

10513 雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖監測暨生態資源調查 II

雪霸國家公園管理處

自行研究報告(105年度)

雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱 鳥類繁殖監測暨生態資源調查 II

雪霸國家公園管理處自行研究報告

中華民國 105 年 12 月

105301020500G0006

雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱 鳥類繁殖監測暨生態資源調查 II

研究人員：蕭明堂

執行人員：蕭明堂、莊美真

雪霸國家公園管理處自行研究報告

中華民國 105 年 12 月

內政部 105 年度自行研究報告檢核表

研究題目：雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱 鳥類繁殖監測暨生態資源調查 II	研究單位(機關)：雪霸國家公園管理處
計畫性質： <input type="radio"/> 社會科學 <input checked="" type="radio"/> 自然科學	研究領域：生態學
研究期程：105年/1月/1日~105年/12月/31日	研究報告提出日期：105年/12月/31日
研究人員：蕭明堂	研究人員電話：037-276300#112
研究報告 是否公開： <input checked="" type="radio"/> 是 <input type="radio"/> 否(屬限閱或機密性)	研究報告是否有在其他 機關獲獎、涉抄襲或係 學位論文之情事 <input type="radio"/> 是(如有此類情事除撤銷獎 勵外，並視情節輕重議 處研究人員) <input checked="" type="radio"/> 否

研究目的 (二百字以內)

本研究於觀霧地區設置小型鳥巢箱，並監測鳥類繁殖動態。2016年1月24-26日發生全臺大規模降雪，觀霧地區積雪量達20餘公分，為近十年來之最，在鳥類開始築巢繁殖的3月下旬，也發生一次寒流降雪。是以，本年度擬藉由與過往年度在繁殖參數與族群成長參數上的比較，推估二場降雪對觀霧鳥類的可能影響，並釐清影響小型鳥類繁殖成功及族群成長的重要因子。

研究發現及建議運用情形 (六百字以內)

於2016年繁殖季共記錄17巢青背山雀(*Parus monticolus*)、18巢棕面鶯(*Abroscopus albobularis*)、2巢煤山雀(*P. ater*)及1巢茶腹鴉(*Sitta europaea*)利用巢箱繁殖。比較各年間繁殖物候發現，青背山雀與棕面鶯的第一波繁殖產卵日受早春3月溫度的影響而波動，與春季降雨無關；2016年3月均溫為歷年最低以及3月下旬的寒流降雪，是導致本年度青背山雀與棕面鶯產卵時間為歷年最晚的原因。二鳥種的產卵季長度與春季降雨、溫度無關，推測可能的原因為觀霧地區為重濕的氣候，降雨對生物過程的限制不顯著。

在鳥巢繁殖存活率的部分，以MARK軟體分析2009-2016年鳥巢逐日存活率，研究結果顯示青背山雀經歷40天繁殖期之繁殖成功率為 0.84 ± 0.05 ，棕面鶯經歷38天繁殖期之繁殖成功率則為 0.78 ± 0.06 。在大雨的天氣，二鳥種存活率明顯較低；青背山雀第二波繁殖期之存活率高於第一波繁殖期，其可能與早春低溫有關。另外，定期巡巢對鳥巢存活率有一定程度的干擾，而架設錄影監測則無顯著影響。是以，利用錄影監測為減小干擾且能精準判斷鳥巢命運的工具。

以MARK軟體估算青背山雀成鳥的年存活率為 0.37 ± 0.05 。在2010-2015年間，青背山雀族群成長率 λ 介於0.45-2.13，影響族群生長率波動的主要原因為鳥巢存活率、成鳥年存活率，以及參與第二巢繁殖的族群比例。其中，成鳥年存活率可能受夏秋季颱風所帶來的強風豪雨，以及冬季寒流的低溫降雪所影響。推測2016年1月下旬的強烈寒流降雪，為造成2015年成鳥年存活率為歷年最低的原因，並進一步導致族群成長率低，以及2016年青背山雀的繁殖密度下降。

研究報告內容主要參考之相關研究 (六百字以內)

(包含共同、委辦、委託研究或相關學術期刊、論文等)

- 王穎。2009。雪霸國家公園觀霧地區鳥類資源調查暨鳥巢箱設置。雪霸國家公園管理處。
- 姚正得。2010b。奧萬大國家森林遊樂區繁殖鳥類之長期監測與天敵類型調查(3/3)。行政院農業委員會林務局南投林區管理處。
- CHANG, C.-T., H.-C. WANG, AND C.-Y. HUANG. 2013. Impacts of vegetation onset time on the net primary productivity in a mountainous island in Pacific Asia. *Environmental Research Letters* 8:045030–045040.
- DUNN, P. O., AND D. W. WINKLER. 2010. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success. Pages 113–128 in A. P. Møller, W. Fielder, and P. Berthold, editors. *Effects of climate change on birds*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- FLASHPOHLER, D. J., S. A. TEMPLE, AND R. N. ROSENFELD. 2001. Effects of forest edges on ovenbird demography a managed forest landscape. *Conservation Biology* 15:173–183.
- HSU, H.-H., C. CHOU, Y.-C WU, M.-M. LU, C.-T. CHEN, AND Y.-M. CHEN. 2011. Climate Change in Taiwan: Scientific Report 2011. National Science Council, Taiwan.
- HUSBY, A., L. E. B. KRUK, AND M. E. VISSER. 2009. Decline in the frequency and benefits of multiple brooding in Great Tits as a consequence of a changing environment. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 276:1845–1854.
- PERRINS, C. M., AND R. H. MCCLEERY. 1989. Laying dates and clutch size in the great tit. *Wilson Bulletin* 101:236–253.
- SCHAPER, S. V., C. RUEDA, P. J. SHARP, A. DAWSON, AND M. E. VISSER. 2011. Spring phenology does not affect timing of reproduction in the Great Tit (*Parus major*). *Journal of Experimental Biology* 214:3664–3671.
- SHIAO, M.-T., M.-C. CHUANG, H.-W. YUAN, AND Y. WANG. Effects of weather variation on the timing and success of breeding in two cavity-nesting species in a subtropical montane forest in Taiwan. *Auk* 132:671–684.
- SKAGEN, S. K., AND A. A. Y. ADAMS. 2012. Weather effects on avian breeding performance and implications of climate change. *Ecological Applications* 22:1131–1145.
- STEVENSON, I. R., AND D. M. BRYANT. 2000. Avian phenology: climate change and constraints on breeding. *Nature* 406:366–367..
- VAN NOORDWIJK, A. J., R. H. MCCLEERY AND C. M. PERRINS. 1995. Selection for the timing of Great Tit (*Parus major*) breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology* 64:451–458.
- WHITE, G. C., AND K. P. BURNHAM. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-138.

目次

表次	II
圖次	III
摘要	IV
Abstract	VII
第一章 緒論	1
第一節 研究緣起與背景	1
第二節 研究方法	4
第二章 研究結果	11
第一節 2016 年鳥類繁殖概述及歷年比較	11
第二節 鳥巢繁殖成敗	21
第三節 青背山雀成鳥年存活率與族群模擬	29
第三章 討論	32
第一節 鳥類繁殖的起始	32
第二節 繁殖鳥巢存活率	34
第三節 成鳥年存活率與族群成長	36
第四章 結論與建議	39
第一節 結論	39
第二節 建議	40
附錄一 觀霧地區利用巢箱鳥類及其他物種影像	41
參考書目	53

表 次

表 1-1	2009-2016 年觀霧地區設置鳥巢箱樣區資訊	4
表 2-1	2009-2016 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀繁殖參數	16
表 2-2	2009-2016 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯繁殖參數	20
表 2-3	2009-2016 年青背山雀鳥巢逐日存活率之模式選擇結果	22
表 2-4	2009-2016 年青背山雀鳥巢逐日存活率最佳模式之參數估計	23
表 2-5	2009-2016 年棕面鶯鳥巢逐日存活率之模式選擇結果	26
表 2-6	2009-2016 年棕面鶯鳥巢逐日存活率於最佳模式之參數估計	27
表 2-7	2009-2016 年青背山雀成鳥年存活率之模式選擇結果	29
表 2-8	2010-2016 年青背山雀族群參數之估計	30

圖 次

- 圖 1-1 2016 年 1 月及 3 月寒流降雪之觀霧地區雪況 . . . 4
- 圖 1-2 雪霸國家公園觀霧地區鳥巢箱樣區之地理位置 . 5
- 圖 1-3 觀霧地區設置巢箱之人工林(a)及山地針闊葉混淆林
(b)現況 6
- 圖 2-1 2009-2016 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及
雛數分布 13
- 圖 2-2 青背山雀及棕面鶯第一波繁殖巢產卵日與三月月均
溫之關聯 15
- 圖 2-3 2009-2016 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛
數分布 18
- 圖 2-4 2009-2016 年各年度青背山雀鳥巢之階段存活率 24
- 圖 2-5 2009-2016 年青背山雀鳥巢階段存活率與極端大雨、
繁殖嘗試之關聯 24
- 圖 2-6 2009-2016 年各年度棕面鶯鳥巢之階段存活率 . 28
- 圖 2-7 2009-2016 年棕面鶯鳥巢逐日存活率隨日齡之變
化 28
- 圖 2-8 2009-2015 年各年度青背山雀成鳥之年存活率 . 31
- 圖 2-9 2011-2015 年各年度青背山雀之實際繁殖密度與模
擬繁殖密度 31
- 圖 3-1 2016 年 3 月降雪時在巢箱夜棲的青背山雀雌鳥及新
鮮鳥排遺 33

摘 要

關鍵詞：山雀、巢箱、棕面鶯、繁殖生物學、觀霧

一、研究緣起

觀霧地區位於臺灣中海拔霧林帶，霧林帶生態系為易受氣候變遷影響的敏感生態系之一，是以長期計畫性監測觀霧地區的生物間及生物與環境間的關連，有其必要。鳥類為森林生態系的初級或次級消費者，其對於氣溫的反應較植物快速、易偵測變化，且較哺乳動物容易觀察，較昆蟲及其他無脊椎動物易於分類，適合作為長期監測的物種。本研究沿用王穎(2009)、蕭明堂(2010–2015)於觀霧地區設置的巢箱，進行小型鳥類繁殖監測。2016年1月24–26日發生全臺大規模降雪，觀霧地區積雪量達20餘公分，為近十年來之最，在鳥類開始築巢繁殖的3月下旬，也發生一次寒流降雪。是以，本年度擬藉由與過往年度在繁殖參數與族群成長參數上的比較，推估二場降雪對觀霧鳥類的可能影響，並釐清影響小型鳥類繁殖成功及族群成長的重要因子。

二、研究方法及過程

在鳥巢箱繁殖監測上，於3–8月繁殖季期間，每星期至少乙次巡巢，巡巢時記錄鳥巢繁殖階段、卵數及雛數等，並推估雌鳥產卵日及雛鳥孵化日，另外，在育雛期間對成鳥與離巢前雛鳥進行繫放，部分繁殖鳥巢架設彩色小型監視器，錄影紀錄繁殖過程。在資料分析上，繁植物候的分析係以各年間第一波繁殖產卵日，以及全年產卵季長度，分別與二、三月份月均溫、春季(2-3月)降雨量相關；在鳥巢繁殖成功率的分析，則以 MARK 軟體考量氣候因子、極端降雨事件、時、空間變數，如年、鳥巢日齡、棲地類型等因子，以及觀察者效應(定期巡巢、架設錄影器材)等因子對於鳥巢逐日存活率的可能影響。

三、重要發現

於2016年繁殖季共記錄17巢青背山雀(*Parus monticolus*)、18巢棕面鶯(*Abroscopus albogularis*)、2巢煤山雀(*P. ater*)，以及1巢茶腹鶇(*Sitta europaea*)利用巢箱繁殖。比較各年間繁植物候發現，青背山雀與棕面鶯的第一波繁殖產卵日受早春3月溫度的影響而波動，與春季降雨無關；2016年3月均溫為歷年最低，

以及 3 月下旬的寒流降雪，是導致本年度青背山雀與棕面鶯產卵時間為歷年最晚的原因。二鳥種產卵季長度不受春季降雨豐寡所影響，可能與觀霧地區屬於重濕的氣候區有關。二鳥種對於早春溫度反應在程度上的不同，則可能與二鳥種受光週期所促發的生殖腺發育速度不同，或者二鳥種食性上的差異相關。

在鳥巢繁殖存活率的部分，以 MARK 軟體分析 2009–2016 年青背山雀與棕面鶯鳥巢逐日存活率發現，在大雨的天氣，二鳥種存活率明顯較低；青背山雀第二波繁殖期之存活率高於第一波繁殖期，其原因可能與早春低溫有關。另外，定期巡巢對鳥巢存活率有一定程度的干擾，而架設錄影監測則無顯著影響。是以，利用錄影監測為減小干擾且能精準判斷鳥巢命運的工具。由最佳模式估算，青背山雀經歷 40 天繁殖期之繁殖成功率為 0.84 ± 0.05 ，棕面鶯經歷 38 天繁殖期之繁殖成功率則為 0.78 ± 0.06 。

以 MARK 軟體估算青背山雀成鳥的年存活率為 0.37 ± 0.05 。在 2010–2015 年間，青背山雀族群成長率 λ 介於 0.45–2.13，影響族群生長率波動的原因主要為鳥巢存活率、成鳥年存活率，以及參與第二巢繁殖的族群比例。其中，成鳥年存活率可能受夏秋季颱風所帶來的強風豪雨，以及冬季寒流的低溫降雪所影響。推測 2016 年 1 月下旬的強烈寒流降雪，為造成 2015 年成鳥年存活率為歷年最低的原因，並進一步導致族群成長率低，以及 2016 年青背山雀的繁殖密度下降。另一方面，繁殖第二巢的比例影響當年的族群生產力，然而在 2009–2016 年間，一年兩巢的繁殖記錄只出現某些年內，在部分年內青背山雀一年只繁殖一巢。不同年間第二巢繁殖比例的多寡是否受年間食物資源豐寡的波動所影響，此部分則尚須未來輔以年間昆蟲資源的調查方能確認。

四、主要建議事項

建議一：立即可行建議

主辦機關：雪霸國家公園管理處

本年度監測觀霧地區鳥類利用巢箱的繁殖，調查成果及影音照片可轉化為科普文章，以電子報或網頁等形式提供解說教育使用，增加民眾對於觀霧地區豐富多樣的生態資源。

建議二：立即可行建議

主辦機關：雪霸國家公園管理處

鳥巢箱為監測鳥類繁殖的有效工具，透過對分布廣泛且能敏感反映年間氣候變化的森林小型鳥類持續進行監測，並輔以氣象資料的記錄，可做為觀霧地區物候變化的監測指標。目前八年的監測結果已發現鳥類繁殖與早春氣溫兩者相互關連，對於鳥類繁殖動態與氣象因子於年間的變化趨勢，以及極端降水事件對繁殖鳥類的影響，建議未來仍須持續監測，以累積足夠長期資料，提供更進一步資訊。

Abstract

Key word: Breeding biology, GuanWu, Nestbox, Rufous-faced Warbler, Tit

We investigated the breeding activity of secondary cavity nesting passerines using nestboxes on *Cryptomeria* plantations and natural forests at Guanwu, 2009–2016. From the beginning of March to the end of August, we checked nestboxes weekly and recorded the content of nestboxes and activities of birds. Seventeen Green-backed Tit (*Parus monticolus*) nests, eighteen Rufous-faced Warbler (*Abroscopus albogularis*) nests, two Coal Tit (*P. ater*) nests, and one Eurasian Nuthatch (*Sitta europaea*) nest were recorded throughout the 2016 breeding season. Comparisons of breeding data with previous studies, we found that the timing of egg-laying of Green-backed Tits and that of Rufous-faced Warbler were both affected by mean March temperature, but not mean February temperature or February- March rainfall. Colder March temperature and snow events in late-March resulted in female birds of the two species laying their eggs much later in 2016 than previous years. The lengths of laying season for both species were not affected by either spring temperature or rainfall. Less limiting effect of spring rainfall on biological processes might be due to being perhumid in study area.

We used the nest survival module in Program MARK to examining factors affecting nest survival of Green-backed Tits and Rufous-faced Warblers in 2009–2016. Results showed that nest survival for both species declined under extreme heavy rainfall, but not varied lineally or nonlinearly with daily precipitation amount. Moreover, breeding attempt was also the important factor affecting daily survival rate for Green-backed Tits. Lower survival rate for the first nest than the second one might be due to colder weather in early spring. In addition, regularly visiting nests had a strong negative effect on nest survival for both species, while video monitoring is an effective tool to reduce disturbance by nest visits and improve accuracy in determining nest fate.

Our results showed that the predicted probability of a nest surviving the entire

40-d period for Green-backed Tits across 2009–2016 was 0.84 ± 0.05 , and the probability of a nest surviving the entire 38-d period for Rufous-faced Warblers was 0.78 ± 0.06 . Adult survival for Green-backed Tits was 0.37 ± 0.05 during 2009–2016. Based on these parameters mentioned above, we estimated population growth for Green-backed Tits by calculating the finite rate of growth λ . The variation of the finite rate of growth (range 0.45–2.13) is mainly dependent on three parameters: nest survival rate, adult survival rate and the probability of double brooding. The adult survival rate may be related to the frequency of typhoon events in summer and autumn, and the cold current and snow events in winter. Heavy snow event in late January, 2016 may reduce survivorship of adult and fledgling Green-backed Tits, consequently, the breeding density declined in the 2016 breeding season. The probability of double brooding has an important role on annual fecundity. However, the second clutch only occurred in 2011, 2014, 2015 and 2016 during our study period. What cues caused a lack of second clutch in some years is unclear, and this needs to be clarified by further studies.

