

太魯閣國家公園五種高海拔森林鳥類對針葉樹之空間利用

Spatial Use of Conifers by Five Alpine Forest Birds in Taroko National Park, Taiwan

陳炤杰¹ 王 穎^{2,*}

Chao-Chieh Chen¹ and Ying Wang^{2,*}

¹ 高雄醫學大學生物醫學暨環境生物學系 高雄市三民區十全一路 100 號

² 國立台灣師範大學生命科學系 台北市文山區汀州路四段 88 號

¹ Faculty of Biomedical Science and Environmental Biology, Kaohsiung Medical
University, Kaohsiung, Taiwan

² Department of Life Science, National Taiwan Normal University, Taipei, Taiwan

* 通訊作者

* Corresponding author

摘 要

從 1991 年 11 月至 1992 年 2 月於太魯閣國家公園中橫段關原至大禹嶺一帶，海拔 2,300-3,000m 之間，利用一套“四位數碼”有系統地記錄 5 種高海拔森林鳥類對針葉樹的空間利用狀況。卡方分析顯示，不管是在高度層次、內外層次或樹木部位上，這 5 種鳥類的覓食頻率分布都出現顯著差異。而標準化殘差檢定進一步鑑定出這 5 種鳥類在高度層次上的差異主要來自於茶腹鳴 (*Sitta europaea*) 比其他鳥種更常利用下層及頂層。而在內外層次及樹木部位上，卡方值主要來自於茶腹鳴與煤山雀 (*Parus ater*) 在覓食頻率分布上出現相反的趨勢。茶腹鳴主要集中在內層的主幹及分枝上，而煤山雀大多出現在外層針葉上覓食。此外，青背山雀 (*Parus monticolus*) 及紅頭山雀 (*Aegithalos concinnus*) 都以小分枝及分枝為主要覓食區，不過青背山雀較集中於中層及外層。而火冠戴菊鳥 (*Regulus goodfellowi*) 的覓食區最分散，幾乎涵蓋整個樹冠層。這 5 種高海拔森林鳥類在非繁殖季時經常形成混種鳥群一起活動，足見在長期演化過程中，鳥種間可藉由資源分配來提升覓食效率，因而能共存共榮於同一個大環境中。

Abstract

Foraging niches of five alpine forest birds on conifers were investigated with a systematic recording method in the Dayulin area of the Taroko National Park, Taiwan, November 1991 to February 1992. Eurasian nuthatch (*Sitta europaea*) was found to forage on trunks and main branches in the inner zone of the trees. Coal tit (*Parus ater*) was mostly on needles and twigs around the fringes. Both green-backed tit (*Parus monticolus*) and red-headed tit (*Aegithalos concinnus*) were frequently on twigs and branches; but the former tended to use more extensively in the middle and outer zones of the crown. Taiwanese firecrest (*Regulus goodfellowi*) was the most generalistic forager, using almost the whole crown. In the non-breeding season, these five species lived in coniferous forests, and usually foraged in compact flocks of mixed-species. The differences in their foraging niches might be resulted from resource partitioning to increase resources utilization.

關鍵詞：山雀、火冠戴菊鳥、茶腹鴨、覓食行爲、區位

Key words: tit, Taiwanese firecrest, Eurasian nuthatch, foraging behavior, niche

收件日期：96年12月3日

接受日期：97年4月21日

Received: December 3, 2007

Accepted: April 21, 2008

緒 言

鳥類對其環境資源或棲息地的利用一向是生態學研究的重要課題，國內有關森林鳥類在這方面的研究大多著重於鳥相與林相或鳥相與海拔關係的研究(林等 1991；丁 1993；許 1995；方 1996；方 1997；葛及李 2003；Shiu and Lee 2003；Lee *et al.* 2004；Ding *et al.* 2005)，至於探討鳥類與微棲地間關係的研究則明顯較少(Sun 1991；陳 1994；陳 1997)。

國外方面，以MacArthur (1958) 研究美洲鷲科(Parulidae) 鳥類對針葉樹之微棲地利用最為著名，此研究更是生態學教科書中談到區位理論(niche theory)時經常引用的典範。MacArthur

(1958) 發現 5 種外形極其相似的美洲鷲科鳥類對針葉樹各部位的利用比例有很大的差異，而此種資源分配(resource partitioning) (Schoener 1974) 正是這些鳥類可以共同生存於同一片森林中的關鍵。Gibb (1954) 在英國對生活在同一地區的山雀類(*Parus spp.*) 及戴菊鳥(*Regulus regulus*) 所做的研究指出，當其中幾種同時出現時，各鳥種會傾向在各自不同的高度覓食。另外有多篇研究從區位移位(niche shift) 上證明種間競爭的存在(Herrera 1978; Hogstad 1978; Alatalo 1981; Jablonski and Lee 2002)，即當競爭對手不復存在時，覓食區位常常會出現移位的現象。在芬蘭，Alatalo (1981, 1982) 曾針對不同地點的混種鳥群進行覓食區位移位現象的

觀察，發現山雀類及戴菊鳥確實存在種間競爭的行為。而 Alatalo *et al.* (1987) 進一步實施移除試驗，發現一旦將某兩鳥種從混種鳥群中移除後，另外兩鳥種有擴展覓食區位的現象。近年 Jablonski and Lee (1999) 研究韓國山雀類的覓食生態也發現，鳥種間在覓食位置上呈現顯著差異，且各鳥種覓食位置與其體型大小有密切相關，體型較大的種類較傾向於利用主幹及較大的分枝。這些研究顯示當數種相似的鳥類共同利用同一大環境時，各鳥種往往會傾向於利用不同的微棲地或使用不同的覓食方式以降低彼此間的競爭壓力 (Gibb 1960; Schoener 1964, 1974; Wiens 1989; Park *et al.* 2005)。

