

雪山高海拔地區食蟲性鳥類的密度變化與氣象因子之關係

陳仁真¹，林惠珊^{1,2}，孫元勳¹

¹國立屏東科技大學野生動物保育研究所；²通訊作者 E-mail: blackkite588@yahoo.com.tw

[摘要] 本研究利用複迴歸分析雪山的 7 種高海拔食蟲性鳥類的密度月變化和氣溫、雨量及風速的相關性。結果顯示，氣溫為影響栗背林鴉(*Tarsiger johnstoniae*)、鷓鴣(*Troglodytes troglodytes*)及深山鶯(*Cettia acanthizoides*)密度變化的主要因子。栗背林鴉及深山鶯的密度在冬季皆為 0，可能屬於完全降遷型的鳥種。鷓鴣在海拔較低的樣區中則有冬季上升的趨勢，可能是更高海拔處的個體降遷。其餘 4 種食蟲性鳥類的密度變化和各氣象因子間則無明顯關係。另外，本研究結果顯示栗背林鴉、鷓鴣及深山鶯在溫度低於 3°C 時，便無法在某些樣區中被偵測到，這可能與鳥類的生理機制有關。本研究提出在亞熱帶的高海拔山區，部分食蟲性鳥類的密度變化和溫度間存在著顯著關係，而雨量和風速的影響則相對較小，並提供了雪山 7 種食蟲性鳥種在不同海拔密度變化的背景資料，做為未來研究的參考。

關鍵字：季節性波動、食蟲性鳥類、氣象因子、雪山

Density Fluctuation in Alpine Insectivorous Birds and Its Correlation with Weather Factors in Sheishan

Jane R. Chen¹, Hui-Shan Lin^{1,2} and Yuan-Shun Sun¹

¹Institute of Wildlife Conservation, National Pintung University of Science and Technology;

²Corresponding author E-mail: ysun@mail.npust.edu.tw

ABSTRACT In this study multiple linear regression models were utilized to analyze the correlations between three weather factors (monthly temperature, rainfall and wind speed) and seasonal variation in density of seven insectivorous bird species in Sheishan, Taiwan. The results show that monthly mean temperature contributed most to variation in monthly density fluctuation of Collared Bush-Robin (*Tarsiger johnstoniae*), Eurasian Wren (*Troglodytes troglodytes*) and Yellowish-bellied Bush-Warbler (*Cettia acanthizoides*). The density value of Collared Bush-Robin and Yellowish-bellied Bush-Warbler was zero during winter, suggesting complete migration. Increased density of Eurasian Wren during winter in post-fire grassland suggests overwintering of individuals from higher elevations. No significant correlation was detected between the three weather factors and density of the other four species. In addition, we observed that the Collared Bush-Robin, Eurasian Wren and Yellowish-bellied Bush-Warbler became undetectable at some study sites when the temperature was below 3°C, which may be associated with the birds' physiological mechanisms. We conclude that in subtropical mountains, seasonal fluctuation in density is significantly correlated with temperature in some insectivorous birds, and not with rainfall or wind speed. We also present here the monthly density variation pattern of seven insectivore species as reference for further studies.

Keywords: seasonal fluctuation, insectivorous bird, weather factors, Sheishan

前言

雪山位於亞熱帶，但卻有近 4,000 m 的高峰，這樣的特徵不僅締造了特殊的高海拔氣候，多樣的植被環境及資源也造就了許多高海拔鳥類的家。雖然許多高海拔鳥種都在此繁殖，但冬天卻有部分會向下遷移(孫元勳、林惠珊 2012)。鳥類在山區向下遷移的現象有許多假說，不外乎為食物的可利用性(Loiselle and Blake 1991, Hurlbert and Haskell 2003, Mulwa *et al.* 2013)及氣象因子(Faaborg *et al.* 1984, Sæther *et al.* 2004, Boyle *et al.* 2010, Nilsson *et al.* 2011)等，而食物的可利用性又和氣象因子息息相關(Hogstad *et al.* 2003, Visser *et al.* 2006, Williams and Middleton 2008)。國外的研究多以食果性鳥類及果量和氣象因子為研究對象(e.g. Loiselle and Blake 1991, Rosselli 1994, Boyle *et al.* 2010)，且研究地區的海拔分布多在 1,000 公尺以下，與雪山的高海拔有相當不同之處。與食果性鳥種相比，食蟲性鳥類的棲地利用性較為專一，鮮少跨越不同植被間的界線(Garcia and Ortiz-Pulido 2004, García *et al.* 2011)，在食物的取得上也因昆蟲的行動力而比較耗能，也因此對於環境的變動可能較為敏感(Mulwa *et al.* 2013)。隨著全球氣候變遷加劇，可以預期季節間氣候的差異將會愈來愈大，進而影響昆蟲及食蟲性鳥類的數量及多樣性。

在眾多氣象因子中，氣溫及雨量的變化皆能直接影響鳥類是否決定要降遷(Berthold 2001, Boyle *et al.* 2010)，或開始繁殖的時間(Dunn and Winkler 1999, Walther *et al.* 2002, Both and Marvelde 2007)，但此兩個因子也能藉由影響一地的生產力及昆蟲量來間接影響鳥類(Dingle and Khamala 1972, Fogden 1972)。熱帶低海拔地區的昆蟲量隨雨季而波動(Williams and Middleton 2008)，但在雪山昆蟲量和月均溫高度吻合(孫元勳、林惠珊 2012)，所以本研究預期雪山的食蟲性鳥種的密度波動，可能和氣溫間較有關係。而風速則

可能造成風寒效應，加速鳥類失溫的速度(Wolf and Walsberg 1996, Heenan and Seymour 2012)，也可能提升鳥類覓食的困難度。在覓食效率與能量支出不平衡下，有可能會促使高海拔鳥種離開繁殖地。雪山的氣溫與雨量都有明顯的季節性，而東北季風的風速也較西南季風為強(魏聰輝、林博雄 2012)，但三者是否都會影響食蟲性鳥種密度變化，是本研究希望能夠探討的。

本研究以雪山高海拔地區 7 種食蟲性鳥種做為分析對象，分別為栗背林鴉(*Tarsiger johnstoniae*)、煤山雀(*Periparus ater*)、火冠戴菊鳥(*Regulus goodfellowi*)、台灣叢樹鶯(*Bradypterus alishanensis*)、褐頭花翼(*Fulvetta formosana*)、鷓鴣(*Troglodytes troglodytes*)及深山鶯(*Cettia acanthizoides*)。此 7 種鳥種的食性中至少都有 70% 為昆蟲(翟鵬 1977, 丁宗蘇 1993)。其中，栗背林鴉及鷓鴣又被歸類為地面食蟲者；煤山雀及火冠戴菊鳥為樹層食蟲者；台灣叢樹鶯、褐頭花翼，及深山鶯則為灌叢食蟲者(丁宗蘇 1993)。