Finally, we provided two suggestions for further work. First, some interesting information from our results and videos could be extracted, and transformed into education materials to introduce the biodiversity of GuanWu area. Second, long-term monitoring of nestbox was necessary to clarify the phenology of birds, and build the population models.

第一章 緒 論

第一節 研究緣起及背景

全球氣候變遷的議題持續受到關注，由於氣候變遷可能直接影響生態棲位狹窄的特化種，如臺灣櫻花鉤吻鮭(*Oncorhynchus masou formosanus*)和觀霧山椒魚(*Hynobius fuca*)等，壓縮其生存範圍，或對敏感生態系如高山、濕地等環境造成整體的威脅，因而氣候變遷的相關研究成為近年研究工作的焦點。在探討大尺度的氣候變遷議題上，往往需要長時間軸的資料累積，凸顯了以保育研究為核心的國家公園，在地監測的重要，因其所得的證據可提供國家公園面對氣候變遷的挑戰下，相關決策作為的參考資料。雪霸國家公園為臺灣第三座山岳型國家公園，座落於臺灣中北部山區，以冰河地形的雪山山脈、獨特山型的大霸尖山及珍稀的冰河子遺生物而著名，轄區內的觀霧地區位在中海拔霧林帶，具有獨特的天氣型態，雲霧之水平降水占總降水量之三分之一(林博雄，2010)，蘊含多種特稀有的動植物。由於氣候變遷可能帶來的影響包括中海拔雲霧帶的抬升或壓縮，是以長期計畫性監測此區生物的物候學為當務之急。

鳥類為森林生態系的初級或次級消費者，其對於氣溫的反應較植物快速、易偵測變化，且較哺乳動物容易觀察，又較昆蟲及其他無脊椎動物易於分類，因而適合作為長期監測的物種。而鳥類的繁殖及遷移行為，更因標的明確，常被作為衡量氣候變遷對物種影響的標的，例如：在過去 25 年間，北美 20 多種鳥類繁殖時間平均提早 8.8 天，與全球氣溫增加有關(Crick et al. 1997)。另一篇研究則指出，於 1987 至 2003 年間，氣候變遷已造成歐洲斑姬鶇(*Ficedula hypoleuca*)的遷移時間改變，並進一步導致其繁殖時間於食物資源高峰錯位，因而族群大量減少(Both et al. 2006)。在國內的鳥類研究發現，氣候變遷可能已造成中高海拔鳥類分布的改變，孫元勳(2010)及林惠珊等(2011)檢視近年(2010–2011 年)的雪山調查資料與日據時期(1925–1933 年)鹿野忠雄的研究、1989 年國家公園成立前的先期調查及 1996 年的步道調查資料等文獻，透過與早期文獻比較物種的海拔分布，發現在雪山地區常見的 40 幾種留鳥，有 67–74% 比例的鳥種其分布海拔上限有往上提升的趨勢，而有 75–100% 的鳥種其海拔下限也出現抬升的現象；而在玉山國家公園也同樣發現多種鳥種海拔分布上移的情形(李培芬，2009)。這些研究雖然提出大

尺度的整體鳥類變化，不過對於更細節的部分，例如鳥類繁殖時間對早春天氣變化之反應程度、繁殖成敗受惡劣天氣，如颱風或豪(大)雨的影響、與其他食物網間各物種的關係，有無時間軸上的錯位等問題，則需仰賴其他面向如繁殖生物學的監測等研究來得知。

然而在繁殖生物學的研究上，天然鳥巢搜尋不易，常造成資料收集與分析上的困難，是以架設人工鳥巢箱為一可行作法。國內的奧萬大森林遊樂區已進行人工鳥巢箱監測逾多年(2002–2010)，監測資料顯示不同年間的氣溫及雨量會影響利用巢箱繁殖鳥類之棕面鶯(*Abroscopus albogularis*)及青背山雀(*Parus monticolus*)的繁殖表現，包括產卵時間、窩卵數及繁殖成功(姚正得，2009a, b, c; 2010a, b)；另於太魯閣國家公園關原地區所設置鳥巢箱的監測中亦發現，在早春氣溫較溫暖的年中，茶腹鳩(*Sitta europaea*)及山雀科鳥類的築巢、產卵時間均有較為提早之趨勢(蕭明堂等，2008)。雪霸國家公園於2009年辦理「觀霧地區鳥類資源調查暨鳥巢箱設置」計畫，完成90處巢箱設置(王穎，2009)，成功吸引青背山雀及棕面鶯二鳥種利用巢箱繁殖。後續2010–2015年，在持續監測下，已累積多項基礎的繁殖生物學資訊(蕭明堂，2010–2015)。截至目前的研究成果已知，觀霧地區所設置之鳥巢箱，可成功吸引青背山雀、黃山雀(*P. holsti*)、煤山雀(*P. ater*)、棕面鶯及茶腹鳩等鳥種繁殖。在2014–2015年的研究顯示，以MARK軟體(Dinsmore et al. 2002)估算鳥巢繁殖成功率，使用密度最高的青背山雀與棕面鶯，各年度繁殖起始時間與早春三月份的溫度相關，其繁殖成功率則受繁殖期的降雨量所影響，在每日降雨量高於20mm時，即會對於鳥巢繁殖存活率產生負面影響(蕭明堂，2014–2015; Shiao et al. 2015)。

有鑒於欲瞭解氣候變遷等議題需長時間尺度資料的建立，本計畫擬沿用前人於觀霧地區設置鳥巢箱，持續進行繁殖概況調查，累積鳥類繁殖基礎資料。2016年1月24–26日發生全臺大規模降雪，觀霧地區積雪量達20餘公分，為近十年來之最(圖1–1a)，在鳥類開始築巢繁殖的3月下旬(3/27)，也發生一次寒流降雪(圖1–1b)。是以，2016年鳥類繁殖開始時間、繁殖巢數，以及2015年的成鳥年存活率等參數估算，將有助於瞭解觀霧鳥類族群變動與氣候之可能關聯。

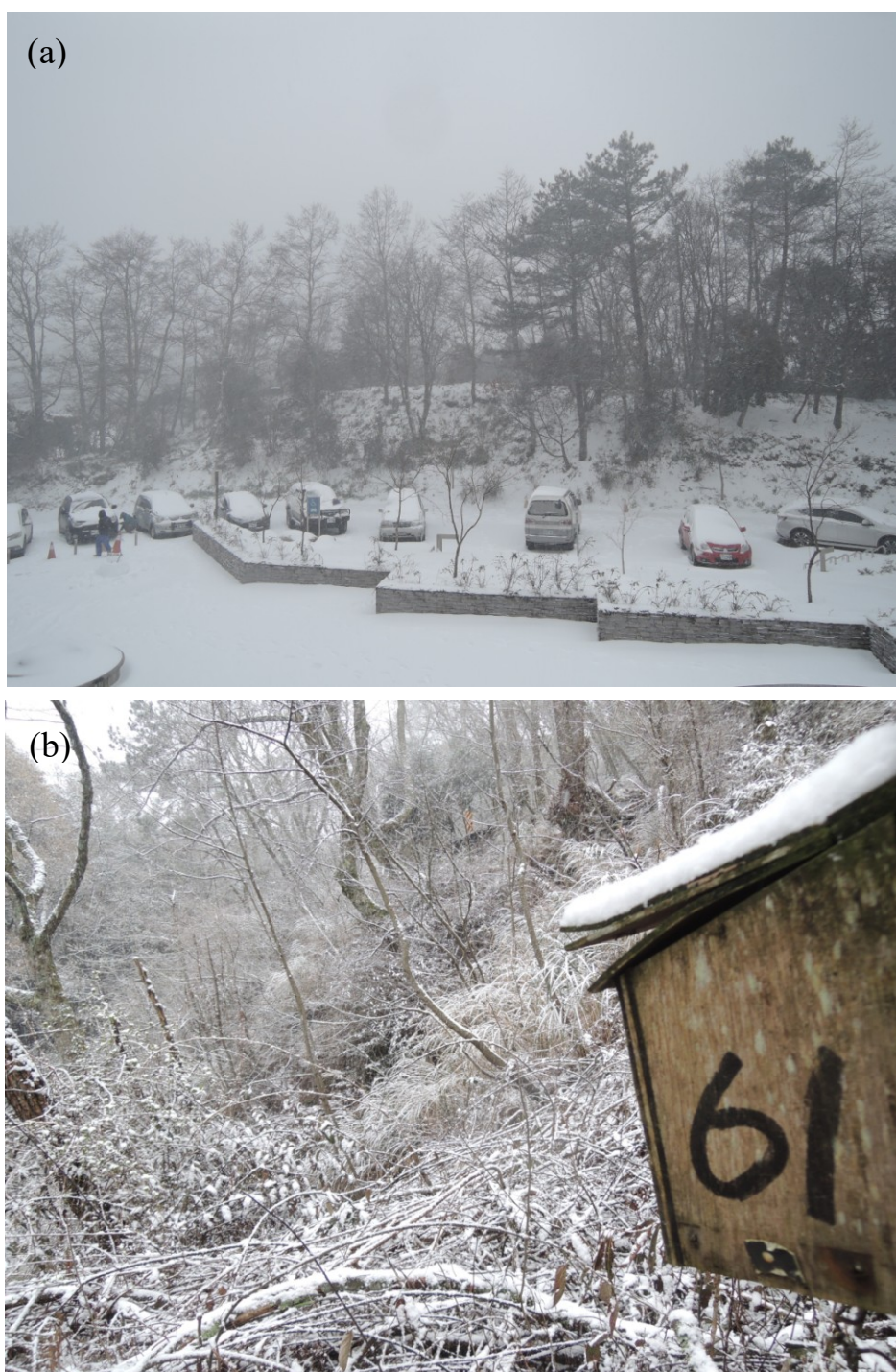


圖 1-1、2016 年 1 月(a)及 3 月下旬(b)寒流降雪之觀霧地區雪況。

第二節 研究方法

一、研究地點

研究地點在觀霧地區，位於新竹縣五峰鄉與苗栗縣泰安鄉之交界，海拔約 1900–2100 公尺。林相係以人工林與天然林交替鑲嵌組成，人工林主要為日據時期伐木活動干擾，而於民國 45–65 年間國內大面積造林所植，造林樹種以柳杉 (*Cryptomeria japonica*) 為主，而天然林相則以中海拔闊葉林及針闊混合林為主，植群組成包括紅檜、扁柏等(歐辰雄，1997)。

本研究監測的鳥巢箱包含王穎(2009)於瀑布步道兩側及 23K 人工林等三處造林地所設置之巢箱，以及 2010–2015 年間因研究目的所需，在鄰近遊憩步道(賞鳥步道)、管理站周遭天然闊葉林、雪霸農場的野馬瞰山森林步道、大鹿林道 23–24K 道路沿線及大鹿林道東線 0.3K 等多處所增設之巢箱(圖 1–2、1–3；蕭明堂，2010–2015)。各年度所設置巢箱數量、位置等資訊如表 1–1。所有巢箱的設置間距都維持 10–25 公尺，高度為 3 公尺，洞口直徑為 3 公分，巢箱底面積為 11×11 平方公分，以小型雀形目為目標鳥種。

表 1–1、2009–2016 年觀霧地區設置鳥巢箱樣區資訊

樣區代號及位置	林相 ^a	面積		有效巢箱數						
		ha	配置	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015, 2016
A 區–瀑布步道	AA91	2	網格	60	60	60	60	60	60	60
C 區–23K 疏伐林	AA91	1	網格	30	30	30	30	30	30	30
B 區–賞鳥步道	FM41	1	帶狀	-	15	15	15	15	15	15
D 區–管理站周遭	FM41	2	網格	-	-	30	48	49	50	50
F 區–農場野馬瞰山	AA92/FB41/AA91	3	帶狀	-	-	-	-	-	15	15
R 區–主線 23–24K	AA91	4	帶狀	-	-	-	-	-	-	10
E 區–東線 0.3K	AA91	-	單個	-	-	-	-	-	-	1