當相近似的物種生活在同一環境中，又利用類似的食物資源時，物種之間在行為及微棲地的利用上常會有趨異的現象出現 (Snow 1954; Morse 1978)，甚至造成生態隔離 (Weatherley 1963)。在自然界中，競爭現象雖不是顯而易見，不過在某些特殊情況下，競爭者會沿著某一特定的資源軸度排列，例如食物的大小或覓食點的位置等 (Horn and May 1977)。在台灣高海拔針葉林的鳥類社會中，以煤山雀 (*Parus ater*) 及火冠戴菊鳥 (*Regulus goodfellowi*) 為主體的混種鳥群是非繁殖季常見的景象之一。茶腹鳴 (*Sitta europaea*) 及紅頭山雀 (*Aegithalos concinnus*) 經常參與在此種混群中，而青背山雀 (*Parus monticolus*) 也偶爾會出現其中。對於這幾種經常成群出現在針葉樹上覓食的鳥類而言，彼此間是否也會利用不同微棲地呢？本研究利用一套有系統的記錄方式，來探討這 5 種高海拔森林鳥類在空間上對針葉樹的利用情形。

材料與方法

一、研究地區

調查路段從中部橫貫公路 (台 8 線) 關原停車場經大禹嶺轉中橫霧社支線 (台 14 甲線)

至小風口停車場止，全程約 10 km，海拔在 2,300-3,000m 之間。關原地區之優勢種植物為台灣二葉松 (*Pinus taiwanensis*)，往上則漸次為台灣冷杉 (*Abies kawakamii*) 所取代，其間並夾雜著鐵杉 (*Tsuga chinensis*)、台灣雲杉 (*Picea morrisonicola*) 及華山松 (*Pinus armandii*) 等。

二、調查方法

此研究在 1991 年 11 月至 1992 年 2 月間進行，針對 5 種高海拔森林鳥類 (煤山雀、青背山雀、紅頭山雀、茶腹鳴及火冠戴菊鳥) 進行覓食區位之觀察。調查期間，這幾種鳥類大多形成混種鳥群一起活動覓食。一旦發現鳥群，即追蹤觀察之，對每一隻能清楚判定其覓食所在位置的個體，記錄鳥種名及其覓食位置，覓食位置以四位數碼 (four-digit number) 來代表。

我們將針葉樹依樹形結構 (主幹、分枝、小分枝及葉部等) 加以劃分編號，使針葉樹上任一位置都能用一個“四位數碼”來表示 (圖 1)。此“四位數碼”的第一位數代表高度層次 (vertical zone, 表 1)，由下而上將主幹分成 4 段，分別以 1、2、3、4 代表之，即針葉樹的下層 (lower stratum)、中層 (middle stratum)、上層 (upper stratum) 及頂層 (top stratum)。下層為不長分枝之樹幹部分；頂層為樹之末梢，因分枝極短，無法再細分，故將此段分出；中間部分則均分為兩段，即中層及上層。第二位數代表樹冠之內外層次 (horizontal zone)，將從主幹往外長出的分枝依長度由內向外均分為 3 段，記錄時分別以 1、2、3 代表內層 (inner part)、中層 (middle part) 及外層 (outer part)。第三位數進一步細分小分枝，此乃由分枝再長出之較細枝條，也依長度均分為兩段，即接近分枝的內段，和較遠離分枝的外段，分別以 1 及 2 代表之。最後，將葉部分為兩段，1 表著葉小枝 (needled twig)，2 表針葉 (needles)，是為第四位數。因此，-000 代表覓食位置在主幹 (trunk) 上，而--00 及---0 分別代表分枝

(branch) 和小分枝 (twig)，另外 4322 代表最末梢 (tip)，即針葉樹的最頂端。

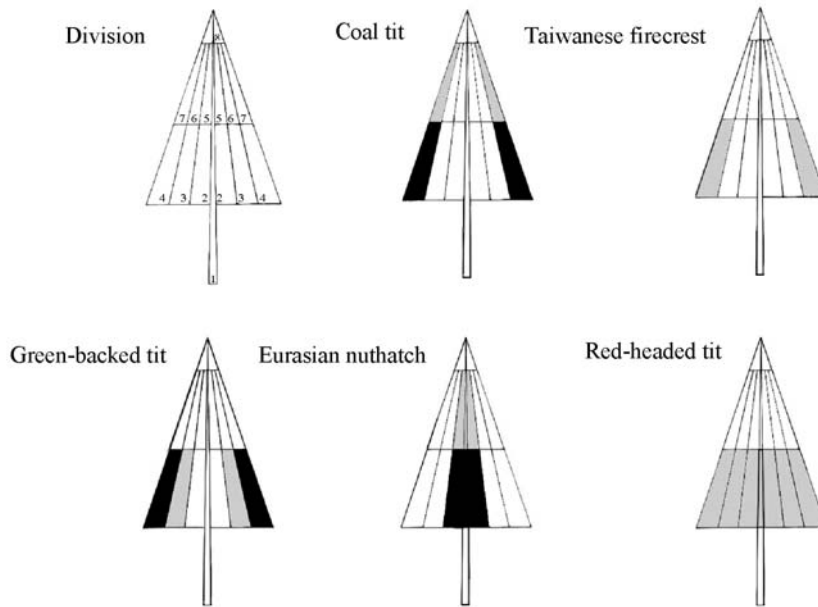


圖 1. 針葉樹分區圖及 5 種高海拔森林鳥類對各分區之利用情形。黑色區塊表示該鳥種有大於 30% 的覓食紀錄出現在該區域，而灰色區塊表示大於 20%。

Fig. 1. Eight tree zones of a conifer foraged by five alpine forest birds (dark areas, foraging frequency >30%; gray areas, >20%).

