

意想不到的 生態工程師

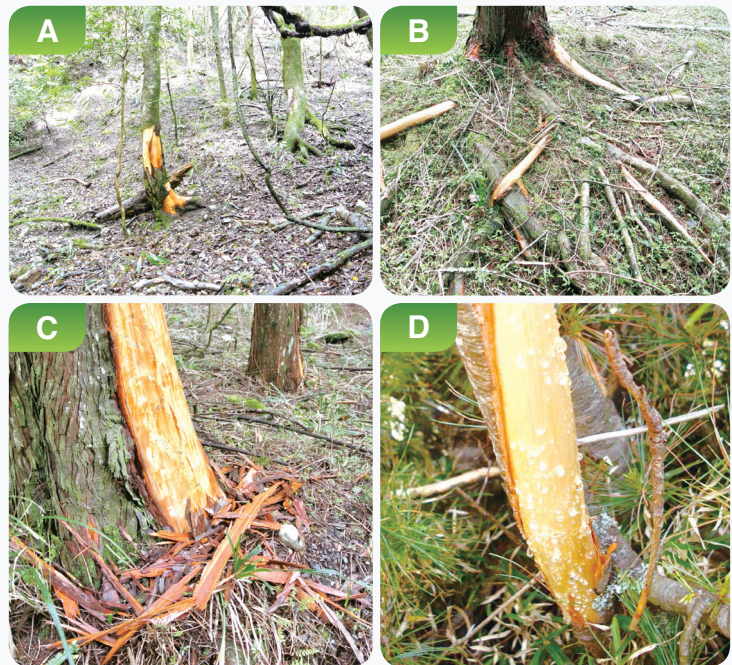
翁國精

近年來台灣水鹿數量大增，森林中林木的樹皮同時被大量啃食，也在不知不覺間改變了森林的樣貌。令人意想不到的是，推動這場生態變化大戲的主角竟然是我們眼睛看不到的某生物。

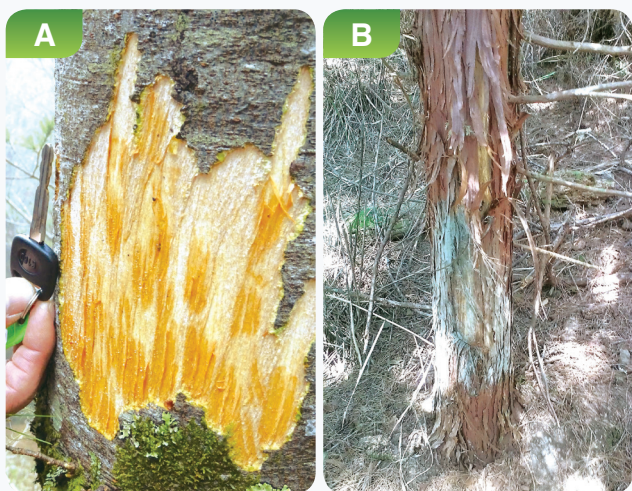
在台灣中南部的某個森林裡，有一處林相奇特的林區。當地，被濃密樹冠層篩落的陽光靜悄悄地照射在樹幹上，視線所及的地面幾乎寸草不生，只有堆積著落葉的地表，樹幹上附生的藤蔓沒有葉片，伸手可及的高度沒有多少枝葉，一些倖存的低矮灌叢也僅剩寥寥數片的殘葉。有些粗大的樹木或許仍顯得老當益壯，但年輕的樹木卻奄奄一息，從地面到相當於一個人高的範圍之內，樹皮若非傷痕斑斑，就是幾乎蕩然無存，連冒出地表的樹根也難逃被剝皮的命運。

而稀疏散落在樹幹基部一條條或一塊塊的樹皮，似乎在控訴著樹皮是如何被大片大片殘暴地剝下。裸露著的樹幹失去了樹皮的保護，黏稠又晶瑩剔透的汁液點滴地從它蒼白的木質部滲出，最後凝固成一種垂涎欲滴卻又永不滴落的凝固態。這些被剝掉一整圈樹皮的年輕樹木失去了輸送養分的韌皮部，就如同只能喝水卻無法進食的病人，注定會一步一步邁向死亡。

儘管老樹們仍然屹立著，但這片森林就如同少子化的社會，年輕族群的茁壯不足以彌補逐漸凋零的上一代。如果情勢無法逆轉，抵達森林壽命的終點只是早晚的問題。



A：闊葉樹的樹皮被水鹿啃食的痕跡及植被稀疏的地表；B：紅檜樹根冒出地表的部份被水鹿啃食；C：紅檜樹皮被剝除並散落於地面；D：新鮮的啃食痕跡分泌出透明而黏稠的汁液。