^a 林相係依據邱祈榮等(2009)臺灣現生天然植群圖集劃分：FM41 山地針闊葉混淆林、FB41 山地常綠闊葉林、AA91 人工林、AA92 耕地

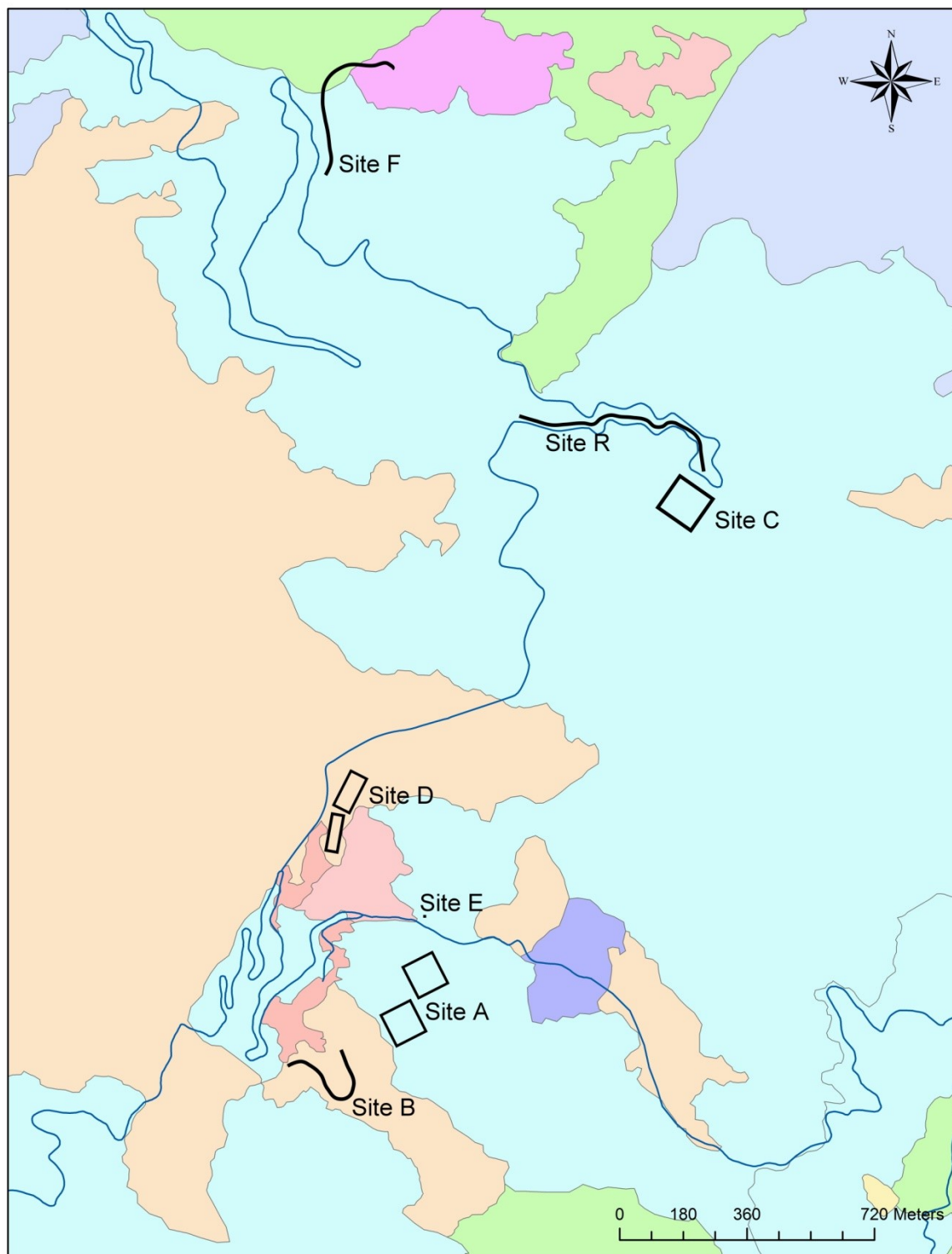


圖 1-2、雪霸國家公園觀霧地區鳥巢箱樣區之地理位置。

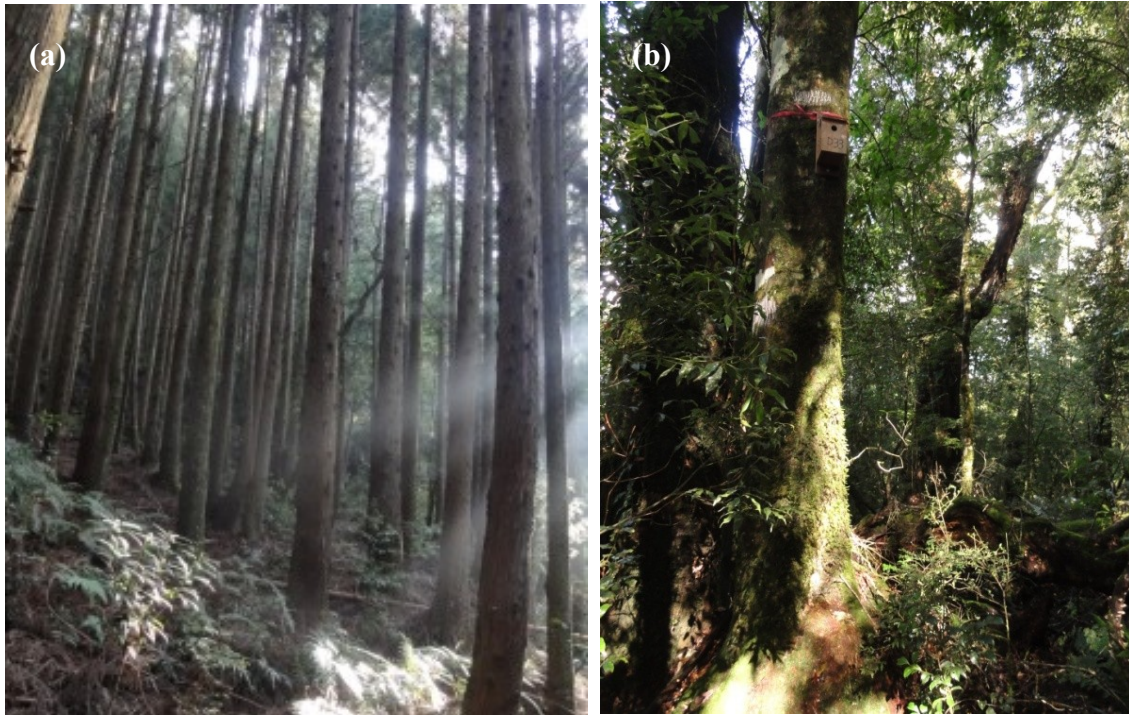


圖 1-3、觀霧地區設置巢箱之人工林(a)及山地針闊葉混淆林(b)現況。

二、鳥巢箱監測

自繁殖季初期的3月起至8月止，維持每星期至少乙次之巡巢，巡巢時記錄鳥巢繁殖階段、卵數及雛數等繁殖參數。吾人假定雌鳥一天產一枚卵，回推產第一枚卵日(egg laying date)，並以雛鳥體重及生長發育情形，回推雛鳥孵化日(黃正龍，1996；蕭明堂，2006)。在成鳥繫放上，因人力及其他研究目標考量，只捕捉繫放青背山雀的成鳥，未捕捉棕面鶯成鳥。在雛鳥孵出5天日齡以後，於成鳥進入巢箱時，以手操網進行捕捉、測量及繫放。另外，估算各年青背山雀與棕面鶯的繁殖密度(breeding density)及產蛋季長度(laying season)，繁殖密度係以「全年同時繁殖的最大鳥巢數」除以「有設置巢箱之面積」，並將天然林的鳥巢與人工林的鳥巢分開計算之，其中天然林包括設置於山地針闊葉混淆林，以及山地常綠闊葉林的巢箱；產蛋季長度則以所有繁殖巢中，「最後繁殖的鳥巢之最後一枚卵產卵日」減去「最早繁殖巢之第一枚卵產卵日」計之。

部分鳥巢於繁殖期間架設彩色小型監視器(color charge-coupled-device cameras)進行錄影，為增加錄影畫面的辨視，於錄影期間將巢箱蓋置換為透明壓克力板，並在壓克力板上覆蓋上不透明的白色描圖紙或褐色牛皮紙，以避免親鳥

或雛鳥直接看到巢外環境。研究測試於雛鳥孵出後進行巢箱蓋的置換及錄影器材的架設並不會造成親鳥的棄巢。錄影鏡頭固定於壓克力版下，並連接數位錄影紀錄器(Digital Video Recorder, DVR)或手提數位錄影機(Digital Video, DV)儲存資料，以汽車電瓶作為電源。錄影時期自雛鳥孵出後至離巢止，錄影時段則自上午五時起至下午七時止，錄影資料提供於鳥巢繁殖成敗判斷、雛鳥離巢或繁殖失敗的時間點確認，並可記錄鳥巢的潛在捕食者(Ball and Bayne 2012)。

青背山雀及棕面鶯在一個繁殖季中可能繁殖兩或三窩雛鳥(1年2-3巢)(蕭明堂, 2014; 姚正得, 2010b)，因為並非所有繁殖個體均有上環，可由腳環追蹤，故第一波及第二波繁殖巢的區隔係以該年繁殖季中，最早進行繁殖的巢之產卵日為基準，往後30天內皆算為該年第一波繁殖期，而其後進行繁殖的巢則記為第二波繁殖期(van Noordwijk et al. 1995)，並輔以有上環的個體其腳環的辨識，以減少將第一次繁殖失敗後重新築巢的鳥巢(renest)誤判為第一波繁殖巢。於繁殖監測概述的分析中，將各繁殖巢每日的子代數(卵數或雛數)除以總子代數(總卵數)後，按時間軸作圖，並將第一波繁殖期與第二波繁殖期分開作圖，以檢視時間軸上各繁殖階段所占比例之關係(Blondel 1985)。另外，考量2009年較晚設置巢箱，可能影響鳥類繁殖的開始時間，故於鳥巢繁殖物候分析中只納入2010-2016年資料。天氣資料則採用距觀霧遊憩區最近之中央氣象局自動測站(C0D550)，測站海拔1956公尺，121°06' 58" E, 24°31' 37" N。

三、鳥巢存活率分析

以MARK軟體的鳥巢存活模組(nest survival module)計算鳥巢存活率(Dinsmore et al. 2002)。於軟體中須輸入的資訊包括：開始觀察日期、最後存活日期、最後觀察日期、鳥巢命運(存活=0或死亡=1)，以及此種經歷(encounter history)的鳥巢數，模式求出逐日存活率(daily survival, S)後，乘以繁殖天數(D)次方，即為鳥巢在繁殖期的階段存活率(period survival, S^D)。其中，對於繁殖成功的鳥巢，最後存活日期等於最後觀察日期，均為雛鳥離巢日，然而，在野外的監測上雛鳥離巢日的確認往往難以確認，故吾人除架設小型監視器於部分鳥巢，藉由錄影資料協助判定外，針對未架設錄影器材的鳥巢，若巡巢日期接近於雛鳥可能離巢的時期內，而巡巢時又未發現巢中的雛鳥，則以巢箱內靠洞口側有無糞囊、巢材是

否被雛鳥壓扁，以及巢箱周圍是否有親鳥或雛鳥活動等資訊，判斷雛鳥是否成功離巢(Ball and Bayne 2012)，若判定為成功離巢，則鳥巢的最後存活日及最後觀察日均記為前次巡巢的日期。

依據於2009–2016年觀察記錄，青背山雀最早開始繁殖日為3月15日(產第一枚卵)，最晚結束繁殖日為8月10日(雛鳥離巢)，故假定青背山雀的繁殖季為3月15日至8月10日，共149天(encounter occasions)，青背山雀完整繁殖一巢所需天數為40天(包含產卵期5天、孵卵期14天，育雛期21天)；在棕面鶯的部分，依據2009–2016年觀察記錄，棕面鶯最早開始繁殖日為3月27日(產第一枚卵)，最晚結束繁殖日為8月16日(雛鳥離巢)，故假定棕面鶯的繁殖季為3月27日至8月16日，共143天(encounter occasions)，棕面鶯完整繁殖一巢所需天數為38天(包含產卵期5天、孵卵期17天，育雛期16天)。模式考量下列因子，將其以共變數(individual covariates)納入模式中，包括：

1. 年(YEAR)：研究期程為2009年至2016年共8年，考量不同年間，食物資源的豐度、捕食者數量等因子變化，對鳥巢存活率的可能影響。
2. 棲地(HABITAT)：將所設置的巢箱棲地分為天然林與人工林，以考量不同棲地環境中，食物資源豐度可能造成繁殖存活率的差異。其中，天然林的組別包括設置於山地針闊葉混淆林及山地常綠闊葉林的巢箱。
3. 日齡(AGE)：繁殖巢在不同繁殖階段(產卵、孵卵、育雛)及日齡，其逐日存活率可能不同，將繁殖巢日齡以線性、二次函數及三次函數等形式納入。
4. 繁殖嘗試(ATTEMPT)：將繁殖巢區分為第一波繁殖巢(最早產卵日後30天內)，以及第二波繁殖巢(30天以後)，第二波繁殖巢可能包含一年2窩或3窩的鳥巢，以及第一次失敗後重新繁殖的鳥巢等。
5. 日降雨量(PRECIPITATION)：日降雨量大可能減低鳥巢的逐日存活率，然考量降雨對存活率的影響可能非一次線性，故將日降雨量以線性、二次及三次非線性函數等形式納入。
6. 極端降雨(HEAVYRAIN₂₀, HEAVYRAIN₂₅)：考量極端大雨事件對鳥巢存活率的影響，以類別變數(binary)於模式中考量有或無大雨事件對存

活率的影響；大雨事件定義為日降雨量達20 mm(HEAVYRAIN₂₀，占2009–2016年3月15日至8月16日期間降雨量紀錄之前86%)，以及降雨量達25 mm(HEAVYRAIN₂₅，其占2009–2016年3月15日至8月16日期間降雨量紀錄之前88%)

7. 日均溫(TEMP)：考量低溫可能影響鳥巢逐日存活率，將每日均溫以線性函數帶入模式。
8. 錄影效應(VIDEO)：考量錄影器材的架設是否增加鳥巢的失敗率，以類別變數(binary)於模式中考量有/無架設針孔錄影器材，並允許每天的狀況可以不同。
9. 巡巢效應(VISIT)：考量定期的巡巢是否增加鳥巢的失敗率，以類別變數(binary)於模式中考量有/無巡巢，並允許每天的狀況可以不同。

上述因子放入模式後，以模式選擇(model selection)比較AIC_c值，AIC_c值較小表示為較佳的模式，藉此篩選出影響繁殖鳥巢成功的重要變數。ΔAIC_c值 < 2的模式被視為被支持的模式(support model)。若具有超過一個以上的被支持模式時，則計算被支持模式的平均係數，以避免模式篩選的不穩定性(model selection uncertainty, Burnham and Anderson 2002)。在被支持的模式中，從所估計的各個變數的係數(estimate)及95%信賴區間判斷該變數對存活率的影響，當所估計變數之95%信賴區間未包含0，則該變數視為影響存活率的重要因子；反之，若其95%信賴區間包含0，則該因子與存活率間無顯著關聯(Arnold 2010)。

四、成鳥年存活率分析

以MARK軟體的live recapture (CJS)模組計算2009–2016年間，青背山雀成鳥年存活率 (White and Burnham 1999)。將雄、雌鳥分成不同組別(group)，並考量年存活率(Phi)以及觀察率(p)是否在不同年間不同(year effect)，共計16種組合的模式，同樣比較AIC_c值，AIC_c值較小表示為較佳的模式。

五、族群成長參數估算

依據 Flaspohler et al. (2001)，族群成長率(λ) = $S_a + F \times S_j$ ， S_a 為成鳥年存活率， S_j 為離巢年幼鳥存活率，假定其為成鳥的一半(Ricklefs 1973)；F則為每對繁殖對

(pairs)的繁殖生產力，亦即每隻雌鳥每年可產生的雌性子代數。 $F = 0.5 \times B \times [P_1 + P_2 \times Q\%]$ ，其中

B 為平均每窩繁殖成功鳥巢產生子代數；假定每窩雛鳥雄、雌性別比相等，

$0.5 \times B$ 表示為平均每窩繁殖成功鳥巢產生雌性子代數；

P_1 為第一波繁殖巢階段存活率；

P_2 為第二波繁殖巢階段存活率；

Q 為平均每對繁殖對在第二波繁殖期參與繁殖的巢數，其可能包括第一巢繁殖失敗的重新築巢(renest)，以及第一巢成功後的第二或第三巢。Q 為”第二波繁殖期的總繁殖巢數”除以”繁殖對數”，並假定環境中的”繁殖對數”等於”第一波繁殖巢數”(亦即所有個體參與第一波的繁殖)。

第二章 研究結果

第一節 2016年鳥類繁殖概述及歷年比較

2016年利用巢箱繁殖的鳥類共計17巢青背山雀、18巢棕面鶯、2巢煤山雀，以及1巢茶腹鴨。除了前述鳥類利用巢箱之外，計有3個巢箱為刺鼠(*Niviventer coninga*)築巢利用，使用最久的巢箱由出現巢材起(4月18日)至最後一次巡巢紀錄(7月11日)止將近3個月，其間多次觀察3隻以上的幼鼠在巢內；有4個巢箱為條紋松鼠(*Tamiops maritimus formosanus*)築巢利用，其中1巢觀察到3隻新生幼鼠。另外，記錄1筆黃色熊蜂(*Bombus flavescens*)進到已被鳥類使用過的巢箱。除了上述紀錄外，觀霧地區過往曾現出現在巢箱的動物有黑眉錦蛇(*Elaphe taeniura friesi*)、高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)、臺灣管鼻蝠(*Murina puta*)、艾氏樹蛙(*Kurixalus eiffingeri*)、東方蜜蜂(*Apis cerana*)和黃跗虎頭蜂(*Vespa velutina*)等；各鳥種在各階段的繁殖影像及歷年紀錄使用巢箱之物種影像參見附錄一。

針對利用比例高的青背山雀及棕面鶯，比較歷年繁殖起始時間與繁殖參數：

一、青背山雀

2016年青背山雀繁植物候如圖2-1(g)，最早繁殖鳥巢之產卵日為4月13日，第一波繁殖期平均產卵日則為4月25日。綜觀歷年(2009-2016年)最早繁殖鳥巢之產卵日則介於3月15日至4月13日間(圖2-1)，青背山雀第一波繁殖期的平均產卵日與3月份的月均溫呈顯著負相關(ANOVA, $F_{1,5} = 66.06$, $P = 0.0005$, $r^2 = 0.93$, 圖2-2a)，2016年3月份月均溫為歷年最低溫(9.99°C)，於3月27日出現降雪，故2016年青背山雀產卵時間為歷年最晚。第一波繁殖期的平均產卵日和2月份月均溫(ANOVA, $F_{1,5} = 1.45$, $P = 0.28$, $r^2 = 0.23$)、2-3月降水量(ANOVA, $F_{1,5} = 2.73$, $P = 0.16$, $r^2 = 0.35$)無顯著相關。

2009-2016年青背山雀繁殖參數如表2-1所示，檢視天然林與人工林棲地之繁殖密度，天然林為 1.47 ± 0.26 對/公頃(mean \pm SE)，人工林為 1.41 ± 0.26 對/公頃(mean \pm SE)，兩者間未達顯著差異(ANOVA, $F_{1,12} = 0.029$, $P = 0.87$)。在窩卵數方面，2016年首次出現窩卵數僅有3枚卵的鳥巢(n=1)，為歷年紀錄中的最低窩卵數。2016年第一波繁殖巢的窩卵數略高於第二波繁殖巢，但未達顯著差異

(ANOVA, $F_{1,15} = 3.39$, $P = 0.086$)；若以2009–2016年的資料來看，則第一波繁殖巢的窩卵數及雛數均顯著高於第二波繁殖巢(窩卵數：ANOVA, $F_{1,123} = 5.66$, $P = 0.019$ ；雛數：ANOVA, $F_{1,104} = 5.01$, $P = 0.027$)；天然林與人工林的繁殖鳥巢在窩卵數上則無顯著差異(ANOVA, $F_{1,123} = 0.017$, $P = 0.90$)。

在產卵季長度上，扣除2009年較晚架設巢箱之資料後，各年產卵季的長度與早春2月、3月份的月均溫、2–3月降雨無顯著相關(ANOVA, all $P_s > 0.15$, $r^2 < 0.36$)，2010–2016年平均產卵季長度為 82.3 ± 15.7 (SD)天。

