

台灣高山針葉林鳥類群聚與環境的關係

許皓捷、李培芬

國立台灣大學動物學系

【摘要】本研究比較台灣中部玉山的雲杉林、鐵杉林、冷杉林，及南部北大武山的鐵杉林四個針葉純林之鳥類群聚結構，以探討環境因子對高海拔地區針葉林鳥類群聚的影響。玉山雲杉林樣區設置於玉山山脈西側的沙里仙溪流域，海拔約 2500 公尺；玉山鐵杉林及玉山冷杉林樣區設置於玉山主峰西南側的楠梓仙溪流域，前者海拔約 3100 公尺，後者約 3400 公尺；北大武山鐵杉林樣區設置於北大武山西南側，海拔約 2500 公尺。共設置 25 個鳥類取樣點，分別於 1994 年及 1999 年 4 月上旬至 6 月下旬以不定半徑圓圈法(variable circular-plot method)進行繁殖季鳥類密度估算，同時進行植群調查及環境因子測量。研究期間共記錄到 39 種鳥類；海拔較低的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林的鳥種數及鳥類個體密度均高於海拔較高的玉山鐵杉林及玉山冷杉林；鳥種多樣性以玉山雲杉林較高，其餘三個群聚間的差異則不大；各群聚依其鳥種密度大小取對數值後排列分析，結果顯示海拔較低的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林較符合 log-normal model，海拔較高的玉山鐵杉林及玉山冷杉林則較符合 log-series model。四個樣區間的鳥類群聚與植群組成各以 Horn's similarity index 計算其相似度，再以 Mantel test 檢測相關性，結果發現各樣區間鳥類群聚與植群組成的相似度矩陣並沒有顯著的相關。各取樣點的鳥類密度經典型對應分析(canonical correspondence analysis, CCA)結果，第一軸可以解釋 50.4%的鳥類群聚變異，亦即鳥類群聚以 CCA 第一軸為主要變異趨勢，而前三軸累計則可以解釋 71.2%的變異。鳥類密度另經降趨對應分析法(detrended correspondence analysis, DCA)排序，同時將 DCA 前三軸與 CCA 前三軸作相關檢測，結果兩排序方法的第一軸間之相關係數高達 0.998，亦即 DCA 第一軸可完全取代 CCA 第一軸的結果，而代表約 50%的鳥類群聚變異；兩排序方法的第二軸與第三軸亦均有極顯著之相關，相關係數分別為-0.737 及 0.652，表示 DCA 前三軸可代表大部分的鳥類群聚變異趨勢。以鳥類取樣點的 DCA 分布序列值與各環境因子(包括海拔、植群組成、棲地構造及植群形相)作逐步迴歸分析，分析結果，海拔對 DCA 第一軸的解釋度高達 97%；而對 DCA 第二軸及第三軸的解釋則均以棲地構造因子為主。上述結果顯示在本研究中，海拔高度遞

變是影響鳥類群聚結構變異的主要因素；玉山鐵杉林及北大武山鐵杉林雖同為鐵杉純林，但因海拔分布不同，鳥類群聚亦有明顯差異。有關解釋鳥類群聚變異的詳細機制，例如鳥類生活史的海拔變異，則有待進一步的探討。

【關鍵詞】 鳥類群聚、棲地、海拔、植群組成、棲地構造、植群形相、典型對應分析、降趨對應分析、高山地區、玉山、北大武山

前言

鳥類群聚與棲息環境之間的關係，一直是鳥類群聚研究的核心課題之一 (Block and Brennan 1993, Morrison et al. 1992, Wiens 1989)。在生態學研究中，有關動物與棲地關係的探討，對棲地結構(habitat structure)的定義或意涵並沒有一定的標準，用詞亦有很大的差異(McCoy and Bell 1991)。惟在陸棲脊椎動物與棲地關係的研究裡，則多將棲地依植群(vegetation)分為兩個面向來討論，即植群組成 floristics)，以及棲地形相(habitat physiognomy)。其中，植群組成多依植物在分類學上的分類群來探討，但不一定以“種”為分類階層。棲地形相則多包含棲地的水平構造(例如喬木的大小與多寡)與垂直構造(例如森林各高度層的枝葉覆蓋度)，以及植群的類型(physiognomic classes of vegetation) (例如草生地、灌叢、疏林、森林，或闊葉林、針闊葉混生林、針葉林)。

MacArthur and MacArthur (1961)曾指出樹種多樣性(tree species diversity)及枝葉結構多樣性(foilage height diversity)，均與鳥種多樣性(bird species diversity)存在正相關之關係。很多學者則認為植群的結構與外形比植物分類上的特定組成，在鳥類棲地形式(patterns of habitat)的決定上更為重要(see Morrison et al. 1992)。而 Rotenberry (1985)則在探討植群組成及植群結構(vegetation structure)與鳥類相(avifauna)的關係時認為，植群組成與鳥類相的關係較為密切，而植群結構與鳥類相的關係則因為植群結構與植群組成有關，所以亦顯出正相關，但若以淨相關(partial correlation)視之，則植群結構與鳥類相之間並無顯著之關係。

台灣過去在鳥類群聚與環境之間關係的探討則多認為鳥類群聚主要係受植群(i.e., 闊葉林、針葉林...etc.)的影響(e.g., 翟鵬 1977, 丁宗蘇 1993)，但最近幾年則有研究者以間接梯度分析(indirect gradient analysis)探討鳥類群聚與環境的關係，認為與鳥類群聚變異有關的環境梯度主要為海拔高度，其它環境因子則較

為次要(e.g., 許皓捷 1995, 李欽國 1995, 許皓捷等 1997)。無論如何，鳥類群聚與環境的關係是很難釐清的，主因在於環境因子彼此之間的關係通常很複雜，例如植群組成多隨海拔遞變，植群結構亦是，而植群結構復受植群組成的影響；同時，野外研究亦難以調控某些變因，以探討其它特定變因對鳥類群聚的影響。不過仍有一些人工或天然的環境，因其植群組成簡單或棲地形相單純，而極適於鳥類與棲地關係之研究。例如過去數十年台灣曾在中低海拔山區進行大面積之單一樹種造林(例如人工柳杉林)，這種棲地類型即形同控制了植群組成之空間變異，而適於探討其它環境因子對鳥類群聚的影響。高海拔地區的天然針葉純林亦提供了類似環境，使在植群組成與植群結構相對簡單且形同被調控的情形之下，得以檢驗其它環境因子對鳥類群聚的影響。

