

## 台灣水鹿族群密度估算方法評估

### An evaluation of population density estimation methods for Formosan sambar (*Rusa unicolor swinhoii*)

范震華<sup>1</sup> 林宗以<sup>2</sup> 張書德<sup>1</sup> 楊書懿<sup>1</sup> 翁國精<sup>1\*</sup>

Chen-Hua Fan<sup>1</sup>, Chung-Yi Lin<sup>2</sup>, Shu-De Teo<sup>1</sup>, Shu-Yi Yang<sup>1</sup> and Guo-Jing Weng<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> 國立屏東科技大學野生動物保育研究所 91201 屏東縣內埔鄉學府路 1 號

<sup>2</sup> 國立台灣大學生態學與演化生物學研究所 10617 台北市羅斯福路四段 1 號

<sup>1</sup> Institute of Wildlife Conservation, National Pingtung University of Science and Technology, Pingtung, Taiwan

<sup>2</sup> Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University, Taipei, Taiwan

\*通訊作者：gjw@mail.npust.edu.tw

\*Corresponding author: gjw@mail.npust.edu.tw

## 摘要

偶蹄類動物的族群動態影響著森林的更新、演替及共域動物，尤其在高族群密度時更明顯。台灣近年來水鹿族群量有增多的趨勢，但鮮少針對水鹿族群密度做過估算，也缺乏完整的方法學探討。本研究嘗試利用自動相機，在新康山區的布新營地及拉庫音溪上游設立兩個不同面積及不同相機分佈方式的樣區，以捕捉標放模式估計水鹿的封閉族群密度，並評估適合水鹿族群密度估算的捕獲率模式、回合時間長度、監測總時間長度等。布新營地樣區面積為 0.63 km<sup>2</sup>，成體水鹿族群密度在 2010 年 8 月中為 10.8–77 隻 / km<sup>2</sup>，此大範圍的估計值是由不同的緩衝區面積估計值所造成；拉庫音溪樣區的面積為 15.2 km<sup>2</sup>，成體水鹿族群密度在 2010 年 9 月初為 9.2–9.9 隻 / km<sup>2</sup>。族群密度在小面積樣區如布新營地可能會被高估，在大面積樣區如拉庫音溪則可能被低估。在各種條件下，捕獲率模式皆以 M<sub>h</sub>(JK1)的表現最佳且穩定。以一天為一個捕捉回合，估算時間歷時 10 天左右，是可應用於大部分狀況的方法，其他條件則於文中討論。

## Abstract

Population dynamics of ungulates impact forest renewal and succession and also sympatric species therein, especially at high population density. The Formosan sambar has increased in abundance in recent years, but its density was rarely estimated and the methodology has not been established. This research aimed to use camera traps at two sampling sites, Bushin camping area and upstream of Lakuin river, which differ in size and camera layout to estimate closed-population density of Formosan sambar using the mark-recapture method. This research also evaluated capture probability model, duration of occasion, and total duration of monitoring that is appropriate for estimating adult Formosan sambar density. The Bushin camping area had a density of 10.8–77 adults / km<sup>2</sup> in mid-August 2010 with an effective area of 0.63 km<sup>2</sup>. The wide range of density estimates was due to different estimates of the area of buffer zone. Lakuin River had a density of 9.2–9.9 adults / km<sup>2</sup> in early September 2010 with an effective area of 15.2 km<sup>2</sup>. Density tends to be overestimated in a small sampling area such as the Bushin camping area while underestimated in a large one such as Lakuin River. Capture probability model  $M_h$ (JK1) performed the best and was stable under various conditions. One day per occasion and a total of 10 days of capture are generally applicable in most situations. Other considerations are discussed in this study.

**關鍵詞：**捕捉標放法、捕獲率模式、自動相機

**Key words:** mark-recapture, capture probability model, camera trap

收件日期：2014 年 06 月 07 日      接受日期：2014 年 07 月 20 日

Received: June 07, 2014

Accepted: July 20, 2014

## 前 言

偶蹄類動物的族群動態影響著森林的更新、演替及其他共域動物的族群消長(Côté *et al.* 2004)，特別是在高族群密度時，效應更趨顯著(Tilghman 1989; Côté *et al.* 2004)。例如，族群呈現增加與擴張的趨勢的台灣水鹿(*Rusa unicolor swinhoii*)，已造成玉山國家公園高海拔地區台灣鐵杉(*Isugachinensis* var.

*formosana*)、台灣冷杉(*Abieska wakamii*)幼樹的大量死亡(林 2008; 翁等 2009)。同時，也改變森林地被層及草地植被的覆蓋度、組成與垂直結構(林等 2009; 林等 2010; 翁等 2010)，並影響森林底棲性鳥類的密度(姜等 2010)。這些偶蹄類動物也是原住民族重要的狩獵物種，2012 年 6 月起台灣依據野生動物保育法第 21 條之 1 的修訂，設置並施行「原住民族基於傳統文化及祭儀需要獵捕宰殺利用野生動物

管理辦法」後，牠們遂成爲公告可供利用的主要物種之一。因此，爲了兼顧森林生物多樣性保育、生態功能的維繫及野生動物資源的永續利用管理，針對偶蹄類發展一個可靠的族群估算技術已爲必要的工作之一。

Karanth(1995)首度以自動相機爲工具估算印度 Nagarhole 國家公園內老虎的族群密度，藉由辨識動物的自然特徵，建立個體被相機捕獲的歷史，再以捕捉標放(mark-recapture)法及封閉族群模式進行族群數量的估算，解決許多隱密性高或族群稀少的動物族群估算的困境，建立一個快速、可靠且花費低的估算技術，因而被大量應用(O'Brien 2011)。此方法假設動物隨機或均勻分佈於棲地內；調查期間動物族群數量無變動，亦即沒有遷入、遷出、出生、死亡等事件發生；相機樣點均勻或隨機分佈在樣區內，且點位之間的距離不可過大，以免超出動物的活動範圍，造成過多個體無法被相機偵測產生誤差；同時目標動物必須要有可資明確辨識的自然特徵(O'Brien 2011)，例如台灣水鹿雄鹿的鹿角、耳朵缺刻、毛色等形態特徵。

