

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis



臺灣高海拔混種鳥群之組成結構與環境因子的關係

Mixed-species bird flock structure and its relationship with
environmental factors in high elevation areas of Taiwan

廖俊傑

Chun-Chieh Liao

指導教授：丁宗蘇 博士

陳炤杰 博士

Advisor: Tzung-Su Ding, Ph.D.

Chao-Chieh Chen, Ph.D.

中華民國 104 年 6 月

June, 2015

謝誌



兩年的研究生涯，因為有大家的協助、鼓勵與陪伴，這本論文才能順利完成！研究路程中有許多的酸、甜、苦、辣，而最後回想的點滴都成為珍貴的甘甜回憶。

首先，特別感謝我的指導老師們，丁宗蘇老師及陳炤杰老師，兩位老師辛苦了！老師們在論文研究上都給予充分的指導與討論，讓我受益良多，很幸運也很慶幸自己能夠在兩位老師的指導下成長。老師們在各方面的關注及悉心教導，在此致上最大的感謝！

感謝丁宗蘇老師在兩年前願意指導我這位外來種，能進入森林生物多樣性研究室真的很幸運！老師在我的研究路程中給予許多資源及寶貴的學習機會，讓我拓展視野、累積珍貴經驗，並在研究上給了很大的自由度，讓我自由自在的探索有興趣的研究，從旁指引與協助，使我成長茁壯。老師也總能在我對研究感到迷惘及雜亂時，適時的提攜及引導我，讓我對於自己的研究有更深層的思考及見解。謝謝老師囉！

感謝陳炤杰老師從我大二時即引領我踏入學術研究，提供我許多資源、野外調查機會並指導專題，雖然一路上跌跌撞撞，但也因此讓我快速的累積野外調查能力及學術研究經驗，老師耐心且細心的教導讓我在研究道路上更加得心應手！而當我面對未來路途的徬徨時，老師總會不遺餘力與我討論、給予意見及鼓勵，並且努力將我推向更好的道路。而師母的關心與鼓勵也讓我倍感溫暖，謝謝老師及師母！

完成這本論文及口試之際，非常感謝孫元勳老師、林瑞興老師及蔡若詩老師，在百忙之中來擔任我的口試委員，並給我許多鼓勵。老師們仔細閱讀我的論文，並提供許多寶貴的建議，也讓我對自己的研究有不同的面向思考，使論文更加完善。謝謝老師們！

特有生物研究保育中心高海拔試驗站許再文站主任，在研究期間的協助與關心，並提供舒適的住宿環境。高海拔試驗站的成員，沈明晃大哥、黃俊源大哥、楊育昌學長、蔡銘源大哥及段云青小姐在研究期間的悉心照顧與鼓勵。玉山國家公園印莉敏小姐、蔡文玲小姐、塔塔加遊客中心及東埔山莊的大哥大姐們一直以來的照顧、協助與鼓勵。陳瑪玲老師，在我於台北求學期間，給予許多生活上的

照顧及關心；楊正澤老師，在研究初期提供昆蟲採集的建議與鼓勵；譚漢詩(Dr. Hans)老師，協助調查並給予建議。在此一併衷心感謝！

研究期間，感謝劉姿岑學姐一直以來幫忙好多大小事、吳禎祺學長傳授調查經驗及建議、劉博佑學長熱心的協助統計分析、周柏翰學長總是適時伸出援手。401的好夥伴們，林大利學長、黃正宇學長、趙容學姊、穆明、彥佑及奕全，非常感謝大家協助野外調查、統計分析、論文校稿及提供建議與討論，也總是細心的幫忙許多事務，還有一路上的鼓勵！柯智仁學長提供寶貴建議並協助模擬口試。此外，蘇俊育學長、郭偉望學長、陳玠安、沈師宇、方唯軒、陳家平、蔡亞倫、陳駿、謝蘊、詹明澍及郭玳吟等人，謝謝你們不計辛勞地協助野外工作！而一直以來許多陪伴、鼓勵及打屁聊天的好友們，謝謝你們帶給我無比的歡樂，讓我的生活更加豐富與充實！研究的路途上自知有許多的不足，能有今日的成果，都是依靠大家的鼓勵與無私的幫助。感謝大家給予的一切，我會銘記在心。

非常感謝我親愛的家人們！謝謝爸媽、妹妹及奶奶一路上的支持、鼓勵與包容，我才能在自己的興趣中無憂的自由翱翔。非常幸運可以在這個歡樂、幸福的家庭中成長，也謝謝您們一直在我背後當那最堅實的後盾！

謝謝佩琪，從我們小大一開始就陪伴我度過許多低潮與困境，也一起分享好多喜悅，一路上經歷了許多。當我憂鬱低潮又躊躇不前時，總能給我當頭棒喝及滿滿的鼓勵。謝謝妳的體諒、包容及好多好多幫助。未來，我們繼續加油囉！

寒冬中遊走在高海拔森林裡，格外寂靜，當鳥群出現時，總讓我深深的感動，如雪中送炭，讓我重新燃起動力。合歡山及塔塔加壯闊的山林、美麗又優雅的生物們，謝謝你們總是帶給我滿滿的感動、驚喜與動力！唯有親身經歷過才能深刻的體會到高海拔四季變化的美與感動。未來，我會一次又一次地回來拜訪。不管未來的人生旅程會如何撰寫下去，不要忘了自己的夢想、最初的感動與初衷！



摘要

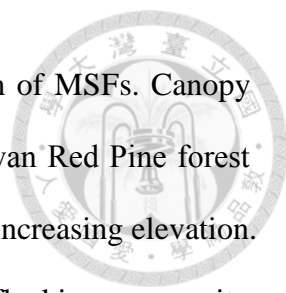
兩種以上的鳥類一起移動及覓食的現象即稱為混種鳥群。混群的形成可能與增加覓食效率及降低被天敵捕食的風險有關。本研究調查台灣中部合歡山及塔塔加兩處高海拔地區混群的組成結構，並進一步探討環境因子對混群的影響。在 2013 年九月至 2014 年十二月間於兩研究地區選取箭竹草原、二葉松林、鐵杉林、雲杉林及冷杉林等不同植群類型樣區，以穿越線調查法觀察混群。記錄各混群中的參與鳥種、個體數量及海拔位置，並判定核心種。此外，也以定點計數法進行當地鳥類群聚調查，且在各植群樣區中放置溫度監測器進行溫度資料取樣。研究期間共記錄 24 種鳥類及 1 種哺乳類參與混群，混群組成平均 3.9 ± 1.6 種、 26.3 ± 21.9 隻 ($n=129$)，混群中的鳥種數與個體數呈顯著正相關。高海拔混群主要由食蟲性鳥類組成，混群中食蟲性鳥類的混群傾向顯著高於植食性鳥類，且覓食區位相近的鳥種較常伴隨出現。高海拔地區的混群大致可分為樹冠層及灌木層混群兩大類，其中火冠戴菊(*Regulus goodfellowi*)是樹冠層混群中最常見的核心種；紋翼畫眉(*Actinodura morrisoniana*)則是灌木層混群中主要的核心種。各棲地中的優勢鳥種較可能擔任混群的核心種，且多數核心種在混群時的覓食區位寬度會變大。此外，植群的高度及枝葉垂直結構也會影響混群的組成，在高度較低的二葉松林中，樹冠層與灌木層鳥種較容易一起組成複合混群，也間接增加混群的參與鳥種數。參與混群的個體數有隨著海拔上升而下降的趨勢。高海拔地區的混群主要出現在非繁殖季，且鳥類的混群傾向具有明顯的季節性變化，而混群的群數及鳥種參與率也會隨氣溫下降而顯著升高。綜合上述，環境因子決定鳥種的分布及密度，進而影響混群的參與鳥種數、個體數量、擔任角色、混群傾向及混群頻度；植群內部的枝葉垂直結構也會影響鳥種的分布及覓食層次，進而影響混群的參與鳥種。而且，增加覓食效率可能是台灣高海拔地區鳥類組成混群的主要目的，高海拔地區在寒冷冬季食物較為缺乏，數種鳥類藉由混群覓食以克服食物短缺的壓力。

關鍵字：混群、核心種、火冠戴菊、針葉林、生態同功群

Abstract



Mixed-species bird flock (MSF) is a phenomenon of two or more bird species moving together in same direction while foraging and might benefit participants by improving foraging efficiency or reducing risk of predation. I investigated the effects of environmental factors on structure of MSFs in high-elevation areas in Hehuanshan and Tataka of central Taiwan, from September, 2013 to December, 2014. Five different vegetation types were selected: Yushan Cane steppe (*Yushania niitakayamensis*), Taiwan Red Pine forest (*Pinus taiwanensis*), Taiwan Hemlock forest (*Tsuga chinensis*), Taiwan Spruce forest (*Picea morrisonicola*) and Taiwan White Fir forest (*Abies kawakamii*). Every month, I spent at least 5 hours in each vegetation type recording MSFs by line transect method. When encountering an MSF, I enumerated the number of each participating species and designated the nuclear species. I also surveyed local bird communities by point counts method at the same study plots. Air temperature was recorded by a pendant temperature data logger located in each vegetation type. Twenty-four bird species and a mammal species participated in the MSFs, with averages of 3.9 ± 1.6 species and 26.3 ± 21.9 individuals per flock ($n=129$). The number of species in MSFs positively correlated with flock size. Insectivores dominated the MSFs and mostly had a significantly higher flocking propensity than herbivores. Birds with similar foraging niches tended to flock together. Species composition of MSFs can be divided into two major types: canopy flock and understory flock. Flamecrest (*Regulus goodfellowi*) and Taiwan Barwing (*Actinodura morrisoniana*) were the most common nuclear species in canopy and understory flocks, respectively. Local dominant species were more likely to be the nuclear species in the MSFs. Most of nuclear species expanded their foraging niches in MSFs. Moreover, canopy height and vertical foliage



structure of vegetation had strong influence on species composition of MSFs. Canopy and understory flocks usually came to form a "mega flock" in Taiwan Red Pine forest that has a relatively lower canopy height. Flock size decreased with increasing elevation. Most of the flocks were recorded in non-breeding season, and flocking propensity varied with season accordingly. The number of MSFs and species participation rate increased with decreasing temperature. To sum up, the formation of MSFs in high elevation areas of Taiwan was strongly influenced by environmental condition. Environmental factors determine the distribution and abundance of birds, which further influence species composition, flock size, role of species, flocking propensity and flocking frequency. Vertical foliage structure of vegetation also affects distribution and foraging level of bird species, which in turn controls formation of MSFs. Improving foraging efficiency should be the main reason of forming MSFs in high elevation areas of Taiwan. With fewer food resources available in winters, several bird species flock and forage together to overcome the food limitation.

Key words: mixed-species flock, nuclear species, Flamecrest, conifer forest, ecological guild

目錄



摘要	I
ABSTRACT	II
前言	1
研究區域	5
研究方法	6
資料分析	12
結果	15
一、混群組成結構	15
二、空間利用及生態同功群	17
三、混群與環境因子的關係	17
討論	22
一、混群動態與組成結構	22
二、混群鳥種的角色關係	24
三、混群鳥種的覓食生態	26
四、混群組成結構與環境因子間的關係	29
五、台灣不同海拔範圍之混群組成	32
六、混群形成假說之探討	34
七、結論	37
參考文獻	39
附錄	78



圖次

圖一、合歡山研究樣區地理位置及調查點分布圖	49
圖二、塔塔加研究樣區地理位置及調查點分布圖	50
圖三、每月混群數量變化圖	51
圖四、每日各時段混群數量及個體數變化圖	52
圖五、混群鳥種數及個體數的百分比分配圖	53
圖六、混群鳥種數與個體數關係圖	54
圖七、混群核心種的百分比分配圖	55
圖八、混群鳥種擔任不同角色比例圖	55
圖九、混群鳥種的階層群集分析樹狀圖	56
圖十、不同生態同功群分類與混群傾向比較	57
圖十一、不同植群棲地各月鳥種豐富度之變化圖	58
圖十二、不同植群棲地各月鳥類總密度之變化圖	59
圖十三、當地鳥種豐富度與混群鳥種數關係圖	60
圖十四、當地核心種族群密度與擔任核心種比例關係圖	60
圖十五、合歡山地區混群主成份分析圖	62
圖十六、塔塔加地區混群主成份分析圖	64
圖十七、合歡山地區不同植群棲地的混群類型比例圖	65
圖十八、塔塔加地區不同植群棲地的混群類型比例圖	65
圖十九、合歡山地區不同森林性棲地的混群鳥種數比較	66
圖二十、塔塔加地區不同森林性棲地的混群鳥種數比較	66
圖二十一、海拔與混群鳥種數及個體數關係圖	67
圖二十二、季節與混群鳥種的混群傾向變化圖	68
圖二十三、溫度與混群數量及鳥種參與比率關係圖	69

表次

表一、混群鳥種的混群頻度、平均個體數及生態同功群分類.....	70
表二、混群鳥種間的關聯強度表.....	71
表三、混群鳥種利用各覓食位置的百分比及區位寬度.....	72
表四、混群鳥種利用各覓食高度層次的百分比及區位寬度.....	73
表五、混群鳥種在繁殖季的混群頻度及混群傾向.....	74
表六、混群鳥種在非繁殖季的混群頻度及混群傾向.....	75
表七、合歡山及塔塔加地區混群的主成份分析表.....	76
表八、混群鳥種在不同主成份軸的相關係數表.....	77

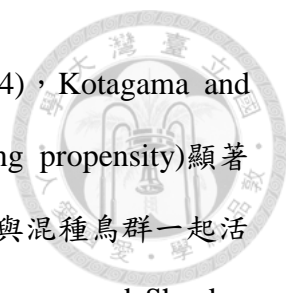




前言

兩種以上的鳥類形成一個團隊共同活動覓食的現象即稱為混種鳥群 (mixed-species bird flock; Morse 1970)，混群現象可說是鳥類群聚中特別的社會行為表現，且存在於各種不同地理區域、海拔及棲地類型 (Powell 1985)。一般認為混群的形成與增加覓食效率 (Morse 1970, Powell 1985) 及降低被天敵捕食的機率有關 (Morrison *et al.* 1987, Thiollay and Jullien 1988, Thiollay 1999)。提升覓食效率方面，參與混群的鳥類可藉由大量個體的結群活動驚擾出枝葉間的昆蟲來增加捕食機會 (Winterbottom 1943)。另外，一起活動也可避免重複造訪已被覓食過的區域 (Cody 1971, Beauchamp 2005)，或可擴大覓食範圍 (Chen and Hsieh 2002, Harrison and Whitehouse 2011)，進而提升覓食效率。在降低被捕食風險的假說中，混群中的鳥類可藉由各鳥種對不同天敵察覺能力的差異來提升對天敵的警戒能力，或借助對天敵具有強烈反應的鳥種來躲避天敵 (Chen and Hsieh 2002, Stensland *et al.* 2003)。然而上述兩個混群形成的假說常是彼此伴隨發生的 (Greenberg 2000)，例如絨啄木 (*Picoides pubescens*) 加入警戒能力較高的黑頭山雀 (*Poecile atricapillus*) 及灰冠山雀 (*Baeolophus bicolor*) 的混群，借助牠們的警戒能力即可減少戒備天敵的時間，而有更多時間可投入在覓食上，藉此提高覓食效率 (Sullivan 1984)。混群雖然可提供參與鳥種不同的好處，但也常伴隨著風險與競爭。隨著混群個體數 (flock size) 增加，對資源利用的競爭壓力也會隨之提高，甚至改變覓食行為或覓食位置 (Alatalo 1981, Alatalo *et al.* 1986, Petit 1987, Jabłoński and Lee 2002)。因此，鳥類參與混群並非單方面的受益，而是會有不同程度上的損益 (Hutto 1988, Hino 1998, Pomara *et al.* 2003)。

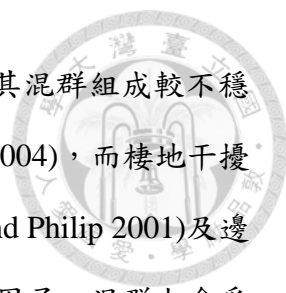
為了解混群的結群機制，許多研究都會先探討混群的組成結構 (Munn 1985, Poulsen 1996, Chen and Hsieh 2002, Kotagama and Goodale 2004, Zou *et al.* 2011, Vanderduys *et al.* 2012)。混群中的鳥種組成主要以食蟲性 (insectivorous) 及雜食性



(omnivorous)鳥類為主(Powell 1979, Kotagama and Goodale 2004) , Kotagama and Goodale (2004)發現斯里蘭卡當地食蟲性鳥類的混群傾向(flocking propensity)顯著高於食果性(frugivorous)鳥類。此外，也有研究發現哺乳動物參與混種鳥群一起活動的現象(Kotagama and Goodale 2004, Schmidt *et al.* 2008, Oommen and Shanker 2010, Vivek *et al.* 2011)。

參與混群的鳥種至少可被分為核心種(nuclear species)及跟隨種(follower)兩個角色(Moynihan 1962, Hutto 1994, Greenberg 2000) , 也有許多研究將短暫參與混群的鳥種另外歸類成短暫性伴隨種(temporary attendant)(Moynihan 1968, Goodale and Beauchamp 2010)。一般來說，混群中以核心種最為重要，通常是扮演混群形成及維持混群長時間聚集的角色，並且會帶領其他鳥種移動及覓食(Hutto 1994, Goodale and Beauchamp 2010)。核心種大多是由群聚性較高(Moynihan 1960, 1962, Munn 1985, Shidar *et al.* 2009)、警戒性較敏感(Goodale and Beauchamp 2010)或有合作生殖(cooperative breeding)行為的鳥種所擔任(Shidar *et al.* 2009)。此外，根據混群中鳥種組成的差異，熱帶地區的混群常可被分為樹冠層混群(canopy flock)及灌木層混群(understory flock)兩大類(Munn 1985, Greenberg 2000, Maldonado-Coelho and Marini 2004, Zou *et al.* 2011)。Poulsen (1996)指出當樹冠層、次冠層及灌木層的鳥種一起組成混群活動時，混群中的鳥種多樣性會非常高，而此類混群即被稱為複合混群(mega flock)。


混群的組成結構常受到許多環境因子的影響而有所差異。例如，當地鳥類群聚組成會影響參與混群鳥種的多樣性(Knowlton and Graham 2011)。混群數量(number of flocks)也會受到環境中昆蟲量的影響(Poulsen 1996)，例如巴西聖保羅地區節肢動物的季節性波動會影響混群的鳥種組成及參與個體數(Develey and Peres 2000)。混群也會受到森林演替的影響(Kotagama and Goodale 2004, Zhang *et al.* 2013) , Zhang *et al.* (2013)發現在演替初期的森林所觀察到的混群數量及參與鳥種數都最低，演替中、後期森林的混群組成較相似，但在演替中期的森林中能觀察



到最多的混群數量及參與鳥種數。另外，破碎化嚴重的森林，其混群組成較不穩定且參與鳥種及個體數量都較低(Maldonado-Coelho and Marini 2004)，而棲地干擾(Lee *et al.* 2005, Zuluaga and Rodewald 2015)、道路切割(Devely and Philip 2001)及邊緣效應(Peron and Crochet 2009)等環境特性也都扮演重要的影響因子。混群也會受到季節及溫度變化的影響。在熱帶地區，混群是終年可見的現象(Jullien and Thiollay 1998, Munn 1985, Terborgh 1990)，而溫帶地區的混群則明顯受到季節的影響，鳥類在冬季組成混群的現象較明顯(Morse 1970, Thiollay 1988)。Klein (1988)指出溫度的差異會影響混群的組成，在較寒冷的時期，參與混群的鳥種數會較多，且參與混群的個體數也會較大。從上述研究可以發現許多環境因子或多或少會影響混群的組成結構。

過去有關混群的研究大多集中在熱帶地區(*e.g.*, Powell 1979, Munn 1985, Hutto 1987, 1994, Thiollay 1999, Kotagama and Goodale 2004, Maldonado-Coelho and Marini 2004, Goodale and Kotagama 2005, Lee *et al.* 2005, Satischandra *et al.* 2007, 2010, Sridhar and Sankar 2008, Zou *et al.* 2011, Powell *et al.* 2015, Zuluaga and Rodewald 2015)，而溫帶(*e.g.*, Morse 1970, 1978, Morrison *et al.* 1987, Klein 1988, Ekman 1989, Jabłoński and Lee 2002, Suzuki 2012)及亞熱帶(*e.g.*, Chen and Hsieh 2002, Zhang *et al.* 2013)地區的混群研究相對較缺乏。位於亞熱帶地區的台灣，其混群的組成與熱帶及溫帶地區有所不同，尤其與熱帶地區的混群組成有很大的差異(Chen and Hsieh 2002)。熱帶的混群大多由領域重疊的鳥種組成，因此有很強的地域性(Powell 1979, Munn and Terborgh 1979)。而台灣低海拔的混群則是由某一核心種為主體，再加入其他跟隨種所形成的混群(Chen and Hsieh 2002)。因此，核心種在混群中通常數量最多。Hutto (1987)指出隨著緯度越低，混群組成結構的複雜度也會隨之提高。而介於熱帶與溫帶地區在台灣，其混群結構的特殊性意味著形成混群的機制可能有所不同，因此值得做更深入的研究。

台灣過去有關混群的研究(李沛沂 1986，王穎、陳炤杰 1992，林瑞興 1996，



孫元勳、王穎 1989，Chen and Hsieh 2002，張義榮 2010)大多針對某一特定地點的混群進行組成描述，對於不同棲地差異、環境因子影響及種間交互關係等則較少觸及。且上述諸研究主要集中在中、低海拔山區，僅王穎及陳炤杰(1992)於太魯閣中、高海拔地區進行過混群組成的初步探討。因此，對於台灣高海拔地區混群的組成結構還不甚清楚；另外，環境因子對混群的影響也值得做進一步探討，兩者各有其貢獻性及價值。

結合上述，本研究有以下五點目的：

1. 了解台灣高海拔混種鳥群的組成結構；
2. 了解參與混群的鳥種是否傾向於生態同功群鳥類的特定集合；
3. 了解混群鳥種在混群及非混群時，在覓食空間的利用上是否有差異；
4. 探討鳥類混群與當地鳥類群聚組成及不同植群棲地等生物因子(biotic factors)的關係；
5. 探討鳥類混群與海拔高度、季節及溫度等非生物因子(abiotic factors)之關係。

藉由探討台灣高海拔地區鳥類混群組成，期望有助於了解台灣鳥類在低、中及高海拔上混群組成之共同性及差異性。此外，連結鳥類混群與環境因子間的關係，有助於了解台灣鳥類混群的形成機制與生態意義。最後，也藉此增加地處亞熱帶地區的混群研究，有助於了解不同緯度上驅動鳥類形成混群的機制是否有所差異。

研究區域



鳥類混群行為調查於 2013 年十月至 2014 年十二月間進行。研究樣區位於台灣中部太魯閣國家公園合歡山一帶(24°09' N, 121°17' E; 圖一)及玉山國家公園塔塔加一帶(23°28' N, 120°54' E; 圖二)，氣候均屬溫帶氣候型。

合歡山地區，沿中橫霧社支線(14 甲線)至鳶峰、小風口及大禹嶺，海拔範圍在 2500–3300 m 之間。氣候方面，根據 1991–2013 年中央氣象局合歡山地區的氣象資料統計，年均溫 5.7 °C，年平均降雨量 2311 mm。優勢植群組成從較低海拔的台灣二葉松(*Pinus taiwanensis*)，往上漸次被台灣冷杉(*Abies kawakamii*)所取代，其間夾雜著台灣鐵杉(*Tsuga chinensis*)、台灣雲杉(*Picea morrisonicola*)及台灣華山松(*Pinus armandi*)等。

塔塔加地區海拔 2500 m 以上，是沙里仙溪與楠梓仙溪的分水嶺。鄰近有麟趾山(2854 m)、鹿林山(2881 m)、鹿林前山(2862 m)以及玉山前峰(3239 m)等。根據中央氣象局阿里山測站(2413 m)1934–2009 年之氣候資料顯示年均溫為 10.8 °C，年平均降雨量 4075 mm。台灣二葉松為此區域主要優勢樹種，尚夾雜少數台灣華山松，及台灣鐵杉及台灣雲杉純林(方正儀 1997，全鴻德 2007)；常見草本植物則有玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis*)及高山芒(*Miscanthys transmorrisonensis*)。

研究方法



一、樣區及調查點之設置

為探討不同植群類型與混種鳥群組成結構之關係，除參考廖煥彰(2006)及黃可言(2011)的植群分類外，另依據實際觀察之植群結構差異，劃分出箭竹草原、二葉松林、鐵杉林、雲杉林及冷杉林等五個不同之棲地類型。本研究中所劃分的各植群樣區與組成介紹如下：

(一) 箭竹草原樣區

本樣區分別位於合歡山地區之合歡東峰步道沿線，海拔 3000–3100 m，及塔塔加地區之麟趾山稜線步道兩側，海拔 2700–2800 m。植群主要由玉山箭竹及高山芒組成，小灌木另有紅毛杜鵑(*Rhododendron rubropilosum*)及台灣馬醉木(*Pieris taiwanensis*)，並夾雜稀疏的台灣二葉松及台灣華山松幼木。

(二) 二葉松林樣區

本樣區分別位於合歡山地區大禹嶺一帶，海拔約 2600 m，及塔塔加地區鹿林山至鹿林前山之玉山林道沿線，海拔約 2800 m。優勢樹種為台灣二葉松，並有少數台灣華山松及台灣鐵杉散生其中。常見闊葉樹有玉山假沙梨(*Stranvaesia nitakayamensis*)及台灣紅榨槭(*Acer morrisonense*)。林下層玉山箭竹及高山芒密布。

(三) 鐵杉林樣區

本樣區分別位於合歡山地區鳶峰一帶，海拔 2600–2800 m，及塔塔加地區之麟趾山北坡，海拔約 2700 m。上層的優勢樹種為台灣鐵杉，樹高約 15–20 m，且有台灣華山松及紅檜(*Chamaecyparis formosensis*)散生其中。次冠層主要由闊葉樹組成，有玉山假沙梨、厚葉柃木(*Eurya glaberrima*)及台灣鵝掌柴(*Schefflera taiwaniana*)等，但數量不多。林下層密布玉山箭竹。此外，鳶峰地區因氣候潮溼，地被亦有不少蕨類。



(四) 雲杉林樣區

本樣區位於塔塔加鞍部至玉山前峰之北坡，海拔 2500–2800 m，優勢樹種為台灣雲杉，且形成大面積之純林，樹高可達 40 m，其中夾雜少數台灣華山松、台灣鐵杉及紅檜。次冠層主要由闊葉樹組成，常見有玉山木薑子(*Litsea morrisonensis*)、玉山假沙梨、厚葉柃木、銳葉柃木(*Eurya acuminata*)及台灣鵝掌柴等。地被植物因土壤深厚且陰溼，歧異度極高，許多蕨類、苔蘚類及箭竹夾雜其中。

(五) 冷杉林樣區

本樣區位於合歡山地區小奇萊登山步道之沿線，海拔高度 3100 m 以上。以台灣冷杉最具優勢，高度約 10–20 m，林下層密生玉山箭竹，地表以苔蘚類為主，植群結構單純。

合歡山地區包括有箭竹草原、二葉松林、鐵杉林及冷杉林樣區；塔塔加地區包括有箭竹草原、二葉松林、鐵杉林及雲杉林樣區。利用現有林道及自行開設之路徑，於各植群樣區中分別設置 4 個調查樣點進行鳥類群聚調查，32 個樣點皆給予編號(附錄一)，各調查點位置參見圖一及圖二。兩調查樣點之間至少相距 100 m，並盡量避開植群邊緣及地勢陡峭處，使其能有效察覺鳥類之活動及鳴唱聲。



二、混群行為

本研究將混群定義為：兩種以上的鳥類明顯朝同一方向移動，且一起活動覓食超過五分鐘(Hutto 1994)。另外，本研究將參與混群鳥種分為核心種(nuclear species)、跟隨種(follower)及短暫性伴隨種(temporary attendant)。混群中鳥種角色定義分別為：

- (1) 核心種：混群移動時屬於前位帶領者，且在混群中的個體數比例最高。
- (2) 跟隨種：長時間且高頻度跟隨核心種活動覓食之鳥種。
- (3) 短暫性伴隨種：短暫參與混群活動覓食，但未隨著混群持續移動之鳥種。

混群記錄採穿越線(line transect)調查法，僅在天氣狀況良好下調查，每次至少兩名調查員，在不同植群樣區內以步行方式沿林道或步道搜尋混群，每一個樣區每次至少連續調查五小時。當發現混群後，盡量在鳥群穿越林道或樹冠孔隙(canopy gap)時，以肉眼及望遠鏡迅速掃描該混群中的參與鳥種、數量及移動順序，並判定該混群之核心種，且持續追蹤鳥群，記錄能辨識個體之空間位置及行為，直到混群消失為止。當兩群不同的混群遭遇在一起時，若一起活動的時間超過五分鐘，則視為同一群，但兩混群一開始帶領的鳥種都定義為核心種。

待混群離開，整個觀察告一段落後，兩人再一起核對紀錄，並逐一確認每一鳥種數量，並以兩人紀錄之較大者為基準。混群觀察時間超過五分鐘以上的資料才會列入後續分析，且每筆完整紀錄的混群資料均有我參與觀察及記錄，以減少不同調查人員間的察覺誤差。

三、當地鳥類群聚組成及密度估算

在混群調查的同一時段內以定點計數法(point counts)(Buckland *et al.* 1993)進行樣區內鳥類群聚組成及密度估算。當地鳥類調查於 2013 年十月至 2014 年九月間進行，在天氣狀況良好情況下進行，且在日出後三小時內或日落前三小時完成調查。於各植群樣區中四個調查點各停留 10 分鐘，記錄此時段內所有能夠察覺到



的鳥種、數量、行為、性別及與調查者之間的水平距離。鳥類個體與調查員之水平距離以 10 m 為組距進行記錄。各樣區每月調查一次，四個調查點的調查順序則以隨機方式安排。

鳥類族群密度 $D(\text{No./ha})$ 以下列公式計算(Reynolds *et al.* 1980)

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

其中， n 為特定基礎半徑(specific basal radius)內記錄之總隻數； r 為某一鳥種的特定基礎半徑(m)； C 為調查次數。特定基礎半徑意指在此特定半徑範圍內，某一鳥種的個體都應可被有效察覺，因此不同鳥種具有不同的特定基礎半徑。其計算方式是先將所有調查點的資料合併，以 10 m 為一環帶依序往外計算出各環帶的個體密度，若在某一環帶之外所有環帶的個體密度小於該環帶密度的一半，就以該環帶的距離作為該鳥種的特定基礎半徑。倘若某一鳥種的資料過少而無法計算，則以被察覺特性相近種類之特定基礎半徑替代。

