

10309 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

自行研究報告(103年度)

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自行研究報告

中華民國 103 年 12 月

103301020500G0001

# 雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱 鳥類繁殖生態監測 V

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 103 年 12 月

## 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	9
第一節 2014 年鳥類繁殖概述及歷年比較	9
第二節 鳥巢繁殖成敗	16
第三節 青背山雀成鳥存活率	23
第三章 討論	25
第一節 鳥類繁殖與天氣之關連	25
第二節 繁殖鳥巢存活率	27
第三節 成鳥存活率與繁殖生產力	29
第四章 結論與建議	31
第一節 結論	31
第二節 建議	32
附錄一 觀霧地區利用巢箱鳥類及其他物種影像	33
附錄二 巢箱即時影像解說看版及現況	43
參考書目	45

表次

表 2-1 2009-2014 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀繁殖參數及日期 . . . . . 11

表 2-2 2009-2014 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯繁殖參數及日期 . . . . . 15

表 2-3 2010-2014 年青背山雀鳥巢逐日存活率之模式選擇結果 . . . . . 17

表 2-4 2010-2014 年青背山雀鳥巢逐日存活率最佳模式之參數估計 . . . . . 18

表 2-5 2010-2014 年棕面鶯鳥巢逐日存活率之模式選擇結果 . . . . . 21

表 2-6 2010-2014 年棕面鶯鳥巢逐日存活率於最佳及次佳模式之參數估計 . . . . . 22

表 2-7 2009-2014 年青背山雀成鳥存活率之模式選擇結果 . . . . . 23

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 . . . . .	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 2-1	2009 年-2014 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布 . . . . .	10
圖 2-2	青背山雀及棕面鶯第一波繁殖巢產卵日與三月份月均溫之關聯 . . . . .	12
圖 2-3	2009 年-2014 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布 . . . . .	14
圖 2-4	2010-2014 年青背山雀鳥巢逐日存活率隨日齡之變化 . . . . .	19
圖 2-5	2010-2014 年青背山雀鳥巢逐日存活率與日均溫、極端降雨之關聯 . . . . .	19

## 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(2010–2013)於觀霧地區設置的巢箱，進行繁殖鳥類監測，年度工作重點有二：(1) 檢視各年間青背山雀與棕面鶯繁殖起始時間、產卵季長度與早春溫度及降雨之關聯；(2) 以 MARK 軟體估算鳥巢逐日存活率以及成鳥存活率，進而估算族群成長率 $\lambda$ 。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，以及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，於繁殖季前的3月，每兩星期巡巢乙次，於4–8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、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2014年繁殖季共記錄8巢青背山雀(*Parus monticolus*)及15巢棕面鶯(*Abroscopus albogularis*)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，而與春季降雨較無關；

二鳥種的產卵季長度亦與春季降雨、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。二鳥種的繁殖物候對溫度反應程度略不同，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 2010–2014 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；在低溫又大雨的天氣，青背山雀存活率將更進一步降低。鳥巢逐日存活率隨日齡變化，反應在各繁殖階段中，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的影響。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。

研究結果顯示青背山雀經歷 40 天繁殖期之繁殖成功率為  $0.76 \pm 0.08$ ，棕面鶯經歷 38 天繁殖期之繁殖成功率則為  $0.69 \pm 0.07$ ；青背山雀成鳥年間存活率為  $0.39 \pm 0.06$ 。由此些資訊推估青背山雀族群欲達到平衡(族群成長率 $\geq 1$ )，第一波繁殖成功的親鳥至少要有一半以上的比例(53%)進行第二波的繁殖。然而在 2009–2014 年間，一年兩巢的繁殖記錄只出現在 2011 年及 2014 年，在其餘年內，青背山雀一年只繁殖一巢，原因尚不清楚。然而，此可能是造成近年青背山雀族群密度逐漸降低的原因。由國外案例推測，氣候變遷可能藉由影響昆蟲豐度在時間軸上的位移及長度，進一步影響鳥類繁殖第二巢的比例、年生產力，以及族群動態。

#### 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。目前六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, 2009–2014. From the beginning of April to the end of August, we checked nestboxes weekly and recorded the content of nestboxes and activities of birds. Eight Green-backed Tit (*Parus monticolus*) nests and Fifteen Rufous-faced Warbler (*Abroscopus albogularis*) nests were recorded throughout the 2014 breeding season. Comparisons of breeding data with previous studies, we found that the timing of egg-laying of Green-backed Tits was affected by March mean temperature, but not February mean temperature or February- March rainfall. A similar relationship was also found in Rufous-faced Warblers, but less closely. 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 2010–2014. Results showed that nest survival for both species declined under extreme heavy rainfall (daily precipitation amount > 20 mm), but not varied lineally or nonlinearly with daily precipitation amount. Moreover, daily survival rate for Green-backed Tits was further lower under cold weather accompanied with heavy rains. Nest age was the most important factor affecting daily survival rate for Green-backed Tits. Age-specific variations in nest survival may represent net effects of multiple factors affecting survival, including susceptibility of parents to disturbance and predators, intensity of nest defense by parents, thermoregulatory capabilities and protective feathering of nestlings, visual and auditory cues influence predator risk, such as parental foraging trips and nestling begging. In addition, regularly visiting nests had a strong negative effect on nest survival for both species. On the other hand, 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 2010–2014 was  $0.76 \pm 0.08$ , and the probability of a nest surviving the entire 38-d period for Rufous-faced Warblers was  $0.69 \pm 0.07$ . In addition, adult survival for Green-backed Tits was  $0.39 \pm 0.06$ . Based on the parameters mentioned above, we estimated population growth for Green-backed Tits by calculating the finite rate of growth  $\lambda$ , and found the probability of double brooding having an important role on annual fecundity. The lowest estimates of probability of producing a second clutch required to offset mortality was 53%. However, the second clutch only occurred in 2011 and 2014 during our study period. What caused a lack of second clutch in other years is unclear, but this might be a cause in population declines of the two species. Further studies are needed to better understand annual variation of invertebrate abundance on which birds feed, and its influence on the timing of bird breeding.

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.

## 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；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。

多數鳥類繁殖的生殖腺發育及荷爾蒙釋放主要由光週期(日照)所驅動，即便是在熱帶光週期變化不明顯的地區依舊如此(Dawson 2008)。環境的變化則提供輔助的資訊，使鳥類能更正確地在合適的時機產卵(Dawson 2008, Wikelski et al. 2000)。在熱帶及亞熱帶地區，季節性的降雨為鳥類繁殖的驅動力，因為季節性降雨促使植物生長、昆蟲豐度的增加(Wolda 1978, Poullin et al. 1992)，進而增加鳥類的繁殖活動(Wikelski et al. 2000, Boulton et al. 2011, Styrsky and Brawn 2011)。臺灣位於熱帶與亞熱帶的交界，Chang et al. (2013)指出春季降雨量(2-3月)影響全島的植物生長，在春季降雨高、較濕潤的年中，植物較早開始生長，有較長的生長季，以及較高的初級生產力。然而植物生長的增加能否進一步促進更高營養階層的生物(亦即昆蟲及鳥類)之繁殖活動並不清楚；另一方面，臺灣高山的氣候特性為低溫及高濕度，而在高緯度具明顯季節性溫度變化的溫帶地區，鳥類的繁殖則與早春的溫度相關聯(Dunn and Winkler 2010)。是以，臺灣亞熱帶高山地區的鳥類，其繁殖受早春降雨或溫度所影響，有待進一步確認。

