

台灣繁殖鳥類多樣性的海拔分布

李培芬、許皓捷、許嘉恩

國立台灣大學 生態學與演化生物學研究所

106 台北市羅斯福路四段一號

【摘要】本研究探討台灣繁殖鳥類多樣性的海拔分布，並解釋其原因。根據區域氣候差異，將台灣分為北、東、西三個地理氣候區；由文獻及野外調查資料整理三個區域的每百公尺海拔帶之繁殖鳥類多樣性。結果發現北部及東部的多樣性高峰均位於平地及低海拔地區，並隨海拔遞減；西部則由平地至中海拔大致維持水平，之後隨海拔遞減。以“power model”探討物種—面積關係，北部及東部資料經套適後之 r^2 值分別為 0.84 及 0.92，顯示面積效應是形成此二區域的多樣性海拔分布形式之主要因素。另外，西部的多樣性資料經套適後之 r^2 值僅有 0.66，但若刪除海拔 300 m 以下之觀察資料後再進行分析，面積對多樣性分布的解釋變異量可以提高到 88%。三個區域的多樣性資料在消除面積效應的影響之後，沿海拔均大致呈駝形分布。除了面積效應之外，形成西部地區多樣性海拔分布形式的另一重要因素是人為干擾；平地及低海拔的開發導致森林鳥種的海拔分布下限向上退縮，中海拔的開發則使部分低海拔農墾地鳥種海拔分布上限向上伸展，此雙重作用導致西部的多樣性由平地至中海拔大致維持水平。最後，歷史因素在影響繁殖鳥類多樣性的海拔分布上可能亦扮演一定角色，惟仍待進一步探討。

【關鍵詞】 鳥類、多樣性、海拔、人為干擾、物種—面積關係、台灣

前言

物種多樣性(species diversity)是群聚層次的特徵之一。物種多樣性有兩個主要意涵(Whittaker *et al.* 2001)：一是種豐富度(species richness)，亦即物種數目(number of species)；另一則是同時涵括種豐富度及各物種之間豐富度(abundance)的均勻性訊息，以綜合指數表示，通常只在地區尺度(local scale)的分析上使用。

物種多樣性的空間分布，尤其沿緯度及海拔梯度的分布形式之探尋及解釋，一直是生物地理學及群聚生態學的研究焦點。一般而言，物種多樣性在熱帶最高，並隨緯度遞增而遞減(Gaston 2000)；沿海拔梯度則有三種主要分布形式(圖

1)：(1)隨海拔遞升線性遞減(*e.g.*, Wolda 1987, Navarro S. 1992, Stevens 1992, Patterson *et al.* 1998)；(2)由平地至中海拔維持一穩定高峰之後遞減(*e.g.*, Hawkins 1999)；(3)沿海拔梯度呈駝形(hump-shaped)分布，並在中海拔達到最高(*e.g.*, Rahbek 1997, Samson *et al.* 1997, Fleishman *et al.* 1998, Lees *et al.* 1999, Ding 2001)。傳統上認為，物種多樣性沿海拔梯度的分布與沿“熱帶—寒帶”的緯度梯度分布類似(Rahbek 1995)，亦即呈線性遞減關係；雖然也有研究者觀察到非線性關係的存在，但多被認為只是少數例外(Rohde 1992)。惟 Rahbek (1995)由文獻整理 90 組物種多樣性海拔分布資料後，卻發現線性關係並非物種多樣性沿海拔梯度最普遍的分布形式(19/90)，反倒是駝形分布較多(44/90)，而水平之後遞減的形式亦頗為常見(22/90)。

生態形式與觀察尺度有密切關係(Turner *et al.* 1989, Levin 1992)。就多樣性的海拔分布而言，依據每一樣本的取樣空間尺度，大致可分為區域及地區多樣性兩個討論面向。區域多樣性係依據每一物種的海拔分布範圍，統計每一海拔段出現的物種數；亦即將同一海拔帶視為一個區域，一個區域只有一個多樣性估值。相對的，探討地區多樣性海拔分布時，一個海拔帶可以有許多多樣性估值。

台灣過去已有許多關於繁殖鳥類(breeding birds，即在台灣繁殖的鳥類，包括留鳥及夏候鳥)多樣性海拔分布的研究。其中，地區多樣性的研究結果大致認為鳥類多樣性沿海拔呈駝形分布；惟區域多樣性的研究結果則不一致(見許皓捷 2003 之文獻回顧)，因此仍有進一步釐清的必要。

本研究依地理及氣候特色，將台灣區分為北、東、西三個地理氣候區，藉由文獻及野外調查資料，探討三個區域的繁殖鳥類區域多樣性海拔分布。並就得到的多樣性分布形式，討論其可能原因。

研究地區

台灣位於北緯 22 至 25 度之間，平地大致屬於亞熱帶氣候。島上高山林立、地形複雜，海拔超過 3000 m 高山有兩百多座，其中位於台灣中部的最高峰玉山海拔 3952 m。山地氣候隨海拔梯度由亞熱帶至亞寒帶；植群亦隨海拔梯度，而呈現明顯帶狀分化(Su 1984b)。各山地植群帶大致分布在一固定海拔段，但台灣南北兩端山塊體積較小，因大山塊加熱效應(the Massenerhebung effect; Richards 1952)影響，各山地植群帶的海拔分布範圍與中部山區相較，有向較低海拔位移

的情形；東北部山區另受季風影響，位移情形更為明顯(蘇鴻傑 1992)。

本研究將台灣劃分為北、東、西三個地理氣候區(圖 2)，由兩條分別為東西及南北走向，呈 T 字型交叉的境界線區隔。台灣區域性氣候之差異主要受東北季風及大山塊加熱效應影響(Su 1984a)；山地同一海拔高度的夏季均溫，於中央山脈北端及雪山山脈北端明顯偏低。因此，以北起與季風方向垂直的第一條高度超過 3000 m 之東西走向山稜線為境界線；東起清水山，往西沿主要山稜線到馬比杉山、南湖群峰，過思源埡口，經桃山、大霸尖山、樂山到加里山之後轉北，至頭份一帶丘陵；此一境界線將氣候明顯受東北季風及山塊體積影響，而與中南部有較大差異的北部地區予以分隔開。南北向之境界線北起南湖群峰，沿中央山脈主稜往南到知本主山、大武山、里龍山，至鵝鑾鼻。三個地理氣候區最高峰的海拔高度均超過 3600 m；其中北部區域以南湖東山海拔 3632 m 最高，西部區域最高峰為玉山主峰 3952 m，東部區域則以秀姑巒山海拔 3805 m 最高。