藉由上述鳥類混群及當地鳥類群聚調查，即可計算出各鳥種的混群頻度(flocking frequency)、混群傾向以及鳥種參與率(species participation rate)，其定義如下：

- (1) 混群頻度：個別鳥種在所有混群中出現的次數百分比。
- (2) 混群傾向：個別鳥種在混群及非混群中個體數之比例關係(Thiollay and Jullien 1998)。進行定點計數法時若記錄到混群，在計算混群傾向時則將此筆混群資料排除，以避免同一筆資料被重複計算。計算公式如下：

$$\text{混群傾向} = (\text{個別鳥種在混群中的個體數量}) / (\text{個別鳥種在混群及非混群中的個體數量})$$

- (3) 鳥種參與率：某一特定植群棲地中，每次調查(五小時)的混群參與鳥種及當地鳥類豐富度的比例關係。計算公式如下：

$$\text{鳥種參與率} = (\text{混群參與鳥種}) / (\text{混群參與鳥種} + \text{當地鳥類豐富度})$$



四、空間利用及生態同功群

為探討鳥類在混群及非混群中覓食空間利用上的差異，在進行混群及當地鳥類群聚調查的同時，針對高海拔普遍參與混群的鳥種進行覓食位置及行為觀察。當發現鳥類個體後，即記錄其出現時的覓食位置及高度。同一個體在單一次觀察中，只記錄一筆資料，以保持樣本的獨立性。本項記錄之微棲地可再細分為：

- (1) 覓食位置：分為地面、灌叢、喬木及空中四類。
- (2) 喬木位置：將喬木的高度層次(vertical zone)由下而上的均分為3段，分別為下層(lower stratum)、中層(middle stratum)及上層(upper stratum)。高度層次之定義分別為：
 1. 下層：喬木高度的下1/3段，包括部分枝葉層及較少分枝之樹幹部份。
 2. 中層：喬木高度的中間1/3段，為枝葉層。
 3. 上層：喬木高度的上1/3段，枝葉層到樹頂末梢之間。

鳥類生態同功群之分類根據本研究的覓食行為觀察及許皓捷(2003)與廖煥彰(2006)之分類結果做綜合判斷(附錄二)。本研究將24種參與混群的鳥種區分為下列9個類別(表一)：地面植食者(ground herbivore, GH)：酒紅朱雀；地面蟲食者(ground insectivore, GI)：栗背林鴿、白眉林鴿及鷓鴣；灌叢蟲食者(shrub insectivore, SI)：褐頭花翼、黃羽鸚嘴、深山鶯、繡眼畫眉及山紅頭；灌叢雜食者(shrub omnivore, SO)：金翼白眉、藪鳥；樹層蟲食者(tree insectivore, TI)：火冠戴菊、煤山雀、紅頭山雀、青背山雀及棕面鶯；樹層雜食者(tree omnivore, TO)：白眉鸚及赤腹鸚；樹層植食者(tree herbivore, TH)：冠羽畫眉、白耳畫眉及五色鳥；樹幹蟲食者(bole insectivore, BI)：茶腹鴨及紋翼畫眉；飛啄蟲食者(fly-catch insectivore, FI)：紅尾鸚。

五、環境因子

為探討混群組成結構與環境因子的關係，本研究分析的環境因子分為生物因子(biotic factor)及非生物因子(abiotic factor)，兩類環境因子如下：



(一) 生物因子

(1) 當地鳥類群聚組成及密度：在混群調查的同一時段內以定點計數法於各植群中的每個調查點停留 10 分鐘，進行當地鳥類群聚調查。

(2) 植群棲地因子：除上述所設置不同植群樣區之差異外，植群內部棲地因子則以廖煥彰(2006)、黃可言(2011)及本研究在 2015 年五月於合歡山地區所調查的植群形相結構及組成因子做分析。形相結構因子包括：

(a) 平均樹高(average tree height)：以紅外線測距儀及測高桿當輔助，並用目測方式估計各樣區內連續且鬱蔽的樹高(m)，並求其平均值。

(b) 枝葉覆蓋度(foliage cover)：以測高桿當輔助，並用目測方式估計各植群中的枝葉垂直覆蓋度。分別估計 0–0.5m、0.5–1m、1–2m、2–4m、4–6m、6–10m、10–15m、15–20m 及 >20m 等 9 個垂直層次內的枝葉覆蓋度(%)。

(二) 非生物因子

(1) 海拔高度(elevation)：以 Garmin(GPSMAP62stc)進行測量。每一筆混群紀錄皆以 GPS 定位，記錄混群出現的海拔高度及點位。

(2) 季節(season)：2014 年三月下旬於塔塔加地區發現有啣巢材之個體(e.g. 褐頭花翼、紅頭山雀)。因此，本研究將三月至八月定義為繁殖季，九月至二月為非繁殖季。

(3) 氣溫(air temperature)：於每個植群樣區內放置一個溫度監測器(HOBO ware pro)，並吊掛於離地 2m 且無陽光直射處，每 10 分鐘自動記錄溫度變化，每日會有 144 筆溫度取樣資料，而將 144 筆資料平均即為當日平均溫度。

資料分析



原始資料以 Microsoft Excel 建檔計算，群集分析(Cluster Analysis)、主成份分析(Principal Component Analysis, PCA)及 One-way ANOVA 以 R 3.1.3 軟體進行，迴歸分析、相關分析、Paired *t*-test 檢定、卡方檢定及費雪精確性檢定(Fisher's exact test) 以 SPSS 20.0 進行。

一、混群組成結構

首先將參與混群的鳥種依據其在各混群內的出現狀況，以階層群集分析(hierarchical clustering)進行分類。運用歐氏距離(Euclidean distance)計算各鳥種間的相似度矩陣，再以拔靴法(multistep-multiscale bootstrap resampling)(Shimodaira 2004) 利用 129 群的混群資料進行 1000 次的重複抽樣，最後以未加權算術平均對群法(unweighted pair-group method using arithmetic averages, UPGMA)連結各鳥種成一樹狀圖。

另外以修正的 Cole's 係數(Modified Cole's Coefficient)計算混群中任兩鳥種間的關聯程度(Cole 1949, Péron and Crochet 2009)。公式如下：

$$C(A, B) = \frac{a \times d - b \times c}{\sqrt{(a+b)(a+c)(d+c)(d+b)}}$$

a 為兩種鳥類(A 與 B)同時出現在混群中的次數，*b* 及 *c* 為 A 與 B 個別出現在混群中的次數，*d* 為兩者都未出現的次數。修正的 Cole's 係數介於-1 到 1 之間，數值越接近 1 表示 A 與 B 兩種鳥類高度正關聯，即兩者常會一起出現在同一個混群中，負值則為反相關。相關程度是否顯著，再以費雪精確性檢定進一步檢測 *a*, *b*, *c*, *d* 的出現頻率。



二、空間利用分析

以卡方檢定(chi-squared test)分析參與混群頻度大於 5% 的鳥種，在混群與非混群的覓食位置及對高度層次的利用上是否有顯著差異。高度層次利用分析將覓食位置中的地面及灌叢資料合併為下層進行分析。另外，計算各鳥種在參與混群及非混群時，覓食位置及高度層次利用的覓食區位寬度(niche breadth)，公式如下(Levins 1996)：

$$B = \frac{1}{\sum P_j^2}$$

P_j ：某鳥種利用各資源類別之比例

三、資料探勘之減維分析

以主成份分析(Principal Component Analysis, PCA)探討不同混群中參與鳥種組成及植群類型間的關係。主成份分析即利用原始變數組合成新變數，以達資料縮減目的，而新變數將盡可能解釋原來資料大部分的變異，藉由成份分析陡坡圖(scree plot)可了解各主成份對變異的解釋百分比，再以 PCA biplot 將主成份分析得分圖(score plot)及負荷量圖(loading plot)繪製在一起。資料進行分析前將混群中各鳥種的數量資料轉換成二位元資料(binary data)，即 0(沒出現)、1(有出現)資料型式進行分析。

四、環境因子及相關性分析

為比較不同植群棲地內參與混群鳥種數的差異，先進行 Levene 同質性檢定(Levene 1960)，再以 One-Way ANOVA 檢測其顯著性，若有顯著差異則進行事後比較(post-hoc analysis)，探討各植群樣區間的差異。混群參與鳥種數及個體數與海拔、氣溫、當地鳥種群聚組成及密度之相關性以皮爾森相關係數(Pearson's correlation coefficient)計算。顯著性的檢測則以迴歸分析(simple linear regression)進行。並以

Paired *t*-test 檢定繁殖季及非繁殖季各混群鳥種的混群傾向之差異。



結果



一、混群組成結構

研究期間共記錄到 50 種鳥類，其中有 24 種鳥類及 1 種哺乳動物參與混群(附錄二)。本研究共記錄到 129 群獨立且完整的混群。一年之中，以一月及二月記錄到的混群數量最多，三月即開始下降，四月至七月就非常不容易觀察到混群，到了八月混群現象又逐漸提高(圖三)。在一天的時段變化中，以早上 8–10 點間(28%， $n=36$)及下午 15–17 點間(28%， $n=36$)混群出現的頻度較高(圖四 a)，而在上午 6–8 點及下午 15–17 點這兩個時段最容易觀察到數量較大的混群，且越接近中午參與混群的個體數及出現頻率都會隨之下降(圖四 b)。

混群的鳥種組成有 2 至 9 種，平均 3.9 ± 1.6 種，其中 2 至 4 種組成混群的頻率最高(73%；圖五 a)。參與混群的 24 種鳥類中，出現頻度最高的是火冠戴菊(66%；表一)，其次為煤山雀(60%)及褐頭花翼(54%)，表示這三種鳥類在 129 個混群中有超過一半的出現機率。混群頻度 21–30% 的鳥種依序為：紅頭山雀、金翼白眉、深山鶯及青背山雀；混群頻度在 10–20% 的鳥種為：茶腹鵝、紋翼畫眉、山紅頭、冠羽畫眉及繡眼畫眉；混群頻度在 10% 以下的鳥種有：栗背林鴿、黃羽鸚嘴、鷓鴣、白耳畫眉、白眉林鴿、五色鳥、藪鳥、酒紅朱雀及棕面鶯。研究期間曾記錄到一種夏侯鳥：紅尾鵝(4%)及兩種冬候鳥：白眉鵝(1%)及赤腹鵝(1%)參與混群。此外也有觀察到條紋松鼠(5%)加入混群的現象。

參與混群個體數介於 5 到 105 隻，平均為 26.3 ± 21.9 隻，其中以 11 至 20 隻個體為一群最常見(43%；圖五 b)。混群內的鳥種數與個體數呈顯著正相關($r^2=0.34$ ， $P<0.001$ ， $n=129$ ；圖六)，即當混群中的鳥種數越多時，參與混群個體數也越高。

調查期間共記錄到 10 種鳥類曾扮演核心種的角色(圖七)。其中火冠戴菊(32%)為最常見之核心種，其他依序為：煤山雀(22%)、紅頭山雀(13%)、紋翼畫眉(12%)、褐頭花翼(7%)、黃羽鸚嘴(7%)、金翼白眉(3%)、繡眼畫眉(3%)、冠羽畫眉(2%)及



白耳畫眉(1%)。

就單一鳥種而言，各鳥種在混群中所擔任的角色不盡相同(圖八)，其中黃羽鸚嘴均擔任核心種(100%， $n=9$)；而青背山雀(100%， $n=30$)及茶腹鴨(100%， $n=19$)則都扮演跟隨種的角色，常見的跟隨種另有山紅頭(64%， $n=14$)及深山鶯(59%， $n=34$)等；短暫性伴隨種以栗背林鴿具最高比例(82%， $n=11$)，其次為冠羽畫眉(62%， $n=13$)。

依據各混群鳥種在 129 群中的出現頻度，利用階層群集分析，可將混群頻度大於 5% 的 14 種參與鳥類分為三群(圖九)。第一群包含茶腹鴨、火冠戴菊、煤山雀、紅頭山雀及青背山雀；第二群包含黃羽鸚嘴、山紅頭、繡眼畫眉、深山鶯及栗背林鴿；第三群包含冠羽畫眉、紋翼畫眉、褐頭花翼及金翼白眉。此結果顯示生態同功群相近的鳥種較常伴隨出現，第一群主要由樹冠層鳥種組成，第二、三群則主要由灌木層鳥種組成。

若就混群頻度 5% 以上的 14 種鳥類，計算其在混群中出現的關聯程度(Modified Cole's Coefficient)(表二)。結果發現火冠戴菊與煤山雀(0.44)、火冠戴菊與茶腹鴨(0.29)、煤山雀與茶腹鴨(0.25)及紅頭山雀與青背山雀(0.23)間具顯著正向關聯(Fisher's exact test, $P<0.05$)，即兩鳥種同時出現在混群中的機率顯著高於隨機發生的機率，上述五種鳥類皆屬樹冠層混群鳥種。紋翼畫眉與褐頭花翼(0.23)、紋翼畫眉與金翼白眉(0.32)、褐頭花翼與金翼白眉(0.46)及褐頭花翼與深山鶯(0.29)，彼此出現在混群的機率也相當高，均達顯著水準(Fisher's exact test, $P<0.05$)，山紅頭與深山鶯(0.24)、山紅頭與繡眼畫眉(0.30)、栗背林鴿與深山鶯(0.26)及栗背林鴿與山紅頭(0.25)，彼此也常伴隨出現，以上鳥類皆屬灌木層混群鳥種。此外，火冠戴菊與紋翼畫眉(-0.32)、火冠戴菊與褐頭花翼(-0.42)、火冠戴菊與金翼白眉(-0.35)、煤山雀與紋翼畫眉(-0.30)、煤山雀與褐頭花翼(-0.28)、煤山雀與金翼白眉(-0.46)及紅頭山雀與紋翼畫眉(-0.21)，彼此間具顯著負向關聯($P<0.05$)，意即這些組合同時出現在同一混群的機率低於隨機出現的機率。此結果顯示混群鳥種的組成具有偏好。



樹冠層混群及灌木層混群內的鳥種彼此間大多為正向的關係，較可能共同參與混群，但是此兩種類型間的鳥種彼此則常為負向的關係。

二、空間利用及生態同功群

10 種常見參與混群的鳥種，有部分在混群及非混群時表現出不同的覓食位置及高度層次(表三、表四)。紋翼畫眉、褐頭花翼及金翼白眉在混群與非混群之間，其覓食位置具有顯著差異(χ^2 test, $P < 0.001$; 表三)，其他 7 種鳥類則無差異。紋翼畫眉與褐頭花翼在參與混群時，覓食位置的區位寬度大於非混群，但金翼白眉則是非混群時較大。此外，火冠戴菊、煤山雀、紋翼畫眉、褐頭花翼及金翼白眉在高度層次上的區位寬度為混群大於非混群(χ^2 test, $P < 0.005$; 表四)。亦即混群時，這幾種鳥類對上、中、下三植群高度層次的利用變得較多樣而均勻。其他 5 種鳥類在高度層次上並無顯著差異。

參與混群的鳥種主要以食蟲性及雜食性為主，佔所有參與鳥種的 83%。三大類別(食蟲性、雜食性及植食性)的參與鳥種在混群傾向間有所差異(Brown-Forsythe One-way ANOVA, $P < 0.05$; 圖十)，其中食蟲性與植食性鳥種間的混群傾向具顯著差異(Dunn test, $P < 0.001$)，而食蟲性與雜食性鳥種($P = 0.1$)及雜食性與植食性鳥種($P = 0.9$)間則未達顯著水準。

三、混群與環境因子的關係

(一) 生物因子

在鳥類群聚的調查中，合歡山地區的鳥種豐富度(bird species richness)以鐵杉林最高，總共記錄到 32 種，其次依序為二葉松林 28 種、冷杉林 20 種，以及箭竹草原 11 種。塔塔加地區的鳥種豐富度以雲杉林最高，總共記錄到 37 種，其次依序為鐵杉林 32 種、二葉松林 24 種，以及箭竹草原 17 種。各植群棲地中各月的鳥類總密度(total density of bird)而言，以合歡山地區以鐵杉林之密度最高(16.5 No./ha)，

其他依序為冷杉林(15.7 No./ha)、二葉松林(8.5 No./ha)及箭竹草原(4.6 No./ha)；塔塔加地區也是以鐵杉林(26.3 No./ha)最高，其他依序為雲杉林(22.0 No./ha)、二葉松林(10.4 No./ha)、箭竹草原(5.8 No./ha)。一年各月的變化中，兩地區鳥種豐富度及總密度都在十二月最低，在三月逐漸升高，直至七月與八月再開始下降(圖十一、圖十二)。

24 種混群參與鳥種在繁殖季(表五)及非繁殖季(表六)的混群傾向，以黃羽鸚嘴在非繁殖季的混群傾向最高(100%；表六)。混群傾向大於 90%的鳥種依序為紅頭山雀、茶腹鵝及紋翼畫眉；混群傾向 80–90%有煤山雀及青背山雀；混群傾向 70–80%有火冠戴菊及繡眼畫眉；混群傾向 60–70%有紅尾鵲；混群傾向 50–60%有褐頭花翼、金翼白眉及山紅頭；混群傾向 50%以下依序為深山鶯、冠羽畫眉、栗背林鵲、鷓鴣、白耳畫眉、酒紅朱雀、白眉林鵲、五色鳥、棕面鶯、藪鳥、白眉鵲及赤腹鵲。

隨著當地鳥種豐富度的增加，參與混群的鳥種數也有隨之增加的趨勢，且呈顯著正相關($r^2=0.07$, $P<0.005$ ；圖十三)。此外，計算 10 種核心種在不同植群棲地中的密度比例，並且結合該鳥種在不同植群棲地中擔任核心種的比例，可以發現在某一植群棲地中若該鳥種在當地的族群密度越高則越容易成為該棲地混群中的核心種($r^2=0.43$, $P<0.001$ ；圖十四)。

合歡山地區鳥類混群($n=54$)之主成份分析由 13 種混群鳥種彼此間的出現頻度轉換成 13 個主成份軸，其特徵值即為各主成份之變異數，所佔百分比即該主成份對總變異的貢獻(表七 a)。第一主成份軸(28.06%)與第二主成份軸(16.43%)佔總變異的 44.49%。第一主成份軸中以金翼白眉(0.84)、褐頭花翼(0.80)、煤山雀(-0.80)及火冠戴菊(-0.80)等為主要貢獻變異量的鳥種(表八 a)；第二主成份軸以紅頭山雀(0.88)及青背山雀(0.71)的影響較大。

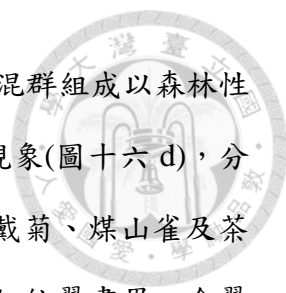
塔塔加地區鳥類混群($n=73$)之主成份分析，由 14 種混群鳥種彼此間的出現頻度轉換成 14 個主成份軸(表七 b)。第一主成份軸(25.59%)與第二主成份軸(13.29%)



佔總變異的 38.88%。第一主成份軸中以煤山雀(0.89)、火冠戴菊(0.88)、褐頭花翼(-0.79)及金翼白眉(-0.62)等為主要貢獻變異量的鳥種(表八 b);第二主成份軸以深山鶯(0.88)及紅頭山雀(0.50)的影響較大。

以第一及第二主成份軸繪製分布圖，並對照各鳥種之生態同功群分類及不同植群棲地在鳥類混群主成份變異梯度上的分布位置(圖十五、圖十六)。可以發現合歡山地區多數活動於樹冠層的鳥種，主要出現在第一主成份軸的左側(圖十五)，如火冠戴菊、煤山雀、青背山雀、茶腹鴨及紅頭山雀；第一主成份軸右側的鳥種較偏好在森林中、下層、灌叢及地面活動，如金翼白眉、褐頭花翼、紋翼畫眉及深山鶯。第二主成份軸上側的鳥種偏好於植群演替較初期及林冠層開闊的棲地活動，如山紅頭、栗背林鴿及深山鶯；下側以偏好植群演替後期的鳥種組成，如紋翼畫眉。合歡山地區的箭竹草原僅記錄到一群混群資料，位於第一主成份軸右側(圖十五 a)；二葉松林的混群多數分布於第一主成份軸的左側，且較偏向於第二主成份軸的上側(圖十五 b)，該樣區的混群組成以樹冠層鳥種居多，且有較多非森林性的鳥種，如山紅頭、栗背林鴿及深山鶯等；鐵杉林及冷杉林的混群多數分布於第二主成份軸的下側(圖十五 c、d)，該區域的混群組成較缺乏非森林性鳥種，反之偏好在演替後期植群棲地活動的紋翼畫眉則較為常見。

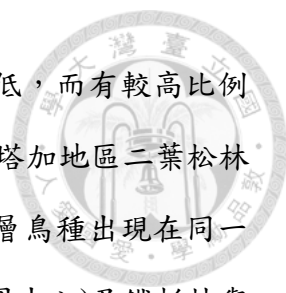
塔塔加地區多數活動於樹冠層的鳥種，如火冠戴菊、煤山雀及茶腹鴨，其分布位置主要在第一主成份軸的右側；左側則以偏好森林中下層、灌叢及地棲性的鳥種所組成，如褐頭花翼、金翼白眉及紋翼畫眉(圖十六)。第二主成份軸的上側較偏好活動於非森林型態或林冠層較開闊的鳥種組成，如深山鶯、栗背林鴿及山紅頭；下側的鳥種較偏向森林演替後期及林冠層鬱閉的棲地活動，如紋翼畫眉。塔塔加地區的箭竹草原的混群大多分布在第一主成份軸的左側及第二主成份軸的上側(圖十六 a)，混群組成以褐頭花翼、金翼白眉、深山鶯及黃羽鸚嘴最為常見；二葉松林的混群大多分布在第二主成份軸的上側(圖十六 b)，混群鳥種組成較為多樣，且有許多非森林性鳥種，如深山鶯、栗背林鴿、黃羽鸚嘴及山紅頭等；鐵杉林及



雲杉林的混群則大多分布在第二主成份軸的下側(圖十六 c、d)，混群組成以森林性鳥種為主。此外，雲杉林混群組成的分布有明顯區分為兩群的現象(圖十六 d)，分布在第一主成份軸右側的混群以樹冠層鳥種組成為主，如火冠戴菊、煤山雀及茶腹鵝，而分布在第一主成份軸左側的混群以灌木層鳥種為主，如紋翼畫眉、金翼白眉及褐頭花翼。

此外，將混群頻度大於 5% 的 14 種鳥類(表一)依據覓食區位(表三、表四)及鳥類生態同功群分類(附錄二)及文獻做綜合判斷，將 14 種鳥類分為兩大類別：(1)樹冠層鳥種：火冠戴菊、煤山雀、紅頭山雀、青背山雀、茶腹鵝及冠羽畫眉；(2)灌木層鳥種：褐頭花翼、金翼白眉、深山鶯、紋翼畫眉、繡眼畫眉、山紅頭、栗背林鴿及黃羽鸚嘴。其中，火冠戴菊、煤山雀、紅頭山雀、青背山雀及茶腹鵝在混群及非混群時，覓食位置都是在喬木上(表三)，且在覓食高度層次上也都在中、上層為主(表四)，因此將其歸類為樹冠層鳥種。本研究對於冠羽畫眉的覓食觀察樣本較少，因此參考許皓捷(2003)及廖煥彰(2006)之分類(附錄二)，將其歸類在樹冠層鳥種。此外，褐頭花翼、金翼白眉、深山鶯及黃羽鸚嘴主要都在灌叢覓食(表三)，且覓食高度也都集中在中、下層(表四)，因此將其歸類為灌木層鳥種。雖然紋翼畫眉主要在喬木上覓食(表三)，但在覓食高度層次上主要還是在中、下層活動(表四)，丁宗蘇(1993)也提及到紋翼畫眉較常活動於林下的樹木層及灌叢，再加上紋翼畫眉在高海拔地區較常與灌木層鳥種一起組成混群活動(圖九、表二)，因此將其歸類為灌木層鳥種。繡眼畫眉在高海拔地區主要出現在針闊葉混淆林中，且常於塔塔加雲杉林中的林下灌木層活動。丁宗蘇(1993)及 Chen and Hsieh (2002)也指出繡眼畫眉偏好在灌木層中覓食，因此本研究將其歸類為灌木層鳥種中。山紅頭及栗背林鴿則參考許皓捷(2003)及廖煥彰(2006)之分類結果(附錄二)，將兩者都歸類為灌木層鳥種。

藉由上述樹冠層及灌木層鳥種的分類做為依據，依照混群鳥種組成的差異可再將混群分為樹冠層混群、灌木層混群及樹冠層與灌木層鳥種一起組成的複合混



群等三大類別。發現合歡山地區二葉松林的灌木層混群比例最低，而有較高比例的複合混群，但與鐵杉林及冷杉林之間無顯著差異(圖十七)。塔塔加地區二葉松林也有較高比例的複合混群，而鐵杉林及雲杉林的樹冠層與灌木層鳥種出現在同一個混群的比例較低，且二葉松林與雲杉林($\chi^2=20.88$, $P<0.001$; 圖十八)及鐵杉林與雲杉林($\chi^2=6.36$, $P<0.05$)之間不同類型混群的比例有顯著差異，而二葉松林與鐵杉林間的差異也接近顯著水準($\chi^2=5.81$, $P=0.05$)。更進一步比較森林性棲地間各混群中參與鳥種數的差異，發現合歡山地區三種不同植群間並無差異，但二葉松林的參與鳥種數有較高的趨勢(圖十九)。塔塔加地區三種植群間有顯著差異(One-way ANOVA, $F=3.32$, $P<0.05$, $df=2$; 圖二十)，其中二葉松林的參與鳥種數顯著高於雲杉林(Post-hoc test (LSD), $P<0.05$)，而二葉松林與鐵杉林($P=0.06$)及鐵杉林與雲杉林($P=0.60$)間無顯著差異。

(二) 非生物因子

鳥類混群也會受到海拔高度的影響，在高海拔地區(>2500m)參與混群個體數會隨著海拔升高而下降，呈顯著負相關($P<0.01$; 圖二十一 a)，混群中的鳥種數與海拔梯度間也呈負相關但未達顯著水準($P=0.18$; 圖二十一 b)。高海拔鳥類混群主要出現在非繁殖季，鳥類的混群傾向具明顯季節性變化(paired t -test, $P<0.001$; 圖二十二)，各鳥種在非繁殖季的混群傾向均高於繁殖季。當氣溫降低時，混群數量及鳥種參與率都會隨之增高，呈顯著負相關($r^2=0.21$, $P<0.001$; $r^2=0.27$, $P<0.001$; 圖二十三)。

討論



一、混群動態與組成結構

在每月混群的調查中，發現高海拔地區的混群主要出現在九月至二月，而三月份則明顯下降，到八月份才又開始形成混群。合歡山及塔塔加地區每月混群數量變化的趨勢並不一致，這跟此兩地氣候狀況不同應該有所關連。十二月及一月是合歡山地區氣溫最低的兩個月，樣區內大多有積雪，尤其冷杉林及箭竹草原樣區的積雪高度都超過 15 cm。雪季期間高海拔地區鳥類有向下遷移的現象(王穎、陳炤杰 1992)，特別是合歡山的樣區已接近山頂，會留在當地活動的鳥種及數量已非常稀少，不易形成混群，導致合歡山地區十二月及一月混群數量不多。本研究在三月份的調查中，即已觀察到褐頭花翼及紅頭山雀有啣巢材的行為，繁殖季初期鳥類配對的行為很可能是造成三月份混群解散的原因(Powell 1979)。

在一天的變化中，越接近中午時刻，混群的數量及參與鳥種數都隨之下降。Poulsen (1996)於厄瓜多爾(Ecuador)高海拔次生林的研究發現混群主要集中在早上 7-8 點，而在下午時段則不易觀察到混群。張義榮(2009)於溪南山中海拔地區的研究也發現混群出現的時段並不平均，以早上 7-9 點及下午 2-4 點兩個時段最多，這與本研究較為相似。一般而言早晨時段是鳥類的活動及鳴唱高峰，之後隨時間遞減，在日落前會再次升高(Robbins 1981)。在台灣的鳥類群聚研究中也有類似的現象(e.g. 丁宗蘇 1993)，因此，混群出現時段不平均的現象可能與當地鳥類活動模式有關，且在不同地理區域或棲地間可能也會有差異。


過去研究指出混群組成結構也會受到候鳥加入的影響(Poulsen 1996, Hutto 1994)。Hutto (1994)發現墨西哥的混群有超過一半的參與鳥種及個體數是冬候鳥。本研究記錄到的 129 群混群中，有 21 種留鳥、1 種夏候鳥及 2 種冬候鳥(表一)。其中紅尾鵯在八月至九月期間參與混群，且有兩次觀察到成鳥帶著亞成鳥在混群中覓食。而白眉鶇及赤腹鶇僅在二月份的調查觀察到參與紋翼畫眉所帶領的混群。



因此，台灣高海拔混群主要還是由留鳥組成，僅偶爾加入少數的候鳥。

許多研究發現哺乳動物也有參與混種鳥群的現象(Terborgh 1990, Kotagama and Goodale 2004, Schmidt *et al.* 2008, Oommen and Shanker 2010, Vivek *et al.* 2011)，例如 Kotagama and Goodale (2004)發現斯里蘭卡有 4 種松鼠及 1 種猴子會參與混群覓食，並推測哺乳動物參與混群可能是借助鳥類的警戒來降低被天敵捕捉的機會。Schmidt *et al.* (2008)發現北美洲的東部花栗鼠(*Tamias striatus*)常與簇絨山雀(*Baeolophus bicolor*)一起活動，當花栗鼠聽到山雀的集體驅趕叫聲(mobbing calls)時常會出現逃離行為。Vivek *et al.* (2011)報導印度地區的褐臉雀鷗(*Alcippe poioicephala*)、方尾鶇(*Culicicapa ceylonensis*)、大盤尾(*Dicrurus paradiseus*)及暗紋松鼠(*Funambulus sublineatus*)的混群關係，三種鳥類都會尾隨暗紋松鼠覓食，且會捕捉暗紋松鼠活動時所驚擾出的昆蟲為食。本研究在合歡山及塔塔加地區共觀察到 7 次條紋松鼠以單隻形式加入混群的現象，且都是扮演跟隨者的角色，並未觀察到有鳥類尾隨條紋松鼠的行為。條紋松鼠較常參與樹冠層核心種(e.g. 火冠戴菊、煤山雀及紅頭山雀)所帶領的混群，且曾記錄到條紋松鼠在混群中捕食蛾類的行為。因此，條紋松鼠參與混種鳥群是為了借助鳥類的警戒來降低捕食風險或是增加覓食效率，在未來探討鳥類與哺乳類間的混群關係時，是個值得深入探討的課題。

