 2. Leaf nutrient contents (% of dry weight) of the 35 sampled tree species

Sp. no.	Scientific name	Chinese name	CF*	CP*	NDF*	h-Cel*	Cel*	lignin	ash	NFC*
1	<i>Oreocnide pedunculata</i>	長梗紫麻	2.3	19.8	33.2	13.6	15.1	4.5	13.2	31.6
2	<i>Diospyros morrisiana</i>	山紅柿	6.7	12.9	43.7	21.2	15.1	7.4	4.6	32.2
3	<i>Michelia compressa</i>	烏心石	2.6	12.9	48.2	14.9	22.9	10.4	6.9	29.5
4	<i>Elaeocarpus sylvestris</i>	杜英	3.3	11.8	44.2	17.7	15.2	11.3	3.0	37.6
5	<i>Elaeocarpus japonicus</i>	薯豆	3.9	12.1	40.1	18.1	12.5	9.5	3.8	40.0
6	<i>Prunus phaeosticta</i>	黑星櫻	5.7	17.0	45.4	20.1	7.4	17.9	4.7	27.2
7	<i>Rhus succedanea</i>	山漆	6.0	12.2	29.3	9.6	14.3	5.5	4.3	48.2
8	<i>Ficus erecta</i> var. <i>beeheyana</i>	牛奶榕	7.8	14.8	29.7	9.5	17.4	2.8	13.0	34.8
9	<i>Schefflera octophylla</i>	江某	5.1	13.4	29.9	11.4	8.1	10.4	5.0	46.6
10	<i>Ardisia sieboldii</i>	樹杞	5.7	10.8	50.5	10.9	21.4	18.2	9.1	23.9
11	<i>Machilus thunbergii</i>	紅楠	6.1	12.3	65.5	19.5	21.9	24.0	3.2	13.0
12	<i>Glochidion acuminatum</i>	裡白饅頭果	3.7	17.8	52.1	17.5	14.2	20.4	4.6	21.8
13	<i>Lagerstroemia subcostata</i>	九芎	3.4	14.5	31.7	19.2	8.7	3.9	4.2	46.3
14	<i>Lindera communis</i>	香葉樹	3.8	12.2	54.6	11.5	17.0	26.1	3.0	26.4
15	<i>Maesa perlaria</i> var. <i>formosana</i>	臺灣山桂花	6.2	19.1	42.8	9.4	5.1	28.3	7.2	24.8
16	<i>Engelhardtia roxburghiana</i>	黃杞	3.6	12.9	55.0	14.3	24.8	15.9	3.1	25.4
17	<i>Machilus zuihoensis</i>	香楠	7.7	10.9	55.4	14.2	14.0	27.2	4.3	21.7
18	<i>Pasania hancei</i> var. <i>ternaticupula</i>	三斗柯	3.4	14.1	62.7	12.2	25.5	25.1	2.7	17.1
19	<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>carlesii</i> f. <i>sessilis</i>	鋸葉長尾栲	4.3	11.9	58.4	18.1	23.6	16.7	4.4	21.0
20	<i>Litsea acuminata</i>	長葉木薑子	5.6	11.5	61.1	17.1	21.7	22.3	3.8	18.1
21	<i>Cryptocarya chinensis</i>	厚殼桂	4.4	14.7	55.6	12.8	18.9	23.9	2.7	22.8
22	<i>Symplocos glauca</i>	山羊耳	6.8	12.5	48.4	20.8	15.5	12.1	7.5	24.8
23	<i>Maesa japonica</i>	山桂花	4.5	12.3	44.3	12.6	18.0	13.7	6.4	32.5
24	<i>Symplocos theophrastifolia</i>	山豬肝	2.8	11.6	30.8	10.3	12.0	8.5	14.0	40.9
25	<i>Blastus cochinchinensis</i>	柏拉木	4.1	13.9	33.8	7.0	18.6	8.3	6.9	41.3
26	<i>Cleyera japonica</i>	紅淡比	4.1	10.0	50.3	20.6	15.5	14.2	5.7	29.9
27	<i>Pasania brevicaudata</i>	短尾柯	3.8	12.8	71.7	16.5	25.6	29.6	2.7	8.9
28	<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i>	大葉楠	5.3	11.8	55.5	11.9	20.0	23.6	4.6	22.8
29	<i>Phoebe formosana</i>	雅楠	3.3	14.0	58.7	21.8	16.1	20.8	4.4	19.6
30	<i>Melastoma candidum</i>	野牡丹	3.1	12.0	37.1	14.0	10.0	13.1	9.1	38.8
31	<i>Cyclobalanopsis longinux</i>	錐果櫟	4.1	14.1	59.8	22.5	25.7	11.7	3.1	19.0
32	<i>Castanopsis fargesii</i>	火燒柯	4.9	6.3	49.5	17.6	15.1	16.9	2.9	36.6
33	<i>Helicia formosana</i>	山龍眼	2.3	8.3	48.3	17.5	18.2	12.6	6.7	34.3
34	<i>Ilex formosana</i>	糊柃	4.3	14.0	50.9	14.3	6.1	30.5	5.5	25.4
35	<i>Machilus zuihoensis</i> var. <i>mushaensis</i>	霧社槲楠	6.1	11.1	41.8	10.7	14.5	16.6	4.0	37.0
		Mean	4.6	13.0	47.7	15.2	16.4	16.1	5.5	29.2
		SD	1.5	2.6	11.1	4.2	5.6	7.8	3.0	9.7

