

1006 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

自行研究報告(101年度)

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自行研究報告

中華民國 101 年 12 月

101301020500G0003

# 雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱 鳥類繁殖生態監測 III

研究人員：蕭明堂

執行人員：蕭明堂、姚牧君、陳柏因  
莊美真、

雪霸國家公園管理處自行研究報告

中華民國 101 年 12 月

## 致謝

2012 年末再度完成今年的觀霧巢箱監測報告，觀霧的鳥巢箱研究從王穎教授團隊接手後，已經歷三個年頭，並初步累積一些的成果，揭開了山林間這些鳥兒的秘密生活。然而，能有這些成果，並非自己獨力完成，仰賴於雪霸處長官林處長青、陳前處長茂春、鍾副處長銘山、鄭秘書瑞昌、楊前秘書金臻等的大力支持，鼓勵同仁自行研究，讓我在公餘之外能一窺山林間的小鳥，享受挖掘不完的驚奇；同時也感謝保育課于課長淑芬在這整個研究期間持續的鼓勵，感謝課內同仁潘技士振彰、宋解說員宜玲、傅技士國銘在工作上的協助，也謝謝觀霧管理站陳主任振達、彭解說員文禮等同仁及警察小隊同仁們於現場食宿的照顧與關心，在此一併致謝。

## 目次

表次	II
圖次	III
摘要	IV
Abstract	VI
第一章 緒論	1
第一節 研究緣起與背景	1
第二節 研究方法	3
第二章 研究結果	7
第一節 2009–2012 年鳥類繁殖參數及時間分布	7
第二節 2009–2012 年鳥類繁殖與氣溫關連	13
第三節 鳥巢繁殖成敗	18
第四節 不同林相之巢箱被利用率	22
第五節 2009–2012 年繁殖個體繫放	25
第三章 討論	29
第一節 2009–2012 年鳥類繁殖與氣溫之關連	29
第二節 不同林相及共域鳥種對繁殖之影響	29
第三節 繁殖鳥巢潛在捕食者	30
第四節 存活率及棲地忠誠度	31
第四章 結論與建議	33
第一節 結論	33
第二節 建議	34
附錄一 觀霧地區利用巢箱鳥類及其他物種影像	35
參考書目	45

## 表次

表 2-1	2009-2012 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀繁殖參數及日期 . . . . .	9
表 2-2	2009-2012 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯繁殖參數及日期 . . . . .	12
表 2-3	2009-2012 年觀霧地區青背山雀第一波繁殖季平均產卵日與各時期氣溫之相關 . . . . .	15
表 2-4	2009-2012 年觀霧地區棕面鶯第一波繁殖季平均產卵日與各時期氣溫之相關 . . . . .	16
表 2-5	2009-2012 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯繁殖成功率 . . . . .	20
表 2-6	2009-2012 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀繁殖成功率 . . . . .	21
表 2-7	2009-2012 年觀霧地區觀霧地區青背山雀繁殖配對關係 . . . . .	26

## 圖次

- 圖 1-1 觀霧地區設置巢箱之(a)柳杉林樣區、(b)步道樣區及(c)天然林樣區現況。 . . . . . 3
- 圖 1-2 雪霸國家公園觀霧地區鳥巢箱樣區之地理位置 4
- 圖 2-1 2009-2012 年觀霧地區山雀科鳥類利用之苔蘚巢材於時間軸之分布 . . . . . 7
- 圖 2-2 (a)2009 年、(b)2010 年、(c)2011 及(d)2012 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布 . . . . . 8
- 圖 2-3 2009-2012 年觀霧地區棕面鶯利用之枯葉巢材於時間軸之分布 . . . . . 10
- 圖 2-4 (a)2009 年、(b)2010 年、(c)2011 及(d)2012 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布 . . . . . 11
- 圖 2-5 C0D550 測站於各年繁殖季前冬季至該年秋季期間各星期均溫 . . . . . 13
- 圖 2-6 (a)青背山雀及(b)棕面鶯於於第一波繁殖期平均產卵日對早春均溫之迴歸 . . . . . 17
- 圖 2-7 2009-2012 年觀霧地區巢箱被(a)山雀科及(b)棕面鶯利用情形 . . . . . 23
- 圖 2-8、2009-2012 年觀霧地區不同林相之山雀科鳥類與棕面鶯(a)有巢材鳥巢及(b)繁殖巢比例之相關 . . . . . 24
- 圖 2-9 2009-2012 年觀霧地區青背山雀及棕面鶯雛鳥於育雛期體重及跗趾長之變化 . . . . . 27

## 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、2011)於觀霧地區設置的巢箱，進行繁殖鳥類監測，以瞭解鳥類繁殖的年間變異與氣候因子之關連，釐清影響鳥類開始產卵(繁殖)最重要之時期；另外，本計畫利用自動監測設備記錄巢箱中的鳥類繁殖行為，並瞭解可能捕食鳥巢的天敵，所記錄影像亦可做為解說影音素材。

### 二、研究方法及過程

在鳥巢箱繁殖監測上，於繁殖季前每兩星期巡巢乙次，於4-7月繁殖季期間，則維持每星期至少乙次之巡巢頻率，巡巢時記錄鳥巢繁殖階段、雛鳥孵出及離巢時間、卵數及雛數等繁殖參數，推估雌鳥產卵日及雛鳥孵化日，並輔以彩色小型監視器架設與錄影，以 Mayfield 法計算鳥巢繁殖成功率。另外，針對利用巢箱繁殖的成鳥與離巢前雛鳥進行繫放工作。

### 三、重要發現

於2012年繁殖季共記錄19巢青背山雀(*Parus monticolus*)、2巢煤山雀(*P. ater*)、3巢黃山雀(*P. holsti*)及34巢棕面鶯(*Abroscopus albogularis*)利用巢箱繁殖。繁殖巢數較多的青背山雀與棕面鶯於2009至2012年間，雌鳥產卵時間與早春氣溫呈負相關，並以4月1日至5月20日期間氣溫對於青背山雀的產卵時間有最大的影響，4月11日至5月20日期間氣溫對棕面鶯的產卵時間有最大的影響，且二



鳥種對氣溫敏感程度也有所不同。由於二鳥種分布廣泛，並能敏感反映年間氣候變化，適合做為未來觀霧地區物候監測之指標。

另一方面，繁殖鳥巢的監測上，研究發現在不同林相下，山雀科鳥類與棕面鶯繁殖比例不同，以次生林、天然林高於人工林環境。在交界林的賞鳥步道，巢洞可能為鳥類繁殖之限制因子，二類群鳥類在巢箱利用比例上互為消長；而在人工林環境，除巢洞外尚有其他因子限制鳥類的繁殖。另外，透過針孔錄影紀錄，首次觀察黑眉錦蛇(*Elaphe taeniura friesi*)與條紋松鼠(*Tamias maritimus formosanus*)捕食雛鳥的紀錄。在繁殖個體的繫放上發現，青背山雀成鳥在不同年間呈現棲地的忠實性，成鳥存活率為 0.44，離巢雛鳥為 0.02。此外，本年度發現一巢青背山雀離婚的案例。

#### 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。目前四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 three *Cryptomeria* plantations, one trails and one natural forest at GuanWu, 2009–2012. From the beginning of April to the end of July, we checked nestboxes weekly and recorded the content of nestboxes and activities of birds. Nineteen Green-backed Tit (*Parus monticolus*) nests, two Coal Tit (*P. ater*) nests, three Yellow Tit (*P. holsti*) nests and thirty four Rufous-faced Warbler (*Abroscopus albogularis*) nests were recorded throughout the 2012 breeding season. Comparisons of breeding data with previous studies, we revealed that the timing of egg-laying of Green-backed Tits and Rufous-faced Warblers were related linearly to mean air temperature during 1 April to 20 May, and mean air temperature during 11 April to 20 May respectively.

We also found different percentage of Green-backed Tit nests and Rufous-faced Warbler nests on three types of forest. Both two species had higher percentage of breeding nests on edge forest and natural forest than on plantation. We suggested that cavity availability may be a limiting factor for bird breeding on edge forest, tits and warblers may compete for holes. On the other hand, factors other than cavity availability may limit bird breeding on plantation. In addition, from the bird banding data, we found site fidelity of Green-backed Tits. Adults prefer to use the same habitat between different years or between successive breeding attempts within one year. Moreover, the survival rate of Green-backed Tit adults and fledgling is 0.44 and 0.02 respectively. We also recorded one divorce case of Green-backed Tit, female deserted its former mate to form a new pairbond with another male in 2012. Our study provided more detail data about the breeding biology of small passerines in Taiwan.

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.

## 第一章 緒 論

### 第一節 研究緣起及背景

全球氣候變遷的議題在近年持續受到各界的關注，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。而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鶉(*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，另外在玉山國

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氣溫變化之反應程度、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, 有無時間尺度的錯位等問題, 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, 2009b, 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, 在早春氣溫較為溫暖的 2005 年, 茶腹鶯(*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, 2008a)。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), 並成功吸引青背山雀及棕面鶯二鳥種利用巢箱繁殖。在 2010 及 2011 年的延續計畫, 除了新增黃山雀(*P. holsti*)及煤山雀(*P. ater*)的利用紀錄外, 也證實繁殖雛鳥的食物需求高峰與當地鱗翅目幼蟲生物量最高的時期互相吻合(蕭明堂, 2010)。本研究沿用王穎(2009)及蕭明堂(2010、2011)所設置的巢箱樣區持續進行繁殖監測, 年度工作重點有二, 第一、釐清影響鳥類開始產卵(繁殖)最重要之時期; 第二, 利用自動監測設備記錄巢箱中鳥類的繁殖行為, 並瞭解可能捕食的捕食者, 所紀錄影像也可做為解說影音素材, 提供民眾研究上的新知。

## 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)。

本研究沿用王穎(2009)及蕭明堂(2010、2011)於三處柳杉人工林、一處遊憩步道(賞鳥步道)及一處天然闊葉林所設置之巢箱。三處人工林樣區各設置30個巢箱，共計90個，巢箱採方格狀配置，林相為人工針葉林與先鋒闊葉林之混生林(李培芬，2003)；賞鳥步道位在人工林與天然林之交界帶，巢箱沿步道兩旁呈帶狀配置，共計15個，林相屬先鋒闊葉林與成熟闊葉林之混生林。天然闊葉林樣區則位在觀霧山椒魚復育棲地後方之成熟闊葉林，2011年設置30個巢箱，本年度增設18個巢箱。所有巢箱的設置間距都維持10–15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。