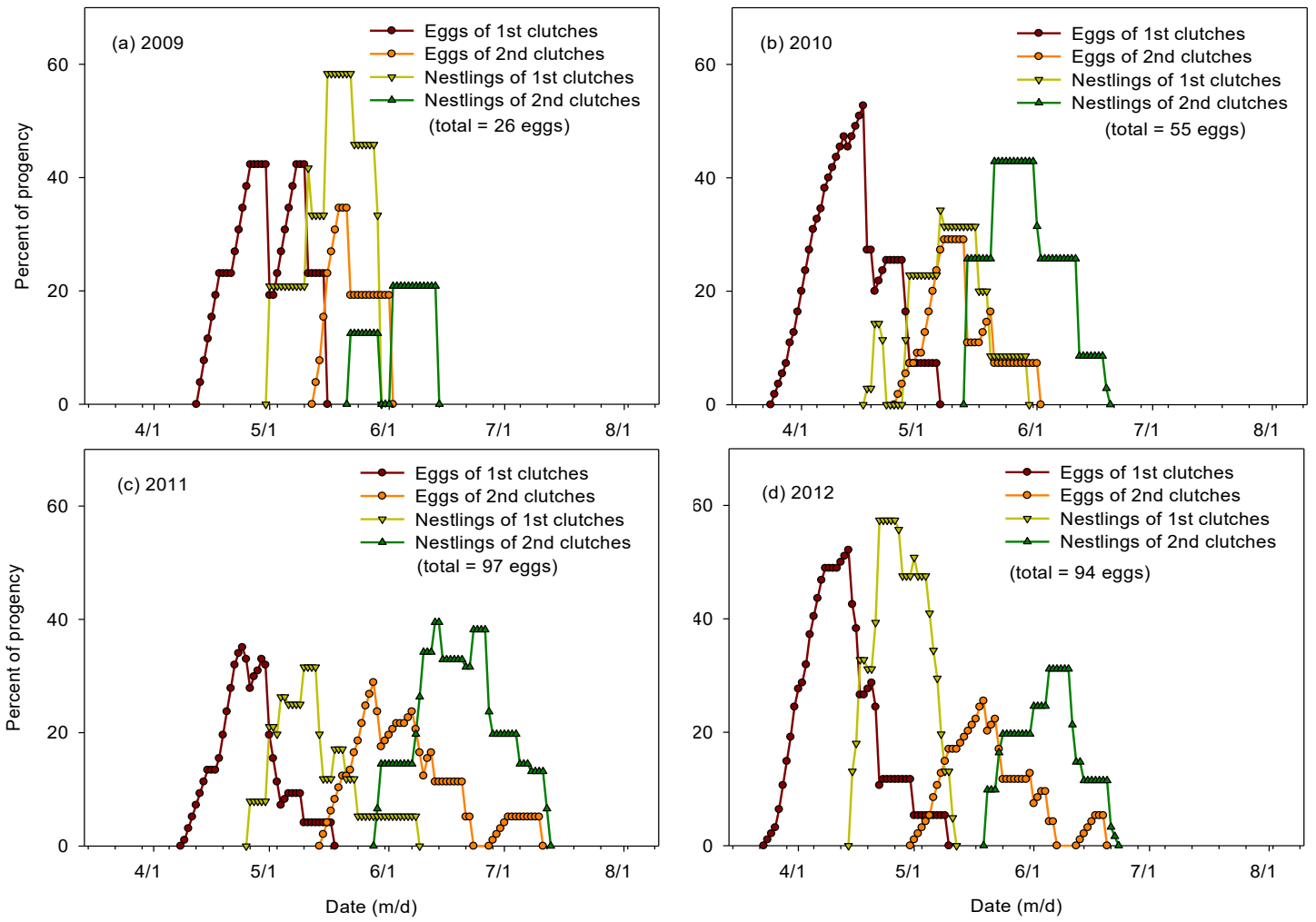


圖2-1、2009-2016年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布。

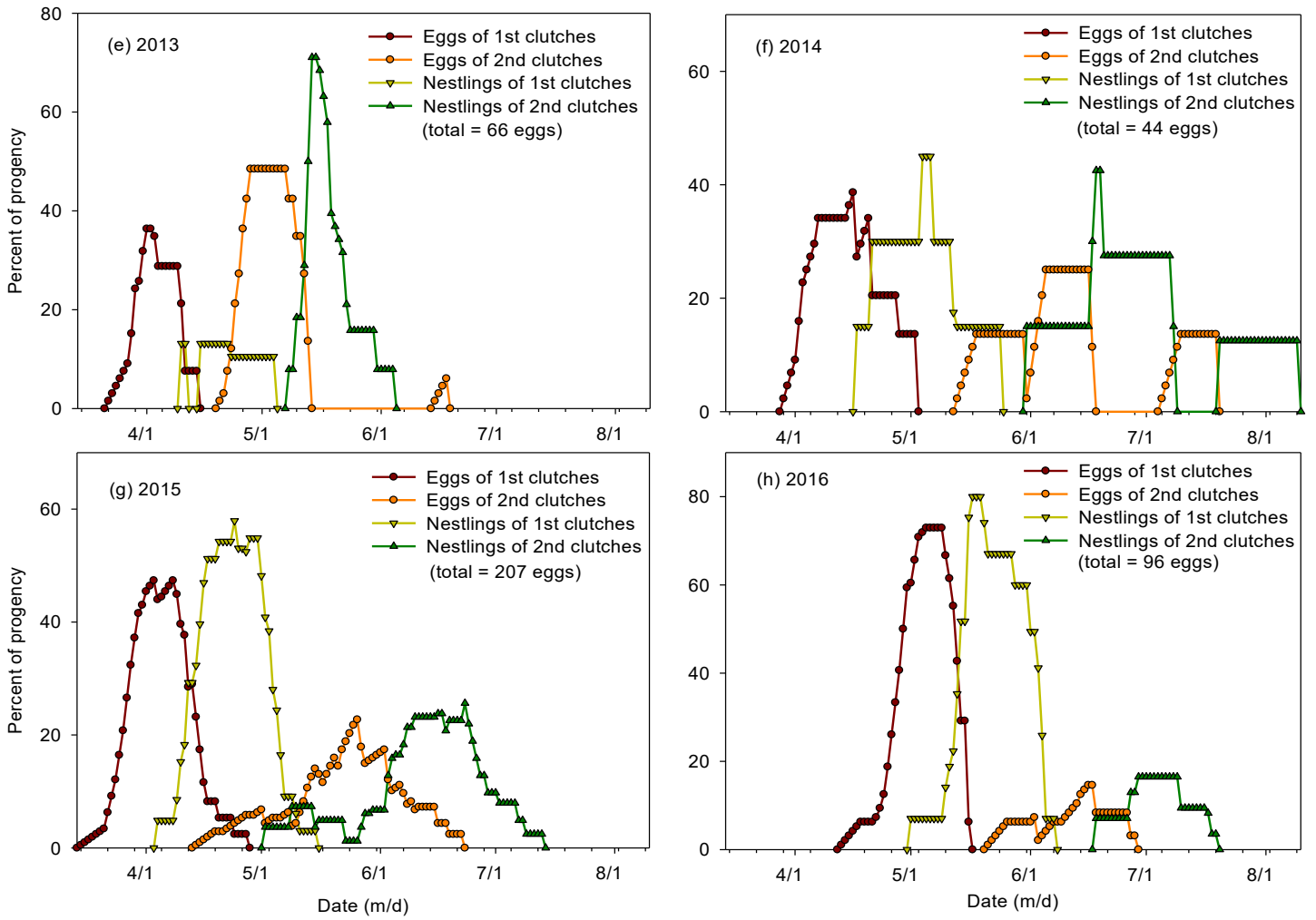


圖2-1(續)、2009-2016年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布。

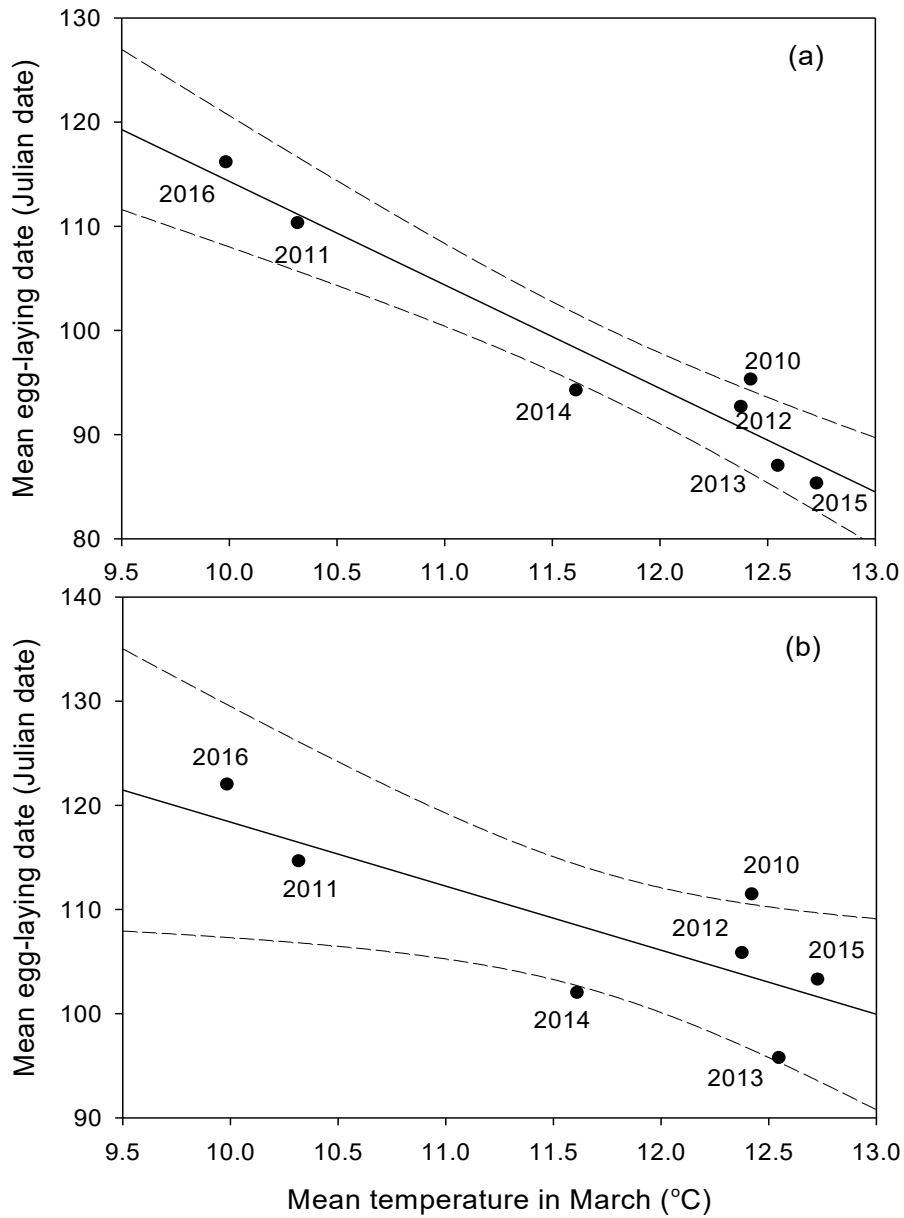


圖2-2、青背山雀(a)及棕面鶯(b)第一波繁殖巢產卵日與三月份月均溫之關聯。實線及虛線分別代表線性迴歸線(青背山雀斜率： -9.94 ± 1.22 ；棕面鶯斜率： -6.15 ± 2.15)及95%信賴區間。

表 2-1、2009—2016 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀繁殖參數

Parameter	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Number of nest	5	11	20	19	16	8	36	17
Forest breeding density (pair/ha)	-	1	2.5	2.3	1.7	0.4	2	0.4
Plantation breeding density (pair/ha)	1.7	2	1.3	1.7	1.7	0.8	1.2	1.2
1 st mean clutch size (\pm SD)	5.67 \pm 0.58	5 \pm 0.82	5.11 \pm 0.92	5.18 \pm 0.75	4.83 \pm 0.41	5.5 \pm 1	6.33 \pm 0.77	5.85 \pm 0.55
2 nd mean clutch size (\pm SD)	4.5 \pm 0.71	5.25 \pm 0.96	5.44 \pm 0.73	4.72 \pm 1.06	4.88 \pm 0.64	5.75 \pm 0.5	5.29 \pm 0.84	5 \pm 1.41
1 st mean brood size (\pm SD)	5.33 \pm 0.57	3.4 \pm 1.34	5 \pm 0.82	4.44 \pm 0.88	4.33 \pm 1.15	6 \pm 0	5.82 \pm 1.13	5.38 \pm 0.96
2 nd mean brood size (\pm SD)	4 \pm 1.41	4.5 \pm 1.29	5.13 \pm 0.83	3.93 \pm 1.26	4 \pm 0.82	5.5 \pm 0.58	4.64 \pm 1.22	4.67 \pm 1.53
Hatching success (% \pm SD)	0.92 \pm 0.12	0.79 \pm 0.25	0.95 \pm 0.08	0.83 \pm 0.20	0.90 \pm 0.12	0.98 \pm 0.06	0.91 \pm 0.14	0.93 \pm 0.11
Laying season (days)	37	58	85	86	89	104	89	65

二、棕面鶯

2016年棕面鶯繁殖物候如圖2-3(g)，最早繁殖鳥巢之產卵日為4月20日，第一波繁殖季平均產卵日則為5月1日，綜觀歷年(2009-2016年)最早繁殖鳥巢之產卵日則介於3月27日至4月20日間(圖2-3)。棕面鶯第一波繁殖期的平均產卵日與3月份月均溫呈顯著負相關 (ANOVA, $F_{1,5} = 8.16$, $P = 0.036$, $r^2 = 0.62$, 圖2-2b)，因2016年3月份月均溫為歷年最低，2016年棕面鶯產卵時間也是歷年最晚的紀錄。棕面鶯第一波繁殖期的平均產卵日與2月份月均溫、2-3月降水量無顯著相關 (ANOVA, all $P_s > 0.05$)。

2009-2016年棕面鶯繁殖參數如表2-2所示，檢視天然林與人工林棲地之繁殖密度，整體而言，各年度天然林的繁殖密度均高於人工林，天然林為 1.92 ± 0.40 對/公頃(mean \pm SE)，人工林為 1.46 ± 0.40 對/公頃(mean \pm SE)，但兩者間未達顯著差異(ANOVA, $F_{1,12} = 0.67$, $P = 0.43$)。在窩卵數方面，2016年第一波與第二波繁殖巢的窩卵數與雛數均無顯著差異(窩卵數：ANOVA, $F_{1,15} = 0.42$, $P = 0.53$ ；雛數：ANOVA, $F_{1,17} = 0.26$, $P = 0.62$)。若將2009-2016年所有的繁殖巢一併考量，結果依舊相同，第一波繁殖巢與第二波繁殖巢的窩卵數、雛數均無顯著差異(窩卵數：ANOVA, $F_{1,146} = 1.29$, $P = 0.26$ ；雛數：ANOVA, $F_{1,115} = 1.81$, $P = 0.18$)；天然林與人工林的繁殖鳥巢在窩卵數上亦無顯著差異(ANOVA, $F_{1,146} = 2.03$, $P = 0.16$)。

在產卵季長度上，扣除2009年較晚架設巢箱之資料後，各年間棕面鶯產卵季的長度與早春2月、3月份月均溫、2-3月降雨無關(ANOVA, all $P_s > 0.50$, $r^2 < 0.10$)，2010-2016年平均產卵季長度為 87.6 ± 9.9 (SD)天。