*Abbreviations of nutrient contents are as follows: CF, crude fat; CP, crude protein; NDF, neutral detergent fiber; h-Cel, hemicellulose; Cel, cellulose; NFC, non-fiber carbohydrates.

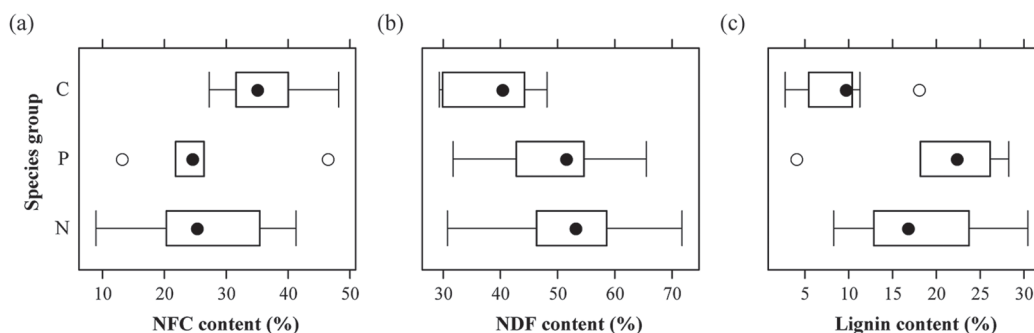


Fig. 1. Significant differences in leaf nutrient contents among tree species groups with different muntjac herbivory preferences ($p = 0.003, 0.005$ and 0.03 , respectively; Kruskal-Wallis test). The species groups C, P, and N denote completely browsed, partially browsed, and not browsed tree species, respectively. The three panels illustrate: (a) non-fiber carbohydrate (NFC), (b) neutral detergent fiber (NDF), (c) lignin.