圖 1-1、觀霧地區設置巢箱之(a)柳杉林樣區、(b)步道樣區及(c)天然林樣區現況。

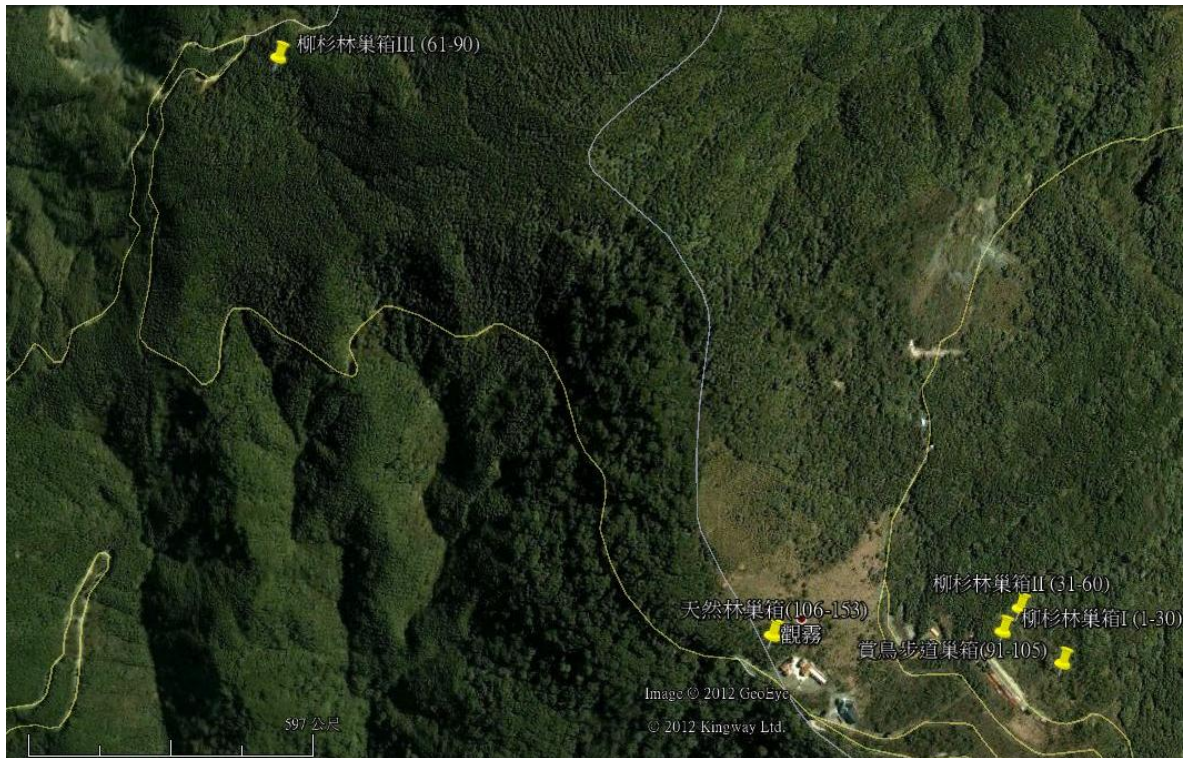


圖 1-2、雪霸國家公園觀霧地區鳥巢箱樣區之地理位置。

## 二、鳥巢箱監測

於繁殖季前每兩星期巡巢乙次，於4月至7月繁殖季則維持每星期至少乙次之巡巢頻率，巡巢時記錄鳥巢繁殖階段、雛鳥孵出及離巢時間、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)，而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)，並估算鳥巢的繁殖成功率(Mayfield 1961, 1975)。由於在Mayfield法的計算，繁殖起始與結束時間的判定會影響計算結果，是以本研究輔以鳥巢錄影影像來協助判斷繁殖結束日期，在鳥巢繁殖開始與結束的判定上，依據Manolis et al(2000)建議，針對繁殖成功或失敗，但無法判定確切的結束日期之鳥巢，以該次巡巢與前次巡巢的兩次巡巢間之中間日期作為繁殖結束的日期；針對結局不確定的鳥巢，則以最後鳥巢有活動的日期作為繁殖結束日期，以青背山雀孵卵期14天，育雛期21天，棕面鶯孵卵期17天，育雛期16天來進行計算。另外，依據Ricklefs(1967)的指數成長模式來描述雛鳥體重及跗趾長的成長函數：

$$Y(t) = \frac{K}{1 + e^{-r(t-P)}}$$

其中， $t$  為雛鳥年齡(天)； $Y_t$  為第 $t$  天的雛鳥體重， $K$  為成長曲線漸進線； $r$  為瞬間成長率，以日為單位， $P$  為成長函數反曲點(inflexion point)的雛鳥日齡。

在繁殖鳥巢的錄影上，以彩色小型監視器(color charge-coupled-device cameras)錄影記錄巢內親鳥餵食雛鳥的情形，以數位錄影紀錄器(Digital Video Recorder, DVR)或手提數位錄影機(Digital Video, DV)儲存資料，連接汽車電瓶作為電源。錄影期間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，錄影資料主要用以輔助確認雛鳥離巢或繁殖失敗的時間點，提高 Mayfield 法估算繁殖成功率的精確度，並可記錄鳥巢的潛在捕食者。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。

### 三、資料分析與統計

#### (一) 巢材變化率與子代數之時間軸變化

為瞭解各鳥種築巢過程在時間尺度上的變化，吾人檢視各次巡巢紀錄的照片，比對連續兩次紀錄中巢材量有無增加。針對山雀科鳥類利用之苔蘚巢材與棕面鶯利用之枯葉巢材，分別計算其巢材量增加的巢箱個數，將其除以有效巢箱數，以巢材變化率(percentage of boxes with new nest material)表示，並以檢視各星期巢材變化率於時間軸的變化。另外，將 Mayfield 法所推估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)。

#### (二) 產卵日、孵化日、卵數與雛數

以4月1日作為起始日(Perrins and McCleery 1989)分別計算每一鳥巢的產卵日及孵化日。由於青背山雀及棕面鶯在一個繁殖季中可能繁殖兩窩雛鳥(1年2巢)(蕭明堂, 2011; 姚正得, 2010b)，故以該年繁殖季中，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)，分別計算兩波繁殖期中之平均產卵日與



平均雛鳥孵化日，並檢視其變異係數(coefficient of variation, CV)來判斷雌鳥產卵時間、雛鳥孵化時間於不同年中的同步程度。另外，亦比較各鳥種不同波繁殖期，繁殖巢之卵數與雛數差異。

### (三) 鳥巢繁殖成敗

為瞭解繁殖鳥巢的失敗原因，將繁殖失敗原因依據(蕭明堂等，2008a)歸類為親鳥棄巢及捕食者捕食二類，其中「親鳥棄巢」係為巡巢時僅見已死亡的雛鳥或卵，親鳥不再回巢之情況；而「捕食者捕食」則為目擊發現捕食者、巢中僅存個體之殘骸，或在未到正常離巢日前，巢中卵或雛鳥即消失之情形。

### (四) 巢箱繁殖利用程度

為瞭解各鳥種對巢箱利用的程度，將每個有巢材的巢箱依據被利用程度(附錄一)，區分成(1)未完成巢(partial nest)：鳥類僅嘗試性築巢，巢材量未將巢箱底部面積全部鋪滿；(2)已完成巢(complete nest)：巢材量已將巢箱底部面積全部鋪滿，具多層結構；以及最後實際有產卵繁殖的繁殖巢(breeding nest)(蕭明堂等，2008b)，分別計算其所占比例。

### (五) 氣象資料

距觀霧遊憩區最近之氣象測站為中央氣象局於雪霸農場內所設置之自動測站(C0D550)，測站海拔1956公尺，121°06' 58" E, 24°31' 37" N。雪霸測站的海拔雖略低於觀霧遊憩區，平均氣溫高1.4°C，相對濕度低8.3%(林博雄，2010)，然兩區在綜觀尺度與中尺度的天氣系統條件相同。是以，本研究採用雪霸測站資料，進行各年間鳥巢箱繁殖時間與氣候因子之比較。

## 第二章 研究結果

## 第一節 2009–2012 年鳥類繁殖參數及時間分布

## 一、山雀科(Paridae)

2012 年記錄 19 巢青背山雀、2 巢煤山雀、3 巢黃山雀，各鳥種各階段之繁殖影像詳見附錄一。山雀科鳥類使用的苔蘚巢材自 3 月第 2 周起開始在巢箱內出現(圖 2-1)，於 3 月 25 日至 4 月 2 日期間為苔蘚巢材出現的高峰時期，而後零星巢箱有新增巢材，並持續至 6 月 11 日止。從繁殖子代數在時間軸的變化(圖 2-2)可知，2010 年–2012 年的青背山雀繁殖季均有二波繁殖高峰(圖 2-2b,c,d)，不同於 2009 年只有一次繁殖高峰(圖 2-2a)。2012 年青背山雀的繁殖時間早於過去三年，最早繁殖巢之產卵日為 3 月 24 日，早於 2009 年(4 月 13 日)、2010 年(3 月 25 日)及 2011 年(4 月 9 日)。以繁殖季平均產卵日及雛鳥孵化日來看(表 2-1)，也是 2012 年早於 2009–2011 年。不過，2012 年第一波繁殖期中，雌鳥產卵時間不同步，變異係數高於過往三年(表 2-1)。2012 年青背山雀卵數介於 4 至 7 枚，雛數介於 4 至 6 隻雛鳥，平均卵數及雛數如表 2-1。另一方面，2 巢煤山雀繁殖巢之產卵日各為 4 月 4 日及 4 月 6 日，窩卵數分別為 6 枚及 4 枚；3 巢黃山雀繁殖巢之產卵日各為 4 月 21 日、5 月 18 日及 5 月 31 日，窩卵數均為 4 枚。