混群的鳥種組成，幾乎都不是隨機的。兩種鳥類一起出現在混群中，除了需要同樣分布在同一海拔帶的棲地外，也需要同樣偏好樹冠層或灌木層。例如常在高海拔針葉林樹冠層中活動的火冠戴菊與煤山雀(Modified Cole's Coefficient=0.44；表二)，彼此同時出現在混群中的機率非常高。同樣地，紅頭山雀與青背山雀(0.23)一起出現在混群中的機率也很高，兩種都是中海拔闊葉林及針闊葉混淆林中常出現在樹冠層的鳥類(丁宗蘇 1993, Koh *et al.* 2006, 葛兆年等 2009)，海拔分布相當近似(丁宗蘇 1993)。而就不同海拔及林相的組合而言，例如火冠戴菊與紅頭山雀(0.09)或與青背山雀(0.11)及煤山雀與紅頭山雀(0.12)或與青背山雀(-0.01)，彼此較趨向於隨機組合的機率。此外，常於高海拔灌木層活動的褐頭花翼與金翼白眉(0.46)

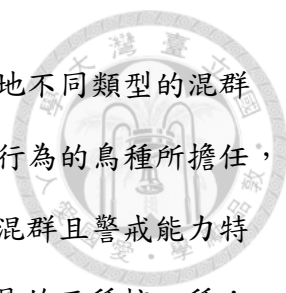


或與深山鶯(0.29)，出現在同一混群的機率也相當高，三者主要都是分布於針闊葉混淆林以上的鳥種(丁宗蘇 1993)。雖然紋翼畫眉大多分布在中海拔地區，但在合歡山的鐵杉林樣區及塔塔加的鐵杉林、雲杉林樣區中則有不少數量，且紋翼畫眉較常活動於林下的樹木層及灌叢(丁宗蘇 1993)。因此，本研究也常觀察到紋翼畫眉與褐頭花翼(0.23)或與金翼白眉(0.32)於演替後期的植群中組成混群。繡眼畫眉是中、低海拔混群優勢的核心種，且山紅頭(89%)經常會參與繡眼畫眉的混群(Chen and Hsieh 2002)。本研究也發現繡眼畫眉與山紅頭(0.30)一起出現在混群的機率也很高。由此可見，常一起出現在混群中的鳥類大多是活動於同一海拔帶、林相或同樣偏好樹冠層或灌木層的鳥種。

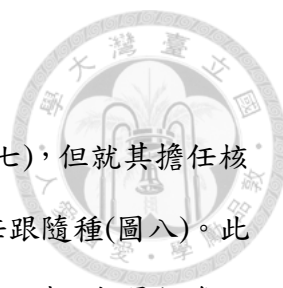
熱帶地區的混群常有固定的活動範圍，甚至混群間會有明顯的領域性(Powell 1979, Poulsen 1996)。台灣過去的混群研究大多沒明確指出混群是否有固定的活動範圍，僅林瑞興(1995)於福山試驗林曾針對繡眼畫眉的鳥群進行活動範圍的探討，發現繡眼畫眉鳥群在非繁殖季的活動範圍介於 17.8 至 31.8 公頃間，且不同鳥群間的活動範圍會有重疊的現象，但並無明顯的領域行為。本研究並未對鳥類進行繫放及追蹤，因此無法確定高海拔混群是否有固定的活動範圍，但曾在不同月份但相近的時段及地點觀察到組成結構類似的混群。研究期間也曾記錄兩個混群遭遇在一起的現象，但並沒有觀察到參與鳥種間有出現驅趕及警戒行為。未來若可以進行混群鳥種的繫放及定位追蹤，將會是重要且關鍵的突破，對於了解混群動態與組成結構都能有很大的助益。

二、混群鳥種的角色關係

要定義混群中各鳥種所擔任的角色是非常不容易的工作(Greenberg 2000)，但當鳥類聚集成混群活動時，還是可以根據牠們在混群中的數量比例和移動順序，以及參酌各鳥種的混群頻度及混群傾向來定義其扮演的角色(Winterbottom 1949, Moynihan 1960, 1962, Hutto 1994, Kotagama and Goodale 2004)。一般可將參與鳥種



區分為核心種(帶領者)及跟隨種。Shidar *et al.* (2009)分析世界各地不同類型的混群資料後,發現核心種大多是由高群聚性(gregarious)或有合作生殖行為的鳥種所擔任,另外 Goodale and Kotagama (2005)也將非群聚性但高頻度參與混群且警戒能力特佳的大盤尾等飛擊型鳥類定義為核心種。台灣高海拔地區最常見的三種核心種:火冠戴菊、煤山雀及紅頭山雀在非繁殖季期間常會聚集成群活動,且在混群中的平均個體數至少有 8 隻以上(表一),屬高群聚性的鳥種。本研究中觀察到具合作生殖行為的核心種只有冠羽畫眉,而冠羽畫眉在非繁殖季的混群頻度及混群傾向並不高,且在混群中有超過一半的比例是擔任短暫性伴隨種的角色(圖八)。這可能與冠羽畫眉在非繁殖季時取食高比例的花蜜及果實有關(陳炤杰、周蓮香 1999),因花朵及果實在森林中的分布型式與昆蟲不大相同,因此冠羽畫眉與混群在覓食策略上也有所差異,較不易長時間一起覓食。研究期間也有觀察到少數由繡眼畫眉所帶領的混群,雖然繡眼畫眉是中、低海拔地區的優勢核心種(Chen and Hsieh 2002),但因高海拔地區已接近其地理分布邊緣,又受到林相的限制,較不易形成數量龐大的鳥群。因此,本研究中繡眼畫眉有超過一半的比例是擔任跟隨種的角色(圖八)。此外,黃羽鸚嘴在非繁殖季常組成龐大的鳥群,曾觀察到 60 隻以上個體一起活動,很少看到單獨或成對的個體。本研究並未觀察到非群聚性且警戒能力特佳的核心種。Shidar *et al.* (2009)指出跟隨種大多是體型較小的食蟲性鳥類,且多數的警戒能力並不佳。Chen and Hsieh (2002)也推測山紅頭在混群中很可能是借助繡眼畫眉的警戒能力,而省去不少警戒時間,因此其出現在混群中的機率高達 89%。本研究中的青背山雀、茶腹鵝、深山鶯及山紅頭等常見的跟隨種均為食蟲性鳥類,且在參與混群期間很少聽到牠們的叫聲,混群中主要都是由核心種所發出的警戒聲及吵雜聲為主,有可能是因為牠們在混群中能較依賴核心種的警戒能力,而可花費較少時間來警戒。此外,上述四種跟隨種常以單獨或成對參與混群,且平均個體數都少於 3 隻(表一)。由此可見高海拔地區的混群還是以核心種鳥群為主體,再加上少數當地其他跟隨種鳥類所組成,這樣的混群結構跟台灣低海拔地區以繡眼畫

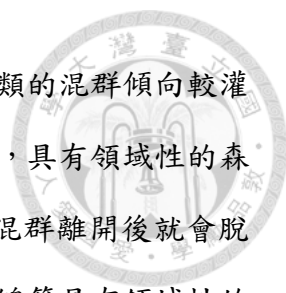


眉為核心種的混群相當近似(Chen and Hsieh 2002)。

火冠戴菊及煤山雀雖然是高海拔混群中最常見的核心種(圖七)，但就其擔任核心種的比例而言，兩者都少於 50%，並有超過一半的比例是擔任跟隨種(圖八)。此現象主要是因為火冠戴菊與煤山雀常一起出現在混群中(表二)，此時，數量較多的一方，常會成為前位帶領者的角色，數量較少的一方則會跟隨對方活動，而使得兩鳥種在擔任核心種的比例上不如預期的高。因此，擔任核心種除了鳥類本身的特性外，在混群中的個體數量也是重要的因素。本研究發現黃羽鸚嘴常組成數量龐大的鳥群，平均個體數約 30 隻(表一)，也是唯一在混群中僅擔任核心種的鳥種。數量龐大的黃羽鸚嘴在箭竹草叢中活動時，常會出現明顯的吵雜聲及擾動，會吸引許多其他鳥種加入。王穎及孫元勳(1989)於太魯閣國家公園中、低海拔的混群觀察中，發現粉紅鸚嘴在混群中的平均個體數有 63.2 隻，最高紀錄為 145 隻。兩者均為鸚嘴科(*Paradoxornithidae*)的鳥類，本身即是高群聚性鳥種，常形成龐大鳥群(Severinghaus 1987)。在黃羽鸚嘴所帶領的混群中，數量龐大的黃羽鸚嘴只在箭竹叢中活動(表三)，而在覓食高度層次上也都僅待在下層(表四)，與其他核心種的覓食策略有些微差異。在混群移動時，其他跟隨種都明顯尾隨在黃羽鸚嘴鳥群後面，行為上較像是依附在鳥群中，藉由黃羽鸚嘴大量個體的活動驚擾出箭竹叢的昆蟲來增加捕食機會，因此彼此間的交互作用可能較傾向於一方受益另一方不受影響的片利關係。

三、混群鳥種的覓食生態

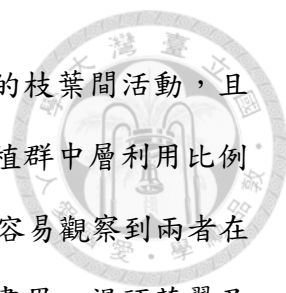
一般而言，混群的鳥種組成大多以食蟲性鳥類為主(Powell 1979, Hutto 1994, Kotagama and Goodale 2004, Shidhar *et al.* 2009)。因為食蟲性鳥類的食物來源較植物性食物不可預測且分散。因此，多數食蟲性鳥類藉由組成混群來提高覓食效率(Shidhar *et al.* 2009)。本研究中參與混群的鳥種也是以食蟲性鳥類為主，且食蟲性鳥類的混群傾向顯著高於植食性鳥類。但並非所有參與混群的食蟲性鳥類都有較



高的混群頻度及混群傾向。Zou *et al.* (2011)發現混群中樹冠層鳥類的混群傾向較灌木層鳥類高。Powell (1979)在哥斯大黎加中海拔森林的研究指出，具有領域性的森林底層鳥類僅在混群經過其領域時偶爾會短暫加入混群，而待混群離開後就會脫離，且大多是單獨個體。王穎及陳炤杰(1992)發現藪鳥與栗背林鴿等具有領域性的底層鳥種很少參與混群(羅柳墀 1987，劉良力 1990)，且在混群中的數量並不多。本研究也發現栗背林鴿、白眉林鴿及鷓鴣等地面蟲食者的混群頻度均低於 10% (表一)，且混群傾向也是所有參與混群的食蟲性鳥類中最低的，依序為栗背林鴿(23.3%)、鷓鴣(17.2%)及白眉林鴿(14.3%)，這可能與栗背林鴿及白眉林鴿在非繁殖季仍具有領域性有關。此外，Hutto (1988)指出常在灌叢覓食的鳥類，可能因所處的棲地枝葉密度高且鬱閉而不利快速移動，所以不易跟上移動迅速的冠層混群，而較少參與混群。本研究在混群中觀察到的鷓鴣即為地面蟲食者且常於灌叢活動(丁宗蘇 1993，廖煥彰 2006)，混群頻度僅 4%。因此，鳥種間食性、領域性及覓食區位的差異都是影響鳥類是否參與混群的重要因素。


當不同鳥種共同組成混群覓食時，各鳥種仍會在各自偏好的位置上覓食(Gibb 1954, MacArthur 1958)，但改變覓食行為(Sullivan 1984)及覓食位置(Austin and Smith 1972)的報導仍時有所見。本研究發現紋翼畫眉、褐頭花翼及金翼白眉在非混群及混群狀況下的覓食區位有顯著差異(表三)。其中紋翼畫眉在非混群時，常組成小規模的鳥群沿著喬木的主幹及分枝啄食；但與褐頭花翼及金翼白眉一起活動時，較容易觀察到紋翼畫眉於高箭竹叢及林下的灌木層覓食。褐頭花翼在非混群時，有部份的個體會到地面及喬木的枝幹上啄食；而參與混群時，常能觀察到褐頭花翼沿著喬木的主幹往上活動，甚至會到達枝葉層覓食，此現象在二葉松林中較為常見。金翼白眉在非混群時，常可觀察到單獨或成對個體在地面覓食；當牠們在混群中，較常在灌叢及喬木的枝幹上覓食。因為金翼白眉在非混群時有較多比例於地面覓食，所以覓食位置的區位寬度反而較參與混群時大。

此外，有 5 種鳥類的覓食高度在非混群及混群時有顯著差異(表四)。常見的樹



冠層混群核心種火冠戴菊及煤山雀在非混群時，主要在樹冠層的枝葉間活動，且不太會出現在林下的樹木層及灌叢中；但在混群中，兩者對於植群中層利用比例都明顯提高(表四)，尤其在擔任核心種且個體數多的情況下，更容易觀察到兩者在植群中層活動的現象。此外，灌木層混群中常見的核心種紋翼畫眉、褐頭花翼及金翼白眉也有類似的現象。紋翼畫眉在非混群時較少於植群下層活動(13.3%)，而在混群時對於植群下層(27.5%)及上層(9.8%)的利用比例均有增加的現象(表四)。褐頭花翼與金翼白眉在非混群時主要都在植群下層活動(>80%)；當兩者參與混群時，覓食高度則有往植群中層拓展的現象，甚至曾觀察到褐頭花翼在植群上層活動(6.7%)。本研究發現多數擔任核心種的鳥類在混群時的覓食高度較容易有變化，表示核心種在混群中對於上、中、下三植群高度層的利用變得較多樣而均勻，使區位寬度都變大。反之，青背山雀、茶腹鴨及深山鶯等常見的跟隨種在覓食高度及區位寬度上則無顯著差異。Chen and Hsieh (2002)發現擔任核心種的繡眼畫眉在混群中的區位寬度較其他的跟隨種大，與本研究發現多數擔任核心種的鳥類，其區位寬度都較大的現象類似。Hino (1998)指出某些鳥類可能是藉由加入混群覓食而間接增加自己的覓食區位寬度。台灣的混群大多是以核心種一種獨大的組成結構(e.g. Chen and Hsieh 2002)，因此當單種群的個體數增加時，種內的競爭壓力也會隨之提高。本研究即發現常在樹冠層活動的鳥種(e.g. 火冠戴菊及煤山雀)在參與混群時，覓食高度有往中、下層拓展的趨勢。反之，常於灌木層活動的鳥種(e.g. 褐頭花翼及金翼白眉)在參與混群時，覓食高度則會往植群的中、上層拓展。因此，核心種在混群中可能藉由拓展自己的覓食區位來降低種內競爭壓力以增加覓食效率。

本研究發現覓食區位較相似的鳥類經常會一起出現在混群中，例如於樹冠上層活動的火冠戴菊與煤山雀；灌木層活動的褐頭花翼、金翼白眉及深山鶯(表二)。就競爭理論而言覓食重疊度越高的兩個物種，彼此的競爭壓力越大，應該會避免一起活動。過去的混群研究常有競爭理論無法圓滿解釋的現象，而近年來許多研究指出種間合作關係在混群中也扮演重要的角色(Bruno *et al.* 2003, Goodale *et al.*

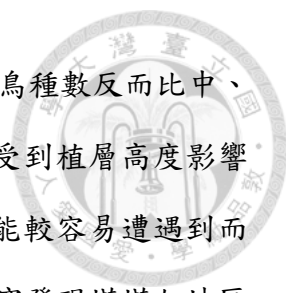


2010)。生態區位相似的物種所利用的資源及天敵也較為相似，一起結群活動便能更有效率的分享彼此的訊息(Thiollay and Jullien 1998, Sridhar *et al.* 2012)，所以混群內種間競爭壓力可能比過去的認知來得低(Hsieh and Chen 2011, Sridhar *et al.* 2012)。因此，以合作的角度來看，數種鳥類長時間一起覓食，彼此之間要能利多於弊才值得結群在一起。

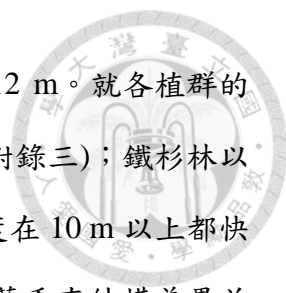
四、混群組成結構與環境因子間的關係

混群調查大多採穿越線法進行，以穿越線法調查能夠增加調查面積且有較高機率遇到混群。但若要探討環境因子對當地混群的影響，穿越線法則較不易以系統性的方式收集環境資料。近年來，有混群研究以定點調查(point count)的方式進行(Lee *et al.* 2005, Zou *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2013)，例如 Lee *et al.* (2005)在馬來西亞探討棲地干擾對混群的影響，選取了三種棲地類型共 15 個樣點，而每個樣點的停留時間為 1 小時。Zhang *et al.* (2013)在中國廣東探討三種不同演替階段森林與混群間的關係，於各林相中的穿越線上選取 10 個樣點進行定點調查，並測量每樣點(5 m × 5 m)的植群組成。台灣過去的混群調查以穿越線法為主，本研究除了以穿越線法觀察混群外也加入了定點調查法，因此較容易與環境因子相互連結，尤其配合當地鳥類群聚調查即可計算出各鳥種的混群傾向，對於不同鳥種間混群行為的差異能有更深入的了解，例如不同生態同功群鳥類的混群傾向差異(圖十)、各鳥種混群傾向在季節上的變化(圖二十二)等。此外，結合鳥類群聚調查與混群調查也能釐清各鳥種參與混群的比例，若再與溫度監測結合，便可了解溫度變化對當地鳥類參與混群的影響(圖二十三)。因此，鳥類群聚組成是影響混群組成結構的重要因子(Knowlton and Graham 2011)，未來在進行混群研究應配合鳥類群聚調查，才能對當地混群組成結構有更深入的了解。

在結構複雜及樹木高大的熱帶低地雨林中，混群常可分為樹冠層混群及灌木層混群(Munn 1985, Powell 1985, Terborgh *et al.* 1990)。Poulsen (1996)於厄瓜多爾高




海拔次生林研究混群的組成及領域關係時，發現當地混群的參與鳥種數反而比中、低海拔的混群鳥種數來的高，並提出參與混群的鳥種數可能會受到植層高度影響的概念。因為在樹高較低的次生林中，樹冠層及灌木層混群可能較容易遭遇到而一起活動，造成混群中參與鳥種數比較高(Poulsen 1996)。本研究發現塔塔加地區也有類似的情形，不同植群間各混群類型出現比例有顯著差異(圖十八)。二葉松林中的樹冠層及灌木層鳥類較容易在同一個混群中出現，而形成複合混群活動。反之，在高大的雲杉林中複合混群出現的比例最低。更進一步比較各植群間混群鳥種數的差異，發現複合混群比例最高的二葉松林，其參與鳥種數也最多，且顯著高於雲杉林。根據廖煥彰(2006)於塔塔加地區測量的植群資料顯示，二葉松林平均高度約 11.8 m；鐵杉林約 15.8 m；雲杉林約 32 m。其中二葉松林與雲杉林之間的高度落差將近 3 倍，因此樹高的差異可能是造成樹冠層及灌木層鳥種在雲杉林中不易組成複合混群的原因之一，而各自以樹冠層及灌木層混群的形式出現，較接近熱帶雨林的混群情況。反之，二葉松林因高度較低，空間壓縮的效應使樹冠層及灌木層鳥種較容易碰到，甚至形成複合混群一起活動，與 Poulsen (1996) 在厄瓜多爾高海拔次生林觀察到的混群較相近。此外，Ding *et al.* (2008) 計算出各植群中不同高度層的枝葉覆蓋度，發現二葉松林與鐵杉林在 6–10 m 間的枝葉覆蓋度最高(>75%；附錄三)，而 10 m 以上即快速遞減。相反地，雲杉林中 2–4 m 間的枝葉覆蓋度最低(<50%；附錄三)，在 10 m 以上開始遞增，且在 20 m 以上的枝葉覆蓋度達到 95%。相對而言，枝葉覆蓋度越高的位置應能提供較多的食物及微棲地供鳥類利用，雲杉林中因次冠層缺乏枝葉的覆蓋，此間隙(gap)很可能是影響樹冠層與灌木層鳥種不易形成複合混群的重要因子，並且間接影響參與混群的鳥種數。此外，合歡山地區也有類似的情形，在二葉松林複合混群的比例也較鐵杉林及冷杉林高，但彼此間的差異都未達顯著水準(圖十七)。根據黃可言(2011)於合歡山地區鳶峰路段的鐵杉林及小奇萊沿線的冷杉林所測量的植群資料，顯示鐵杉林平均高度約 17.7 m；冷杉林約 12.7 m。此外，本研究於合歡山各植群中所測量的森林高



度及各植群枝葉垂直覆蓋度資料，顯示二葉松林的平均高度約 12 m。就各植群的枝葉垂直結構，發現二葉松林在 2–4 m 間的枝葉覆蓋度最高(附錄三)；鐵杉林以 6–10 m 間最高；冷杉林以 4–6 m 間最高，三個植群的枝葉覆蓋度在 10 m 以上都快速遞減。合歡山地區的二葉松林、鐵杉林及冷杉林的高度及枝葉垂直結構差異並不大，因此沒有類似塔塔加雲杉林的樹冠層及灌木層混群明顯分開的現象，而三個植群內的複合混群比例都有 30% 以上。更進一步比較各植群間混群鳥種數的差異，發現複合混群比例最高的二葉松林，其參與鳥種數較高(圖十九)，但各植群間的差異並未達顯著水準。因此，植群的高度及枝葉垂直結構會影響鳥種的覓食層次及分布位置，使不同植群棲地間的混群組成結構產生差異，進而也會影響混群參與鳥種數。


合歡山及塔塔加地區相同植群棲地(箭竹草原、二葉松林及鐵杉林)的混群類型比例也有些許的差異，特別是在箭竹草原及二葉松林樣區(圖十七、圖十八)。首先，在箭竹草原中鳥類並不容易形成混群，在樣本數少的情況下，資料的變異會較大。此外，兩地區的棲地特性也有些微的差異，合歡山的草原樣區主要以箭竹及高山芒所組成，而塔塔加的草原樣區則有較多的二葉松小樹。研究期間，合歡山地區僅觀察到一群由褐頭花翼、金翼白眉及深山鶯所組成的混群；塔塔加地區大多由褐頭花翼、黃羽鸚嘴、深山鶯及鷓鴣所組成的混群，且曾記錄過兩次單獨個體的煤山雀一起活動，因此在塔塔加箭竹草原樣區內有 40% 的複合混群的現象(圖十八)。兩地區二葉松林的混群類型比例差異最大，合歡山地區二葉松林的林下層主要由高山芒所組成，而塔塔加地區二葉松林的林下層主要由箭竹所組成，且合歡山二葉松林內的褐頭花翼及金翼白眉密度並不高，可能也是造成灌木層混群較少的原因之一。兩地區鐵杉林樣區的植群結構差異並不大，僅合歡山鐵杉林的地被層有較多的蕨類，所以兩地區在混群類型的比例上較為相似。因此，未來在進行混群相關研究時，除了需考慮當地植群垂直結構的差異外，不同地區的棲地特性也是需要注意的影響因子。



熱帶地區的混群是全年可見的(Jullien and Thiollay 1998, Munn 1985, Terborgh 1990)，而 Kotagama and Goodale (2004)也指出斯里蘭卡雖然有明顯乾、濕季的差異，但混群的參與鳥種及個體數量並沒有明顯的季節性變化。溫帶地區的混群則明顯受到季節的影響，鳥類形成混群主要在非繁殖季(Morse 1970, Thiollay 1988)。王穎及孫元勳(1989)發現三月至八月期間在太魯閣中、低海拔就沒有觀察到混群。而本研究也發現高海拔地區的混群數量有明顯的季節性變化(圖三)，進一步分析也發現各鳥種的混群傾向有明顯的季節差異，且以非繁殖季的混群傾向較高。因此，台灣混群現象明顯的季節性差異與溫帶地區較為類似，都在非繁殖季時才容易形成混群。

五、台灣不同海拔範圍之混群組成

台灣過去針對混群現象有做較深入描述的研究並不多，其中探討中、低海拔混群的研究有王穎及孫元勳(1989)、Chen and Hsieh (2002)及張義榮(2010)；中、高海拔則有王穎及陳炤杰(1992)及本研究。藉由文獻整理，發現台灣中、低海拔混群的平均鳥種數、個體數量及總參與鳥種數(王穎、孫元勳 1989, Chen and Hsieh 2002；附錄四)都多於中、高海拔地區(王穎、陳炤杰 1992，本研究；附錄四)，而此現象可能與台灣部分鳥類在冬天有海拔降遷的行為有關。王穎及孫元勳(1989)指出太魯閣中、低海拔混群的參與鳥種及個體數明顯隨時期而改變，並發現混群的參與鳥種中約有半數是分布在較高海拔的鳥類，且在晚期(二月至三月)均消聲匿跡。Chen and Hsieh (2002)於低海拔福山試驗林的研究也指出有 11 種參與鳥種可能屬海拔降遷的鳥種。而張義榮(2010)於藤枝中海拔的研究，發現混群中的平均鳥種數(2.7)及個體數(17.9)都較少的現象，並推測可能與當地氣候較乾燥有關。中、高海拔各研究之間的混群參與鳥種及個體數量並沒有太大差異(附錄四)，以本研究在太魯閣高海拔(2500–3200 m)地區所記錄到的混群參與個體數最低。除了上述可能原因之外，各調查的實驗設計、努力量、調查方式及察覺誤差都可能是影響不同研究結果差

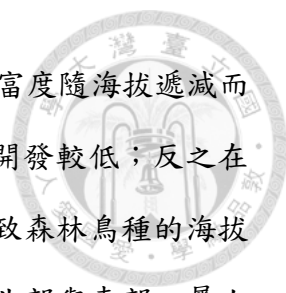


異的原因。Chen and Hsieh (2002)主要針對繡眼畫眉所帶領的混群來探討及描述，而繡眼畫眉常組成數量龐大的鳥群，最多曾記錄到 145 隻個體一起活動，且常吸引許多鳥種加入混群，這可能是福山地區混群平均個體數比較高的原因之一(附錄四)。王穎及陳焯杰(1992)調查範圍所橫跨的海拔最廣(2000–3200 m)，調查方式大多沿公路進行，所以對於森林內部的鳥種可能較不易偵測到，也會間接影響到參與鳥種數的結果。

海拔的變化也是影響不同地區間鳥類混群組成差異的重要因子(Hutto 1987, Goodale and Kotagama 2007)。在台灣各海拔範圍的研究中，參與混群鳥種的記錄分布與其在海拔分布的上下限大致吻合(丁宗蘇 1993，許皓捷 2003；附錄五)。其中青背山雀、紅頭山雀、冠羽畫眉及山紅頭在所有研究中都有被記錄到。鷓鴣、白眉林鴿及黃羽鸚嘴為本研究才有觀察到的參與鳥種。

各研究對於核心種的定義不盡相同，而其中 Chen and Hsieh (2002)只針對繡眼畫眉擔任核心種的混群進行探討、王穎及陳焯杰(1992)並未對混群鳥種角色進行描述。因此，以王穎及孫元勳(1989)、張義榮(2010)及本研究所描述的核心種來看(附錄五)，其中繡眼畫眉、紅頭山雀及冠羽畫眉在三個海拔帶都有擔任核心種的角色，且均為群聚性高的鳥種。

此外，各研究中只有 Chen and Hsieh (2002)及本研究有觀察到候鳥及過境鳥參與混群的現象。而扣除掉候鳥及過境鳥的數量後，各研究的總參與鳥種數則會與海拔高度呈反比，以太魯閣中、低海拔的 25 種(王穎、孫元勳 1989)及福山試驗林低海拔的 27 種(Chen and Hsieh 2002)最高，而後以本研究於太魯閣高海拔所記錄到的 16 種最少。過去探討台灣不同海拔範圍的鳥類群聚研究(Ding 2001，許皓捷 2003，黃可言 2011)指出，鳥種豐富度在海拔梯度上呈駝峰狀分布，在中海拔地區最高，而在海拔梯度的兩端較低。由本研究及台灣其他混群研究的結果顯示，混群總參與鳥種數隨著海拔遞升而下降，與鳥種豐富度呈駝峰狀的分布略有差異。台灣鳥類群聚研究主要集中在繁殖季進行，且在不同空間尺度下探討鳥種豐富度的分布




也會有所差異。許皓捷(2003)指出台灣北部及東部地區的鳥種豐富度隨海拔遞減而遞增，並推測可能是因為北部及東部的低海拔地區人為干擾及開發較低；反之在台灣西部因為低海拔森林大量破壞，使鳥種豐富度減少，而導致森林鳥種的海拔分布下限向上退縮。台灣過去低海拔的混群研究樣區都分布在北部與東部，屬人為干擾較小且森林完整的地區(e.g. 福山試驗林、太魯閣國家公園)，再加上部分鳥類在冬季時會降遷到較低海拔活動，因此可能是造成低海拔混群的總參與鳥種數較中海拔地區高的原因。綜合上述，混群的參與鳥種數會明顯受到當地鳥類多樣性的影響，隨著當地鳥種越多參與混群的鳥種數也會增加，且當地鳥類多樣性又會受到海拔及季節差異的影響，而造成混群組成結構的改變。

六、混群形成假說之探討

解釋鳥類形成混群的假說主要有兩個：提高覓食效率及降低被天敵捕食的風險(Morse 1977)，但要實際檢測假說並不容易。Sridhar *et al.* (2009)透過整合分析(meta-analysis)全球 17 個研究地點及包括 30 科的混群鳥種，結果發現只有跟隨種在混群中會顯著提高覓食效率，而核心種則沒有差異。Satischandra *et al.* (2007)於斯里蘭卡的研究，發現大盤尾的覓食次數及成功率在混群內都顯著高於混群外。本研究並未對某一特定鳥種進行覓食效率的觀察，僅記錄鳥種在混群及非混群時覓食位置的差異，但有觀察到多數核心種在混群中的覓食區位寬度有變大的現象。覓食區位寬度越大，意味著該鳥種在資源的利用上有更多選擇性，也可能減少種內競爭的壓力，但在較少利用或不熟悉的區位覓食是否也可以增加覓食效率，還有待更細部的觀察。

鳥類混群傾向會受到當地環境食物量的影響，當環境中的昆蟲量越缺少，鳥類的混群傾向會越高(Develay and Peres 2000)，雖然本研究並未對當地食物量進行調查，而根據陳錦生等人(2004)於塔塔加箭竹草原、鐵杉林及雲杉林的昆蟲相調查，發現昆蟲數量有明顯的季節性變化，以冬季的昆蟲數量最少，其中二月為最低點；