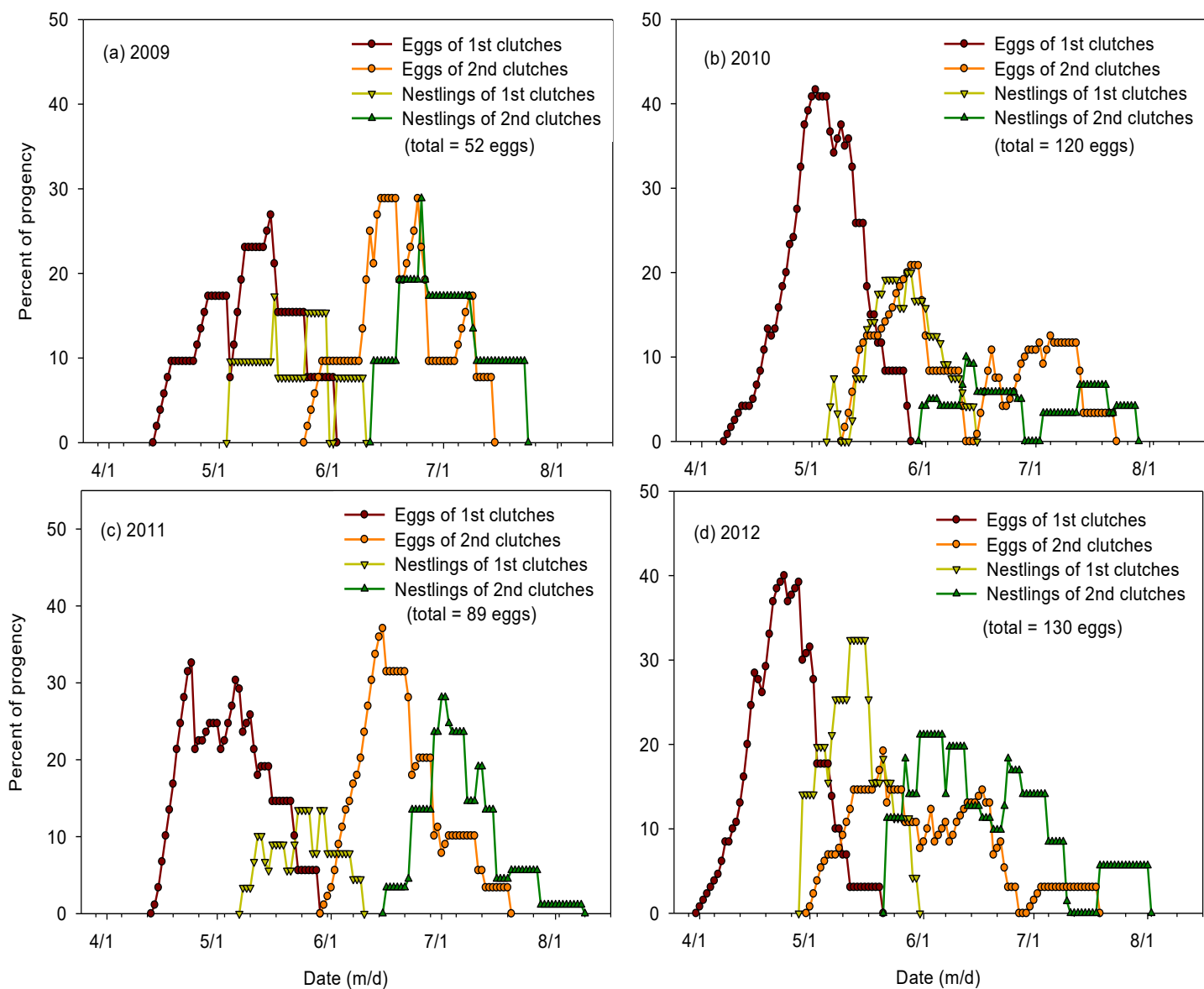


圖 2-3、2009-2016 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布。

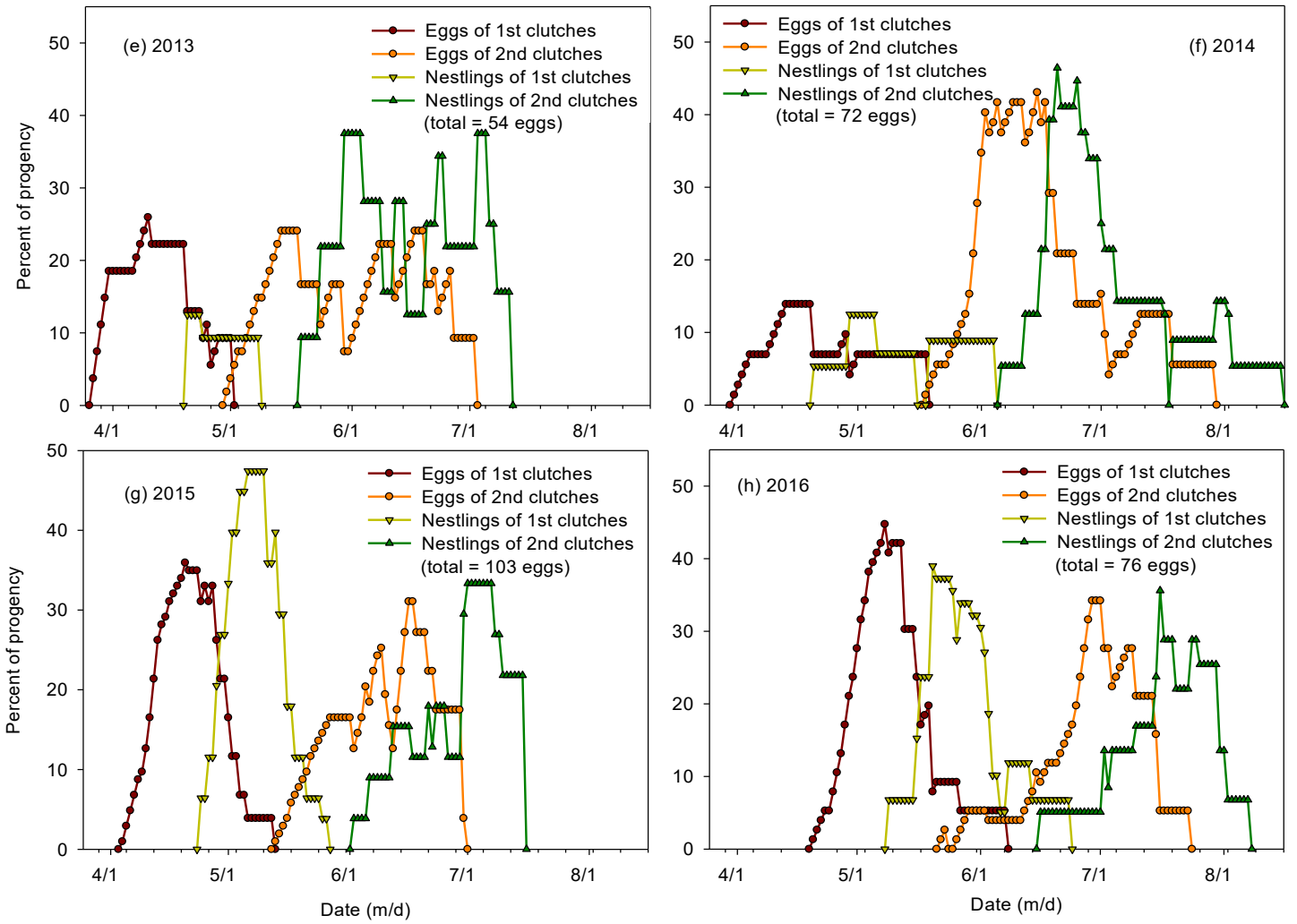


圖2-3(續)、2009-2016年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布。

表 2-2、2009—2016 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯繁殖參數及日期

Parameter	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Number of nest	12	27	20	34	12	15	23	18
Forest breeding density (pair/ha)	-	4	2	2.7	1	1.4	1.2	1.2
Plantation breeding density (pair/ha)	2	3.3	1.7	2.3	1	0.8	0.6	0.6
1 st mean clutch size (\pm SD)	4.25 \pm 0.50	4.58 \pm 0.51	4.6 \pm 0.52	4.47 \pm 0.52	4.75 \pm 0.5	5 \pm 0	4.3 \pm 0.82	4.44 \pm 0.73
2 nd mean clutch size (\pm SD)	4.71 \pm 0.49	4.62 \pm 0.51	4.67 \pm 0.5	4.42 \pm 0.51	4.38 \pm 0.52	4.83 \pm 0.58	4.92 \pm 0.79	4.25 \pm 0.46
1 st mean brood size (\pm SD)	4.33 \pm 0.58	3.2 \pm 1.14	3.43 \pm 0.79	3.56 \pm 0.73	4 \pm 0	4 \pm 1	4 \pm 1.05	4.14 \pm 0.90
2 nd mean brood size (\pm SD)	4.80 \pm 0.45	3.56 \pm 1.33	3.33 \pm 1.41	4.33 \pm 0.71	4 \pm 0.82	4.18 \pm 0.87	4.22 \pm 0.83	3.63 \pm 0.92
Hatching success (% \pm SD)	0.98 \pm 0.07	0.74 \pm 0.25	0.74 \pm 0.24	0.89 \pm 0.15	0.91 \pm 0.12	0.85 \pm 0.16	0.89 \pm 0.14	0.93 \pm 0.17
Laying season (days)	87	89	81	94	92	103	74	80

第二節 鳥巢繁殖成敗

一、青背山雀

從 2009 年至 2016 年共監測 132 巢青背山雀繁殖巢，扣除資料不足的巢後，共 131 巢，計 3,688 個觀察天(exposure days)用於 MARK 軟體分析鳥巢存活率。其中 74.8% 的鳥巢於繁殖期間有架設針孔錄影機錄影，以追蹤鳥巢的成敗、確認雛鳥離巢及捕食者捕食等時間點。

表 2-3 顯示，最佳模式涵蓋”年”、”繁殖嘗試”、”極端降雨”及”巡巢效應”等因子，模式參數估計值如表 2-4。”年”的因子納入模式中雖有助於模式的改善(ΔAIC_c 值上升，圖 2-4)，但其參數估計值涵蓋 0，代表參數估算具不準確性；最佳模式涵蓋”繁殖嘗試”的因子，代表鳥巢逐日存活率在第一波及第二波繁殖巢間有所不同，第二波繁殖鳥巢之存活率顯著高於第一波繁殖鳥巢(表 2-3，圖 2-5)；鳥巢逐日存活率也受降雨所影響，但並非與日降雨量呈線性或非線性函數的關係，只有在”極端降雨”的日子，存活率才會顯著降低(表 2-3，圖 2-5)；在模式篩選的過程，若單純考量”日均溫”效應，其為影響鳥巢逐日存活率的顯著因子(LR test, $\chi^2_1 = 3.98$, $P = 0.046$)，但在已納入”繁殖嘗試”因子的模式中，”日均溫”不再是重要因子(LR test, $\chi^2_1 = 0.51$, $P = 0.47$)。另外，模式支持加入”巡巢效應”，但不支持加入”錄影效應”，且”巡巢效應”的參數估計為負值($\beta = -1.35 \pm 0.38$ ，表 2-4)，表示巡巢的干擾對鳥巢逐日存活率為負面影響，但架設錄影器材則否。最後，模式不支持加入”日齡”或”棲地”的因子，在天然林鳥巢的逐日存活率為 0.990 ± 0.003 ，在人工林鳥巢則為 0.990 ± 0.002 ，兩者無顯著差異(LR test, $\chi^2_1 = 0.03$, $P = 0.87$)。

以最佳模式所得的邏輯斯(Logistic)迴歸函數計算完整繁殖一巢之階段存活率，各項共變數如：年、繁殖嘗試、極端降雨等以定值代入(以該共變數係數乘以共變數之平均值)，”巡巢效應”以 0 代入，表示模擬未有巡巢的干擾狀況。所預測青背山雀經歷 40 天的繁殖期之階段存活率為 0.84 ± 0.05 。

表 2-3、2009-2016 年青背山雀鳥巢逐日存活率之模式選擇結果

Model	K	AICc	$\Delta AICc$	wi
YEAR + ATTEMPT + HEAVYRAIN ₂₀ + VISIT	11	376.35	0.00	0.99
YEAR + ATTEMPT + HEAVYRAIN ₂₀	10	387.10	10.75	0.00
YEAR + ATTEMPT + HEAVYRAIN ₂₀ + VIDEO	11	389.09	12.74	0.00
YEAR + ATTEMPT	9	390.75	14.41	0.00
YEAR + ATTEMPT + RAIN	10	391.46	15.11	0.00
YEAR + ATTEMPT + RAIN + RAIN ²	11	391.72	15.37	0.00
YEAR + ATTEMPT + RAIN + RAIN ² + RAIN ³	12	392.04	15.69	0.00
YEAR + ATTEMPT + TEMP	10	392.26	15.91	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE	10	392.76	16.41	0.00
YEAR + TEMP	9	393.11	16.77	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ²	11	394.36	18.02	0.00
YEAR	8	395.09	18.74	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + AGE ³	12	396.25	19.90	0.00
YEAR + HABITAT	9	397.07	20.72	0.00
CONSTANT	1	407.03	30.69	0.00

註：模式排序依據 $\Delta AICc$ 值由最佳適合模式開始，由上往下排序， $\Delta AICc$ 為兩模式之間 $AICc$ 值之差； $AICc$ 為校正後 Akaike's Information Criterion；Deviance 為該模式(current model)和飽和模式(saturated model)之 $-2 \log\text{-likelihood}$ 的差；K 為參數的數目； w_i 為所有模式中每個模式的相對機率，其總和為 1。

表 2-4、2009-2016 年青背山雀鳥巢逐日存活率最佳模式之參數估計

Parameter	Estimate (SE)	95% CI limits
Intercept	5.020 (1.015)	3.030 to 7.009
YEAR _[2016] ^a	1.264 (1.237)	-1.160 to 3.688
YEAR _[2015] ^a	0.537 (1.084)	-1.587 to 2.661
YEAR _[2014] ^a	1.093 (1.429)	-1.707 to 3.893
YEAR _[2013] ^a	-1.396 (1.073)	-3.499 to 0.708
YEAR _[2012] ^a	-0.180 (1.078)	-2.294 to 1.934
YEAR _[2011] ^a	-0.699 (1.077)	-2.810 to 1.412
YEAR _[2010] ^a	-0.348 (1.131)	-2.564 to 1.868
ATTEMPT	0.797 (0.350)	0.112 to 1.483
HEAVYRAIN ₂₀	-1.020 (0.407)	-1.818 to -0.222
VISIT	-1.353 (0.384)	-2.106 to -0.599

^a 年的因子以 2009 年作為基底(baseline)。

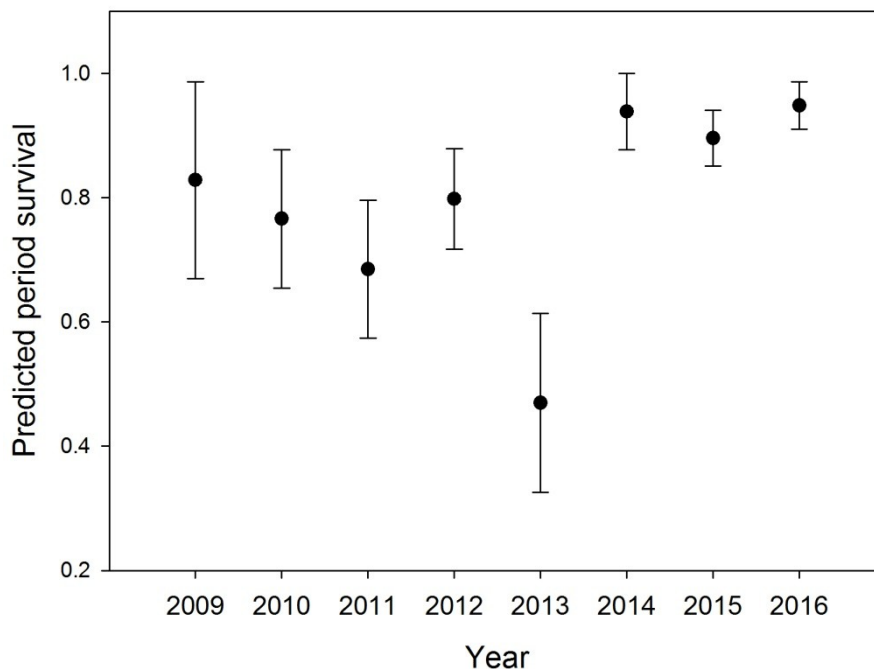


圖 2-4、2009–2016 年各年度青背山雀鳥巢之階段存活率(mean ± SE)。以最佳模式估算，”巡巢效應”以 0 代入，其餘共變數以定值代入(以該共變數係數乘以共變數之平均值)。

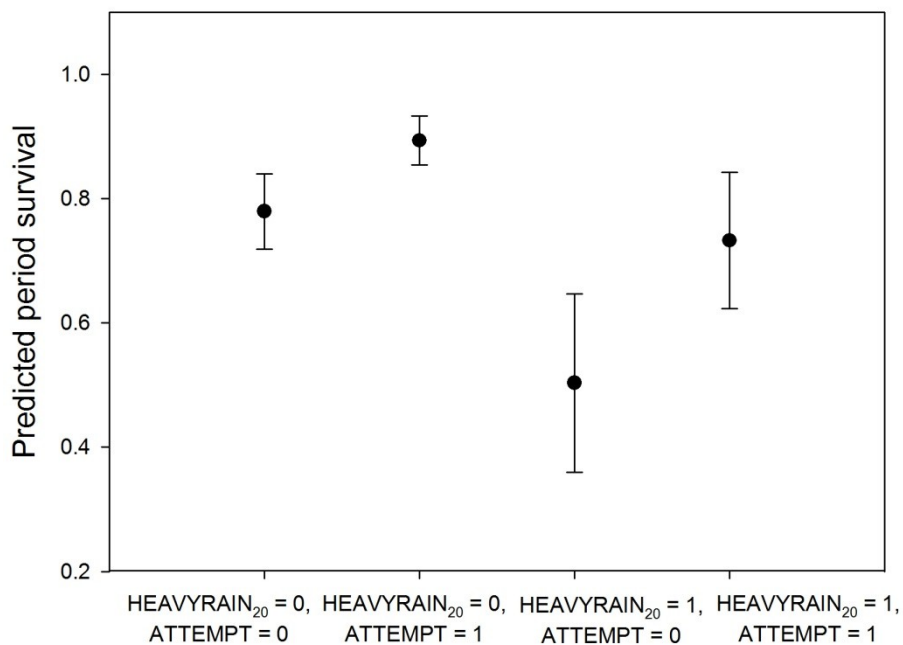


圖 2-5、2009–2016 年青背山雀鳥巢階段存活率(mean ± SE)與極端大雨、繁殖嘗試之關聯。HEAVYRAIN₂₀ = 0 / 1 分別為不具或具極端大雨環境；ATTEMPT = 0 / 1 分別為第一波及第二波繁殖鳥巢。以最佳模式估算，”巡巢效應”以 0 代入，其餘共變數以定值代入(以該共變數係數乘以共變數之平均值)。

二、棕面鶯

從 2009 年至 2016 年共監測 161 巢棕面鶯繁殖巢，扣除資料不足的巢後，共 157 巢，計 3,981 個觀察天(exposure days)用於 MARK 軟體分析鳥巢存活率，其中 36.3%的巢在育雛期有架設針孔錄影機錄影，追蹤鳥巢的成敗、確認雛鳥離巢及捕食者捕食等時間點。

表 2-5 顯示，鳥巢逐日存活率的最佳模式涵蓋為”年”及”繁殖嘗試”的因子，但此二因子的參數估計值均涵蓋 0，表示模式具不穩定性(表 2-6，圖 2-6)；”日齡二次方”為顯著的重要因子，表示鳥巢的逐日存活率隨日齡而變化(圖 2-7)，於產卵期的存活率最低，於孵卵期逐漸增加，於雛鳥孵出後隨著日齡增加而遞減。日降雨量高於 20mm 的極端降雨(HEAVYRAIN₂₀)和日降雨量高於 25mm 的極端降雨(HEAVYRAIN₂₅)二因子加入模式中均有助於模式的改善，且其係數為負，表示極端降水對於當天的鳥巢存活率均具顯著的負影響，然而僅有日降雨量高於 25mm (HEAVYRAIN₂₅)之模式，其參數估計值不涵蓋 0 ($\beta = -0.81 \pm 0.41$ ，表 2-6)。另外，”日降雨量”的一次線性及二次、三次非線性關係”、日均溫”均非重要因子。最後，加入”巡巢效應”有助於模式的改善，但”錄影效應”則否，且”巡巢效應”的係數為負($\beta = -1.61 \pm 0.43$ ，表 2-6)，表示巡巢對於鳥巢存活率有負面影響。在天然林鳥巢的逐日存活率為 0.984 ± 0.003 ，在人工林鳥巢則為 0.989 ± 0.002 ，兩者無顯著差異(LR test, $\chi^2_1 = 2.13$, $P = 0.14$)，模式不支持加入”棲地”的因子。

