

# 環境因子在高山鳥類群聚構成所扮演的角色：海拔、植群形相、或植群組成？

許皓捷, 李培芬, 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，並分析鳥類群聚與環境之關係，以探討環境因子在高海拔針葉林鳥類群聚構成所扮演的角色。研究期間共記錄到 39 種鳥類；分析各鳥類群聚的物種—豐富度模型(species-abundance models)，海拔較低的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林鳥類群聚較符合對數常態模型(log-normal model)，海拔較高的玉山鐵杉林及玉山冷杉林之鳥類群聚則較符合對數序列模型(log-series model)。四個樣區間的鳥類群聚與植群組成各以 Horn's similarity index 計算相似度，再以 Mantel test 檢測相似度矩陣間的相關性，結果發現鳥類群聚與植群組成之間並沒有顯著相關。各取樣點的鳥類族群密度資料經降趨對應分析法(detrended correspondence analysis, DCA)排序，並以取樣點在 DCA 空間的分布序列值為應變數，各環境因子測量值為自變數，進行逐步迴歸分析。結果海拔對 DCA 第一軸的解釋度高達 97%；DCA 第二軸的解釋則以植群形相構成因子為主。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，植群形相的影響較為次要，而植群組成則較不重要。

**【關鍵詞】**高山、鳥類、群聚、海拔、環境因子、台灣

## 前言

生物群聚與環境之間的關係，一直是群聚生態學研究的核心課題之一 (Wiens 1989, Morrison *et al.* 1992, Block and Brennan 1993)。一般而言，環境因子可以區分為物理性因子(例如溫度、溼度、光照度)、植群組成(floristics)及植群形相(physiognomy)幾個面向來探討。其中，植群組成即出現的植物在分類學上歸屬的分類群；植群形相則包括植群的水平(例如喬木的大小與多寡)與垂直(例如森林各高度層的枝葉覆蓋度)的物理結構，以及外觀上的植群類型，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(foliage height diversity)均與鳥種多樣性(bird species diversity)存在正相關之關係。很多學者則認為在鳥類棲地形式的決定上，植群的結構與外形比植物分類上的特定組成更重要(參見 Morrison *et al.* 1992)。而 Rotenberry (1985)則在探討植群組成及植群結構與鳥類相(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)分析之，植群結構與鳥類相之間並無顯著之關係。

台灣過去有關鳥類群聚與環境之間關係的探討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)，但最近幾年有研究者以梯度分析(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(溫度)，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, 許皓捷 2003)。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，藉由其各自單一的第一喬木層樹種組成與簡單的植群結構，釐清鳥類群聚與環境之關係。

## 研究地區

本研究選擇於玉山雲杉林、鐵杉林、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 m，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 m，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 m，由台灣冷杉(*Abies kawakamii*)構成第一喬木層，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 m，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 m)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(海拔 3100 m)與玉山冷杉林(海拔 3400 m)。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 m，後者則分布於海拔 3100 m，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

每個樣區設置 6 或 7 個取樣點，共 25 個鳥類取樣點；於 4 月上旬至 6 月下旬的鳥類繁殖季，以定點計數法(point counts)調查鳥類；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 min 至日出後 3 hr 內進行，每一取樣點每次停留 6 min，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。鳥類個體與調查者之間的距離以 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 70, 100, > 100 m 的組距記錄。鳥類族群密度  $D$  (individual/ha)以下式計算(Reynolds *et al.* 1980)：

$$D = \frac{n}{\pi r^2 C} 10^4;$$

其中， $n$  是特定基礎半徑(specific basal radius)內所記錄之總隻數， $r$  為某一鳥種的特定基礎半徑(m)， $C$  是調查次數。特定基礎半徑假設某一鳥種在此半徑內的個體都可以被有效察覺，其察覺機率為 1；計算方式是將每一組距紀錄的個體數