春、夏季昆蟲數量較多，其中六月為最高峰，且當地昆蟲數量與平均溫度呈正相關(陳錦生 2001)。反之，本研究則發現塔塔加地區的混群主要出現在九月至二月(圖三)，其中以一月的混群數量最多，三月開始明顯下降，四月至六月即沒有觀察到任何混群。在混群數量最多的一月份，剛好接近當地昆蟲數量最低的時刻；而當六月份昆蟲量最高的時候，則沒有任何混群。此外，本研究也發現隨著氣溫下降，混群數量及鳥種參與率都增加(圖二十三)。因此，本研究推論高海拔地區混群數量及各鳥種混群傾向的明顯季節性差異可能與當地昆蟲量有關。高海拔多數的食蟲性鳥類藉由組成混群，來增加覓食效率以度過嚴寒冬季的食物缺乏。

在野外要觀察到混群遭遇天敵或對天敵做出行為反應常是可遇不可求，因此要驗證參與混群是否可以降低被天敵捕食的風險非常困難。研究期間，共記錄到六種猛禽，包括大冠鷲(*Spilornis cheela*)、熊鷹(*Nisaetus nipalensis*)、林鵟(*Ictinaetus malayensis*)、松雀鷹(*Accipiter virgatus*)、東方灰林鴉(*Strix nivicola*)及鴝鵒(*Glaucidium brodiei*)，其中松雀鷹及鴝鵒是鳥類較具威脅性的潛在天敵，而松雀鷹僅一次紀錄，且研究期間不曾觀察有鳥類遭到天敵捕食的案例。此外，也曾經觀察到混群鳥種集體驅趕東方灰林鴉($n=1$)及鴝鵒($n=2$)的現象。三次觀察過程都是在遠處先聽到混群鳥種急促且躁動的吵雜聲，而靠近觀察後才發現天敵的所在。在混群驅趕天敵的過程中，只有觀察到擔任核心種的鳥類會近距離警戒或飛衝天敵(e.g. 火冠戴菊、煤山雀、褐頭花翼)，而其他跟隨種則在附近持續發出警戒聲，即是一種集體驅趕(mobbing)的現象。例如在塔塔加的雲杉林中，褐頭花翼與紋翼畫眉發現鴝鵒後即發出明顯的警戒聲，並且吸引金翼白眉及藪鳥加入警戒。由此可見，核心種對於天敵的察覺可能較敏銳且有較強烈的反應，而跟隨種也可能藉由參與混群來獲得對天敵庇護的好處。Hutto (1988)認為對於多數猛禽而言，混群中的鳥種因體型小且移動速度快，並不容易捕捉。高海拔地區常見的混群鳥種大多都是體型小的鳥類(e.g. 火冠戴菊及煤山雀)，且潛在天敵的數量及種類並不多。若混群是以降低被捕食風險為主要目的，應該在繁殖季期間也會維持一定數量的混

群，而不會有明顯季節變化，但本研究發現混群數量及各鳥種混群傾向都有明顯的季節性差異。因此，本研究認為高海拔地區鳥類對於天敵的捕食壓力可能不大，反之食物資源短缺的影響較大。綜合上述，本研究認為增加覓食效率可能是台灣高海拔地區鳥類組成混群的主要目的。



七、結論

混群是個普遍存在於世界各地的鳥類群聚現象(Powell 1985)，雖然鳥類組成混群的機制不外乎是增加覓食效率及降低被捕食的機率(Morse 1977)，但在不同地理區驅動鳥類形成混群的機制可能有所差異。位於亞熱帶地區的台灣，其高海拔混群的特色與溫帶及熱帶地區均有所異同，例如混群明顯的季節性變化與溫帶地區相似，較多樣的參與鳥種以及有樹冠層與灌木層混群區分的現象則類似於熱帶地區。而台灣高海拔的混群主要是由某一核心種為主體，再加入少數的跟隨種所形成的混群，這樣的混群結構與低海拔地區以繡眼畫眉為核心種的混群相當類似(Chen and Hsieh 2002)，但與熱帶地區的混群結構則有很大的差異(Moynihan 1962, Powell 1979)，這意味著台灣混群的形成機制與溫帶及熱帶地區或許有所不同。

本研究探討混群組成在不同環境因子下的表現，發現許多環境因子是影響混群組成的重要因素，而環境因子彼此間也常是相互影響或伴隨發生的。海拔高度、植群及季節決定鳥種的分布及密度，而當地鳥種的組成及密度則會影響混群的組成結構，包括參與鳥種數、個體數量、擔任的角色、混群傾向及混群頻度等。此外，植群內部的形相結構差異也決定鳥種的覓食層次及分布。因此，覓食區位相近的鳥種較容易一起組成混群，彼此間也能夠更有效率的分享資源及天敵的訊息，而植群高度及枝葉垂直結構也會影響混群的參與鳥種數。總言之，本研究發現混群與環境因子間存有密切的關係，而增加覓食效率可能是台灣高海拔地區鳥類組成混群的主要目的，數種鳥類藉由混群覓食以度過寒冷冬季的食物短缺。

此外，藉由監測混群組成長期的變化情形是探討棲地變遷的研究材料(Kotagama and Goodale 2004)，也是監測棲地干擾的重要指標(Maldonado-Coelho and Marini 2004, Sidhu *et al.* 2010, Goodale *et al.* 2014)。在全球氣候變遷下，高海拔地區是較為脆弱且影響甚大的區域(Chamberlain *et al.* 2013, Vittoza *et al.* 2013)，而該區域的基礎生態資料也較為匱乏，尤其冬季的資料更是不易取得。在對秋、冬季高海拔地區鳥類特殊群聚行為有一初步了解之後，在未來若能長期監測混群組

成結構的變化，對於了解氣候變遷對生物的影響也能有所貢獻。



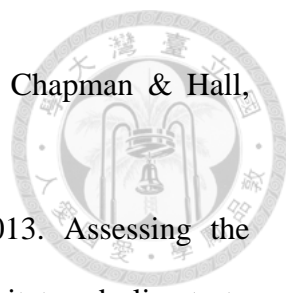
參考文獻

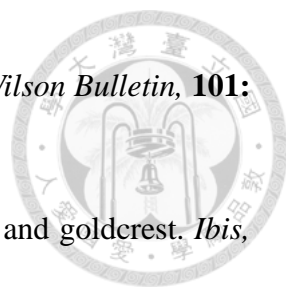



- 丁宗蘇。1993。玉山地區成熟林鳥類群聚生態。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。
- 方正儀。1997。塔塔加地區松林火燒三年後鳥類群聚之研究。國立台灣大學森林學研究所碩士論文。
- 王穎、孫元勳。1989。太魯閣國家公園低海拔森林鳥類混群。中華林學季刊 **31**: 209-218。
- 王穎、陳炤杰。1992。太魯閣國家公園中、高海拔鳥類資源之調查研究。內政部營建署太魯閣國家公園管理處。
- 全鴻德。2007。塔塔加地區植物相調查與解說規畫。靜宜大學生態學研究所碩士論文。
- 李沛沂。1986。黑枕藍鶺的自然史及其在混合鳥群中的覓食行為。東海大學生物學研究所碩士論文。
- 林瑞興。1996。繡眼畫眉生殖及鳥群生態之研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。
- 陳炤杰、周蓮香。1999。福山試驗林森林鳥類之食性觀察。台灣林業科學 **14**: 275-287。
- 陳錦生。2001。塔塔加高山生態系昆蟲相及生態角色探討。行政院國家科學委員會。台灣長期生態研究八十九年度報告。149-153。
- 陳錦生、蔡淳淳、黃耀通。2004。全球變遷—塔塔加高山生態系—全球變遷：氣候因子對塔塔加高山地區昆蟲族群季節性變動之影響(3/3)。國科會整合型計畫報告。
- 許皓捷。2003。台灣山區鳥類群聚的空間及季節變異。國立台灣大學動物學研究所博士論文。



- 張義榮。2010。溪南山中海拔森林鳥類非繁殖季混群結構與覓食生態。國立台南大學環境生態研究所碩士論文。
- 黃可言。2011。鳥類物種豐富度與初級生產力在中臺灣海拔梯度上的關係。國立台灣大學森林環境暨資源學研究所碩士論文。
- 葛兆年、莊鈴木、陳一銘、黃文伯。2009。玉山國家公園楠梓仙溪林道鳥類群聚之棲地及海拔分布。國家公園學報 **19**: 24-34。
- 廖煥彰。2006。塔塔加地區不同植群演替階段之鳥類群聚研究。國立台灣大學森林環境暨資源學研究所碩士論文。
- 劉良力。1990。栗背林鴿之生物學研究。國立台灣師範大學生物研究所碩士論文。
- 羅柳墀。1987。溪頭地區藪鳥的生態學研究。國立台灣師範大學生物研究所碩士論文。
- Alatalo, R. V. 1981. Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the Goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos*, **37**: 335-344.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L. & Lundberg, A. 1986. Interspecific competition and niche changes in Tits (*Parus* spp.): evaluation of nonexperimental data. *American Naturalist*, **127**: 819-834.
- Antunes, A. Z. 2008. Diurnal and seasonal variability in bird counts in a forest fragment in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **25**: 228-237.
- Austin, G. T., & Smith, E. L. 1972. Winter foraging ecology of mixed insectivorous bird flocks in oak woodland in southern Arizona. *Condor*, **74**: 17-24.
- Beauchamp, G. & Benton, T. 2005. Does group foraging promote efficient exploitation of resources? *Oikos*, **111**: 403-407.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. & Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 119-125.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P. & Laake, J. L. 1993. Distance

- 
- sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- Chamberlain, D. E., Negro, M., Caprio, E. & Rolando, A. 2013. Assessing the sensitivity of alpine birds to potential future changes in habitat and climate to inform management strategies. *Biological Conservation*, **167**: 127-135.
- Chen, C.-C. & Hsieh, F. 2002. Composition and foraging behaviour of mixed-species flocks led by the Grey-cheeked Fulvetta in Fushan Experimental Forest, Taiwan. *Ibis*, **144**: 317-330.
- Clements, J. F., Schulenberg T. S., Iliff, M. J., Sullivan, B. L., Wood, C. L. & Roberson, D. 2013. The eBird/Clements checklist of birds of the world: Version 6.8. Cornell Lab of Ornithology.
- Cody, M. L. 1971. Finch flocks in the Mohave desert. *Theoretical Population Biology*, **2**: 142-158.
- Cole, L. C. 1949. The measurement of interspecific association. *Ecology*, **30**: 411-424.
- Develey, P. F. & Peres, C. A. 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 33-53.
- Develey, P. F. & Stouffer, P. C. 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed-species flocks in central Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, **15**: 1416-1422.
- Ding, T.-S. 2001. Species diversity at different spatial scales: birds in Yushan, Taiwan, and East Asia. Ph.D. dissertation, University of California, Davis.
- Ding, T.-S., Liao, H.-C. & Yuan, H.-W. 2008. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, **255**: 2038-2048.

- 
- Ekman, J. 1989. Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *Wilson Bulletin*, **101**: 263-288.
- Gibb, J. A. 1954. Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest. *Ibis*, **96**: 513-543.
- Gibb, J. A. 1960. Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis*, **102**: 163-208.
- Goodale, E. & Kotagama, S. W. 2005. Testing the roles of species in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **21**: 669-676.
- Goodale, E. & Kotagama, S. W. 2007. Some observations on the geographic variation of mixed-species bird flocks in Sri Lanka. *Journal of the Bombay Natural History Society*, **104**: 96-98.
- Goodale, E. & Beauchamp, G. 2010. The relationship between leadership and gregariousness in mixed-species bird flocks. *Journal of Avian Biology*, **41**: 99-103.
- Goodale, E., Kotagama, S. W., Raman, T. R. S., Sidhu, S., Goodale, U., Parker, S. & Chen, J. 2014. The response of birds and mixed-species bird flocks to human-modified landscapes in Sri Lanka and southern India. *Forest Ecology and Management*, **329**: 384-392.
- Gram, W. K. 1998. Winter participation by Neotropical migrant and resident birds in mixed-species flocks in northeastern Mexico. *Condor*, **100**: 44-53.
- Greenberg, R., 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. in: Boinski, S., Garber, P.A. (Eds.), *On the move: How and why animal travel in groups*. University of Chicago, pp. 521-558.
- Harrison, N. M. & Whitehouse, M. J. 2011. Mixed-species flocks: an example of niche

- 
- construction? *Animal Behaviour*, **81**: 675-682.
- Hino, T. 1998. Mutualistic and commensal organization of avian mixed-species foraging flocks in a forest of western Madagascar. *Journal of Avian Biology*, **29**: 17-24.
- Hsieh, F., & Chen, C.-C. 2011. Does niche-overlap facilitate mixed-species flocking in birds? *Journal of Ornithology*, **152**: 955-963.
- Hutto, R. L. 1987. A description of mixed-species insectivorous bird flocks in western Mexico. *Condor*, **89**: 282-292.
- Hutto, R. L. 1988. Foraging behavior patterns suggest a possible cost associated with participation in mixed-species bird flocks. *Oikos*, **51**: 79-83.
- Hutto, R. L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Condor*, **96**: 105-118.
- Jabłoński, P. G. & Lee, S. D. 2002. Foraging niche shifts in mixed-species flocks of tits in Korea. *Journal of Field Ornithology*, **73**: 246-252.
- Jullien, M. & Thiollay, J.-M. 1998. Multi-species territoriality and dynamic of Neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology*, **67**: 227-252.
- Klein, B. C. 1988. Weather-dependent mixed-species flocking during the winter. *Auk*, **105**: 583-584.
- Knowlton, J. L. & Graham, C. H. 2011. Species interactions are disrupted by habitat degradation in the highly threatened Tumbesian region of Ecuador. *Ecological Applications*, **21**: 2974-2986.
- Koh, C.-N., Lee, P.-F. & Wu, S.-H. 2006. Does the distribution of breeding bird species richness in Taiwan follow the mid-domain effect? *Taiwania*, **51**: 108-116.
- Kotagama, S. W. & Goodale, E. 2004. The composition and spatial organisation of mixed-species flocks in a Sri Lankan rainforest. *Forktail*, **20**: 63-70.

Lee, T. M., Soh, M. C. K., Sodhi, N., Koh, L. P. & Lim, S. L. H. 2005. Effects of habitat disturbance on mixed species bird flocks in a tropical sub-montane rainforest.

Biological Conservation, **122**: 193-204.

Levene, H. 1960. In contributions to probability and statistics: essays in honor of harold hotelling, I. Olkin *et al.* eds., Stanford University Press, pp. 278-292.

Levins, R. 1996. The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, **54**: 421-431.

MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, **39**: 599-619.

Maldonado-Coelho, M. & Marini, M. Â. 2004. Mixed-species bird flocks from Brazilian Atlantic forest: the effects of forest fragmentation and seasonality on their size, richness and stability. *Biological Conservation*, **116**: 19-26.

Morrison, M. L., With, K. A., Timossi, I. C. & Milne, K. A. 1987. Composition and Temporal Variation of Flocks in the Sierra Nevada. *Condor*, **89**: 739-745.

Morse, D. H. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs*, **40**: 119-168.

Morse, D. H. 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis*, **120**: 298-321.

Morse, D. H. 1977. Feeding Behavior and Predator Avoidance in Heterospecific Groups. *BioScience*, **27**: 332-339.

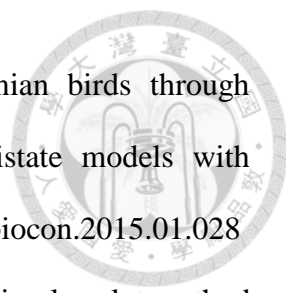
Moynihan, M. 1960. Some adaptations which help to promote gregariousness. *Proc. 12th Int. Ornithol. Congr.:* 523-541.

Moynihan, M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **143**: 1-140.

Moynihan, M. 1968. Social mimicry: character convergence versus character



- displacement. *Evolution*, **22**: 315-331.
- Munn, C. A. & Terborgh, J. W. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *Condor*, **81**: 338-347.
- Munn, C. A. 1984. The behavioral ecology of mixed-species bird flocks in Amazonian Peru: Princeton University.
- Munn, C. A. 1985. Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: Species composition and population density. *Ornithological Monographs*, **36**: 683-712.
- Oommen, M. A. & Shanker, K. 2010. Shrewd alliances: mixed foraging associations between treeshrews, greater racket-tailed drongos and sparrowhawks on Great Nicobar Island, India. *Biology Letters*, **6**: 304-307.
- Péron, G. & Crochet, P.-A. 2009. Edge effect and structure of mixed-species bird flocks in an Afrotropical lowland forest. *Journal of Ornithology*, **150**: 585-599.
- Petit, D. R. & Bildstein, K. L. 1987. Effect of group size and location within the group on the foraging behavior of white ibises. *Condor*, **89**: 602-609.
- Pomara, L. Y., Cooper, R. J. & Petit, L. J. 2003. Mixed-species flocking and foraging behavior of four Neotropical warblers in Panamanian shade coffee fields and forests. *Auk*, **120**: 1000-1012.
- Poulsen, B. O. 1996. Structure, dynamics, home range and activity pattern of mixed-species bird flocks in a montane alder-dominated secondary forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, **12**: 333-343.
- Powell, G. V. N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevation forest. *Auk*, **96**: 375-390.
- Powell, G. V. N. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the neotropics. *Ornithological Monographs*, **36**: 713-732.
- Powell, L. L., Wolfe, J. D., Johnson, E. I., Hines, J. E., Nichols, J. D. & Stouffer, P. C.

- 
2015. Heterogeneous movement of insectivorous Amazonian birds through primary and secondary forest: A case study using multistate models with radiotelemetry data. *Biological Conservation*. doi:10.1016/j.biocon.2015.01.028
- Reynolds, R. T., Scott, J. M. & Nussbaum, R. A. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *Condor*, **82**: 309-313.
- Robbins, C. S. 1981. Effect of time of day on bird activity. *Studies in Avian Biology*, **6**: 275-286.
- Satischandra, S. H. K., Kudavidanage, E. P., Kotagama, S. W. & Goodale, E. 2007. The benefits of joining mixed-species flocks for greater racket-tailed drongos *Dicrurus paradiseus*. *Forktail*, **23**: 145-148.
- Satischandra, S. H. K., Kodituwakku, P., Kotagama, S. W. & Goodale, E. 2010. Assessing "false" alarm calls by a drongo (*Dicrurus paradiseus*) in mixed-species bird flocks. *Behavioral Ecology*, **21**: 396-403.
- Schmidt, K. A., Lee, E., Ostfeld, R. S. & Sieving, K. 2008. Eastern chipmunks increase their perception of predation risk in response to titmouse alarm calls. *Behavioral Ecology*, **19**: 759-763.
- Severinghaus, L. L. 1987. Social behavior of the Vinous-throated Parrotbill during the nonbreeding season. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica*, **26**: 231-244.
- Sidhu, S., Raman, T. R. S. & Goodale, E. 2010. Effects of plantations and home-gardens on tropical forest bird communities and mixed-species bird flocks in the southern Western Ghats. *Journal of the Bombay Natural History Society*, **107**: 91-108.
- Shimodaira, H. 2004. Approximately unbiased tests of regions using multistep-multiscale bootstrap resampling. *Annals of Statistics*, **32**: 2616-2641.

Sridhar, H. & Sankar, K. 2008. Effects of habitat degradation on mixed-species bird flocks in Indian rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, **24**: 135-147.

Sridhar, H., Beauchamp, G. & Shanker, K. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, **78**: 337-347.

Sridhar, H., Srinivasan, U., Askins, R. A., Canales-Delgadillo, J. C., Chen, C.-C., Ewert, D. N., Gale, G. A., Goodale, E., Gram, W. K., Hart, P. J., Hobson, K. A., Hutto, R. L., Kotagama, S. W., Knowlton, J. L., Lee, T. M., Munn, C. A., Nimnuan, S., Nizam, B. Z., Peron, G., Robin, V. V., Rodewald, A. D., Rodewald, P. G., Thomson, R. L., Trivedi, P., Van Wilgenburg, S. L. & Shanker, K. 2012. Positive relationships between association strength and phenotypic similarity characterize the assembly of mixed-species bird flocks worldwide. *American Naturalist*, **180**: 777-790.

Stensland, E., Angerbjorn, A. & Berggren, P. 2003. Mixed species groups in mammals. *Mammal Review*, **33**: 205-223.

Sullivan, K. A. 1984. Information exploitation by Downy Woodpeckers in mixed-species flocks. *Behaviour*, **91**: 294-311.

Suzuki, T. N. 2012. Long-distance calling by the Willow Tit, *poecile montanus*, facilitates formation of mixed-species foraging flocks. *Ethology*, **118**: 10-16.

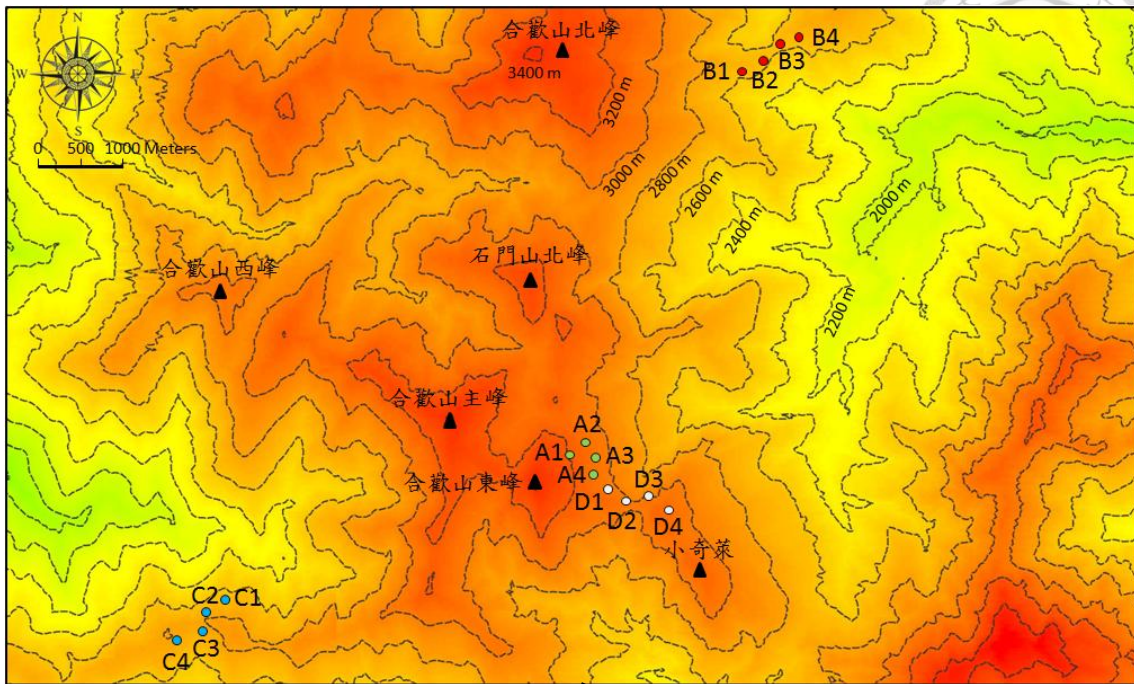
Terborge, J. 1990. Mixed flocks and polyspecific associations: costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology*, **21**: 87-100.

Thiollay, J.-M. 1988. Comparative foraging success of insectivorous birds in tropical and temperate forests: Ecological Implications. *Oikos*, **53**: 17-30.

Thiollay, J.-M. 1999. Frequency of mixed species flocking in tropical forest birds and



- correlates of predation risk: an intertropical comparison. *Journal of Avian Biology*, **30**: 282-294.
- Thiollay, J.-M. & Jullien, M. 1998. Flocking behaviour of foraging birds in a Neotropical rain forest and the antipredator defence hypothesis. *Ibis*, **140**: 382-394.
- Vanderduys, E. P., Kutt, A. S., Perry, J. J. & Perkins, G. C. 2012. The composition of mixed-species bird flocks in northern Australian savannas. *Emu*, **112**: 218-226.
- Vittoz, P., Cherix, D., Gonseth, Y., Lubini, V., Maggini, R., Zbinden, N. & Zumbach, S. 2013. Climate change impacts on biodiversity in Switzerland: A review. *Journal for Nature Conservation*, **21**: 154-162.
- Vivek, R., Agarwal, P. R. & Sreekar, R. 2011. Dusky striped squirrel *Funambulus sublineatus* as a part of mixed-species bird flocks. *Indian BIRDS*, **7**: 51.
- Winterbottom, J. M. 1943. On woodland bird parties in northern Rhodesia. *Ibis*, **84**: 437-442.
- Winterbottom, J. M. 1949. Mixed bird parties in the tropics, with special reference to northern Rhodesia. *Auk*, **66**: 258-263.
- Zhang, Q., Han, R., Huang, Z. & Zou, F. 2013. Linking vegetation structure and bird organization: response of mixed-species bird flocks to forest succession in subtropical China. *Biodiversity and Conservation*, **22**: 1965-1989.
- Zou, F., Chen, G., Yang, Q. & Fellowes, J. R. 2011. Composition of mixed-species flocks and shifts in foraging location of flocking species on Hainan Island, China. *Ibis*, **153**: 269-278.
- Zuluaga, G. J. C. & Rodewald, A. D. 2015. Response of mixed-species flocks to habitat alteration and deforestation in the Andes. *Biological Conservation*. doi:10.1016/j.biocon.2015.02.008

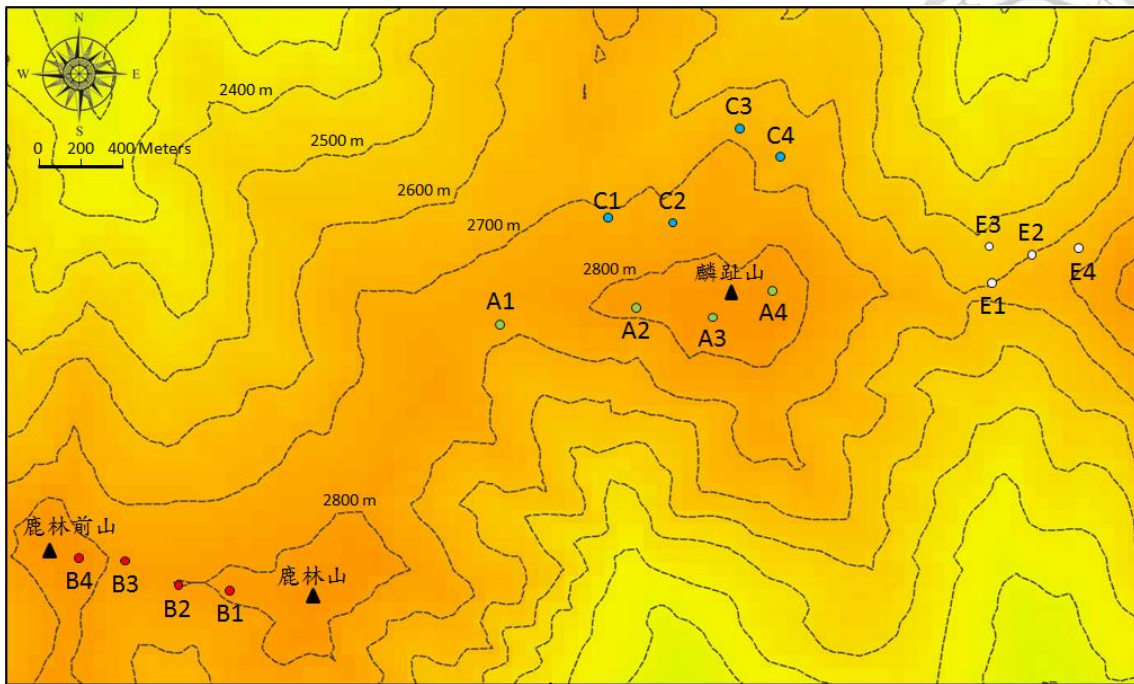


調查點編號：

- (1) 箭竹草原樣區 (A1-A4)
- (2) 二葉松林樣區 (B1-B4)
- (3) 鐵杉林樣區 (C1-C4)
- (4) 冷杉林樣區 (D1-D4)



圖一、合歡山研究樣區地理位置及調查點分布圖

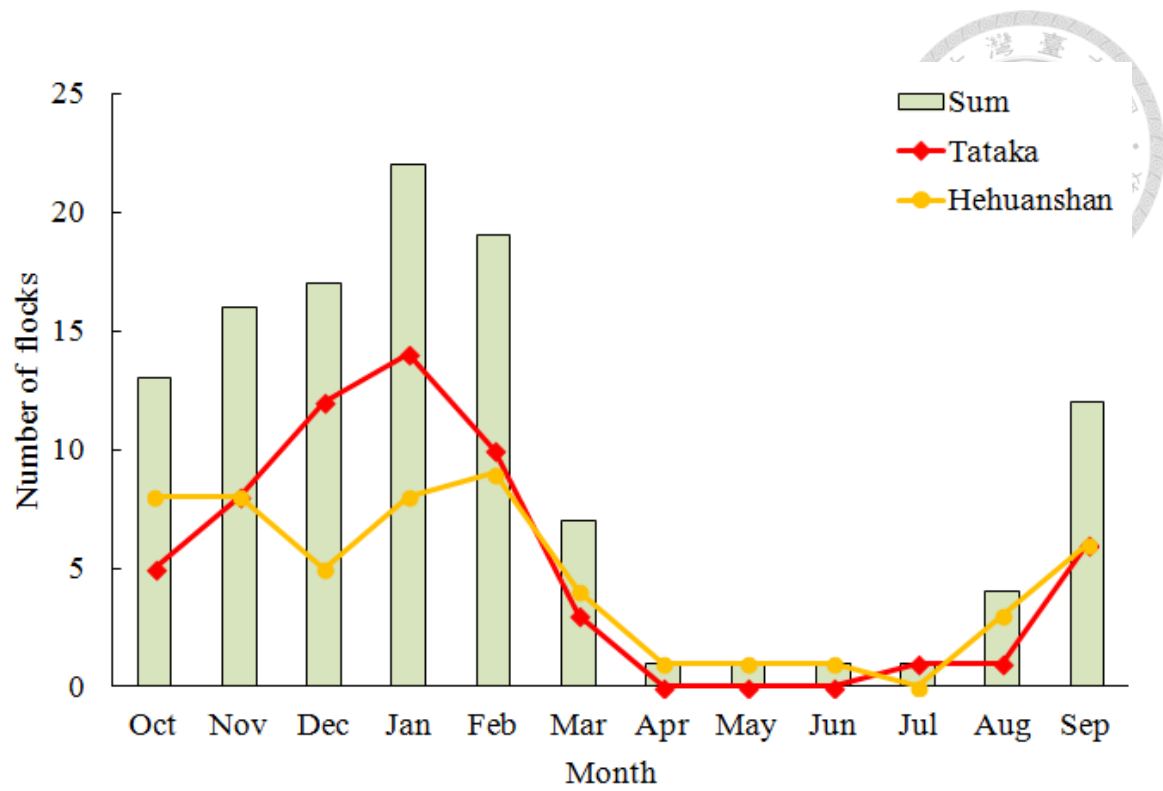


調查點編號：

- (1) 箭竹草原樣區 (A1-A4)
- (2) 二葉松林樣區 (B1-B4)
- (3) 鐵杉林樣區 (C1-C4)
- (4) 雲杉林樣區 (E1-E4)