研究方法

一、多樣性分布資料

區域多樣性海拔分布資料主要由文獻整理而得。文獻選擇標準為：(1)最近 25 年之研究報告(1979-2003)；(2)在報告中清楚敘述調查地點的海拔分布，或調查範圍明確，可據以由地圖查得海拔分布；(3)調查範圍的海拔跨幅以不超過 200 m 為原則；(4)研究報告係針對鳥類群聚；(5)在主觀上，研究結果可以被信賴。依據上述準則，挑選了 116 篇文獻。另外，我們在 1996-2000 年曾於台灣各地以定點計數法進行鳥類群聚生態研究及生物資源調查，這些資料亦予以併入。共計整理了 154 種繁殖鳥類的海拔分布資料。

台灣留鳥的海拔分布範圍具有隨季節改變的情形，因此在探討多樣性海拔分布前，先將每一鳥種明顯超出繁殖季海拔分布範圍的紀錄刪除。由於鳥類在非繁殖季海拔分布範圍顯著異於繁殖季的時間大多在 10 月之後到 3 月上旬之前(許皓捷，未發表資料)，因此以資料庫中 4-9 月的分布資料為基準，決定三個地理氣候區各自的鳥類海拔分布上下限，據以刪除海拔分布離散紀錄。最後，由海平面起始，以每 100 m 之級距，統計各地理氣候區每一海拔帶之鳥類種豐富度。

二、物種—面積關係

為探討鳥類多樣性與面積之間的關係，以國立台灣大學生態學與演化生物學研究所空間生態研究室建立的台灣地區百公尺等高線 GIS 圖層為基礎，在 ArcMap 8.2 環境下切割並計算北、東、西三個區域之每百公尺等高帶面積。並以“power model” (Arrhenius 1921)分析種豐富度與面積之間的關係；“power model”可以下式表示：

$$S = CA^z;$$

其中 S 為種豐富度， A 是種豐富度的取樣面積， C 為常數， z 是描述 S 與 A 之間關係(即迴歸線形狀)的係數。

三個地理氣候區每百公尺海拔帶的種豐富度及面積資料，分別以上述方程式，用非線性迴歸的 Gauss-Newton method 套適；以統計軟體 SYSTAT 9 (SPSS 1999)執行。

結果

台灣三個地理氣候區的繁殖鳥類多樣性海拔分布形式有所差異。北部及東部的多樣性高峰均出現在低海拔，並隨海拔遞減，尤其在約海拔 2000 m 之後遞減幅度加劇(圖 3a, b)；西部則在平地至中海拔大致維持一穩定高峰之後，隨海拔線性遞減，為明顯之水平後遞減形式(圖 3c)。

種豐富度與面積有高度相關。北部及東部的種豐富度與面積之間的關係較為密切；觀察數據套適模型的迴歸分析 r^2 值分別有 0.84 及 0.92 (圖 4, 5)。西部的物種—面積關係則較不顯著， r^2 值只有 0.66 (圖 6a)；但如果刪除海拔 300 m 以下資料，則可以達 0.88 (圖 6b)。

將各海拔帶的種豐富度估值除以該海拔帶面積的 z 次方(依各地理氣候區的 z 值，但西部的 z 值係刪除海拔 300 m 以下資料之後所得者)，以消除面積對種豐富度分布形式的影響。結果三個地理氣候區的繁殖鳥類多樣性均在中海拔最高(圖 7)，西部尤其沿海拔呈現明顯駝形分布形式(圖 7c)。

討論

一、海拔分布形式

本研究結果，繁殖鳥類區域多樣性沿海拔的分布大致可歸納為北部及東部

的隨海拔遞減(圖 3a, b)，以及西部的水平後遞減(圖 3c)兩種形式。過去台灣僅 Kano (1940)及翟鵬(1977)從事過類似研究。Kano (1940)探討雪山地區 94 種鳥類的海拔分布，發現種豐富度有兩個高峰(圖 8a)，分別在海拔 300 m 以下(41 種)及 1200-1500 m 之間(42 種)，整體分布近似水平後遞減。翟鵬(1977)整理台灣 124 種陸棲繁殖鳥類海拔分布，卻發現種豐富度只有一個高峰(圖 8b)；自平原起始(51 種)種數漸增，到海拔 1200-1500 m 最多(66 種)，之後隨海拔遞升而遞減，整體呈駝形分布。分布形式的差異可能與探討的空間尺度有關，另外，翟鵬僅分析陸棲繁殖鳥類，忽略了其它鳥種(但許多鳥類，例如有些秧雞科(Rallidae)鳥種及燕鶻(*Glareola maldivarum*)亦屬陸棲性，卻未予以納入)，因此平地及低海拔地區的種豐富度較低，而呈駝形分布。

二、空間尺度的影響

多樣性取樣的空間尺度，影響其分布形式之評定。Rahbek (1995)發現，若將原本沿海拔線性遞減的種豐富度分布，依每一樣本的取樣面積及努力量標準化之後，將呈駝形分布形式。在本研究中，多樣性或隨海拔遞減，或水平後遞減；但將每一海拔段之鳥種數除以該海拔段面積的 z 次方後，經面積標準化所得的值，三個區域沿海拔均大致呈駝形分布。此結果顯示，多樣性海拔分布形式之評定，受取樣的空間尺度影響；解釋多樣性分布時，必須考慮空間尺度的問題。不同研究結果之間的比較，亦必須注意各自探討的空間尺度；在相同的基礎之下，其比較的結果才有實質意義。

另外，經面積標準化之後，可視為地區尺度之多樣性；其沿海拔的駝形分布形式，與過去的地區多樣性之研究結果(*e.g.*, 黃佩俐 2001, Ding 2001)一致，顯示台灣繁殖鳥類的地區多樣性沿海拔呈駝形分布，殆無疑義。

三、分布形式之解釋

很多解釋多樣性沿緯度分布形式的假說(*e.g.*, reviewed by Rohde 1992, 1999)可以用來解釋沿海拔梯度的分布(MacArthur 1972, Brown 1988, Begon *et al.* 1990, Stevens 1992)。由於本研究劃分的三個地理氣候區，最大緯度跨幅僅約 2 度，因此多樣性隨緯度遞增而遞減的效應可不用顧慮。以下針對與區域多樣性海拔分布較為相關之假說進行討論。