落的老葉、掉落一段時間的枯乾老葉的喜好程度，發現山羌最喜食幼葉，成熟葉與剛掉落的老葉差異不大，但似乎略為喜歡成熟葉片，然而掉落過久的老葉則幾乎完全不取食。基於材料取得可行及材料性質可替代性考量，本研究決定採用由樹上採取的新鮮成熟葉片。

臺北市立動物園曾針對圈養山羌的飼料養分吸收率進行研究，結果顯示山羌對粗蛋白、中洗纖維及非纖維性碳水化合物消化率較高，粗脂肪及灰分的消化率較差(Ang et al. 2005)，可約略看出圈養山羌對不同養分的利用效率。然而，先前研究也發現圈養及野生山羌的食物來源不同，可能造成圈養和野外山羌瘤胃乳頭(papillae)差異(Lin et al. 2011)。本研究結果指出，福山地區的野生山羌喜食非纖維性碳水化合物含量高的葉片，但對消化率高的粗蛋白選擇性並不顯著，且不喜食中洗纖維含量高的葉片。國外針對其它精食者反芻動物的食物養分偏好也有一些相關研究。日本長鬃山羊(Japanese serow)喜食蛋白質及無氮抽出物(nitrogen free extract, NFE)含量高的食物，不喜食酸洗纖維含量高的食物(Deguchi et al. 2001)。白尾鹿(white-tailed deer)喜食蛋白質含量高、纖維含量少的食物(Sauvé and Côté 2006, Dostaler et al. 2011)，但其偏好程度與季節有關，生長季節會多取食蛋白質含量高的食物

(Bertesux et al. 1998, Sauvé and Côté 2006)，非生長季節則會多取食高能量的食物(Bertesux et al. 1998)，此一取食策略近似最佳取食模式(optimality model of food selection)。但亦有研究指出，食物的蛋白質含量與白尾鹿喜食程度間的相關性並不顯著(Littlefield et al. 2011)。針對麀鹿(roe deer)的研究則發現，麀鹿喜食可溶性醣類含量高的食物，與蛋白質含量高低的關係並不顯著(Tixier 1997)。在本次研究中，山羌喜食非纖維性碳水化合物含量高的葉片，不喜食中洗纖維含量高的的葉片，尤其是木質素含量高的葉片。綜合本研究及上述相關研究結果，精食者多喜食非纖維性碳水化合物含量高的食物，不喜食纖維含量過高的食物，本研究則進一步發現木質素是影響山羌取食選擇的重要成分，此一現象可能歸因於木質素本身的化學鍵不易斷裂，難以消化，還會影響胃內細菌的分解作用，抑制對其他養分的消化率(Morimoto 1989, Masuko and Souma 2009)。

雖然山羌喜食木質素含量低，非纖維性碳水化合物含量高的葉片，然而少部分山羌不喜食的種類也有低木質素含量、高非纖維性碳水化合物含量的情形(例如山豬肝、柏拉木、野牡丹)，顯示除了葉片成分是否容易消化、吸收外，還有其他因素會影響山羌對葉片種類的攝食選擇。此外，葉片投食試驗中有5種殼斗科樹