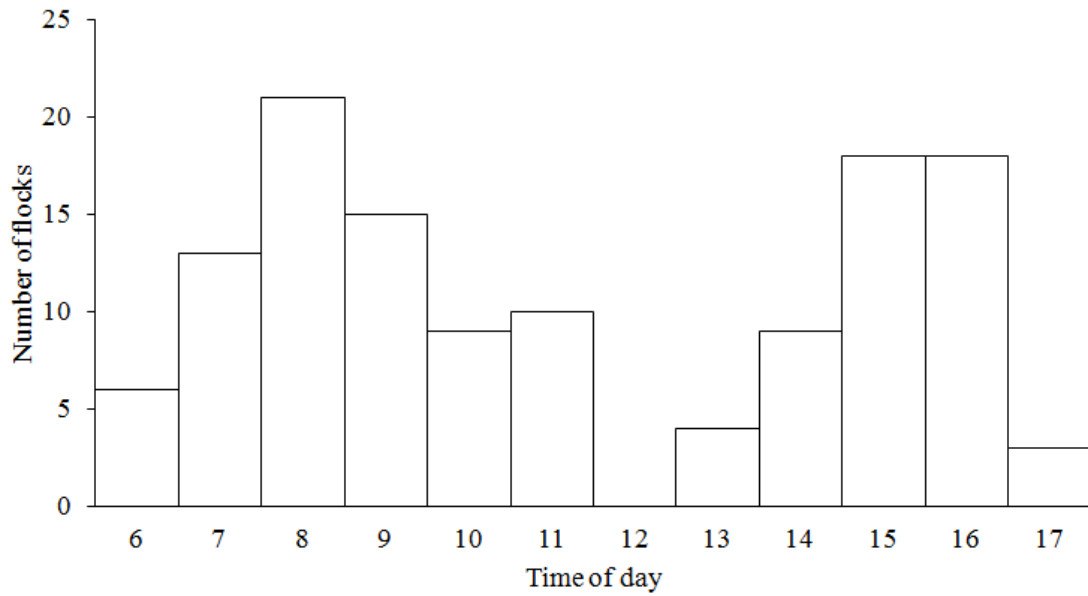
圖二、塔塔加研究樣區地理位置及調查點分布圖



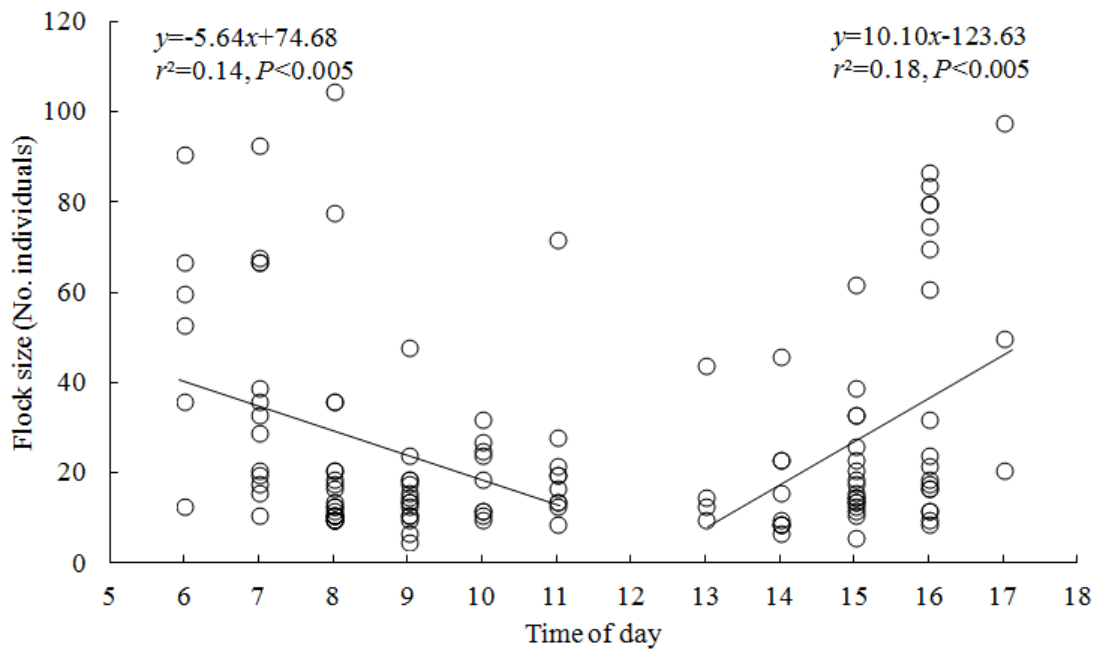
圖三、2013年十月至2014年九月混群數量變化



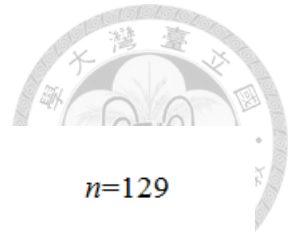
(a) 混群數量變化



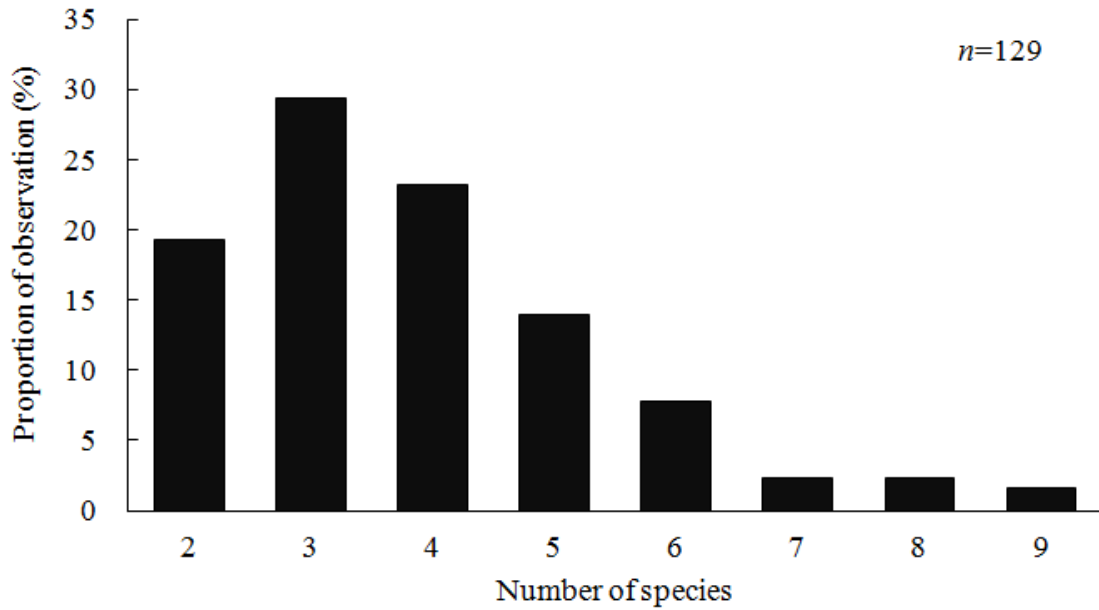
(b) 混群個體數變化



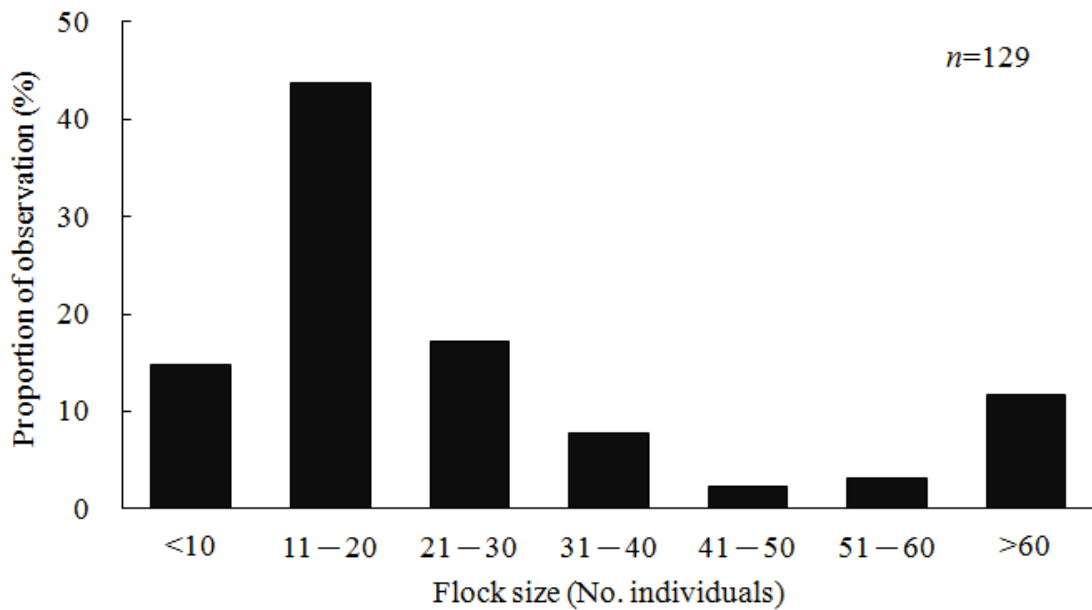
圖四、2013 年十月至 2014 年十二月研究期間從早上六點至下午六點間各時段(a) 混群數量及(b)混群個體數之變化。(備註：每日中午十二點至下午一點間並無進行調查)



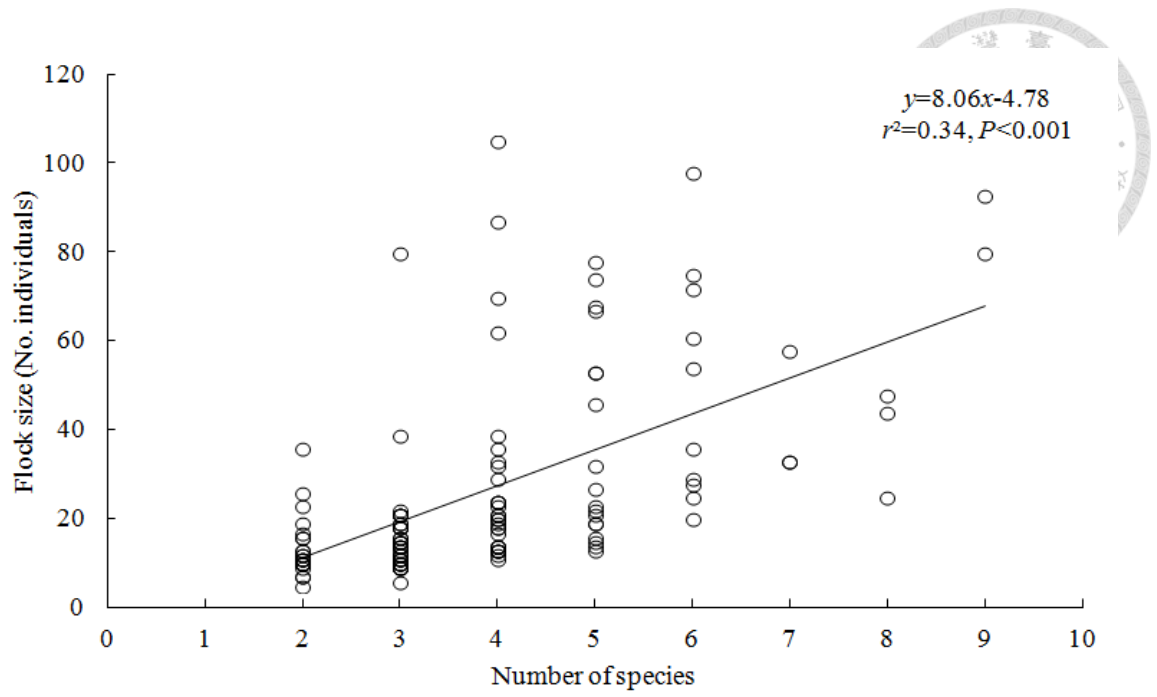
(a) 混群鳥種數



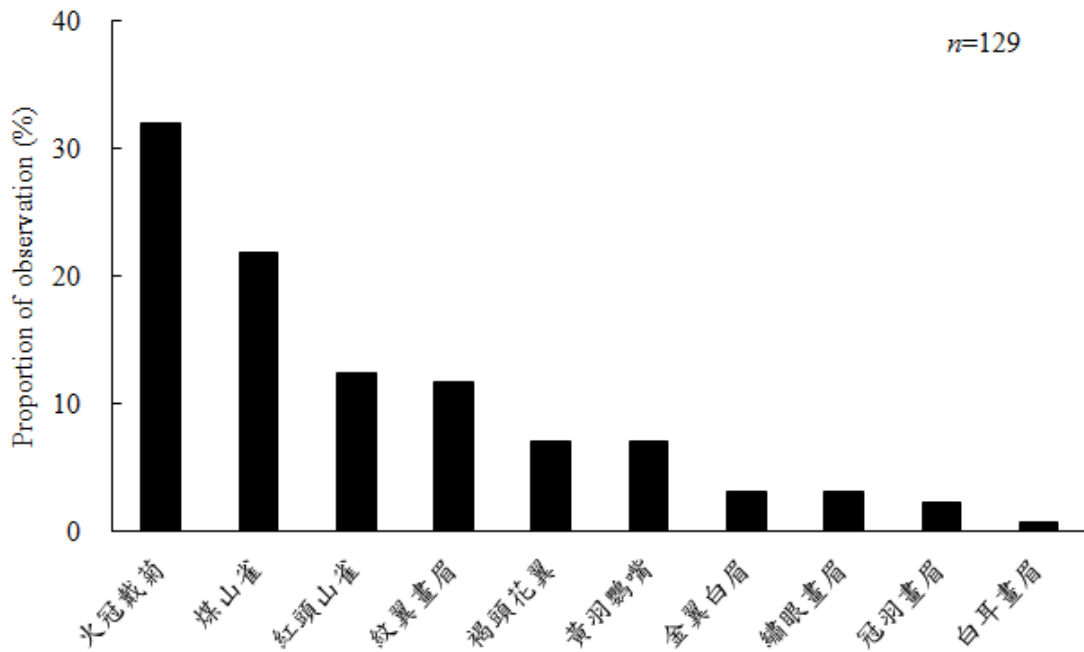
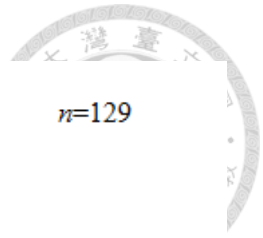
(b) 混群個體數



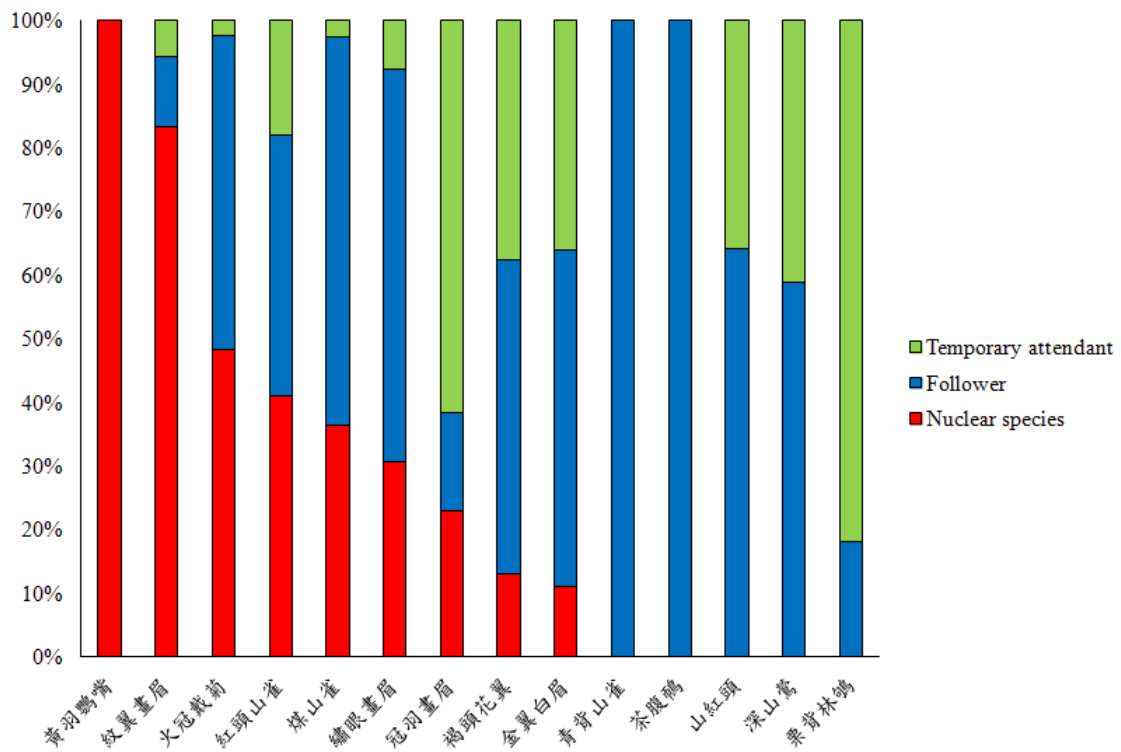
圖五、高海拔混群組成之參與(a)鳥種數及(b)個體數的百分比分配圖



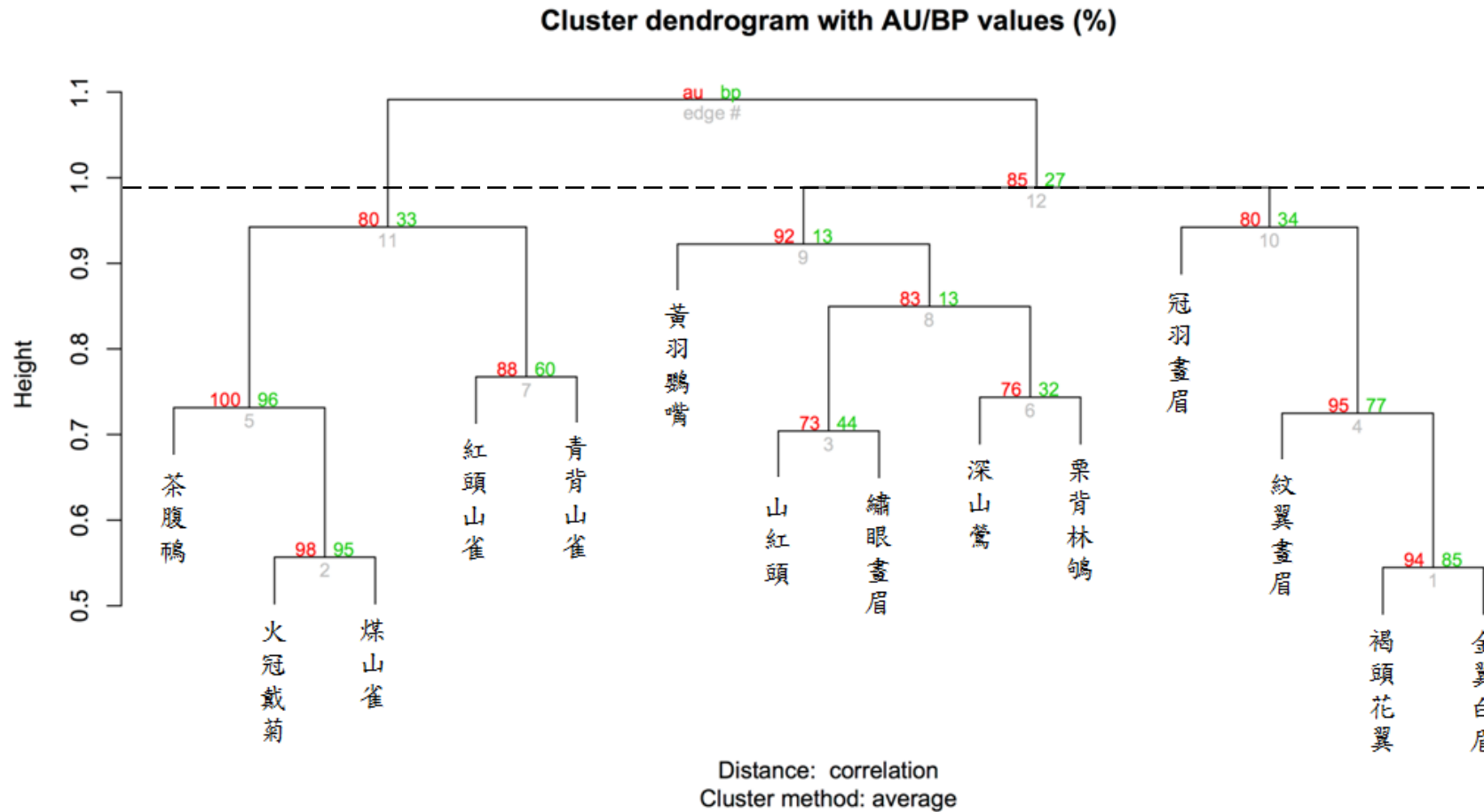
圖六、高海拔混群鳥種數與個體數之間呈顯著正相關



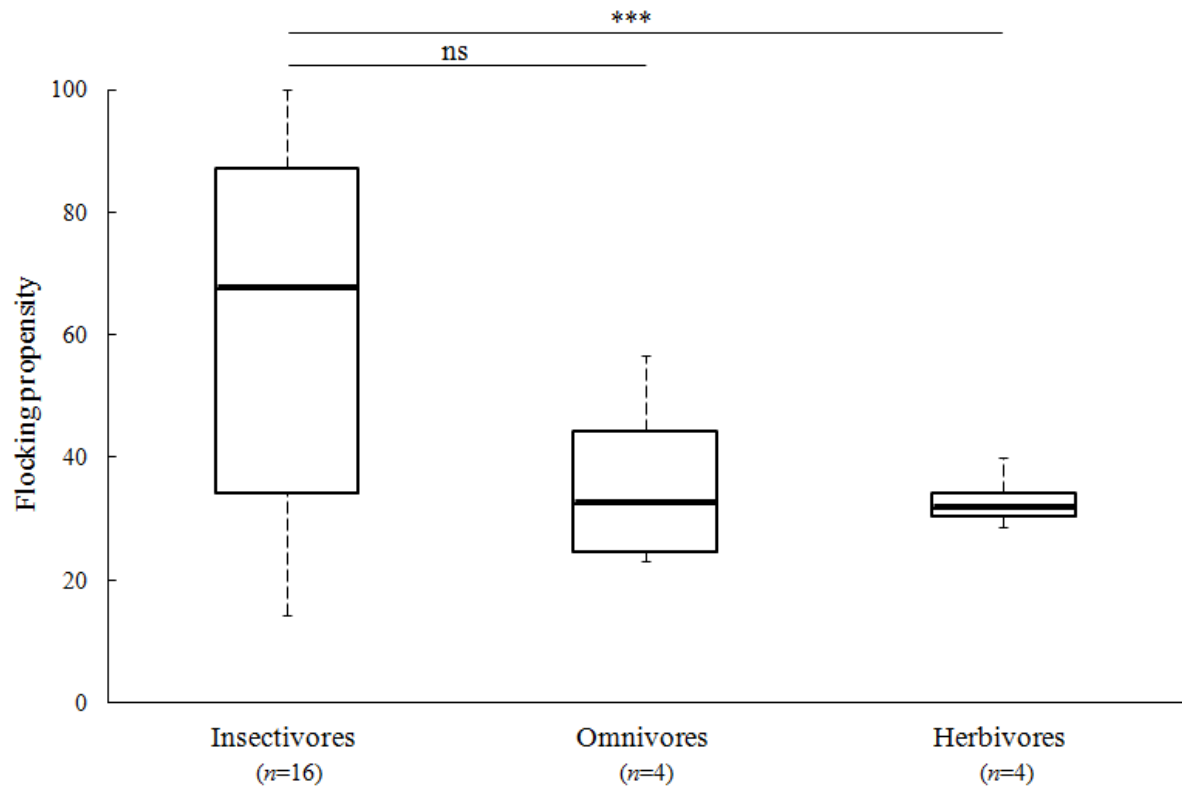
圖七、高海拔混群 10 種核心種鳥類出現在混群中的相對比例



圖八、高海拔地區常見混群鳥種在混群中擔任不同角色的比例



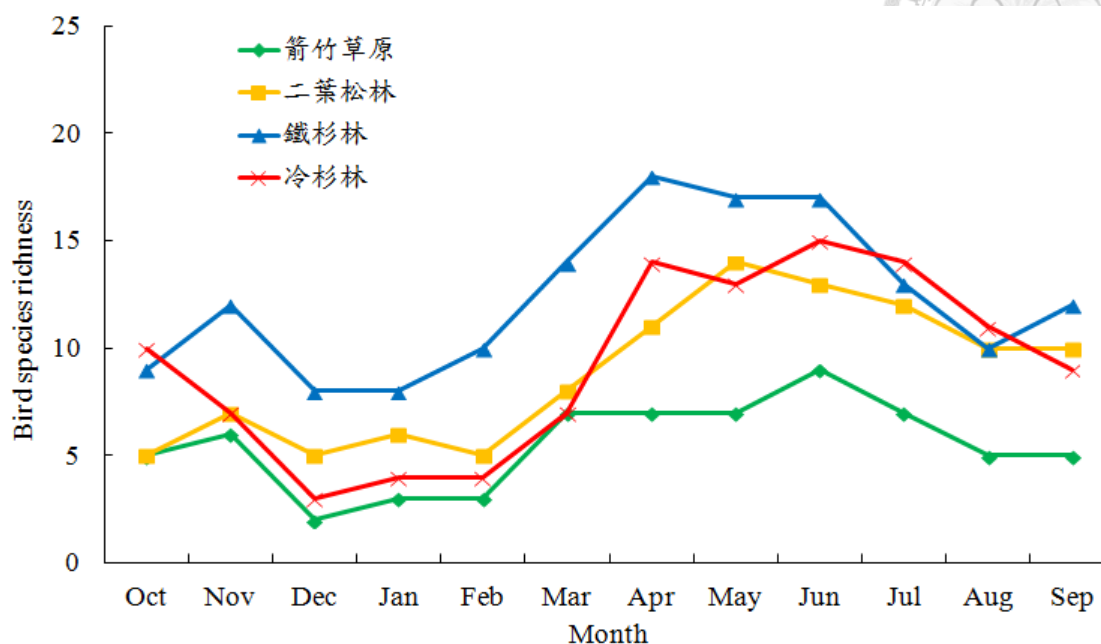
圖九、以種間出現頻率呈現 14 種混群鳥種(混群頻度>5%)關聯性的階層群集分析樹狀圖



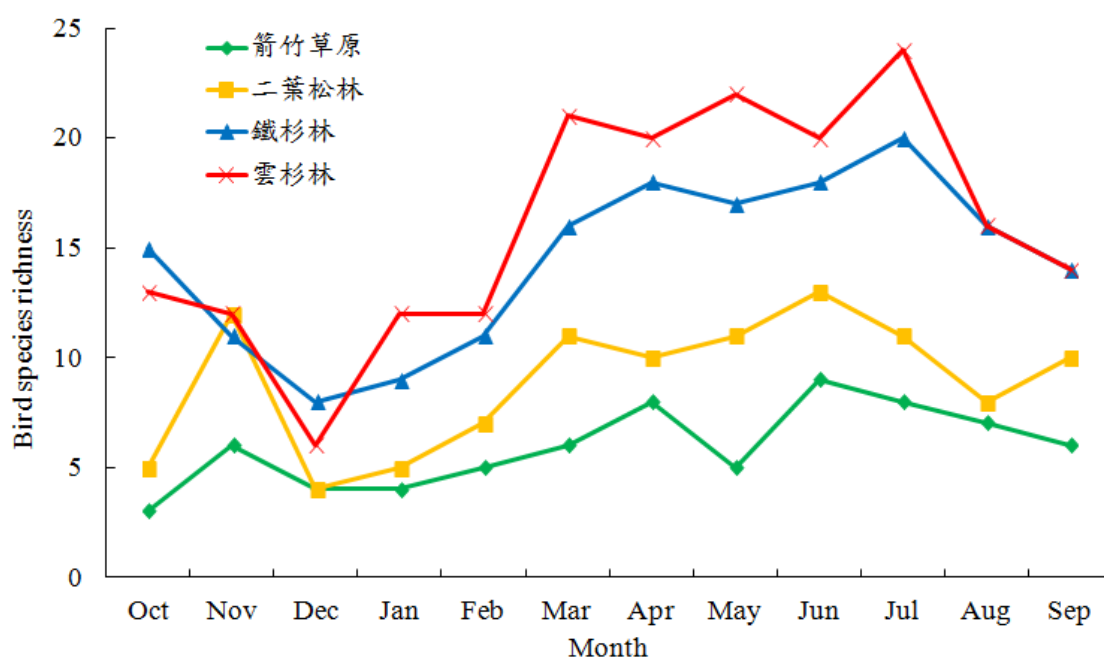
圖十、24 種混群鳥種的食性分類與混群傾向的比較。One-way ANOVA, Post-hoc test (Dunnett's T3), *** $P < 0.001$, ns: 無顯著差異