(一) 面積

面積愈大，物種數愈多(MacArthur 1972, Terborgh 1973)。其概念在於面積愈大，生態系提供的棲地也愈多樣，而每一棲地類型的面積也愈大，使其能承載的族群較大，從而使物種的滅絕率較低，種豐富度較高；另外，面積較大遷入率也可能較高，也使能承載的物種數較多(Lomolino 1990)。典型面積效應見於不同大小島嶼之間物種數的差異(MacArthur 1972, Brown 1978)。在解釋沿緯度的多樣性分布上，其概念則在於低緯度的熱帶氣候區之面積較高緯度的溫帶氣候區來得大；因此熱帶地區的種豐富度亦較溫帶地區高。就海拔梯度而言，氣候(尤其是溫度)隨海拔明顯改變，而同一海拔帶之面積通常亦隨海拔遞升而減小；亦即，氣候相似的海拔帶之面積通常隨海拔遞升而減小，因此多樣性亦隨海拔遞升而遞減(Rahbek 1995, 1997)。

本研究中，等高帶面積的海拔變化可以解釋大部分多樣性的海拔分布。三個地區每百公尺等高帶面積隨海拔遞升而遞減，而北部與東部地區之種豐富度亦如預期沿海拔梯度呈遞減形式，“power model”迴歸分析的 r^2 值都在 0.84 以上。至於西部地區的種豐富度海拔分布形式未如面積理論所預測，則可能與平地及低海拔地區過度開發，缺乏大面積森林有關(詳見後面有關干擾之討論)；惟在刪除海拔 300 m 以下資料之後， r^2 值可達 0.88。

值得注意的是，面積理論在解釋多樣性海拔分布的定量分析上，並沒有辦法完全符合統計學上的要求。與海洋中不同大小島嶼的多樣性樣本不同的是，各個海拔段的樣本並非獨立，且樣本數亦是任意的。例如若將海平面到玉山頂的高度差以每 100 m 海拔跨幅區劃，可以得到 40 個樣本；但若改以每 200 m 跨幅區劃，則僅有 20 個樣本。基於此，迴歸分析所得到的 r^2 值並不能被直接用以評價面積對多樣性海拔分布的解釋變異量。雖然在定量分析上仍待克服，無論如何，在定性結論上，面積對區域多樣性海拔分布形式的影響，其重要性乃無庸置疑。

(二) 干擾

依據中度干擾假說(intermediate disturbance hypothesis; Connell 1978)，適度的干擾頻度或強度，可以增加一個地區生物群聚的多樣性，其基本概念在於外力干擾阻礙了優勢種對其他物種的競爭排除作用；而低度干擾因為不足以有效改變競爭排除作用，多樣性較低；過度干擾則使那些對干擾敏感的物種遷離或滅絕，因此亦使多樣性下降。

早期的干擾概念侷限在群聚尺度，但現今則被擴展到族群、生態系及景觀尺度的應用上。例如族群密度、大小及年齡結構會受野火、疾病爆發等干擾的影響；生態系的食物網結構以及物質循環及能量流動路徑會受干擾而改變。就景觀而言，干擾會影響地景系統的區塊(patch)形狀、數目、空間配置及連結狀態，而景觀結構的改變並進一步影響群聚及生態系統的結構與功能(Forman and Gordon 1986)，對多樣性亦產生影響。

局部人為干擾可以增加一個地區的景觀異質性，使其多樣性比未經干擾地區高。例如顏重威(1997)在南投梅峰地區海拔 2100 m 常綠闊葉林，利用穿越線調查法及霧網捕捉法，以每月一次，每次三天的頻度，進行為期兩年的鳥類調查，共得 64 種鳥類；蔡牧起(1990)同樣在梅峰地區進行鳥類調查，但調查的棲地類型包括常綠闊葉林、針葉造林地、林緣、灌叢、芒草地、果園、高冷蔬菜田、道路、房舍等，每月兩次沿固定路線，以一般鳥類觀察方式(不限行進速度及觀察距離)，進行為期一年的調查，共發現 102 種。兩者記錄的鳥種數有極大差異，除了調查方法、努力量、及空間尺度不同之外，最大原因應該在於調查範圍的景觀結構不同；景觀異質性較高的地區，鳥種數也較多。聶嘉慧(1999)以 2 × 2 km 網格分析繁殖鳥類種豐富度，其得到的種豐富度熱點(hotspots)，例如烏來、梅峰、奧萬大、溪頭、扇平等地，亦均是人為干擾導致森林、墾地、房舍、道路鑲嵌的地區，而非未經干擾的大面積成熟林。

人為干擾造成景觀變遷，使鳥類海拔分布範圍產生變化。過去很多低海拔農墾地的優勢鳥種，其海拔分布上限因為中海拔地區森林砍伐、農墾、聚落發展而向上伸展。例如白頭翁(*Pycnonotus sinensis*)的分布上限，1930 年代約在海拔 1200 m (Kano 1940)，到 1970 年代已達 2000 m (翟鵬 1977)，是時中部橫貫公路已開通，梨山地區(海拔約 2000 m)也已大量開墾；本研究引用的 1990 年代文獻中，白頭翁的分布上限更已達武陵農場 2300 m 的高冷蔬菜園。再如麻雀(*Passer montanus*)，1970 年代海拔分布上限為 600 m，但 1990 年代主要分布上界已達 900 m，而梨山(2000 m)、梅峰(2100 m)、武陵農場(1700-2300 m)更有多筆海拔離散之紀錄。除白頭翁及麻雀外，由 Kano (1940)、翟鵬(1977)及本研究西部鳥類海拔分布範圍之比較，明顯向上伸展的鳥種尚有金背鳩(*Streptopelia orientalis*)、洋燕(*Hirundo tahitica*)、赤腰燕(*H. striolata*)、白環鸚嘴鶇(*Spizixos semitorques*)、斑紋鷓鴣(*Prinia criniger*)、以及褐頭鷓鴣(*P. inornata*)。當某一鳥種的基礎生態區位(fundamental niche)在海拔梯度上比較寬，在有關棲地類型的軸度上比較窄，並且