換算成該距離環帶的個體密度，若某一環帶之後的所有環帶的個體密度低於其密度的一半，則以該環帶的距離為該鳥種的特定基礎半徑。若某一鳥種的資料量過少而無法計算，則以被察覺特性相近種類之特定基礎半徑為其半徑。計算鳥類族群密度之前，原始資料均先經加權處理。若某鳥種的鳴聲推測僅由雄鳥發出，則將此鳴聲紀錄算成兩隻次；若某鳥種推測皆為成群出現，則將每次鳴聲紀錄乘以其平均結群隻數。

## 二、環境因子測量

為探討鳥類群聚與環境之間的關係，每一鳥類取樣點均進行海拔、植群組成及植群形相之調查。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；方法係在每一鳥類取樣點半徑 50 m 範圍內，隨機選取 5 個 10 × 10 m 之小樣區，測量所有胸高直徑大於 5 cm 之木本植物的胸高直徑，並記錄其種類。植群形相分為垂直及水平構成因子，以及外觀類別因子。水平構成因子由植群調查資料計算喬木密度，並由胸高直徑資料計算其平均值、標準差、變異係數，以及總胸高斷面積。垂直構成因子於每一鳥類取樣點隨機選取兩條 50 m 穿越線，每隔 1 m 豎一次直立竿，記錄草本層(0-0.75 m)、灌木層(0.75-2 m)、第二喬木層(2-8 m)、第一喬木層(> 8 m)碰觸枝葉的次數，並區分闊葉樹與針葉樹，以量化各高度層之枝葉覆蓋度。植群形相之外觀類別因子由枝葉覆蓋度計算針葉百分比，並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；最後，用雷射測距儀測量林冠層高度。

## 三、資料分析

### (一) 群聚特性

計算每一群聚之鳥類種數及總密度。另外，將每一群聚之鳥種依族群密度大小排列，並將豐富度經對數轉換後製成物種—豐富度曲線圖(species-abundance curve)，再以 Chi-square test 進行適合度檢測(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以階層群集分析(hierarchical clustering)探討之；所有數值先經平方根轉換後，以 Euclidean distance 計算各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。

## (二) 鳥類群聚與環境之關係

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。最後，將取樣點在植群組成之主要變異梯度軸上的排序分數(ordination score)與海拔及植群形相構成因子共同組成環境因子矩陣。

有關鳥類梯度分析則依據鳥類族群密度，以 DCA 進行。分析前，只分布於一個取樣點的鳥種先行刪除，再將鳥類密度資料經對數轉換後分析。排序得到的各取樣點在鳥類群聚主要變異梯度軸上之排序分數，再與海拔、植群組成之排序分數、植群形相因子做相關檢測，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排序分數為應變項(dependent variable)，各環境因子為自變項(independent variable)，以逐步迴歸(stepwise multiple regression)探討之。

另外，本研究也以矩陣間之相關性檢測，探討鳥類群聚與植群組成之關係。先以 Horn's similarity index 分別計算各群聚之間的鳥類及植群組成之相似度，再以 Mantel test (Douglas and Endler 1982)檢測兩相似度矩陣之間的相關性。其中，鳥類相似度矩陣係以鳥類族群密度計算之，植群組成相似度矩陣則將喬木胸高直徑換算成胸高斷面積之後計算。

## 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。中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林的鳥類群聚以火冠戴菊鳥(*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，普遍分布於各樣區。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(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 進行適合度檢測，結果發現四個鳥類群聚均符合對數常態模型(log-normal model)，而高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林同時亦符合對數序列模型(log-series model) (圖 2)。由 Chi-square test 的機率值觀之，整體而言，中海拔的玉山雲杉林及北大武山鐵杉林符合對數常態模型，而高海拔的玉山鐵杉林及玉山冷杉林則較符合對數序列模型。

以階層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階層群集分析結果，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相似係數 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係數都在 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係數都在 0.1 以下(表 3)。

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係數雖達 0.73，但鳥類群聚的相似度係數只有 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)，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