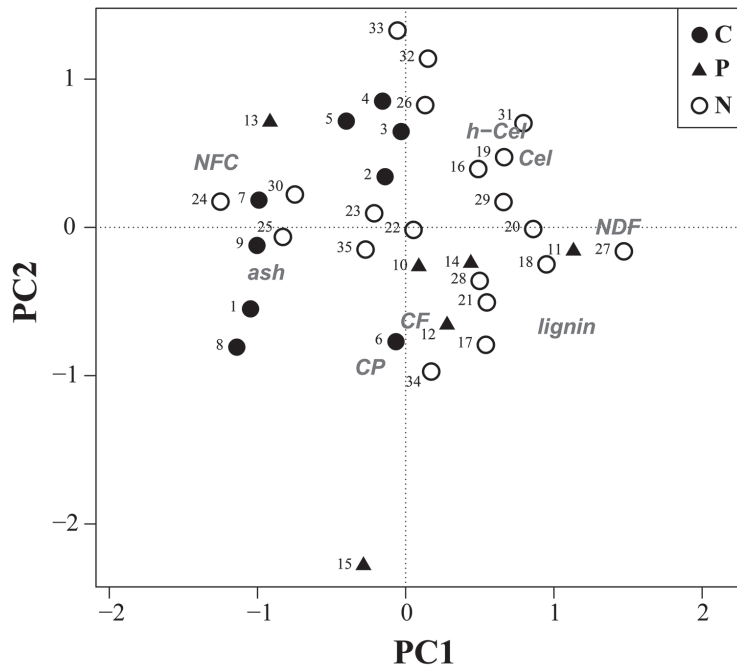


Fig. 2. Principal component analysis (PCA) biplot of the 8 leaf nutrient contents and 35 tree species (axes 1 vs. 2). The species groups C, P, and N represent completely browsed, partially browsed, and not browsed tree species, respectively. Leaf nutrient contents significantly differed among the 3 species groups ($p = 0.013$; permutational MANOVA). The corresponding species for each species number and leaf nutrient for each abbreviation are given in Table 2.

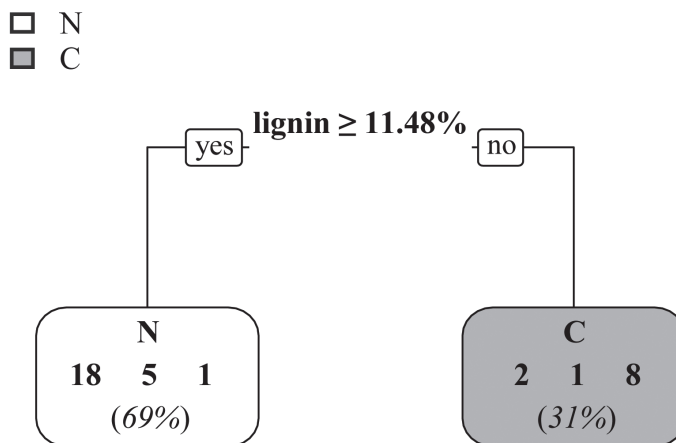


Fig. 3. Classification and regression tree analysis (CART) of muntjac herbivory preferences in relation to leaf nutrient contents. The lignin concentration was the most important single variable discriminating completely browsed (C) and not browsed (N) tree species groups. In each node, the bold numbers from left to right represent numbers of not browsed, partially browsed, and completely browsed species allocated to the node, while numbers in parentheses represent the percentage of total species.

種，山羊全數不取食，而8種樟科葉片中，除了香葉樹及紅楠有被山羊少量(< 30%)取食外，其餘6種也都没被山羊取食。這似乎暗示山羊不喜食質地堅硬的殼斗科革質葉片，以及樟科富含揮發性精油的葉片。相對的，山羊喜食的9種葉片(長梗紫麻、山紅柿、烏心石、杜英、薯豆、黑星櫻、山漆、牛奶榕、江某)，多屬於質地相對柔軟，或是沒有明顯揮發性精油氣味的葉片。影響動物選食的因素非常複雜，營養成份只是其中一環；本研究中多數殼斗科、樟科植物的葉片有NFC含量偏低、lignin含量偏高的現象，顯現山羊不喜食的葉片營養成分特徵，但不代表食物中與口感、嗅覺相關的因子不會影響山羊選食，只是不同因子對山羊選食的影響強度可能會有所不同，仍有待進一步地研究予以釐清。本研究發現山羊喜食低中洗纖維(NDF)、高非纖維碳水化合物(NFC)的樹葉；就草本植物而言，禾草類(grass)食物比闊葉草本(forb)含有較高的纖維成分，經長期觀察，本試驗之研究人員發現，相較於闊葉草本，山羊似乎不喜食禾草類的地被植物，顯示纖維含量不僅影響山羊對樹葉的選食，似乎也會影響山羊對地被草本的選食，但此一觀察仍有待精確的科學試驗予以證實。