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，2009 a, 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，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。在後續2010-2013年，鳥巢箱的繁殖監測亦持續進行，並已累積多項基礎的繁殖生物學資訊(蕭明堂，2010-2013)。本研究擬延續先前的鳥巢箱監測工作，並從多年所累積的資料，檢視各年間青背山雀與棕面鶯

繁殖起始時間、產卵季長度與早春降雨或溫度之關聯；另外，依據特生中心繁殖鳥類調查成果顯示：近年(2009–2012 年)全島的青背山雀與棕面鶯並多種高山鳥類之繁殖密度呈現持續下降之趨勢(Ko et al. 2013)。是以，計算這些鳥種的族群成長率( $\lambda$ )，以釐清族群的動態變化為必要之工作(Flaspohler et al. 2001)。又，族群成長率的估算上，鳥巢繁殖成功率與成鳥存活率為必要的參數。因此，年度工作的另一個重點為以 MARK 軟體(Dinsmore et al. 2002)估算成鳥存活率以及鳥巢繁殖成功率，其中在鳥巢繁殖成功率的分析中，將考量氣候因子、極端天候事件，以及時、空間變數，如年、鳥巢日齡、棲地類型等因子，以釐清在氣候持續變遷的環境中，二鳥種可能面臨的威脅。

## 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(2010–2013)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，2012 年度又增設 18 個巢箱。另本年度於雪霸農場增設 15 個巢箱，9 個設在次生林，6 個設於柳杉人工林。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。