(a) 合歡山地區



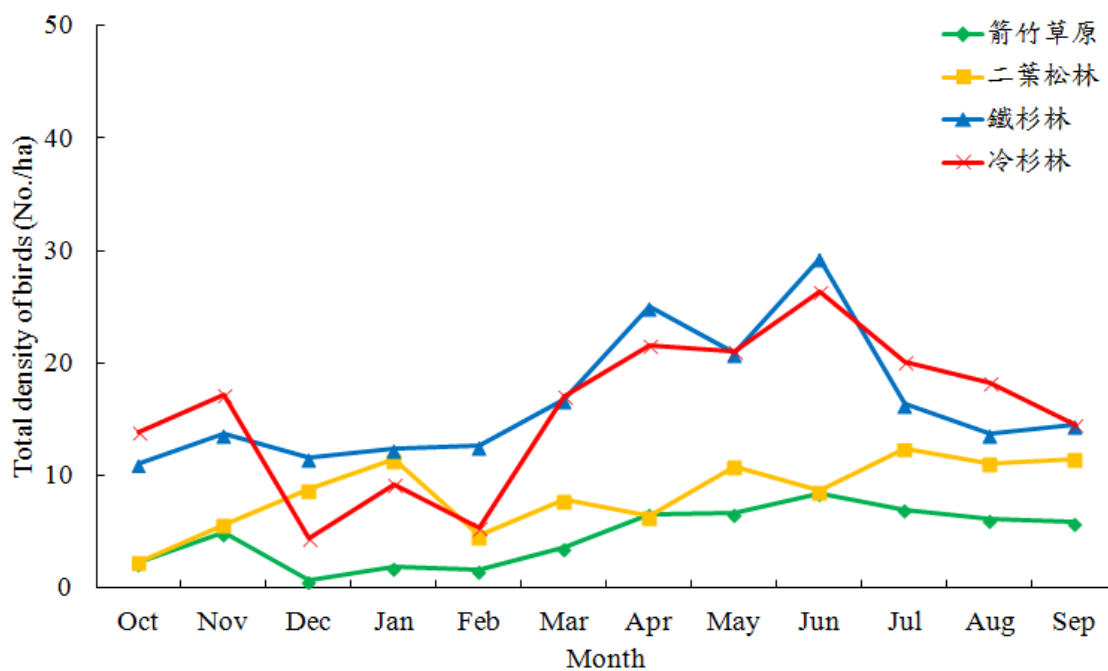
(b) 塔塔加地區



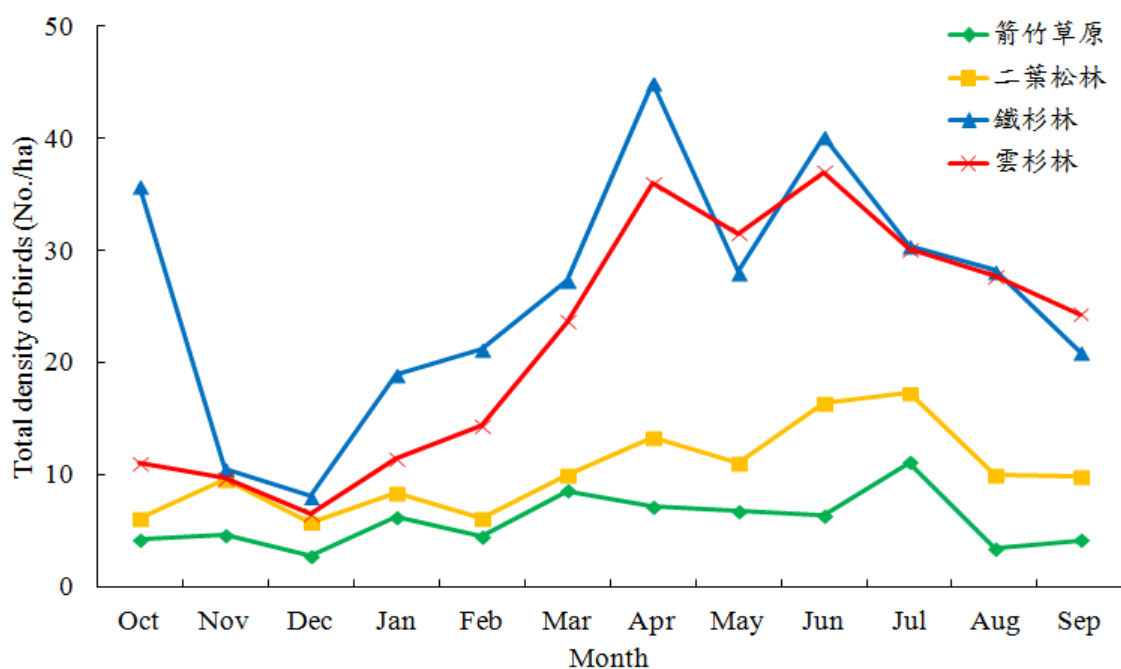
圖十一、2013年十月至2014年九月於(a)合歡山地區及(b)塔塔加地區不同植群棲地內鳥種豐富度之月變化



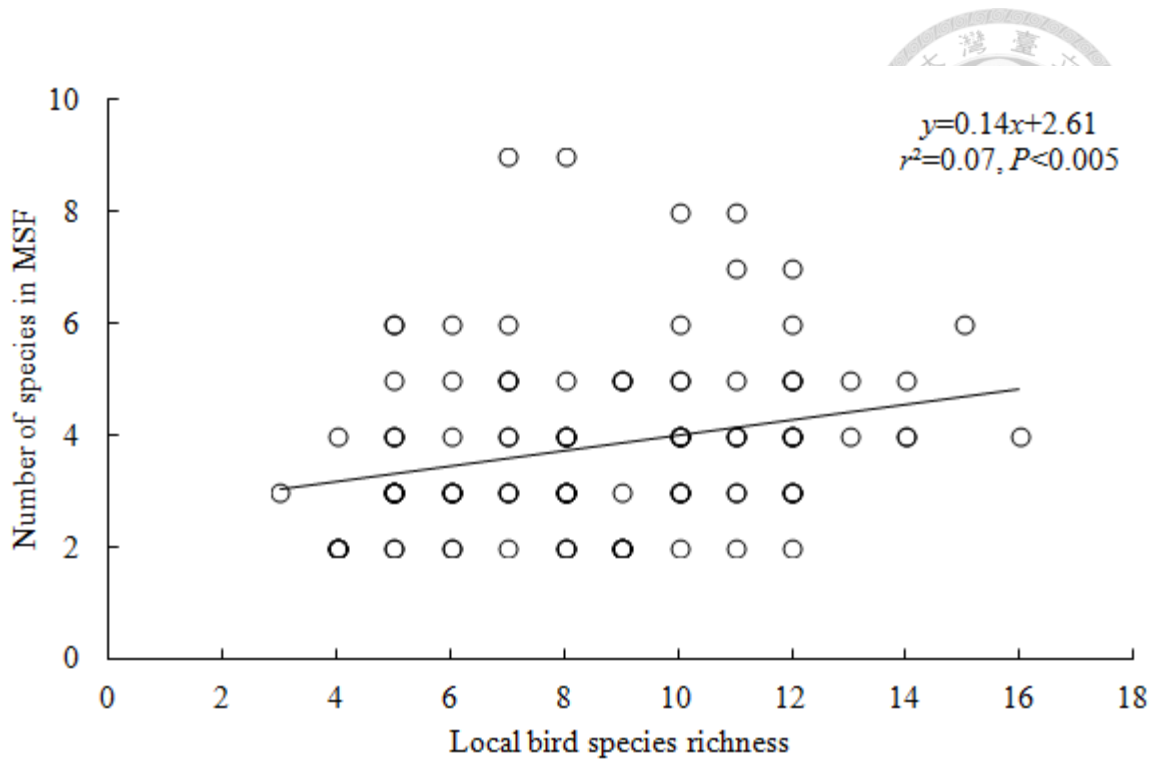
(a) 合歡山地區



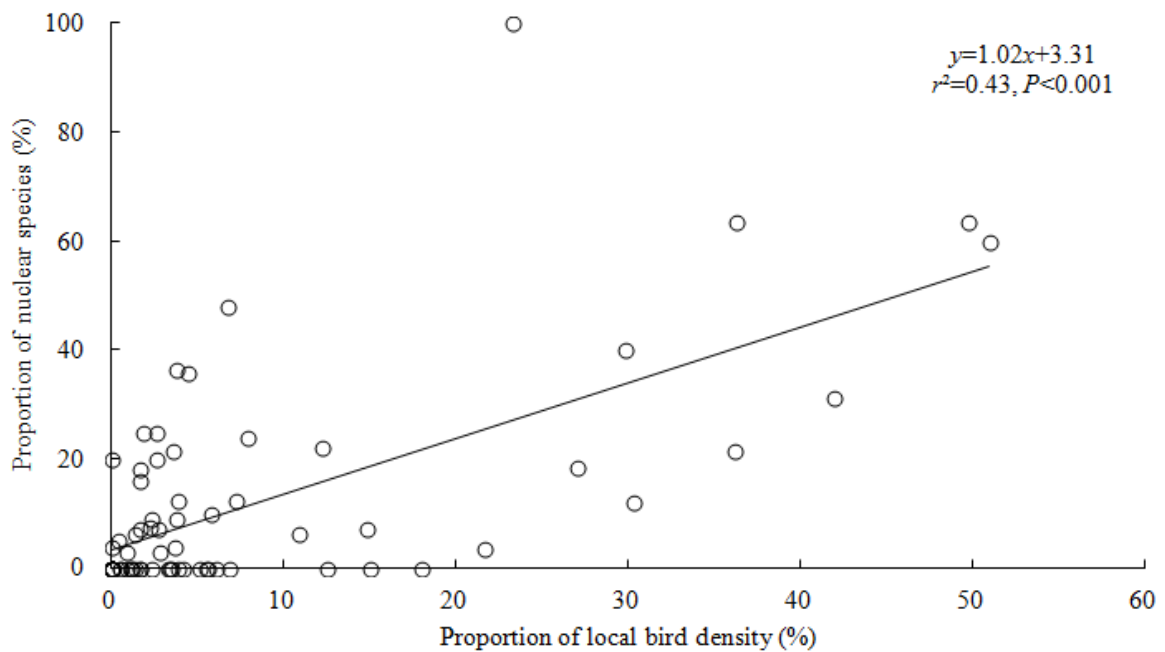
(b) 塔塔加地區



圖十二、2013年十月至2014年九月於(a)合歡山地區及(b)塔塔加地區不同植群棲地內各月鳥類總密度之變化



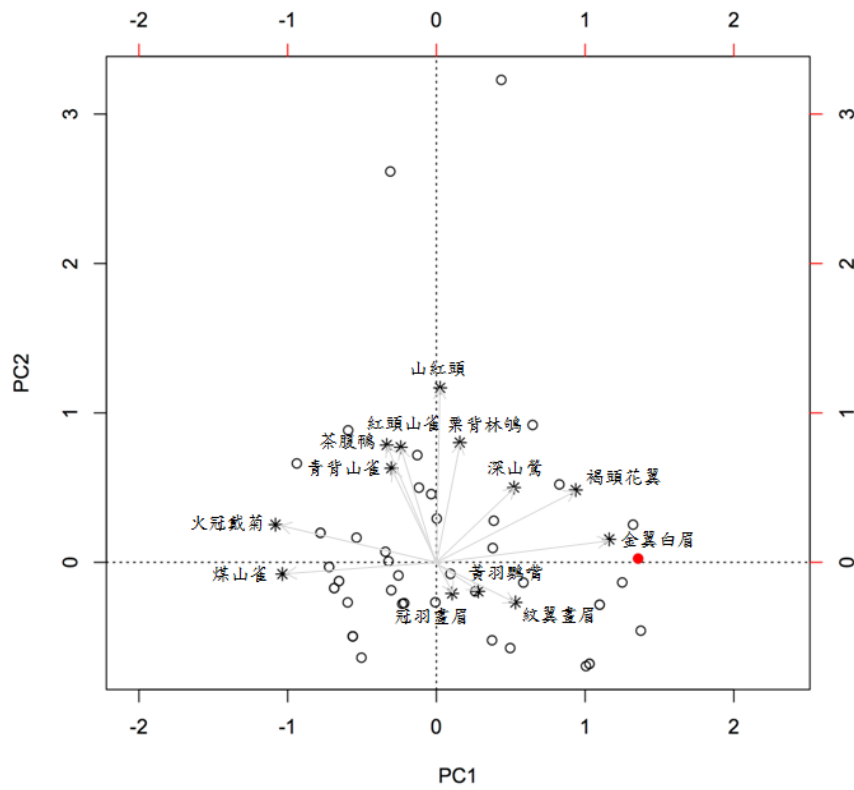
圖十三、合歡山及塔塔加地區當地鳥種豐富度與混群鳥種數的關係



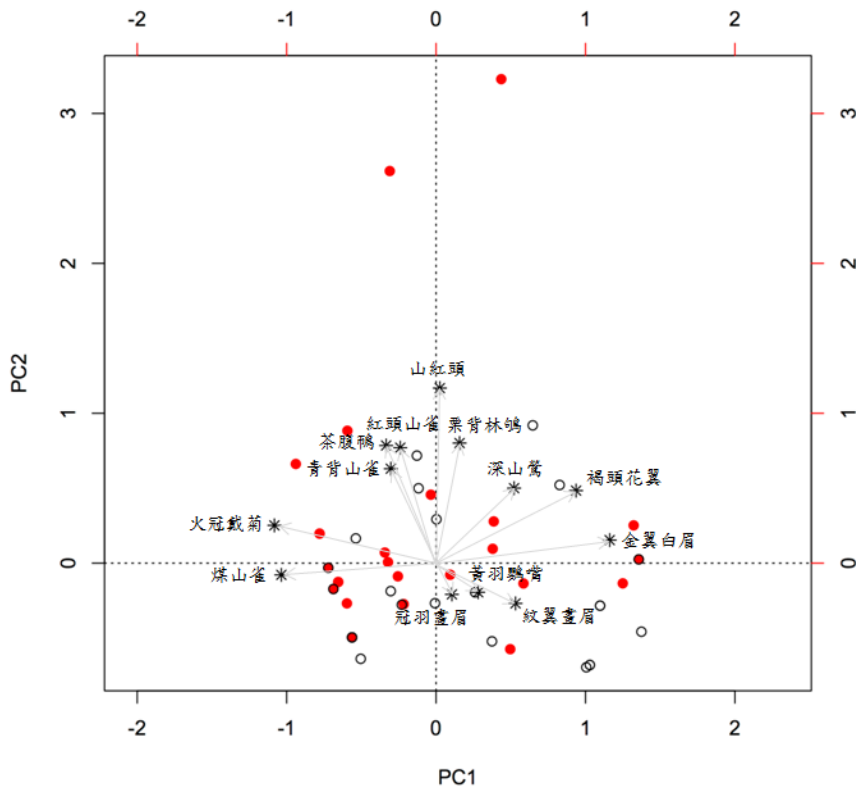
圖十四、合歡山及塔塔加地區當地核心種族群密度與擔任核心種比例的關係



(a) 合歡山地區—箭竹草原樣區

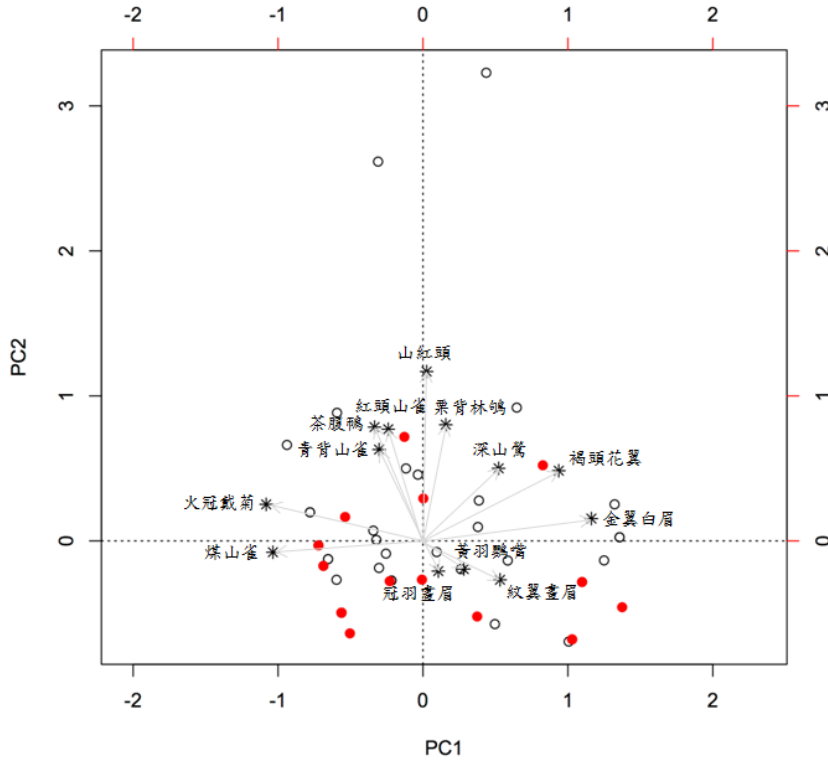


(b) 合歡山地區—二葉松林樣區

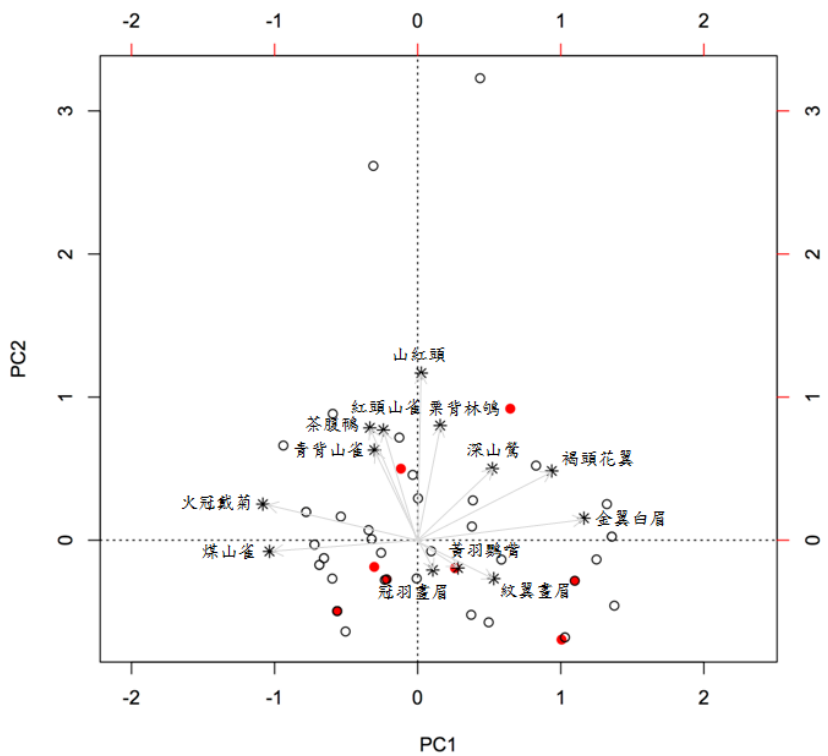




(c) 合歡山地區—鐵杉林原樣區



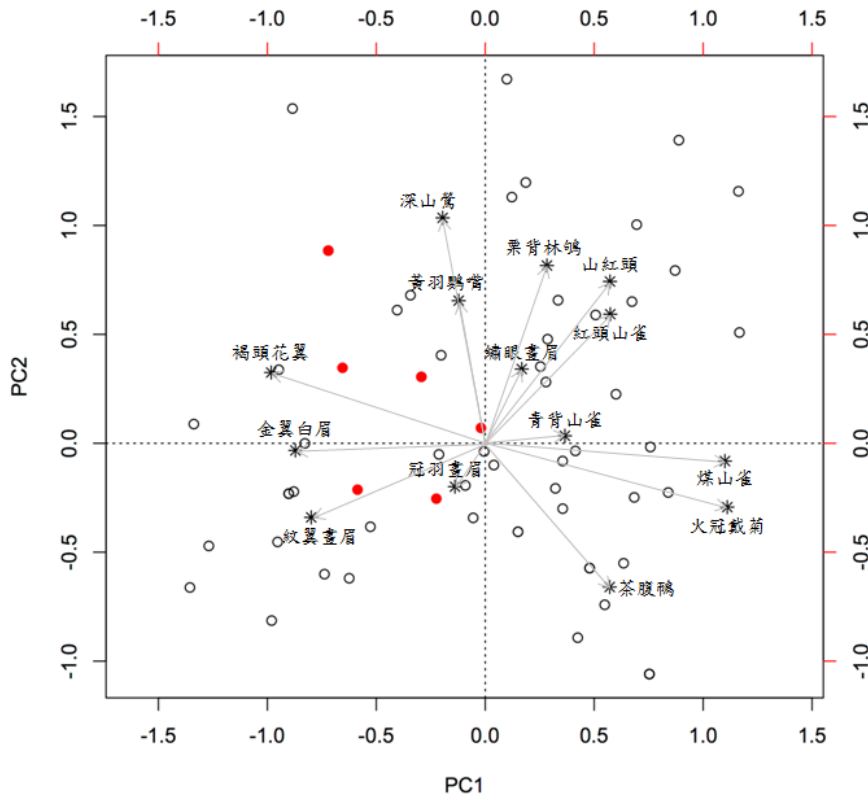
(d) 合歡山地區—冷杉林樣區



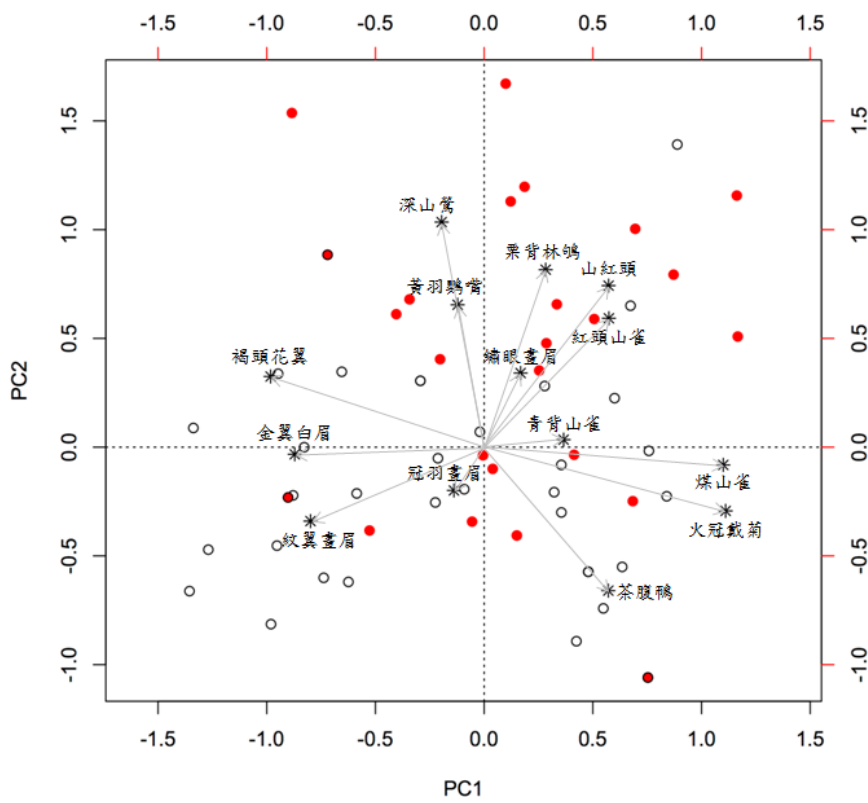
圖十五、合歡山地區各混群在鳥種間出現頻率變異梯度一、二軸的位置。(a)箭竹草原、(b)二葉松林、(c)鐵杉林、(d)冷杉林；星號代表鳥種，空白圈代表各個混群，紅色圈代表混群於特定植群中的分布



(a) 塔塔加地區—箭竹草原樣區

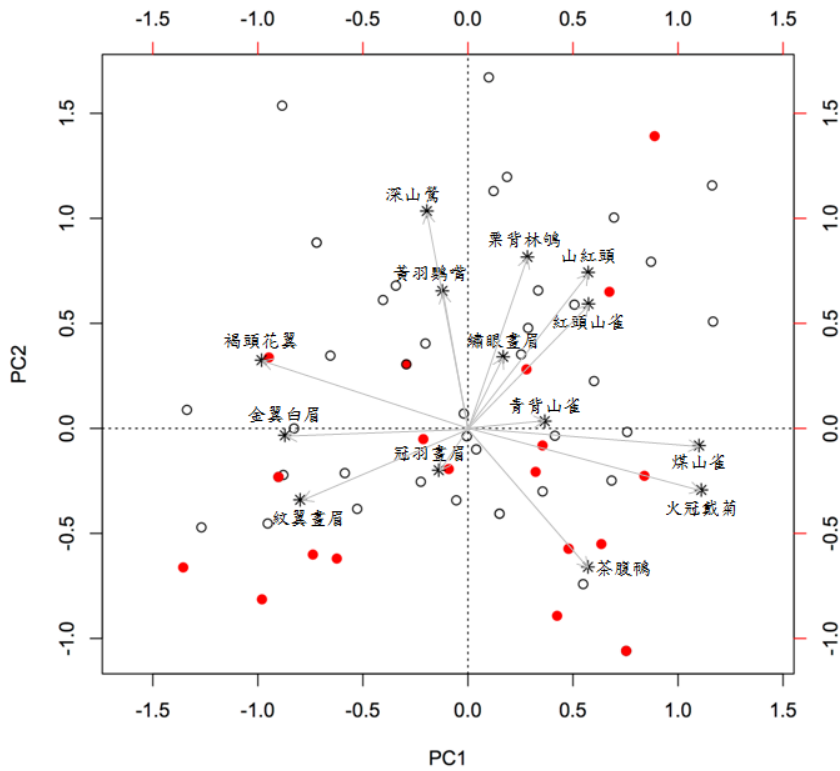


(b) 塔塔加地區—二葉松林樣區

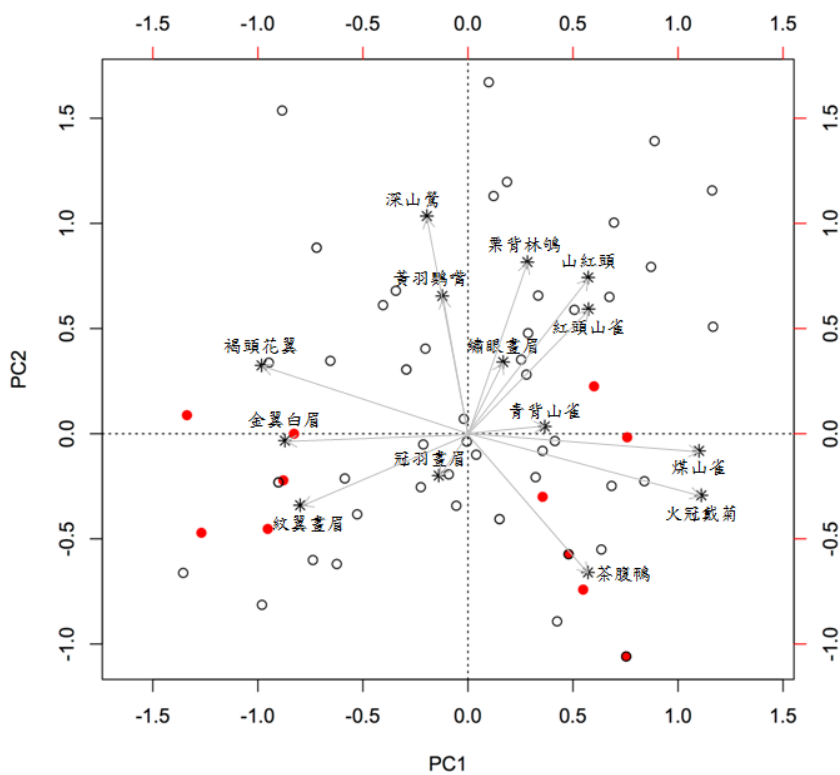




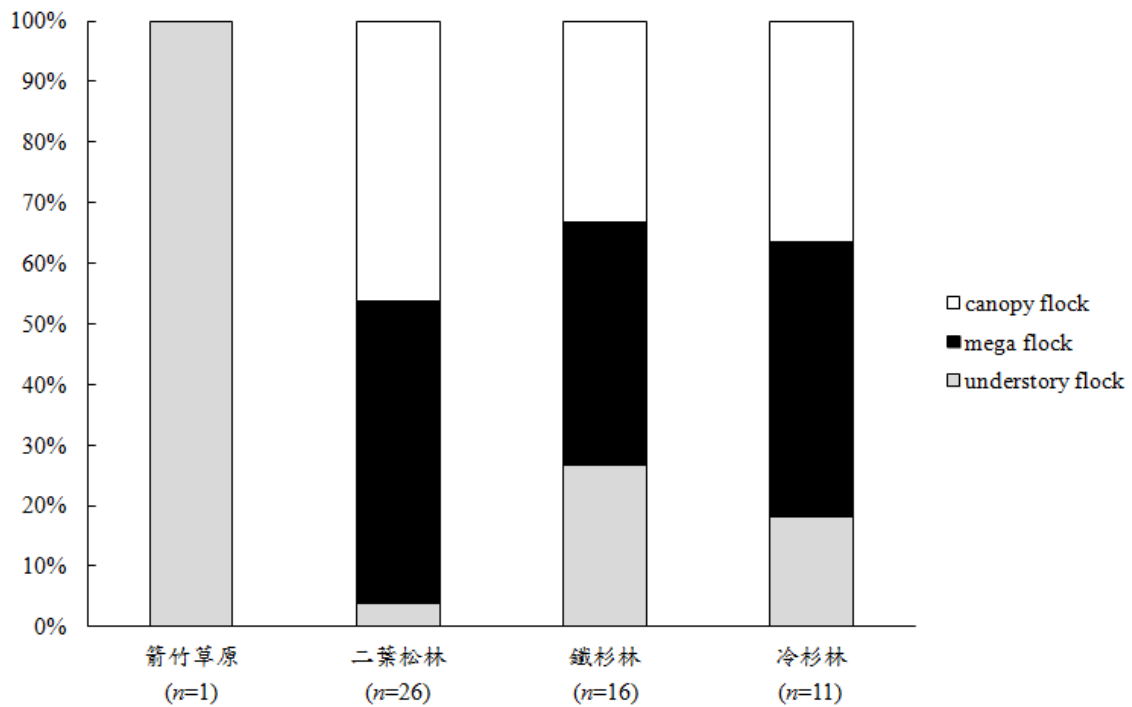
(c) 塔塔加地區—鐵杉林樣區



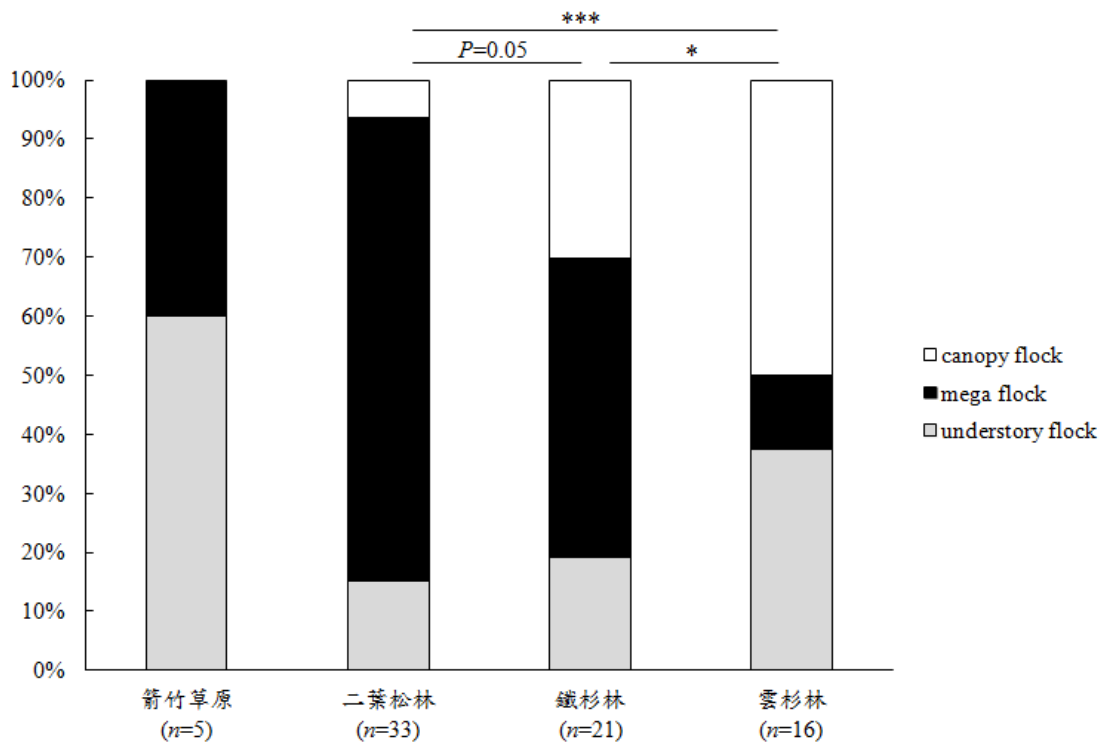
(d) 塔塔加地區—雲杉林樣區



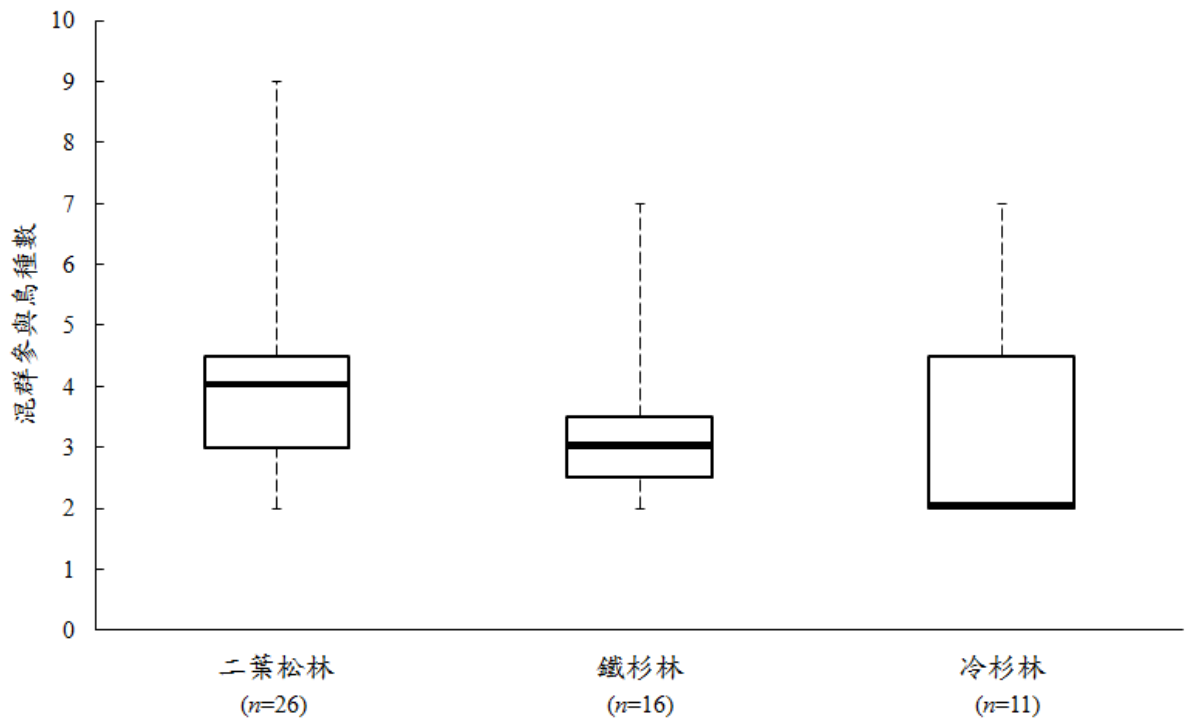
圖十六、塔塔加地區各混群在鳥種間出現頻率變異梯度一、二軸的位置。(a)箭竹草原、(b)二葉松林、(c)鐵杉林、(d)雲杉林；星號代表鳥種，空白圈代表各個混群，紅色圈代表混群於特定植群中的分布