這些鳥種在當地從 3 月開始可以見到頻繁的鳴唱及求偶行為，之後繁殖開始，幼鳥的離巢及擴散約在 8 月(鷓鴣有較晚的趨勢，約在 9 月)，而在之後便可明顯察覺鳥類的數量減少。此 7 種食蟲者雖然在一般歸類上為留鳥，但在冬季有數量明顯下降的趨勢(孫元勳、林惠珊 2011)，代表雪山的部分鳥種應該有降遷的行為。因此，本研究的目的是為分析各食蟲性鳥種的密度月變化和氣象因子的相關性，及檢視高海拔地區不同海拔區段間的鳥類流動，期望能回答雪山鳥類可能對哪一個氣象因子較為敏感，以及可否利用氣象因子預測當地的鳥種全數離開的時間點。

材料與方法

一、研究樣區描述

本研究為雪山地區高海拔生態系長期生態調查研究計畫的一部分，位於雪霸國家公園

內的主東峰線(24° 23' N, 121° 13' E)。夏季月均溫約在 12°C 左右，冬季則可到 0°C 以下，並會降雪。5-6 月的梅雨季及 7-8 月份的颱風季為主要的雨季。植被以台灣冷杉 (*Abies kawakamii*) 為主，另有玉山圓柏 (*Juniperus squamata*)、玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*)、玉山箭竹 (*Yushania niitakayamensis*) 及高山芒 (*Miscanthus transmorrisonensis*)，在當地形成不同的生態系。本研究共有 4 個主要樣區(圖 1)，依海拔高至低排列，分別為圈谷(玉山杜鵑生態系)、黑森林(冷杉生態系)、火燒地(高山芒-玉山箭竹生態系)及哭坡(玉山箭竹林生態系)。圈谷面向東方，平均風速較其它樣區高出許多(魏聰輝、林博雄 2012)，主要植被為矮小的玉山杜鵑灌叢，下緣與冷杉林相接，上緣則為裸露地。黑森林為冷杉純林，但在靠近圈谷的地方有玉山圓柏及玉山杜鵑參雜其中，底層多倒木，較為潮溼。火燒地為一面向東方的坡面，並在 2008 年末發生過火災，植被以玉山箭竹及高山芒為主。哭坡的樣區則設置在哭坡頂之後的玉山箭竹林，有冷杉及喬木型的玉山杜鵑穿插其間。調查點最高海拔為 3,886 m，最低海拔則為 3,178 m，其間相差 700 m，路徑距離約為 5.7 km。

二、研究方法

雪山計畫自 2009 年開始執行，每個月沿雪東線步道進行鳥相調查一次，但因 2009 年為前測階段，資料較不完整，所以本研究只取 2010-2012 年間的資料。每樣區內各有 4-7 個調查點(表 1、圖 1)，且每個調查點都至少相隔 200 m 以確保調查點之間的獨立性。鳥相調查採用變動距離圓圈法(variable circular-plot method) (Reynolds *et al.* 1980)，在日出後的 4 小時內進行調查，每一調查點調查 6 分鐘(丁宗蘇 1993)，並記錄所偵測到的鳥種、隻數、與調查者的距離及偵測方式(耳聞或目擊)。非繁殖季時(本研究依當地鳥種的繁殖狀況定義為 10 月至隔年的 2 月)以聲音偵測到的結群鳥

數則記錄為「1 群」。若遇雨天或天候情況不佳時則停止調查，以避免當下天氣所造成的偵測率誤差。

氣候資料為雪山地區高山生態系長期生態調查研究計畫的另一部份。在 4 個樣區內各設有一個氣象站(圖 1)，並逐時記錄氣溫(°C)、雨量(mm)及平均風速(m/s)。哭坡的氣象站和該樣區的第一個鳥調點在距離上稍有差距，但植被類型相似，且海拔上僅相差 100 m，因此我們認為這樣的差距對於鳥類影響可能不大。

三、資料分析

每個樣區的鳥類密度(隻數/ha)，計算公式如下(Reynolds *et al.* 1980)：

$$\text{Density} = \frac{N}{\pi r^2 C} \times 10^4$$

其中，N 為所偵測到的有效隻數(偵測距離在基礎半徑範圍內)，r 為特定鳥種的基礎半徑(specific basal radius)，C 則為當月調查次數(樣區內調查點的數量)。本研究沿用(Reynolds *et al.* 1980)針對各鳥種所訂定的基礎半徑來計算鳥類密度。對於非繁殖季時所偵測到的冬季結群鳥種(如火冠戴菊鳥及煤山雀)，則以過去研究期間內(2009 年 10 月至 2013 年 1 月)以目擊法估算的平均冬季結群數來計算(孫元勳、裴家騏 2001)。

本研究先以 Pearson 相關檢定初步檢視各樣區中的氣溫、雨量及風速三個自變數間是否存在共線性，再以線性複迴歸(multiple linear regression)分析法檢視不同食蟲性鳥種在 4 個樣區內的最顯著影響因子。判斷共線性是否存在有多種方法，但並無一定的門檻數值，多數研究會將相關係數(r)的絕對值設定一個介於 0.6-0.9 的門檻，若等於或超過其值，便定義兩自變數間存在嚴重共線性。本研究將兩自變數間的相關係數 |r| 門檻設為 0.7，若大於此值，則剔除對鳥種密度月變化解釋力較低的那個自變數；反之，若任兩個自變數的相關係