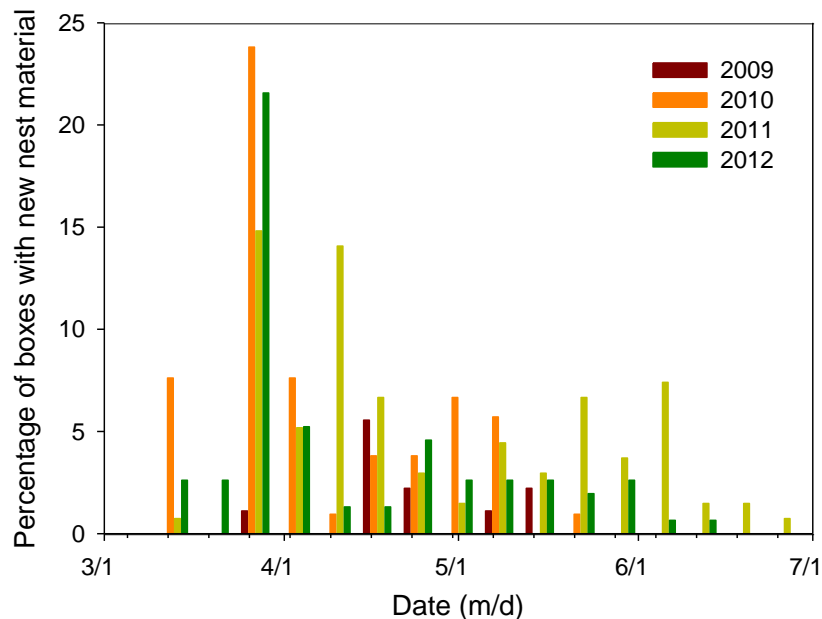


圖 2-1、2009–2012 年觀霧地區山雀科鳥類利用之苔蘚巢材於時間軸之分布。

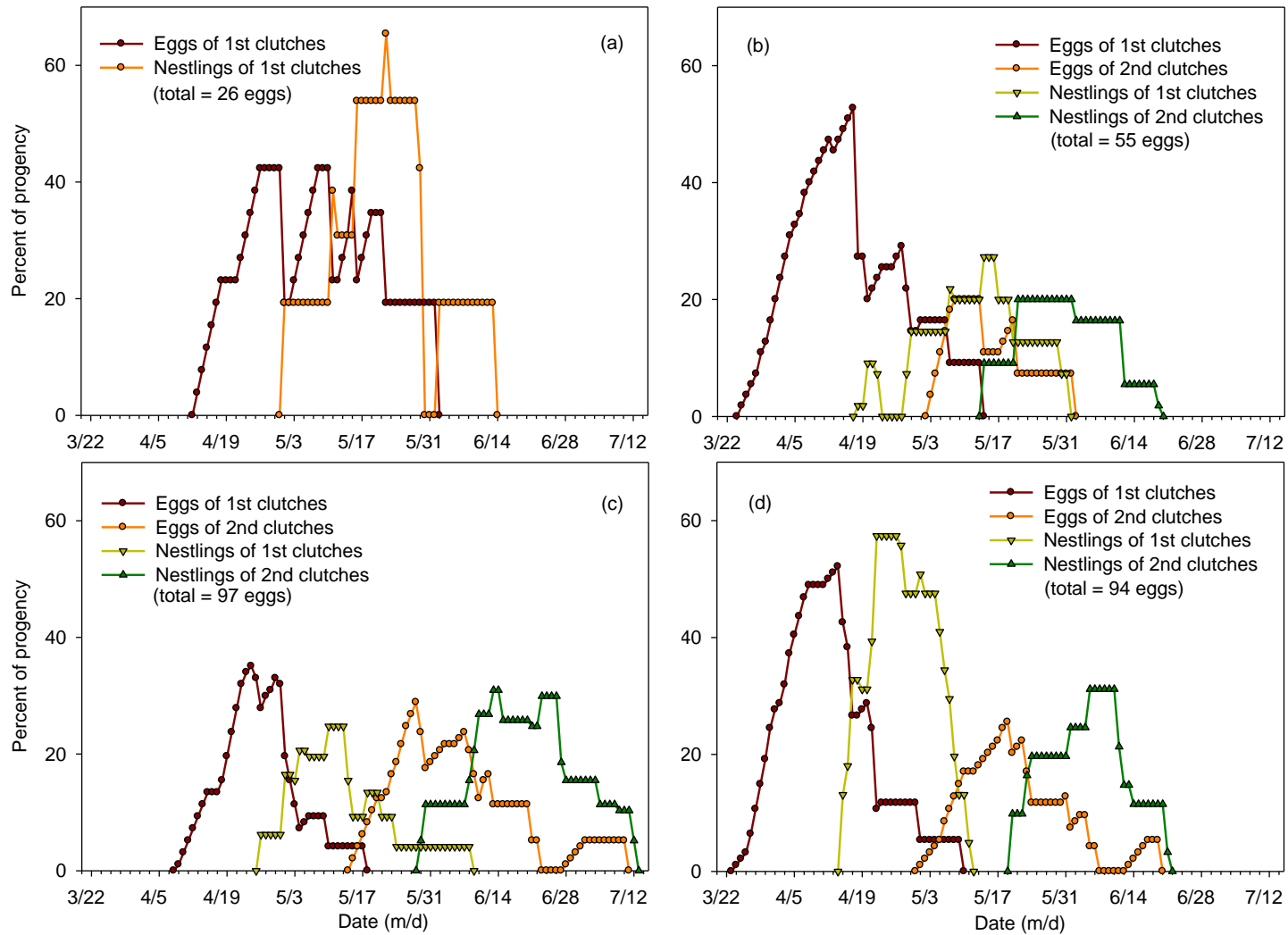


圖 2-2、(a)2009 年、(b)2010 年、(c)2011 年及(d)2012 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布。

表 2-1、2009–2012 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀繁殖參數及日期(date 1=4/1)

	2009		2010		2011		2012	
	1 <sup>st</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	
<b>Laying date of the first egg</b>								
Mean	30.2	6.9	37	20.3	60.6	1.7	47	
CV	45.3	163.2	23.4	37.2	22.8	462.9	33	
N	5	8	3	12	10	12	7	
<b>Hatching date</b>								
Mean	45.6	28.3	51.7	34.7	71.1	19.8	57	
CV	26.3	35.0	18.6	20.8	12.7	24.8	11.8	
N	5	6	3	8	8	10	5	
<b>Clutch size</b>								
Mean±SD	5.2±0.84	5.1±0.83	5.0±1.00	5.1±0.93	5.6±0.53	5.2±0.75	4.7±1.07	
N	5	8	3	9	9	11	7	
<b>Brood size</b>								
Mean±SD	4.5±1.00	3.5±1.22	4.7±1.53	5±0.82	5.1±0.83	4.2±1.14	3.9±1.25	
N	5	6	3	7	8	10	5	

## 二、棕面鶯

2012 年共記錄 34 巢棕面鶯利用巢箱繁殖，各階段繁殖影像詳見附錄一。棕面鶯使用的枯葉巢材自 3 月 12 日開始在巢箱內出現(圖 2-3)，於 3 月 25 日達到高峰，而後持續至 7 月 1 日為止。在 2012 年，巢箱內新增巢材的變化趨勢早於 2009 年及 2011 年，而與 2010 年較相近。從繁殖子代數在時間軸的變化來看(圖 2-4)，2012 年兩波繁殖期的子代數高低峰變化與 2010 年較相似，而 2009 年則與 2011 年較為相似。2012 年棕面鶯最早繁殖巢之產卵日為 4 月 1 日，早於 2009-2011 年(2009 年、2011 年：4 月 14 日；2010 年：4 月 8 日)；而以繁殖季的平均值來看(表 2-2)，不論是第一波或第二波繁殖期的產卵日或雛鳥孵化日，也是 2012 年早於 2009-2011 年。不過，2012 年繁殖巢的同步程度略低，第一波及第二波繁殖產卵日的變異係數均高於 2009 年及 2011 年(表 2-2)。2012 年棕面鶯的卵數為 4 或 5 枚，雛數為 3 至 5 隻雛鳥，平均卵數及雛數如表 2-2，無一致趨勢顯示較早或較晚繁殖的巢有較高的卵數或雛數。

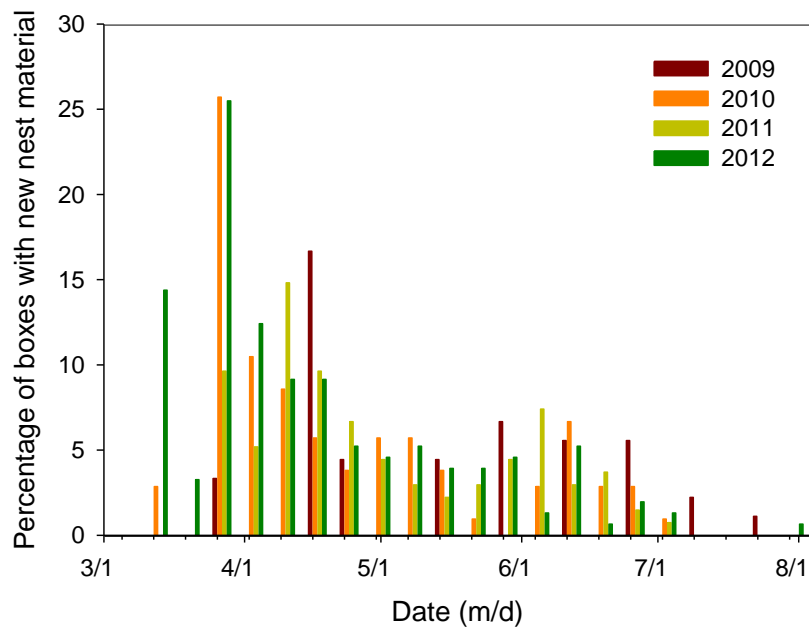


圖 2-3、2009-2012 年觀霧地區棕面鶯利用之枯葉巢材於時間軸之分布。

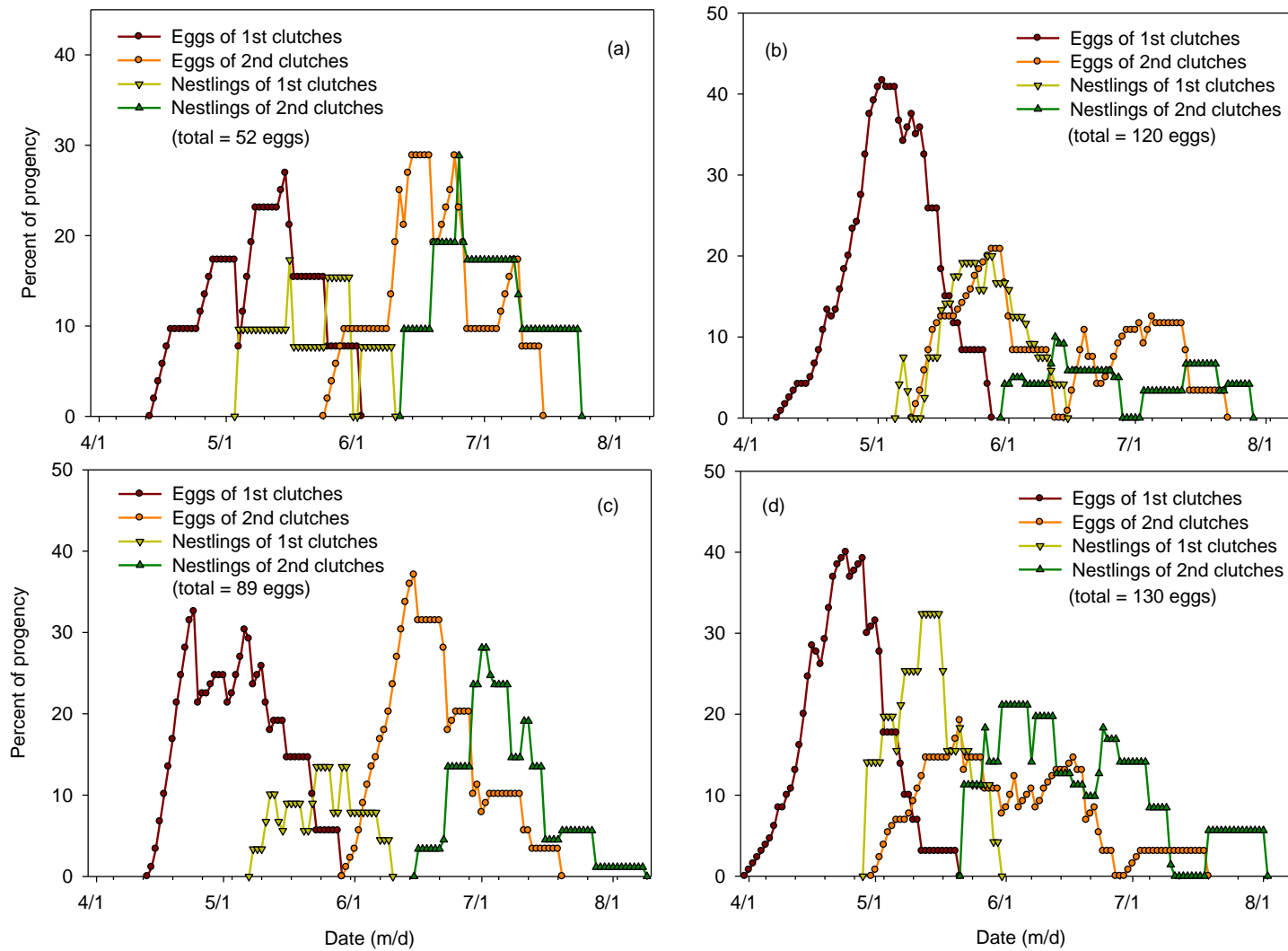


圖 2-4、(a)2009 年、(b)2010 年、(c)2011 年及(d)2012 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布。