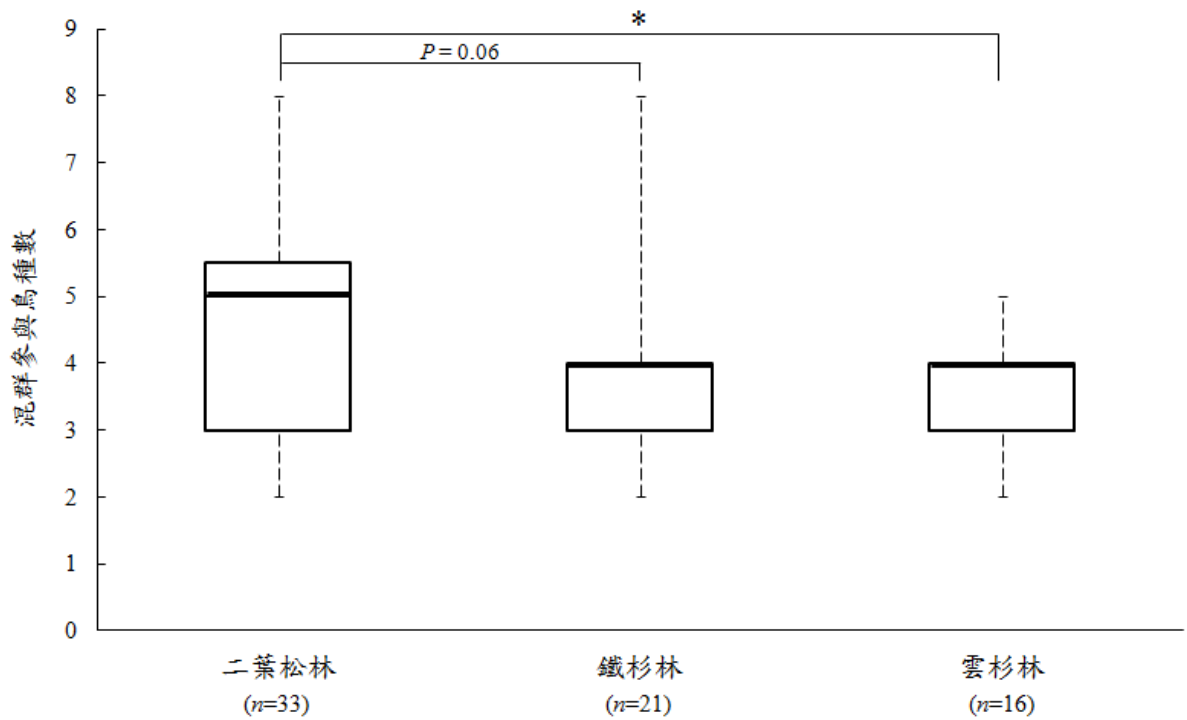
圖十七、合歡山地區不同植群棲地內樹冠層混群(canopy flock)、複合混群(mega flock)及灌木層混群(understory flock)的比例



圖十八、塔塔加地區不同植群棲地內樹冠層混群(canopy flock)、複合混群(mega flock)及灌木層混群(understory flock)的比例。 χ^2 test, * $P < 0.05$, *** $P < 0.001$



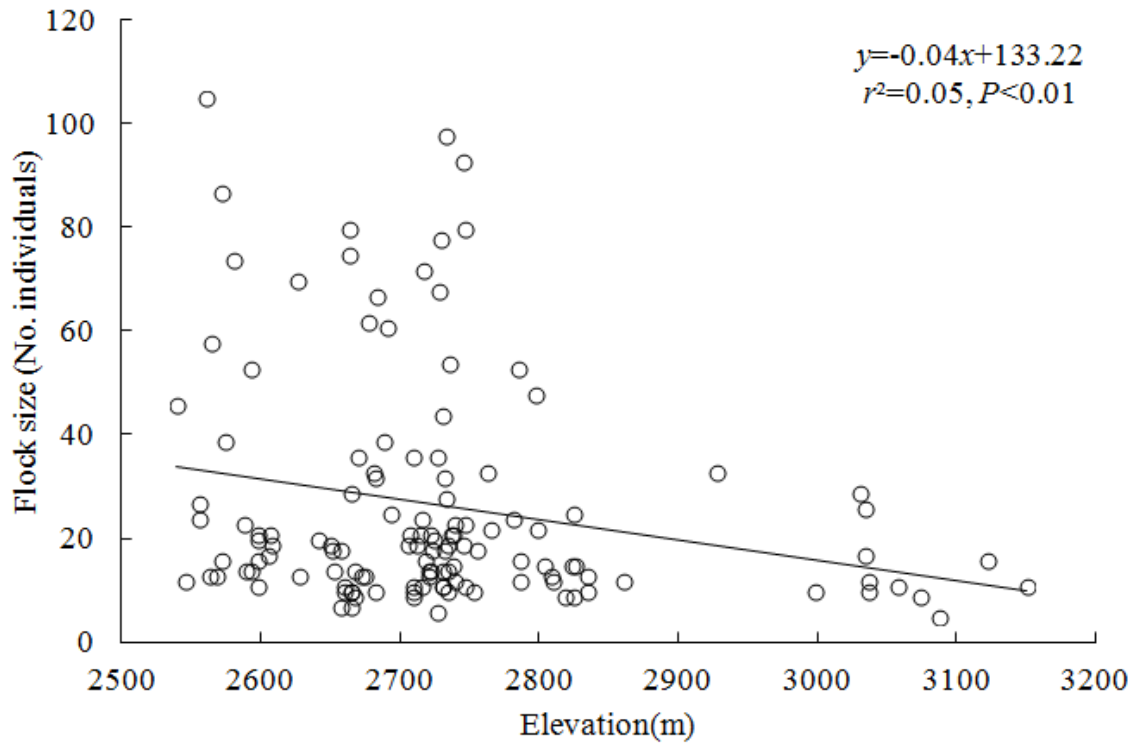
圖十九、合歡山地區不同森林性棲地內混群鳥種數之比較



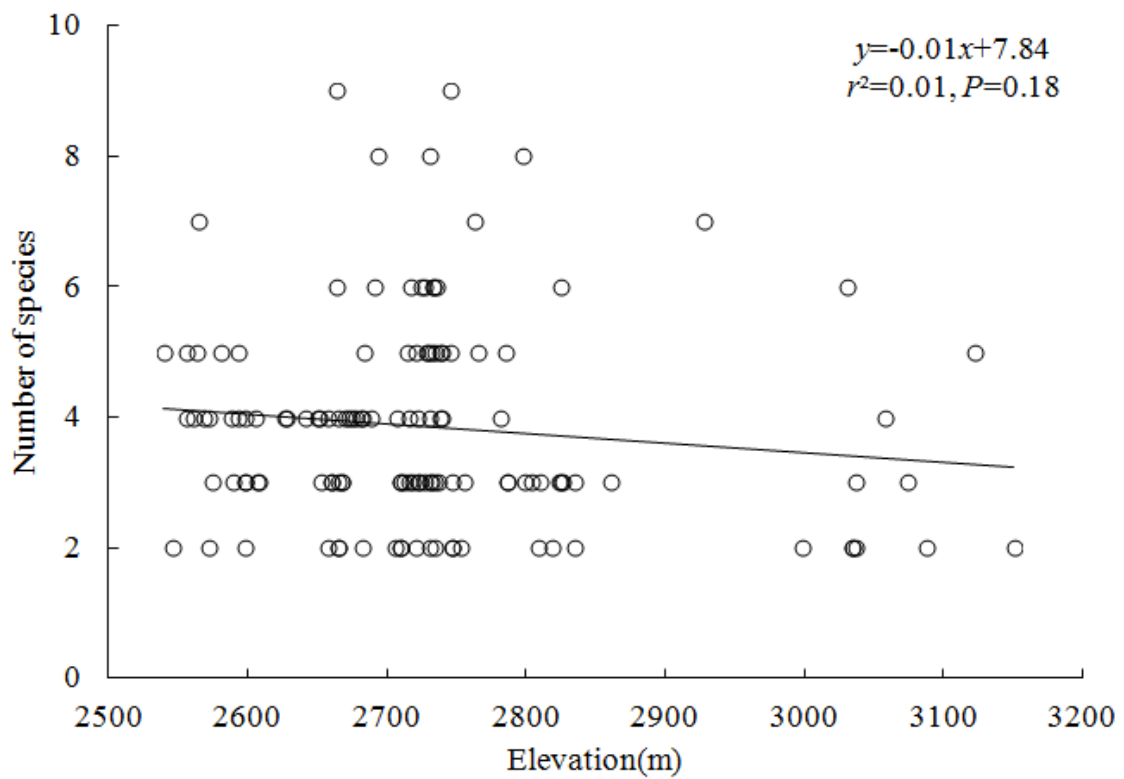
圖二十、塔塔加地區不同森林性棲地內混群鳥種數之比較。One-way ANOVA, Post-hoc test (LSD), * $P < 0.05$



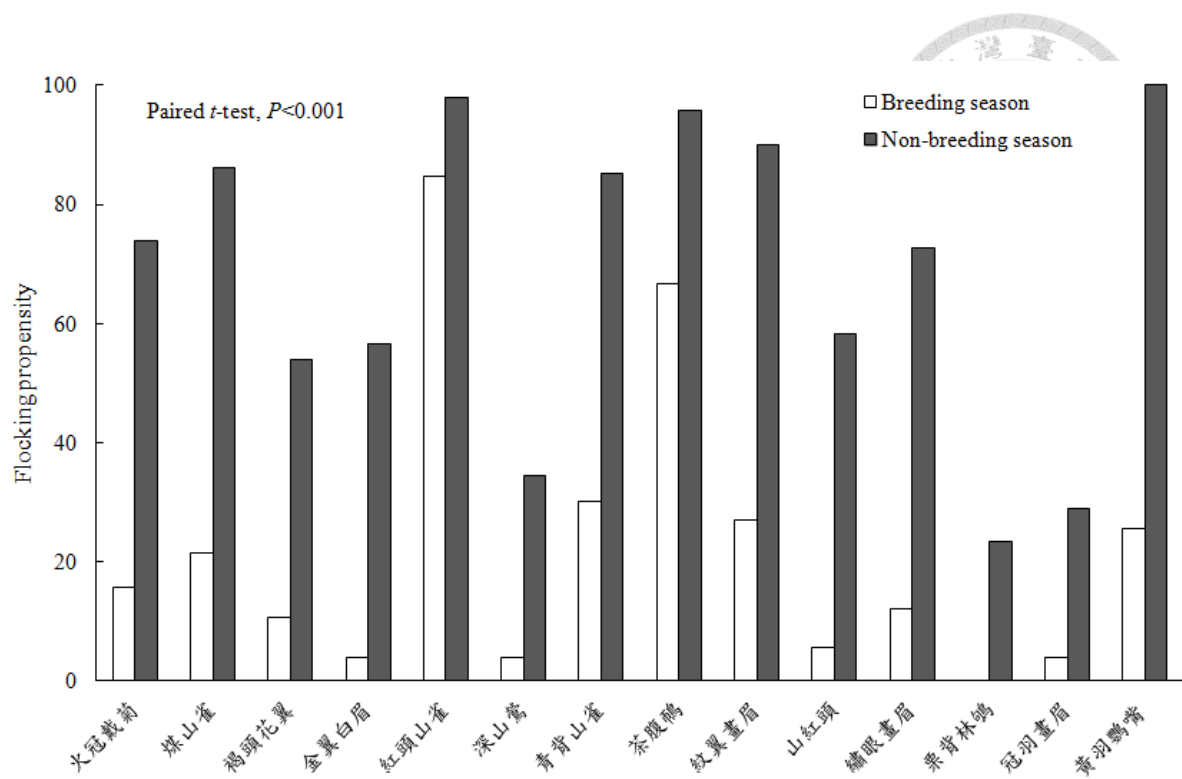
(a) 混群個體數



(b) 混群鳥種數



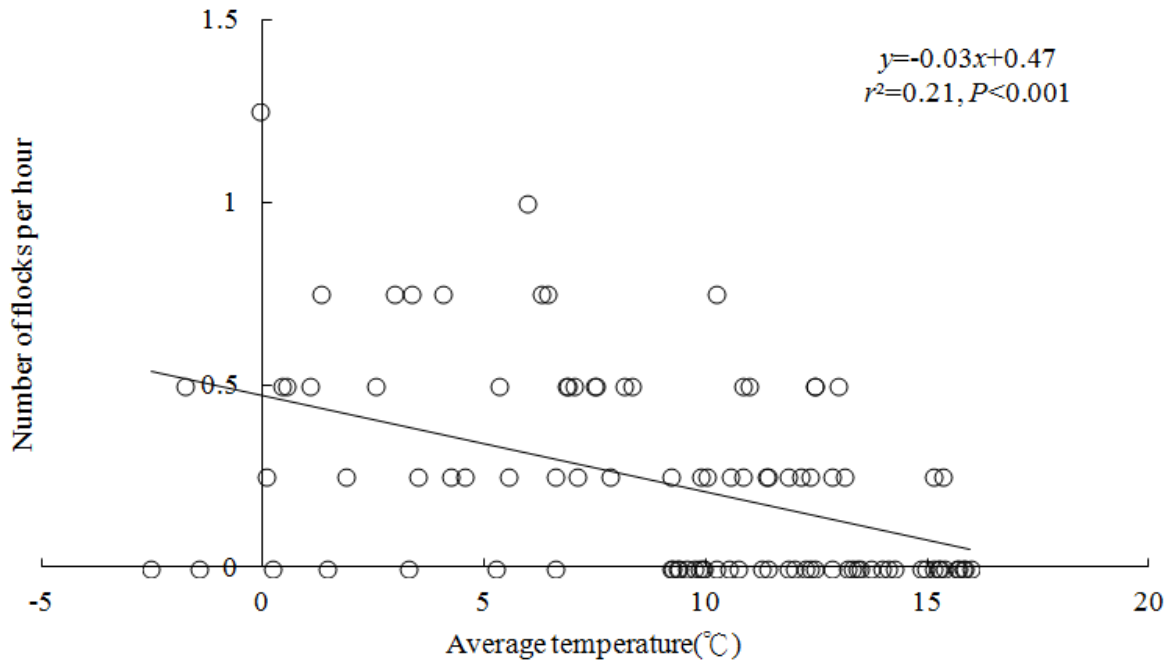
圖二十一、合歡山及塔塔加地區海拔範圍與各混群之(a)個體數及(b)鳥種數間的關係



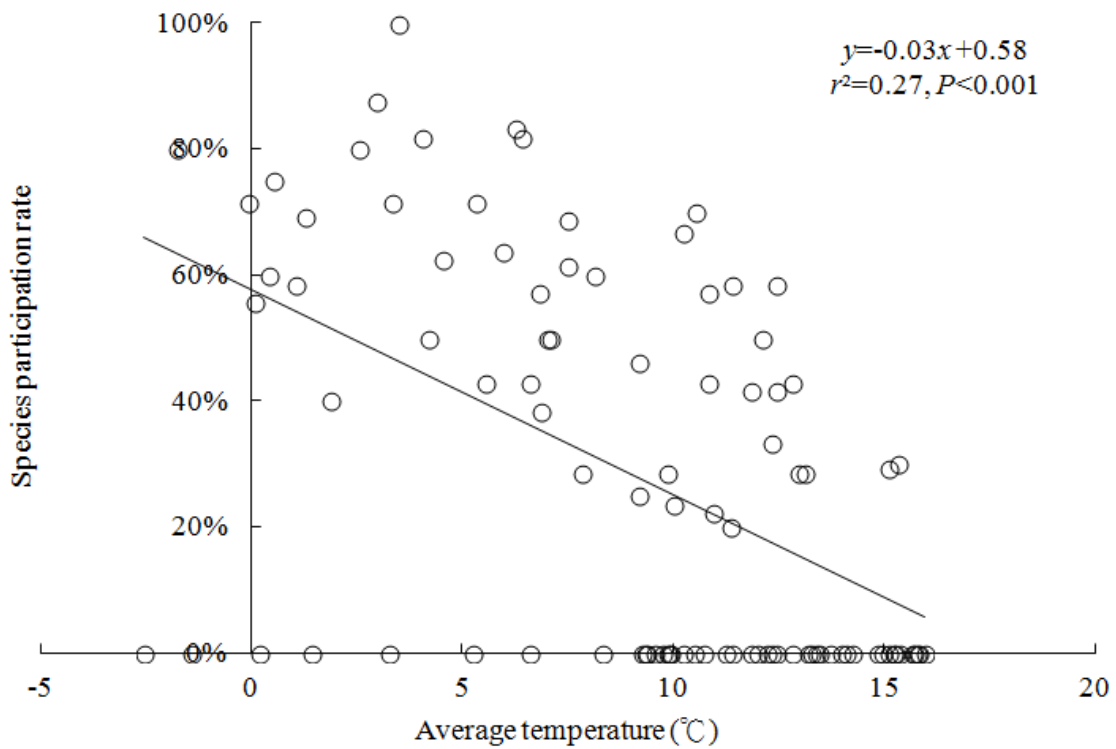
圖二十二、合歡山及塔塔加地區混群頻度>5%的 14 種混群鳥種的在繁殖季(三月至八月)與非繁殖季(九月至二月)間混群傾向的比較



(a) 混群數量



(b) 當地鳥種參與率



圖二十三、當日平均溫度與(a)每小時內觀察到的混群數量及(b)當地鳥種參與率呈顯著負相關

表一、24 種混群鳥種及 1 種哺乳類在 129 個混群中的混群頻度、平均個體數及生態同功群分類

Chinese name	Scientific name ^a	Flocking frequency(%)	Individuals in MSF	Guild ^b
火冠戴菊	<i>Regulus goodfellowi</i>	66	9.3 ± 10.7	TI
煤山雀	<i>Periparus ater</i>	60	8.0 ± 9.9	TI
褐頭花翼	<i>Fulvetta formosana</i>	54	4.7 ± 3.1	SI
紅頭山雀	<i>Aegithalos concinnus</i>	30	13.3 ± 12.7	TI
金翼白眉	<i>Trochalopteron morrisonianum</i>	28	5.2 ± 5.8	SO
深山鶯	<i>Horornis acanthizoides</i>	27	1.6 ± 0.7	SI
青背山雀	<i>Parus monticolus</i>	23	2.3 ± 0.9	TI
茶腹鴉	<i>Sitta europaea</i>	15	1.6 ± 0.8	BI
紋翼畫眉	<i>Actinodura morrisoniana</i>	14	11.6 ± 8.4	BI
山紅頭	<i>Cyanoderma ruficeps</i>	11	1.7 ± 1.0	SI
冠羽畫眉	<i>Yuhina brunneiceps</i>	10	9.0 ± 7.2	TH
繡眼畫眉	<i>Alcippe morrisonia</i>	10	10.0 ± 9.1	SI
栗背林鴉	<i>Tarsiger johnstoniae</i>	9	1.1 ± 0.3	GI
黃羽鸚嘴	<i>Suthora verreauxi</i>	7	29.9 ± 24.9	SI
紅尾鶇	<i>Muscicapa ferruginea</i>	4	1.8 ± 1.1	FI
鷓鴣	<i>Troglodytes troglodytes</i>	3	1.3 ± 0.5	GI
白耳畫眉	<i>Heterophasia auricularis</i>	2	4.3 ± 3.2	TH
白眉林鴉	<i>Tarsiger indicus</i>	2	1	GI
五色鳥	<i>Megalaima nuchalis</i>	2	1	TH
藪鳥	<i>Liocichla steerii</i>	2	2.0 ± 1.4	SO
酒紅朱雀	<i>Carpodacus formosanus</i>	1	5	GH
棕面鶯	<i>Abroscopus albogularis</i>	1	3	TI
白眉鶇	<i>Turdus obscurus</i>	1	2	TO
赤腹鶇	<i>Turdus chrysolaus</i>	1	1	TO
條紋松鼠	<i>Tamiops maritimus</i>	5	1	-

^a 鳥類學名依循 Clements *et al.* (2013)

^b 生態同功群分類根據本研究鳥類覓食行為觀察及許皓捷(2003)與廖煥彰(2006)的分類結果；地面蟲食者(ground insectivore, GI)；地面植食者(ground herbivore, GH)；灌層蟲食者(shrub insectivore, SI)；灌層雜食者(shrub omnivore, SO)；樹層蟲食者(tree insectivore, TI)；樹層雜食者(tree omnivore, TO)；樹層植食者(tree herbivore, TH)；樹幹蟲食者(bole insectivore, BI)；飛啄蟲食者(fly-catch insectivore, FI)



表二、混群頻度>5%的 14 種混群鳥種間之關聯強度。數值為修正後的 Cole's 係數，*號代表兩物種間具顯著正向或負向(底線)的關係

鳥種	<i>n</i>	火冠戴菊	煤山雀	茶腹鴉	紅頭山雀	青背山雀	紋翼畫眉	褐頭花翼	金翼白眉	深山鶯	黃羽鸚嘴	繡眼畫眉	山紅頭	冠羽畫眉
火冠戴菊	86	-												
煤山雀	77	0.44*	-											
茶腹鴉	19	0.29*	0.25*	-										
紅頭山雀	39	0.09	0.12	0.01	-									
青背山雀	30	0.11	-0.01	0.03	0.23*	-								
紋翼畫眉	17	<u>-0.32*</u>	<u>-0.30*</u>	-0.04	<u>-0.21*</u>	-0.06	-							
褐頭花翼	67	<u>-0.42*</u>	<u>-0.28*</u>	-0.13	-0.09	-0.18	0.23*	-						
金翼白眉	36	<u>-0.35*</u>	<u>-0.46*</u>	-0.17	-0.15	-0.14	0.32*	0.46*	-					
深山鶯	34	-0.19	-0.17	-0.10	0.02	-0.09	-0.13	0.29*	0.09	-				
黃羽鸚嘴	9	-0.07	-0.09	-0.12	-0.05	-0.15	-0.11	0.08	-0.04	0.18	-			
繡眼畫眉	13	0.07	-0.15	-0.14	-0.06	0.12	0.02	-0.04	0.02	0.03	0.01	-		
山紅頭	14	-0.07	-0.08	0.06	0.15	0.16	-0.06	0.08	0.00	0.24*	0.10	0.30*	-	
冠羽畫眉	13	0.01	-0.10	-0.07	-0.06	0.00	0.10	0.06	0.02	0.09	-0.09	-0.03	0.05	-
栗背林鴿	11	0.03	-0.10	0.03	0.16	0.03	-0.12	0.01	0.05	0.26*	0.02	0.08	0.25*	0.08

表三、合歡山及塔塔加地區 10 種普遍參與混群的鳥類在混群及非混群時，利用各覓食位置的百分比區位寬度及差異性檢定

鳥種及結群行為 ^a	n	覓食位置			區位寬度	χ^2 test
		地面	灌叢	喬木		
火冠戴菊						
Non-MSF	171	0.0	0.0	100.0	1.00	-
MSF	207	0.0	0.0	100.0	1.00	
煤山雀						
Non-MSF	86	0.0	0.0	100.0	1.00	-
MSF	198	0.0	0.0	100.0	1.00	
紅頭山雀						
Non-MSF	15	0.0	0.0	100.0	1.00	P=0.94
MSF	121	0.0	4.1	95.9	1.09	
青背山雀						
Non-MSF	16	0.0	0.0	100.0	1.00	-
MSF	44	0.0	0.0	100.0	1.00	
茶腹鴨						
Non-MSF	4	0.0	0.0	100.0	1.00	-
MSF	29	0.0	0.0	100.0	1.00	
紋翼畫眉						
Non-MSF	60	0.0	0.0	100.0	1.00	P<0.001
MSF	102	0.0	19.6	80.4	1.46	
褐頭花翼						
Non-MSF	199	1.0	93.0	6.0	1.15	P<0.001
MSF	179	0.0	63.1	36.9	1.87	
金翼白眉						
Non-MSF	92	19.6	63.0	17.4	2.15	P<0.001
MSF	119	0.0	57.1	42.9	1.96	
深山鶯						
Non-MSF	15	0.0	100.0	0.0	1.00	P=0.89
MSF	36	0.0	94.4	5.6	1.12	
黃羽鸚嘴						
Non-MSF	31	0.0	100.0	0.0	1.00	-
MSF	116	0.0	100.0	0.0	1.00	

^a Non-MSF: Non-Mixed species bird flock ; MSF: Mixed species bird flock

表四、合歡山及塔塔加地區 10 種普遍參與混群的鳥類在混群及非混群時，利用各覓食高度層次的百分比、區位寬度及差異性檢定

鳥種及結群行為 ^a	n	高度層次			區位寬度	χ^2 test
		下	中	上		
火冠戴菊						
Non-MSF	171	0.0	5.8	94.2	1.12	$P < 0.001$
MSF	207	1.4	37.2	61.4	1.94	
煤山雀						
Non-MSF	86	0.0	10.5	89.5	1.23	$P < 0.001$
MSF	198	0.5	37.9	61.6	1.91	
紅頭山雀						
Non-MSF	15	0.0	100.0	0.0	1.00	$P = 0.11$
MSF	121	5.8	73.6	16.5	1.75	
青背山雀						
Non-MSF	16	0.0	100.0	0.0	1.00	-
MSF	44	0.0	100.0	0.0	1.00	
茶腹鴨						
Non-MSF	4	0.0	50.0	50.0	2.00	$P = 0.78$
MSF	29	0.0	58.6	44.8	1.84	
紋翼畫眉						
Non-MSF	60	13.3	86.7	0.0	1.30	$P < 0.005$
MSF	102	27.5	62.7	9.8	2.09	
褐頭花翼						
Non-MSF	199	93.5	6.5	0.0	1.14	$P < 0.001$
MSF	179	60.3	33.0	6.7	2.10	
金翼白眉						
Non-MSF	92	82.6	17.4	0.0	1.40	$P < 0.001$
MSF	119	57.1	42.9	0.0	1.96	
深山鶯						
Non-MSF	15	100.0	0.0	0.0	1.00	$P = 0.89$
MSF	36	94.4	5.6	0.0	1.12	
黃羽鸚嘴						
Non-MSF	31	100.0	0.0	0.0	1.00	-
MSF	116	100.0	0.0	0.0	1.00	