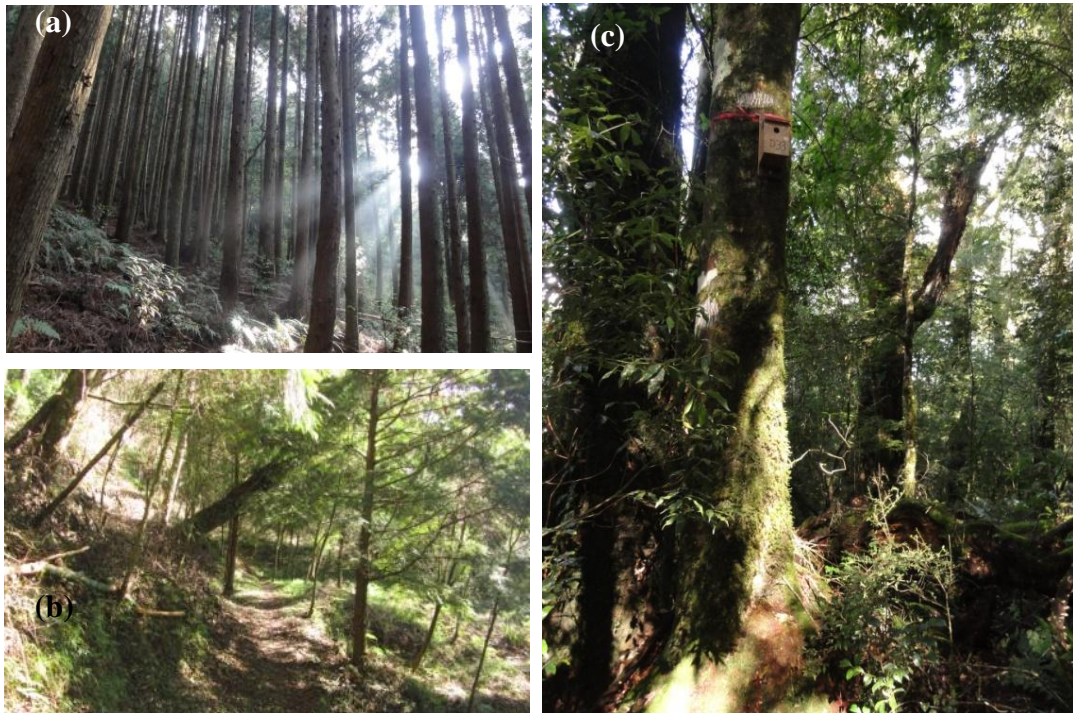


圖 1-1、觀霧地區設置巢箱之(a)柳杉林樣區、(b)步道樣區及(c)天然林樣區現況。

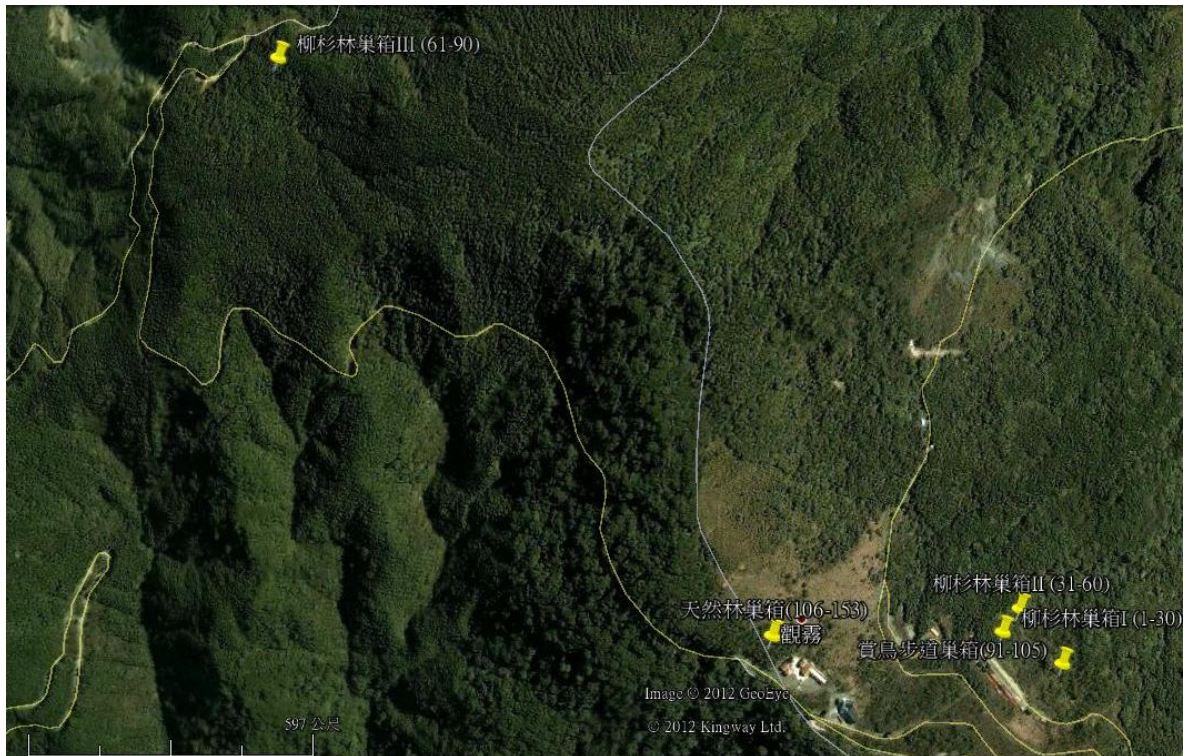


圖 1-2、雪霸國家公園觀霧地區鳥巢箱樣區之地理位置。

## 二、鳥巢箱監測

於繁殖季前的3月，每兩星期巡巢乙次，於4月至8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、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，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」；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窩雛鳥(1年2巢)(蕭明堂，2011；姚正得，2010b)，然而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，並且該年巡巢頻率相對較低(一個月二次)，可能影響鳥巢繁殖成功的判斷(王穎，2009)，故於鳥巢繁殖物候分析及鳥巢存活率分析中只納入2010–2014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)計算鳥巢繁殖成功率(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(S)後，乘以繁殖天數(D)次方，即為鳥巢繁殖成功率( $S^D$ )。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2010–2014年觀察記錄，青背山雀最早開始繁殖日為3月22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22日至8月10日，共142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2010–2014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2010年至2014年共5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)：巢箱分別設置於天然林闊葉林與人工柳杉林，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。
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. 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。
5. 極端降雨(HEAVYRAIN)：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，其占2010年至2014年4–8月日降雨量紀錄之前85%。
6. 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。
7. 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。

8. 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<sub>c</sub>值，AIC<sub>c</sub>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<sub>c</sub>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、成鳥存活率分析

以MARK軟體的live recapture (CJS)模組計算2009–2014年間，青背山雀成鳥存活率 (White and Burnham 1999)。將雄、雌鳥分成不同組別(group)，並考量存活率(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<sub>c</sub>值，AIC<sub>c</sub>值較小表示為較佳的模式。

## 第二章 研究結果

### 第一節 2014年鳥類繁殖概述及歷年比較

2014年利用巢箱繁殖的鳥類共計8巢青背山雀和15巢棕面鶯。除前述鳥種外，觀霧地區過往曾紀錄會利用巢箱繁殖的物種有黃山雀(*P. holsti*)、煤山雀(*P. ater*)、條紋松鼠(*Tamias maritimus formosanus*)，曾出現在巢箱的捕食者則有條紋松鼠、黑眉錦蛇(*Elaphe taeniura friesi*)及高山白腹鼠(*Niviventer culturatus*)，其他會利用巢箱的物種包括：臺灣管鼻蝠(*Murina puta*)、艾氏樹蛙(*Kurixalus eiffingeri*)、東方蜜蜂(*Apis cerana*)、熊蜂、胡蜂等；各鳥種各階段繁殖影像及歷年紀錄使用巢箱之物種影像參見附錄一。另外，於2014年研究期間所架設針孔錄影，除提供研究資料收集外，亦將鳥巢繁殖的即時影像呈現於遊客中心服務臺，並設置簡易的解說看板，發揮鳥巢箱於解說教育之功能，2014年共撥出三場次(巢)青背山雀及一場次棕面鶯育雛即時影像，所撥出的四巢均成功離巢(附錄二)。

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

2014年青背山雀繁植物候如圖2-1(f)，最早繁殖鳥巢之產卵日為3月29日，第一波繁殖期平均產卵日則為4月4日，綜觀歷年(2009-2014年)最早繁殖鳥巢之產卵日則介於3月24日至4月13日間，第一波繁殖期平均產卵日則如表2-1所示。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,  $F_{1,3} = 17.52$ ,  $P = 0.025$ ,  $r^2 = 0.85$ , 圖2-2)，但與2月份月均溫(ANOVA,  $F_{1,3} = 1.20$ ,  $P = 0.35$ ,  $r^2 = 0.29$ )、2-3月降水量無關(ANOVA,  $F_{1,3} = 0.03$ ,  $P = 0.88$ ,  $r^2 = 0.008$ )。

2014年青背山雀繁殖密度為0.6對/公頃，為歷年最低(其他各年約1-2對/公頃)，但2014年產卵季的長度則長於其他年度，較長的產卵季主要歸因於2014年一對繁殖親鳥一年三巢的繁殖，其第三巢延續至8月10日才離巢所致。而該繁殖對於今年所繁殖的三巢均成功離巢。各年間產卵季的長度並未與早春2月、3月份的月均溫、2-3月降雨關聯(ANOVA, all  $P_s > 0.25$ ,  $r^2 < 0.40$ )，若扣除2009年較晚架設巢箱之資料後，2010-2014年平均產卵季長度為 $84.4 \pm 16.6$ 天。另外，青背山雀的窩卵數為4-7枚，年間變異不大。