本研究的目的即在探討玉山的雲杉林、鐵杉林、冷杉林，及北大武山的鐵杉林四個針葉純林之鳥類群聚差異，藉由其各自單一的植群組成與簡單的植群結構，以及海拔分布之差異，以釐清鳥類群聚與環境之關係。為檢視以往台灣有關鳥類群聚與環境關係的研究報告之結果，並與之比較，我們希望能將諸如闊葉林與針葉林這樣的森林外形獨立出來討論。因此在本研究中，我們將一般所謂的棲地形相再區分為棲地構造(habitat architecture)與植群形相(physiognomy)兩部份。棲地構造僅指植群的水平及垂直的物理結構，而不論植群的外形。至於涉及諸如闊葉林或針葉林等等植群外部形貌的植群類型，則參考一般森林生態學之用語，以植群形相稱之(劉崇瑞、蘇鴻傑 1983)。

研究地點

本研究選擇於玉山雲杉林、玉山鐵杉林、玉山冷杉林及北大武山鐵杉林四個針葉純林進行。玉山雲杉林樣區位於玉山山脈西側的沙里仙溪流域，海拔約 2500 公尺，由台灣雲杉(*Picea morrisonicola*)構成第一喬木層，第二喬木層及灌木層以高山新木薑子(*Neolitsea acuminatissima*)及台灣鵝掌柴(*Schefflera taiwaniana*)為主，草本層則以玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis*)為優勢；玉山鐵杉林樣區位於玉山主峰西南側的楠梓仙溪流域，海拔約 3100 公尺，由台灣鐵杉(*Tsuga chinensis* var. *formosana*)構成第一喬木層，第二喬木層不明顯，灌木層及草本層則以玉山箭竹為主，間雜少量杜鵑花科(Ericaceae)植物；玉山冷杉林樣區位於玉山主峰西南側的楠梓仙溪流域，海拔約 3400 公尺，由台灣冷杉(*Abies*

kawakamii)構成第一喬木層，同樣缺乏第二喬木層，灌木層及草本層亦以玉山箭竹為主；北大武山鐵杉林樣區位於北大武山西南側，海拔約 2500 公尺，由台灣鐵杉構成第一喬木層，第二喬木層及灌木層以樟科(Lauraceae)、茶科(Theaceae)及杜鵑花科(Ericaceae)植物為主，草本層以玉山箭竹為優勢。

整體而言，四個樣區的第一喬木層均各自由單一針葉樹種構成，植群組成與植群形相甚為單純。樣區海拔分布大致可分為兩群，即中海拔(海拔 2500 公尺)的玉山雲杉林與北大武山鐵杉林，以及高海拔的玉山鐵杉林與玉山冷杉林(海拔 3100 公尺及 3400 公尺)。值得注意的是北大武山鐵杉林與玉山鐵杉林雖同為鐵杉純林，但前者分布於海拔 2500 公尺，後者則分布於海拔 3100 公尺，海拔分布明顯不同。有關研究樣區分布位置及環境概況，分別參見圖 1 及表 1。

研究方法

一、鳥類密度估算

四個樣區共設置 25 個鳥類取樣點，於 4 月上旬至 6 月下旬的鳥類繁殖季，以不定半徑圓圈法(variable circular-plot method) (Reynolds et al. 1980)估算鳥類族群密度；其中北大武山鐵杉林樣區於 1994 年進行，其餘樣區於 1999 年進行。每一取樣點均進行 8 天次的調查，時程分散於鳥類繁殖季。調查工作只在晴天日出前 15 分鐘至日出後 3 小時內進行，每一取樣點每次停留 6 分鐘，記錄此期間所有目擊和聽到的鳥類種類、數量、和與觀察者的水平距離，對於持續於空中飛行的種類則不予記錄。

二、環境因子測量

為探討鳥類群聚與環境之關係，每一鳥類取樣點均進行海拔、植群組成、棲地構造及植群形相之調查。植群組成係以喬木之種類及相對豐富度(胸高斷面積)度量之，草本植物則不予考慮；方法係隨機選取 5 個 10 公尺× 10 公尺之小樣區，測量所有胸高直徑大於 5 公分之木本植物的胸高直徑，並記錄其種類。水平性棲地構造由植群調查之胸高直徑資料計算之；垂直性棲地構造部份則於每一鳥類取樣點隨機選取兩條 50 公尺穿越線，以直立竿每隔一公尺豎立一次，記錄草本層(0-0.75m)、灌木層(0.75-2m)、第二喬木層(2-8m)、第一喬木層(> 8m)碰觸直

立竿的次數，以量化各高度層之覆蓋度。植群形相部份，則在兩條各 50 公尺穿越線的各高度層覆蓋度測量中，區分闊葉樹與針葉樹之覆蓋情形，並計算針葉樹覆蓋比例；同時以雷射測距儀測量目視所及最遠之第一喬木層針葉樹距離，並計數此距離內之第一喬木層針葉樹株數，以計算針葉樹密度；另外，亦用雷射測距儀測量林冠層高度。

三、資料分析

1. 鳥類群聚特性

計算鳥類種數、總密度、多樣性(diversity)指數、均勻度(evenness)指數等鳥類群聚介量(parameters)。同時依照各鳥種之族群密度大小排列，經對數轉換後製成物種-豐富度曲線圖(species-abundance curve)，再以 Chi-square test 進行 goodness of fit test (Magurran 1988)，以檢測物種-豐富度曲線所符合之模型，並比較不同鳥類群聚間之差異。各鳥類群聚的相似程度，則依據其鳥類族群密度，以群集分析(cluster analysis) (Gauch 1982)探討之。所有數值先經平方根轉換之後，以 Euclidean distance 計算各鳥類群聚間之相異度矩陣(dissimilarity matrix)，再以 UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages)方法連結成一樹狀圖(dendrogram)。