台灣水鹿爲棲息於台灣山區森林的大型偶蹄類動物，由於棲息環境地形崎嶇，植被覆蓋大，增加動物被偵測及族群估算的難度。因此，儘管許多調查與研究都觀察到台灣水鹿對於高海拔生態系群聚產生影響，除了林(2011)曾以穿越帶糞堆計數的方式估算玉里野生動物保護區的水鹿密度外，鮮少對台灣水鹿的族群密度進行正式的估計與監測，亦無法評估水鹿族群動態與森林更新、演替的交互作用。

因此，本研究選在台灣高海拔地區有明顯被台灣水鹿啃食的森林設置樣區，以自動相機捕捉法搭配捕捉標放模式估計水鹿族群密度，並評估台灣水鹿族群密度的最佳估算模式，提供未來水鹿族群適性管理所需的方法學基礎。

## 材料與方法

### 一、研究樣區

本研究於玉山國家公園東南部設置兩個樣區來估計台灣水鹿的族群密度，包括布新營地樣區及拉庫音溪樣區，分屬於中央山脈南二段及新康橫斷的範圍(圖 1)。玉山國家公園面積約 1,050 km<sup>2</sup>，位於台灣本島的中心地帶，台灣水鹿族群相當豐富(李等 2007; 翁等 2010)。園區內針葉林與箭竹草原鑲嵌密布，森林植物群落以鐵杉林、冷杉林及二葉松林爲主(翁等 2009)。布新營地樣區(海拔 3,135 m)位於三岔山東支稜與東南分稜的分叉點下方稜線窪地上(圖 1.a)。此樣區主要植被爲箭竹草原，邊緣爲針葉森林。營地地勢平坦鄰近水源，台灣水鹿活動頻繁。拉庫音溪樣區範圍從三叉山沿中央山脈南二段主稜向北至南雙頭山(海拔 3,288 m)，向南至嘉明湖(海拔 3,320 m)(圖 1.b)。樣區內爲箭竹草原與溫帶針葉林鑲嵌的植被。針葉林以鐵杉林爲主，冷杉林及二葉松林次之(翁等 2009)。本樣區因鄰近平緩溪谷，爲南二段山區水鹿族群密度較高的區域(李等 2007)。

### 二、自動相機架設

本研究使用自動照相機取代捕捉陷阱，使用的自動照相機機型有 Expert、Capture (Cuddeback, USA)及 HC500 (Reconyx, USA)。爲了使估計方法更有效率，本研究採用封閉族群(closed population)模式估計瞬時水鹿族群量，假設在估計期間內族群沒有遷入、遷出、出生、死亡等事件，且族群量不變。爲了符合上述假設，本研究以短時間內取樣最多個體爲原則，因此每台相機前方皆放置鹽塊以吸引水鹿，並假設鹽塊對雌雄個體的吸引力沒有差

異。為了解樣區大小及相機的分布方式對最佳密度估算模式的可能影響，本研究以小面積的布新營地及大面積的拉庫音溪樣區做比較。布新營地樣區拍攝時間為2010年8月16日至28日，共計13天。以布新營地為中心，仿照距離取樣法(distance sampling)概念採同心圓的方式增加設置相機，並隨局部地形與植被調整位置。第1圈同心圓的半徑為50 m，第2圈半徑100 m，第3圈因遇東側崩壁及西側陡峭地形，無法以同心圓方式設置，因此整體相機分布呈南北狹長狀，共計34個相機樣點。扣除4台故障相

機，共計30個相機樣點涵蓋的最小凸多邊形面積為0.16 km<sup>2</sup> (圖1)。拉庫音溪樣區拍攝時間為2010年8月29日至9月12日，共計15天。以拉庫音溪底山屋為據點，參考王等(2010)於磐石山高海拔地區以無線電追蹤所得雄鹿夏季平均日移動距離559 m，沿拉庫音溪東源及北源兩岸山坡規劃500m見方的棋盤方格狀樣區，採均勻取樣方式，一個方格內最多配置一台相機，共設置29台相機。但受到地形限制，相機之間間隔約400–800 m，相機涵蓋的最小凸多邊形面積為12 km<sup>2</sup> (圖1)。

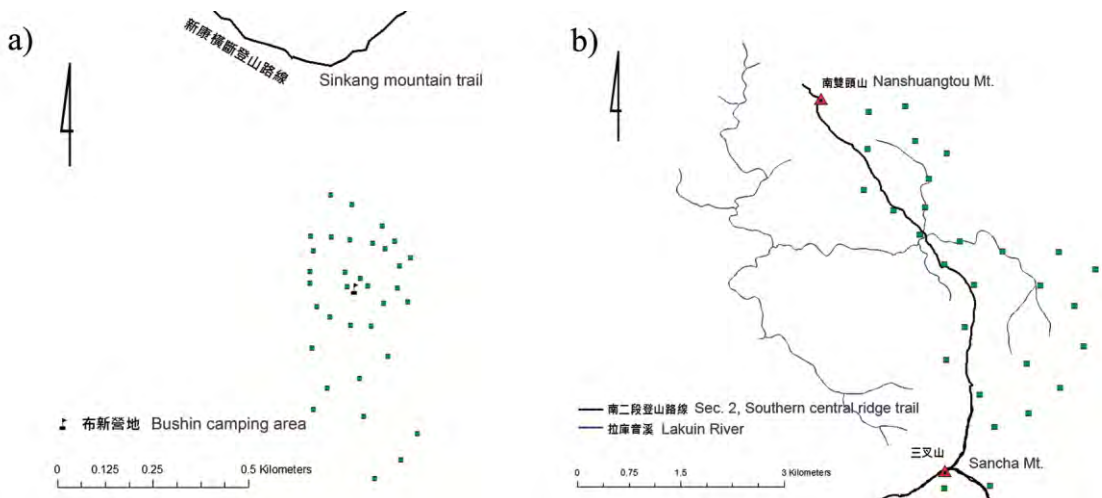


圖 1. 自動相機在 a) 布新營地(座標系統 TWD67: 254996, 2576982)及 b) 拉庫音溪樣區的分布。方塊為相機位置。

**Fig. 1.** Camera trap distribution at a) Bushin camping area (Coordinate system TWD67: 254996, 2576982) and b) Lakuin River. Squares indicate locations of camera.