表 2-2、2009—2012 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯繁殖參數及日期(date 1=4/1)

	2009		2010		2011		2012	
	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch
<b>Laying date of the first egg</b>								
Mean	29.6	74.6	22.5	66.9	24.6	71.3	14.8	57
CV	38.7	17.8	32.9	31.7	37.0	13.6	46.5	31.6
N	5	7	15	12	11	9	18	16
<b>Hatching date</b>								
Mean	48.5	84.6	45.3	82.1	47.3	90.3	35.6	72.3
CV	25.7	12.3	14.8	25.4	16.1	11.6	20.8	26.7
N	4	5	12	7	7	9	9	9
<b>Clutch size</b>								
Mean±SD	4.2±0.45	4.8±0.41	4.6±0.50	4.5±0.52	4.6±0.52	4.7±0.50	4.5±0.52	4.4±0.51
N	5	6	14	12	10	9	15	12
<b>Brood size</b>								
Mean±SD	4.3±0.58	4.8±0.45	3.4±1.16	3.3±1.38	3.4±0.79	3.3±1.41	3.6±0.73	4.3±0.71
N	3	5	12	7	7	9	9	9

## 第二節 2009–2012 年鳥類繁殖與氣溫關連

檢視2009至2012年鳥巢箱研究期間，中央氣象局C0D550測站氣象資料，各年度氣象資料劃分由繁殖季之前一年冬季(12月)起，至該年繁殖季後秋季(11月)止，以每周為單位，以避免太過細微的資訊影響資料判讀，並配合鳥巢箱每周規律的巡巢頻率。四年間氣溫變化如圖2-5，2012年1月中旬之氣溫高於過去三年，然於1月底至2月初氣溫驟降，而後至3月中旬期間氣溫逐漸回升，於3月底因寒流又再次驟降，而後又逐漸回升。2012年1月起至4月底期間之氣溫幾乎都高於2011年同時期氣溫；而與2009年及2010年相比，2012年3月初至中旬氣溫與其相近，而4月份氣溫則為2012年與2010年相近，都高於2009年及2011年。

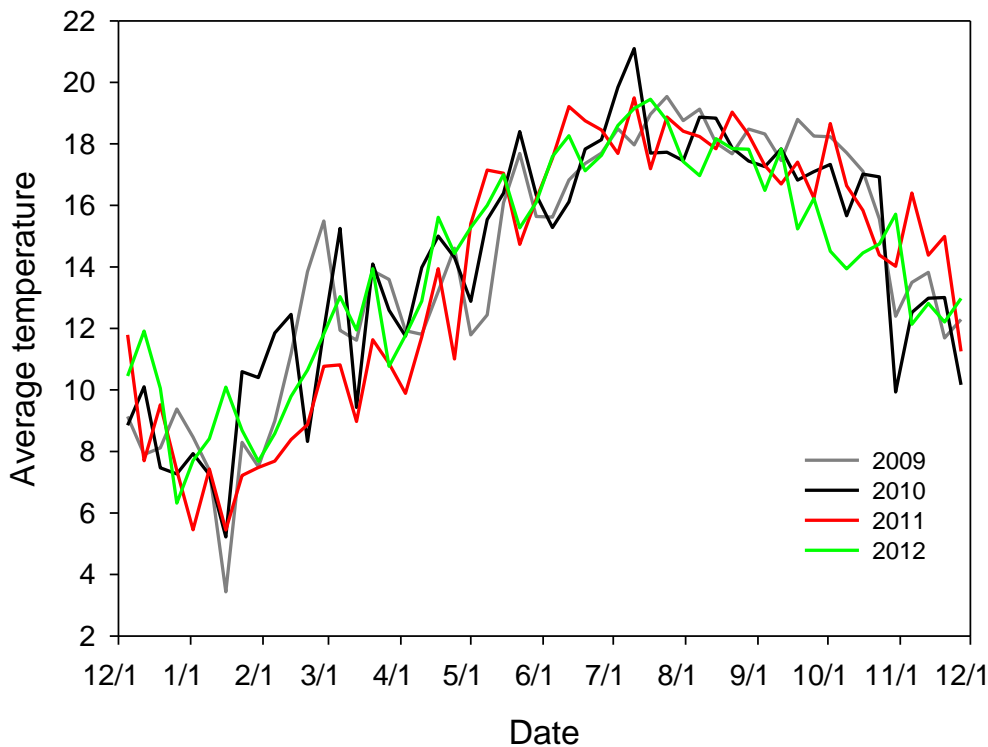


圖 2-5、C0D550 測站於各年繁殖季前冬季至該年秋季期間各星期均溫。

為瞭解影響鳥類繁殖最關鍵氣溫之時期，自1月1日起至5月31日止，以每10天為單位，檢視於2009–2012年間，各時期平均氣溫與鳥類繁殖時間之關係。於青背山雀，各年間第一波繁殖季平均產卵日和1/1–1/31、3/21–5/10、4/1–4/30、4/1–5/10、4/1–5/20、4/1–5/31、4/10–5/20、4/10–5/31等時期之均溫成顯著負相關，



### 雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖生態監測 III

其中產卵日與4/1-5/20之相關性最高( $R^2=0.99$ ,  $P=0.005$ , 圖2-6a), 亦即此時期氣溫能解釋最大的年間青背山雀產卵變異, 氣溫越高, 青背山雀越早產卵(產卵日之數值越小)。在棕面鶯部分, 各年間第一波繁殖季平均產卵日和4/11-4/30、4/11-5/20等時期之均溫成顯著正相關, 其中又以4/11-5/20相關性最高( $R^2=0.92$ ,  $P=0.04$ , 圖2-6b), 代表此時期能解釋最大的年間棕面鶯產卵變異。雖然, 青背山雀及棕面鶯的產卵日都是受4-5月間氣溫所影響, 但由圖2-6a,b可知, 二鳥種回歸曲線的斜率不同, 亦即表示二鳥種對氣溫敏感程度不同。

表2-3、2009–2012年觀霧地區青背山雀第一波繁殖季平均產卵日與各時期氣溫之相關

Ending date Starting Date	Correlations coefficients for correlations with mean air temperature measured during periods												
	31 Jan.	10 Feb.	20 Feb.	29 Feb.	10 Mar.	20 Mar.	31 Mar.	10 Apr.	20 Apr.	30 Apr.	10 May.	20 May.	31 May.
1 Jan.	-13.20*	-11.62	-8.95	-4.74	-5.80	-5.28	-3.44	-4.75	-5.70	-7.07	-10.71	-10.19	-10.95
11 Jan.	-11.18	-8.49	-6.04	-2.34	-4.12	-3.78	-2.17	-3.50	-4.55	-5.88	-9.46	-8.96	-9.69
21 Jan.	-2.65	-2.13	-0.20	1.74	-0.86	-0.82	0.39	-0.97	-2.21	-3.43	-6.87	-6.40	-7.03
1 Feb.	-	-1.69	1.97	3.38	0.38	0.36	1.48	0.03	-1.41	-2.68	-6.89	-6.31	-7.23
11 Feb.	-	-	2.27	3.30	1.05	1.02	2.00	0.66	-0.86	-2.12	-6.67	-6.10	-7.30
21 Feb.	-	-	-	4.48	-1.01	-0.83	1.26	-1.14	-3.24	-5.44	-12.89	-11.65	-13.30
1 Mar.	-	-	-	-	-4.50	-5.18	-1.74	-4.65	-6.39	-8.98	-15.57	-15.08	-16.92
11 Mar.	-	-	-	-	-	0.08	4.32	-1.03	-5.37	-10.06	-22.32	-20.56	-22.66
21 Mar.	-	-	-	-	-	-	5.28	-1.50	-6.91	-13.03	-22.48*	-22.94	-24.87
1 Apr.	-	-	-	-	-	-	-	-8.67	-10.19	-14.18*	-13.92*	-17.85**	-20.15*
11 Apr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-10.29	-14.51	-12.37	-19.19*	-22.99*
21 Apr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-12.73	-7.71	-17.41	-22.08
1 May.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-4.28	-15.24	-18.61
11 May.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.10	-5.75
21 May.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-12.30

Pearson correlation, \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$

表2-4、2009-2012年觀霧地區棕面鶯第一波繁殖季平均產卵日與各時期氣溫之相關

Ending date Starting date	Correlations coefficients for correlations with mean air temperature measured during periods												
	31 Jan.	10 Feb.	20 Feb.	29 Feb.	10 Mar.	20 Mar.	31 Mar.	10 Apr.	20 Apr.	30 Apr.	10 May.	20 May.	31 May.
1 Jan.	-5.82	-4.03	-3.06	-1.14	-1.87	-1.61	-0.72	-1.15	-1.61	-2.26	-3.73	-3.41	-3.54
11 Jan.	-4.68	-2.55	-1.66	-0.04	-1.08	-0.91	-0.15	-0.59	-1.07	-1.69	-3.09	-2.79	-2.91
21 Jan.	0.13	0.30	1.28	1.91	0.62	0.64	1.15	0.71	0.17	-0.32	-1.49	-1.25	-1.30
1 Feb.	-	0.55	1.62	2.06	0.69	0.71	1.23	0.80	0.19	-0.40	-1.99	-1.65	-1.78
11 Feb.	-	-	0.08	1.41	0.45	0.50	1.04	0.66	0.02	-0.64	-2.61	-2.20	-2.46
21 Feb.	-	-	-	2.21	-0.17	-0.03	1.00	0.26	-0.68	-1.76	-4.91	-4.18	-4.54
1 Mar.	-	-	-	-	-2.01	-2.11	-0.34	-1.29	-2.14	-3.46	-6.42	-5.98	-6.47
11 Mar.	-	-	-	-	-	0.58	2.53	0.89	-1.19	-3.52	-9.00	-7.82	-8.17
21 Mar.	-	-	-	-	-	-	2.88	0.98	-1.74	-4.81	-9.32	-8.99	-9.24
1 Apr.	-	-	-	-	-	-	-	-2.80	-3.81	-6.02	-6.17	-7.60	-8.23
11 Apr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-4.39	-7.11*	-6.04	-8.90*	-10.07
21 Apr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-7.53	-4.03	-8.44	-9.80
1 May.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2.08	-6.51	-6.99
11 May.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.56	1.76
21 May.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-12.30