以最佳模式估算棕面鶯完整繁殖一巢之階段存活率，考慮鳥巢逐日存活率在日齡上不同(nest age effect)，其餘共變數如：極端降雨(HEAVYRAIN₂₅)、年等則以定值代入(以該共變數係數乘以共變數之平均值)，巡巢效應以 0 代入，表示模擬未有巡巢的干擾狀況。所預測棕面鶯經歷 38 天繁殖期之階段存活率為 0.78 ± 0.06 。

表 2-5、2009-2016 年棕面鷺鳥巢逐日存活率之模式選擇結果

Model	K	AICc	$\Delta AICc$	wi
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + HEAVYRAIN ₂₅ + VISIT	13	449.43	0.00	0.99
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + HEAVYRAIN ₂₅	12	462.41	12.98	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + HEAVYRAIN ₂₅ + VIDEO	13	462.47	13.04	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + HEAVYRAIN ₂₀	12	462.53	13.10	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ²	11	463.52	14.09	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + RAIN + RAIN ² + RAIN ³	14	463.55	14.13	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + AGE ³	12	463.62	14.19	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + RAIN + RAIN ²	13	464.17	14.74	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE + AGE ² + RAIN	12	465.13	15.70	0.00
YEAR + ATTEMPT	9	471.12	21.69	0.00
YEAR + HABITAT + ATTEMPT	10	471.31	21.88	0.00
YEAR + HABITAT	9	471.63	22.20	0.00
YEAR	8	471.75	22.32	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE	10	472.94	23.51	0.00
YEAR + TEMP	9	473.20	23.77	0.00
CONSTANT	1	482.48	33.05	0.00

註：模式排序依據 $\Delta AICc$ 值由最佳適合模式開始，由上往下排序， $\Delta AICc$ 為兩模式之間 $AICc$ 值之差； $AICc$ 為校正後 Akaike's Information Criterion；Deviance 為該模式(current model)和飽和模式(saturated model)之 $-2 \log$ -likelihood 的差；K 為參數的數目； w_i 為所有模式中每個模式的相對機率，其總和為 1。

表 2-6、2009-2016 年棕面鶯鳥巢逐日存活率於最佳模式之參數估計

Parameter	Estimate (SE)	95% CI limits
Intercept	3.549 (0.689)	2.198 to 4.901
YEAR _[2016] ^a	1.524 (0.787)	-0.019 to 3.067
YEAR _[2015] ^a	1.177 (0.726)	-0.246 to 2.601
YEAR _[2014] ^a	1.673 (0.886)	-0.063 to 3.409
YEAR _[2013] ^a	0.604 (0.728)	-0.823 to 2.032
YEAR _[2012] ^a	-0.250 (0.565)	-1.357 to 0.857
YEAR _[2011] ^a	0.654 (0.663)	-0.646 to 1.954
YEAR _[2010] ^a	-0.041 (0.583)	-1.183 to 1.102
ATTEMPT	0.386 (0.274)	-0.151 to 0.923
AGE	0.127 (0.051)	0.026 to 0.227
AGE ²	-0.003 (0.001)	-0.006 to -0.001
HEAVYRAIN ₂₅	-0.811 (0.411)	-1.616 to -0.006
VISIT	-1.614 (0.433)	-2.463 to -0.765

^a 年的因子以 2009 年作為基底(baseline)。

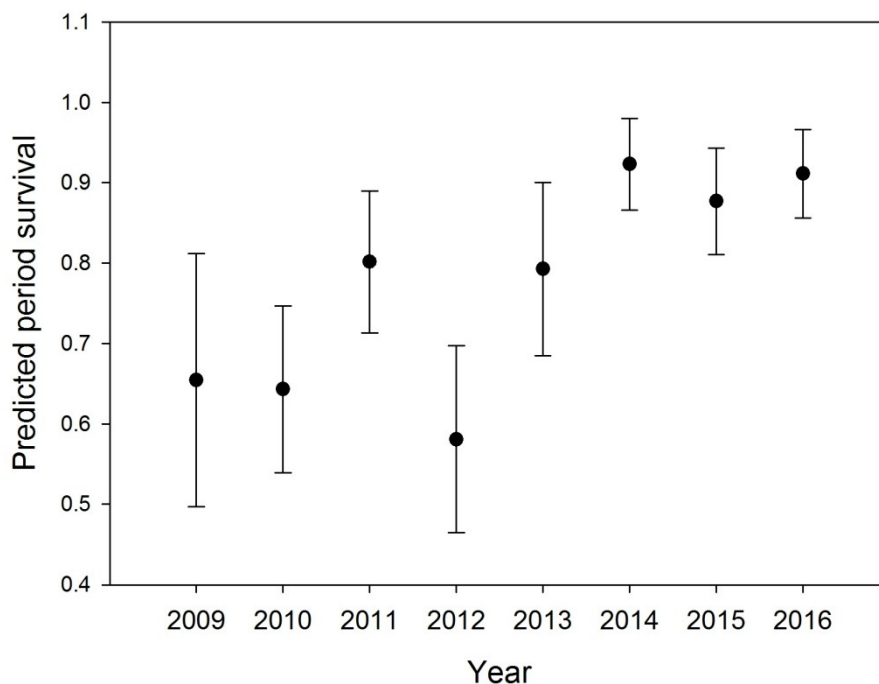


圖 2-6、2009–2016 年各年度棕面鶯鳥巢之階段存活率(mean ± SE)。以最佳模式估算，”巡巢效應”以 0 代入，其餘共變數以定值代入(以該共變數係數乘以共變數之平均值)。

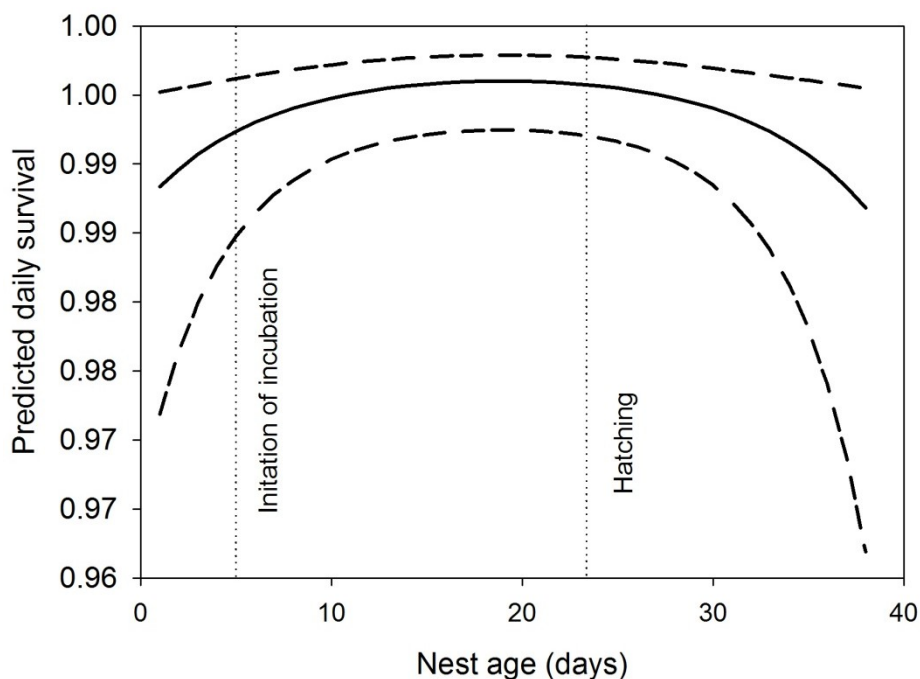


圖 2-7、2009–2016 年棕面鶯鳥巢逐日存活率隨日齡之變化。實線表示估計值，虛線表示 95%信賴區間。以最佳模式估算，”巡巢效應”以 0 代入，其餘共變數以定值代入(以該共變數係數乘以共變數之平均值)。

第三節 青背山雀成鳥年存活率與族群模擬

於 2009–2016 年間共繫放 101 隻利用巢箱繁殖的青背山雀成鳥(44 隻雄鳥、57 隻雌鳥)，以 MARK 軟體估算成鳥年存活率，結果顯示如表 2-7，年存活率不具年間差異 $\Phi(\cdot)$ 、觀察率不具年間差異 $p(\cdot)$ ，且雄、雌鳥無差異的模式最被支持。所估算出的成鳥年存活率為 0.37 ± 0.05 SE。

表 2-7、2009–2016 年青背山雀成鳥年存活率之模式選擇結果

Model	Num. Par	AICc	Delta AICc	AICc Weights
$\Phi(\cdot) p(\cdot)$	2	164.323	0.000	0.465
$\Phi(\cdot) p(g)$	3	165.789	1.466	0.224
$\Phi(g) p(\cdot)$	3	166.406	2.083	0.164
$\Phi(g) p(g)$	4	167.569	3.246	0.092
$\Phi(t) p(\cdot)$	8	170.086	5.763	0.026
$\Phi(t) p(g)$	9	171.425	7.102	0.013
$\Phi(\cdot) p(t)$	8	171.738	7.415	0.011
$\Phi(g) p(t)$	9	174.079	9.756	0.004
$\Phi(t) p(t)$	13	179.459	15.137	0.000
$\Phi(g^*t) p(\cdot)$	14	180.756	16.434	0.000
$\Phi(g^*t) p(g)$	15	182.305	17.982	0.000
$\Phi(\cdot) p(g^*t)$	14	186.206	21.883	0.000
$\Phi(g) p(g^*t)$	15	188.782	24.460	0.000
$\Phi(g^*t) p(t)$	19	191.423	27.101	0.000
$\Phi(t) p(g^*t)$	19	194.798	30.475	0.000
$\Phi(g^*t) p(g^*t)$	24	205.645	41.323	0.000

模式排序依據 ΔAIC_c 值由最佳適合模式開始，由上往下排序， ΔAIC_c 為兩模式之間 AIC_c 值之差； AIC_c 為校正後 Akaike's Information Criterion；Deviance 為該模式(current model)和飽和模式(saturated model)之 $-2 \log$ -likelihood 的差；K 為參數的數目； w_i 為所有模式中每個模式的相對機率，其總和為 1。

雖然在表 2-7 成鳥年存活率的模式選擇中，年存活率隨時間變化，而觀察率不變的模式 $\Phi(t)p(\cdot)$ 並非最佳模式，然而為瞭解各年間成鳥的年存活率變化，仍採用此模式來進行估算(圖 2-8)。2009 年為研究樣區設置第一年，僅捕抓 2 隻成鳥繫放，所估算的年存活率不準確性高，不列入後續族群參數的計算。假定離巢幼鳥的年存活率為成鳥的一半，依據 Flaspohler et al. (2001) 的公式，求得 2010-2016 年度青背山雀之族群參數如表 2-8。為檢視所估算的族群成長率有無與隔年繁殖密度關聯，令“隔年之模擬密度”(D_{predict_n+1})為“該年實際密度”乘以該年族群成長率 λ 。所模擬 2011-2016 年的族群密度與實際密度如圖 2-9 所示，兩者間具顯著相關($y = 0.84x + 0.23$, adjusted RSqure = 0.57, $p = 0.052$)。

成鳥由 2016 年存活至 2017 年的年存活率尚未可知，但若以 2009-2016 年的整體估算值 0.37 代入，則預測 2016 年的族群成長率為 0.91，2017 年觀霧地區青背山雀的繁殖密度為 0.85 隻雌鳥(巢)/公頃。

表 2-8、2010-2016 年青背山雀族群參數之估計

	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Ratio of 2 nd /1 st nests (Q)	0.57	1.00	0.58	0.88	1.00	0.89	0.31
Period Survival of 1 st nest (P ₁) ^a	0.65	0.54	0.67	0.24	0.90	0.84	0.92
Period Survival of 2 nd nest (P ₂) ^a	0.82	0.75	0.83	0.52	0.95	0.92	0.96
Brood size (B)	4.14	4.92	3.73	3.33	5.71	5.21	4.81
Faculty (F)	2.79	2.32	3.17	2.16	1.15	5.30	4.33
Adult survival (S _a)	0.34	0.52	0.40	0.29	0.58	0.24	-
Fledgling survival (S _j)	0.17	0.26	0.20	0.14	0.29	0.12	-
Population growth (λ)	0.75	1.35	0.83	0.45	2.13	0.76	-
Real breeding density (D) ^b	1.75	1.80	2.00	1.67	0.56	1.50	0.93
Predicted breeding density next year (D _{predict})	1.30	2.43	1.65	0.75	1.19	1.14	-

^a 以 MARK 估算鳥巢階段存活率，參數考量 YEAR、ATTEMPT 及 VISIT(=0)；

^b 係將天然林與人工林樣區之繁殖巢合併計之。

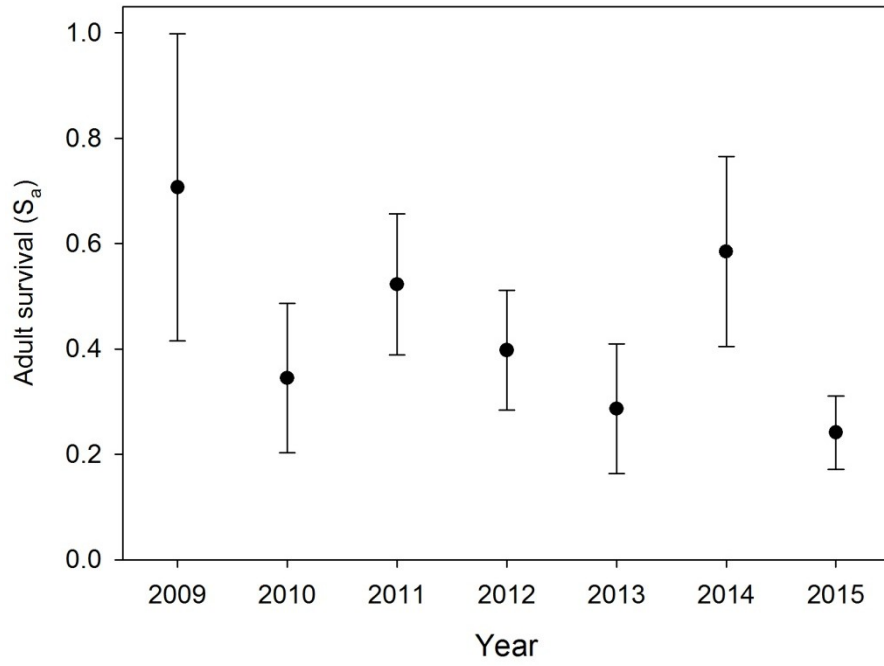


圖 2-8、2009–2015 年各年度青背山雀成鳥之年存活率(mean ± SE)。

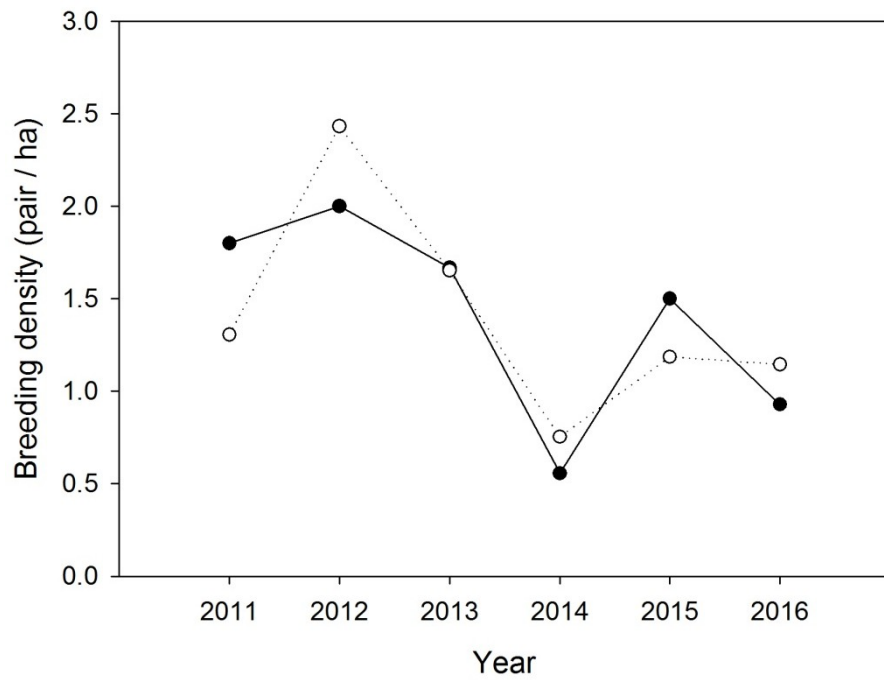


圖 2-9、2011–2016 年各年度青背山雀之實際繁殖密度與模擬繁殖密度。

第三章 討論

第一節 鳥類繁殖的起始

研究結果顯示，2016 年青背山雀與棕面鶯的繁殖時間為歷年最晚。在各年間，二鳥種開始產卵時間與三月份的月均溫顯著相關，與春季降雨無關；鳥類繁殖物候與早春溫度的關係常見於高緯度的溫帶物種(Dunn 2004, Dunn and Winkler 2010, Schaper et al. 2011)，其生存環境的溫度季節性變化明顯。然而，青背山雀及棕面鶯產卵日與溫度關係之斜率(青背山雀： -9.94 ± 1.22 ；棕面鶯： -6.15 ± 2.15)比多數已發表的溫帶物種更為傾斜(Table 1 in Dunn 2004, Table 10.1 in Dunn and Winkler 2010)，推測在低緯度的地區，光週期及溫度變化相對不劇烈，鳥類對於環境的光及非光(溫度、食物資源)等資訊會更加敏感，因而環境的些微變化就會造成產卵時間的位移(Hau et al. 1998, 2008)。