### 三、個體辨識

因雌鹿無長角，僅在體態上呈現些微差異而不易辨識個體，故個體辨識僅以雄鹿為目標。雄鹿的鹿角會因為年齡、個體差異等因素而不同(Leslie Jr 2011)，且取樣期間為茸角硬化為硬角的過渡期間(李等 2007)，因此雄鹿的鹿

角具有茸角到硬角等不同狀態及不同形狀的角況。除了角況以外，耳朵的缺刻及其位置、毛色和體態等也是辨識依據。所有個體辨識皆由三位研究者獨立進行，再互相比對之後決定最後結果，以減少主觀判斷的偏差。

#### 四、模式選擇與資料分析

本研究評估不同的捕捉回合長度、捕獲率模式與族群量估算法的最佳組合。每個捕捉回合的長度分為 12 小時、1 天、2 天及 3 天。捕獲率模式則依照 Otis *et al.* (1978) 提出的可能影響因子，包含下列運算捕獲率的模式：

$M_0$ ：每隻動物在每次捕捉期間有相同的捕獲率。無關動物行為反應、時間變化或個體間的差異，且每次的捕捉事件是互相獨立的。

$M_1$ ：捕獲率只隨時間而改變。單次的捕捉事件裡，族群裡的所有個體都有相同被捕捉的機率，但不同的捕捉回合可能有不同的捕獲率。

$M_b$ ：捕獲率只隨動物的行為而改變。第一次的捕捉事件影響了之後的捕獲率，例如動物經歷過第一次的捕捉後，更容易被陷阱吸引而被捕捉，或是刻意避開陷阱而降低被捕捉的機率。此模式假設每次捕捉回合裡，從未被捕捉過的個體和曾被捕捉過的個體有不同的被捕獲率。

$M_h$ ：個體間有不同的被捕獲率。族群裡的每隻個體有獨立的被捕獲率，但不會因為是否曾被捕捉過而改變，亦不會因為時間推移而改變。

上述各個模式除  $M_0$  之外又可以兩兩組合 ( $M_{tb}$ ,  $M_{th}$ ,  $M_{bh}$ )，或三個組合 ( $M_{tth}$ )，成為同時考量兩個或三個因子的模式，每種捕獲率模式下又有不同的族群量估計方法(詳見軟體的說明)。不同的回合長度、捕獲率模式，及每種捕獲率模式下的族群量估計方法形成不同的組合，使得一個樣區的族群量最多可能有 100 個估計值。每隻個體以 0 或 1 表示每回合有或沒有被捕捉，再整理成捕捉史(capture history)矩陣，最後將矩陣資料以 CARE-2(Chao 2001)軟體來估算雄鹿族群量。

本研究以下列方法挑選最合適的估計值。首先，各種捕獲率模式估算的結果，必須考慮水鹿的生物學與試驗的設計方式，再參考

統計資料決定出最合適的估算模式。由於本研究使用鹽塊做誘餌，因此誘餌的存在與否可能會對捕獲率造成影響，故可能需要  $M_1$  模式。本研究以鹽塊的存續時間及每回合捕獲個體數評估  $M_1$  模式的必要性，以卡方分析進行適合度檢定(Goodness of fit test)，以檢驗每回合捕獲個體數是否顯著偏離平均值，若未偏離則表示捕獲率並不隨時間而改變。目前並未有資料顯示自動相機改變水鹿的行為而影響捕獲率，因此暫不考慮  $M_b$  模式。而試驗前無法得知台灣水鹿個體之間的可被捕獲率是否相同，故不排除使用  $M_h$  模式。本研究以卡方分析進行適合度檢定，以檢驗每隻個體的可被捕獲次數是否有顯著偏離平均值，若未顯著偏離則表示個體之間的可被捕獲率並無差異。其次，若估計值小於或等於實際捕獲量(可辨認的個體數)，則不具任何估計的意義，因此不考慮該估計模式。對 CARE-2 軟體的統計資料而言，好的估算模式必須具備穩定的估計值與較小的標準誤兩個條件(趙蓮菊，私人通訊)。最後擁有最小標準誤的估計法組合(包含回合長度、捕獲率模式與計算方法)即為本研究建議的最佳估算模式。

#### 五、有效面積與台灣水鹿密度估算

估算密度所需之有效面積的數值以自動照相機所涵蓋的最小凸多邊形面積為計算基準，再向外延伸台灣水鹿平均最大移動距離的一半作為緩衝區，即為有效面積。最小凸多邊形面積以 AcrGIS 與免費套件 Hawth's Analysis tool (<http://www.spatial ecology.com/htools>) 計算。平均最大移動距離則是每隻個體被拍攝到的相機中相距最遠的兩相機點間距，最後將所有個體之該數值平均而來(Karanth and Nichols 1998)。另外，為了避免因樣區面積較小而低估

最大移動距離，進而高估水鹿族群密度，本研究另以王等(2010)提出太魯閣地區雄鹿夏季平均日移動距離 559 m 的 1/2 做為緩衝區寬度，或是成年雄鹿 8 月活動範圍 8.71 km<sup>2</sup> 的 1/2 做為緩衝區面積。最後以 ArcGIS 和國立屏東科技大學森林系陳朝圳教授的資源遙測研究團隊所發展的套件工具 NPUSTCA tool，計算最小凸多邊形面積與緩衝區面積的總和，即求得有效面積。

依自動照相機所攝得雄鹿與雌鹿隻次，計算兩個性別所佔的百分比。將最適之模式估算出來的雄鹿族群量依百分比推算成體台灣水鹿的族群量。最後以成體台灣水鹿的族群量除以有效面積即可得到成體台灣水鹿的族群密度。

## 結 果

### 一、布新營地樣區

從照片中總共辨認出 11 隻成體雄鹿，其中 10 隻於 5 天之內即出現，第 11 隻於第 10.5 天才出現（圖 2.a）。估算結果中， $M_0$ 、 $M_t$ 、 $M_b$  的族群量估計值幾乎接近於觀測值(11)，甚至還有低於觀測值的估計值； $M_{tb}$ 、 $M_{bh}$ 、 $M_{tbb}$  無法估計或是估計值小於或等於觀測值，因此僅  $M_h$  及  $M_{th}$  模式的結果可採用(表 1)。 $M_h$  模式下的標準誤介於 1.86–5.06， $M_{th}$  模式下的標準誤介於 2.76–4.71，其中標準誤最小的為 2 天為一回合時  $M_h(EE)$  的估計值，但其他回合長度中  $M_h(EE)$  的表現極不穩定（表 1）。在各種回合長度下，族群量估計值最穩定的為  $M_h(JK1)$ ，其族群量估計值最大(13.9)與最小值(13.4)僅相差 0.5（表 1），且標準誤介於 2.04–2.12，平均而言也是各模式與統計法的組合中最小的標準誤（表 1），因此本研究建議採用