相對於禾草類，樹木葉片富含高比例的蛋白質及二次代謝物，和低比例的纖維(McArthur et al. 1991, 1993, Littlefield et al. 2011)。酚類(phenolics)、萜烯(terpenes)等二次代謝物與食物的適口性及氣味息息相關(Tixier 1997, Hernández-Orduño et al. 2012)，會影響動物的攝食選擇(Iason 2005)；酚類中的聚合性單寧(tannin)能與蛋白酶結合，降低蛋白酶的活性，進而影響蛋白質的分解與利用(Freeland and Janzen 1974)。國內針對臺灣獼猴消化生理的研究證實，聚合性單寧確實會抑制獼猴對蛋白質的消化(Lai et al. 2011)。國外針對單寧對反芻類動物攝食影響的結果相當分歧，Sauvé et al. (2006)發現白尾鹿喜食單寧含量較少的樹葉及小枝條，但Littlefield et al. (2011)的研究指出，食物的單寧含量與白尾鹿喜食與否並不存在明顯的相關性。或許部分鹿科動物具有一些特殊

的消化機制，可以減低單寧等酚類化合物對蛋白質吸收的抑制(Tixier et al. 1997, Littlefield et al. 2011)，例如國外學者已發現部分鹿科動物具有可結合單寧的唾液蛋白(salivary proteins)，可有效降低單寧對食物中蛋白質吸收的抑制效果，這是牛科動物所不具有的(Austin et al. 1989)。此外，也有針對牛科動物山羊(goat)的研究指出，單寧含量對山羊的食物選擇並沒有明顯影響，但相關的機轉至今仍然不完全清楚(Hernández-Orduño et al. 2012)。因此，高濃度的單寧可能並不是影響鹿科動物食物選擇的重要因素。一般而言，樹木葉片的單寧成分普遍高於禾草類，然而就山羊喜食樹木葉片的現象推測，除非單寧含量高到一定程度，應不至於對山羊攝食選擇造成明顯影響，但此一假設仍需相關後續研究予以證實。

除了單寧外，食物的氣味及礦物元素含量也會影響鹿科動物的食物選擇(Everitt and Gonzalez 1981, Elliott and Loudon 1987, Vourc'h et al. 2002, Olguin et al. 2013, Ceacero et al. 2015)。與氣味相關的揮發性酚類、萜烯化合物種類繁多，且僅有部分被證實具有避免被草食動物取食的忌避功能，例如紅鹿(red deer)對西特佳雲杉(*Picea sitchensis*)及美國黑松(*Pinus conforta*)針葉精油中的5種單萜烯(monoterpene)成分有明顯的忌避現象(Elliott and Loudon 1987)。就礦物質而言，鹿科動物通常無法從自然食物中取得足量的鈉與磷(Everitt and Gonzalez 1981)，需要額外從岩石或土壤中獲取，因此有可能會偏好鈉與磷含量較高地食物；相對的，近期研究發現紅鹿對硫含量高的食物有明顯的忌避現象，對食物的選擇具有重大影響(Ceacero et al. 2015)。除此之外，食物的多汁性也會影響動物對食物的喜好性(Wu et al. 2011)。

結論

福山試驗林的野生山羊喜食非纖維性碳水化合物含量高的葉片，不喜食中洗纖維含量高的葉片，尤其是忌避木質素含量高的樹木葉

片，推測與是否容易消化、吸收有關。但本研究同時發現，部份山羌不喜食的種類也有低木質素及高非纖維性碳水化合物情形；此外，山羌可能不喜食堅硬的葉片(例如殼斗科植物)和富含揮發性精油氣味的葉片(例如樟科植物)。因此，除了葉片營養成分是否容易消化、吸收外，葉片的物理性狀(例如多汁性、質地)，以及與礦物質、氣味、毒性有關的化學成分，都可能影響山羌對樹木葉片的選擇。