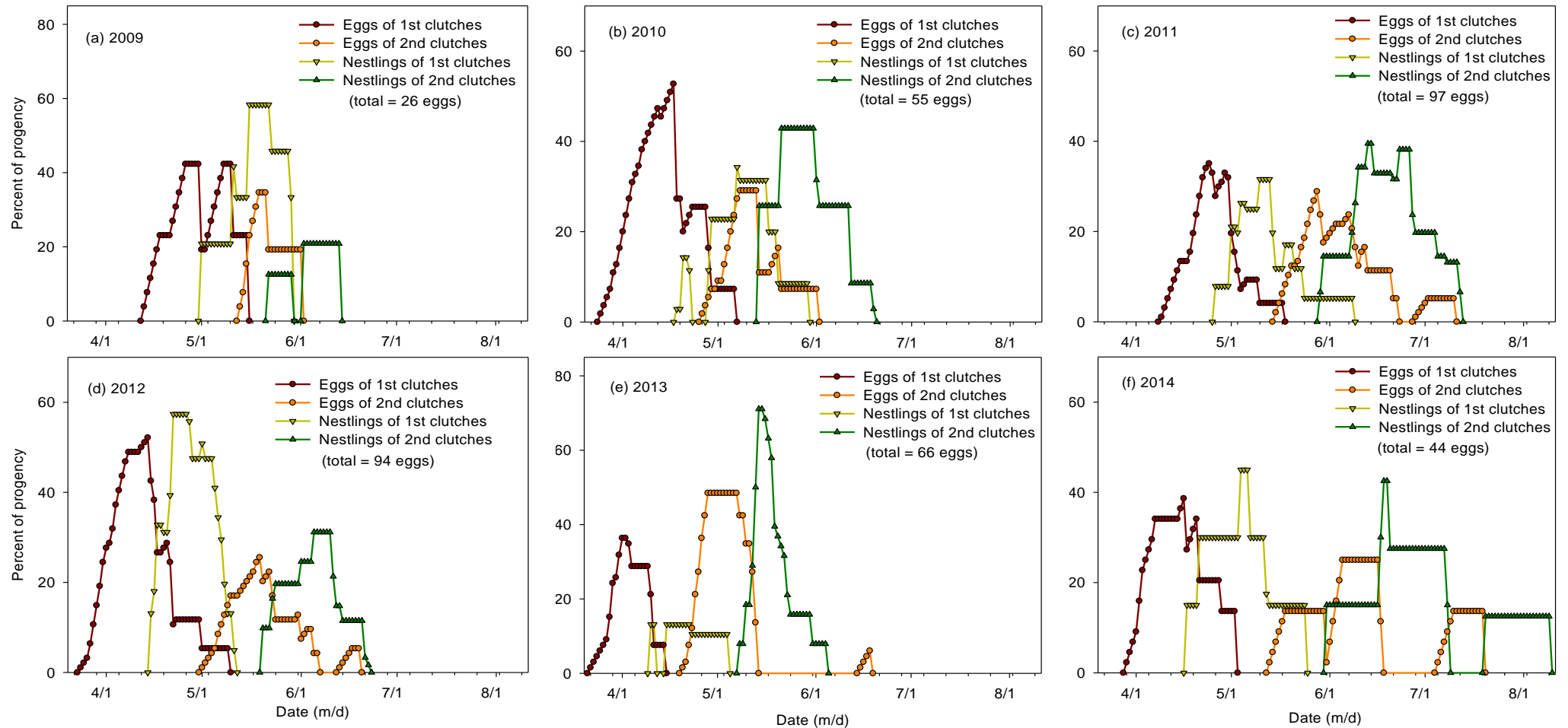


圖 2-1、2009-2014 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布(a-f)。

表 2-1、2009–2014 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀繁殖參數及日期

Parameter	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Number of nest	5	11	20	19	16	8
Breeding density (pair/ha)	1.7	1.5	1.6	1.7	1.3	0.6
Mean clutch size ( $\pm$ SD)	5.2 $\pm$ 0.84	5.09 $\pm$ 0.83	5.28 $\pm$ 0.83	5.17 $\pm$ 0.71	4.85 $\pm$ 0.55	5.63 $\pm$ 0.74
Mean brood size ( $\pm$ SD)	4.5 $\pm$ 1	3.89 $\pm$ 1.36	5.07 $\pm$ 0.80	4.23 $\pm$ 1.17	4.22 $\pm$ 0.83	5.71 $\pm$ 0.49
Hatching success (% $\pm$ SD)	0.92 $\pm$ 0.12	0.79 $\pm$ 0.25	0.95 $\pm$ 0.08	0.81 $\pm$ 0.19	0.90 $\pm$ 0.12	0.98 $\pm$ 0.06
Mean laying date at the first attempt <sup>a</sup> ( $\pm$ SD)	22.62 $\pm$ 10.02	5.29 $\pm$ 9.18	20.3 $\pm$ 7.56	1.67 $\pm$ 7.71	-3.00 $\pm$ 3.02	4.25 $\pm$ 7.41
Laying season (days)	37	58	85	86	89	104

<sup>a</sup> April date: 1 April = 1

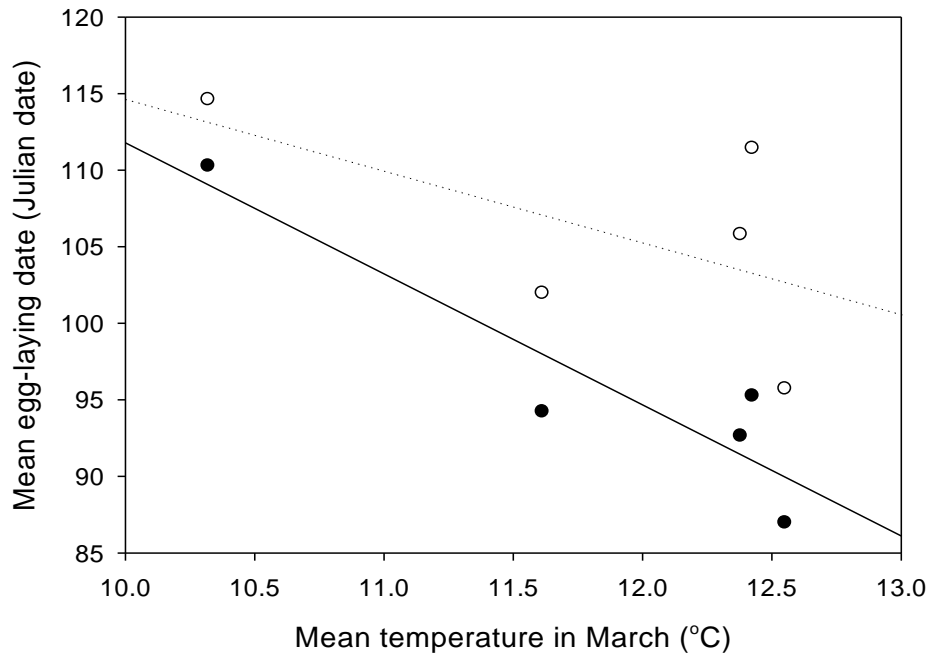


圖 2-2、青背山雀(實心圓)及棕面鶯(空心圓)第一波繁殖巢產卵日與三月份月均溫之關聯。實線及虛線分別代表青背山雀(斜率為 $-8.56 \pm 2.05$ )及棕面鶯(斜率為 $-4.69 \pm 3.76$ )之線性回歸關係。

## 二、棕面鶯

2014年棕面鶯繁殖物候如圖2-3(f)，最早繁殖鳥巢之產卵日為3月31日，第一波繁殖季平均產卵日則為4月12日，綜觀歷年(2009–2014年)最早繁殖鳥巢之產卵日則介於3月27日至4月14日間，第一波繁殖季平均產卵日則如表2-2所示。棕面鶯第一波繁殖期的平均產卵日雖與3月份月均溫呈負相關，但未達統計顯著(ANOVA,  $F_{1,3} = 1.55$ ,  $P = 0.30$ ,  $r^2 = 0.34$ , 圖2-2)，其與2月份月均溫、2-3月降水量亦無顯著相關(ANOVA, all  $P_s > 0.30$ ,  $r^2 < 0.50$ )。

2014年棕面鶯繁殖密度(1.3對/公頃)雖略高於2013年(0.8對/公頃)，但仍為歷年的次低，歷年繁殖密度則以2010年為最高(3.5對/公頃)。2014年產卵季略長於其他年度，雖然未進行棕面鶯繁殖成鳥的繫放，但推測觀霧地區的棕面鶯也具有一年繁殖三巢的情形。間接證據為2014年天然林樣區有三巢棕面鶯繁殖在相近的巢箱區，但繁殖時間無重疊，較晚開始的第二、三巢開始築巢約略為周邊前一巢雛鳥離巢後的10天，推測可能為同一對棕面鶯所繁殖，而所繁殖的三巢均成功離巢。各年間棕面鶯產卵季的長度未與早春2月、3月份月均溫、2-3月降雨關聯(ANOVA, all  $P_s > 0.30$ ,  $r^2 < 0.50$ )，2009–2014年平均產卵季長度為 $91.0 \pm 7.4$ 天。另外，棕面鶯的窩卵數為4–5枚，年間變異不大。