$M_h(JK1)$  的估計值。此外，11 隻個體被捕獲次數差異極大（圖 3），亦說明  $M_h$  模式的必要性。雖然在  $M_h(JK1)$  的模式下，各種回合長度中以 3 天為一回合所得的標準誤最小，但各種回合長度的估計值與標準誤差異極小，因此本研究建議以最符合一般工作模式的一天一回合為準。因此，布新營地共進行 12 回合的捕捉，雄性成體族群量為 13.8，標準誤 2.12，95 % 信賴區間為(9.6, 17.9)。雄鹿的平均拍攝隻次百分比為 27.9 %，因此可推得布新營地成體台灣水鹿族群量的估計值約為 49 隻，95 % 信賴區間為(34, 64)。

布新營地樣區相機所涵蓋的最小凸多邊形面積為 0.16 km<sup>2</sup>。被重複捕捉到雄鹿(n = 7)的平均最大移動距離為 402.40 m ± 39 m，故緩衝區寬度為 201.2 m。得到布新營地樣區的有效面積為 0.63 km<sup>2</sup>，因此可得出樣區內成體台灣水鹿的密度估計值為 77 隻 / km<sup>2</sup>，95 % 信賴區間為(54, 102)隻 / km<sup>2</sup>。若是以王等(2010)提出太魯閣地區雄鹿夏季平均日移動距離 559 m 的 1/2 做為緩衝區寬度，或是成年雄鹿 8 月活動範圍 8.71 km<sup>2</sup> 的 1/2 做為緩衝區面積，則布新營地樣區的有效面積分別為 0.88 km<sup>2</sup> 或 4.52 km<sup>2</sup>。成體台灣水鹿的密度則為 55.7 ± 17 隻 / km<sup>2</sup> 或 10.8 ± 3.3 隻 / km<sup>2</sup>。因此，布新營地樣區的有效面積，可視為介於 0.63–4.52 km<sup>2</sup>，成體台灣水鹿的密度則介於 10.8–77 隻 / km<sup>2</sup>。

### 二、拉庫音溪樣區

在拉庫音溪樣區中共辨識 50 隻雄性成體的台灣水鹿，其中 38 隻於 10 天之內出現，到第 12.5 天都不再有新個體出現，第 13 天起個體數再次增加，並穩定上升至調查結束（圖 2.b）。 $M_0$ 、 $M_t$ 、 $M_b$  的族群量估計值極不穩定

或無法估計， $M_{tb}$ 、 $M_{bh}$ 、 $M_{th}$ 、 $M_{tbh}$ 則大多無法估計（表 1），因此僅可比較  $M_h$  及  $M_{th}$  模式的結果。其中  $M_h(JK1)$  的表現明顯優於其他捕獲率模式，除了估計值較為穩定，標準誤也最小

（表 1），因此在拉庫音溪樣區同樣採用一天一回的  $M_h(JK1)$  的估計值，共 16 回合，亦即雄性成體族群量為 89.3，標準誤 8.8，95 % 信賴區間為 (72.0, 106.5)。

**表 1.** 各種捕獲率模式及回合長度下，布新營地與拉庫音溪樣區雄性成體台灣水鹿族群量估計值。N，族群量；SE，標準誤；SC，sample coverage；JK，Jackknife；IntJK，interpolated Jackknife；EE，estimating equation

**Table 1.** Estimates of adult male sambar deer population size at Bushin camping area and LakuinRiver from various capture probability models and lengths of occasion. N, population size; SE, standard error. SC, sample coverage; JK, Jackknife; IntJK, interpolated Jackknife; EE, estimating equation

Capture prob. models	Duration of an occasion							
	12hrs		1 day		2 days		3days	
	N	SE	N	SE	N	SE	N	SE
Bushin								
$M_h(SC1)$	14.6	4.53	14.1	3.87	13.5	3.21	13.3	3.03
$M_h(SC2)$	14.5	4.62	13.9	3.47	12.9	2.68	12.1	2.31
$M_h(JK1)$	13.9	2.12	13.8	2.12	13.6	2.11	13.4	2.04
$M_h(JK2)$	14.0	3.32	14.0	3.27	13.9	3.05	13.4	2.78
$M_h(IntJK)$	13.9	5.06	13.8	4.03	13.6	2.84	13.4	2.15
$M_h(EE)$	11.0	0	N/A	N/A	12.8	1.86	12.8	2.46
$M_{th}(SC1)$	14.6	4.24	14.1	4.25	13.6	3.61	13.5	3.47
$M_{th}(SC2)$	14.5	4.71	13.9	3.92	13.0	3.18	12.2	2.76
Lakuin								
$M_h(SC1)$	233.3	90.23	224.6	141.77	228.2	163.08	715	483.3
$M_h(SC2)$	226.3	95.68	210.5	123.21	196.5	123.07	480	324.96
$M_h(JK1)$	92.7	9.43	89.3	8.8	86.6	8.68	84.8	8.02
$M_h(JK2)$	128.5	15.71	122.0	14.53	115	13.46	111.5	12.15
$M_h(IntJK)$	200.5	46.59	184.6	39.83	161.4	27.91	129.3	14.98
$M_h(EE)$	219.4	65.68	207.9	72.08	182.2	67.34	N/A	N/A
$M_{th}(SC1)$	233.3	119.98	229.8	168.46	260.3	212.93	881.8	564.93
$M_{th}(SC2)$	226.3	119.83	210.5	156.01	202.3	163.53	523.5	377.15