鳥類在繁殖時間上的可塑性(plasticity)通常有兩個解釋，其一為產卵前環境狀況的限制(Stevenson and Bryant 2000)，另一個是鳥類對食物資源年間變化的適應，以獲得較高的適存值(Perrins and McCleery 1989)。二者皆可能是導致 2016 年青背山雀與棕面鶯較晚繁殖的原因。前者的影響在 2016 年 3 月 27 日寒流降雪最為明顯，在當日清晨的巡巢，紀錄一筆青背山雀雌鳥在空巢箱內夜棲(圖 3-1)，而在其他巢箱內也發現多筆新鮮鳥排遺紀錄，為鳥類前一晚在巢箱內夜棲的證據。由於小型鳥類在洞穴內夜棲為低溫環境下，減少輻射熱能散失的適應(Pitt 1976, Perrins 1979)。是以，推測 2016 年 3 月下旬的寒流降雪將直接影響在雌鳥自身維持所需的能量，以及產卵所需的營養累積，並延後繁殖產卵時間。另一方面，2016 年 3 月均溫是 2009–2016 年以來的最低紀錄，鳥類可能透過環境上的低溫，預期本年度昆蟲資源高峰可能的延遲，因而延遲開始繁殖時間，俾使雛鳥最需要食物的時期能與食物高峰重疊，而有最佳的存活率(Perrins and McCleery 1989)。

棕面鶯產卵時間與早春 3 月均溫的線性關係，其顯著性不及青背山雀(蕭明堂，2015)，然而在納入本年度的資料點後，其相關性亦達統計的顯著水準。棕面鶯產卵時間與溫度相關性較差的可能原因有二，其一為棕面鶯的繁殖略晚於青背山雀，早春溫度和(或)食物限制對其影響相對較小。不同物種對環境的反應速度與他們的生殖腺發育相關，而生殖腺發育則受光週期調控(Dawson 2008)。即

便同一地區受光照量相同，不同物種生殖腺發育所需的日照量閾值不同，且生殖腺發育的速率亦不同，因而影響牠們對環境因子的反應(Dawson 2008)。另一個解釋為二鳥種的食性不同所致。青背山雀的食性中，毛蟲與蠕蟲占 70-90%(莊美真，2006)；相對的，棕面鶯的食性廣泛，以膜翅目(25.8%)、直翅目(24.4%)及雙翅目(13.8%)昆蟲為食(洪孝宇，2009)。是以，不同物種對早春溫度的反應不同，可能為牠們欲調整產卵日使之與昆蟲豐度同步上，所標的的昆蟲類群不同，並且食性廣泛的物種，如棕面鶯，亦較不易受到牠們獵物豐度在時間軸上的位移所影響(Winkler et al. 2002, Dunn 2004)。

在熱帶及亞熱帶的地區，季節性降雨透過調控食物的過程(food-mediated process)，進而影響鳥類繁殖的起始時間與生產力(Wikelski et al. 2000, Boulton et al. 2011, Styrsky and Brawn 2011)，即便是在亞熱帶高山地區的物種亦是如此(Auer et al. 2007)。Chang et al. (2013)指出臺灣全島的植物生長時間、生長季長度及淨初級生產力均受春季 2-3 月降水量所影響。然而在本研究中早春降水量多寡與鳥類的繁殖起始時間、產卵季長度無關，可能的原因為研究地區屬重濕的氣候(萬怡，2009)，於 2010-2016 年的春季降雨均遠高於 40 mm。當春季降雨在此閾值下，可觀察植物物候明顯的延遲(Chang et al. 2013)。是以，推測在重濕氣候的觀霧地區，早春降雨對其生物過程(biological process)的限制不明顯，相對的在降雨低於 40mm 的臺灣中南部地區(Chang et al. 2013)，降雨對鳥類繁殖的影響力可能增高。



圖3-1、2016年3月降雪時在巢箱夜棲的青背山雀雌鳥及新鮮鳥排遺。

第二節 繁殖鳥巢存活率

吾人以 MARK 軟體估算青背山雀與棕面鶯的鳥巢繁殖成功，結果顯示二鳥種的鳥巢逐日存活率並非與日降雨量呈線性或非線性關係，但受大雨事件的影響，在大雨的日子，鳥巢存活率明顯下降，與過往的分析結果一致(蕭明堂，2014–2015)。雖然對洞穴巢鳥類而言，巢洞可以某一程度地減輕環境的影響，但極端大雨的天氣，仍可能使巢洞淹水或巢材潮濕，使得繁殖失敗(Radford and Du Plessis 2003)。並且，在惡劣的天氣，雛鳥需要耗費更多能量在保暖上(Tinbergen and Dietz 1994)，而親鳥則需要更多的孵卵或孵雛(Radford et al. 2001)，因而減少覓食的時間。又，惡劣天氣下昆蟲的活動力差，鳥類的覓食更加困難，因而使得親鳥餵食頻率降低(Avery and Krebs 1984, McCarty and Winkler 1999)，並可能進一步的造成較差的雛鳥發育及繁殖失敗(Siikamäki 1996, McCarty and Winkler 1999, Skagen and Adams 2012)。臺灣長期的氣候資料顯示，過去 50 年的極端降雨事件增加，而過去 20 年侵臺颱風數量也有增加的趨勢(Hsu et al. 2011)；在持續暖化的環境，臺灣夏季的平均降雨量預期將增加，大雨事件也將更加的劇烈且頻繁(Liu et al. 2009, Hsu et al. 2011)，是以，強降雨對於研究鳥種的影響值得後續關注。

除了大雨事件外，低溫對觀霧地區以巢箱繁殖鳥巢之存活率亦具負面影響(蕭明堂，2014；Shiao et al. 2015)。由於在模式中”繁殖嘗試”與”日均溫”因子高度相關，因而在考量”繁殖嘗試”因子後，”日均溫”因子不再顯著。青背山雀鳥巢存活率分析結果顯示，第一波繁殖巢的存活率低於第二波繁殖巢，其原因可能為初春溫度不穩定，並伴隨梅雨季的到來，在低溫、連綿降雨下，雌鳥離巢過久易造成卵或雛鳥失溫死亡。

捕食者的捕食為另一個導致鳥巢繁殖失敗的重要原因，本年度在賞鳥步道樣區(Site B)記錄到 3 巢刺鼠的巢及 1 巢條紋松鼠的繁殖巢，兩種哺乳動物均是鳥巢的潛在天敵，而該區 4 個棕面鶯鳥巢在後續全被捕食而繁殖失敗，二者間有無關聯，以及該樣區所設置的巢箱有無造成生態陷阱(ecological trap)效應，後續應予以留意。然而，在目前的 MARK 軟體上，捕食效應多是以納入”年”效應的方式來考量。因而未能單獨檢視捕食強度於年間之變化，以及其對鳥巢存活的影响

程度，此部分尚待未來尋求更合適的分析方法或軟體來克服。

鳥巢存活率隨日齡變化的趨勢，在不同年間呈現出不同的結果(蕭明堂，2013–2015)，原因為在納入更多資料後，新增的資料可能會稀釋或增強原本的趨勢，進而影響模式選擇的結果。在2014年青背山雀的鳥巢存活率模式顯示，日齡三次方為鳥巢存活率模式的顯著因子，鳥巢的逐日存活率自產卵期逐漸攀升，而後在孵卵期平穩維持，於孵卵後期至育雛早期又再度下降，而後再次升高(蕭明堂，2014)。然而因2015–2016年繁殖失敗巢數少，納入此二年的繁殖資料後，鳥巢存活率隨日變化的趨勢不再顯著；相對的，在棕面鶯的存活率模式裡，納入2016年的繁殖資料後，日齡二次方為顯著影響鳥巢存活率的因子，鳥巢存活率在產卵期較低，而後於孵卵期逐漸增加，於雛鳥孵出後隨著日齡增加而再次降低。各繁殖階段的存活率變化則與成鳥忍受干擾的敏感性、護巢強度、進出巢頻率、雛鳥乞食訊息的強弱，以及雛鳥自身保暖的能力等因子相關(蕭明堂，2013)。

最後，研究結果顯示探巢效應為顯著影響鳥巢存活率的因子，與前人的研究一致(Rotella et al. 2000, Rotella et al. 2004, Newlon and Saab 2011)。巡巢可能提供捕食者鎖定鳥巢的資訊，並且減少親鳥回巢，甚至造成親鳥的棄巢(Newlon and Saab 2011)，因此，建議盡可能在鳥巢存活率的模式中考量觀察者效應，以估算出更正確的鳥巢存活率(Rotella et al. 2000, Newlon and Saab 2011)。相反的，架設錄影器材則為有效的工具，減少巡巢的干擾，並進一步地讓鳥巢命運的判定更為準確(Coates et al 2008, Ball and Bayne 2012)。

第三節 成鳥年存活率與族群成長

以 2009–2015 年青背山雀成鳥繫放紀錄推估，成鳥年間存活率為 0.43 ± 0.06 SE (蕭明堂，2015)，然而在納入 2016 年的資料後，青背山雀成鳥年間存活率下修為 0.37 ± 0.05 SE，主要原因是 2015 年繫放個體於 2016 年再現率不高所致。雖然此數值低於少數國內研究中，已知的小型雀型目成鳥存活率，如酒紅朱雀 (0.67 , 孫元勳，2012)，然而其和北美次多種次級洞巢鳥的平均值 0.44 ± 0.022 相近。Martin and Li (1992) 比較多種開放巢、初級洞巢鳥及次級洞巢鳥的生活史特徵，並認為次級洞巢鳥的存活率為三者中最低，推測原因為次級洞巢鳥的窩卵數相對較大、繁殖成功率高，因而在較高的繁殖努力量與成鳥存活率間產生取捨。於雪山地區繫放估算的次級洞巢鳥栗背林鴿成鳥存活率 (0.41) 則與本研究相近 (孫元勳，2012)。是以，推測本研究以利用巢箱繁殖的個體所估算的成鳥存活率應有一定的準確性。

由青背山雀各項族群成長參數的估算上得知，”鳥巢存活率”、”成鳥年存活率”以及”第二波繁殖比例”為影響族群成長率 λ 的重要因子，在鳥巢存活率偏低 (2013 年)、成鳥年存活率低 (2013 年和 2015 年)，以及第二波繁殖比例較低 (2010 年和 2012 年) 的情境下，族群成長率 λ 均小於 1。相反地，在鳥巢存活率高、成鳥年存活率高，且第二波繁殖比例亦高的情境下 (2014 年)，族群成長率 λ 為歷年最高。因此，2014 年鳥巢繁殖密度的驟減，可能為 2013 年繁殖成功率低，以及成鳥年存活率偏低所致；2015 年繁殖族群的回升，則可能與 2014 年繁殖成功率高，且出現較高的第二巢，甚至第三巢等多巢繁殖所致 (蕭明堂，2014)。而在 2015 年，儘管鳥巢繁殖成功率、第二波繁殖比例均不低，然而成鳥年存活率卻為歷年來最低，因而族群成長率低 ($\lambda = 0.76$)，並使得 2016 年青背山雀的繁殖密度再次降低 (圖 2-9)。目前藉由各項參數估算出的隔年”預測繁殖密度”與”實際繁殖密度”，二者間具顯著的相關性 (adjusted RSquare = 0.57)，這樣的估算有助於釐清族群上升或下降的原因，以及未來族群走向。後續若能持續執行繁殖物候監測，累積並修正各項參數，將可提供更精準地參數估算與模式建立。

前述所指出影響族群成長率的三個重要因子中，”鳥巢存活率”在本研究已分析檢視，顯示大雨、季節上的差異 (溫度) 及年間波動 (食物及捕食者效應等)，為

影響鳥巢存活率的重要因子。另一方面，”成鳥年存活率”可能受非繁殖季的氣候所影響。雖然目前尚無足夠資料確認其影響程度，然而由零星的資料推測，成鳥年存活率可能受夏、秋季的颱風所帶來的強風豪雨，以及冬季寒流的低溫降雪所影響，例如：在 2012 年 8 月蘇利颱風過後，發現當年度曾繁殖兩巢的青背山雀雌鳥在樣區內死亡，並且處在換羽的狀態；2013 年成鳥年存活率偏低，該年 7 月 13 日蘇力颱風於觀霧地區所帶來的降雨量為歷年之最(單日累積雨量 600.5 mm)；2015 年成鳥年存活率為歷年最低，推測與 2016 年 1 月下旬寒流降雪，造成連續 3 天積雪覆蓋，強風、濕冷低溫與覓食不易等惡劣環境有關。吾人觀察一對穩定出現在管理站周圍長達近 4 年的青背山雀雄、雌鳥，於 2015 年 9 月後的非繁殖季至 2016 年 1 月中旬持續有多次紀錄，然而在大雪後則不再出現。然而，此部分尚須累積長期的成鳥繫放資料，輔以氣象資料分析方可能釐清。

最後，對於”第二巢比例”這項參數，目前未有較佳的估算。在 2010–2016 年的研究期間，第一波繁殖成功離巢後，再進行第二波繁殖的紀錄，只出現於 2011、2014、2015 及 2016 年，在其餘年所有繁殖對在成功繁殖後，都不再產下第二巢，相反的在 2014 年則出現一對繁殖親鳥在成功產下第二巢後，甚至再繁殖第三巢的紀錄。然而，目前我們對於為何有些年間有第二巢、甚至第三巢的繁殖，有些年間則一巢都沒有的原因並不清楚，單純檢視產卵季的長度可能並不足以完全反應牠們繁殖第二巢或第三巢比例之變化。對於兼性多巢的鳥種(facultative multiple breeders)，如青背山雀與棕面鶯，每年繁殖巢數為影響年生產力的關鍵因素。於歐洲藍山雀(*P. caeruleus*)及大山雀(*P. major*)的研究發現，在早春溫度較溫暖的年，毛蟲發育提早且食物高峰縮短，使得鳥類繁殖的第二巢與食物高峰錯位程度增加，第二巢幼鳥存活率降低，因而使得親鳥繁殖第二巢的價值減低，進而族群中繁殖第二巢的比例下降，年生產力亦呈現下降的趨勢(Visser et al. 2003, Husby et al. 2009)。然而，於 2015 年度的資料顯示(蕭明堂，2015)，該年為早春較溫暖的一年，繁殖鳥類較早開始繁殖，並有部分個進行第二巢繁殖，而鳥類的第二波繁殖期與卡氏楮上毛蟲生物量、春夏季成蟲生物量高峰重疊，所繁殖的雛鳥體重、存活率均有較佳的表現，並不符合第二巢假說的預期(second brood hypothesis, Visser et al. 2003)。我們並不知道在第二巢比例較多和較少的年間，昆蟲豐度在時間軸上的變化趨勢是否相同。是以，未來進一步處理的議題將朝向檢

雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖監測暨生態資源調查 II

視年間食物資源豐寡與鳥類參與第二巢繁殖比例之關聯，以及氣候因子是否/如何影響年間的食物豐寡等方向。

第四章 結論與建議

第一節 結論

青背山雀與棕面鶯為觀霧地區 2009 至 2016 年主要利用巢箱的物種，二物種為臺灣中、低海拔普遍的次級洞巢鳥種，並且為森林初、次級消費者，適合做為鳥類物候研究之監測指標。於 2010 至 2016 年監測資料發現，青背山雀與棕面鶯於各年繁殖起始時間受早春溫度的影響而波動，2016 年 3 月均溫為歷年最低，以及 3 月下旬的寒流降雪，是導致本年度青背山雀與棕面鶯產卵時間為歷年最晚的原因。二鳥種產卵時間與春季降雨無關，其可能與觀霧地區屬於重濕的氣候區有關。然而二鳥種對於早春溫度反應在程度上的不同，則可能與二鳥種受光週期所促發的生殖腺發育速度不同，或者二鳥種食性上的差異相關。

在鳥巢繁殖存活率的部分，以 MARK 軟體分析 2009–2016 年青背山雀與棕面鶯鳥巢逐日存活率發現，在大雨的天氣，二鳥種存活率明顯較低。由於臺灣山區多數鳥類的繁殖季與春季梅雨、夏季西南季風、颱風等季節性降雨重疊，從長期氣候資料來看，大雨事件發生頻率以及侵臺颱風數均有逐漸增加的趨勢，而未來在持續暖化的環境，預期極端降雨事件亦將更劇烈且頻繁，其對於青背山雀及棕面鶯等小型鳥類族群之影響，值得持續關注。

藉由族群參數模擬結果可知，影響族群成長率 λ 的主要因子為鳥巢存活率、成鳥年存活率，以及第二巢繁殖比例。其中，成鳥年存活率可能受夏秋季颱風所帶來的強風豪雨，以及冬季寒流的低溫降雪所影響。推測 2016 年 1 月下旬的強烈寒流降雪，為造成 2015 年成鳥年存活率為歷年最低的原因，並進一步導致族群成長率低，以及 2016 年青背山雀的繁殖密度下降。另一方面，繁殖第二巢的比例決定當年的族群生產力，當繁殖比例偏低時，生產力較低，將不足以維持族群的耗損。然而，不同年間第二巢繁殖比例的變動是否與年間食物資源豐寡相關，此部分則尚須輔以年間昆蟲資源的調查方能確認。