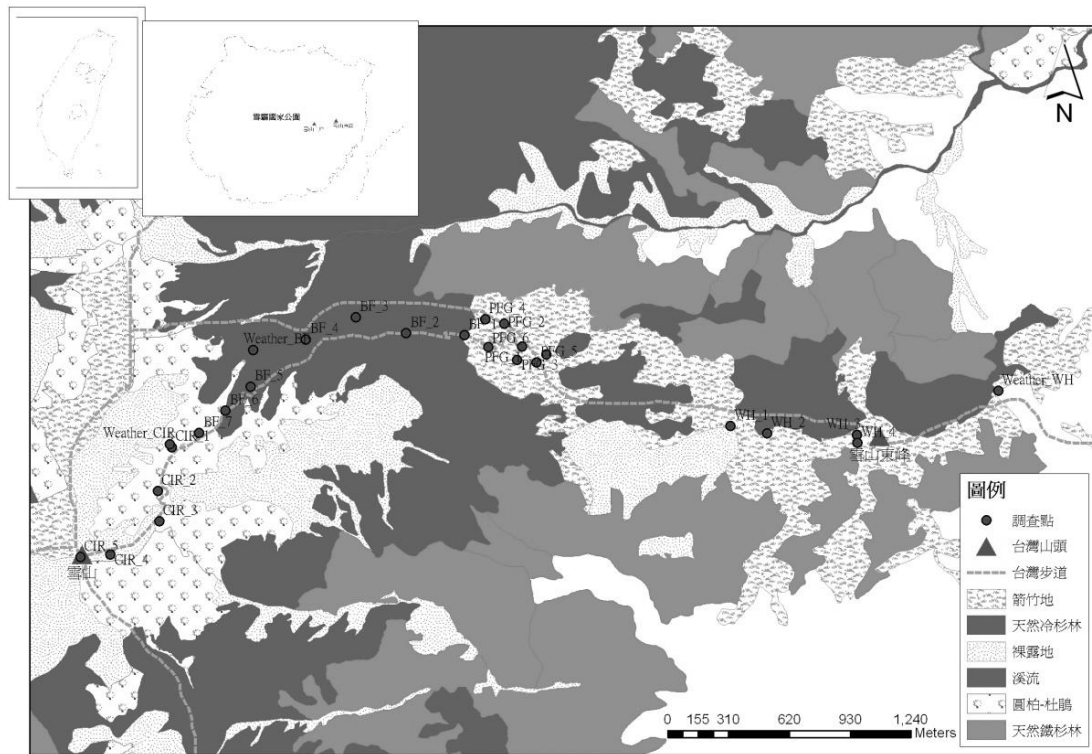


圖 1. 本研究位於雪霸國家公園內的樣區圖。圈谷(CIR)、黑森林(BF)、火燒地(PFG)，及哭坡(WH)

表 1. 各樣區屬性及其調查次數

	圈谷	黑森林	火燒地	哭坡
平均海拔高度(m)	3,740	3,406	3,200	3,186
主要植被類型	灌叢及 裸露地	森林	草叢	森林及草叢
鳥類調查點	5	7	6	4
調查次數	22	25	28	29

數 $|r| < 0.7$ ，則判定自變數間不存在共變性。複迴歸分析時以最小平方方法(least square method) 計算各自變數的解釋力，再以逐步迴歸法(stepwise)挑選解釋力達顯著水準($p < 0.5$)的自變數進入模式中。鳥種密度以自然對數轉換，使其分佈較呈常態。但若當月密度為 0，因 0 值資料無法經由自然對數轉換，所以本研究將所有密度加上 0.01 之後再進行轉換，使 -4.61 代表密度為 0 的月份。所有程序皆以 SPSS 軟體第 19 版本執行。

結果

從 2010 年 1 月至 2012 年 12 月，4 個樣區分別收了 22 (圈谷)、25 (黑森林)、28 (火燒地)及 29 (哭坡)個月份的資料。其中圈谷及黑森林因冬季積雪路徑被掩埋，無法順利進入，所以樣本數較少。但即使在夏季，也明顯可見到圈谷的食蟲性鳥種數較其它樣區少(圖 2)。許多鳥種的密度月變化並不如預期，不僅在冬季時有不少鳥種仍存在，在夏季時有許多鳥類密度變化也相當大(圖 2)，且這些變化不完全都和氣象因子的變動符合，但由各月份的密度變化中仍可發現，栗背林鴿及深山鶯兩種鳥類在冬季皆會完全消失(圖 2)，反倒是鷓鴣於冬