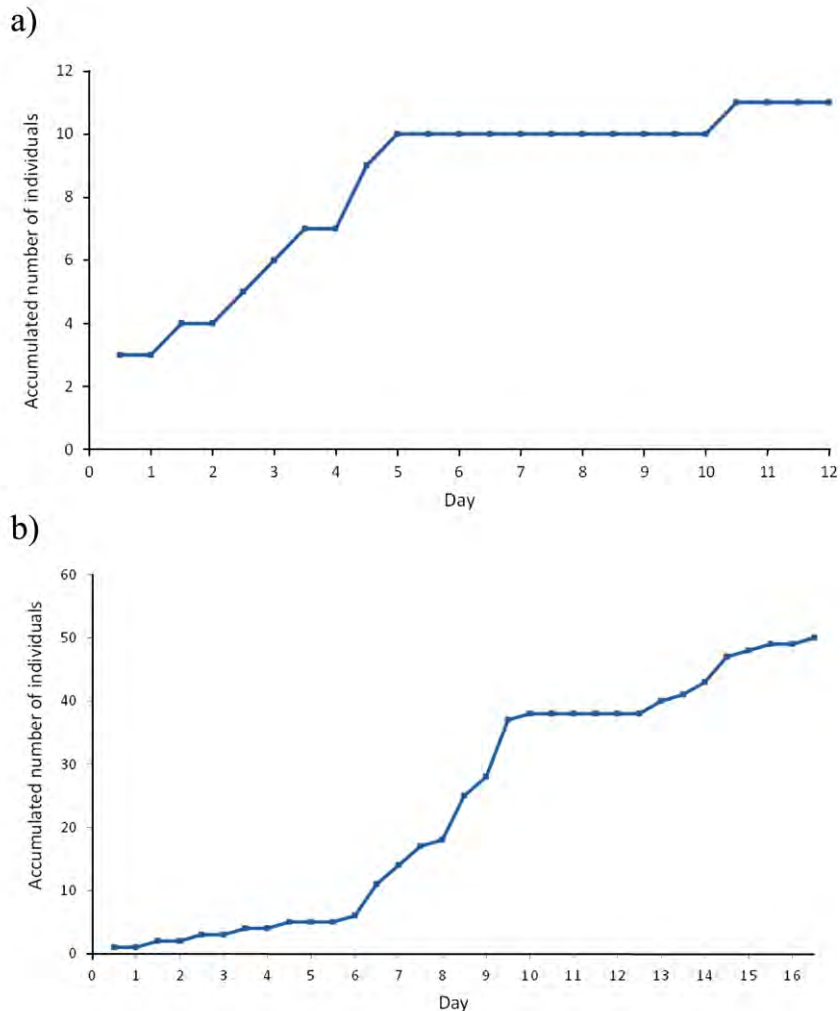


圖 2. 自動相機逐日累積捕獲雄性台灣水鹿個體數。a) 布新營地，b) 拉庫音溪樣區。

Figure 2. Daily accumulated number of adult male Formosan sambar captured by camera traps. a) Bushin camping area; b) LakuinRiver.

此樣區內每隻個體被拍攝均未超過 3 次，且僅有 3 隻個體於相鄰的 2 台相機被拍攝到，其餘個體均僅被 1 台相機拍攝到，亦即台灣水鹿在此樣區裡被重複捕捉的次數太低，以至於無法估算平均最大移動距離。故以布新營地樣區得到的平均最大移動距離做為運算拉庫音溪樣區有效面積和密度之依據。拉庫音溪樣區

雄鹿的拍攝隻次百分比為 59.1%，得出成體水鹿族群量為 151 隻，95% 信賴區間為 (121.8, 180.2)；有效面積為 15.2 km<sup>2</sup>，密度估計值約為 9.9 隻 / km<sup>2</sup>，95% 信賴區間 (8, 11.8) 隻 / km<sup>2</sup>。同樣以王等 (2010) 提出的平均日移動距離 559 m 的 1/2 做為緩衝區寬度，或是成年雄鹿 8 月活動範圍 8.71 km<sup>2</sup> 的 1/2 做為緩衝區面積，

則有效面積分別為 16.49 km<sup>2</sup> 或 16.35 km<sup>2</sup>。成體台灣水鹿的密度則為 9.2±1.77 隻 / km<sup>2</sup> 或 9.2±1.79 隻 / km<sup>2</sup>。因此，拉庫音溪樣區的有效面積，可視為介於 15.2–16.49 km<sup>2</sup>，成體台灣水鹿的密度則介於 9.2–9.9 隻 / km<sup>2</sup>。

### 三、模式選擇

由於拉庫音溪樣區最高的重複捕捉次數僅3次，難以比較個體間的被捕獲率差異，因此下面僅呈現布新營地樣區的結果。從鹽塊存在的時間與個體被捕捉的時間來看，50 % 以上的鹽塊在2天內消失、96 % 的鹽塊在4天內消失，因此捕捉期間前後期的捕捉效率可能有差異。依照上述的模式選擇，以一天一回合為標

準來看，布新營地在12個捕捉回合中，平均每回合捕獲個體數為5.7，且每回合捕獲的個體數並沒有顯著偏離平均值( $\chi^2=9.24$ ,  $df=10$ ,  $p=0.509$ )，顯示各捕捉回合捕捉到的個體數量是很平均的，鹽塊存在與否並未影響每回合的捕獲個體數，因此M<sub>1</sub>模式並非絕對必要。布新營地所捕獲的11隻個體，被捕獲次數介於1–17（圖3），平均每隻個體被捕獲6.18次，每隻個體被捕獲次數顯著偏離平均值( $\chi^2=66.28$ ,  $df=9$ ,  $p<0.001$ )，代表個體之間的可捕獲率差異極大，需考慮M<sub>h</sub>模式。因此，唯一需要考慮的捕獲率模式為M<sub>h</sub>模式，此結果與上述的最佳族群量估計模式吻合。