在真實生態區位(realized niche)上，海拔分布受限時，限制海拔分布的棲地環境改變，即能造成該鳥種海拔分布範圍的巨幅變化。

除了適應開墾地的鳥種由於人為干擾而向上拓殖之外，另一方面，偏好森林棲地的鳥類則因為平地及低海拔的過度開發，而可能使其海拔分布下限向上退縮。例如宜蘭至花蓮一帶仍有自海平面延續至高海拔相當面積的森林；在南澳溪出海口南側緊鄰海岸森林，繁殖季可普遍觀察到紅山椒鳥(*Pericrocotus solaris*)，但溫度垂直遞減率與南澳山區相當的新竹、桃園、台北各地，紅山椒鳥的海拔分布下限至多到 200 m，此應是更低的地區缺乏適宜棲地所致。台灣西部類似的海拔下限退縮情形應當更為普遍，惟大多難以考證。西部地區未有大規模人為干擾前，應當存在大面積森林，此可由清朝時期郁永河在其所撰「稗海紀遊」中略窺一二。郁永河描述 1697 年牛罵社(今台中清水)一帶景觀謂：「...既陟巔，荊莽膠結，不可置足。林木如蝟毛，連枝累葉，陰翳晝暝，仰觀太虛，如井底窺天，時見一規而已。雖前山近在目前，而密樹障之，都不得見...」。其時正當清政府據台初期，政令所及僅西南部平地；嘉義以南之西部平原固已大量開墾，惟斗六以北則仍林木蔽天。然而第一位以林奈氏命名法記錄台灣鳥類的博物學者 Robert Swinhoe 於 1856 年抵達台灣時，西部平原及山腳地帶已開墾破壞，因此其所列舉之低海拔鳥類目錄，可能已非原始之鳥類相。台灣西部平地森林未受破壞之前，鳥類相為何？鳥類海拔分布範圍為何？均已無從查考。

人為干擾造成鳥類海拔分布的變化，將影響區域多樣性的海拔分布形式。山地農墾，使適合農耕環境的鳥種海拔分布上限向上伸展，惟整個山區因仍保有相當面積之森林，故整個海拔帶的種豐富度反將增加。而台灣西部平原及丘陵則因開墾過度，僅存零星之次生林區塊，使森林鳥類海拔分布下限上移，導致整個低海拔地帶的種豐富度降低。北部及東部區域多樣性高峰都出現在低海拔，並隨海拔遞減，但西部則是在平地至中海拔之間大致維持水平；西部此一海拔分布形式，應該是低海拔過度開發使種豐富度下降，加上中海拔農墾使種豐富度上升之整體結果(圖 9)；此情形亦造成西部種豐富度海拔分布形式未盡符合面積理論所預測(詳見前面有關面積之討論)。

(三) 歷史

地區多樣性的研究普遍認為台灣繁殖鳥類沿海拔呈駝形分布(e.g., 黃佩俐 2001, 許皓捷 2003, Ding 2001)。Ding (2001)主張更新世(Pleistocene)以來的歷史

因素，是導致此駝形分布的原因之一。台灣留鳥大部分在更新世冰期藉由台灣海峽陸橋，由亞洲大陸播遷而來(顏重威 1989)；Ding (2001)認為近 160 萬年來，受更新世冰期與間冰期數次交替的週期影響，現今的中海拔生物群聚是存在最久的生物相。至於高海拔生物相，則在冰期時受惡劣氣候影響而滅絕；另一方面，能適應現今低海拔較溫暖環境的生物，在冰期陸橋形成時，則因氣候寒冷使播遷受限。

有些解釋地區多樣性分布的假說，也可以用於區域多樣性分布的解釋上。就歷史因素而言，若可以對地區多樣性分布有所影響，則在區域多樣性分布上，必然也有一定的影響力。在繁殖鳥類區域多樣性的海拔分布上，三個區域於海拔 2000 m 左右均有一個明顯的突起之高峰(圖 3)，另外，種豐富度對面積的圖中，中海拔附近的種豐富度觀察值多偏在“power model”迴歸線的上方(圖 4-6)，可能即為歷史因素所致。惟此一假說仍有待進一步的檢驗。

引用文獻

- 許皓捷. 2003. 台灣山區鳥類群聚的空間及季節變異. 博士論文, 台灣大學.
- 黃佩俐. 2001. 台灣北部繁殖鳥類之分布型態. 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.
- 蔡牧起. 1990. 梅峰地區之鳥況初探. 中華民國野鳥學會年刊 1: 71-81.
- 聶嘉慧. 1999. 台灣繁殖鳥類之種豐富度分布型態. 碩士論文, 台灣大學, 台北.
- 顏重威. 1989. 從台灣生物地理探討鳥類相. 第 85-97 頁, 台北市立動物園保育組編印. 台灣動物地理淵源研討會專輯. 台北市立動物園, 台北.
- 顏重威. 1997. 台灣中部高山森林鳥類群聚組成的比較. 台灣省立博物館年刊 40: 15-52.
- 蘇鴻傑. 1992. 台灣之植群: 山地植群帶與地理氣候區. 中央研究院植物研究所專刊 11: 39-53.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. 1990. *Ecology: individuals, populations, and communities* (2nd edition). Blackwell Scientific Publications, Brookline Village, MA.
- Brown, J. H. 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal

- birds and mammals. *Great Basin Naturalist Memoirs* 2: 209-227.
- Brown, J. H. 1988. Species diversity. Pages 57-89 in A. A. Myers, and P. S. Giller, editors. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London, UK.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Ding, T. S. 2001. Species diversity at different spatial scales: birds in Yushan, Taiwan, and East Asia. Ph.D. dissertation, University of California, Davis.
- Fleishman, E., G. T. Austin, and A. D. Weiss. 1998. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology* 79: 2482-2493.
- Forman, R., and M. Gordon. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Hawkins, A. F. A. 1999. Altitudinal and latitudinal distribution of east Malagasy forest bird communities. *Journal of Biogeography* 26: 447-458.
- Kano, T. 1940. *Zoogeographical studies of the Tsugitaka Mountains of Formosa*. Shibusawa Institute, Tokyo, Japan.
- Lees, D. C., C. Kremen, and L. Andriamampianina. 1999. A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 529-584.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Lomolino, M. V. 1990. A test of the 'target area effect': the influence of island area on immigration rates of non-volant mammals. *Oikos* 77: 297-300.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McCoy, E. D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58: 313-322.
- Navarro S, A. G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur,

- Guerrero, Mexico. *Condor* 94: 29-39.
- Patterson, B. D., D. F. Stotz, S. Solari, J. W. Fitzpatrick, and V. Pacheco. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25: 593-607.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist* 149: 875-902.
- Richards, P. W. 1952. *The tropical rainforest: an ecological study*. Cambridge University Press, New York, NY.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Rohde, K. 1999. Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: a review of recent work and what can parasites teach us about the causes of the gradients? *Ecography* 22: 593-613.
- Samson, D. A., E. A. Rickart, and P. C. Gonzales. 1997. Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica* 29: 349-363.
- SPSS. 1999. *SYSTAT 9 statistics II*. SPSS Inc., Chicago, IL.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule. *American Naturalist* 140: 893-911.
- Su, H. J. 1984a. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (I): analysis of the variations in climatic factors. *Quarterly Journal of Chinese Forestry* 17(3): 1-14.
- Su, H. J. 1984b. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (II): altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quarterly Journal of Chinese Forestry* 17(4): 57-73.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist* 107: 481-501.
- Turner, M. G., R. V. O'Neill, R. H. Gardner, and B. T. Milne. 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology* 3: 153-162.