鳥類群聚與植群組成的關係之探討，則以 Mantel test (Douglas and Endler 1982)檢測鳥類群聚相似度矩陣與植群組成相似度矩陣的相關性。各鳥類群聚間之相似度矩陣係依其鳥類族群密度，以 Horn's similarity index 計算；各植群間之相似度矩陣，則依其喬木之胸高直徑換算成胸高斷面積後，亦以 Horn's similarity index 計算。

2. 鳥類群聚的梯度分析

為探討鳥類群聚與環境的關係，須先製作環境因子矩陣以備分析。其中為量化植群組成，先將喬木的胸高直徑資料換算成胸高斷面積後，以降趨對應分析法(detrended correspondence analysis, DCA) (Gauch 1982)進行排序(ordination)。分析前，僅出現於一個取樣點的稀有樹種先行刪除，再將喬木胸高斷面積資料經對數轉換($\log(x+1)$)之後分析，分析結果可得植群組成之主要變異梯度軸。再將植群組成之主要變異梯度軸與海拔、棲地構造因子及植群形相因子共同構成環境因子矩陣。

有關鳥類梯度分析則依據鳥類族群密度，分為直接梯度分析(direct gradient analysis)與間接梯度分析；分析前，僅出現於一個取樣點的稀有鳥種均先行刪除，所有數值並經平方根之數值轉換。直接梯度分析係以典型對應分析(canonical correspondence analysis, CCA) (Johnson and Altman 1999, Palmer 1993, ter Braak 1986)，配合前述環境因子矩陣進行。間接梯度分析則以 DCA 排序，以得各取樣點在鳥類群聚主要變異梯度軸上之分布序列值(ordination score)，再將此分布序列值與海拔、植群組成之主要變異梯度軸、棲地構造因子及植群形相因子以 Pearson's product-moment correlation coefficient 做相關檢測(correlation test)，以找出與鳥類群聚主要變異梯度相關之環境因子。而為瞭解各環境因子對鳥類群聚主要變異梯度軸之影響，則進一步以鳥類群聚主要變異梯度軸之分布序列值為應變項(dependent variable)，各環境因子為自變項(independent variable)，以逐步迴歸(stepwise multiple regression)篩選之。

結果

一、鳥類群聚組成及特性

研究期間共記錄到 39 種鳥類，鳥類名錄及各群聚之鳥類族群密度列於表 2。在中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林的鳥類群聚中，火冠戴菊鳥(*Regulus goodfellowi*)及冠羽畫眉(*Yuhina brunneiceps*)為主要優勢鳥種；高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林則以火冠戴菊鳥最為優勢。整體而言，火冠戴菊鳥為最優勢的鳥種，普遍分布於各針葉純林的鳥類群聚中。在群聚介量方面，鳥種數以中海拔的玉山雲杉林最多，中海拔的北大武山鐵杉林次之，高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林則較少；鳥類密度以中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林較高，高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林較低；鳥種多樣性以玉山雲杉林最高，其他群聚間的差異則不大(表 2)。

以物種-豐富度曲線探討鳥類群聚結構的特性，並以 Chi-square test 進行 goodness of fit test，結果發現四個鳥類群聚均符合 log-normal model，而高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林同時亦符合 log-series model (圖 2)。由 Chi-square values 觀之，整體而言，中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林符合 log-normal model，而高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林則較符合 log-series model。

以群集分析探討各植群間鳥類群聚組成的相似程度，以 Euclidean distance 之平均值 3.4 為界，可將鳥類群聚劃分為 2 個類群(圖 3)，其中中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林被歸為同一個類群，而高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林則被歸為另一個類群。

由鳥類群聚組成、群聚介量、物種-豐富度曲線及群聚組成之群集分析結果，四個針葉純林的鳥類群聚可依海拔分為兩群，海拔分布愈相近之植群，其鳥類群聚之相似程度愈高。中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林雖有地理分布及植群組成之明顯差異，但因海拔分布相近，鳥類群聚之特徵亦類似。而中海拔的北大武山鐵杉林與高海拔的玉山鐵杉林則雖同為鐵杉純林，但因海拔分布不同，鳥類群聚亦有明顯差異。

二、鳥類群聚與植群組成

各鳥類群聚間之相似性，以高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林之間的 0.96 最高，中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林的 0.95 次之，其餘群聚間之相似度指數都在 0.65 左右(表 3)。各植群間的植群組成相似性，以玉山鐵杉林與北大武山鐵杉林的 0.73 最高，其餘植群間之相似度指數都在 0.1 以下(表 4)。

高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林之間的鳥類群聚相似度雖高達 0.96，但植群組成相似度則只有 0.09；中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林的鳥類群聚相似度雖亦高達 0.95，但植群組成相似度亦只有 0.01。相反的，玉山鐵杉林與北大武山鐵杉林的植群組成相似度指數雖達 0.73，但鳥類群聚的相似度指數只有 0.66。鳥類群聚相似度矩陣與植群組成相似度矩陣之間，並無顯著相關($r = -0.39$, $P > 0.05$, Mantel test)。結果顯示鳥類群聚與植群組成之間的關係不大。

三、鳥類群聚的變異趨勢

所有取樣點之植群資料經 DCA 排序後，以第一軸為植群之主要變異趨勢，在後續之分析過程中，可將此軸視為植群組成量化後之梯度軸。將海拔、植群組成(前述之植群梯度軸)、棲地構造因子及植群形相因子共同組成為環境因子矩陣之後，對鳥類群聚資料進行 CCA 分析，第一軸可以解釋 50.4% 的鳥類群聚變異，亦即鳥類群聚以 CCA 第一軸為主要變異趨勢；第二軸及第三軸則各解釋 11.3% 及 9.5%；前三軸累計可以解釋 71.2% (表 5)。

所有取樣點之鳥類族群密度資料另經 DCA 運算後，共取 3 個軸，由各軸之長度(length of gradient)及特徵值(eigenvalue)顯示，鳥類群聚結構變異大致以第一軸為主要趨勢，第二軸及第三軸則較為次要(表 6)。