總結來說，觀霧鳥巢箱監測工作的執行，為國家公園在地監測的落實，除可獲得繁殖物候參數等科學資訊，提供氣候變遷的相關議題的探討外，另一方面，研究過程所獲得的鳥類繁殖及相關物種生態影像，亦提供環境教育的使用。

第二節 建議

建議一：立即可行建議

主辦機關：雪霸國家公園管理處

本年度監測觀霧地區鳥類利用巢箱的繁殖，相關調查成果可轉化為科普文章提供解說教育使用，如電子報或網頁等形式，增加民眾對於觀霧地區豐富多樣的生態資源。

建議二：立即可行建議

主辦機關：雪霸國家公園管理處

鳥巢箱為監測鳥類繁殖的有效工具，透過對分布廣泛且能敏感反映年間氣候變化的森林小型鳥類持續進行監測，並輔以氣象資料的紀錄，可做為觀霧地區物候變化的監測指標。目前八年的監測結果已發現鳥類繁殖與早春氣溫兩者相互關連，對於鳥類繁殖動態與氣象因子於年間的變化趨勢，以及極端降雨事件對繁殖鳥類的影響，建議未來仍須持續監測，以累積足夠長期資料，提供更精準的族群參數估算與模式建立。

附錄一、觀霧地區利用巢箱鳥類及其他物種影像

一、青背山雀



圖 1、繁殖前的探巢



圖 2、築巢(未完成巢)-巢材由周邊開始堆積，預留產卵位置



圖 3、築巢(已完成巢)-鋪滿的苔蘚上有獸毛及棉絮



圖 4、產卵期-卵未產完前，以巢材覆蓋



圖 5、孵卵期-12 至 13 天，巢杯鋪棉絮、獸毛



圖 6、育雛期-日齡 1



圖 7、育雛期-日齡 2



圖 8、育雛期-日齡 7，眼睛已有裂縫



圖 9、育雛期-日齡 9，眼睛已開



圖 10、育雛期-日齡 14



圖 11、育雛期-日齡 16



圖 12、育雛期-日齡 17(通常日齡 19-21 離巢)

二、煤山雀



圖 13、築巢(未完成巢)-苔蘚巢材，後方預留巢杯未鋪滿



圖 14、築巢(已完成巢)-巢杯以棉絮、獸毛為內襯，產卵期時會用棉絮蓋住卵



圖 15、卵呈白底紅斑，與青背山雀相似，孵卵期約 15-16 天，卵數 5 枚



圖 16、育雛期-日齡 4



圖 17、育雛期-日齡 10



圖 18、育雛期-日齡 13(雛鳥日齡 19-21 離巢)

三、黃山雀



圖 19、築巢前的探巢



圖 20、築巢(未完成巢)-由周圍開始堆疊苔蘚



圖 21、築巢(已完成巢)-已鋪滿底的苔蘚巢材上會再鋪上大量獸毛



圖 22、孵卵期-約 16-18 天，卵為白底紅斑，卵數 4 枚



圖 23、育雛期-日齡 1



圖 24、育雛期-日齡 2



圖 25、育雛期-日齡 5



圖 26、育雛期-日齡 7



圖 27、育雛期-日齡 9



圖 28、育雛期-日齡 12



圖 29、育雛期-日齡 17(雛鳥日齡 24-25 離巢)



圖 30、育雛期啣食物回巢的親鳥

四、棕面鶯



圖 31、築巢前的探巢



圖 32、築巢(未完成巢)-由角落開始堆疊箭竹葉或枯葉巢材



圖 33、築巢(已完成巢)-箭竹葉織成碗狀，以細草或獸毛編織巢杯，部分個體會在山雀科使用過的苔蘚巢材上築巢



圖 34、產卵期-2 枚卵，巢杯中央用較細的草、塑膠繩或土馬鬃的孢蒴編織



圖 35、孵卵期-約 17 天，卵數 4-5 枚



圖 36、卵-淡紅色底鑲嵌紅色色斑，集中在鈍端



圖 37、育雛期-雛鳥孵出當日(日齡 0)



圖 38、育雛期-日齡 2



圖 39、育雛期-日齡 5，嘴型比山雀科來得尖



圖 40、育雛期-日齡 9，眼睛已有裂縫



圖 41、育雛期-日齡 10



圖 42、育雛期-日齡 12(雛鳥日齡 16-17 離巢)

五、鳥巢捕食者及捕食後殘骸



圖 43、條紋松鼠捕食青背山雀 18 日齡雛鳥



圖 44、黑眉錦蛇捕食黃山雀 13 日齡雛鳥



圖 45、棕面鶯巢遭捕食後，巢箱蓋上發現雛鳥殘翅與哺乳動物排遺



圖 46、棕面鶯巢遭捕食後，巢箱蓋上發現雛鳥的腳



圖 47、棕面鶯巢遭捕食後，巢箱蓋上發現卵殼



圖 48、2016 年被捕食棕面鶯巢，殘留腳環

六、條紋松鼠繁殖



圖 49、條紋松鼠的巢材堆滿巢箱



圖 50、一隻條紋松鼠躲在巢箱



圖 51、躲在巢箱內的條紋松鼠成鼠



圖 52、於巢箱內繁殖的二隻條紋松鼠幼鼠



圖 53、2016 年在巢箱內繁殖三隻條紋松鼠幼鼠



圖 54、2016 年在巢箱內繁殖三隻條紋松鼠幼鼠

七、其他哺乳動物出現紀錄



圖 55、刺鼠堆疊巢材外觀(2016 年紀錄)



圖 56、刺鼠躲藏在多層堆疊的長葉木薑子下(2016 年紀錄)



圖 57、至少 4 隻刺鼠於巢箱內(2016 年紀錄)



圖 58、巢箱內的高山白腹鼠(2011 年紀錄)



圖 59、於巢箱棲息的臺灣管鼻蝠(2012 年紀錄)



圖 60、於巢箱棲息的臺灣管鼻蝠(2012 年紀錄)

八、胡蜂及東方蜜蜂築巢



圖 61、2012 年大量東方蜜蜂出現於巢箱中



圖 62、2012 年東方蜜蜂築成的巢，蜜蜂已消失



圖 63、2014 年出現的東方蜜蜂巢具多層巢脾



圖 64、2014 年出現的東方蜜蜂巢具多層巢脾



圖 65、築巢中的黃跗虎頭蜂(2015 年紀錄)



圖 66、掉落的胡蜂巢，已形成第一層巢脾具若干蜂室與外殼(2015 年紀錄)

九、黃色熊蜂築巢



圖 67、熊蜂利用山雀科使用過的苔蘚巢材



圖 68、苔蘚下出現蜜杯，為熊蜂創設蜂后初期構築蜂巢的證據



圖 69、出現多隻工蜂出入巢門口，為熊蜂構築蜂巢進入真社會性結構的證據



圖 70、棕面鶯箭竹葉材下出現蜜杯

十、莫氏樹蛙出現紀錄



圖 71、兩隻艾氏樹蛙出現在巢箱(2011 年紀錄)

參考書目

- 王穎。2009。雪霸國家公園觀霧地區鳥類資源調查暨鳥巢箱設置。雪霸國家公園管理處。
- 李培芬。2009。國家公園生物多樣性地理資訊系統資料庫建置與調查計畫。內政部營建署。
- 邱祈榮、陳子英、劉和義、王震哲、葉慶龍、謝長富。2009。臺灣現生天然植群圖集。行政院農業委員會林務局。
- 林博雄。2010。觀霧地區雲霧環境之監測與模式建立。雪霸國家公園管理處。
- 林惠珊、黃永坤、黃光瀛、羅宏仁、孫元勳。2011。雪山地區鳥類海拔分布變化。第九屆海峽兩岸鳥類學術研討會。臺北。
- 姚正得。2009a。奧萬大地區利用巢箱生殖之棕面鶯繁殖生物學。2009 動物行為暨生態研討會。臺中。
- 姚正得。2009b。奧萬大國家森林遊樂區繁殖鳥類之長期監測與天敵類型調查(2/3)。行政院農業委員會林務局南投林區管理處。
- 姚正得。2009c。臺灣中部奧萬大國家森林遊樂區次級洞巢型鳥類之生殖習性與監測。第八屆海峽兩岸鳥類學術研討會。中國哈爾濱。
- 姚正得。2010a。奧萬大國家森林遊樂區利用鳥巢箱鳥類之生殖習性調查及監測。2010 年動物行為、生態暨生物教育研討會。彰化。
- 姚正得。2010b。奧萬大國家森林遊樂區繁殖鳥類之長期監測與天敵類型調查(3/3)。行政院農業委員會林務局南投林區管理處。
- 洪孝宇。2009。奧萬大地區利用巢箱生殖之棕面鶯育雛期食性及育雛行為分析。2009 動物行為暨生態研討會。臺中。
- 孫元勳。2010。雪山地區高山生態系整合研究—鳥類群聚與生態研究。雪霸國家公園管理處。
- 孫元勳。2012。雪山地區高山生態系整合研究—鳥類群聚與生態研究。雪霸國家公園管理處。
- 莊美真。2006。關原地區青背山雀(*Parus monticolus*)雛鳥乞食行為之探討。臺灣師範大學碩士論文。
- 黃正龍。1996。太魯閣國家公園關原地區利用巢箱鳥類生殖生物學。國立臺灣師

雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖監測暨生態資源調查 II

範大學碩士論文。

萬怡。2009。臺灣氣候分類與山地氣候之研究。臺灣師範大學碩士論文。

歐辰雄。1997。觀霧地區植群生態調查及植栽應用之研究。雪霸國家公園管理處。

蕭明堂。2006。關原地區青背山雀(*Parus monticolus*)親鳥育雛食物分配之探討。
臺灣師範大學碩士論文。

蕭明堂。2010。雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖生態監測。雪霸國家公園管理處。

蕭明堂。2011。雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖生態監測 II。雪霸國家公園管理處。

蕭明堂。2012。雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖生態監測 III。雪霸國家公園管理處。

蕭明堂。2013。雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖生態監測 IV。雪霸國家公園管理處。

蕭明堂。2014。雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖生態監測 V。雪霸國家公園管理處。

蕭明堂。2015。雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖監測暨生態資源調查。雪霸國家公園管理處。

蕭明堂、莊美真、王穎。2008。太魯閣國家公園關原地區三種利用巢箱鳥類之繁殖特徵。特有生物研究 10:7-18。

ARNOLD, T. W. 2010. Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *Journal of Wildlife Management* 74:1175-1178.

AUER, S. K., R. D. BASSAR, J. J. FONTAINE, AND T. E. MARTIN. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *Condor* 109:321-333.

AVERY, M. I., AND J. R. KREBS. 1984. Temperature and foraging success of Great Tits *Parus major* hunting for spiders. *Ibis* 126:33-38.

BALL, J. R., AND E. M. BAYNE. 2012. Using video monitoring to assess the accuracy of nest fate and nest productivity estimates by field observation. *Auk* 129:438-448.

BLONDEL, J. 1985. Breeding strategies of the Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in

- mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. *Journal of Animal Ecology* 54:531–556.
- BOTH, C., S. BOUWHUIS, C. M. LESSELLS, AND M. E. VISSER. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441:81–83.
- BOULTON, R. L., B. BAISER, M. J. DAVIS, T. VIRZI, AND J. L. LOCKWOOD. 2011. Variation in laying date and clutch size: the everglades environment and the endangered Cape Sable Seaside Sparrow (*Ammodramus maritimus mirabilis*). *The Auk* 128:374–381.
- BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, NY.
- CHANG, C.-T., H.-C. WANG, AND C.-Y. HUANG. 2013. Impacts of vegetation onset time on the net primary productivity in a mountainous island in Pacific Asia. *Environmental Research Letters* 8:045030–045040.
- COATES, P. S., J. W. CONNELLY, AND D. J. DELEHANTY. 2008. Predators of Greater Sage-Grouse nests identified by video monitoring. *Journal of Field Ornithology* 79:421–428.
- CRICK, H. Q. P., C. DUDLEY, D. E. GLUE, AND D. L. THOMSON. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388:526.
- DINSMORE, S. J., G. C. WHITE, AND F. KNOPF. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83:3476–3488.
- DAWSON, A. 2008. Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 1497:1621–1633.
- DUNN, P. O. 2004. Breeding dates and reproductive performance. Pages 67–85. *in* A. P. Møller, W. Fielder, and P. Berthold, editors. *Birds and Climate Change*. Elsevier, San Diego, CA, USA.
- DUNN, P. O., AND D. W. WINKLER. 2010. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success. Pages 113–128 *in* A. P. Møller, W. Fielder, and P.

- Berthold, editors. Effects of climate change on birds. Oxford University Press, Oxford, UK.
- FLASHPOHLER, D. J., S. A. TEMPLE, AND R. N. ROSENFELD. 2001. Effects of forest edges on ovenbird demography a managed forest landscape. *Conservation Biology* 15:173–183.
- HAU, M., M. WIKELSKI, AND J. C. WINGFIELD. 1998. A neotropical forest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265:89–95.
- HAU, M., N. PERFITO, AND I. T. MOORE. 2008. Timing of breeding in tropical birds: mechanism and evolutionary implications. *Ornitologia Neotropical* 19: 39–59.
- HSU, H.-H., C. CHOU, Y.-C WU, M.-M. LU, C.-T. CHEN, AND Y.-M. CHEN. 2011. *Climate Change in Taiwan: Scientific Report 2011*. National Science Council, Taiwan.
- HUSBY, A., L. E. B. KRUK, AND M. E. VISSER. 2009. Decline in the frequency and benefits of multiple brooding in Great Tits as a consequence of a changing environment. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 276:1845–1854.
- LIU, S.-C., C. FU, C.-J. SHIU, J.-P. CHEN, AND F. WU. 2009. Temperature dependence of global precipitation extremes. *Geophysical Research Letters* 36:L17702.
- MARTIN, T. E., AND P. LI. 1992. Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73:579–592.
- MCCARTY, J. P., AND D. W. WINKLER. 1999. Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 141:286–296.
- NEWLON, K. R., AND V. A. SAAB. 2011. Nest-site selection and nest survival of Lewis's Woodpecker in aspen riparian woodlands. *Condor* 113:183–193.
- PERRINS, C. M. 1979. *British Tits*. William Collins Sons & Co, London.
- PERRINS, C. M., AND R. H. MCCLEERY. 1989. Laying dates and clutch size in the great tit. *Wilson Bulletin* 101:236–253.

- PITTS, T. D. 1976. Fall and winter roosting habits of Carolina Chickadees. *Wilson Bulletin* 88:603-610.
- RADFORD, A. N., AND M. A. DU PLESSIS. 2003. The importance of rainfall to a cavity-nesting species. *Ibis* 145:692–694.
- RADFORD, A. N., R. H. MCCLEERY, R. J. W. WOODBURN, AND M. D. MORECROFT. 2001. Activity of parent Great Tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study* 48:214–220.
- RICKLEFS, R. E. 1973. Fecundity, mortality and avian demography. Page 366–434 in D. S. Faron, editor. *Breeding biology of birds*. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- ROTELLA, J. J., M. L. TAPER, AND A. J. HANSEN. 2000. Correcting nest-success estimates for observer effects: maximum likelihood estimates of daily survival rates with reduced bias. *Auk* 117:92–109.
- ROTELLA, J. J., S. J. DINSMORE AND T. L. SHAFFER. 2004. Modeling nest-survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:187–205.
- SCHAPER, S. V., A. DAWSON, P. J. SHARP, P. GIENAPP, S. P. CARO, AND M. E. VISSER. 2012. Increasing temperature, not mean temperature, is a cue for avian timing of reproduction. *American Naturalist* 179: E55–E69.
- SHIAO, M.-T., M.-C. CHUANG, H.-W. YUAN, AND Y. WANG. Effects of weather variation on the timing and success of breeding in two cavity-nesting species in a subtropical montane forest in Taiwan. *Auk* 132:671–684.
- SIKKAMÄKI, P. 1996. Nestling growth and mortality of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in relation to weather and breeding effort. *Ibis* 138:471–478.
- SKAGEN, S. K., AND A. A. Y. ADAMS. 2012. Weather effects on avian breeding performance and implications of climate change. *Ecological Applications* 22:1131–1145.
- STEVENSON, I. R., AND D. M. BRYANT. 2000. Avian phenology: climate change and constraints on breeding. *Nature* 406:366–367.

- STYRSKY, J. N., AND J. D. BRAUN. 2011. Annual fecundity of a neotropical bird during years of high and low rainfall. *The Condor* 113:194–199.
- TINBERGEN, J. M., AND M. W. DIETZ. 1994. Parental energy expenditure during brood rearing in the Great Tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Functional Ecology* 8:563–572.
- VAN NOORDWIJK, A. J., R. H. MCCLEERY AND C. M. PERRINS. 1995. Selection for the timing of Great Tit (*Parus major*) breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology* 64:451–458.
- VISSER, M. E., F. ADRIAENSEN, J. H. VAN BALEN, J. BLONDEL, A. A. DHONDT, S. VAN DONGEN, C. DU FEU, E. V. IVANKINA, A. B. KERIMOV, J. DE LAET, E. MATTHYSEN, R. MCCLEERY, M. ORELL, AND D. L. THOMSON. 2003. Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270:367–372.
- WHITE, G. C., AND K. P. BURNHAM. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-138.
- WIKELSKI, M., M. HAU, AND J. C. WINGFIELD. 2000. Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. *Ecology* 81:2458–2472.
- WINKLER, D. W., P. O. DUNN, AND C. E. MCCULLOCH. 2002. Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:13595–13599.