Whittaker, R. J., K. J. Willis, and R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.

Wolda, H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society* 30: 313-323.

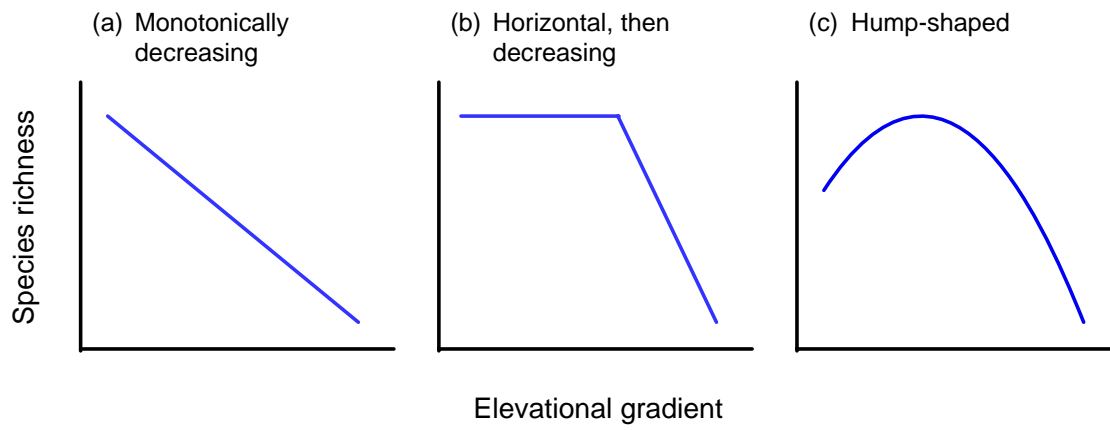


圖 1. 種豐富度(species richness)沿海拔梯度的三種主要分布形式。(a) 隨海拔遞升線性遞減；(b) 由平地至中海拔維持穩定高峰，之後隨海拔遞升而遞減；(c) 沿海拔梯度呈駝形分布，並在中海拔達到最高。

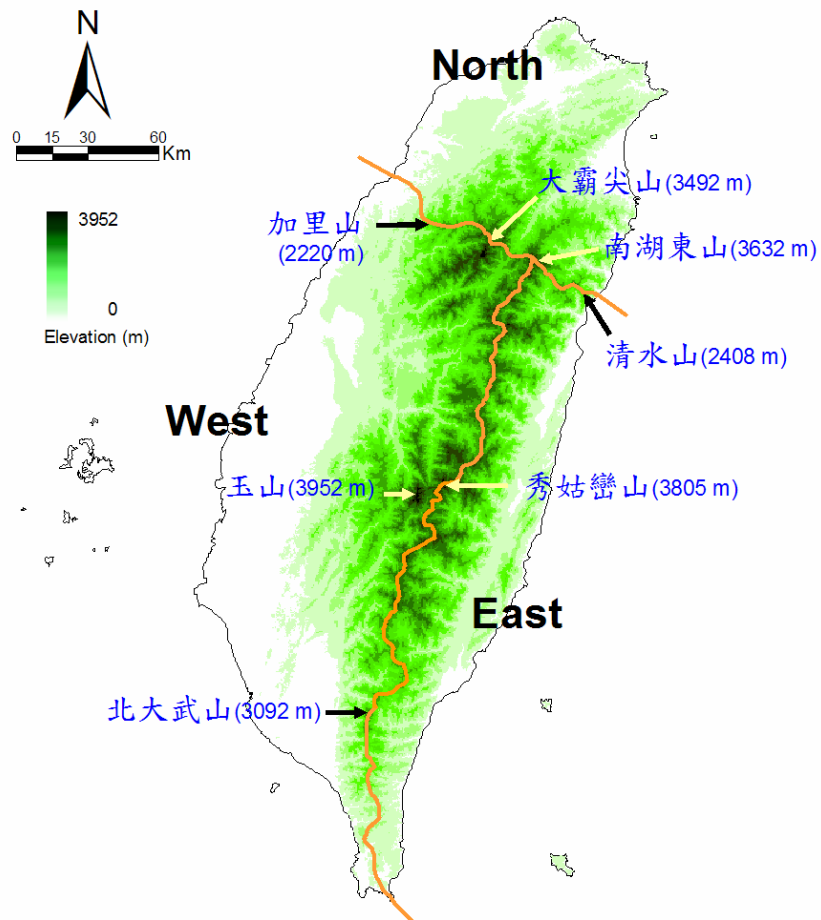


圖 2. 本研究中，台灣北、東、西三個地理氣候區劃分境界圖。地理氣候區由兩條分別為東西及南北走向，並呈 T 字型交叉的境界線區隔。東西走向之境界線東起清水山，往西沿主要山稜線到南湖群峰，過思源埡口，經桃山、大霸尖山、樂山到加里山之後轉北，至頭份一帶丘陵。南北向之境界線北起南湖群峰，沿中央山脈主稜往南到大武山、里龍山，至鵝鑾鼻。