Pearson correlation, \*  $P < 0.05$

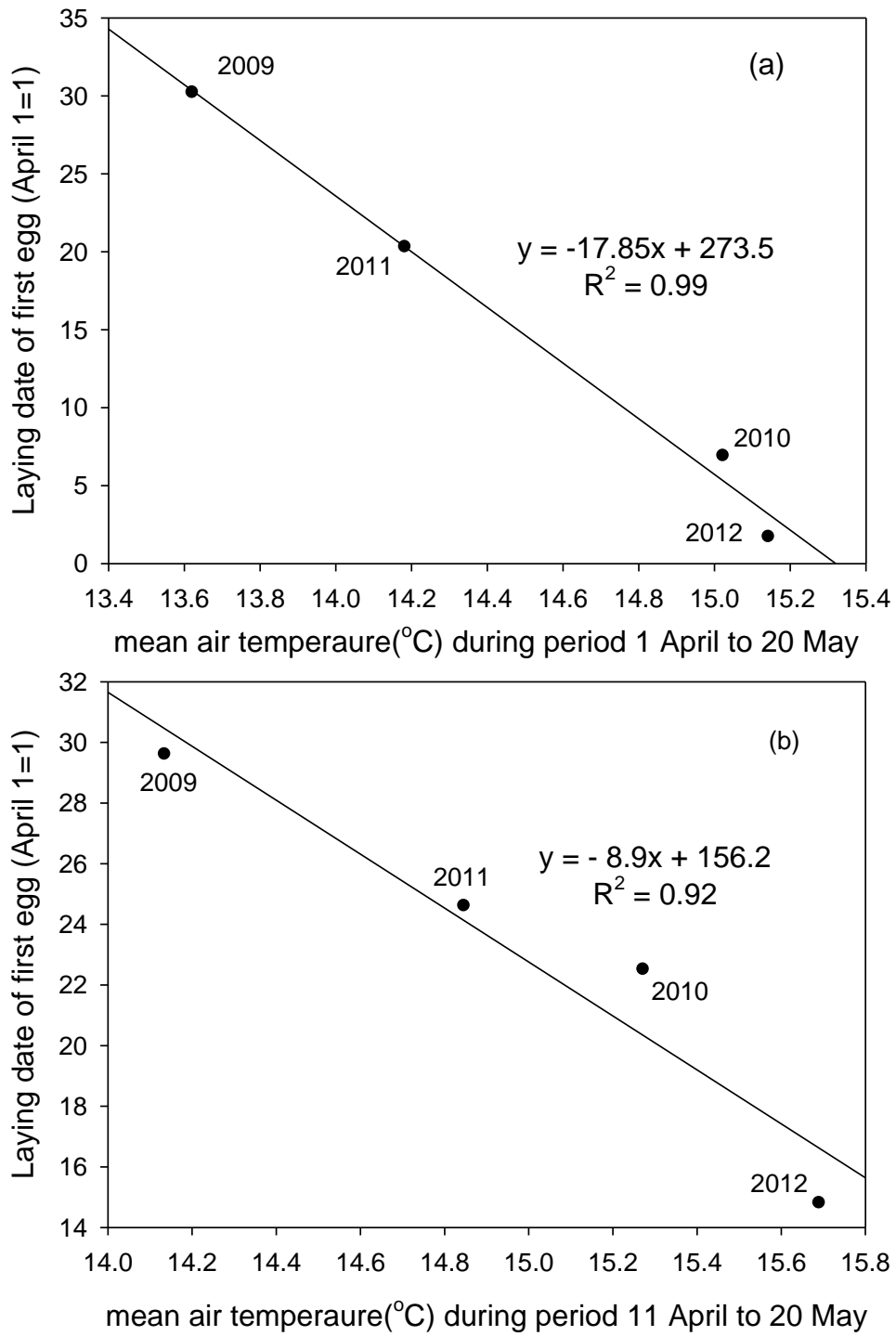


圖 2-6、(a)青背山雀及(b)棕面鶯於第一波繁殖期平均產卵日對早春均溫之迴歸。

### 第三節 鳥巢繁殖成敗

以 Mayfield 法計算 2009–2012 年繁殖鳥巢於孵卵期及育雛期之繁殖成功率成敗(表 2-5、表 2-6)，不論是青背山雀或棕面鶯，2012 年鳥巢之總繁殖成功率均比過往三年低，失敗原因歸咎於捕食者的捕食及繁殖季的梅雨及颱風造成之強降雨，使得親鳥棄巢。2012 年繁殖失敗的 6 巢青背山雀巢，2 巢為捕食者捕食，4 巢為親鳥棄巢(2 巢於孵卵期、2 巢於育雛期早期)；另外，一巢計為成功離巢的鳥巢，其育雛過程發生雛數減少之事件，透過針孔錄影記錄在雛鳥 18 日齡時，一隻條紋松鼠(*Tamiops maritimus formosanus*)進巢將雛鳥咬出巢外的捕食畫面，而巢內最後一隻雛鳥因受刺激而提早離巢。在棕面鶯部分，孵卵期記錄 3 巢遭捕食，巢內留下蛋殼碎片，5 巢為親鳥棄巢；育雛期記錄 3 巢為雛鳥被捕食者捕食，並在巢箱內看到雛鳥屍體的頭部流血，及巢蓋上有雛鳥殘翅、腳的殘骸和哺乳動物排遺；3 巢為親鳥棄巢，而其中一巢發生於蘇拉颱風期間，於針孔錄影紀錄，起初親鳥仍偶爾攜食物回巢，而後隨著雨勢變大，親鳥不再回巢而雛鳥死亡；另有 7 巢棕面鶯巢於產卵期卵未完全產完，親鳥棄巢(未納入 Mayfield 法計算)。另外，2012 年尚記錄黃山雀繁殖巢，1 巢於孵卵期遭捕食，1 巢於育雛期雛鳥 13 天日齡時為黑眉錦蛇(*Elaphe taeniura friesi*)捕食；在煤山雀則有 1 巢為孵卵期親鳥棄巢，1 巢為遭捕食者捕食，因而繁殖失敗。

綜觀觀霧地區繁殖鳥巢的可能捕食者，除本年度所記錄的條紋松鼠、黑眉錦蛇外，尚包括本年度在樹上架設自動相機記錄的赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)，以及過往曾在巢箱出沒的高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)。而條紋松鼠除為鳥巢的捕食者外，本年度亦首次記錄在柳杉人工林中，1 處巢箱為條紋松鼠利用繁殖，於 4 月 2 日發現巢箱新增大量長條狀的木材纖維，而於 4 月 23 日的巡巢發現 2 隻未開眼的幼鼠，然可能因人為干擾，於 4 月 29 日再次觀察時幼鼠已消失。另外，在繁殖季開始前的巡巢(3 月 13 日)發現，賞鳥步道上 1 個去年為條紋松鼠所利用的巢箱，再次塞滿松鼠所使用的大團細草，由於去年繁殖季結束後(2011 年 7 月 30 日)，所有巢箱的巢材均被清除，是以，該巢箱為去年巢材被清除後至今年繁殖季開始前之期間，再度被條紋松鼠利用。

另一方面，除上述捕食者外，尚有其他物種在巢箱出沒。於 2012 年繁殖季

前，3月25日巡巢時發現一隻臺灣管鼻蝠(*Murina puta*)棲息於鳥巢箱內，然於前次(3月13日)巡巢時尚未出現，而後管鼻蝠持續維持相同姿勢停留在巢箱內至4月2日，4月8日巡巢時蝙蝠已消失，為首次鳥巢箱有蝙蝠棲息的紀錄。另外，繁殖季末7月22日在賞鳥步道發現1個巢箱被東方蜜蜂(*Apis cerana*)利用築巢，而於7月29日再次巡巢時，大量蜜蜂已消失，只剩巢箱蓋下的蜂巢。在過往年度則曾記錄艾氏樹蛙(*Kurixalus eiffingeri*)、膜翅目之胡蜂、雄蜂等物種出沒於巢箱。

表 2-5、2009—2012 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀繁殖成功率

	2009		2010		2011		2012	
	Incubation	Nestling	Incubation	Nestling	Incubation	Nestling	Incubation	Nestling
	Stage	Stage	Stage	Stage	Stage	Stage	Stage	Stage
Number of nests observed	5	5	11	9	18	15	18	14
Total number of observation days	56	72	148	147	184.5	258.5	246.5	252.5
Number of nesting failure	0	1	0	1	2	1	3	3
Daily morality rate	0	0.014	0	0.007	0.011	0.004	0.012	0.012
Survival probability in the stage	1	0.745	1	0.866	0.858	0.922	0.842	0.778
Adjusted survival probability in the stage	1	0.657	1	0.866	0.846	0.892	0.833	0.716
Hatching rate	0.923 (n=5)		0.795 (n=9)		0.938 (n=15)		0.819 (n=14)	
Probability of breeding success	0.607		0.689		0.708		0.489	

表 2-6、2009—2012 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯繁殖成功率

	2009		2010		2011		2012	
	Incubation	Nestling	Incubation	Nestling	Incubation	Nestling	Incubation	Nestling
	Stage	Stage	Stage	Stage	Stage	Stage	Stage	Stage
Number of nests observed	10	9	26	19	19	16	27	18
Total number of observation days	143.5	99	397	264.5	281.5	221	394.5	257
Number of nesting failure	1	1	6	4	3	1	8	6
Daily morality rate	0.007	0.010	0.015	0.015	0.011	0.005	0.020	0.023
Survival probability in the stage	0.888	0.850	0.772	0.784	0.833	0.930	0.706	0.685
Adjusted survival probability in the stage	0.888	0.850	0.750	0.755	0.811	0.909	0.699	0.632
Hatching rate	0.974 (n=8)		0.744 (n=19)		0.750 (n=16)		0.835 (n=18)	
Probability of breeding success	0.735		0.434		0.553		0.369	



#### 第四節 不同林相之巢箱被利用率

山雀科鳥類及棕面鶯繁殖時會先選擇多個巢箱，嘗試丟入一些巢材(未完成巢)，而後從中選擇 1-2 個巢箱持續啣回更多巢材並堆疊厚度(已完成巢)，最後選擇其中之一產卵繁殖(繁殖巢)。是以，樣區中三種不同利用程度之巢箱比例，反映出鳥類築巢過程對巢箱的選擇。以繁殖巢數為基準，計算有巢材的巢箱數(亦即未完成巢、已完成巢及繁殖巢合計)及已完成巢等級以上(亦即已完成巢及繁殖巢合計)的巢箱數相對之比值，數值越大表示鳥類在築巢過程有較多的選擇空間。檢視人工柳杉林、交界林(賞鳥步道)及天然闊葉林三種不同林相間的差異，山雀科鳥類於人工林中有巢材巢數、已完成巢等級以上之巢數、及繁殖巢數三者之比為 3 : 1.58 : 1，於交界林為 1.71 : 1.5 : 1、天然林為 2.63 : 1.86 : 1；棕面鶯於人工林中有巢材巢數、已完成巢等級以上之巢數、及繁殖巢數三者之比為 2.7 : 1.42 : 1、於交界林為 2 : 1.44 : 1、於天然林為 2.38 : 1.63 : 1。由上述資料得知，無論是山雀科鳥類或棕面鶯，在交界林的繁殖族群其築巢時巢箱的選擇程度最低，其次為天然林，在人工林的族群有較多的選擇空間。