所有取樣點之鳥類族群密度資料經 DCA 運算後，由各軸之長度(length of

gradient)及特徵值(eigenvalue)顯示，鳥類群聚結構大致以第一軸為主要變異趨勢，第二軸較為次要(表 4)；另外，由於第二軸軸長僅 1 SD，因此第三軸以上應屬多餘的梯度軸(許皓捷及李培芬 2003)，不進行後續的分析。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( $r = 0.94, p < 0.001$ )；植群形相構成因子中的喬木密度則與 DCA 第二軸有極顯著之相關( $r = -0.78, p < 0.001$ ) (表 4)。

以逐步迴歸探討環境因子對鳥類群聚 DCA 前兩軸變異的解釋情形，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%。對 DCA 第二軸的解釋而言，植群形相因子中的喬木密度可解釋 60.3%的變異，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。整體而言，鳥類群聚變異趨勢主要受海拔的影響，植群形相則扮演次要的角色，至於植群組成則不甚重要。

## 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 m 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)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。

顯然地，如果植群與鳥類群聚主要均受海拔影響時，鳥類群聚即會表現出與植群同樣沿海拔梯度變異的模式，若無嚴謹的樣區選擇與統計檢定，很容易因

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。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，亦發現植群形相對鳥類群聚的影響不若海拔重要。

不論植群形相及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，鳥類群聚 DCA 第一軸與植群組成 DCA 第一軸雖存在極顯著之相關( $r = 0.94$ ，表 4)，但兩者亦均與海拔有高度相關性( $r$  值分別為 0.98 及 0.90)。以往大多數台灣山區植群生態研究結果發現，海拔是影響植群變異的主要環境因子(e.g., 王立志 1987, 蘇鴻傑 1987a, 1987b, 鹿兒陽 1991)。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，便容易產生錯誤的結論。

另外，本研究以 Mantel test 分析生物群聚與環境因子之間的關係時，僅探

討鳥類組成與植群組成之間的相關性；鳥類組成與植群形相的相關性則以梯度分析探討之。Rotenberry (1985)曾以 Mantel test 檢測樣區之間鳥類組成、植群組成及植群結構三個相似度矩陣之間的相關性，而認為鳥類群聚與植群組成的關係較密切，與植群結構的關係則不顯著。但 Rotenberry 的研究是有疑義的，事實上，環境因子可以基於研究者的“想像力”而大量“創造”，因此植群物理結構相似度矩陣與鳥類組成相似度矩陣的相關性將隨選用的因子而不同。由過多與鳥類分布無關的因子而得的相似度矩陣，具重要性的環境因子必然被稀釋，鳥類與植群結構的關係當然不顯著。Ter Braak (1995)主張群聚生態研究不應該對環境因子做排序的降維工作，因為環境資料的主要梯度軸可能不是物種組成變異的原因，但是對生物群聚很重要的單一環境變數反而可能因為被推擠到高次維而找不到。以相似度矩陣來概括樣區之間的環境變異，具有同樣的危險。物理性環境因子應該被逐一解析，才能找出與鳥類群聚真正的關係；在生物群聚與環境之間關係的探討上，研究者在分析過程中，應有類似的警覺。

## 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(Hayworth and Weathers 1984, Krementz and Handford 1984, Badyaev 1997)；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.*, 羅柳墀 1987, 劉良力 1991, 林瑞興 1996, 游淑鈞 1999, 劉彥廷 1999)；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、李培芬. 2003. 群聚變異梯度長度對排序結果的影響. 台灣林業科學 18: 201-211.
- 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.
- 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, 台北. (available at [http://wagner.zo.ntu.edu.tw/users/jay/HJShiu\\_dissertation.pdf](http://wagner.zo.ntu.edu.tw/users/jay/HJShiu_dissertation.pdf))

- 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.
- 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.
- 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.
- 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.

- 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.