表 1. 記錄鳥類在針葉樹上覓食位置的”四位數碼”所代表的空間特性

Table 1. The spatial characteristic of the four-digit number used in recording foraging site of birds in a conifer

Category	Four-digit number	Spatial characteristic
Vertical zone	1 ---	Low stratum
	2 ---	Middle stratum
	3 ---	Upper stratum
	4 ---	Top stratum
	4322	Tip
Horizontal zone	- 1 --	Inner part
	- 2 --	Middle part
	- 3 --	Outer part
	- 322	Fringe (Middle and Upper)
	4022	Fringe (Top)
Tree part	- 000	Trunk
	-- 00	Branch
	--- 0	Twig
	--- 1	Needled twig
	--- 2	Needles

三、資料分析

首先我們將所有可能出現的“四位數碼”依針葉樹的高度層次、內外層次及樹木部位 (tree part) 加以歸類 (表 1)。以高度來分, 即視“四位數碼”的第一位數而定: 1--- (表第一位數為 1, 其它三位數可為任何組合) 代表鳥類在針葉樹下層的所有覓食紀錄, 以此類推, 2---、3---和 4---依序為中、上及頂層的所有紀錄。就內外層次而言, 則變化在第二位數: -1-- 為所有在內層的紀錄, 而 -2-- 及 -3--, 依次代表鳥類在樹冠中層和外層的所有覓食紀錄。最後以樹木部位來劃分, -000 代表鳥類在主幹上的所有覓食紀錄, --00 表在分枝上, ---0 表在小分枝上, ---1 為著葉小枝, 而---2 則代表在針葉上的所有覓食紀錄。此外, -322 和 4022 分別代表鳥類在針葉樹樹冠外緣 (fringe) 的覓食紀錄, 因為-322 之位置在樹冠外層、小分枝外段的針葉上, 大約是整棵針葉樹樹冠的外緣部分; 而頂層 (4---) 因分枝過短, 記錄時省略第二位數, 所以 4022 即代表在頂層外緣的針葉上。

本研究共記錄到 4,313 筆資料, 主要利用樹種為台灣二葉松, 不同組合的“四位數碼”有 69 種, 由於太過龐雜, 我們先將所有“四位數碼”依鳥種加以歸類後, 再就針葉樹的高度層次、內外層次及樹木部位等進行分析。並用卡方檢定 (chi-square test) 來檢測鳥種間對高度層次、內外層次及樹木部位的利用情形是否具有的一致性, 顯著水準設為 0.05 (SAS 1989)。另外, 我們用標準化殘差檢定 (test of standardized residuals) 進一步檢視到底是哪些觀察值嚴重偏離期望值, 使得整體卡方值具有顯著性 (Agresti 1990)。一般而言, 當標準化殘差值大於 2 或小於 -2 時, 我們就可以認定該觀察值顯著偏離期望值, 缺乏適性 (lack of fit)。

另外我們也根據高度層次及內外層次進一步將針葉樹由下而上, 由內而外再分成 8 個區塊 (zones, 圖 1), 然後再比較各鳥種對各區塊

的利用情況。並據此畫出這 5 種鳥類對針葉樹的空間利用圖。

結 果

就高度層次上的利用而言 (圖 2), 各鳥種大多集中在中、上層 (平均為 54.3% 及 34.4%) 覓食。其中紅頭山雀及青背山雀利用中層的比例最高 (分別為 65.3% 和 62.3%), 青背山雀幾乎不用下層 (0.7%), 而紅頭山雀和火冠戴菊鳥則很少利用頂層 (各為 0.9% 和 1.3%)。此外, 在針葉樹末梢 (4322) 上共記錄到 9 筆資料, 其中 8 筆為煤山雀, 1 筆為青背山雀。

若以內外層次的利用情況來看 (圖 3), 則各鳥種間的差異程度遠較高度層次上的差異來得大。除茶腹鳴最常在內層 (75.8%) 覓食外, 其餘各鳥種利用外層的比例最高 (4 種平均為 50.4%), 其中又以煤山雀居冠 (65.6%)。而紅頭山雀對內外各層的利用比例最為平均。另外在樹冠層外緣針葉上 (包括-322 及 4022) 的覓食紀錄共有 704 筆, 其中以煤山雀及火冠戴菊鳥所占的比例最高, 分別為 60.1% 及 33.9%, 亦分別占該種總覓食次數之 26.2% 及 18.5%。

樹木部位的利用情形, 除主幹外, 其餘各部位被利用的比例相當接近 (圖 4), 分枝、小分枝及葉部被 5 種鳥類利用之平均值各為 27.9%、31.7% 及 27.8%。就各鳥種而言, 茶腹鳴的主要覓食部位在主幹上 (53.1%), 煤山雀和火冠戴菊鳥在葉部 (各為 51.1% 及 41%), 而青背山雀和紅頭山雀則在小分枝上 (各為 45.0% 及 41.2%)。

卡方檢定的結果顯示, 5 鳥種不管是在高度層次 ($\chi^2=231.7$, $df=12$, $p<0.001$)、內外層次 ($\chi^2=943.8$, $df=8$, $p<0.001$) 或樹木部位 ($\chi^2=1963.8$, $df=12$, $p<0.001$) 上對各層次或部位的利用頻率分布, 都出現顯著差異。標準化殘差檢定 (表 2) 顯示, 在高度層次上, 茶腹鳴在下層與頂層的標準化殘差值皆大於 2, 顯示茶腹鳴利