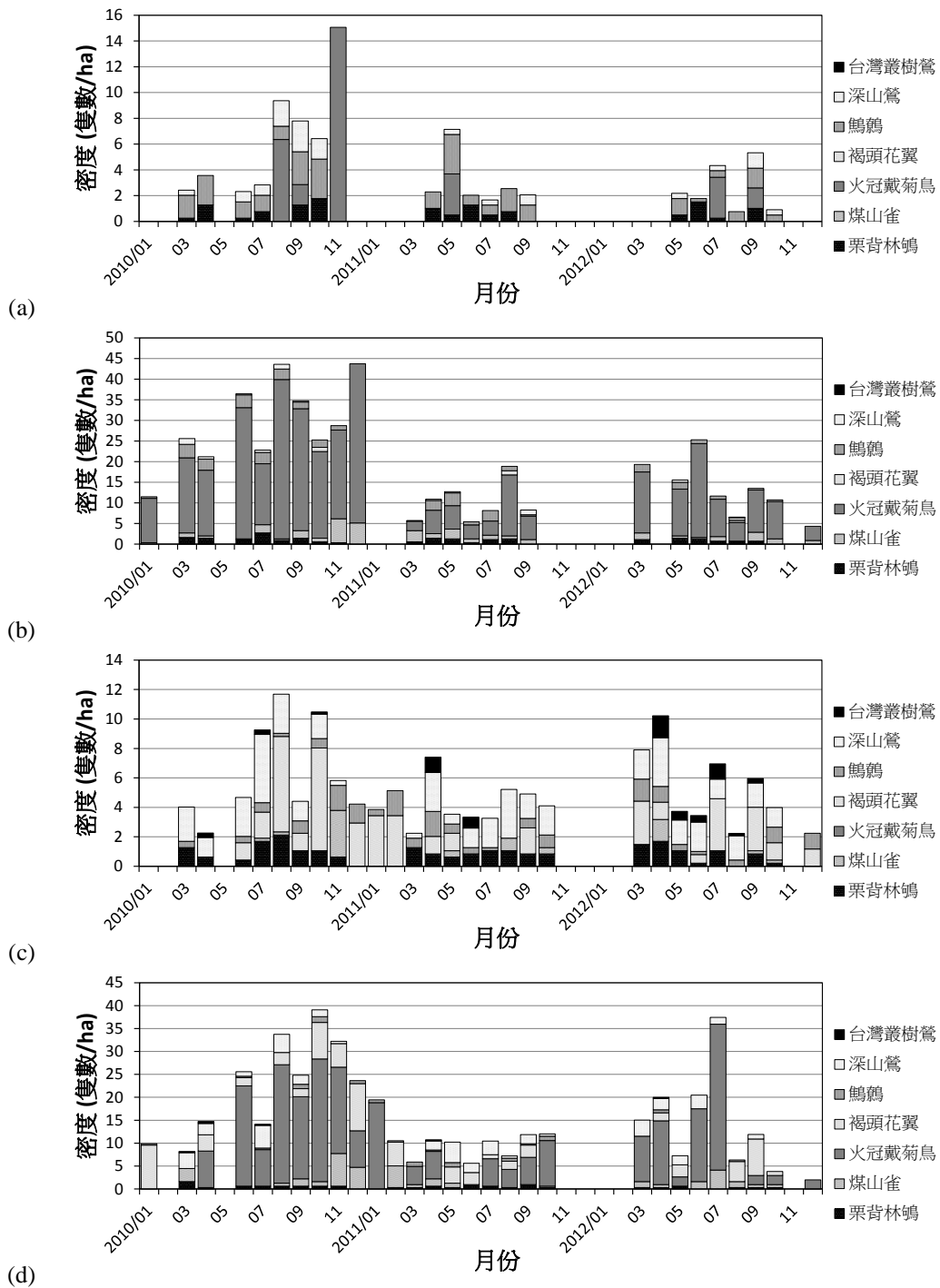


圖 2. (a)圈谷、(b)黑森林、(c)火燒地及(d)哭坡中各食蟲性鳥種的密度(隻數/ha)月變化

天時，其在火燒地的密度會增加(圖 2c)。而火冠戴菊鳥及煤山雀在黑森林則是全年皆有存在(圖 2b)，但在其它樣區中的密度則較無法歸納出明顯的規律。灌叢食蟲的褐頭花翼在密度

較高的火燒地及哭坡的月變化也較無法歸納出明顯趨勢(圖 2c、圖 2d)。而台灣叢樹鶯在雪山的數量則相對稀少，除了夏秋外，大多月份都沒有偵測到此鳥種(圖 2)。

本研究以 Pearson 相關檢定檢視各樣區中的氣溫、雨量及風速三個自變數間是否存在共線性，結果顯示所有雙變數相關檢定中，除了黑森林中的氣溫與雨量之間的相關性達顯著 (Pearson coefficient = 0.621, $p < 0.001$) 之外，其餘各樣區的各项因子之間的相關性均未達顯著標準。而且各氣象因子間相關係數的絕對值均未大於 0.7，因此該三項自變數均納入複迴歸模式中分析。

複迴歸所分析的 7 種食蟲性鳥種中，只有其中 3 種可見其密度月變化與氣象因子的趨勢有相關，分別為栗背林鴉、鷓鴣及深山鶯；其餘的 4 種鳥種則因密度過於稀少或整體密度變動無明顯趨勢而無法分析出顯著的氣象因子。在有明顯趨勢的 3 種鳥種中，栗背林鴉在較高海拔的 2 個樣區內和當月的雨量呈正相關(表 2a)，在較低海拔的火燒地則和月均溫呈正相關(表 2a、圖 3)。而在哭坡，則有月均溫 and 雨量兩項因子被選入模式之中。值得一提的是，雖然雨量於在圈谷及黑森林中和栗背林鴉的密度為正相關，但在哭坡中卻為負相關($\beta = -0.405$, $t = -2.118$, $p = 0.044$ ；整體模式 $F = 5.925$, $r^2 = 0.313$, $p = 0.008$)。鷓鴣的主要分佈棲地在圈谷與黑森林，在兩樣區也都與氣溫有顯著的正相關(表 2b、圖 3)，且在圈谷中，風速也被選為顯著因子。但不同於預期中風速應該會對鳥類密度有負面影響，風速在圈谷和鷓鴣密度的關係卻是正相關($\beta = 0.378$, $t = 2.542$, $p = 0.020$ ；整體模式 $F = 14.710$, $r^2 = 0.608$, $p < 0.001$)。除圈谷與黑森林外，鷓鴣在火燒地中也與氣溫呈顯著相關，但相關性為負值(表 2b、圖 3)，而在哭坡中並無顯著氣象因子被選出。深山鶯屬灌叢性鳥種，所以在黑森林的分佈月份很少，也未分析出顯著因子，但在其它 3 個樣區內都和氣溫呈顯著正相關(表 2c、圖 3)。其中，深山鶯的月變化在火燒地中的模式解釋力高達 67.6%，為所有模式中解釋力最高的。

檢視各樣區中和氣溫有顯著相關的鳥種，在多個樣區中可見該鳥類密度似乎有一氣

溫門檻，如火燒地及哭坡的栗背林鴉、圈谷的鷓鴣及圈谷、火燒地及哭坡的深山鶯(圖 3)。氣溫門檻大致座落在 3°C 左右(圖 3)，但深山鶯的門檻似乎可以較高，在哭坡甚至可達 6°C。在此氣溫以下，栗背林鴉、鷓鴣及深山鶯的密度有明顯斷層，會從有跳到無。此斷層差距並非資料處理時所放大，因某樣區中的最小可能密度(該樣區中在該月份只偵測到 1 隻鳥，其計算密度僅高於 0)在經過一樣的轉換後，其值遠低於密度為 0 時的 -4.61，而在本研究的資料中並無此數值的存在，代表鳥類密度在歸零前，該樣區內至少都還存在著一定數量的鳥隻。但除這些案例之外，其它樣區中也有許多高溫月份中是沒有偵測到該物種的；相反的，在其它樣區中，也有相同鳥種在氣溫低於上述門檻時仍有分佈，如黑森林的鷓鴣等。而針對此三種鳥種的門檻，似乎也有深山鶯大於栗背林鴉又大於鷓鴣的現象。

各鳥種在樣區之間的差異性在本研究的資料中無法看出明顯的趨勢。單看氣溫的影響，雖然圈谷及黑森林兩地的氣溫和較低海拔的兩個樣區的氣溫有顯著差異(ANOVA: $F = 9.203$, $p < 0.001$, post-hoc = Tukey)，但迴歸模式的解釋力並沒有因為海拔上升而增加(圖 3)，也沒有在哪一個樣區內特別高。而檢視 4 個樣區的密度月變化，也無法指出樣區間鳥類明顯的流動(圖 2)，雖然在圈谷或黑森林都有鳥種的密度在 11 月及 12 月下降，但在同時間卻並沒有在較低海拔的火燒地或哭坡觀察到該鳥種的密度增加的趨勢；早春時也有許多鳥種在 4 個樣區內的密度都在同一個月開始增加，而非如預期一般隨海拔上升而延後。唯哭坡的煤山雀在 2 月及 11 月時密度皆突然上升，隨後又立即下降，似乎較符合遷移中途站的鳥類密度趨勢，但即使如此，本研究資料也無法在火燒地或其它較高海拔的樣區中看到因此而增加的煤山雀密度。