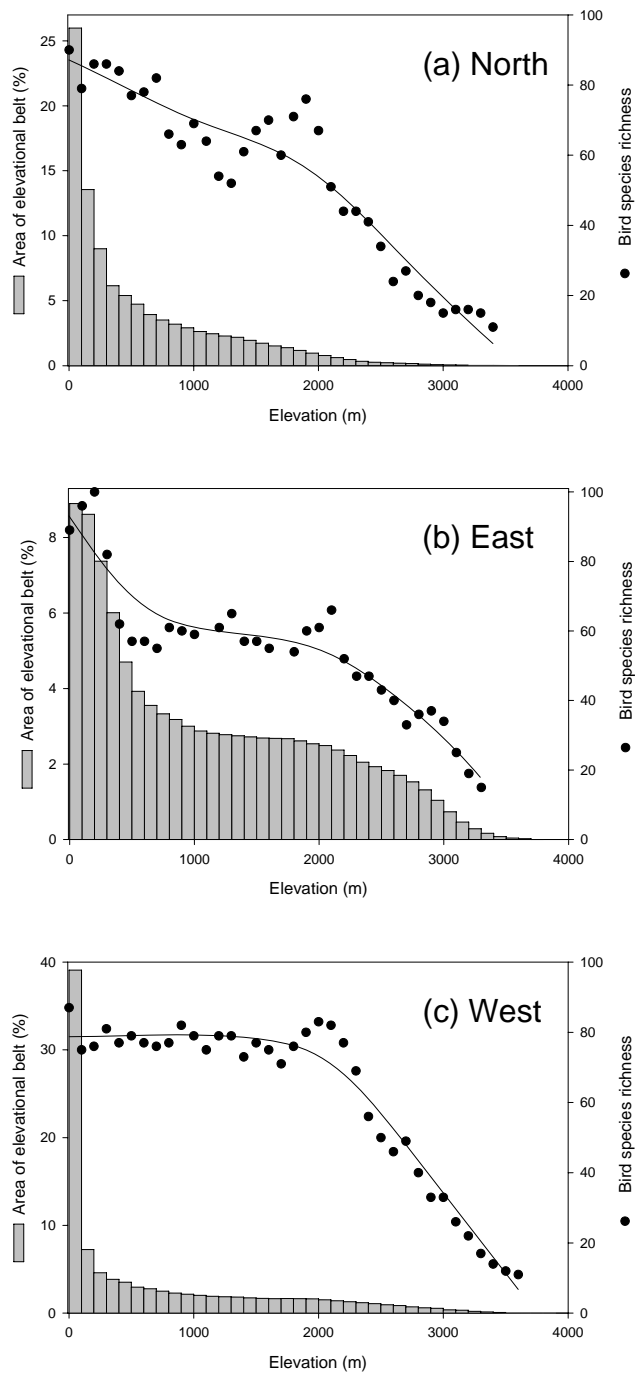


圖 3. 台灣三個地理氣候區百公尺等高帶面積百分比及鳥種數隨海拔的變化圖。(a)北部及(b)東部鳥類種豐富度的海拔分布類似，均在低海拔最高，並隨海拔遞升遞減，尤其在約 2000 m 之後遞減幅度加劇。(c)西部的種豐富度則在平地至中海拔大致維持一致，之後隨海拔遞升線性遞減。三個區域等高帶面積百分比沿海拔的變化趨勢不同；西部 100 m 以下平原的面積比例極高，山地則較小；另一方面，東部山地面積佔整體面積的比例則相對較高。面積以二維投影估算；三個統計圖的面積百分比之縱座標尺度不同。趨勢線以最小平方法套適而得。

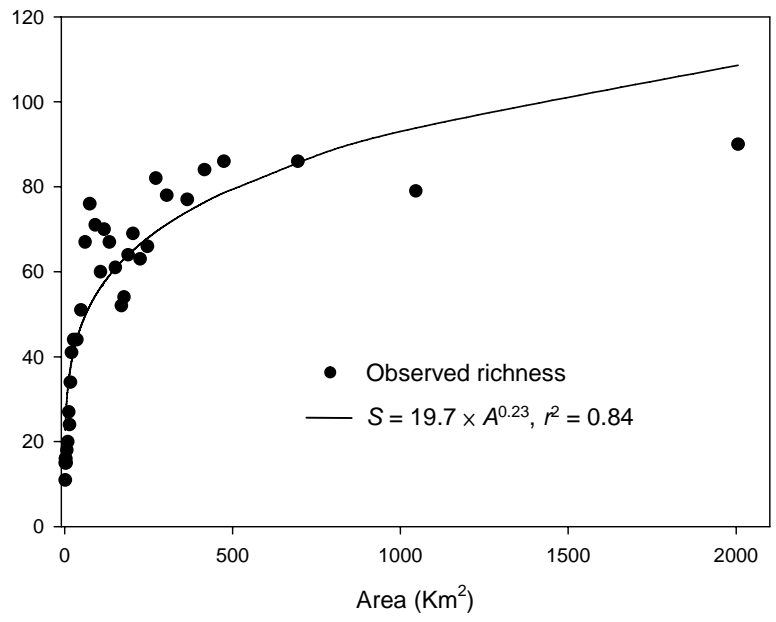


圖 4. 北部地理氣候區的繁殖鳥類區域多樣性與面積之關係。實線為“power model”套適而得之迴歸線；面積對多樣性分布有極佳之解釋($r^2 = 0.84, p < 0.001$)。

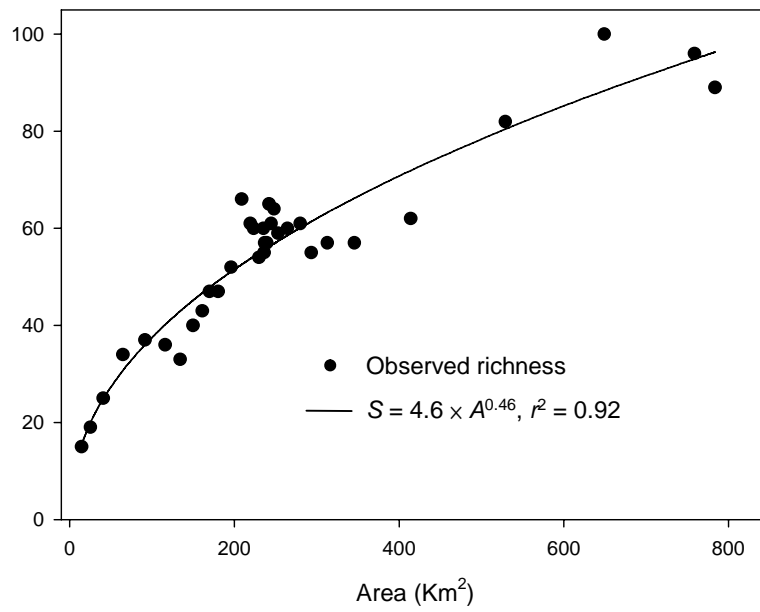


圖 5. 東部地理氣候區的繁殖鳥類區域多樣性與面積之關係。實線為“power model”套適而得之迴歸線；面積對多樣性分布有極佳之解釋($r^2 = 0.92$, $p < 0.001$)。