參考文獻

- Ang SL, Yang CW, Wang HT, Lin MF. 2005.** The apparent digestibility of diets of Formosana Reeves' muntjac. *Taipei Zoo Bull* 17:63-8. [in Chinese with English summary].
- Austin PJ, Suchar LA, Robbins CT, Hagerman AE. 1989.** Tannins binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. *J Chem Ecol* 15:1335-47. doi: 10.1007/BF01014834 PMID: 24272016
- Bertesux D, Crête M, Huot J, Maltais J, Ouellet JP. 1998.** Food choice by white-tailed deer in relation to protein and energy content of the diet: a field experiment. *Oecologia* 115:84-92.
- Ceacero F, Landete-Castillejos T, Olguín A, Miranda M, García A, Martínez A, et al. 2015.** Avoiding toxic levels of essential minerals: a forgotten factor in deer diet preferences. *PLOS ONE* 10(1):e0115814. doi:10.1371/journal.pone.0115814
- Chen YJ. 2001.** Activity and habit of Formosan Muntjac at Walami area [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Normal Univ. 121 p. [in Chinese with English summary].
- Cooke AS, Farrell L. 2001.** Impact of muntjac deer (*Muntiacus reevesi*) at Monks Wood National Nature Reserve, Cambridgeshire, eastern England. *Forestry* 74(3):241-50.
- De'ath G, Fabricius KE. 2000.** Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81(11):3178-92.
- Deguchi Y, Sato S, Sugawara K. 2001.** Relationship between some chemical components of herbage, dietary preference and fresh herbage intake rate by the Japanese serow. *Appl Anim Behav Sci* 73:69-79.
- Dostaler S, Ouellet JP, Therrien JF, Côté SD. 2011.** Are feeding preferences of white-tailed deer related to plant constituents? *J Wild Manage* 75(4):913-8.
- Elliott S. and Loudon A. 1987.** Effects of monoterpene odors on food selection by red deer calves (*Cervus elaphus*). *J Chem Eco* 13(6):1343-9.
- Everitt JH, Gonzalez CL. 1981.** Seasonal nutrient content in food plants of white-tailed deer on the south Texas plains. *J Range Manage* 34(6):506-10.
- Freeland W, Janzen DH. 1974.** Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. *Am Nat* 108:269-89.
- Goering H, Van Soest JP. 1970.** Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures, and some applications). In: *Agriculture handbook No. 379*. Washington, DC: Agriculture Research Service, United States Department of Agriculture. p 387-598.
- Hernández-Orduño G, Torres-Acosta JFJ, Sandoval-Castro CA, Aguilar-Caballero AJ, Capetillo-Leal CM, Alonso-Díaz MA. 2012.** In cafeteria trials with tannin rich plants, tannins do not modify foliage preference of goats with browsing experience. *Ethol Ecol Evol* 24:332-43.
- Hofmann RR. 1985.** Digestive physiology of the deer - their morphophysiological specialisation and adaptation. *Roy Soc New Zeal Bull* 22:393-407.
- Hofmann RR. 1989.** Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their