討論

表 2. 有顯著相關結果的三種食蟲性鳥種在各樣區的最佳解釋模式

(a) 栗背林鴉					
樣區(n)	模式	R ²	β	t	p
圈谷(22)	雨量	0.203	0.450	2.255	0.035
黑森林(25)	雨量	0.289	0.538	3.061	0.006
火燒地(28)	氣溫	0.353	0.594	3.766	0.001
哭坡(29)	氣溫	0.313	0.655	3.423	0.002
	雨量		-0.405	-2.118	0.044
(b) 鷓鴣					
樣區(n)	模式	R ²	β	t	p
圈谷(22)	氣溫	0.608	0.787	5.288	<0.001
	風速		0.378	2.542	0.020
黑森林(25)	氣溫	0.307	0.554	3.195	0.004
火燒地(28)	氣溫	0.174	-0.417	-2.337	0.027
哭坡(29)	無	--	--	--	--
(c) 深山鶯					
樣區(n)	模式	R ²	β	t	p
圈谷(22)	氣溫	0.248	0.498	2.568	0.018
黑森林(25)	無	--	--	--	--
火燒地(28)	氣溫	0.676	0.822	7.366	<0.001
哭坡(29)	氣溫	0.429	0.655	4.505	<0.001

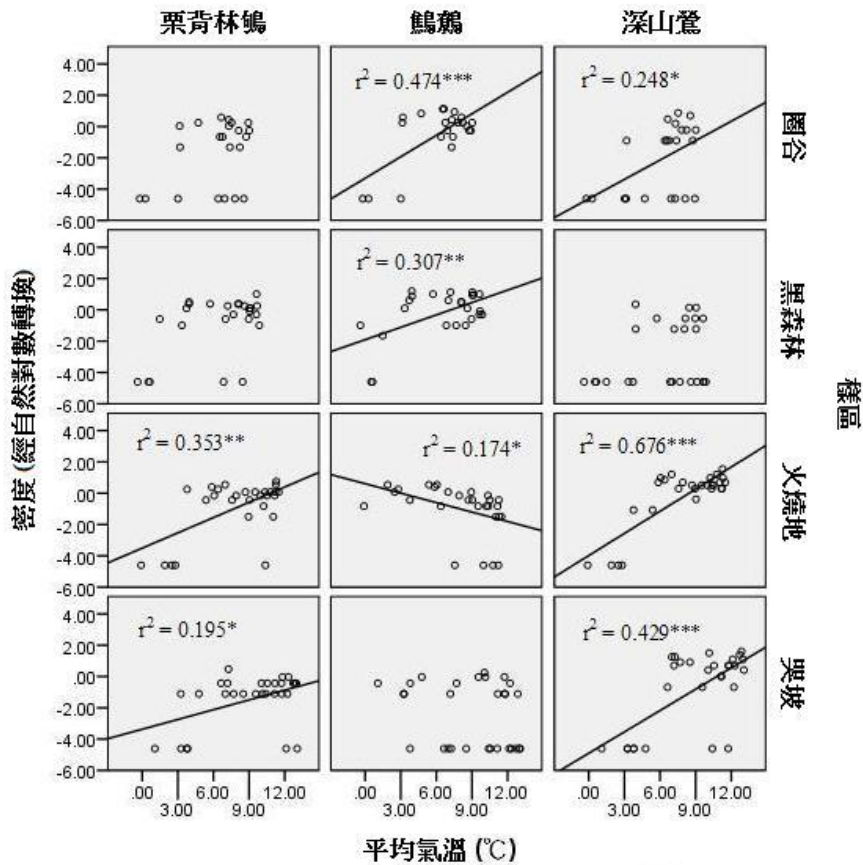


圖 3. 栗背林鴉、鷓鴣及深山鶯在 4 個樣區內的每月密度和月均溫

氣溫向來是許多研究中和生物量相關的重要因子，原因在於氣溫常常反映了一地的日照量及生產季。氣溫不但可能影響鳥類的散熱率，導致直接死亡(Heenan and Seymour 2012)，也會因影響食物資源的可利用性而讓鳥類面臨覓食的困難。雖然食物資源的可利用性也受限於其它因子(如雨量)，但除非該因子有明顯的季節性變化，並為食物資源生產的限制因子，否則很難辨認出該因子是否和食物資源的可利用性有顯著相關。在本研究中，月均溫有明顯的幅度變化(圖 4)，且為本研究內的三項自變數中相關性最普遍的。有 3 種鳥種—栗背林鴉、鷓鴣及深山鶯的密度都以溫度為最佳解釋因子，且這 3 種鳥種皆為有領域性的鳥種，且在同一季節的月與月之間變化幅度不大，反映出這些個體在樣區內都有固定的活動範圍或領域，並不會如許多食果性鳥種一樣為追逐果量而跨越不同棲地間的界線(Garcia and Ortiz-Pulido 2004, Garcá *et al.* 2011, Mulwa *et al.* 2013)。這暗示了具有固定活動範圍的鳥種，因食物來源只侷限在活動範圍之內，所以對於當地的食物資源及影響食物資源的氣象因子(即氣溫)的變化會較敏感。栗背林鴉及鷓鴣大致上都在 2-3 月時就大量出現，但在接下來的月份都大致維持在一樣的水平上(圖 2)，推測很可能是因為當地的資源只能維持一定數量的領域，所以當所有可用的領域被佔領後，縱使夏季溫度再上升，鳥的豐富度也無法再增加；火燒地及哭坡的深山鶯也有同樣的現象，這可能是導致溫度的模式解釋力並不高的原因。

在氣溫無法解釋的變異中，有部分是雨量及風速能夠解釋的。雨量在熱帶地區常有乾溼季的區分，而當地的生產力、昆蟲量都在溼季開始的時候大量出現(Kato *et al.* 1995, Williams and Middleton 2008)，也一併為當地鳥種的繁殖季拉開序幕。這樣的正相關是符合在圈谷及黑森林的栗背林鴉。然而，在雪山，雨量雖然也有輕微的乾溼季的差別，但乾季的時間並不長，所以可能並非控制當地食物資源