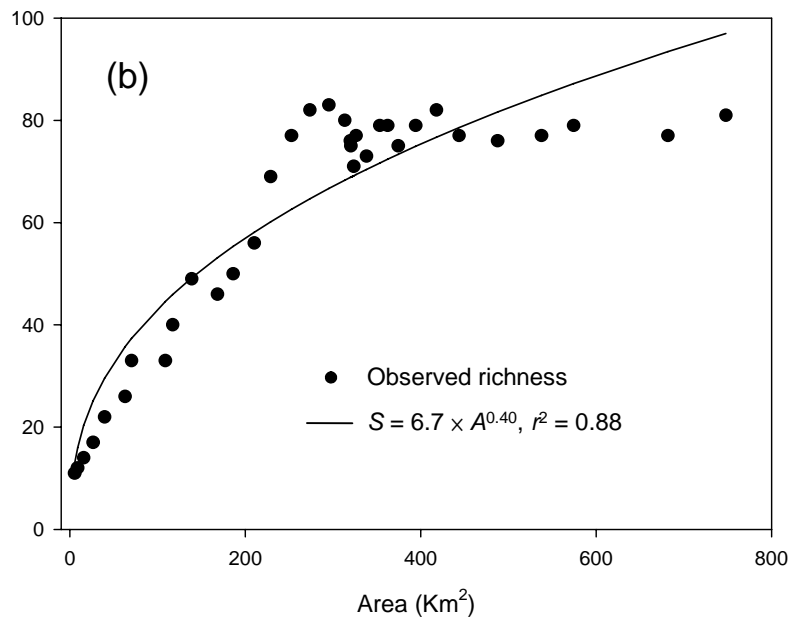
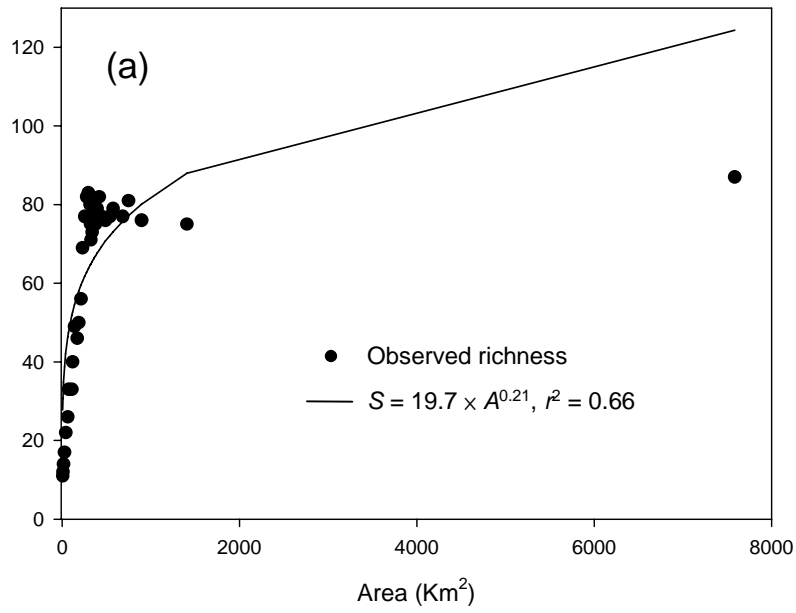


圖 6. 西部地理氣候區的繁殖鳥類區域多樣性與面積之關係。(a) 以全部觀察值進行分析，面積對種豐富度分布的解釋變異量不高，僅有 66%；(b) 刪除海拔 300 m 以下之觀察值之後再進行分析，面積對種豐富度分布的解釋變異量提高到 88%。圖中實線為“power model”套適而得之迴歸線。

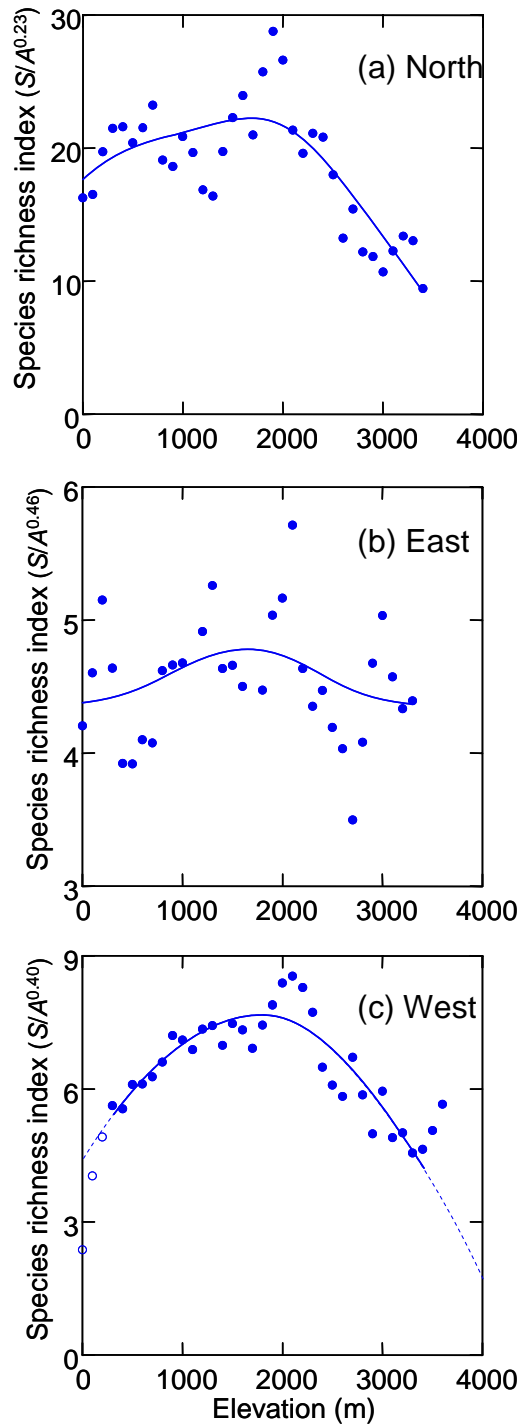


圖 7. 消除面積效應後，鳥類多樣性沿海拔的分布形式。(a)北部、(b)東部及(c)西部依面積調整後的多樣性均在中海拔最高，西部並呈現明顯駝形分布。另外，西部海拔 300 m 以下的多樣性(圖 c 左之空心圓)偏低，應與過度干擾有關。面積效應消除方法係以種豐富度除以該海拔帶面積之 z 次方；各地理氣候區的 z 值不同，西部係以刪除海拔 300 m 以下資料之後所得的 z 值作調整。趨勢線以最小平方法套適而得；圖 c 趨勢線套適之資料範圍為海拔 300-3500 m。