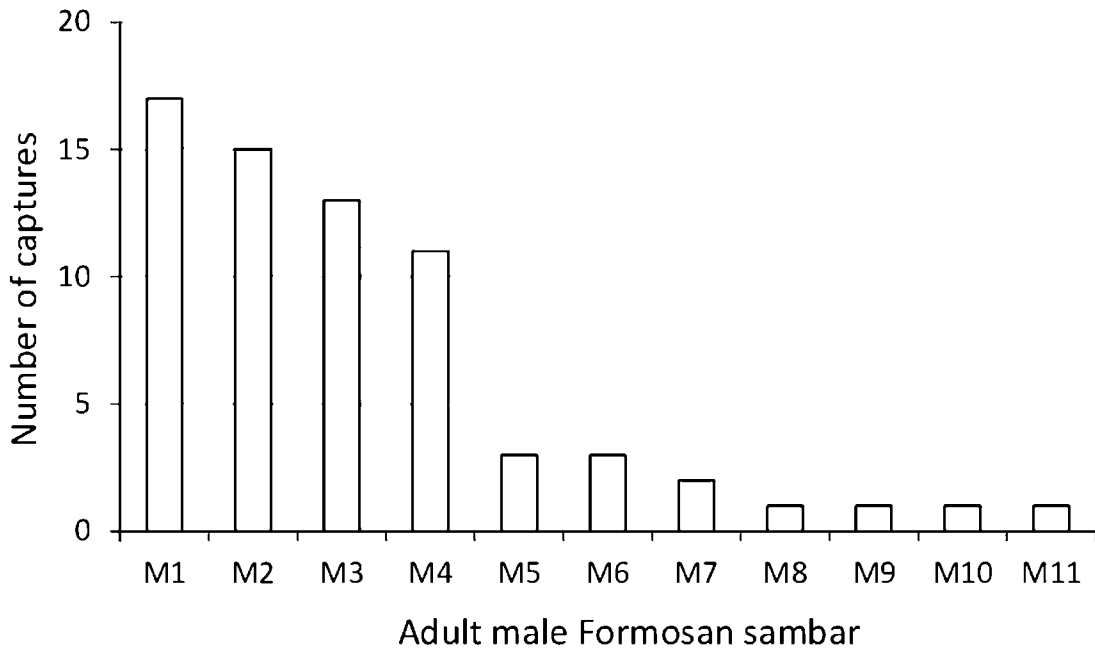


圖 3. 布新營地樣區 11 隻雄性成體台灣水鹿被捕獲次數。

Fig. 3. Number of captures for 11 adult male Formosan sambar at Bushin camping area.

## 討 論

### 一、密度估算

相較於李等(2006)以穿越帶糞堆技術法估算之玉里野生動物保護區的台灣水鹿族群密度(10.6隻 / km<sup>2</sup>)，與本研究的拉庫音溪樣區密度相近，但布新營地樣區密度則高出許多。若與其他國家相比較，Varman and Sukumar (1995)於南印度以穿越線法估算水鹿的密度為  $6.61 \pm 1.07$  隻 / km<sup>2</sup>；Kumar (2000)於北印度估算保留區內水鹿密度為 10.7隻 / km<sup>2</sup>；同樣南印度，在Bhadra老虎保留區內，以穿越線調查水鹿的密度為 0.89 隻 / km<sup>2</sup>(Jathanna *et al.* 2003)；西印度水鹿密度估計值為 17.1隻 / km<sup>2</sup>(Bagchi *et al.* 2004)。若是參考其他鹿種的密度，Hewison (2007)對Roe deer於森林性樣區裡的密度估測為 34.3隻 / km<sup>2</sup>。本研究在布新營地估算出之水鹿族群密度，與國內外大多數研究相比皆高出許多。

造成布新營地密度高估的原因有兩種可能，一是族群量的高估，二是有效面積的低估。高估族群量的變因中，其中之一為本研究利用照片中兩性的照片張數比例換算出性別百分比。Leslie Jr (2011)彙整印度不同地區水鹿族群結構 (Schaller 1967；Karanth and Sunquist 1992；Varman and Sukumar 1993；Karanth and Sunquist 1995)，成體雄鹿佔所有成體水鹿的百分比(將亞成體雄鹿及亞成體雌鹿納入計算，後文簡稱公水鹿比例)為  $30.0 \pm 6.4\%$ ，與本研究布新營地的公水鹿比例(27.9%)並無差異，但與拉庫音溪的59.1%差距較大。而在台灣，李等(2006)於玉里野生動物保護區利用糞堆記數法估計得高海拔樣區公水鹿比例平均為 24.5% (未移除排遺法)或 15.7% (事先移除排遺法)，而同一時間底片型自動相機拍攝的公水鹿

比例為 23.2%，亦與布新營地結果相當接近。而李玲玲及林宗以於 2007~2008 年以數位相機獲得拉庫音溪公鹿比例為 41.8% (林，未發表資料)，低於本研究拉庫音溪的結果。然而裴及姜(2004)以底片式自動相機在大武山地區的拍攝結果為雄性比例約 62.5%，則與拉庫音溪的結果較近。Leslie Jr (2011)指出水鹿性別比例可能受到天敵有無、天敵數量、選擇性獵捕壓力及雌雄幼鹿死亡率差異大小而有所差異，然而，一般而言，受到雄性幼鹿及成鹿有較高死亡率的影響，一般成體雄鹿的比例均低於成體雌鹿。除了地區的差異外，Jacobson *et al.* (1997)發現不同密度的自動相機樣點會影響雌雄成鹿被偵測到的比例，當相機密度降低時，雖然雌雄成鹿的被偵測率均下降，然而在低密度相機時，雄性成鹿被相機偵測的比例高於雌性成鹿，因而會高估雄性成鹿比例，說明相機配置密度會影響性別估算，因而在數量估算上產生誤差。因此，相機配置密度對水鹿性別比例估算的影響，有待未來研究進一步釐清。

對於是否低估有效面積，於布新營地樣區自動照相機所涵蓋的面積為 0.16 km<sup>2</sup>，即使加上緩衝區的有效面積(0.63 km<sup>2</sup>)仍小於王等(2010)所提出的成年雄鹿8月的活動範圍 8.71 km<sup>2</sup>，也小於核心活動範圍 0.82 km<sup>2</sup>。反之，在拉庫音溪樣區由照片所估計的有效面積與參考王等(2010)的研究結果所估計的有效面積則相當接近。顯示若樣區面積較小，雄性個體在捕捉期間的實際活動範圍可能超出相機所涵蓋的範圍，則利用這些相機所估計的雄鹿平均最大移動距離可能被低估，緩衝區寬度、有效面積亦隨之低估。因此當樣區面積可能小於個體實際活動範圍時，建議應參考無線電追蹤結果或大面積樣區的拍照結果決定最大日活動距離及有效面積。