雪霸國家公園觀霧地區利用巢箱鳥類繁殖生態監測 V

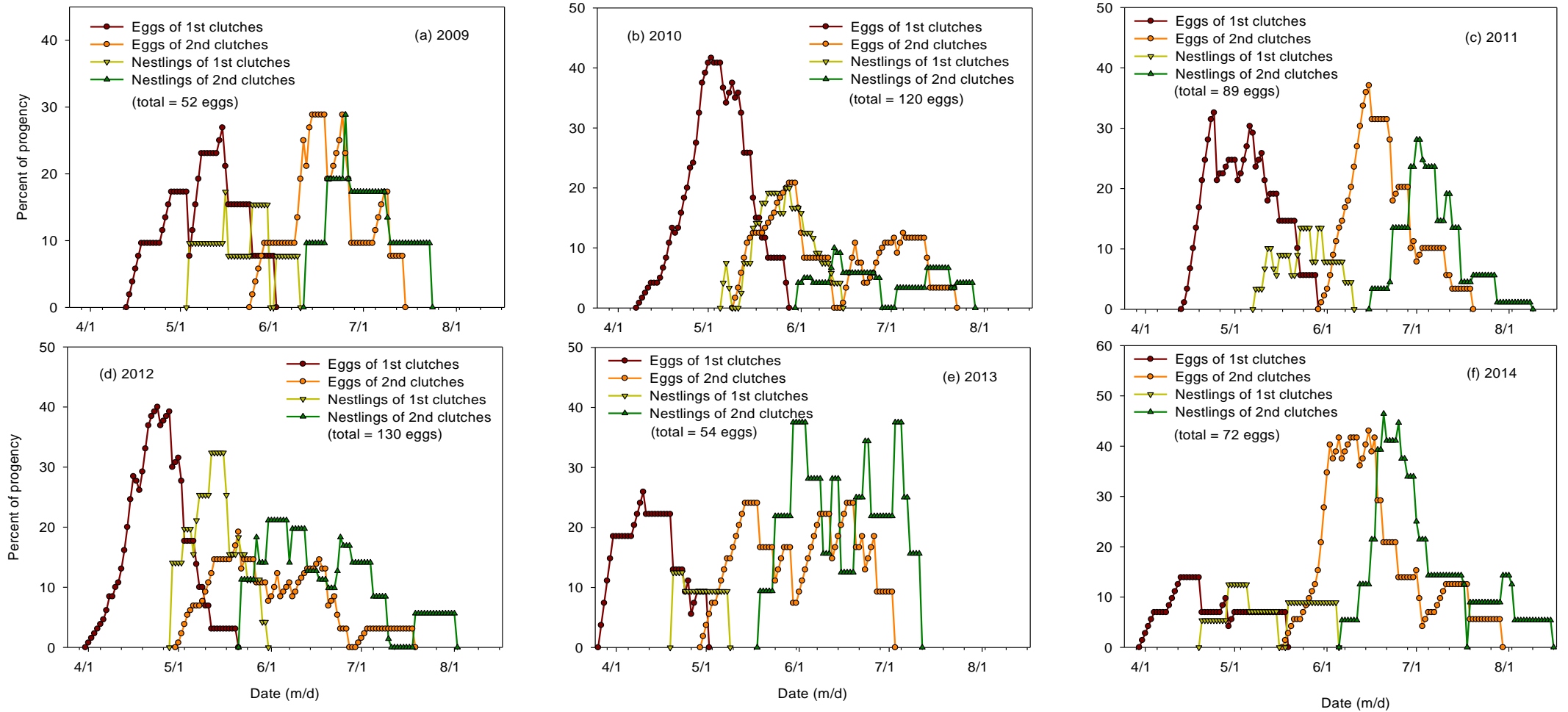


圖 2-3、2009-2014 年(a-f)觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布。

表 2-2、2009—2014 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
Number of nest	12	27	20	34	12	15
Breeding density (pair/ha)	2	3.5	1.8	2.2	0.8	1.3
Mean clutch size	4.55 ± 0.52	4.60 ± 0.50	4.63 ± 0.50	4.44 ± 0.51	4.50 ± 0.52	4.87 ± 0.52
Mean brood size	4.63 ± 0.52	3.37 ± 1.21	3.38 ± 1.15	3.94 ± 0.80	3.88 ± 0.83	4.14 ± 0.86
Hatching success (%)	0.98 ± 0.07	0.74 ± 0.25	0.74 ± 0.24	0.89 ± 0.15	0.89 ± 0.16	0.85 ± 0.16
Mean laying date at the first attempt <sup>a</sup> (±SD)	27.25 ± 10.01	21.46 ± 5.91	24.64 ± 9.12	14.83 ± 6.90	5.75 ± 13.23	12.00 ± 13.75
Laying season (days)	87	89	81	94	92	103

<sup>a</sup> April date: 1 April = 1

## 第二節 鳥巢繁殖成敗

### 一、青背山雀

從 2010 年至 2014 年共監測 74 巢青背山雀繁殖巢，扣除資料不足的巢後，共計 73 巢，計 1,823 個觀察天(exposure days)用於 MARK 軟體分析鳥巢存活率。其中 96% 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”、”日齡三次方”、”極端降雨”、”日均溫”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( $\Delta AIC_c$  值上升)，但其參數估計值涵蓋 0，代表參數估算有不準確性；”日齡三次方”的因子代表鳥巢逐日存活率隨日齡波動(圖 2-4)，在產卵期最低，於孵卵期逐漸增加，於雛鳥孵出後至育雛中期又再下降，在雛鳥日齡為 7 天左右降至最低點，而後又再上升。鳥巢存活率受降雨所影響，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 2-3，2-4)；”日均溫”亦影響鳥巢存活率，在低溫且極端降雨的環境，存活率會更進一步下降(圖 2-5)。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( $\beta = -1.07 \pm 0.45$ ，表 2-4)，表示巡巢的干擾對鳥存活率為負面影響，但架設錄影器材則否。最後，模式不支持加入”棲地”的因子，在天然林鳥巢的逐日存活率為  $0.981 \pm 0.005$ ，在人工林鳥巢則為  $0.984 \pm 0.004$ ，兩者無顯著差異(LR test,  $\chi^2_1 = 0.24$ ,  $P = 0.63$ )。

以最佳模式所得的邏輯斯(Logistic)回歸函數計算完整繁殖一巢之繁殖成功率(period survival)，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、日均溫、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。所預測青背山雀經歷 40 天的繁殖期之繁殖成功率為  $0.76 \pm 0.08$ 。

表 2-3、2010-2014 年青背山雀鳥巢逐日存活率之模式選擇結果

Model	K	AIC <sub>c</sub>	ΔAIC <sub>c</sub>	w <sub>i</sub>
YEAR + AGE <sup>3</sup> + HEAVYRAIN + TEMP + VISIT	11	259.67	0.00	0.74
YEAR + AGE <sup>3</sup> + HEAVYRAIN + TEMP	10	263.33	3.66	0.12
YEAR + AGE <sup>3</sup> + TEMP	9	264.93	5.26	0.05
YEAR + AGE <sup>3</sup> + HEAVYRAIN + TEMP + VIDEO	11	265.33	5.66	0.04
YEAR + AGE <sup>3</sup> + HEAVYRAIN	9	266.25	6.59	0.03
YEAR + AGE <sup>3</sup>	8	270.11	10.45	0.00
YEAR + AGE <sup>3</sup> + PRECIPTION <sup>2</sup>	10	270.14	10.47	0.00
YEAR + AGE <sup>3</sup> + PRECIPTION	9	271.37	11.70	0.00
YEAR + AGE <sup>3</sup> + PRECIPTION <sup>3</sup>	11	271.45	11.78	0.00
YEAR	5	288.29	28.62	0.00
YEAR + AGE	6	290.06	30.39	0.00
YEAR + AGE <sup>2</sup>	7	291.48	31.81	0.00
CONSTANT	1	292.06	32.39	0.00
HABITAT	2	293.82	34.16	0.00