的主要因素。依此推測，這很可能是為何雨量並非本研究中普遍的影響因子，且在各模式中皆具有較低的解釋力的原因。風速在過去針對鳥類季節性變化的研究中較少被探討。此原因可能在於風速在一年內的變化較小，較不能反映出鳥類季節性密度變化的趨勢。雖然如此，也不能排除風速可能會在特定條件下對鳥類產生較大的影響。Evans (1976)在水鳥中發現當風速強時，鳥類的活動頻度會下降。而在雪山，當某個體在低溫下因風速而無法有效率的捕捉昆蟲(特別是樹層蟲食者或空中蟲食者)補充能量，依據最佳覓食策略理論，此個體便會遷移至它地以尋找更好的棲地(Pyke 1984)，但這尚須進一步的操弄性實驗來證實。圈谷在 4 個樣區中海拔最高，且有許多地方為裸露地，加上地形造成的平均風速相當強，因此鳥種數較少並不意外。相較之下，火燒地雖然也只有零星的新生冷杉及其它喬木，但濃密的箭竹叢和芒草叢卻能提供相當好的避風處(With and Webb 1993)，也可能因此而在冬季還有鳥的分佈。但單有保暖效果良好的棲地可能還不足以成為鳥類願意留在繁殖地度冬的條件，在此並不能排除食物的可利用性做為主要的影響因子的可能性。

在溫度低於 3°C 時，樣區中的栗背林鴉、鷓鴣及深山鶯會遷移離開原本的棲地(圖 3)，此數值是否與高海拔食蟲性鳥類的新陳代謝率有關，目前並無相關研究探討，但 Duriez *et al.* (2009)發現粉腳雁(*Anser brachyrhynchus*)在不同地點的開始遷移時間與當地的氣溫有相關，雖然此氣溫平均值較本研究中的數值稍高(5-11°C，依據地區而不同)。且氣溫門檻也存在於許多鳥類的生理機制中(O'Connor 1995)，因此本研究認為雪山的食蟲性鳥類的遷移與此氣溫門檻有相關的可能性也很高，會是一個值得去探討的議題，對於研究氣候變遷如何影響鳥類遷移性也應有參考的價值。至於此 3 種鳥種稍有不同的門檻數值是否為物種的不同而造成，尚待後續的研究。

在遷移過程中，鳥類往往須要在中途做短

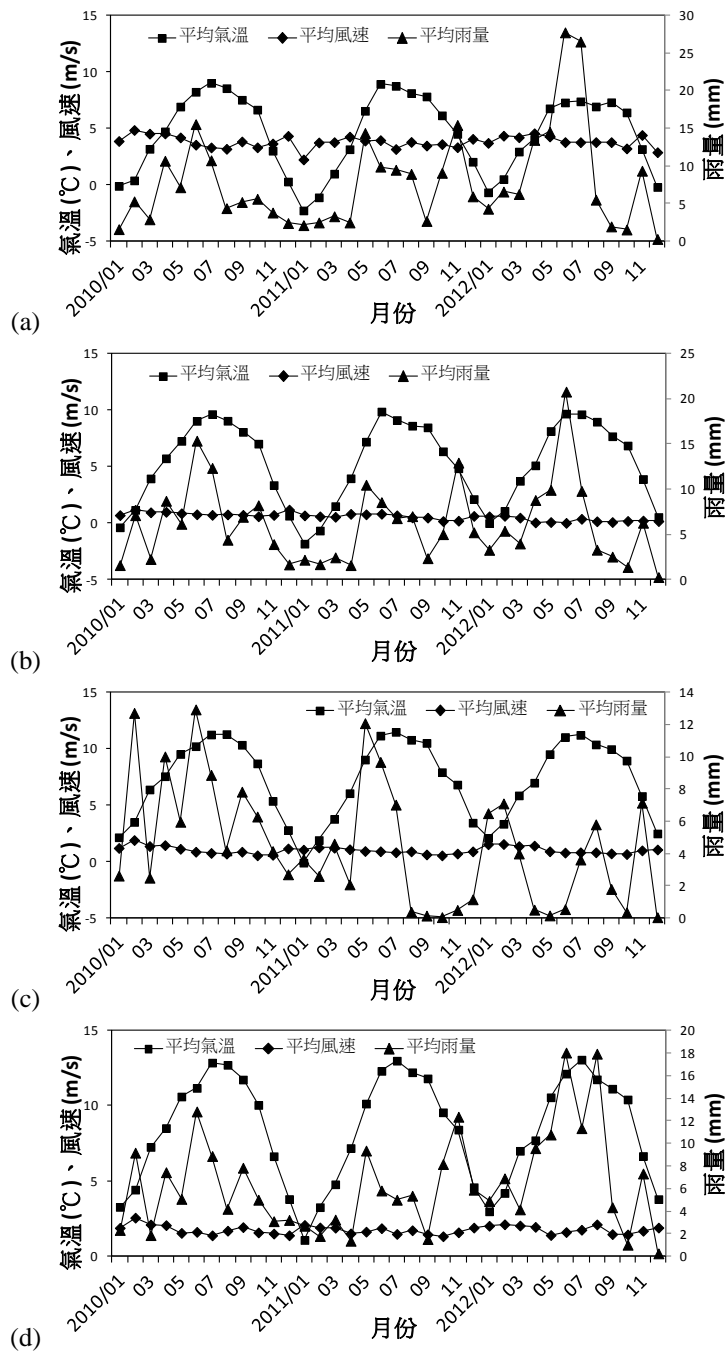


圖 4. (a)圈谷、(b)黑森林、(c)火燒地及(d)哭坡每月平均氣溫(°C)、平均雨量(mm)及平均風速(m/s)資料來源：魏聰輝、林博雄(2012)

暫停留，以休息及補充能量，停留時常會造成停留地的鳥類數量突然增加(Berthold 2001)。哭坡中的煤山雀在 2 月及 11 月的密度為一年之中最高，而在 2 月過後密度便減少，直到 11 月時密度又再度上升，然後突然降為 0(圖

2)，看似符合過境地的情形，而在 3 月密度減少時，在黑森林的密度也等量的增加了。然而在垂直海拔遷移(altitudinal migration)中，高海拔鳥種因而很有可能在冬季時會在短短幾天內、甚至不排除一天內完成遷移(Norbu *et al.*