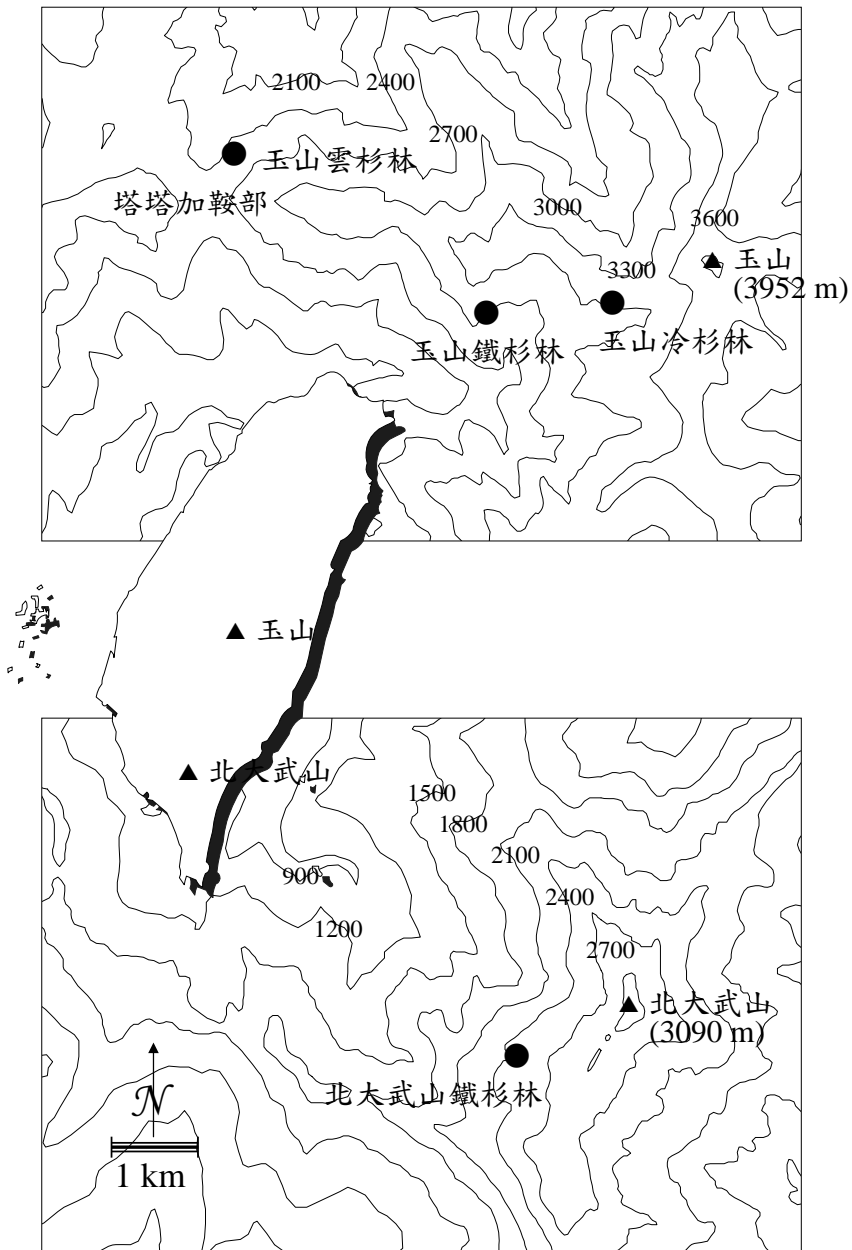


圖 1. 玉山及北大武山四個針葉純林研究樣區位置圖。各植群之環境概況請參考表 1。

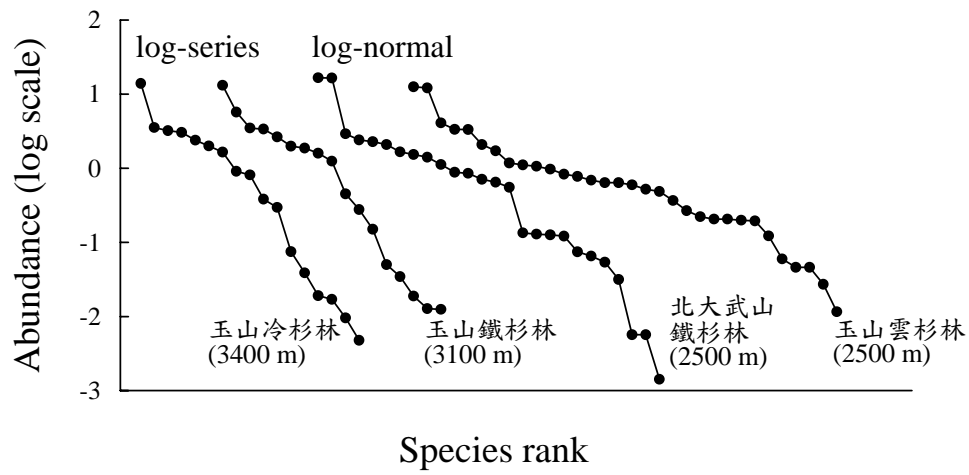


圖 2. 各植群的鳥類群聚之物種-豐富度曲線。縱軸的豐富度直接由鳥類族群密度(隻數/公頃)取對數值而得。海拔愈相近之植群，不論森林類型為何，其鳥類群聚的物種-豐富度曲線愈相似。

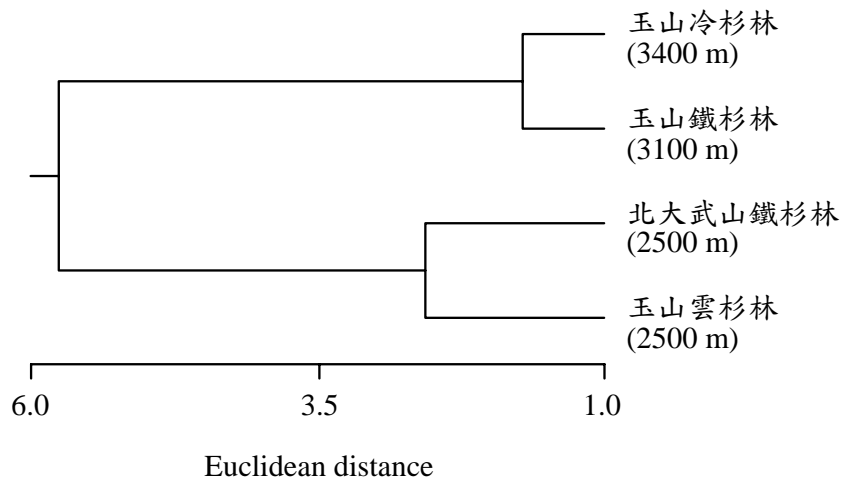


圖 3. 各植群的鳥類群聚依據鳥類族群密度之群集分析樹狀圖。  
 海拔愈相近之植群，不論森林類型為何，其鳥類群聚愈相似。

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> )
玉山雲杉林	2500	31	129	83	雲杉( <i>Picea</i> <i>morrisonicola</i> )
北大武山 鐵杉林	2500	32	162	95	鐵杉

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。各植群之主要優勢鳥種以底線示之。

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>	鷹鴉	-	-	-	0.00
<i>C. saturatus</i>	筒鳥	-	0.01	0.13	0.20
Strigidae					
<i>Glaucidium brodiei</i>	鵓鴉	-	-	-	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>	茶腹鴉	-	-	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
Regulidae					
<i>Regulus goodfellowi</i>	火冠戴菊鳥	<b><u>13.91</u></b>	<b><u>13.18</u></b>	<b><u>16.64</u></b>	<b><u>12.55</u></b>
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

表 2. (續)