上述的討論顯示有效面積的定義大大影響了族群密度的估計值，但有效面積的估計（特別是緩衝區的計算方法）並沒有任何理論依據，也因此成了密度估算中最具爭議性的參數之一(Royle and Gardner 2011)。然而，動物在空間中的分布幾乎不可能成均勻分布，水鹿尤其會受到水源及鹽分的吸引而在夜間出現於水池或營地等區域，因此在特定時間與地區會有高度集中的現象。例如布新營地即同時具備水源與人類帶來的鹽分等條件，本研究曾於夜間在布新營地目擊14隻以上成體水鹿同時出現，顯然高於 $10.8$ 隻 /  $\text{km}^2$ 的估計值，但日間則幾乎不曾目擊。若以布新營地狹小的範圍而言，水鹿的族群密度估計值的確遠高於一般研究的結果，但若以更大的尺度來看，這些水鹿個體僅是在其廣大的活動範圍內暫時集中於小面積的營地而已。以相機或其他捕捉標放法估計族群密度的特點之一，就是無論個體或族群是否長期停留於樣區內，凡曾經出現於樣區內的個體都有機會被捕獲，因此密度估計值應視為樣區內動物最大的可能密度，而不一定是樣區內長期穩定的動物密度。對於小面積的樣區而言，樣區內個體數隨時間的變動極大，但動物卻因相機密度較高而更容易被捕獲，再加上有效面積小，極易造成密度估計值高於一般經驗。相反的，大面積的樣區因涵蓋大部分個體的完整活動範圍，因此不容易有個體數的變動，而動物被捕獲機率卻因樣區面積廣大而降低，造成密度估計值容易低於一般經驗。因此要如何看待族群密度的估計值，端視研究者所關心的時間與空間尺度，並注意樣區面積與動物活動範圍的相對大小。

此外，雖然緩衝區的定義存在爭議，但從取樣的觀點來看，相機應隨機或平均分佈於欲估計族群密度的範圍內。例如欲估計某保護區

內的動物族群密度，則相機就要在該保護區內隨機或平均分布。因此，有效面積的定義應不能超出相機分佈範圍太多。本研究建議相機分布範圍至少要大於一隻水鹿的活動範圍，如果相機分佈範圍小（例如本研究的布新營地），本研究建議應只應用此法來估算數量，避免造成誤差過大與爭議。

## 二、模式選擇

對於估算模式的選擇，應該先對目標物種的生物特性與實驗的設計，做合理推斷下，再以統計資訊對模式做出選擇。本研究中使用鹽塊吸引台灣水鹿以增加其被自動照相機捕獲的機率，然而從鹽塊持續的時間和每一捕捉回合所捕捉到的水鹿數量來看，前者存有時間差異，後者並無時間差異。亦即估計期間鹽塊並非穩定存在，但每一回合捕獲的水鹿數量卻相對穩定。再者，在布新營地樣區中， $M_h(\text{JK1})$ 模式與兩個 $M_{th}$ 的估計值相似，但是 $M_{th}$ 估計值的標準誤卻比 $M_h(\text{JK1})$ 模式高，代表 $M_t$ 模式的加入，並不能提高估計值，反而降低了估算的準確度。故不需要將「每次捕捉事件有不同的捕獲率」的因素考慮進去。此外，雖然從本研究的資料無法斷定鹽塊完全不會對水鹿的出現與否產生影響，但至少可以推測出試驗期間內鹽塊消耗的速度，尚不足以對水鹿的出現產生影響。也許鹽塊被消耗之後，其吸引水鹿的效力還在，若是將試驗期間加長，以及增設一個無鹽塊的照相機點做為對照，可能鹽塊存在與否對於捕獲率的關係，就能從資料中顯示出來。以本研究對布新營地樣區的試驗方法，尚可不使用 $M_t$ 模式。若使用不同誘餌、更長的試驗時間，就需要再次評估。

研究中選用之自動照相機外型仿樹幹紋路，顏色為綠色到咖啡色的迷彩，運作時不會

發出聲音，故野生動物難以察覺此陷阱（自動照相機）的存在，不易因捕捉事件而改變行為。唯Cuddeback的兩款自動相機在光線不足的條件下會自動啟動閃光燈，尚有造成被捕捉動物行為產生變異的可能。從拍得的照片裡發現，台灣水鹿在閃光燈下仍維持原本的動作，因為連拍照片和影片裡偶爾可以發現台灣水鹿對自動照相機有好奇查看的行為，但是查看之後都維持原來的覓食或行走等動作，因此推斷捕捉事件不會造成行為變異，不適合使用因陷阱而改變捕獲率的 $M_h$ 模式。

從生物學的角度來看，每隻個體，多少存有程度不一的差異性，所以需要考慮 $M_h$ 模式。而從布新營地樣區不同雄鹿個體被捕獲次數之巨大差異來看，個體差異仍為必要的考量因素。另外，在 $M_h$ 模式下，CARE-2軟體會對影響 $M_h$ 模式的個體異質性做變異係數統計，其結果高達 $0.68 - 1$ ，也顯示估算族群量時必須考慮此模式。本研究對兩個樣區最終皆選定以 $M_h(JK1)$ 做為捕獲率估算模式，顯示在不同樣區面積、相機數目、相機分佈方式、捕捉回合數之下， $M_h(JK1)$ 皆能有穩定的表現，是適合台灣水鹿族群密度估計的捕獲率模式。

### 三、單次捕捉歷時

將連續資料切成離散資料時，越多的捕捉回合，表示估算的參數越多，需要有較大的資料量；反之，則會導致分析的模型過於簡化，而忽略一些可能的參數。本研究發現以1至3天為一回合的捕捉回合定義都適合用來估算水鹿族群量，因此未來研究人員可針對研究目的與實際操作情況彈性調整捕捉回合長度的定義，當估計期間較短時，以一天為一個捕捉回合即可；當估計期間較長，但資料量較少（捕獲個體數較少）時，則可以延長至3天為一個

捕捉回合，以減少需要估計的參數。

### 四、捕捉總時間

為了符合封閉族群的前提，本研究將取樣時間盡可能的縮短與密集，讓取樣時間極度短於大型哺乳動物的生命週期，以降低取樣時間內遇到出生與死亡事件的可能。並且取樣時間也短於角週期，避免做為個體辨認主要特徵的鹿角，於取樣期間發生無法辨認或誤判的改變（如解角）。從每回合累積的捕捉個體數來看，在布新營地樣區的第5到10天呈現穩定的總捕獲個體數，應該是最符合封閉族群前提的監測時間。而拉庫音溪樣區的累積捕獲個體數在第10-12.5天期間穩定不變，持續上升，短暫持平後又繼續增加，表示在大面積的樣區需要更長的捕捉總時間。並且此樣區雖然辨認出較多個體，可是成體雄鹿估計值卻沒有因此更穩定，反而其標準誤仍偏大，同樣顯示大面積的樣區需要更長的捕捉總時間，或更多的相機，以便在短時間內得到更多的資料。綜合兩個樣區的結果發現，無論樣區面積大小，10天左右的監測應可以獲得合理的封閉族群量，但對於大面積的樣區而言，需要更長的時間與更多的相機，才能降低族群量估計值的不確定性。