註：模式排序依據 ΔAIC<sub>c</sub> 值由最佳適合模式開始，由上往下排序，ΔAIC<sub>c</sub> 為兩模式之間 AIC<sub>c</sub> 值之差；AIC<sub>c</sub> 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<sub>i</sub> 為所有模式中每個模式的相對機率，其總和為 1。

表 2-4、2010-2014 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	-1.041 (1.511)	-4.003 to 1.921
YEAR <sub>[2014]</sub> <sup>a</sup>	1.406 (1.136)	-0.820 to 3.632
YEAR <sub>[2013]</sub> <sup>a</sup>	-0.626 (0.615)	-1.831 to 0.579
YEAR <sub>[2012]</sub> <sup>a</sup>	0.237 (0.636)	-1.010 to 1.484
YEAR <sub>[2011]</sub> <sup>a</sup>	-0.491 (0.653)	-1.771 to 0.789
AGE	0.846 (0.213)	0.428 to 1.264
AGE <sup>2</sup>	-0.057 (0.015)	-0.086 to -0.028
AGE <sup>3</sup>	0.0010 (0.0003)	0.0005 to 0.0016
HEAVYRAIN	-0.989 (0.467)	-1.905 to -0.073
TEMP	0.220 (0.094)	0.035 to 0.405
VISIT	-1.073 (0.449)	-1.953 to -0.193

<sup>a</sup> 年的因子以 2010 年作為基底(baseline)。

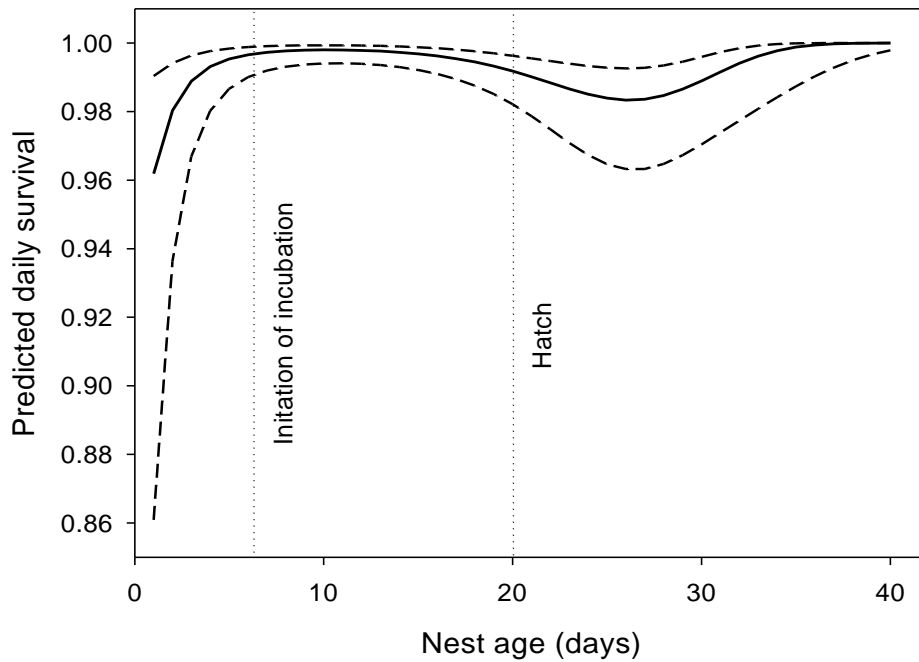


圖 2-4、2010–2014 年青背山雀鳥巢逐日存活率隨日齡之變化。實線表示估計值，虛線表示 95%信賴區間。

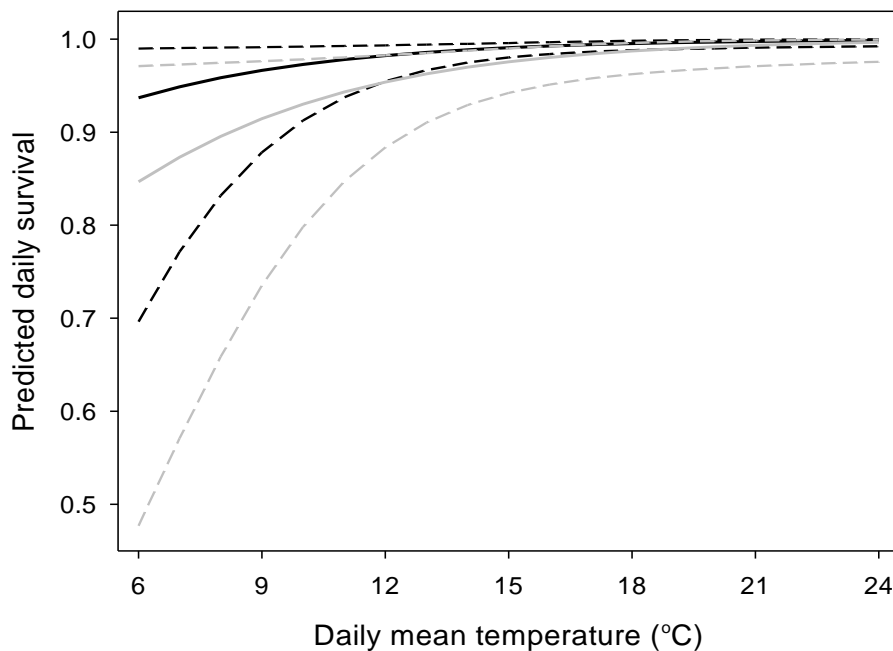


圖 2-5、2010–2014 年青背山雀鳥巢逐日存活率與日均溫、極端降雨之關聯。灰色線表示具極端降雨、黑色線則表不具極端降雨的環境；實線表示估計值，虛線表示 95%信賴區間。

## 二、棕面鶯

從 2010 年至 2014 年共監測 108 巢棕面鶯繁殖巢，扣除資料不足的巢後，共計 105 巢，計 2,595 個觀察天(exposure days)用於 MARK 軟體分析鳥巢存活率，其中 59%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，鳥巢逐日存活率為”年”及”日齡三次方”的函數，最佳模式及次佳模式都涵蓋這兩項因子，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)。天氣因子對鳥巢存活率具有顯著影響，最佳及次佳模式分別涵蓋”極端降雨”及”日均溫”等因子，然而次佳模式的”日均溫”因子其參數估計涵蓋 0，表示模式具不穩定性。”日降雨量”的一次線性及二次、三次非線性關係則非重要因子。另外，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( $\beta = -1.51 \pm 0.47$ ，表 2-6)，表示巡巢對於鳥巢存活率有負面影響。最後，在天然林鳥巢的逐日存活率為  $0.981 \pm 0.004$ ，在人工林鳥巢則為  $0.983 \pm 0.003$ ，兩者無顯著差異(LR test,  $\chi^2_1 = 0.21$ ,  $P = 0.65$ )，模式不支持加入”棲地”的因子。

由於  $\Delta AIC_c < 2$  的被支持模式不只一個(亦即有最佳模式及次佳模式)，因此我們採用被支持模式的平均係數，以避免模式篩選的不穩定性(Burnham and Anderson 2002)。以最佳模式及次佳模式所平均的係數估算完整繁殖一巢之繁殖成功率(period survival)，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、日均溫、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 天繁殖期之繁殖成功率為  $0.69 \pm 0.07$ 。