科(Family)	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
<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	<b><u>16.57</u></b>	<b><u>12.17</u></b>
Passeridae					
<i>Prunella collaris</i>	岩鷓	0.30	-	-	-
Fringillidae					
<i>Carpodacus vinaceus</i>	酒紅朱雀	3.22	1.25	-	-
<i>Pyrrhula nipalensis</i>	褐鷺	-	-	0.13	1.06
<i>P. erythaca</i>	灰鷺	0.01	0.15	-	0.49
鳥種數		17	18	27	33
總密度		32.28	36.68	53.06	50.70

\* 鳥類科學名依據 Monroe and Sibley (1993)。

表 3. 各植群之間鳥種組成及樹種組成之相似度矩陣。相似性係數以 Horn's similarity index 計算；係數高於 0.7 者，以底線示之。

	玉山冷杉林 (3400 m)	玉山鐵杉林 (3100 m)	北大武山鐵杉林 (2500 m)
<b>鳥種組成</b>			
玉山鐵杉林 (3100 m)	<b><u>0.96</u></b>		
北大武山鐵杉林 (2500 m)	0.67	0.66	
玉山雲杉林 (2500 m)	0.64	0.67	<b><u>0.95</u></b>
<b>樹種組成</b>			
玉山鐵杉林 (3100 m)	0.09		
北大武山鐵杉林 (2500 m)	0.07	<b><u>0.73</u></b>	
玉山雲杉林 (2500 m)	0.00	0.00	0.01

表 4. 鳥類群聚的降趨對應分析(DCA)前三軸特徵值與軸長。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><b>0.984**</b></u>	0.464	0.104
植群組成			
植群 DCA 第一軸	<u><b>0.940**</b></u>	0.119	0.132
植群形相之水平構成因子			
喬木密度	-0.617*	<u><b>-0.777**</b></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
植群形相之垂直構成因子			
草本層枝葉總覆蓋度	-0.562*	0.062	-0.328
草本層闊葉覆蓋度	-0.609*	0.045	-0.255
草本層針葉覆蓋度	0.581*	0.146	-0.365
灌木層枝葉總覆蓋度	-0.191	-0.335	-0.052
灌木層闊葉覆蓋度	-0.253	-0.310	-0.008
灌木層針葉覆蓋度	0.540*	0.093	-0.239
第二喬木層枝葉總覆蓋度	-0.160	-0.253	0.057
第二喬木層闊葉覆蓋度	-0.297	-0.273	0.195
第二喬木層針葉覆蓋度	0.583*	0.450	0.028
第一喬木層枝葉總覆蓋度	-0.521*	0.058	0.422
第一喬木層闊葉覆蓋度	-0.540*	-0.194	-0.121
第一喬木層針葉覆蓋度	-0.313	0.152	0.417
植群形相之外觀類別因子			
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><b>-0.688**</b></u>	-0.204	-0.118

\* $p < 0.01$ , \*\* $p < 0.001$

The role of environmental factors in alpine avian community: elevation, physiognomy,  
or floristics?

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

Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University

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

**Abstract**

We investigated the role of environmental factors, including elevation, physiognomy of vegetation, and floristics, in the structure of avian community in alpine forests of Taiwan. We conducted bird surveys using point-count method to estimate bird densities in 3 forests in Mt. Jade and 1 forest in Mt. Dawushan at elevations ranging 2500 m to 3400 m. We then compared avian community structure between the 4 focal forests and examined the community-environment relations by detrended correspondence analysis (DCA). According to community structure, the avian communities can be classified as a mid-elevation and a highland group, regardless of the vegetation. The DCA results for birds indicated that the first DCA axis contained the major variation trend of avian communities and could be principally explained by elevation (97%). The second DCA axis was mainly explained by physiognomy of vegetation; the third and later axes, however, had no significance. Results suggested that the variation of alpine avian community was mainly dependent on elevation, followed by physiognomy of vegetation, but less on floristics.

**Key words:** alpine, bird, community, elevation, environmental factor, 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](mailto:jay@oikos.zo.ntu.edu.tw)