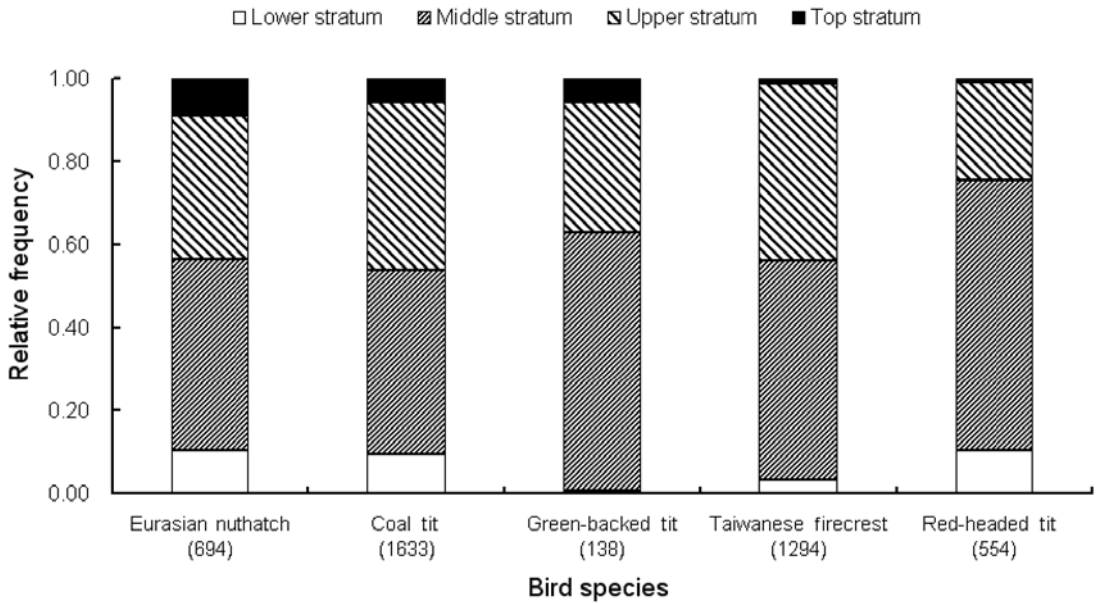


圖 2. 5 種高海拔森林鳥類對針葉樹各高度層次的利用比例，各鳥種的觀察次數列在括弧中。

Fig. 2. Relative foraging frequencies of four vertical zones of a conifer by the five alpine forest birds (sample sizes in parentheses).

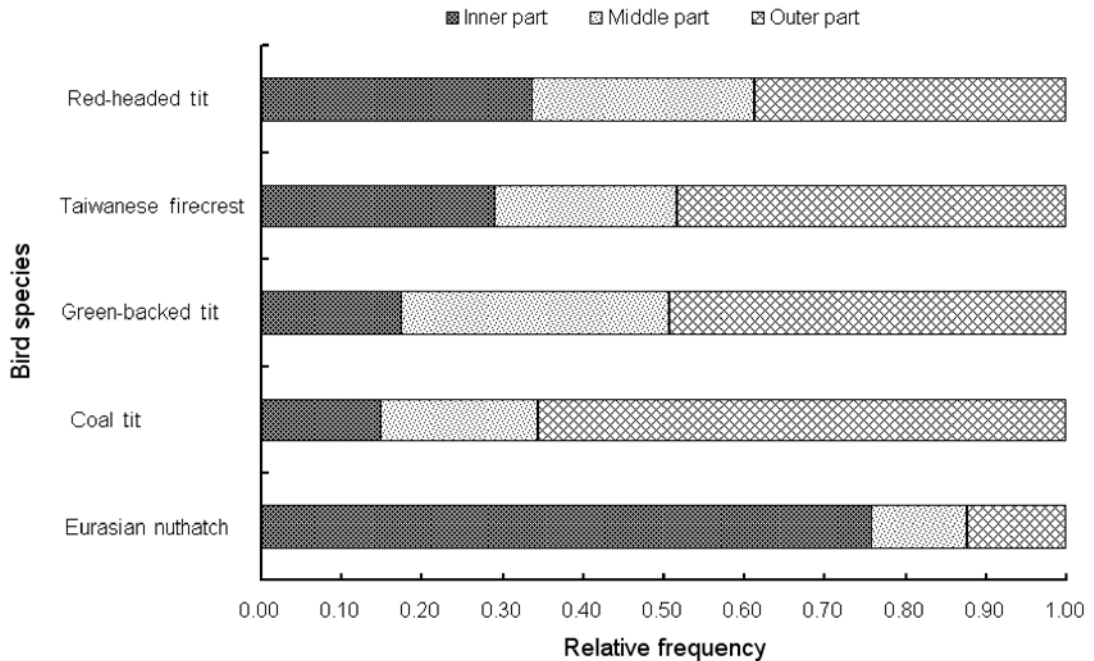


圖 3. 5 種高海拔森林鳥類對針葉樹各內外層次的利用比例，各鳥種觀察次數同圖 2。

Fig. 3. Relative foraging frequencies of three horizontal zones of a conifer by five alpine forest birds (sample sizes same as those in Fig. 2).