A：水鹿啃食五葉松樹皮時在樹幹上留下並排的齒痕；B：水鹿泥浴後在紅檜樹幹上摩擦留下的泥巴痕跡。

湊近一點來看這些失去了皮膚的傷口，兩兩並排的刻痕隱約透露著兇手的身分。附近完整的樹幹上可能還留有乾掉的泥巴痕跡，甚至瀰漫著強烈的騷臭味。從樹皮被剝除的高度，兩兩平行並排的齒痕，以及剝除樹皮所需要的力道來看，可能的兇手其實只有一個，那就是台灣個子最高，體重也最重的陸域哺乳動物—台灣水鹿。

早在日據時期，日籍學者崛川安市及鹿野忠雄就描述過，在台灣從海拔 300 公尺到 3,500 公尺都可以找到水鹿的蹤跡，但牠們大多集中在 1,500 公尺至 2,500 公尺處。然而 1980 年代，台灣學者的調查卻顯示在海拔 2,000 公尺以下已少有水鹿的分布，集中地也遷移至中央山脈的東部地區，其他地區則非常罕見。當時學者曾呼籲政府應積極保護台灣水鹿，以免牠們步上梅花鹿的後塵。



1998 年林務局發行的電話卡稱水鹿為森林吉祥物，說明了過去水鹿的稀有程度及其在人們心目中的角色。

1998 年林務局曾發行光學式電話卡，上面還給予台灣水鹿「森林吉祥物」的封號，可想見當時台灣水鹿稀有的程度。其實回顧 1990 年代以前，台灣水鹿是原住民重要的經濟來源，因為漢人對山產的喜好，使得各種野生動物遭到相當大的獵捕壓力，而台灣水鹿除了體型大之外，頭上那對鹿茸更是漢人進補名單的首選，懷璧其罪，水鹿能帶給獵人的經濟效益自然不在話下。

然而 1989 年野生動物保育法通過後，獵人再也不能自由獵捕野生動物；另一方面台灣經濟起飛，「山珍」已不再是原住民依賴的經濟來源；辛苦的狩獵活動也不再是部落年輕人願意從事的生活。而隨著保育觀念逐漸普遍，國人食補野味的觀念日益淡薄，使得過去隨處可見的山產店和明目張膽掛在店裡的炒鹿肉菜單，如今已不

各類型的保護區、保留區、國家公園等逐步建立起野生動物的保護網，讓野生動物有了休生養息的機會。

當大家歡喜迎接水鹿數量增加的同時，卻也發現多處林區的樹皮受到水鹿的摧殘。

復多見，野生動物的消費慢慢失去了市場。而各類型的保護區、保留區、國家公園等逐步建立起野生動物的保護網，讓野生動物有了休養生息的機會。

這種種的變化直接或間接造就了近一、二十年來野生動物數量的增加，水鹿當然也是受惠者之一。牠們從神祕隱晦奄奄一息的少數族群逐漸成長茁壯，強勢回歸到原本就屬於牠們的棲息環境，甚至改變了森林的風貌。經常在山林間活動的登山客、原住民或野生動物研究者，都觀察到近年來水鹿族群的增長已經到了無法忽視的地步。以往難得一見的大型哺乳類，現在只要往山裡走一趟，到處都可以感受到牠們的存在。

然而事情總有正反兩個面向，當大家歡喜迎接水鹿數量增加的同時，卻也發現多處林區的樹皮受到水鹿的摧殘。無論是野生動物學者、登山客、國家公園的工作人員、林務局巡山員或原住民，只要是常上山的人都會發現森林裡的樹木大多傷痕斑斑。這不免讓人聯想到水鹿數量是不是太多，以致食草不足才轉而吃樹皮？

抱持著這樣的想法，筆者的研究團隊從 2009 年開始，在玉山國家公園內岳界俗稱的南二段（八通關至向陽山）及新康橫斷路線（向陽山至新康山）展開調查，記錄被水鹿啃食樹皮的樹種和數量，並架設自動相機拍攝水鹿的活動。隔年在相同的地區，更頻繁地上山，每兩個月就調查一次樹皮被啃食的狀況。2011 年，研究地點更擴展到郡大及觀高地區，所到之處都遍布著傷痕累累的樹木。

果然，水鹿越頻繁出現的地方，樹皮被啃食的情況就越嚴重，似乎印證了前述水鹿食物不足的理論。當然，除了樹皮之外，水鹿不會放過更鮮嫩的食草，因此在樹皮被嚴重啃食的地方，地面上若有低矮的花草、灌木、箭竹等也會被一掃而空。