表 2-5、2010-2014 年棕面鷺鳥巢逐日存活率之模式選擇結果

Model	K	AIC <sub>c</sub>	ΔAIC <sub>c</sub>	w <sub>i</sub>
YEAR + AGE <sup>3</sup> + HEAVYRAIN + VISIT	10	357.35	0.00	0.62
YEAR + AGE <sup>3</sup> + TEMP+VISIT	10	358.51	1.17	0.34
YEAR + AGE <sup>3</sup> + TEMP	9	366.02	8.68	0.01
YEAR + AGE <sup>3</sup> + HEAVYRAIN	9	366.21	8.86	0.01
YEAR + AGE <sup>3</sup> + PRECIPTION <sup>2</sup>	10	366.45	9.10	0.01
YEAR + AGE <sup>3</sup>	8	367.13	9.78	0.00
YEAR + AGE <sup>3</sup> + PRECIPTION <sup>3</sup>	11	367.65	10.31	0.00
YEAR + AGE <sup>3</sup> + HEAVYRAIN + VIDEO	10	367.92	10.57	0.00
YEAR + AGE <sup>2</sup>	7	368.42	11.07	0.00
YEAR + AGE <sup>3</sup> + PRECIPTION	9	368.82	11.47	0.00
YEAR	5	371.64	14.29	0.00
YEAR + AGE	6	373.43	16.09	0.00
CONSTANT	1	378.60	21.25	0.00
HABITAT	2	380.39	23.04	0.00

註：模式排序依據 ΔAIC<sub>c</sub> 值由最佳適合模式開始，由上往下排序，ΔAIC<sub>c</sub> 為兩模式之間 AIC<sub>c</sub> 值之差；AIC<sub>c</sub> 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<sub>i</sub> 為所有模式中每個模式的相對機率，其總和為 1。



表 2-6、2010-2014 年棕面鶯鳥巢逐日存活率於最佳及次佳模式之參數估計

Parameter	Estimate (SE)	95% CI limits
The most support model		
Intercept	3.393 (0.741)	1.941 to 4.845
YEAR <sub>[2014]</sub> <sup>a</sup>	1.790 (0.763)	0.294 to 3.286
YEAR <sub>[2013]</sub> <sup>a</sup>	0.687 (0.576)	-0.442 to 1.816
YEAR <sub>[2012]</sub> <sup>a</sup>	-0.245 (0.354)	-0.939 to 0.448
YEAR <sub>[2011]</sub> <sup>a</sup>	0.697 (0.493)	-0.269 to 1.663
AGE	0.277 (0.151)	-0.020 to 0.573
AGE <sup>2</sup>	-0.014 (0.009)	-0.033 to 0.004
AGE <sup>3</sup>	0.0002 (0.0002)	-0.0001 to 0.0005
HEAVYRAIN	-0.880 (0.419)	-1.702 to -0.058
VISIT	-1.514 (0.467)	-2.429 to -0.598
The second support model		
Intercept	1.330 (1.424)	-1.461 to 4.120
YEAR <sub>[2014]</sub> <sup>a</sup>	1.732 (0.767)	0.229 to 3.236
YEAR <sub>[2013]</sub> <sup>a</sup>	0.733 (0.575)	-0.394 to 1.861
YEAR <sub>[2012]</sub> <sup>a</sup>	-0.244 (0.352)	-0.934 to 0.446
YEAR <sub>[2011]</sub> <sup>a</sup>	0.645 (0.493)	-0.322 to 1.612
AGE	0.264 (0.151)	-0.031 to 0.560
AGE <sup>2</sup>	-0.014 (0.009)	-0.033 to 0.004
AGE <sup>3</sup>	0.0002 (0.0002)	-0.0001 to 0.0005
TEMP	0.123 (0.079)	-0.032 to 0.277
VISIT	-1.442 (0.477)	-2.377 to -0.507

<sup>a</sup> 年的因子以 2010 年作為基底(baseline)。

### 第三節 青背山雀成鳥存活率

於 2009–2014 年間共繫放 47 隻利用巢箱繁殖的青背山雀成鳥(20 隻雄鳥、27 隻雌鳥)，以 MARK 軟體估算成鳥存活率，結果顯示如表 2-7，存活率不具年間差異 Phi(.)、觀察率不具年間差異 p(.)，且雄、雌鳥無差異的模式最被支持。所估算出的成鳥存活率為  $0.39 \pm 0.06$ 。

表 2-7、2009–2014 年青背山雀成鳥存活率之模式選擇結果

Model	Num. Par	AICc	Delta AICc	AICc Weights
Phi(.) p(.)	2	86.965	0.000	0.540
Phi(g) p(.)	3	89.045	2.080	0.191
Phi(.) p(g)	3	89.175	2.210	0.179
Phi(g) p(g)	4	91.333	4.368	0.061
Phi(t) p(.)	6	93.977	7.012	0.016
Phi(.) p(t)	6	95.842	8.877	0.006
Phi(t) p(g)	7	96.524	9.559	0.005
Phi(g) p(t)	7	98.271	11.306	0.002
Phi(t) p(t)	9	101.911	14.946	0.000
Phi(g*t) p(.)	10	102.710	15.745	0.000
Phi(g*t) p(g)	11	105.676	18.711	0.000
Phi(.) p(g*t)	10	106.294	19.329	0.000
Phi(g) p(g*t)	11	108.751	21.786	0.000
Phi(g*t) p(t)	13	111.980	25.015	0.000
Phi(t) p(g*t)	13	113.829	26.864	0.000
Phi(g*t) p(g*t)	16	122.485	35.520	0.000



## 第三章 討論

### 第一節 鳥類繁殖與天氣之關連

研究結果顯示，青背山雀的繁殖物候與三月份的月均溫相關，與春季降雨無關；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，青背山雀產卵日與溫度關係之斜率( $-8.56 \pm 2.05$ )高於多數已發表的溫帶物種(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，早春低溫可能直接影響雌鳥自身維持所需的能量(Stevenson and Bryant 2000)，以及產卵所需的營養累積；另一個解釋則為鳥類對年間環境變化的適應，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，而有最佳的存活率(Perrins and McCleery 1989)。過往，吾人曾以植物發芽及昆蟲發育之積溫和閾值模式來評估青背山雀與棕面鶯的年間繁殖物候變化(蕭明堂，2013)，不過，近年也有研究認為，鳥類繁殖所反映的資訊，為早春逐漸增加的溫度變化(increasing temperature)而非較高的溫度(Schaper et al. 2012)，並且溫度本身即為作用的因子，而非溫度透過影響其他物種物候(植物發芽、昆蟲豐度)，進而再影響鳥類的產卵(Schaper et al. 2011)。欲釐清早春溫度、昆蟲發育及鳥類繁殖三者間的關係，以及溫度變化對鳥類適存性(fitness)的可能影響，未來必要工作為累積昆蟲資源於年間豐度變化的資料。

早春3月份月均溫與產卵時間的關係亦見於棕面鶯，不過，其關係性較不顯著。可能的原因有二，其一為棕面鶯的繁殖略晚於青背山雀，早春溫度對其影響相對較小。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 2010-2014 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。