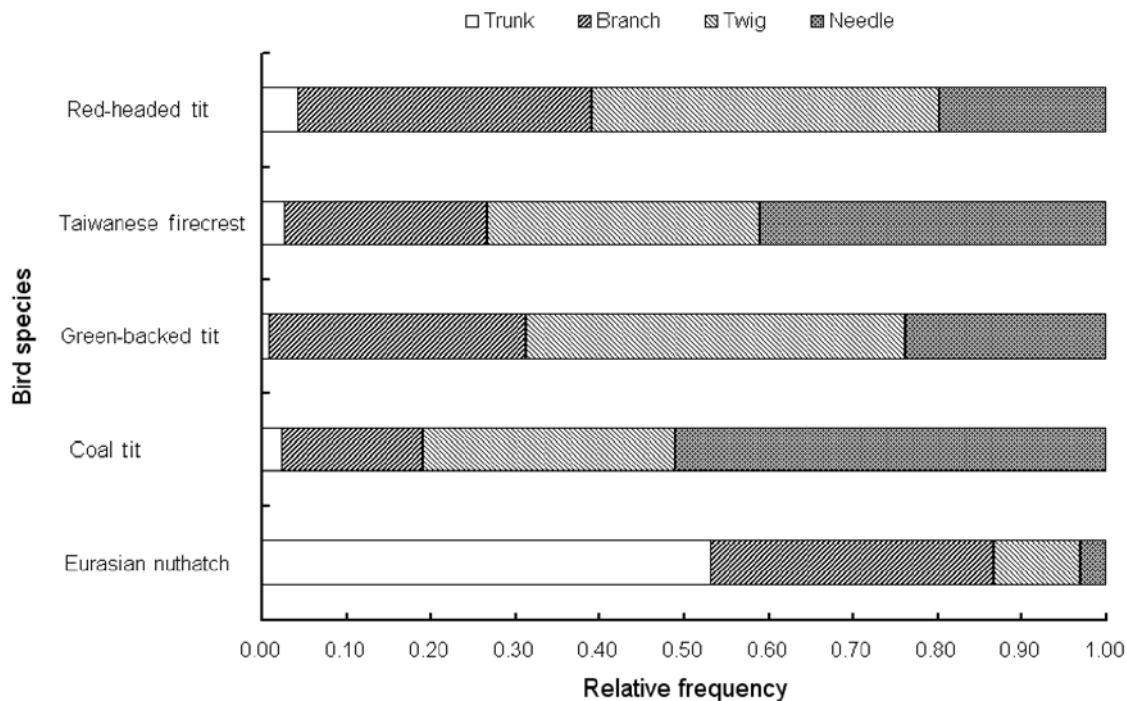


圖 4. 5 種高海拔森林鳥類對針葉樹各部位的利用比例，各鳥種觀察次數同圖 2。

Fig. 4. Relative foraging frequencies of different tree parts of a conifer by the five alpine forest birds (sample sizes same as those in Fig. 2).

表 2. 5 種高海拔森林鳥類在針葉樹各高度層次、內外層次及樹木部位覓食頻率之標準化殘差，僅列出殘差值 < -2 及 > 2 之方格

Table 2. Standardized residuals of foraging frequencies of the five alpine forest birds recorded in vertical zones, horizontal zones and different tree parts of conifers, and values showed only for those cells with standardized residual < -2 or > 2

Bird species	Sample size	Vertical zones				Horizontal zones			Tree parts			
		Low	Middle	Upper	Top	Inner	Middle	Outer	Trunk	Branch	Twig	Needle
Eurasian nuthatch	694	2.61			5.95	20.91	-5.17	-13.52	33.95	4.88	-9.31	-14.28
Coal tit	1633	2.65	-3.36		2.82	-11.93		10.32	-10.39	-6.24		10.60
Green-backed tit	138	-2.91				-2.93	3.24		-3.59		3.37	-2.28
Taiwanese firecrest	1294	-5.50		2.93	-5.25				-8.92			3.33
Red-headed tit	554	2.38	4.87	-5.40	-3.90		3.55	-3.09	-4.74	4.97	5.12	-6.17

用下層及頂層的頻率顯著高於期望值。火冠戴菊鳥在下層及頂層都出現小於-5的標準化殘差值，表示火冠戴菊鳥對這兩個層次的利用頻率遠低於期望值。而紅頭山雀在中、下層的標準化殘差值大於2，上層及頂層卻小於-3，因此平均來說，紅頭山雀較其他4種鳥類較常利用中、下層，而較少利用上層及頂層。在內外層次上，茶腹鳴在內層有高達20.91的標準化殘差值，在外層則小至-13.52；相對地，煤山雀在外層也有高達10.32的標準化殘差值，而在內層卻是-11.93，可見茶腹鳴與煤山雀對內外層次的利用情形剛好出現相反的趨勢，這也是造成內外層次整體卡方值呈顯著差異的主要原因。在樹木部位上，最大的標準化殘差值出現在茶腹鳴與主幹的方格上(33.95)，而茶腹鳴在小分枝及針葉上的標準化殘差值分別是-9.31及-14.28，可見茶腹鳴幾乎只利用主幹，很少利用小分枝及葉部的覓食方式，迥異於其他鳥種，是整個樹木部位卡方值出現顯著差異的主要原因。相對地，煤山雀在針葉上的標準化殘差值也相當高(10.6)，而在主幹上卻很小(-10.39)，可見在樹木部位上仍然是茶腹鳴與煤山雀之間的明顯差異造成卡方檢定之顯著差異。

若就各鳥種對8個區塊的利用情況來看(圖1)，茶腹鳴主要在2、5兩區(共61.3%)中覓食，其中尤以第2區居多(39.4%)，亦可說茶腹鳴大多在中、上層沿主幹及其分枝上覓食。煤山雀以在4、7兩區覓食為主(53.5%)，即針葉樹外層葉部是煤山雀的主要覓食區(圖1)。青背山雀則以3、4兩區(55%)為主要覓食區，即在針葉樹的中層，且有由內向外增加的趨勢；紅頭山雀也是集中在中層覓食，不過卻是平均分散在2、3、4區中(65.3%)；而火冠戴菊鳥最為分散，覓食活動幾乎涵蓋到整個樹冠層，且僅第4區大於20%。