2013)。如事實如此，則本研究的調查間隔則不足以觀察到樣區之間的鳥類流動。另外，雖然目前並無研究探討山區海拔的遷移模式是屬於鏈狀遷移或是蛙跳式遷移，但若雪山的鳥類在遷移模式上與跨緯度的鏈狀遷移類似，則有另一可能性可解釋為何樣區間無法看出鳥類流動：當一地的鳥類離開後，會由來自其它地區的鳥類遞補而產生一地鳥類密度沒有變化、下降不明顯，甚至上升的現象(Loiselle and Blake 1991, Berthold 2001)。此解釋也許符合在黑森林全年密度都穩定的火冠戴菊鳥及煤山雀，還有火燒地的鷓鴣。在本研究中還有另一結果可以支持冬季火燒地的鷓鴣可能來自其它地方，因火燒地中，鷓鴣的密度變化和氣溫呈現負相關，極有可能是因其它地區氣溫下降，而該地的個體移入火燒地的結果。雖然有此 3 個案例，但由 4 個樣區在 12 月時大多鳥類密度都會一致下降為 0 的情況來看，大多鳥類可能都遷往比哭坡更低的海拔，但若要確定高海拔的個體在哪裡度冬，仍須依賴繫放個體的目擊回收或是無線電追蹤研究方能斷定。

除了遷移假說之外，也有某些研究認為臺灣山區的鳥類有部分會有「不具海拔方向性之微幅遊盪」(許皓捷 2003)，造成一地之中鳥類時而出現、時而消失，以致月間鳥種密度變化大起大落，無法看出特定趨勢。此情形可套用在褐頭花翼及火冠戴菊鳥中——褐頭花翼在火燒地及哭坡幾乎全年可見，但月與月之間的密度變化非常大，火冠戴菊鳥則在圈谷及哭坡呈現同樣的模式。這樣的行為和某些跨緯度遷移的鳥種在冬季時的游牧(nomadic)行為雷同(Berthold 2001)，且易出現在會結群覓食的鳥種。此情形甚至可以解釋為何火冠戴菊鳥及煤山雀在 11 月時的密度都突然拔高，因為結群的鳥種在分佈上變得較為集中而較易被偵測到，但其基礎半徑卻仍為繁殖季時的數值，所以可能導致冬季的密度反而大大增高。此數值雖不能做為絕對的密度，但仍可做為比較非繁殖月份間的變動的依據。

在冬季仍有分佈的鳥種，是否因有其它影

響因子而使其較不畏懼低溫，有研究認為食物是非常關鍵的因子。雪山的昆蟲量和氣溫呈現高度的正相關(孫元勳、林惠珊 2012)，代表氣溫有極高的可能性是透過影響食物量在間接影響鳥類的豐富度，或者是與食物量之間有交互作用。黑森林中的樹層昆蟲在冬季是否仍有分佈，導致在冬天時兩種樹層蟲食者都仍有分佈，尚須量化樹層昆蟲的豐富度方能得知。除此之外，過去也有許多研究認為食蟲性鳥類在面對食物短缺時會轉換食性，從而以其他類型的食物維生(Borghesio and Laiolo 2004, Carnicer *et al.* 2008)。目前並無研究顯示火冠戴菊鳥及煤山雀的食性是否會轉換；但火燒地中的鷓鴣不僅全年可偵測到，且有被記錄到在冬天食用雪山 369 山莊前山友所倒置的廚餘(賴彥廷 2012)。人為的食物來源在歐美國家相當常見，許多住家後院會架設鳥類餵食器(bird feeder)並提供飼料及穀類供住家附近的小型鳴禽食用。造訪者多為食種子的雀科鳥類，而在這些地區，也有研究反應部分遷移性的鳥種(partial migrant)因這些額外的食物來源而改變遷移模式(Siriwardena *et al.* 2007, Robb *et al.* 2008)，且會頻繁的造訪鳥類餵食器。369 山莊前的廚餘為少數山友所倒置，不但一年四季幾乎都有，且量也不少。雖然栗背林鴿及鷓鴣都有食用廚餘的記錄(孫元勳、林惠珊 2012)，但在火燒地度冬的食蟲性鳥種卻只有鷓鴣，以及目前並無食用廚餘記錄的褐頭花翼。冬天額外的食物來源是否會影響食蟲性鳥類的垂直遷移性，可能也決定於該食蟲性鳥類是否會在主要食物來源不足時轉而食用人為提供的食物。

本研究雖然在樣區的設置上不足，且樣區之間海拔相差不大，很有可能為導致樣區間無法看出任何鳥類流動的主因，但是，本研究針對一亞熱帶的高海拔地區回答了食蟲性鳥類是對於 3 個氣象因子中的哪一個最敏感。另外，雖然樣區之間有海拔及棲地型態的混淆，且各組別中並無有效的重複測量，因此本研究的結果並無法代表特定棲地型態或海拔的絕對狀況，但可初步判定雪山食蟲性鳥類的密度

月變化與氣溫的相關性在不同樣區間大致相似，皆為正相關。

結論

雖然臺灣處於熱帶及亞熱帶，但在高山地區，因氣溫變化相當大，是影響食蟲性鳥類密度月變化的主要因子，是否因雪山上的氣溫影響到昆蟲量而間接影響到食蟲性鳥類密度，目前尚無證據證實。過去多數國外研究針對鳥類季節性數量變化的研究聚焦在熱帶低海拔森林的食果性鳥類和食物量上(e.g. Loiselle and Blake 1991, Rosselli 1994, Malizia 2001, Boyle *et al.* 2010)，而專門針對食蟲性鳥類的研究則在少數(e.g. Visser *et al.* 2006, Selås *et al.* 2008)。本研究除了提供食蟲性鳥類的密度是依據何氣象因子而變動，但至於度冬地在哪，以及降遷的模式等，本研究尚無法回答。但本研究長達三年的資料提供了雪山地區七種食蟲性鳥類在 4 種不同生態系中的數量月變化，對於未來臺灣高海拔山區的鳥類生態研究應可做為相當重要的參考背景。另外，栗背林鴉、鷓鴣，及深山鶯 3 種鳥種在各樣區中與氣溫的相關圖可觀察一地中的食蟲性鳥類是否會存在的門檻，此門檻是如何與鳥類的生理機制相關，而此門檻又是否會和其他生物性及非生物性環境因子交互作用，都是過去研究不曾深入探討的，是一值得研究的議題。