將各取樣點於鳥類群聚 DCA 各軸上之分布序列值與其環境因子做相關檢測，以海拔高度與 DCA 第一軸之相關程度最高($r = 0.98, P < 0.001$)，植群組成與 DCA 第一軸的相關程度次之($r = 0.94, P < 0.001$)；棲地構造因子中的喬木密度則與 DCA 第二軸有極顯著的相關($r = -0.78, P < 0.001$)；而棲地構造因子中的喬木平均胸高直徑與 DCA 第三軸亦有較高的相關性($r = 0.55, P < 0.01$) (表 6)。將鳥類群聚 DCA 前三軸與鳥類群聚 CCA 前三軸作相關檢測，結果兩排序方法的第一軸間之相關係數高達 0.998，亦即 DCA 第一軸可完全取代 CCA 第一軸的結果，而代表約 50% 的鳥類群聚變異；兩排序方法的第二軸與第三軸亦均有極顯著之相關，相關係數分別為 -0.737 及 0.652 (表 6)，顯示 DCA 前三軸可代表大部分的鳥類群聚變異趨勢。

以逐步迴歸探討環境因子對鳥類群聚 DCA 前三軸變異的解釋情形，海拔可解釋 DCA 第一軸 96.8% 的變異，植群組成則僅解釋 1.3%，兩者對 DCA 第一軸的解釋合計可達 98.1% (表 7)。對 DCA 第二軸的解釋而言，棲地構造因子中的喬木密度可解釋 60.3% 的變異，棲地構造因子中的草本層總覆蓋度可解釋 11% 的變異，兩者合計可解釋 DCA 第二軸 71.3% 的變異(表 8)。而對 DCA 第三軸的解釋而言，則僅棲地構造因子中的喬木平均胸高直徑可解釋 30.2% 的變異(表 9)。整體而言，鳥類群聚變異趨勢主要受海拔的影響，而棲地構造則扮演較為次要的角色，至於植群組成及植群形相則不甚重要。

討論

一、環境因子的角色

綜合前述分析結果可知，本研究中，海拔是影響鳥類群聚變異的主要環境因子。此結果與許皓捷(1995)探討台灣北中南三地中海拔山區森林鳥類群聚與環境的關係、李欽國(1995)比較北部東眼山的天然闊葉林與人造柳杉林鳥類群聚、以及許皓捷等(1997)於玉山塔塔加地區海拔 1600-2600 公尺的不同景觀類型之鳥類群聚研究結果類似。

過去研究者多認為台灣山區鳥類群聚主要受植群的影響(但很少再將植群細

分為植群組成與植群形相)，惟多僅限於主觀的認知，缺乏嚴謹的驗證，同時亦很少對鳥類群聚與植群關係做定量之探討。例如翟鵬(1977)研究台灣鳥類生態之隔離，僅有定性的鳥類普查資料，即由鳥類組成更動與植被變化相吻合的主觀印象，而認為植被組成與結構影響鳥類群聚的結構。丁宗蘇(1993)則在研究玉山地區成熟林的鳥類群聚時，認為植群可依海拔分成數個高度帶，而鳥類群聚之群集分析結果，亦可依植群型態分成數層高度帶，因此認為鳥類群聚與植群有很大的關連性。

很顯然如果植群受海拔影響，而鳥類群聚亦受海拔影響時，鳥類群聚即可能表現出與植群同樣沿海拔垂直變異的模式(pattern)，若無嚴謹的樣區選擇與統計檢定，即容易因此認定鳥類群聚主要受植群的影響。在本研究中，我們藉由植群組成迥異的玉山雲杉林與北大武山鐵杉林之間，以及玉山鐵杉林與玉山冷杉林之間的鳥類群聚之相似性，而認為不同的植群組成對鳥類群聚沒有顯著的影響；同時由植群組成差異不大的玉山鐵杉林及北大武山鐵杉林之間的鳥類群聚之明顯差異，而認為植群組成以外的環境因子，才是影響鳥類群聚變異的主要環境因子。我們認為植群組成對鳥類群聚變異的影響不大，至少，雲杉與鐵杉之間及鐵杉與冷杉之間，在鳥類群聚上所扮演的角色並沒有顯著的差異。至於植群形相在鳥類群聚所扮演的角色，則因為我們所選擇的四個樣區均為針葉純林，植群形相類似而難以比較，如果能選擇一個海拔類似但植群形相明顯不同的樣區作為外群(out-group)來對照，將有助於釐清這個問題(因為在本研究中，鳥類群聚的差異性是相對的概念，我們很難說鳥類群聚的 Horn's similarity index = 0.6 是相似還是有所差異，也很難決定 Euclidean distance = 3.5 的兩個鳥類群聚相不相似，而須藉助外群來作比較，這也說明研究的結果與研究尺度是有關的)。但由本研究中，鳥類群聚依海拔區分為高海拔與中海拔兩個類群可知，雖然植群形相同為針葉純林，但鳥類群聚仍有明顯差異；顯然植群形相以外的環境因子，才是影響鳥類群聚變異的主要環境因子。而許皓捷等(1997)於玉山塔塔加地區探討不同景觀(植群形相)的鳥類群聚差異，亦說明植群形相對鳥類群聚的影響不若海拔重要。

不論植群形相或植群組成在鳥類群聚變異上所扮演的角色為何，其背後的“非生物性環境因子”均是不容忽視的。植群形相及植群組成與鳥類群聚之間就算有高度的相關性，也可能只是因為同受“非生物性環境因子”之影響，而表現出一致的變異趨勢所致，因此兩者不一定有因果關係之存在，或存在因果關係，卻非常薄弱。以本研究為例，雖然我們已經很確定植群組成對鳥類群聚變異的影

響不甚重要，但若僅以鳥類群聚的 DCA 第一軸與植群組成的 DCA 第一軸觀之，則兩者存在極為顯著之相關性($r = 0.94$ ，表 6)。另一方面，鳥類群聚 DCA 第一軸與海拔的相關係數($r = 0.98$ ，表 6)及植群組成 DCA 第一軸與海拔的相關係數($r = 0.90$)均甚高。依據以往大多數台灣山區植群生態研究的結果，海拔是影響植群變異的主要環境因子(e.g., 王立志 1987, 鹿兒陽 1991, 蘇鴻傑 1987a, 蘇鴻傑 1987b)。因此在本研究中，鳥類群聚與植群組成的 DCA 第一軸之間，雖然存在極為顯著的相關性，但顯然是因為兩者背後同受海拔這項非生物性環境因子的影響所致；亦即海拔才是主要的影響因子。如果未適切考慮非生物性環境因子(即真正的自變項)，而僅由鳥類群聚與生物性環境因子之間的關係，即遽下推斷，便極易獲致失當的結論。