綜合而言，我們可將此5種高海拔森林鳥類在針葉樹上的覓食區位做一劃分(圖5)。若

以各鳥種最常出現的75%區域為一劃分範圍，則茶腹鳴以在主幹及內層較粗的分枝上覓食為主，煤山雀以外層針葉及小分枝為主；火冠戴菊鳥雖然也以在針葉及小分枝覓食為主，其覓食範圍卻橫跨內、中、外三層。而青背山雀及紅頭山雀皆以小分枝及分枝為主，但青背山雀較集中於中、外層，且對葉部的利用比例較紅頭山雀來得多。

討 論

不管是在高度層次、內外層次或樹木部位上，5種高海拔森林鳥類對針葉樹的利用情形都出現顯著差異，不過各鳥種在樹木部位上的差異比內外層次及高度層次者來得大。可見樹木部位應該是影響鳥類覓食最主要的棲地選擇因子，因此藉由檢視各鳥種在樹木部位上的利用情形也最能分辨出鳥種間在覓食區位上的差異。我們若把這5種鳥類對樹幹、分枝、小分枝及針葉等各部位的利用程度做一排列，則依序是茶腹鳴、紅頭山雀、青背山雀、火冠戴菊鳥和煤山雀。其中以茶腹鳴與煤山雀在覓食上表現出最大的差異，這也正是造成卡方檢定在樹木部位及內外層次上出現顯著差異的主要原因。

進一步從資源分配的角度來看，主要利用樹幹的有1種(茶腹鳴)，利用枝條的有2種(紅頭山雀和青背山雀)，而主要利用針葉的也有2種(火冠戴菊鳥和煤山雀)。除了主幹被茶腹鳴占據利用外，其餘分枝、小分枝及針葉等被5種鳥類利用的比例也相當平均。因此，就資源分配來說，樹木部位算是相當合理的區隔依據。就形態生態學的觀點來看(Miles and Ricklefs 1984; Winkler and Leisler 1985)，與鳥類覓食最直接相關的棲地因子，應當是鳥類利用的樹木部位。畢竟樹木部位是鳥類實際覓食的部位，與鳥類形態及覓食行為關係最為密切(Moreno and Carrascal 1993)，也是直接影響到牠們

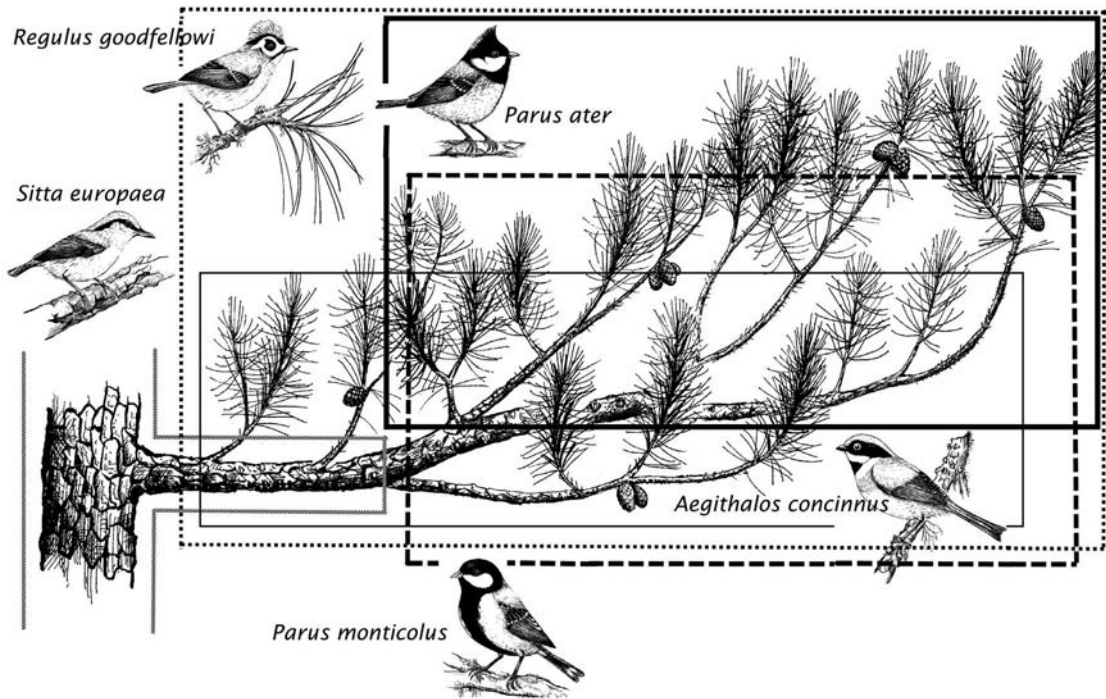


圖 5. 5 種高海拔森林鳥類對針葉樹之空間利用圖。框線內包含該鳥種 75% 以上的覓食頻率。鳥種名如下：茶腹鳴 (*Sitta europaea*)、煤山雀 (*Parus ater*)、青背山雀 (*Parus monticolus*)、火冠戴菊鳥 (*Regulus goodfellowi*) 及紅頭山雀 (*Aegithalos concinnus*)。

Fig. 5. A graphic illustration of spatial segregation of foraging sites in a conifer by the five alpine forest birds (blocks, foraging frequencies $\geq 75\%$).