比較人工柳杉林、交界林(賞鳥步道)及天然闊葉林之繁殖巢比例(圖 2-7)，2009 年因巢箱為新設置且設置時間較晚，山雀科鳥類之繁殖巢比例明顯低於其他年度。若只檢視 2010-2012 年間資料，山雀科鳥類於人工柳杉林之繁殖巢比例為 8.9~13.3%，低於交界林(13.3~46.7%)及天然闊葉林(16.7~23.3%)。在棕面鶯繁殖巢上亦呈現相同趨勢，在人工柳杉林中，棕面鶯繁殖巢比例為 10~21.1%，亦低於交界林(20~53.3%)及天然闊葉林(25~26.7%)，顯示在人工柳杉林下，青背山雀與棕面鶯的繁殖密度均較低。

檢視山雀科鳥類及棕面鶯二類群共域鳥類於不同年間，利用巢箱比例之相關性(圖 2-8)，發現於不同年間，二鳥種有巢材巢數或繁殖巢數，在人工林中均呈正相關(有巢材巢數： $b=0.24$ ， $R^2=0.37$ ；繁殖巢數： $b=1.13$ ， $R^2=0.61$ )，亦即在山雀利用比例較多的那一年，棕面鶯利用比例也相對較高；然在交界林則呈負相關(有巢材巢數： $b=-0.86$ ， $R^2=0.81$ ；繁殖巢數： $b=-1$ ， $R^2=1$ )，亦即在交界林中，二鳥種利用巢數互為消長，山雀利用比例較多的那一年，棕面鶯利用比例就相對較低。而天然林樣區因為只有 2 年資料，缺乏其他年資料修正可能的誤差，

因此在有巢材巢數( $b=-1.06$ ,  $R^2=1$ )與繁殖巢數( $b=0.25$ ,  $R^2=1$ )項目上，兩者相關性不一致。

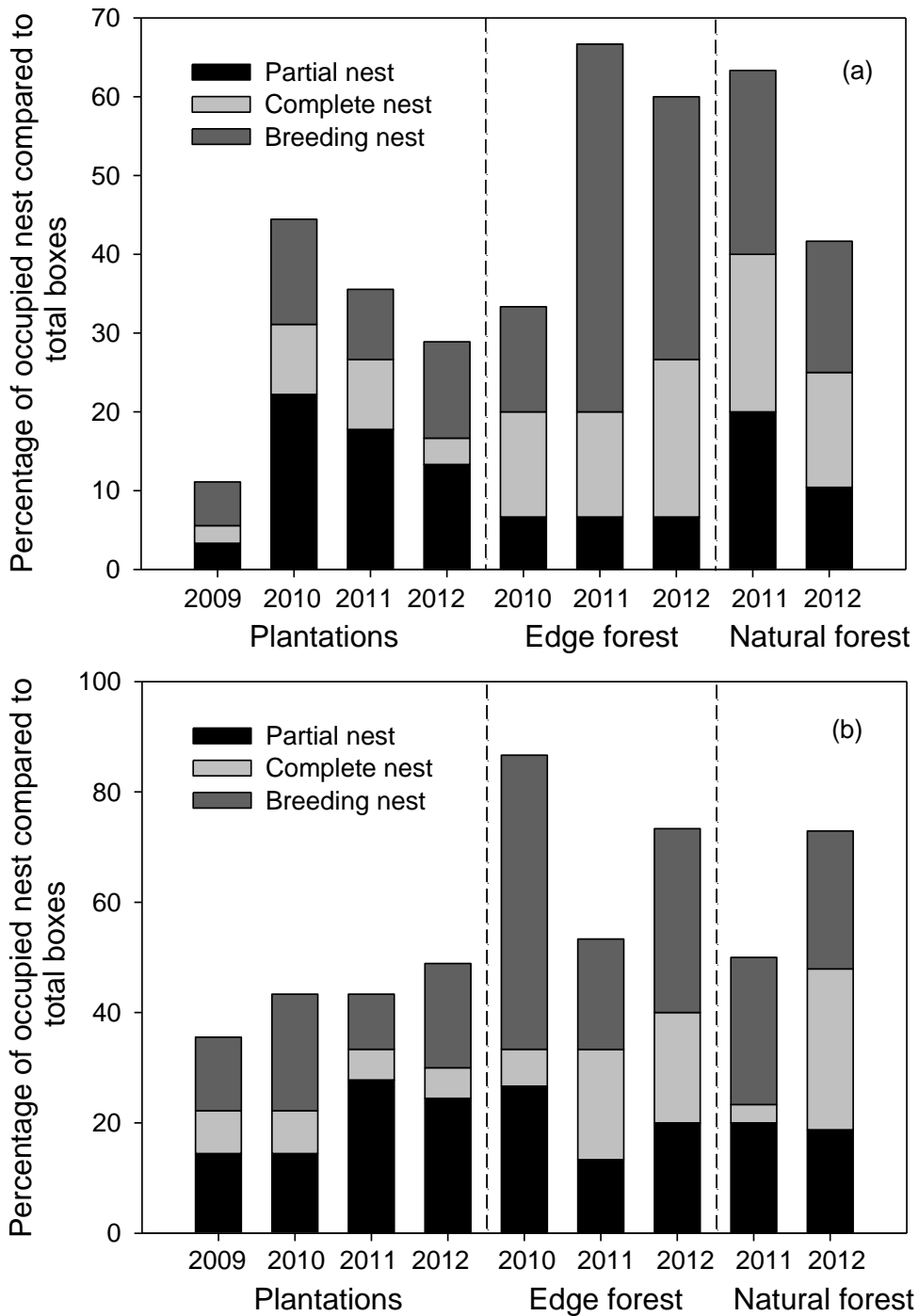


圖 2-7、2009—2012 年觀霧地區巢箱被山雀科(a)及棕面鶯(b)利用情形。

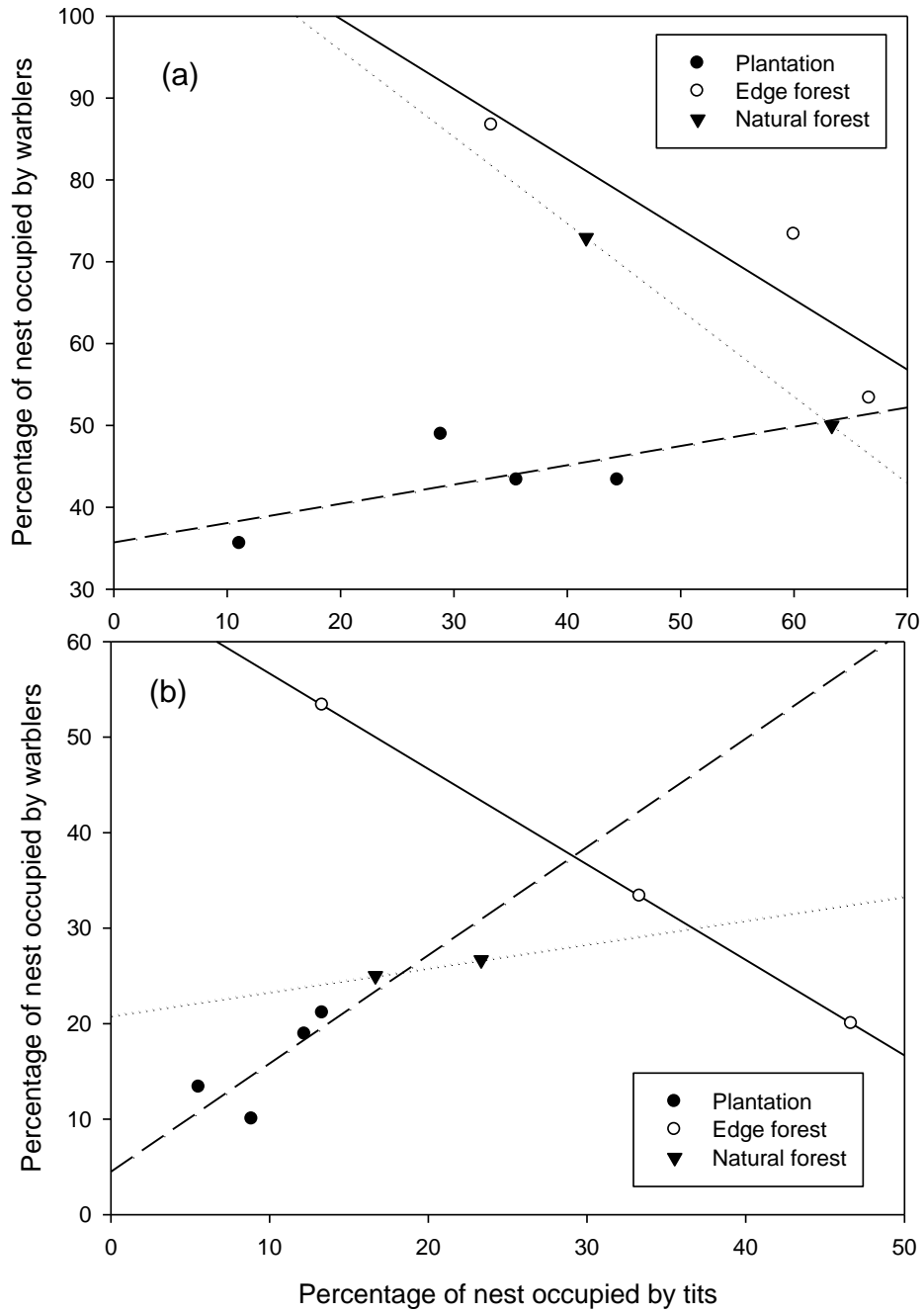


圖 2-8、2009—2012 年觀霧地區不同林相之山雀科鳥類與棕面鶯(a)有巢材鳥巢及 (b)繁殖巢比例之相關。

### 第五節 2009–2012 年繁殖個體繫放

2012 年繫放利用巢箱繁殖之青背山雀共計 12 巢，雌鳥 6 隻、雄鳥 7 隻、離巢前雛鳥 44 隻，並記錄 5 隻往年所繫放的雌鳥利用巢箱繁殖(表 2-7)，其中 2 隻雌鳥仍維持去年相同的配偶，2 隻雌鳥因未能確認其配對雄鳥身份，故無法得知雌鳥有無更換配偶；另一隻去年繫放的雌鳥於本年度更換新的配對雄鳥，然其去年配對的雄鳥在本年度仍存活，雄、雌鳥各自與新的配偶在鄰近的巢箱(繁殖巢相距 47 公尺)同時繁殖，為一離婚(divorce)案例。本年度所記錄更換配偶的案例不同於過往原配對雄鳥消失，雌鳥再和新的個體配對之情形( $n=2$ )。而由 2009–2012 年繁殖成鳥的繫放得知，同一隻雌鳥在不同年間，繁殖巢位的平均距離為  $44.7 \pm 27.69$  公尺( $n=9$ )，在同一年第一波與第二波繁殖期間，繁殖巢位的平均距離為  $73.7 \pm 40.68$  公尺( $n=9$ )，顯示青背山雀在不同年間及同一年兩波繁殖季間，均呈現高度的領域專一性。另外，本年度蘇拉颱風後，管理站前拾獲一隻於去年所繫放，今年尚進行繁殖的雌鳥屍體，拾獲個體無明顯外傷，初級飛羽正在換羽中，顯示颱風對鳥類存活有相當程度的影響。