二、海拔對鳥類群聚的影響

大多數生物沿環境梯度分布的相對豐富度變化多呈高斯分布(Gaussian distribution) 曲線，在環境梯度某一最適合該生物生存的範圍內，其相對豐富度最高，並向環境梯度的兩端遞減。而在多尺度的環境梯度之下，由每一環境梯度的最適範圍所構成的抽象空間，即為該生物最適宜的棲息空間，此即生態區位(niche)之概念。在多尺度的環境梯度中，生物對每一環境梯度的相對適應範圍不盡相同，對某些環境梯度的適應範圍可能很寬(i.e., generalist)，對另一些環境梯度的適應範圍則可能很窄(i.e., specialist)；當生物對某一環境梯度表現出較窄的適應性時，此環境因子在該生物的棲地選擇上，即顯現出重要性來。大部分台灣山區鳥類對棲地類型或棲枝的選擇多很寬廣，但在海拔分布上，卻有明顯區隔。例如冠羽畫眉(*Yuhina brunneiceps*)一般普遍出現於高草地、灌叢、先鋒林及成熟林，與植物之間亦無種對種的專一性；但在海拔分布上，冠羽畫眉為本研究的中海拔樣區之主要優勢鳥種，惟在高海拔樣區中，則僅零星分布(表 2)。另一方面，主要分布於高海拔樣區的鷓鴣(*Troglodytes troglodytes*)、岩鷓(*Prunella collaris*)、酒紅朱雀(*Carpodacus vinaceus*)及金翼白眉(*Garrulax morrisonianus*)等鳥種，則較少分布於中海拔樣區(表 2)，但在植群選擇上，這些鳥種亦同樣較為寬廣。因此海拔梯度在鳥類群聚變異上，佔有極為重要的角色。

雖然我們認為海拔是影響鳥類群聚變異的主要環境因子，但海拔只是某一高程位置與海平面的垂直距離，沒有理由成為直接影響鳥類分布的原因。一般而言，隨著海拔遞增，年平均溫度隨之線性遞減，因此海拔可以視為是年平均溫度

的指標。而隨海拔遞變所形成的平均溫度之梯度，則直接(生理上)或間接(生態上)影響鳥類分布(Venier et al. 1999)。有很多研究顯示，鳥類生理與生活史(life history)有沿海拔調適與改變的情形(Badyaev 1997, Hayworth and Weathers 1984, Krementz and Handford 1984)；對個別鳥種生活史沿海拔變異的研究，將有助於瞭解鳥類群聚沿海拔梯度變異的機制。台灣以往對個別鳥種生活史的研究都只侷限在一地(e.g., 林瑞興 1996, 游淑鈞 1999, 劉良力 1991, 劉彥廷 1999, 羅柳墀 1987)；同時被研究過的鳥種亦不多。同一鳥種在不同海拔或棲地的生物學研究，應該是未來於鳥類群聚變異詳細機制的探討上，所應努力的方向。同時，中央山脈東北坡因受東北季風影響，使其同一海拔的年平均溫度較中南部山區為低；在中央山脈東北坡進行鳥類群聚生態學研究，並與中南部山區相比較，亦有助於進一步對鳥類群聚沿海拔梯度變異模式的瞭解。

引用文獻

- 丁宗蘇. 1993. 玉山地區成熟林之鳥類群聚生態. 碩士論文, 台灣大學, 台北.
- 王立志. 1987. 台灣北部烏來地區天然植群之多變數分析. 碩士論文. 台灣大學. 台北.
- 李欽國. 1995. 人造針葉林與天然闊葉林鳥類群聚之比較. 碩士論文, 台灣大學, 台北.
- 林瑞興. 1996. 繡眼畫眉(*Alcippe morrisonia*)生殖及鳥群生態之研究. 碩士論文, 台灣大學, 台北.
- 許皓捷、李培芬、許嘉恩. 1997. 台灣中部中海拔山區鳥類群聚與景觀之關係. 第一屆鳥類研討會, 中華民國野鳥學會主辦, 台北.
- 許皓捷. 1995. 台灣中海拔山區森林鳥類群聚結構與環境因子之關係. 碩士論文, 台灣大學, 台北.
- 鹿兒陽. 1991. 北大武山針闊葉樹自然保護區植群生態之研究. 碩士論文. 台灣大學. 台北.
- 游淑鈞. 1999. 塔塔加地區金翼白眉生殖及覓食生態之研究. 碩士論文, 台灣大學, 台北.
- 翟鵬. 1977. 台灣鳥類生態隔離的研究. 碩士論文, 東海大學, 台中.
- 劉良力. 1991. 栗背林鴿之生物學研究. 碩士論文, 台灣師範大學, 台北.

- 劉彥廷. 1999. 梅峰地區冠羽畫眉合作生殖之研究. 碩士論文, 台灣大學, 台北.
- 劉崇瑞、蘇鴻傑. 1983. 森林植物生態學. 台灣商務印書館. 台北.
- 羅柳墀. 1987. 溪頭地區藪鳥的生物學研究. 碩士論文, 台灣師範大學, 台北.
- 蘇鴻傑. 1987a. 森林生育地因子及其定量評估. 中華林學季刊 **20**:1-14.
- 蘇鴻傑. 1987b. 植群生態多變數分析法之研究 III: 降趨對應分析及相關分布序列法. 中華林學季刊 **20**:45-68.
- Badyaev, A. V. 1997. Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia* **111**:365-374.
- Block, W. M., and L. A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology: theory and applications. Pages 35-91 in D. M. Power, editor. *Current ornithology*, volume 11. Plenum Press, New York, New York, USA.
- Douglas, M. E., and J. A. Endler. 1982. Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations. *Journal of Theoretical Biology* **99**:777-795.
- Gauch, H. G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Hayworth, A. M., and W. W. Weathers. 1984. Temperature regulation and climatic adaptation in black-billed and yellow-billed magpies. *Condor* **86**:19-26.
- Johnson, K. W., and N. S. Altman. 1999. Canonical correspondence analysis as an approximation to Gaussian ordination. *Environmetrics* **10**:39-52.
- Krementz, D. G., and P. Handford. 1984. Does avian clutch size increase with altitude? *Oikos* **43**:256-259.
- MacArthur, R. H., and J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* **42**:594-598.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Ltd, London, Great Britain.
- McCoy, E. D., and S. S. Bell. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. Pages 3-27 in S. S. Bell, E. D. McCoy, and H. R. Mushinsky, editors. *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Morrison, M. L., B. G. Marcot, and R. W. Mannan. 1992. *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*. The University of Wisconsin Press,

Madison, Wisconsin, USA.