覓食的外在因素，比較具有生物上的實質意義。而內外層次及高度層次比較像是空間上或物理上的因子，與鳥類形態的關連性可能不像樹木部位那麼直接而強烈。

Wiens (1989) 認為山雀科及戴菊鳥不同的覓食區位跟牠們具有不同的形態結構及覓食行為有很大的關係。不過食物的種類及分布同樣也會影響到鳥類的覓食行為和位置 (MacArthur 1958; Suhonen *et al.* 1992; Díaz *et al.* 1998)，如體型較小的昆蟲大多出現在離地較高或較靠外層的小分枝上 (Whiting 1979)，這使得以這些昆蟲為主食的鳥類也會在較高或較外層的位置覓食。因此各鳥種食性不同，覓食的位置也就不同。Lee and Jablonski (2006) 研究韓國山

雀類之覓食生態，發現各鳥種體型之大小雖然跟高度層次之利用情形並無相關性，但跟內外層次之利用情形却有密切關係。基本上，體型較大的鳥種會出現在較靠樹幹的內層覓食，體型較小的種類則大多在外層覓食，而體型中間的種類則平均散布於內、中、外三層覓食 (Jablonski and Lee 1999; Lee and Jablonski 2006)。本研究中 5 種鳥類的體型 (體重引用自 Lee *et al.* 1998: 茶腹鳴 22.0g、青背山雀 12.3g、煤山雀 9.1g、火冠戴菊鳥 7.0g、紅頭山雀 6.1g) 及其覓食位置大致符合以上之推論，不過體型較小的火冠戴菊鳥及紅頭山雀，反而比青背山雀及煤山雀更常到樹冠內層覓食，可見要徹底了解鳥類形態與覓食區位的關係，還得從其他方

面，如親緣關係、生理生態及天敵壓力等方面去蒐集資料才能得到更完整的解讀。例如 *Suhonen et al.* (1992) 就曾指出捕食壓力對覓食位置的區隔具有潛在的影響，因為較優勢的鳥種幾乎都在中、內層覓食，而體型較小，居劣勢的鳥種則會到外圍覓食。且在外圍覓食的鳥種其警戒的頻率明顯較在內層覓食者來得高 (Ekman 1987)。

MacArthur (1958) 在研究美洲鷲科鳥類的覓食生態時，早已發現鳥種間有明顯的資源分配現象。Morse (1980, 1989) 進一步研究這幾種鳥類之間的互動關係，發現當其中某一種鳥類不在時，另一種鳥類便會往上擴展其覓食區位。他將這種資源分配現象歸因於鳥種間不同的社會地位優勢度 (social dominance)。一般而言，體型較大的鳥種占優勢地位，對資源之利用具有優先權 (Hogstad 1989)。而 Alatalo (1981) 也發現優勢度確實會影響各鳥種的覓食行為，一旦優勢鳥種一出現，較劣勢種類會主動避開而改變其覓食位置。火冠戴菊鳥為台灣特有種，是針葉林混種鳥群的主要構成鳥種之一，本研究發現火冠戴菊鳥以針葉及小分枝為主要覓食部位，其覓食範圍橫跨整個枝條，幾乎涵蓋樹冠的每一部分，可以認定是廣域覓食者 (generalist)。跟歐洲大陸常見的戴菊鳥應該占據相同的生態區位。戴菊鳥絕大部分在針葉上覓食 (Alatalo 1981)，覓食活動也較其他鳥種更平均分散於整個枝條上 (Alatalo *et al.* 1987)。在針葉林鳥類中，因戴菊鳥體型最小，優勢度排在最後 (Alatalo 1981)，是否因而演化出其隨機主義的覓食策略，成為廣域覓食者不得而知。不過從台灣高海拔針葉林鳥類群聚中，火冠戴菊鳥在數量上的優勢情形來看，其覓食策略應該算是相當成功的。

結 論

1. 卡方檢定的結果顯示，5 鳥種間不管是對高

度層次、內外層次或樹木部位的利用，都呈現顯著差異， p 值皆小於 0.001。進一步的標準化殘差檢定發現，茶腹鳴迥異於其他鳥種，特別集中在主幹上覓食的現象是造成各卡方值具有顯著差異的主要原因。

2. 就高度層次上的利用而言，各鳥種大多集中在中、上層 (平均為 54.3% 及 34.4%) 覓食，鳥種間的差異性比較不像內外層次或樹木部位般顯著。
3. 在內外層次的利用上，茶腹鳴最常在內層 (75.8%) 覓食，煤山雀利用外層的比例最高 (65.6%)，而紅頭山雀對內外各層的利用情形最為平均。
4. 對樹木部位的利用情形，茶腹鳴的主要覓食部位在主幹上 (53.1%)，煤山雀和火冠戴菊鳥在葉部 (各為 51.1% 及 41%)，而青背山雀和紅頭山雀則在小分枝上 (各為 45.0% 及 41.2%)，鳥種間在樹木部位上的覓食差異最為明顯。
5. 若以各鳥種最常出現的 75% 覓食區域來看，則茶腹鳴以在內層主幹及較粗的分枝上覓食為主，煤山雀以外層葉部及小分枝為主。而青背山雀及紅頭山雀皆以小分枝及分枝為主，但青背山雀較集中於中、外層，且對葉部的利用比例也較高。火冠戴菊鳥的覓食區最分散，幾乎涵蓋整個樹冠。

謝 誌

本研究為太魯閣國家公園管理處所委託「太魯閣國家公園中、高海拔鳥類資源之調查研究」之部分研究成果。研究期間，感謝保育課黃清波課長及劉瑩三先生提供行政上之支援，並感謝王侯凱先生支援野外調查工作。另高雄醫學大學生物醫學暨環境生物學系邱翰憶繪製圖稿及林建昇和葉冠毅幫忙電腦合成，更使本文增色不少，在此一併致謝。