可以想像，森林裡不會只有水鹿需要這些植物，許多昆蟲和鳥類也需要這些植物為食、築巢，抑或當作遮蔽。換句話說，水鹿帶來的影響不會只停留在植物身上，而是會隨著食物網和動植物之間的相互依存程度，像漣漪一般地擴散到整個生態系。因此，當時就不斷呼籲國家公園要注意水鹿數量增加所產生的各種負面影響，新聞媒體也報導了國家公園裡水鹿啃食樹皮的消息。然而水鹿啃食樹皮的事情並沒有就此結案，因為其他的資料隱約透露著不尋常的訊息，隨時撥弄著我們的好奇心。

其中最令人感到奇怪的是，水鹿啃食樹皮的高峰都發生在 6 月至 8 月，但這是一年當中較為溫暖、雨量多的時期，植物生長茂盛，可說是食物量最豐盛的時候。如果水鹿是因為食物不夠而啃食樹皮，應該會看到在冬季植物生長緩慢或停頓的時候，樹皮被啃食得更嚴重，怎麼會在夏天？

另一個疑點是水鹿非常挑食，紀錄上牠們雖然曾啃食超過 100 種樹，但牠們最喜愛的還是台灣鐵杉、台灣冷杉、華山松等，而同樣是松科植物的台灣二葉松則幾乎沒有受到損傷，對於闊葉樹種牠們也有相同的挑食現象。難道除了填飽肚子以外，樹皮還會分好吃或不好吃？還是水鹿其實是在攝取樹皮中的某種營養或化學成分，而不是因為肚子餓？



水鹿啃食樹皮的原因與體內寄生蟲有關

同樣有趣的是，水鹿還似乎特別愛欺負弱小，專挑胸高直徑（樹幹高度約 130 公分處的直徑）約 15 ~ 20 公分左右的樹來啃樹皮。雖然水鹿也會啃比較粗壯的樹，但是隨著樹幹越粗，發生的機率就越低。這樣看來，水鹿不選樹皮厚的，反而選樹皮薄的，牠們是不是真的肚子餓呢？

最後，稍微估算一下被水鹿吃掉的樹皮體積，才發現這些到處被剝皮的樹幹看起來雖然觸目驚心，但是遭殃的樹皮加起來，其量之微別說要餵飽森林裡的每一隻水鹿，連塞滿牠們的牙縫都不夠呢！帶著滿腹的狐疑，在接下來幾年再把研究延伸到太魯閣國家公園及雪霸國家公園。沒想到，重大的發現竟然在後頭等著我們。

從 2013 年起，研究團隊決定估算每個研究樣區的水鹿實際族群量，而不是僅以活動頻度來代表水鹿的族群量，並且開始收集各種樹皮及食草的樣本分析成分，還收集了最讓人意想不到的樣本：水鹿糞便裡的寄生蟲。

其實，鹿科動物啃食樹皮的行為世界各地都有紀錄，像是北美洲的白尾鹿、阿拉斯加的麋鹿、日本的梅花鹿、歐洲的紅鹿等。為了解鹿科動物啃食樹皮的原因，生態學家提出許多種假說，像是食物資源假說認為鹿在缺乏食物的時候才會吃樹皮；營養假說認為樹皮中含有特殊的營養成分，是其他食草中缺乏或不足的；消化效益假說則認為樹皮可以促進消化。

水鹿帶來的影響不會只停留在植物身上，而是會隨著食物網和動植物之間的相互依存程度，像漣漪一般地擴散到整個生態系。

水鹿最偏好啃食的樹種， 其樹皮中的單寧濃度正好是過去研究中認為最適合用於排除寄生蟲的濃度。

然而，大自然的運作往往不如我們想像的單純，例如溫帶地區的鹿很明顯只在積雪的日子裡吃樹皮，這時所有食草都已經被雪覆蓋，顯然樹皮是這時候唯一的食物來源，但某些地方的鹿卻是在夏天才吃樹皮。甚至同樣在日本，不同地區的梅花鹿會在不同的季節啃食樹皮，這些多樣性的表現使得研究結論莫衷一是。於是，筆者也開始利用手上的資料來檢驗這些假說。

首先，支持我們研究的幾個國家公園很想知道的，就是水鹿的族群密度達到什麼程度時才會開始啃食樹皮，也就是希望對水鹿的密度提出預警，以便適當地經營管理。但是分析結果令人大吃一驚，水鹿的密度和樹皮被啃食的程度竟然無關！也就是說，密度高的水鹿族群不一定會吃樹皮，而水鹿密度低的地方，樹皮卻可能被啃食，這完全顛覆了我們的（相信也是一般人的）線性思考。