- Palmer, M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* **74**:2215-2230.
- Reynolds, R. T., J. M. Scott, and R. A. Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *The Condor* **82**:309-313.
- Rotenberry, J. T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? *Oecologia (Berlin)* **67**:213-217.
- ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**:1167-1179.
- Venier, L. A., D. W. McKenney, Y. Wang, and J. McKee. 1999. Models of large-scale breeding-bird distribution as a function of macro-climate in Ontario, Canada. *Journal of Biogeography* **26**:315-328.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities, Volume I: foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

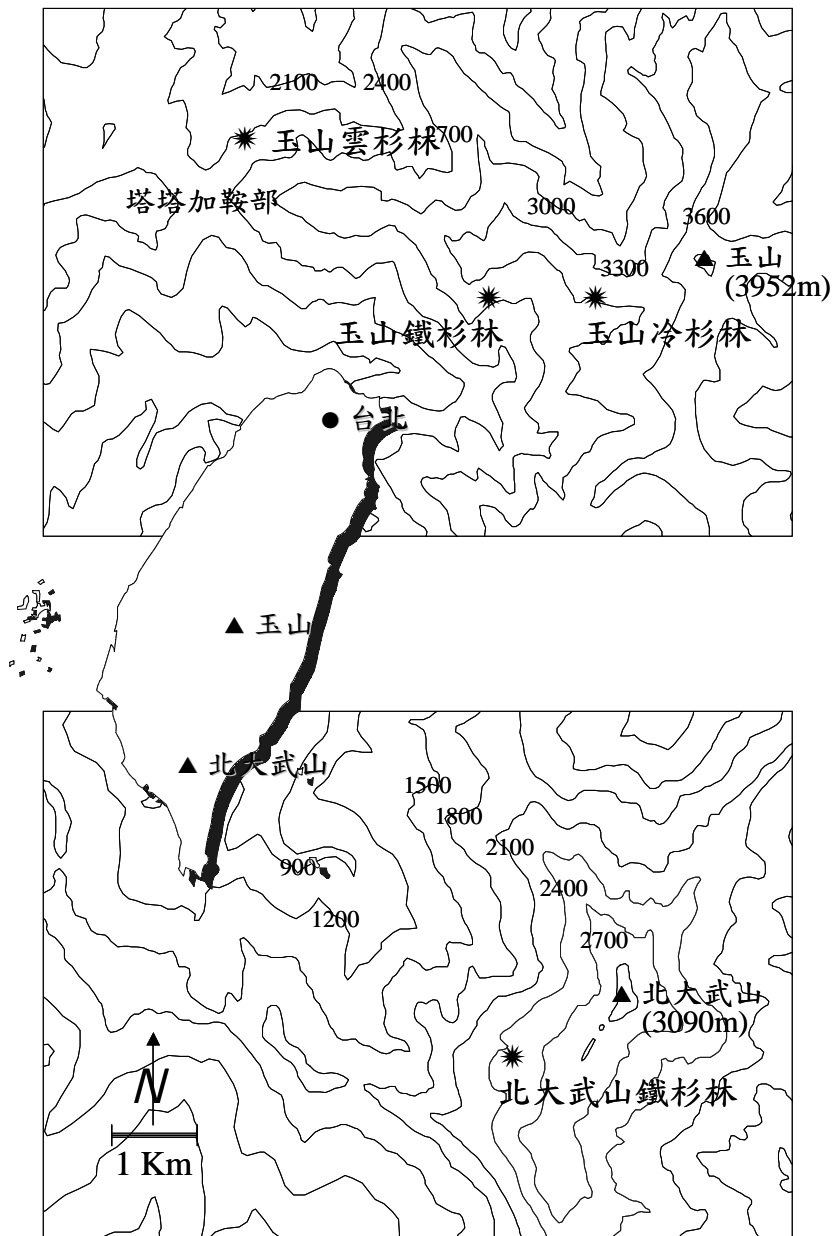


圖 1. 玉山及北大武山四個針葉純林研究樣區位置圖。圖中玉山及北大武山地圖的比例尺相同；各植群之環境概況請參考表 1。

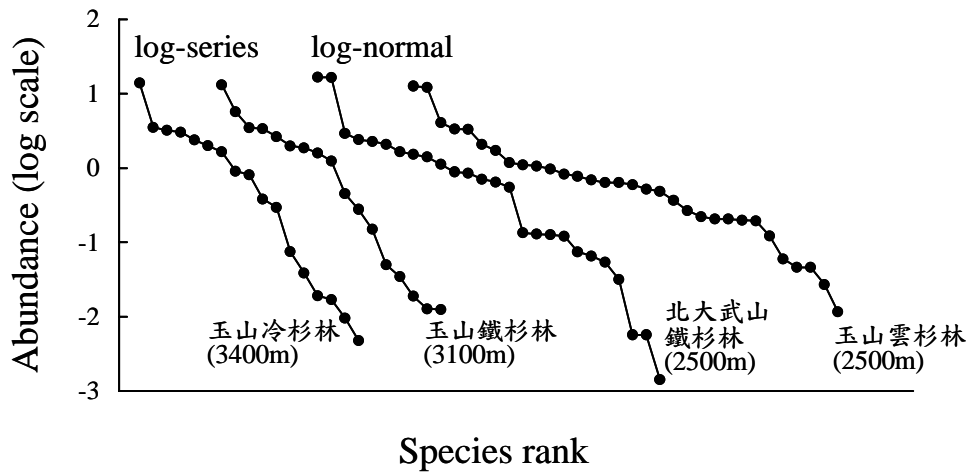


圖 2. 各植群的鳥類群聚之物種-豐富度曲線。縱軸的豐富度直接由鳥類族群密度(隻數/公頃)取對數值而得。海拔愈相近之植群，不論森林類型為何，其鳥類群聚之物種-豐富度曲線愈相似。