引用文獻

- 丁宗蘇。1993。玉山地區成熟林之鳥類群聚生態。台灣大學動物學研究所碩士論文。
- 方韻如。1996。森林結構與鳥類群聚的關係——以台灣北部中海拔林相改良作業之影響為例。台灣大學森林學研究所碩士論文。
- 方正儀。1997。塔塔加地區松林火燒三年後鳥類群聚之研究。台灣大學森林學研究所碩士論文。
- 林曜松、陳擎霞、盧堅富、梁輝石。1991。太魯閣國家公園動物相與海拔高度、植被之關係研究。內政部營建署太魯閣國家公園管理處。59 頁。
- 陳得康。1994。溪頭地區鳥類種間資源利用區隔之研究。台灣師範大學生物學研究所碩士論文。
- 陳韻如。1997。大雪山地區櫟林帶之大赤啄木覓食生態研究。台灣大學森林學研究所碩士論文。
- 許皓捷。1995。台灣中海拔山區森林鳥類群聚結構與環境因子之關係。台灣大學動物學研究所碩士論文。
- 葛兆年、李培芬。2003。台灣北部繁殖鳥類之海拔分布型態。台灣林業科學 18: 349-361。
- Agresti, A. 1990. Categorical data analysis. John Wiley & Sons, New York.
- 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. 1982. Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp.: A review. *Annual Zoological Fennici* 19: 309-317.
- Alatalo, R. V., D. Eriksson, L. Gustafsson and K. Larsson. 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: Experimental evidence. *Ecology* 68: 284-290.
- Díaz M., J. C. Illera and J. C. Atienza. 1998. Food resource matching by foraging tits *Parus* spp. during spring-summer in a Mediterranean mixed forest; evidence for an ideal free distribution. *Ibis* 140: 654-660.
- Ding, T. S., H. W. Yuan, S. Geng, Y. S. Lin and P. F. Lee. 2005. Energy flux, body size and density in relation to bird species richness along an elevational gradient in Taiwan. *Global Ecology and Biogeography* 14: 299-306.
- Ekman, J. 1987. Exposure and time use in willow tit flocks: The cost of subordination. *Animal Behaviour* 35: 445-452.
- Gibb, J. 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.
- Herrera, C. M. 1978. Niche-shift in the genus *Parus* in southern Spain. *Ibis* 120: 235-240.
- Hogstad, O. 1978. Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp., in Norway during winter. *Ibis* 120: 139-146.
- Hogstad, O. 1989. Social organization and dominance behavior in some *Parus* species. *Wilson Bulletin* 101: 254-262.
- Horn, H. S. and R. M. May. 1977. Limits to similarity among coexisting competitors. *Nature* 270: 660-661.
- Jablonski, P. G. and S. D. Lee. 1999. Foraging niche differences between species are correlated with body-size differences in mixed-species flocks near Seoul, Korea. *Ornis Fennica* 76: 17-23.
- Jablonski, P. G. and S. D. Lee. 2002. Foraging niche shifts in mixed-species flocks of tits in Korea. *Journal of Field Ornithology* 73: 246-252.

- Lee, P. F., T. S. Ding, F. H. Hsu and S. Geng. 2004. Breeding bird species richness in Taiwan: Distribution on gradients of elevation, primary productivity and urbanization. *Journal of Biogeography* 31: 307-314.
- Lee, P. F., T. S. Ding and H. J. Shiu. 1998. Relationship between body mass and body length of resident bird species in Taiwan. *Acta Zoologica Taiwanica* 9: 67-79.
- Lee, S. D. and P. G. Jablonski. 2006. Spatial segregation of foraging sites in winter mixed-species flocks of forest birds near Seoul, Korea. *Polish Journal of Ecology* 54: 481-490.
- MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.
- Miles, D. B. and R. E. Ricklefs. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65: 1629-1640.
- Moreno, E. and L. M. Carrascal. 1993. Leg morphology and feeding postures in four *Parus* species: An experimental ecomorphological approach. *Ecology* 74: 2037-2044.
- Morse, D. H. 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis* 120: 298-312.
- Morse, D. H. 1980. Foraging and coexistence of spruce-woods warblers. *Living Bird* 18: 7-25.
- Morse, D. H. 1989. *American warblers*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Park, C. R., W. S. Lee and T. Hino. 2005. Temporal changes in foraging niche among breeding tits (*Paridae*) in a Korean temperate deciduous forest. *Ornis Fennica* 82(3): 81-88.
- SAS. 1989. *SAS/STAT user's guide*. Version 6, 4th ed., SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schoener, T. W. 1964. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution* 19: 189-213.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Shiu, H. J. and P. F. Lee. 2003. Seasonal variation in bird species richness along elevational gradients in Taiwan. *Acta Zoologica Taiwanica* 14: 1-21.
- Snow, D. W. 1954. The habitats of Eurasian tits (*Parus* spp.). *Ibis* 96: 565-585.
- Suhonen, J., R. V. Alatalo, A. Carlson and J. Höglund. 1992. Food resource distribution and the organization of the *Parus* guild in a spruce forest. *Ornis Scandinavica* 23(4): 467-474.
- Sun, Y. 1991. The non-breeding and breeding bird communities and habitat use in cypress (*Chamaecyparis* spp.) seres, Taiwan [MS thesis]. Humboldt State University, Humboldt, CA.
- Weatherley, A. H. 1963. Notions of niche and competition among animals, with special reference to freshwater fish. *Nature* 197: 14-17.
- Whiting, T. M. 1979. Winter feeding niche partitioning by Carolina Chickadees and Tufted Titmice in east Texas. pp. 331-340. *In*: J. G. Dickson, R. N. Conner, R. R. Fleet, J. C. Kroll and J. A. Jackson (eds.). *The role of insectivorous birds in forest ecosystems*. Academic Press, New York.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities*. Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Winkler, H. and B. Leisler. 1985. Morphological aspects of habitat selection in birds. pp. 415-434. *In*: M. L. Cody (ed.). *Habitat selection in birds*. Academic Press, San Diego, CA.