^a Non-MSF: Non-Mixed species bird flock ; MSF: Mixed species bird flock

表五、合歡山及塔塔加地區 24 種混群鳥種在繁殖季(三月至八月)的混群個體數、定點調查個體數、混群頻度及混群傾向

Chinese name	Scientific name ^a	No. of individuals in mixed flocks	No. of individuals in point counts	Flocking frequency (%)	Flocking propensity (%)
火冠戴菊	<i>Regulus goodfellowi</i>	54	292	60.0	15.6
煤山雀	<i>Parus ater</i>	49	179	40.0	21.5
褐頭花翼	<i>Alcippe cinereiceps</i>	32	271	66.7	10.6
金翼白眉	<i>Garrulax morrisonianus</i>	10	255	20.0	3.8
紅頭山雀	<i>Aegithalos concinnus</i>	132	24	66.7	84.6
青背山雀	<i>Parus monticolus</i>	6	14	20.0	30.0
深山鶯	<i>Cettia acanthizoides</i>	11	275	46.7	3.8
茶腹鵙	<i>Sitta europaea</i>	6	3	20.0	66.7
紋翼畫眉	<i>Actinodura morrisoniana</i>	21	57	20.0	26.9
山紅頭	<i>Stachyris ruficeps</i>	2	34	6.7	5.6
冠羽畫眉	<i>Yuhina brunneiceps</i>	14	341	20.0	3.9
栗背林鵯	<i>Tarsiger johnstoniae</i>	0	88	0.0	0.0
繡眼畫眉	<i>Alcippe morrisonia</i>	8	58	13.3	12.1
黃羽鸚嘴	<i>Paradoxornis verreauxi</i>	12	35	13.3	25.5
鷓鴣	<i>Troglodytes troglodytes</i>	0	53	0.0	0.0
白耳畫眉	<i>Heterophasia auricularis</i>	0	50	0.0	0.0
酒紅朱雀	<i>Carpodacus formosanus</i>	0	35	0.0	0.0
白眉林鵯	<i>Tarsiger indicus</i>	1	61	6.7	1.6
五色鳥	<i>Megalaima nuchalis</i>	0	0	0.0	0.0
棕面鶯	<i>Abroscopus albogularis</i>	0	2	0.0	0.0
藪鳥	<i>Liocichla steerii</i>	0	36	0.0	0.0
紅尾鶇	<i>Muscicapa ferruginea</i>	3	41	6.7	6.8
白眉鶇	<i>Turdus obscurus</i>	0	0	0.0	0.0
赤腹鶇	<i>Turdus chrysolaus</i>	0	0	0.0	0.0

^a 鳥類學名依循 Clements *et al.* (2013)

表六、合歡山及塔塔加地區 24 種混群鳥種在非繁殖季(九月至二月)的混群個體數、定點調查個體數、混群頻度及混群傾向

Chinese name	Scientific name ^a	No. of individuals in mixed flocks	No. of individuals in point counts	Flocking frequency (%)	Flocking propensity (%)
火冠戴菊	<i>Regulus goodfellowi</i>	666	235	67.0	73.9
煤山雀	<i>Parus ater</i>	505	81	64.0	86.2
褐頭花翼	<i>Alcippe cinereiceps</i>	274	235	55.0	53.8
金翼白眉	<i>Garrulax morrisonianus</i>	166	127	31.0	56.7
紅頭山雀	<i>Aegithalos concinnus</i>	337	7	26.0	98.0
青背山雀	<i>Parus monticolus</i>	46	8	20.0	85.2
深山鶯	<i>Cettia acanthizoides</i>	32	61	19.0	34.4
茶腹鵙	<i>Sitta europaea</i>	23	1	15.0	95.8
紋翼畫眉	<i>Actinodura morrisoniana</i>	188	21	15.0	90.0
山紅頭	<i>Stachyris ruficeps</i>	14	10	9.0	58.3
冠羽畫眉	<i>Yuhina brunneiceps</i>	59	145	9.0	28.9
栗背林鵯	<i>Tarsiger johnstoniae</i>	10	33	9.0	23.3
繡眼畫眉	<i>Alcippe morrisonia</i>	72	27	6.0	72.7
黃羽鸚嘴	<i>Paradoxornis verreauxi</i>	253	0	6.0	100.0
鷓鴣	<i>Troglodytes troglodytes</i>	5	24	4.0	17.2
白耳畫眉	<i>Heterophasia auricularis</i>	13	29	3.0	31.0
酒紅朱雀	<i>Carpodacus formosanus</i>	5	15	2.0	25.0
白眉林鵯	<i>Tarsiger indicus</i>	2	12	2.0	14.3
五色鳥	<i>Megalaima nuchalis</i>	2	3	2.0	40.0
棕面鶯	<i>Abroscopus albogularis</i>	3	6	1.0	33.3
藪鳥	<i>Liocichla steerii</i>	3	10	1.0	23.1
紅尾鶇	<i>Muscicapa ferruginea</i>	5	3	3.0	62.5
白眉鶇	<i>Turdus obscurus</i>	2	3	1.0	40.0
赤腹鶇	<i>Turdus chrysolaus</i>	1	3	1.0	25.0

^a 鳥類學名依循 Clements *et al.* (2013)

表七、(a)合歡山地區及(b)塔塔加地區混群主成份分析各主成份軸之特徵值 (eigenvalue)、解釋百分比 (proportion explained)、累積貢獻比率 (cumulative proportion)



(a) 合歡山地區

	特徵值	百分比	累積貢獻比率
PC1	0.55	28.06	28.06
PC2	0.32	16.43	44.49
PC3	0.22	11.03	55.52
PC4	0.19	9.87	65.39
PC5	0.17	8.79	74.18
PC6	0.12	6.24	80.41
PC7	0.10	5.32	85.73
PC8	0.09	4.47	90.20
PC9	0.08	3.87	94.07
PC10	0.05	2.32	96.38
PC11	0.04	1.98	98.36
PC12	0.02	0.96	99.32
PC13	0.01	0.68	100.00

(b) 塔塔加地區

	特徵值	百分比	累積貢獻比率
PC1	0.58	25.59	25.59
PC2	0.30	13.29	38.88
PC3	0.24	10.69	49.57
PC4	0.22	9.48	59.05
PC5	0.18	7.77	66.82
PC6	0.13	5.89	72.71
PC7	0.11	4.89	77.60
PC8	0.11	4.72	82.32
PC9	0.09	4.15	86.47
PC10	0.08	3.63	90.10
PC11	0.07	2.97	93.06
PC12	0.06	2.75	95.81
PC13	0.05	2.32	98.13
PC14	0.04	1.87	100.00

表八、第一至第六主成份與混群鳥種之相關係數(a)合歡山地區及(b)塔塔加地區

(a) 合歡山地區

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
火冠戴菊	-0.80	-0.02	0.21	0.34	-0.30	-0.33
煤山雀	-0.80	-0.02	0.51	-0.28	0.30	0.11
紅頭山雀	-0.16	0.88	-0.35	0.33	0.08	0.35
茶腹鵝	-0.18	0.31	0.42	0.09	-0.55	0.17
青背山雀	-0.18	0.71	-0.16	-0.54	-0.13	-0.35
紋翼畫眉	0.28	-0.14	0.01	-0.39	-0.35	0.29
褐頭花翼	0.80	0.45	0.50	-0.18	0.22	-0.13
黃羽鸚嘴	0.05	-0.02	-0.02	-0.02	0.04	0.01
金翼白眉	0.84	-0.12	0.07	0.15	-0.33	-0.11
深山鶯	0.31	0.18	0.38	0.42	0.28	-0.05
山紅頭	0.02	0.22	0.09	0.06	-0.14	-0.06
冠羽畫眉	0.05	0.00	-0.31	0.09	0.07	-0.34
栗背林鴿	0.05	0.11	0.04	0.17	-0.13	-0.09

(b) 塔塔加地區

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
火冠戴菊	0.88	-0.14	0.00	-0.21	0.44	-0.01
煤山雀	0.89	0.24	-0.47	-0.31	-0.03	-0.10
紅頭山雀	0.39	0.50	0.47	-0.47	-0.46	-0.05
茶腹鵝	0.29	-0.20	-0.31	-0.05	0.20	0.21
青背山雀	0.20	-0.05	0.60	-0.01	0.13	0.41
紋翼畫眉	-0.40	-0.23	0.16	-0.09	0.20	0.08
褐頭花翼	-0.79	0.35	-0.34	-0.39	0.21	-0.18
黃羽鸚嘴	-0.07	0.20	-0.05	0.21	-0.10	-0.13
金翼白眉	-0.62	-0.10	0.20	-0.63	0.19	0.01
深山鶯	-0.23	0.88	-0.09	0.33	0.18	0.30
山紅頭	0.27	0.40	0.24	-0.02	0.43	-0.10
繡眼畫眉	0.07	-0.01	0.39	0.30	0.28	-0.56
冠羽畫眉	-0.04	-0.02	-0.09	-0.06	0.24	0.17
栗背林鴿	0.08	0.32	0.07	0.00	0.12	-0.03

附錄一、各植群類型棲地示意圖



箭竹草原(A)



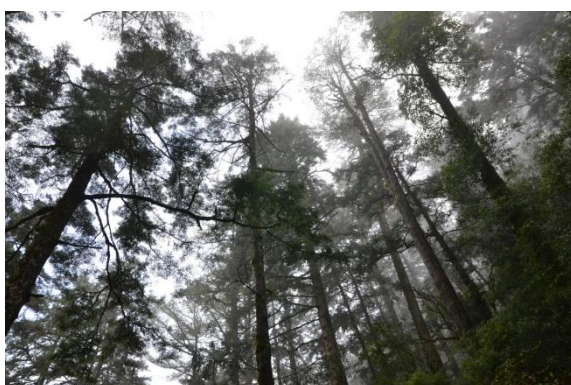
二葉松林(B)



鐵杉林(C)

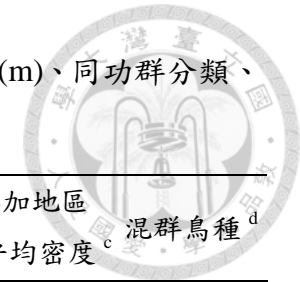


冷杉林(D)



雲杉林(E)

附錄二、2013 年十月至 2014 年九月合歡山及塔塔加地區所記錄到的 50 種鳥類之中文名、學名、特定基礎半徑(m)、同功群分類、合歡山及塔塔加地區鳥種平均密度、混群鳥種



中文名	學名 ^a	特定基礎 半徑(m)	同功群分類 ^b			合歡山地區	塔塔加地區	混群鳥種 ^d
			許皓捷(2003)	廖煥彰(2006)	本研究	鳥種平均密度 ^c	鳥種平均密度 ^c	
雉科	Family Phasianidae							
帝雉	<i>Syrnaticus mikado</i>	100	GO	GO	GO	0.01	0.04	
鳩鴿科	Family Columbidae							
灰林鴿	<i>Columba pulchricollis</i>	100	TH	TH	TH	0.02	0.07	
杜鵑科	Family Cuculidae							
鷹鵑	<i>Hierococcyx sparverioides</i>	100	TI	-	TI	0.01	-	
中杜鵑	<i>Cuculus saturatus</i>	100	TO	TI	TI	0.08	0.11	
鷓鴣科	Family Strigidae							
鴝鵒	<i>Glaucidium brodiei</i>	100	C	C	C	-	0.01	
鬚鴉科	Family Megalaimidae							
五色鳥	<i>Megalaima nuchalis</i>	60	TO/TH	-	TH	0.02	0.04	◎
啄木鳥科	Family Picidae							
大赤啄木	<i>Dendrocopos leucotos</i>	100	BI	BI	BI	0.03	0.07	
綠啄木	<i>Picus canus</i>	100	BI	BI	BI	0.01	0.01	
山椒鳥科	Family Campephagidae							
灰喉山椒鳥	<i>Pericrocotus solaris</i>	50	FI	-	FI	0.13	-	

附錄二(續)、2013年十月至2014年九月合歡山及塔塔加地區所記錄到的50種鳥類之中文名、學名、特定基礎半徑(m)、同功群分類、合歡山及塔塔加地區鳥種平均密度、混群鳥種

中文名	學名 ^a	特定基礎 半徑(m)	同功群分類 ^b			合歡山地區	塔塔加地區	混群鳥種 ^d
			許皓捷(2003)	廖煥彰(2006)	本研究	鳥種平均密度 ^c	鳥種平均密度 ^c	
鴉科	Family Corvidae							
松鴉	<i>Garrulus glandarius</i>	80	TO	TI	TO	0.08	-	
樹鵲	<i>Dendrocitta formosae</i>	100	TH	-	TH	0.02	-	
星鴉	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	100	TO	TI	TO	0.03	0.32	
巨嘴鴉	<i>Corvus macrorhynchos</i>	100	GO	GO	GO	-	0.03	
山雀科	Family Paridae							
煤山雀	<i>Periparus ater</i>	70	TI	TI	TI	1.53	1.99	◎
青背山雀	<i>Parus monticolus</i>	50	TI	TI	TI	0.08	0.50	◎
長尾山雀科	Family Aegithalidae							
紅頭山雀	<i>Aegithalos concinnus</i>	30	TI	TI	TI	1.47	0.81	◎
鴉科	Family Sittidae							
茶腹鴉	<i>Sitta europaea</i>	30	BI	BI	BI	0.29	-	◎
鷓鴣科	Family Troglodytidae							
鷓鴣	<i>Troglodytes troglodytes</i>	50	GI	-	GI	1.30	0.74	◎
鶇科	Family Pycnonotidae							
紅嘴黑鶇	<i>Hypsipetes leucocephalus</i>	100	TH	-	TH	0.04	-	
戴菊科	Family Regulidae							
火冠戴菊	<i>Regulus goodfellowi</i>	30	TI	TI	TI	16.21	22.18	◎

附錄二(續)、2013年十月至2014年九月合歡山及塔塔加地區所記錄到的50種鳥類之中文名、學名、特定基礎半徑(m)、同功群分類、合歡山及塔塔加地區鳥種平均密度、混群鳥種

中文名	學名 ^a	特定基礎 半徑(m)	同功群分類 ^b			合歡山地區	塔塔加地區	混群鳥種 ^d
			許皓捷(2003)	廖煥彰(2006)	本研究	鳥種平均密度 ^c	鳥種平均密度 ^c	
鷓眉科	Family Pnoepygidae							
鱗胸鷓鴣	<i>Pnoepyga formosana</i>	60	SI	SI	SI	0.26	1.01	
樹鶯科	Family Cettiidae							
棕面鶯	<i>Abroscopus albogularis</i>	60	FI	TI	TI	-	0.15	◎
深山鶯	<i>Cettia acanthizoides</i>	60	SI	SI	SI	2.76	3.43	◎
蝗鶯科	Family Locustellidae							
臺灣叢樹鶯	<i>Bradypterus alishanensis</i>	100	SI	SI	SI	0.24	0.40	
鸚嘴科	Family Paradoxornithidae							
褐頭花翼	<i>Fulvetta formosana</i>	40	SI	SI	SI	8.16	12.81	◎
黃羽鸚嘴	<i>Paradoxornis verreauxi</i>	30	SI	SI	SI	0.66	1.91	◎
繡眼科	Family Zosteropidae							
冠羽畫眉	<i>Yuhina brunneiceps</i>	80	TO/TH	TI	TH	2.42	2.61	◎
畫眉科	Family Timaliidae							
山紅頭	<i>Stachyridopsis ruficeps</i>	80	SI/SO	SI	SI	0.08	0.37	◎
噪眉科	Family Leiothrichidae							
繡眼畫眉	<i>Alcippe morrisonia</i>	40	TO	TI	SI	0.37	3.15	◎
金翼白眉	<i>Garrulax morrisonianus</i>	100	GO/GH	SI	SO	1.18	1.35	◎
白耳畫眉	<i>Heterophasia auricularis</i>	80	TO/TH	TI	TH	0.07	0.75	◎

附錄二(續)、2013年十月至2014年九月合歡山及塔塔加地區所記錄到的50種鳥類之中文名、學名、特定基礎半徑(m)、同功群分類、合歡山及塔塔加地區鳥種平均密度、混群鳥種

中文名	學名 ^a	特定基礎 半徑(m)	同功群分類 ^b			合歡山地區	塔塔加地區	混群鳥種 ^d
			許皓捷(2003)	廖煥彰(2006)	本研究	鳥種平均密度 ^c	鳥種平均密度 ^c	
噪眉科	Family Leiothrichidae							
藪鳥	<i>Liocichla steerii</i>	70	SO	SI	SO	0.32	0.30	◎
紋翼畫眉	<i>Actinodura morrisoniana</i>	50	BI	TI	BI	0.77	1.30	◎
鶇科	Family Muscipidae							
紅尾鶇	<i>Muscicapa ferruginea</i>	30	FI	FI	FI	1.03	2.21	◎
黃腹琉璃	<i>Niltava vivida</i>	70	FI/TH	FI	FI	0.01	0.04	
小翼鶇	<i>Brachypteryx montana</i>	60	GI	SI	GI	0.76	1.29	
日本歌鶇	<i>Larvivora akahige</i>	100	-	-	GI	-	0.01	
紫嘯鶇	<i>Myophonus insularis</i>	100	-	GI	GI	0.01	0.01	
白尾鶇	<i>Cinclidium leucurum</i>	50	GI	-	GI	0.21	0.27	
白眉林鶇	<i>Tarsiger indicus</i>	50	GI	GI	GI	0.90	1.03	◎
栗背林鶇	<i>Tarsiger johnstoniae</i>	50	GI	GI	GI	1.64	1.57	◎
黃胸青鶇	<i>Ficedula hyperythra</i>	80	FI	FI	FI	0.03	-	
鶇科	Family Turdidae							
虎鶇	<i>Zoothera dauma</i>	50	GO	-	GO	0.03	0.08	
白頭鶇	<i>Turdus poliocephalus</i>	80	TH	-	TH	-	0.02	
白眉鶇	<i>Turdus obscurus</i>	50	-	-	TO	0.05	0.03	◎
赤腹鶇	<i>Turdus chrysolaus</i>	50	TO	-	TO	-	0.08	◎

附錄二(續)、2013年十月至2014年九月合歡山及塔塔加地區所記錄到的50種鳥類之中文名、學名、特定基礎半徑(m)、同功群分類、合歡山及塔塔加地區鳥種平均密度、混群鳥種

中文名	學名 ^a	特定基礎 半徑(m)	同功群分類 ^b			合歡山地區	塔塔加地區	混群鳥種 ^d
			許皓捷(2003)	廖煥彰(2006)	本研究	鳥種平均密度 ^c	鳥種平均密度 ^c	
鵲鴿科	Family Motacillidae							
樹鵲	<i>Anthus hodgsoni</i>	30	-	-	GO	0.07	-	
雀科	Family Fringillidae							
褐鵲	<i>Pyrrhula nipalensis</i>	80	TH	TH	TH	0.03	0.01	
灰鵲	<i>Pyrrhula erythaca</i>	80	TH	GH	TH	0.39	0.74	
酒紅朱雀	<i>Carpodacus formosanus</i>	40	GH	GH	GH	1.45	0.62	◎

^a 鳥類學名依循 Clements *et al.* (2013)

^b 生態同功群分類根據本研究鳥類覓食行為觀察及許皓捷(2003)與廖煥彰(2006)的分類結果；

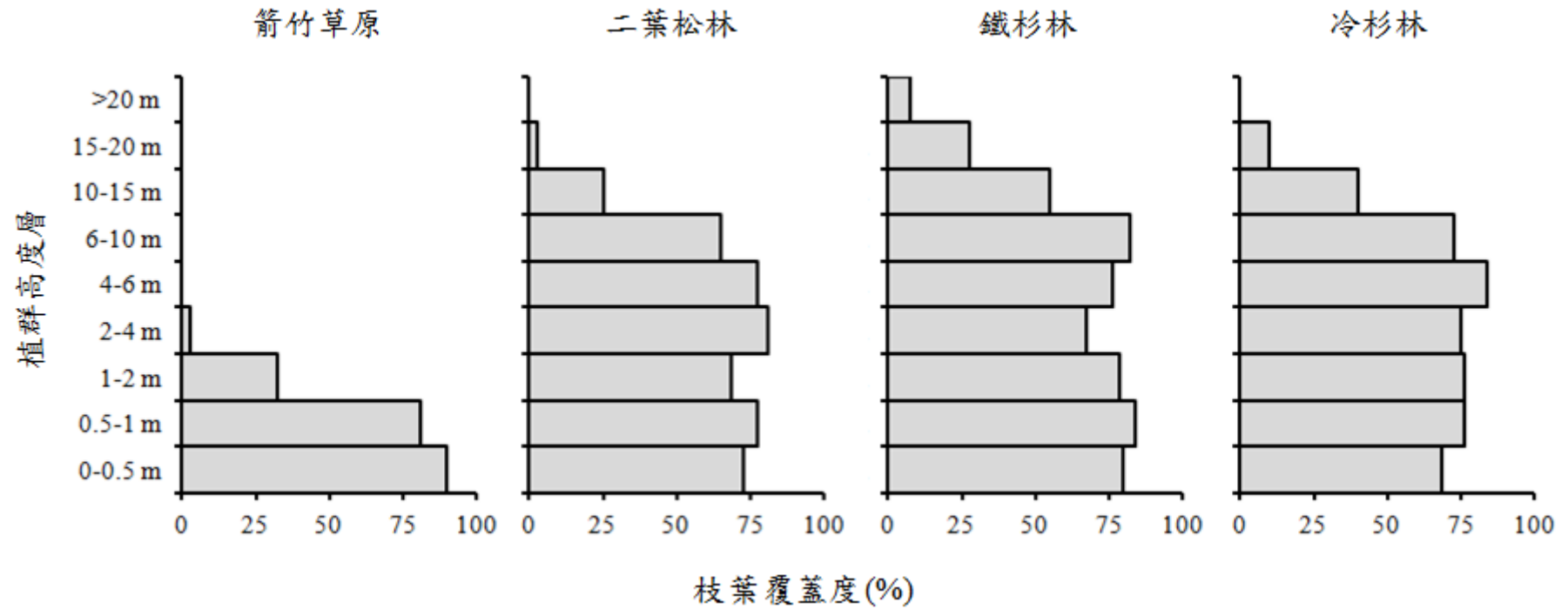
地面蟲食者(ground insectivore, GI)；地面雜食者(ground omnivore, GO)；地面植食者(ground herbivore, GH)；灌層蟲食者(shrub insectivore, SI)；灌層雜食者(shrub omnivore, SO)；樹層蟲食者(tree insectivore, TI)；樹層雜食者(tree omnivore, TO)；樹層植食者(tree herbivore, TH)；樹幹蟲食者(bole insectivore, BI)；飛啄蟲食者(fly-catch insectivore, FI)

^c 2013年十月至2014年九月間，鳥類群聚調查中各鳥種每月的平均密度(No./ha)

^d ◎表示有參與混群的鳥種

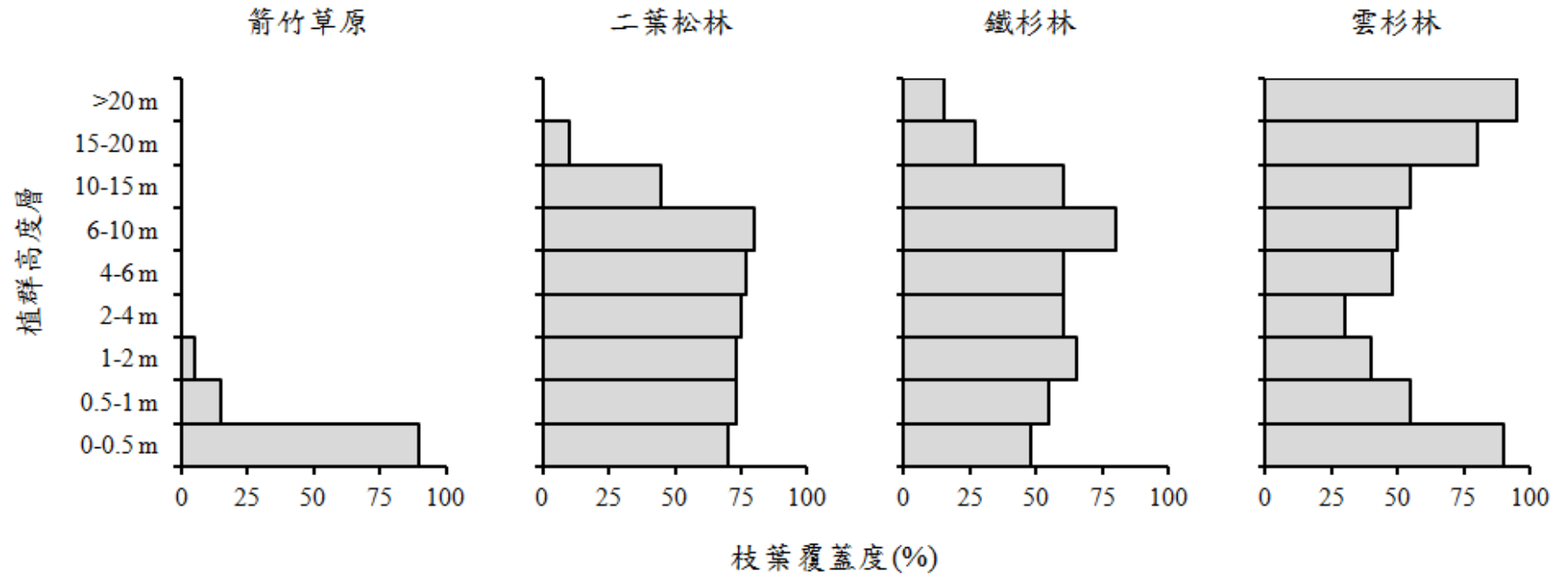


附錄三、合歡山地區箭竹草原、二葉松林、鐵杉林及冷杉林的植群垂直高度層的枝葉覆蓋度變化。





附錄四、塔塔加地區箭竹草原、二葉松林、鐵杉林及雲杉林的植群垂直高度層的枝葉覆蓋度變化。(資料來源：Ding *et al.* 2008)



附錄五、台灣不同地區及海拔範圍的混群研究

	時間	研究樣區	海拔範圍	平均鳥種數	混群個體數	總參與鳥種
王穎及孫元勳	1989	太魯閣(陶塞溪、蓮花池、神秘谷)	100–1100 m	3.67 / 4.08 / 3 ^a	38.5 / 32.7 / 12.5 ^a	
Chen & Hsieh	2002	宜蘭(福山試驗林)	600–800 m	5.80	51.40	32
張義榮	2010	藤枝(溪南山)	1600 m	2.70	17.90	19
王穎及陳炤杰	1992	太魯閣(慈恩、關原、小風口)	2000–3200 m	3.42	27.06	19
本研究	2014	玉山(塔塔加)	2500–2800 m	4.03	28.76	21
本研究	2014	太魯閣(鳶峰、合歡山、大禹嶺)	2500–3200 m	3.71	23.39	19

^a 王穎及孫元勳(1989)將調查時間分為三個時期(1)早期：九月至十一月、(2)中期：十一月至一月、(3)晚期：二月至三月

附錄六、台灣不同地區及海拔範圍的混群鳥種



鳥種	王穎及孫元勳(1989)	Chen & Hsieh (2002)	張義榮(2010)	王穎及陳炤杰(1992)	本研究(2014)	本研究(2014)
	太魯閣(陶塞溪、蓮花池、神秘谷) (100–1200m)	宜蘭 (福山試驗林) (600–800m)	藤枝 (溪南山) (1600m)	太魯閣 (慈恩、關原、小風口) (2000–3200m)	玉山 (塔塔加) (2500–2800m)	太魯閣(鳶峰、合歡山、大禹嶺) (2500–3200m)
白環鸚嘴鶇	*					
白頭翁	◎					
紅嘴黑鶇	*					
棕噪眉	*	◎				
黑枕藍鶇	◎	◎				
小彎嘴	◎	◎				
頭烏線	◎	◎				
赤腹山雀	*	◎				
松鴉	◎	◎				
白腰文鳥		◎				
樹鵲		◎				
大彎嘴		◎				
朱鷗		◎				
大赤啄木		◎				
綠繡眼	◎	◎	◎			
綠畫眉	◎	◎	◎			
小卷尾	◎	◎	◎			
黃山雀	◎	◎	◎			

附錄六(續)、台灣不同地區及海拔範圍的混群鳥種

鳥種	王穎及孫元勳(1989)	Chen & Hsieh (2002)	張義榮(2010)	王穎及陳炤杰(1992)	本研究(2014)	本研究(2014)
	太魯閣(陶塞溪、蓮花池、神秘谷) (100–1200m)	宜蘭 (福山試驗林) (600–800m)	藤枝 (溪南山) (1600m)	太魯閣 (慈恩、關原、小風口) (2000–3200m)	玉山 (塔塔加) (2500–2800m)	太魯閣(鳶峰、合歡山、大禹嶺) (2500–3200m)
小啄木		◎	◎			
白頭鶇			◎			
灰喉山椒鳥	*	◎	◎	◎		
粉紅鸚嘴	*			◎		
黃腹琉璃		◎	◎	◎		
棕面鶯	◎	◎	*	◎	◎	
白耳畫眉	*	◎	◎	◎	*	
藪鳥	*	◎	◎	◎	◎	
繡眼畫眉	*	*	*	◎	*	
紅胸啄花				◎		
五色鳥	◎	◎	◎		◎	◎
青背山雀	◎	◎	◎	◎	◎	◎
紅頭山雀	*	◎	*	◎	*	*
冠羽畫眉	*	◎	*	◎	*	*
山紅頭	*	◎	◎	◎	◎	◎
深山鶯	◎				◎	◎
紋翼畫眉			◎		*	*
茶腹鵝			◎	◎	◎	◎

附錄六(續)、台灣不同地區及海拔範圍的混群鳥種

鳥種	王穎及孫元勳(1989)	Chen & Hsieh (2002)	張義榮(2010)	王穎及陳炤杰(1992)	本研究(2014)	本研究(2014)
	太魯閣(陶塞溪、蓮花池、神秘谷) (100–1200m)	宜蘭 (福山試驗林) (600–800m)	藤枝 (溪南山) (1600m)	太魯閣 (慈恩、關原、小風口) (2000–3200m)	玉山 (塔塔加) (2500–2800m)	太魯閣(鳶峰、合歡山、大禹嶺) (2500–3200m)
酒紅朱雀				◎		◎
金翼白眉				◎	*	*
栗背林鴿				◎	◎	◎
褐頭花翼				◎	*	*
煤山雀				◎	*	*
火冠戴菊				◎	*	*
鷓鴣					◎	
白眉林鴿					◎	◎
黃羽鸚嘴					*	*
柳鶯科		○				
極北柳鶯		○				
白眉黃鶇		○				
藍尾鶇		○				
黃尾鶇		○				
紅尾鶇					○	○
白眉鶇						○
赤腹鶇						○
總參與鳥種數	22	32	19	19	21	19

*表示該研究定義的核心種；◎表示該研究曾參與混群的留鳥；○表示該研究曾參與混群的候鳥或過境鳥