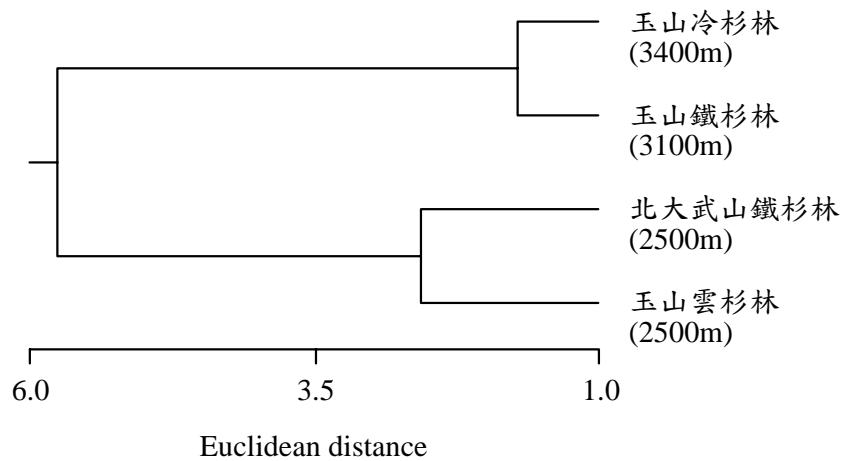


圖 3. 各植群的鳥類群聚依據鳥類族群密度之群集分析樹狀圖。海拔愈相近之植群，不論森林類型為何，其鳥類群聚愈相似。

表 1. 各研究樣區的環境概況。因為第二喬木層及灌木層散生有少量闊葉樹，有些樣區針葉覆蓋比例未達百分之百。

研究樣區	海拔(m)	林冠高(m)	針葉密度 (trees/ha)	針葉覆蓋 比例(%)	優勢植物
玉山冷杉林	3400	18	150	99	冷杉(<i>Abies kawakamii</i>)
玉山鐵杉林	3100	21	93	100	鐵杉(<i>Tsuga chinensis</i> var. <i>formosana</i>)
北大武山 鐵杉林	2500	32	162	95	鐵杉
玉山雲杉林	2500	31	129	83	雲杉(<i>Picea morrisonicola</i>)

表 2. 各植群的鳥類群聚之鳥類族群密度(隻數/公頃)及群聚介量。鳥種之科別及科學名依據 Sibley and Monroe (1990)之分類系統；各植群之主要優勢鳥種以底線示之；多樣性指數與均勻度指數以 Shannon-Wiener index 計算。

科(Family) 科學名(Scientific name)	中文名	玉山 冷杉林	玉山 鐵杉林	北大武山 鐵杉林	玉山 雲杉林
Phasianidae					
<i>Syrmaticus mikado</i>	帝雉	-	0.62	-	-
Picidae					
<i>Dendrocopos leucotos</i>	大赤啄木	0.01	0.01	0.13	0.21
<i>Picus canus</i>	綠啄木	0.04	-	0.01	-
Cuculidae					
<i>Cuculus sparverioides</i>	鷹鵂	-	-	-	0.00
<i>C. saturatus</i>	筒鳥	-	0.01	0.13	0.20
Strigidae					
<i>Glaucidium brodiei</i>	鵯鵯	-	-	-	0.03
Columbidae					
<i>Columba pulchricollis</i>	灰林鴿	-	-	0.08	0.20
Corvidae					
<i>Garrulus glandarius</i>	松鴉	-	-	0.03	0.01
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	星鴉	-	0.02	-	0.12
<i>Corvus macrorhynchos</i>	烏鴉	0.02	0.05	-	0.05
<i>Pericrocotus solaris</i>	紅山椒	-	-	0.12	0.22
Muscicapidae					
<i>Brachypteryx Montana</i>	小翼鶇	0.38	0.28	2.09	1.71
<i>Ficedula hyperythra</i>	黃胸青鶇	-	-	-	0.52
<i>Niltava vivida</i>	黃腹琉璃鳥	-	-	-	0.37
<i>Tarsiger indicus</i>	白眉林鶇	0.91	1.59	1.66	0.83
<i>T. johnstoniae</i>	栗背林鶇	1.99	1.86	2.92	0.64
<i>Cinclidium leucurum</i>	白尾鶇	-	-	0.05	-
Sittidae					
<i>Sitta europaea</i>	茶腹鶇	-	-	0.05	0.06
Certhiidae					
<i>Troglodytes troglodytes</i>	鷓鴣	3.52	3.36	-	-
Paridae					
<i>Parus ater</i>	煤山雀	0.81	2.65	1.41	0.97
<i>P. monticolus</i>	青背山雀	-	-	1.52	1.11
Aegithalidae					
<i>Aegithalos concinnus</i>	紅頭山雀	-	-	-	0.60

表 2. (續)

科(Family) 科學名(Scientific name)	中文名	玉山 冷杉林	玉山 鐵杉林	北大武山 鐵杉林	玉山 雲杉林
Regulidae					
<i>Regulus goodfellowi</i>	火冠戴菊鳥	<u>13.91</u>	<u>13.18</u>	<u>16.64</u>	<u>12.55</u>
Sylviidae					
<i>Cettia acanthizoides</i>	深山鶯	1.65	1.98	0.01	0.05
<i>Bradypterus seebohmi</i>	褐色叢樹鶯	-	0.04	0.00	0.21
<i>Abroscopus albogularis</i>	棕面鶯	-	-	1.12	1.17
<i>Garrulax morrisonianus</i>	金翼白眉	2.38	3.47	0.56	0.69
<i>Liocichla steerii</i>	藪鳥	-	-	0.88	2.09
<i>Pnoepyga pusilla</i>	鱗胸鷓鴣	-	-	0.85	0.78
<i>Stachyris ruficeps</i>	山紅頭	-	-	0.07	0.64
<i>Actinodura morrisoniana</i>	紋翼畫眉	0.02	-	2.41	3.32
<i>Alcippe cinereiceps</i>	灰頭花翼畫眉	3.04	5.71	2.28	4.07
<i>A. morrisonia</i>	繡眼畫眉	-	-	0.71	3.33
<i>Heterophasia auricularis</i>	白耳畫眉	-	-	0.65	0.27
<i>Yuhina brunneiceps</i>	冠羽畫眉	0.08	0.45	<u>16.57</u>	<u>12.17</u>
Passeridae					
<i>Prunella collaris</i>	岩鸚	0.30	-	-	-
Fringillidae					
<i>Carpodacus vinaceus</i>	酒紅朱雀	3.22	1.25	-	-
<i>Pyrrhula nipalensis</i>	褐鶯	-	-	0.13	1.06
<i>P. erythaca</i>	灰鶯	0.01	0.15	-	0.49
鳥種數		17	18	27	33
總密度		32.28	36.68	53.06	50.70
多樣性指數		2.74	2.97	2.98	3.58
均勻度指數		0.67	0.71	0.63	0.71