累計 2009–2012 年共繫放觀霧地區青背山雀 41 巢，雌鳥 19 隻、雄鳥 17 隻、離巢前雛鳥 151 隻，然只觀察 2 筆離巢雛鳥於隔年利用巢箱繁殖之紀錄(蕭明堂，2011)，其餘繫放雛鳥均未再發現。以 Program Mark 軟體進行成鳥及雛鳥存活率分析，將成鳥及雛鳥存活率分成兩組，結果顯示成鳥與雛鳥存活率不同為最佳模型，成鳥年間存活率為  $0.44 \pm 0.096$ ，雛鳥年間存活率為  $0.02 \pm 0.013$ 。另一方面，由 2009 至 2012 年育雛期雛鳥之繫放資料計算雛鳥體重、跗趾長與日齡關係變化如圖 2-9a,c。

在棕面鶯的繫放上，因棕面鶯的成鳥及雛鳥跗趾都較細，現有市售最小規格的色環(2.3mm)仍然過大，因此在 2009 及 2010 年只進行形質測量，未進行上環工作，2011–2012 年嘗試利用自製色環進行繫放，2011 年共繫放 12 巢 43 隻離巢前雛鳥，2012 年共繫放 12 巢 46 隻離巢前雛鳥。2009 至 2012 繫放雛鳥體重、跗趾長與日齡關係變化如圖 2-9b,d，相較於青背山雀體重及跗趾長變化，棕面鶯雛鳥的體重及跗趾長測量值與方程式預測曲線之相符程度相對較差。

表 2-7、2009–2012 年觀霧地區青背山雀繁殖配對關係

Box ID/ Male color ring		2009		2010		2011		2012	
		1 <sup>st</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	1 <sup>st</sup> clutch	2 <sup>nd</sup> clutch	
L:–	/R:YB	<b>A51</b>	<b>A59</b> L:(RY)/R:OR						
L:YB	/R:(RW)		<b>C19</b>	<b>C04</b> L:WG/R:(B3R2)	<b>C06</b>	<b>C23</b>			<b>C03</b> L:LB/R:(RY)M
L:(RW)	/R:RB		<b>A55</b>	<b>A45</b> L:GG/R:(RW)	<b>A37</b>	<b>A18</b> L:(LW),M/R:WR	<b>A11</b>		
L:(RW)	/R:OB			<b>A02</b> L:OR/R:(B3R2)	<b>A29</b> L:OR/R:(B3R2)	<b>A06</b> L:OR/R:(B3R2)			
L:(LW)M/R:BR					<b>D09</b> L:WG2/R:(RB)	<b>D16</b> L:WG2/R:(RB)	<b>D18</b> L:WG2/R:(RB)		
L:(LW)M/R:LR					<b>D10</b>	<b>D29</b> L:(WP)M/R:YG	<b>D25</b>	<b>D47</b> L:YR/R:(OY)M	
L:(RY)M/R:RY						<b>A35</b> L:(YR)M/R:G2B	<b>A45</b> L:(YR)M/R:G2B		
L:GR/R:(RY)M							<b>A57</b> L:GR/R:(OY)M	<b>A33</b> L:GR/R:(OY)M	

\* Brown color: breeding success; gray color: breeding failure

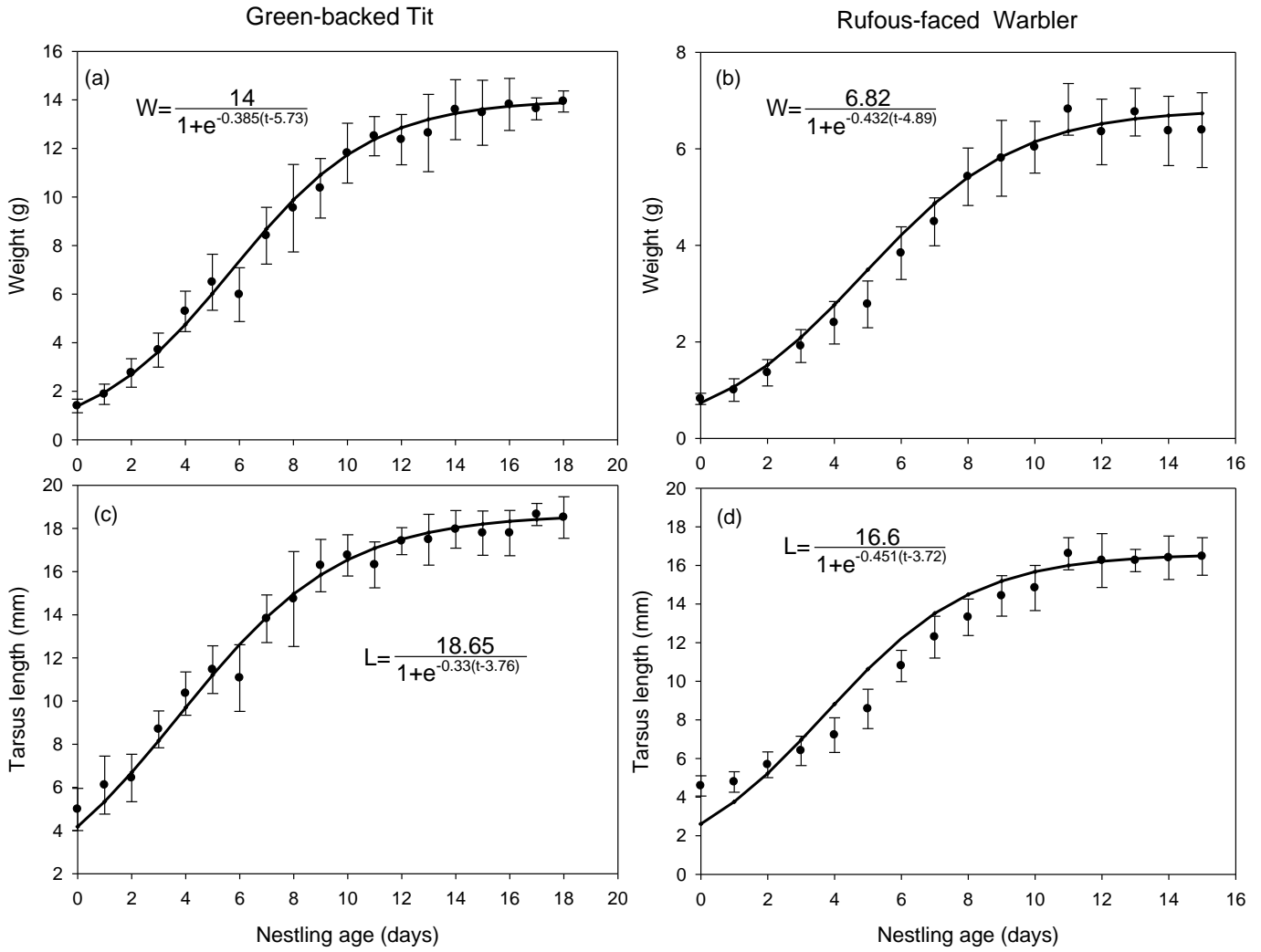


圖 2-10、2009–2012 年觀霧地區青背山雀及棕面鶯雛鳥於育雛期體重(a, b)及跗趾長(c, d)之變化。



## 第三章 討論

### 第一節 2009–2012 年鳥類繁殖與氣溫之關連

青背山雀與棕面鶯為觀霧地區 2009 至 2012 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，對人工巢箱接受度高，於奧萬大森林遊樂區及太魯閣國家公園關原地區等有設置人工巢箱的地區都有相當的利用比例(黃正龍，1996；姚正得，2010b)，因而適合做為監測鳥類繁殖與氣溫之物候研究的標的物種。檢驗 2009 至 2012 年二鳥種繁殖時間與氣溫關係，發現 4 月 1 日至 5 月 20 日期間氣溫對於青背山雀的產卵時間有最大的影響，而 4 月 11 日至 5 月 20 日期間氣溫對棕面鶯的產卵時間有最大的影響。而 2012 年 4 月份氣溫與 2010 較相近，高於 2009 及 2011 年，為較溫暖的一年，因而青背山雀、棕面鶯的築巢時間、產卵時間偏早，顯示早春氣溫確實影響二鳥種的繁殖。氣溫除可能直接影響雌鳥自身維持所需的能量，以及產卵所需的營養累積外，氣溫也可能為一個線索，鳥類利用氣溫高低預測該年度的食物高峰，並調整產卵時間使得雛鳥需要食物的時期與食物高峰重疊(Perrins and McCleery, 1989)。另外，比較較溫暖的 2012 年及較冷的 2009 年間，青背山雀及棕面鶯的產卵時間發現，青背山雀的產卵日在 2009 年及 2012 年間差了 28.5 天，而棕面鶯則差了 11.2 天，差異均小於一個月。是以，在鳥類繁殖的物候研究上，調查頻率至少應以每星期為單位，方能監測出年間的可能變化。

另一方面，研究發現青背山雀和棕面鶯產卵日對氣溫之回歸的斜率不同，顯示二鳥種對氣溫敏感程度有所差異，而不同物種對氣候之不同反應程度，為日後的研究重點。又棕面鶯在繁殖時間上略晚於青背山雀(姚正得，2009a,c)，而在雛鳥食性組成上，青背山雀主要以鱗翅目幼蟲(70%)為主(莊美真，2006)，棕面鶯的食性較為多樣，主要以膜翅目(25.8%)、直翅目(24.4%)及雙翅目(13.8%)昆蟲為食(洪孝宇，2009)，是以，二鳥種對早春氣溫敏感時期是否與其食性有關，此部分需輔以昆蟲資源調查方能確認。



## 第二節 不同林相及共域鳥種對繁殖之影響

檢視山雀科鳥類或棕面鶯之未完成巢、已完成巢及繁殖巢等三種利用程度之比值得知，在交界林的繁殖族群其築巢時巢箱的選擇程度最低，其次為天然林，在人工林的族群有較多的選擇空間。而無論是山雀科鳥類或棕面鶯，均是屬交界林之賞鳥步道上，其繁殖巢比例為最高，天然林次之，而人工林最低，推測在不同林相下，巢洞對鳥類繁殖之限制程度為交界林>天然林>人工林。又姚正得(2010b)在奧萬大的鳥巢箱研究，曾記錄3筆原本築巢中的棕面鶯因青背山雀驅趕而棄巢，該巢箱隨即被青背山雀占用的案例，顯示二鳥種間對繁殖巢洞存在著競爭關係。推測在觀霧地區的交界林中，巢洞為山雀科鳥類或棕面鶯等次級洞巢鳥之繁殖限制因子，因而，二類群共域鳥類於不同年間之繁殖利用比例呈負相關；而在人工林中，巢洞可能非鳥類繁殖的限制因子，因此二類群鳥類在年間的繁殖利用比例則呈正相關，或為反映整體環境資源豐年或欠年之變化；而天然林環境則介在人工林與交界林之間。