接著，又比較了樹皮和常見食草中的營養成分，發現樹皮並沒有比食草更營養，也沒有什麼特別的礦物質是食草所欠缺的，甚至食草中的蛋白質還比樹皮高出很多。而水鹿吃樹皮時往往丟棄最外層又粗又厚的木質纖維，只吃樹皮內層比較柔軟的部分，更會挑粗纖維比較少的小樹，因此樹皮可幫助消化的假說也說不通。案情發展至此，只剩一個還沒有人檢驗過的假說：自我醫療假說，也就是水鹿可能是利用樹皮中的某種成分來排除體內的寄生蟲。

動物的自我醫療行為是指動物身體不舒服的時候，會取食一些平常不吃的植物種類或部位，利用植物內的某種成分來減輕身體的不適。這種行為為已有廣泛研究，

特別是在靈長類身上，而具有療效的成分，其實是植物代謝過程中產生的廢物。

這些代謝廢物的種類非常多，其中最被廣泛研究的，是在咖啡、可樂、茶中也喝得到的單寧。單寧可以與蛋白質結合，改變腸胃道寄生蟲的表皮結構，促使寄生蟲的死亡；感染腸胃道寄生蟲的動物常會取食單寧含量特別高的植物，以降低腸胃道的寄生蟲量。有趣的是，雖然這在畜牧界可說是眾所皆知，甚至已經進入應用階段的「食療法」，卻沒有任何研究從這個角度探討鹿科動物啃食樹皮的行為。於是，這個假說成了解開水鹿啃食樹皮之謎的最後希望。

但是，要證實水鹿是因為感染了寄生蟲而開始啃食樹皮，並不是容易的事。想想看，同樣是感染寄生蟲的水鹿族群，彼此之間還有嚴重程度的差異、感染比率的差異、族群密度的差異、樹木密度的差異、樹種組成的差異……可不是感染得越嚴重，樹木被啃食樹皮的比率就越高這麼單純。

所幸，累積了幾年的資料，並考慮了可能影響樹木被啃食比率的因素之後，發現水鹿的確非常可能是為了排除腸胃道寄生蟲而啃食樹皮。而水鹿最偏好的樹種，其樹皮中的單寧濃度正好是過去研究中認為最適合用於排除寄生蟲的濃度。

除了自我醫療假說之外，其他假說都預期樹木被啃食的比率，應該與水鹿密度、樹木密度或樹木胸高直徑等其中一個參數呈線性關係，但我們並沒有觀察到這些線性關係。相反的，唯有自我醫療假說可以完美地解釋所蒐集到的這些參數與樹木被啃食比率之間的複雜關係。因此，筆者推

論在某些地區觀察到的水鹿啃食樹皮的現象，應該就是由寄生蟲所引起的。

研究進展至此，最重要的成果其實不是解釋了水鹿啃食樹皮的原因，而是發現了從寄生蟲到森林演替這一串超乎想像的連鎖反應。當寄生蟲感染了水鹿，水鹿會挑選種類和大小合適的樹來啃食樹皮，而被挑選到的往往是台灣鐵杉、台灣冷杉、華山松等松科植物，而且是胸高直徑大約20公分的年輕個體，但同樣屬於松科的台灣二葉松，水鹿卻極少給予關愛的眼神。

在正常的演替過程中，向陽性的台灣二葉松是森林發育的先驅樹種，耐陰的台灣鐵杉和台灣冷杉幼苗則需要在台灣二葉松森林的庇蔭下成長，再逐漸取代台灣二葉松，成為極盛相森林中的主角。但是在水鹿的挑選下，這些未來森林的棟梁身上的傷痕不斷累積，最終因樹皮被啃食了一圈而死亡，沒有機會成長茁壯。最後，森林發育的終點可能就是以台灣二葉松為主的森林。

這個劇本並不只是想像而已，其實在某些林區中，台灣鐵杉和台灣冷杉的年齡結構已經出現斷層，注定在可預見的未來已經無法取代台灣二葉松。而這一切竟然是由水鹿腸胃道裡小小的寄生蟲所引發的，自然界的運作就是這麼地微妙。

生態系中的每一分子以生物、物理、化學等各種方式巧妙地連結起來，生態學的研究就是要逐步解開這些連結，探索大自然的運作方式。在解謎的過程中，會發現無論生物多麼渺小，都可能在自然界中扮有舉足輕重的角色，如同水鹿腸胃道裡的寄生蟲，正悄悄扮演著森林生態的工程師。

翁國精

屏東科技大學野生動物保育研究所