- digestive system. *Oecologia* 78:443-57.
- Iason G. 2005.** The role of plant secondary metabolites in mammalian herbivory: ecological perspectives. *Proc Nutr Soc* 64:123-31.
- Kay RN. 1987.** The comparative anatomy and physiology of digestion in tragulids and cervids and their relation to food intake. In: Wemmer CM, editor. *Biology and management of the cervidae*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. p 214-22.
- Lai CM, Lin MF, Chang CI, Su HH. 2011.** Effects of condensed tannins on digestive physiology of the captive Taiwanese macaques (*Macaca cyclopis*). *Taiwan J Biodivers* 13(3):213-23. [in Chinese with English summary].
- Lashley MA, Chitwood MC, Harper CA, Moorman CE, DePerno CS. 2014.** Collection, handling and analysis of forages for concentrate selectors. *Wildl Biol Pract* 10(1):6-15.
- Lee CY. 2010.** Habitat use of the Formosan Reeves' muntjac (*Muntiacus reevesi micrurus*) at Fu-Shan Experimental Forest, Taiwan [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 26 p. [in Chinese with English summary].
- Lin MF, Ang SL, Yang CW, Hsu JT, Wang HT. 2011.** Study on the characteristics of gastrointestinal tract and rumen ecology of Formosan Reeves' muntjac. *J Appl Anim Res* 39:142-6.
- Littlefield KA, Mueller JP, Muir JP, Lambert BD. 2011.** Correlation of plant condensed tannin and nitrogen concentrations to white-tailed deer browse preferences in the cross timbers. *Tex J Agric Nat Res* 24:1-7.
- Masuko T, Souma K. 2009.** Nutritional physiology of wild and domesticated Japanese sika deer. In: McCullough DR, Takatsuki S, Kaji K, editors. *Sika deer: biology and management of native and introduced populations*. Tokyo: Springer. p 61-82.
- McArdle BH, Anderson MJ. 2001.** Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82(1):290-7.
- McArthur C, Hagerman AE, Robbins CT. 1991.** Physiological strategies of mammalian herbivores against plant defenses. In: Palo RT, Robbins CT, editors. *Plant defenses against mammalian herbivory*. Boca Raton, FL: CRC Press. p 103-14.
- McArthur C, Robbins CT, Hagerman AE, Hanley TA. 1993.** Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Can J Zool* 71:2236-43.
- Milborrow S. 2016.** rpart.plot: Plot "rpart" models: an enhanced version of "plot.rpart". R package version 2.1.0. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=rpart.plot>.
- Morimoto H. 1989.** Revised nutrition. 17th ed. Tokyo, Japan: Yokendo Limited. [in Japanese].
- Nagarkoti A, Thapa TB. 2007.** Food habits of barking deer (*Muntiacus muntjac*) in the middle hills of Nepal. *Hystrix It J Mamm (n.s.)* 18(1):77-82.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, et al. 2016.** vegan: Community ecology package. R package version 2.4-1. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olguin CA, Landete-Castillejos T, Ceacero F, García AJ, Gallego L. 2013.** Effects of feed supplementation on mineral composition, mechanical properties and structure in femurs of Iberian red deer hinds (*Cervus elaphus hispanicus*). *PLOS ONE* 8(6):1-8.
- R Core Team. 2016.** R: A language and environment for statistical computing (ver. 3.3.1). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>.
- Sauvé DG, Côté SD. 2006.** Winter forage selection in white-tailed deer at high density: balsam fir is the best of a bad choice. *J Wildl Manage* 71(3):911-4.

- Ten LW, Liu ZS, Long YL, Li SY, Fu ML. 2004.** Food habit of Indian muntjac at Hainan Island, China. *Acta Zool Sin* 50(4):511-8. [in Chinese with English summary].
- Therneau TM, Atkinson B, Ripley B. 2015.** rpart: recursive partitioning and regression trees. R package vers. 4.1-10. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=rpart>.
- Tixier H, Scehovic J, Yani A, Gleizes M, Lila M. 1997.** Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of the diets. *J Zool* 242:229-45.
- Van Soest, P V, Robertson JB, Lewis BA. 1991.** Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J Dairy Sci* 74:3583-97.
- Vourc'h G, De Garine-Wichatitsky M, Labbé A, Rosolowski D, Martin JL, Fritz H. 2002.** Monoterpene effect on feeding choice by deer. *J Chem Ecol* 28(12):2411-27.
- Wu CL. 2001.** Animal husbandry practice-feeder nutrition analysis. Taipei, Taiwan: Ho-Chi Publishing. 68 p. [in Chinese].
- Wu SY, Yang CW, Wang YH, Chang CH, Lin YL, Lin MF. 2011.** Assessment on the diet preferences for the giant panda on seasonal bamboos. *Taipei Zoo Bull* 22:1-10. [in Chinese with English summary].