誌謝

此研究是由雪霸國家公園管理處所補助，為「雪山地區高海拔生態系的長期生態調查與研究」中的子計畫，並由國立屏東科技大學野生動物保育研究所的鳥類生態研究室所執行。

引用文獻

丁宗蘇。1993。玉山地區成熟林之鳥類群聚生

態。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文，83 頁。

孫元勳、林惠珊。2011。雪山地區高山生態系長期生態調查與研究－鳥類群聚與生態研究。雪霸國家公園管理處委託研究報告第 10002 號，54 頁。

孫元勳、林惠珊。2012。雪山地區高山生態系長期生態調查研究－鳥類群聚與生態研究。雪霸國家公園管理處委託研究報告第 10102 號，59 頁。

孫元勳、裴家騏。2001。野火強度對環山地區二葉松林鳥類群聚的影響。中華林學季刊 34:131-145。

許皓捷。2003。台灣山區鳥類群聚的空間及季節變異。國立臺灣大學動物學研究所博士論文，187 頁。

翟鵬。1977。臺灣鳥類生態隔離的研究。東海大學生物學研究所碩士論文，60 頁。

賴彥廷。2012。雪山地區 369 山莊酒紅朱雀的食性研究。國立屏東科技大學野生動物保育研究所碩士論文，54 頁。

魏聰輝、林博雄。2012。雪山地區高山生態系長期生態調查研究－雪山高山微氣象與水量與熱量時空分布特性。雪霸國家公園管理處委託研究報告第 10102 號，66 頁。

Berthold P. 2001. *Bird migration: a general survey*. Volume 12. Oxford University Press, USA.

Borghesio L, and P Laiolo. 2004. Seasonal foraging ecology in a forest avifauna of northern Kenya. *Journal of tropical ecology* 20:145-155.

Both C, and Lt Marvelde. 2007. Climate change and timing of avian breeding and migration throughout Europe. *Climate Research* 35:93-105.

Boyle WA, DR Norris, and CG Guglielmo. 2010. Storms drive altitudinal migration in a tropical bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:2511-2519.

Carnicer J, PA Abrams, and P Jordano. 2008. Switching behavior, coexistence and diversification: comparing empirical community-wide evidence with theoretical predictions. *Ecology letters* 11:802-808.

Dingle H, and CPM Khamala. 1972. Seasonal changes in insect abundance and biomass in an East African grassland with reference to breeding and migration in birds. *Ardea* 59:216-221.

- Dunn PO, and DW Winkler. 1999. Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266:2487-2490.
- Duriez O, S Bauer, A Destin, J Madsen, BA Nolet, RA Stillman, and M Klaassen. 2009. What decision rules might pink-footed geese use to depart on migration? An individual-based model. *Behavioral Ecology* 20:560-569.
- Evans P. 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea* 64:117-139.
- Faaborg J, WJ Arendt, and MS Kaiser. 1984. Rainfall correlates of bird population fluctuations in a Puerto Rican dry forest: a nine year study. *The Wilson Bulletin* 96:575-593.
- Fogden M. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114:307-343.
- García D, R Zamora, and GC Amico. 2011. The spatial scale of plant-animal interactions: effects of resource availability and habitat structure. *Ecological monographs* 81:103-121.
- Garcia D, and R Ortiz-Pulido. 2004. Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27:187-196.
- Heenan CB, and RS Seymour. 2012. The effect of wind on the rate of heat loss from avian cup-shaped nests. *PLoS one* 7:e32252.
- Hogstad O, V Selås, and S Kobro. 2003. Explaining annual fluctuations in breeding density of fieldfares *Turdus pilaris*—combined influences of factors operating during breeding, migration and wintering. *Journal of avian biology* 34:350-354.
- Hurlbert AH, and JP Haskell. 2003. The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *The American Naturalist* 161:83-97.
- Kato M, T Inoue, AA Hamid, T Nagamitsu, MB Merdek, AR Nona, T Itino, S Yamane, and T Yumoto. 1995. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Researches on Population Ecology* 37:59-79.
- Loiselle BA, and JG Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72:180-193.
- Malizia LR. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *Condor* 103:45-61.
- Mulwa RK, EL Neuschulz, K Böhning-Gaese, and M Schleuning. 2013. Seasonal fluctuations of resource abundance and avian feeding guilds across forest-farmland boundaries in tropical Africa. *Oikos* 122:524-532.
- Nilsson ALK, E Knudsen, K Jerstad, OW Røstad, B Walseng, T Slagsvold, and NC Stenseth. 2011. Climate effects on population fluctuations of the white-throated dipper *Cinclus cinclus*. *Journal of Animal Ecology* 80:235-243.
- Norbu N, MC Wikelski, DS Wilcove, J Partecke, U Tenzin, and T Tempa. 2013. Partial Altitudinal Migration of a Himalayan Forest Pheasant. *PLoS one* 8:e60979.
- O'Connor T. 1995. Metabolic characteristics and body composition in house finches: effects of seasonal acclimatization. *Journal of Comparative Physiology B* 165:298-305.
- Pyke GH. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual review of ecology and systematics* 15:523-575.
- Reynolds RT, JM Scott, and RA Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *Condor* 82:309-313.
- Robb GN, RA McDonald, DE Chamberlain, and S Bearhop. 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:476-484.
- Rosselli L. 1994. The annual cycle of the White-ruffed Manakin *Corapipo leucorhoa*, frugivorous altitudinal migrant, and its food plants. *Bird Conservation International* 4:143-160.
- Sæther BE, WJ Sutherland, and S Engen. 2004. Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research* 35:185-209.
- Siriwardena GM, DK Stevens, GQ Anderson, JA Vickery, NA Calbrade, and S Dodd. 2007. The effect of supplementary winter seed food on breeding populations of farmland birds: evidence from two large-scale experiments. *Journal of Applied Ecology* 44:920-932.
- Visser ME, LJ Holleman, and P Gienapp. 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147:164-172.
- Walther G-R, E Post, P Convey, A Menzel, C Parmesan, TJ Beebee, J-M Fromentin, O Hoegh-Guldberg, and F Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
- Williams SE, and J Middleton. 2008. Climatic seasonality, resource bottlenecks, and abundance of rainforest birds: implications for global climate change. *Diversity and Distributions* 14:69-77.
- Willis CK. 2007. An energy-based body temperature threshold between torpor and normothermia for small mammals. *Physiological and Biochemical Zoology* 80:643-651.
- With KA, and D Webb. 1993. Microclimate of ground nests: the relative importance of radiative cover and wind breaks for three grassland species. *Condor* 95:401-413.
- Wolf BO, and GE Walsberg. 1996. Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsite selection. *Ecology* 77:2228-2236.