雖然，在一些研究中指出，天然洞穴多由枯立木所形成，而枯立木多寡與森林的林齡相關(Cartwright & Findlay, 1958)，人工林因樹種單純、林齡低且密度過高，加上森林經營的疏伐作業，使得可為鳥類利用的樹洞減少，巢洞獲得性(cavity availability)成為次級洞巢鳥類的繁殖限制因子(Newton, 1994; 王及高, 2002)。然而，藉由本研究所設置的人工巢箱發現，觀霧地區的人工林除了巢洞限制外，尚伴可能隨著其他資源限制鳥類的繁殖，使得提供巢箱後，仍無法有效增加人工林中鳥類的繁殖密度。又徐堉峰(2009)以抖落法調查觀霧地區樹冠層鱗翅目毛蟲及鞘翅目昆蟲，發現研究期間的3-9月份，各月份從卡氏槭及赤楊等闊葉樹樹種所採樣的物種種類及數量均遠高於人工林的柳杉。是以，推測在人工林環境中，食物資源而非巢洞可能為鳥類繁殖的限制因子。

## 第三節 繁殖鳥巢潛在捕食者

本年度記錄多筆鳥巢被捕食者捕食後遺留的痕跡，由殘存的雛鳥翅膀或腳殘體推測應為哺乳動物所為。而透過針孔錄影，本年度首次記錄黑眉錦蛇與條紋松

鼠進入巢箱內捕食雛鳥。黑眉錦蛇為臺灣特有亞種，分布在臺灣 2000 公尺以下中低海拔，為觀霧地區首次紀錄；而過去在其他研究，曾記錄會掠食洞巢鳥類的蛇類為臭青公(*Elaphe carinata*) (蕭明堂，2008a)；另一方面，條紋松鼠為中低海拔常見的小型哺乳動物。雖在國外文獻指出(Landry, 1970; Callahan, 1993)，樹松鼠(tree squirrel)、地松鼠(ground squirrel)及花栗鼠(chipmunk)等松鼠科物種均可能捕食鳥巢的蛋或雛鳥，然而已知紀錄多為前二者，花栗鼠屬的紀錄較少；而臺灣松鼠科的物種研究相當有限，於玉山的動物《哺乳類》乙書(李嘉鑫，1988)，條紋松鼠的食性紀錄為嫩葉、嫩芽、花瓣、果實種籽及昆蟲，未曾記錄捕食雛鳥，是以，本筆花栗鼠屬之條紋松鼠捕食青背山雀雛鳥之紀錄有其價值。

Callahan(1993)指出松鼠科攝食動物性蛋白的可能原因有三個，其一為滿足繁殖期的雌鼠較多的蛋白質或礦物質之營養需求；第二為環境中植物資源可能隨著季節逐漸減少，因此增加動物性食物的攝取；其三為領域防衛或生殖等競爭下造成，目的為巢洞或領域等爭奪，而非動物性蛋白質。由於本研究所記錄的捕食事件發生在 6 月份，非植物資源缺乏的冬季，松鼠捕食鳥巢後，也未在該樣區利用巢箱繁殖，因此推測捕食的原因較可能與雌鼠繁殖上的營養需求有關。

本年度利用自動相機記錄到赤腹松鼠(樹松鼠屬)，其也可能是鳥巢的潛在捕食者，惟赤腹松鼠體型較大，若不啃咬巢箱洞口，無法進入巢內捕食，而在目前被捕食的巢箱均無啣齒目動物啃咬巢箱的痕跡，故為赤腹松鼠捕食的可能性較低。另外，在 2011 年曾記錄高山白腹鼠出沒於巢箱中，其亦是鳥巢的潛在捕食者。另一方面，本年度發現一筆臺灣管鼻蝠於繁殖季前利用鳥巢箱棲息的案例，臺灣管鼻蝠為觀霧地區曾記錄的物種，且於 6-8 月、10-11 月曾被記錄利用蝙蝠巢箱棲息(林良恭，2009)。雖然蝙蝠棲息巢洞的月份與鳥類繁殖季重疊，然而自 2009 年開始至今只有一筆蝙蝠利用鳥巢箱之紀錄，推測其利用鳥巢箱棲息之比例低，應與鳥類利用無衝突。

## 第四節 存活率及棲地忠誠度

2010-2012 年間，每年利用巢箱繁殖的青背山雀族群，部分為前一年所繫放的個體，另有部分為無腳環的個體，由於各年度研究樣區所有繁殖巢的成鳥及雛

鳥均會上環，是以推測無腳環的個體可能為其他地區遷入的個體；在離巢雛鳥的部分，目前只有 2011 年 2 筆前一年離巢雛鳥播遷到其他樣區繁殖之紀錄，其餘繫放的雛鳥均未再發現。以 Program Mark 軟體計算成鳥及離巢雛鳥的存活率，成鳥存活率為 0.44，顯著高於離巢雛鳥存活率(0.02)。本研究所計算之青背山雀成鳥存活率低於孫元勳(2012)於雪山地區繫放的酒紅朱雀雄鳥存活率 0.672，而與栗背林鴿成鳥(0.41)較相近，推測為不同鳥種生活史策略不同所致；在生活史策略上，較早成熟的鳥種其窩卵數較高，但存活率低，而較晚熟的鳥種壽命較長而窩卵數小(Saether and Bakke, 2000)。青背山雀離巢雛鳥隔年即可參與繁殖，窩卵數為 4-7 枚，且一年可繁殖兩窩，屬於較早成熟的鳥種，而酒紅朱雀離巢雛鳥須到第三年才可繁殖，則屬於較晚成熟的鳥種，故兩者在存活率上也有不同。另外，本研究青背山雀離巢雛鳥的存活率遠低於酒紅朱雀褐色羽色(雌鳥及幼鳥，存活率 0.299)和栗背林鴿幼鳥(0.21)(孫元勳，2012)，推測為不同研究定義“雛/幼鳥”之差異所致。由於雛鳥離巢後第一周內死亡率達九成，孫元勳(2012)所繫放的幼鳥為離巢後已在巢外活動一陣子的個體，故其回收率遠高於本研究的族群。

另一方面，本研究發現同一隻雌鳥繁殖巢位在不同年間或同一年不同繁殖期間的距離，分別為 44.7 公尺及 73.7 公尺，相較以領域描圖法繪製出的青背山雀領域半徑約 50 至 60 公尺(Lin, 2006)，以及離巢雛鳥播遷距離 500-1500 公尺(蕭明堂，2011)來看，同一隻雌鳥個體在不同年間或同一年不同繁殖季間的繁殖距離並不大，顯示在觀霧地區的繁殖族群對於繁殖棲地有相當的忠誠度，與奧萬大青背山雀的研究結果相仿(姚正得，2010b)。另外，本年度記錄到一筆去年配對的個體，於今年雄、雌鳥各自更換新的配偶繁殖之離婚案例，於國外研究中，離婚的發生可能與繁殖失敗有關，雖目前只一筆紀錄，然為臺灣本島青背山雀物種的最新資訊。

## 第四章 結論與建議

### 第一節 結論

本研究累積 2009 至 2012 年巢箱繁殖鳥類資料發現，鳥類產卵及繁殖時間與早春氣溫的相關，4 月 1 日至 5 月 20 日期間氣溫對於青背山雀的產卵時間有最大的影響，而 4 月 11 日至 5 月 20 日期間氣溫對棕面鶯的產卵時間有最大的影響，並且二鳥種對氣溫的敏感程度有所差異。青背山雀與棕面鶯為觀霧地區 2009 至 2012 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，適合做為未來觀霧地區物候研究之監測指標。

在繁殖鳥巢的監測上，發現在不同林相下，山雀科鳥類與棕面鶯繁殖比例不同，次生林、天然林高於人工林環境。在交界林的賞鳥步道，巢洞可能為鳥類繁殖之限制因子，二類群鳥類在巢箱利用比例上互為消長；而在人工林環境，除巢洞外尚有其他因子限制鳥類的繁殖。另外，透過針孔錄影記錄，首次觀察黑眉錦蛇與條紋松鼠捕食雛鳥；在鳥類繫放方面，由 2009 至 2012 年的繫放得知，青背山雀成鳥存活率為 0.44，屬早熟性鳥種，成鳥在不同年間呈現棲地的忠實性，並且本年度發現一巢青背山雀離婚的案例。這些發現均可做為解說教育素材，提供國家公園在地監測研究的新知。

## 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。目前四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。

## 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、巢箱內的高山白腹鼠(2011 年紀錄)

六、於巢箱出沒的其他脊椎動物



圖 43、條紋松鼠的巢材堆滿巢箱



圖 44、一隻條紋松鼠躲在巢箱



圖 45、於巢箱內繁殖的二隻條紋松鼠幼鼠



圖 46、兩隻艾氏樹蛙出現在巢箱(2011 年紀錄)



圖 47、於巢箱內棲息的臺灣管鼻蝠



圖 48、於巢箱內棲息的臺灣管鼻蝠

七、於巢箱出沒的膜翅目昆蟲



圖 49、大量東方蜜蜂出現於巢箱中



圖 50、東方蜜蜂築成的巢，蜜蜂已消失



圖 51、築巢中的胡蜂巢



圖 52、熊蜂利用山雀科使用過的苔蘚巢材

## 參考書目

- 王海濤、高瑋。2002。次級洞巢鳥對次生林天然樹洞的利用。動物學研究 23：136–140。
- 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。2003。雪霸國家公園鳥類相之調查—觀霧地區。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。
- 李嘉鑫。1988。玉山的動物《哺乳類》。內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 林良恭。2008。雪霸國家公園觀霧地區蝙蝠族群調查及蝙蝠巢箱設置。雪霸國家公園管理處。
- 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。
- 徐堉峰(2009) 雪霸國家公園觀霧地區陸生昆蟲相調查及監測模式建立。雪霸國家公園管理處。
- 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、莊美真、王穎。2008a。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。
- 蕭明堂、莊美真、王穎。2008b。太魯閣國家公園關原地區鳥類利用巢箱之繁殖與棲息。師大生物學報 43: 45-54。
- Saether, B.-E. and O. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
- 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.
- Callahan, J. R. 1993. Squirrels as predators. *Creat Basin Naturalist* 53: 137-144.
- Cartwright, K. St. G. and W. P. K. Findlay. 1958. Decay of timber and its prevention. HMSO, London.
- Crick, H. Q. P., C. Dudley, D. E. Glue and D. L. Thomson. 1997. UK birds are laying

- eggs earlier. *Nature* 388: 526.
- Landry, S. O. Jr. 1970. The Rodentia as Omnivores. *The Quarterly Review of Biology* 45: 351–372.
- Lin, C.-W., 2006. Studying breeding bird densities in Meifeng area by territory mapping. Master's thesis, National Taiwan University, Taiwan.
- Manolis, J. C., D. E. Andersen and F.J. Cuthbert. 2000. Uncertain nest fates in songbirds studies and variation in Mayfield estimation. *The Auk* 117: 615–626.
- Mayfield, H. F. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73: 255–261.
- Mayfield, H. F. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456–466.
- Newton, I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation* 70: 265–276.
- Perrins, C. M. and R. H. McCleery. 1989. Laying dates and clutch size in the great tit. *Wilson Bulletin* 101: 236–253.
- Ricklefs, R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978–983.
- 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.