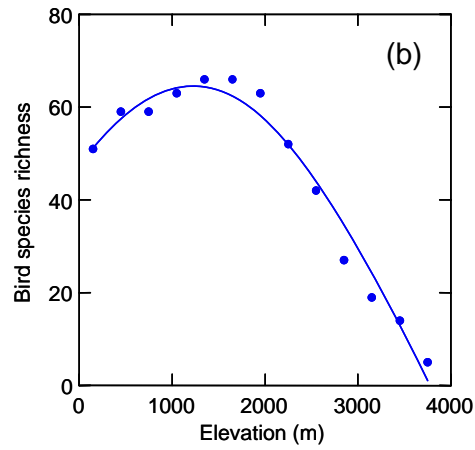
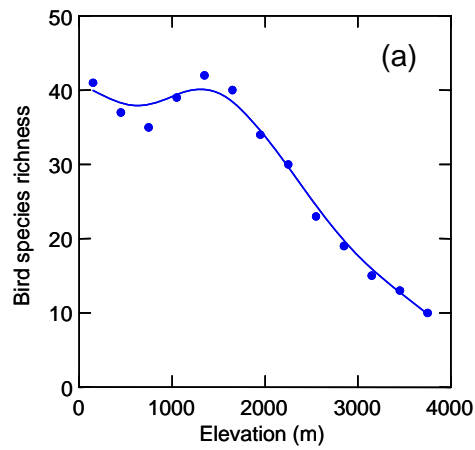


圖 8. 台灣過去的繁殖鳥類區域多樣性海拔分布研究之結果。(a) Kano (1940)發現雪山地區鳥種數以海拔 300 m 以下及 1200-1500 m 之間最高，整體分布近似水平後遞減形式；(b)翟鵬(1977)的研究則認為鳥種數以中海拔最高，並沿海拔呈駝形分布。圖中趨勢線以最小平方法套適而得。(圖(a)修改自 Kano (1940)，(b)以翟鵬(1977)之資料繪製)

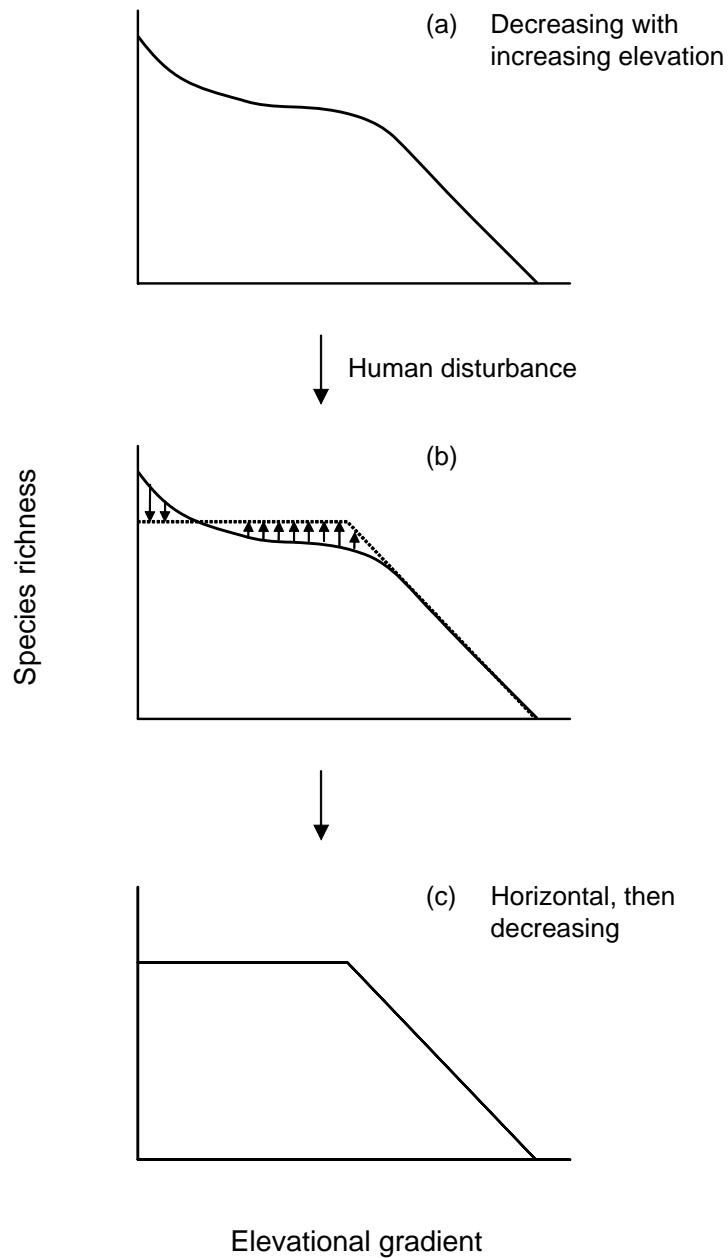


圖 9. 人為干擾影響區域種豐富度海拔分布形式的模型。(a) 沒有或很少人為干擾，種豐富度隨海拔遞升而遞減，例如北部及東部區域的分布形式；(b) 低海拔森林大量破壞，導致森林鳥種的海拔分布下限向上退縮，平地及丘陵的種豐富度減少，另一方面，中低海拔農墾，則使原本低海拔的開闊地鳥種海拔分布上限向上伸展，使其種豐富度增加；(c) 結果使種豐富度海拔分布呈水平後遞減形式，如西部區域。

Distribution of breeding bird diversity on elevational gradients in Taiwan

Pei-Fen Lee, Hau-Jie Shiu, Jia-En Sheu

Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University

1 Roosevelt Rd., Sec. 4, Taipei 106, TAIWAN

Abstract

Distribution patterns of breeding bird diversity along elevational gradients in Taiwan were studied. We distinguish three climatic regions of Taiwan: the North, East, and West, and compiled bird species richness data of each region through an extensive literature review and field surveys. With the North and East datasets, species richness peaked at lowlands, and declined with increasing elevation; while the richness in the West appeared roughly constant from sea level to around 2000 m. Area explained 84% and 92% of the variation in species richness in the North and East, respectively. In the West, however, only 66% of the variation in species richness was explained by area. Human disturbance in lowlands partly contributed the pattern in the West; disregard the richness data below 300 m elevation, area explained 88% of the variation in species richness. We suspect that colonization and extinction events during the Pleistocene might influence species richness patterns. For these, further studies are needed.

Key words: bird, diversity, elevation, human disturbance, species-area relationship, Taiwan

連絡作者

許皓捷

電話：02-23623501

傳真：02-23623501

住址：國立台灣大學生態學與演化生物學研究所/ 106 台北市羅斯福路四段一號

E-mail: jay@oikos.zo.ntu.edu.tw