### 謝 誌

本研究係承玉山國家公園管理處委託計畫：「玉山國家公園新康山區中大型哺乳動物監測暨水鹿族群生態調查(契約編號：(99)玉保契字第 99-LA16 號)」之經費補助，特此致謝。特有生物研究保育中心動物組哺乳類研究室提供研究上與器材之協助。清華大學統計研究所趙蓮菊教授及邱春火博士在水鹿族群估算試驗設計及統計分析提供寶貴意見。林務局台

東林管處向陽國家森林遊樂區及台東縣警察局向陽派出所等單位之諸位先生、女士在行政或器材提供支援。屏東科技大學野生動物保育研究所賴鈞銘、陳莉恩、葉書宜、李文瑄等同學協助照片辨識與資料處理。野外資料之收集則有賴熱心野生動物保育的朋友顏士致、陳俞佑、林志忠、陳長泉、陳懿文、林羽珊、李韶曄、陳邦光、陳大森等不辭辛勞的全力協助，特此表達萬分之感謝。

### 參考文獻

- 王穎、顏士清、林子揚、陳匡洵、廖昱銓、賴冠榮。2010。奇萊山區台灣水鹿之活動模式與空間使用。內政部營建署太魯閣國家公園管理處。
- 李玲玲、林宗以、池文傑。2007。玉山國家公園南二段地區中大型哺乳動物調查暨台灣水鹿族群監測計畫。內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 李玲玲、林宗以、蔡振光。2006。台灣水鹿食性暨玉里野生動物保護區水鹿族群生態研究(三)。行政院農業委員會林務局保育研究系列第 93-2 號。
- 林良恭、孫義方、喬雅玲、徐歷鵬、賴伯琦、黃重期。2009。玉山國家公園郡大觀高地地區生物資源調查。內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 林良恭、江智民、喬雅玲、徐歷鵬、賴伯琦、黃重期。2010。玉山國家公園郡大溪流域地區生物資源調查。內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 林宗以。2008。玉山國家公園南二段東埔至向陽哺乳動物相普查。內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 林宗以。2011。玉里野生動物保護區台灣水鹿 (*Rusa unicolor swinhoii*) 棲地利用與密度估算。國立台灣大學生態學與演化生物學研究所碩士論文。
- 翁國精、林宗以、蔡及文。2009。玉山國家公園新康山區暨南二段中大型哺乳動物調查計畫。內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 翁國精、林宗以、張書德、范震華。2010。玉山國家公園新康山區中大型哺乳動物監測暨水鹿族群生態調查。內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 姜博仁、蔡世超、吳禎祺、林宗億。2010。玉山與塔塔加地區中大型哺乳動物與生物多樣性之長期監測計畫。玉山國家公園管理處。
- 裴家騏、姜博仁。2004。大武山自然保留區及其周邊地區雲豹及其他中大型動物之現況與保育研究(三)。行政院農委會林務局保育研究 92-2 號。
- Bagchi, S., S. P. Goyal, and K. Sankar. 2004. Herbivore density and biomass in a semi-arid tropical dry deciduous forest of western India. *Journal of Tropical Ecology* 20:475-478.
- Chao, A. 2001. An overview of closed capture-recapture models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 6:158-175.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113-147.
- Hewison, A. J. M., J. M. Angibault, B. Cargnelutti, A. Coulon, J. L. Rames, E. Serrano, H.

- Verheyden and N. Morellet. 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildlife Biology* 13:313-320.
- Jacobson, H. A., J. C. Kroll, R. W. Browning, B. H. Koerth, and M. H. Conway. 1997. Infrared-triggered cameras for censusing white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 25:547-556.
- Jathanna, D., K. U. Karanth and A. J. T. Johnsingh. 2003. Estimation of large herbivore densities in the tropical forests of southern India using distance sampling. *Journal of Zoology* 261:285-290.
- Karanth, K. U. 1995. Estimating tiger *Pantheratigris* populations from camera trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation* 71:333-338.
- Karanth, K. U. and M. E. Sunquist. 1992. Population structure, density and biomass of large herbivores in the tropical forests of Nagarahole, India. *Journal of Tropical Ecology* 8:21-35.
- Karanth, K. U. and M. E. Sunquist. 1995. Prey Selection by Tiger, Leopard and Dhole in Tropical Forests. *Journal of Animal Ecology* 64:439-450.
- Kumar, N. S. 2000. Ungulate density and biomass in the tropical semi-arid forest of Ranthambore, India. Pondicherry University.
- Leslie Jr, D. M. 2011. *Rusa unicolor* (Artiodactyla: Cervidae). *Mammalian Species* 43:1-30.
- O'Brien, T. G. 2011. Abundance, density and relative abundance: a conceptual framework. pp. 71-96. *In: O'Connell, A. F., J. D. Nichols and K. U. Karanth (eds)*. Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses. Springer. New York, New York.
- Otis, D., K. Burnham, G. White, and D. Anderson .1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62:3-135.
- Royle, J. A. and B. Gardner. 2011. Hierarchical spatial capture-recapture models for estimating density from trapping arrays. pp. 163-190. *In: A. F. O'Connell, J. D. Nichols and K. U. Karanth (eds)*. Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses. Springer, New York, New York.
- Schaller, G. B. 1967. The deer and the tiger: a study of wildlife in India. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Tilghman, N. G. 1989. Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. *The Journal of Wildlife Management* 53:524-532.
- Varman, K. S. and R. Sukumar. 1993. Ecology of sambar in Mudumalai Sanctuary, southern India. Pp. 273-284 in *Deer in China: biology and management* (N. Ohtaishi and H. -L. Sheng, eds.). Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands.
- Varman, K. S. and R. Sukumar. 1995. The line transect method for estimating densities of large mammals in a tropical deciduous forest: An evaluation of models and field experiments. *Journal of Biosciences* 20:273-287.