表 3. 各植群之間鳥種組成的相似度矩陣。相似性係數依據鳥類族群密度，以 Horn's similarity index 計算；係數高於 0.9 者，以底線示之。

	玉山冷杉林 (3400m)	玉山鐵杉林 (3100m)	北大武山鐵杉林 (2500m)
玉山鐵杉林 (3100m)	<u>0.96</u>		
北大武山鐵杉林 (2500m)	0.67	0.66	
玉山雲杉林 (2500m)	0.64	0.67	<u>0.95</u>

表 4. 各植群之間樹種組成的相似度矩陣。相似性係數依據喬木胸高斷面積，以 Horn's similarity index 計算；係數最高者，以底線示之。

	玉山冷杉林 (3400m)	玉山鐵杉林 (3100m)	北大武山鐵杉林 (2500m)
玉山鐵杉林 (3100m)	0.09		
北大武山鐵杉林 (2500m)	0.07	<u>0.73</u>	
玉山雲杉林 (2500m)	0.00	0.00	0.01

表 5. 鳥類群聚的典型對應分析(CCA)前三軸特徵值與被解釋百分比。

	第一軸	第二軸	第三軸
特徵值 (eigenvalue)	0.450	0.101	0.085
鳥類資料的變異			
變異被解釋百分比	50.4	11.3	9.5
累計被解釋百分比	50.4	61.7	71.2

表 6. 鳥類群聚的降趨對應分析(DCA)前三軸特徵值與軸長，及其與環境因子及 CCA 前三軸的相關矩陣。相關係數極為顯著者($P < 0.001$)以底線示之。

	第一軸	第二軸	第三軸
特徵值 (eigenvalue)	0.451	0.061	0.025
軸長 (SD)	2.627	1.000	0.756
非生物性因子			
海拔	<u>0.984</u>**	0.464	0.104
植群組成			
植群 DCA 第一軸	<u>0.940</u>**	0.119	0.132
棲地構造因子			
喬木密度	-0.617*	<u>-0.777</u>**	-0.388
喬木平均胸高直徑	0.464	0.401	0.549*
喬木胸高直徑標準差	0.121	0.275	0.295
喬木胸高直徑變異係數	-0.523*	-0.317	-0.357
總胸高斷面積	-0.237	0.178	0.083
草本層枝葉總覆蓋度	-0.562*	0.062	-0.328
灌木層枝葉總覆蓋度	-0.191	-0.335	-0.052
第二喬木層枝葉總覆蓋度	-0.160	-0.253	0.057
第一喬木層枝葉總覆蓋度	-0.521*	0.058	0.422
植群形相因子			
草本層闊葉覆蓋度	-0.609*	0.045	-0.255
灌木層闊葉覆蓋度	-0.253	-0.310	-0.008
第二喬木層闊葉覆蓋度	-0.297	-0.273	0.195
第一喬木層闊葉覆蓋度	-0.540*	-0.194	-0.121
草本層針葉覆蓋度	0.581*	0.146	-0.365
灌木層針葉覆蓋度	0.540*	0.093	-0.239
第二喬木層針葉覆蓋度	0.583*	0.450	0.028
第一喬木層針葉覆蓋度	-0.313	0.152	0.417
針葉覆蓋度百分比	0.358	0.152	0.018
針葉樹密度	0.003	-0.167	-0.245
林冠層高度	<u>-0.688</u>**	-0.204	-0.118
CCA 第一軸	<u>0.998</u>**	-	-
CCA 第二軸	-	<u>-0.737</u>**	-
CCA 第三軸	-	-	<u>0.652</u>**

* $P < 0.01$, ** $P < 0.001$

表 7. 鳥類群聚 DCA 第一軸為應變項的逐步迴歸分析結果。共可解釋 98.1% 的變異，其中海拔可解釋 96.8% 的變異。

Entered variables		Partial R ²	Cumulative R ²	P		
海拔		0.968	0.968	0.0001		
植群 DCA 第一軸		0.013	0.981	0.0006		
Analysis of Variance						
Source	df	Sum of Squares	Mean Square	F	P	R ²
Model	2	201949.2	100974.6	580.7	0.0001	0.981
Error	22	3825.6	173.9			
Total	24	205774.8				

表 8. 鳥類群聚 DCA 第二軸為應變項的逐步迴歸分析結果。被選取的自變項均屬於棲地構造因子，共可解釋 71.3% 的變異。

Entered variables		Partial R ²	Cumulative R ²	P		
喬木密度		0.603	0.603	0.0001		
草本層枝葉總覆蓋度		0.110	0.713	0.0084		
Analysis of Variance						
Source	df	Sum of Squares	Mean Square	F	P	R ²
Model	2	14161.9	7080.9	27.26	0.0001	0.713
Error	22	5714.3	259.7			
Total	24	19876.2				

表 9. 鳥類群聚 DCA 第三軸為應變項的逐步迴歸分析結果。被選取的自變項屬於棲地構造因子，可解釋 30.2% 的變異。

Entered variables		Partial R ²	Cumulative R ²	P		
喬木平均胸高直徑		0.302	0.302	0.0044		
Analysis of Variance						
Source	df	Sum of Squares	Mean Square	F	P	R ²
Model	1	4172.1	4172.1	9.94	0.0044	0.302
Error	23	9649.1	419.5			
Total	24	13821.3				