## 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，在大雨的日子明顯下降。並且在低溫且大雨的日子，青背山雀的逐日存活率會進一步的降低。雖然對洞穴巢鳥類而言，巢洞某一程度地可以減輕環境的影響，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 Duplessis 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)，這對於族群量已逐漸減少的鳥種，恐會進一步惡化族群的減少。

研究結果顯示，日齡三次方為青背山雀的鳥巢存活率模式的顯著因子，而在棕面鶯的模式也同樣被支持，雖然參數估計仍有不穩定性。鳥巢存活率隨日齡三次方的變化，也見於同樣是雀型目晚熟型鳥種的褐雀鵯(*Spizella palloda*)及黃昏雀鵯(*poocetes gramineus*) (Grant et al., 2005)。各階段存活率變化如下：

- (1) 產卵期：逐日存活率為整個繁殖階段的最低值，其可能反應產卵期的雌鳥對環境極度敏感，可能因任何干擾、捕食者而棄巢，並隨著親鳥投資(卵數)的增加，而減少棄巢的意願。
- (2) 孵卵期：逐日存活率維持在相對平穩的階段，不過隨著鳥巢暴露的天數越長，因捕食者及天氣等威脅造成卵損失的機率越高，在孵卵後期，繁殖巢累積較高比例的無法發育卵，因而使得失敗率增加。
- (3) 育雛早期-中期：逐日存活率逐漸減少，主要可能的原因為進入育雛期後，雄鳥及雌鳥進出巢的頻率增加，以及雛鳥的乞食則增加捕食者上發現鳥

巢的資訊，使得鳥巢被捕食率大幅增加(Martin et al. 2000)；並且，育雛早期雛鳥身上缺乏能保暖的羽毛(McCarty and Winkler 1999)，仰賴雌鳥在巢保暖，在低溫、降雨下，雌鳥離巢過久易造成雛鳥失溫死亡。

- (4) 育雛中期-後期：育雛中期後，雛鳥已發育羽鞘及羽毛(黃正龍，1996)，具基本的保暖能力，雛鳥失溫死亡的機率減少；並且在育雛後期，雛鳥眼睛完全睜開，有更佳的搜尋能力判斷親鳥回巢的訊息，減少無謂的乞食及騷動；又，隨著日齡的增加，親鳥的投資增加，遇到干擾或捕食者時親鳥會更激烈護巢(Montgomerie and Weatherhead, 1988)，棄巢意願降低；另外，在接近的雛鳥離巢日前，雛鳥可能因捕食者的干擾而提早離巢(forced fledging)(Pietz and Granfors, 2000)，減低整巢被捕食的風險。

除了天候與日齡的因子外，研究結果發現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 成鳥存活率與繁殖生產力

由 2009–2014 年青背山雀成鳥繫放紀錄推估，成鳥年間存活率為 0.39，雖然此數值低於部分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  $0.44 \pm 0.022$  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。

本研究計算鳥巢存活率及成鳥存活率的目的，係為進行族群成長率的推估。在 2009–2012 年間觀霧地區青背山雀與棕面鶯的繁殖密度雖並未與 Ko et al.(2013) 以圓圈法普查全臺的結果完全一致，但以 2009–2014 年趨勢來看，二鳥種的繁殖密度確實呈現逐漸下降。是以，族群成長率的估算實為研究的重要目標。依據 Flaspohler et al. (2001)，族群成長率( $\lambda$ ) =  $S_a + F \times S_j$ ，其中  $S_a$  為成鳥存活率， $S_j$  為離巢幼鳥存活率， $F$  則為每一對繁殖親鳥平均每年可產生的雌性子代數。青背山雀成鳥存活率以 0.39 代入，離巢幼鳥存活率假定為成鳥的一半(Ricklefs 1973)，即為 0.195 代入，在假定每窩雛鳥雄、雌性別比相等的情況下，預期每一對繁殖親鳥每年至少需產生 3.13 隻雌性幼鳥，或者 6.26 隻幼鳥。又，假定每一對親鳥在第一波繁殖失敗後，均會重新繁殖(renest)，而第一波繁殖成功的親鳥，則有  $Q$  % 的比例進行第二巢繁殖，那麼：

$$\begin{aligned} & \text{每一對繁殖親鳥平均每年產生的雌性子代數} \\ & = (\text{第一波繁殖成功離巢幼鳥數} + \text{第一波繁殖失敗後重新繁殖之離巢幼鳥} \\ & \quad \text{數} + \text{第二波繁殖成功離巢幼鳥數}) \times 1/2 \\ & = \{(P \times Y) + [P \times Y \times (1-P)] + [P \times Y \times (Q \times P)]\} \times 1/2 \end{aligned}$$

其中  $P$  為繁殖成功率，假定第一波、第二波繁殖成功率均為 0.76

$Y$  為窩卵數，假定青背山雀的窩卵數為 5。

那麼，推測欲維持族群成長率  $\lambda \geq 1$  的情況， $Q$  至少需大於 0.53，亦即第一波繁殖成功的親鳥至少要有一半以上的比例進行第二波的繁殖，方能達到族群



的平衡。然而，在 2009–2014 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 年及 2014 年，其餘各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，而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)。推測氣候變遷對臺灣山區鳥類的影響，可能不單只是提早繁殖的時間，可能透過影響昆蟲豐度在時間軸上的位移及長度，進一步影響鳥類繁殖第二巢的比例，以及年生產力。第二巢假說(second brood hypothesis, Visser et al. 2003)是否為造成臺灣山區多種鳥類繁殖密度減低的原因，仍有待更長期的研究，並輔以昆蟲豐度的資料方能確認。

## 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 2014 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 2014 年監測資料發現，青背山雀與棕面鶯於各年繁殖時間受早春溫度的影響而波動，而與春季降雨較無關，其可能原因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 2010–2014 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，且在低溫又大雨的天氣，青背山雀存活率將更進一步降低。由於臺灣山區多數鳥類的繁殖季與夏季西南季風、颱風等季節性降雨重疊，從臺灣長期氣候資料來看，大雨事件發生頻率以及侵台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，對於青背山雀及棕面鶯等族群已持續減少的鳥種之影響，值得進一步的關注。另外，研究結果亦顯示出鳥巢逐日存活率隨日齡而變化，對於未來鳥類繁殖研究，建議選擇以 MARK 軟體的 nest survival module 或以 SAS 軟體進行 logistic exposure 法(Rotella et al. 2004, Dinsmore et al., 2002)，考量日齡的可能影響，取代傳統假定存活率不隨日齡變化的 Mayfield 法(Mayfield 1961, 1975)；而在模式考量，也建議盡可能放入可能的觀察者效應，俾使所估算的存活率更加準確。

於 2009–2014 年短期的監測資料來看，青背山雀與棕面鶯二鳥種的繁殖密度呈現逐漸下降的趨勢。對於造成族群下降的可能原因，吾人從現有的鳥巢繁殖成功率、成鳥存活率等資料推估，可能與每年繁殖第二巢的比例有關，當繁殖第二巢的比例較低時，該年生產力亦較低，不足以維持族群的成長。然而，影響鳥類繁殖第二巢比例的原因為何，由國外的案例推測可能與昆蟲豐度於時間軸上的位移及長度的縮短有關，此部分則尚須累積研究資料後方能確認。

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。目前六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

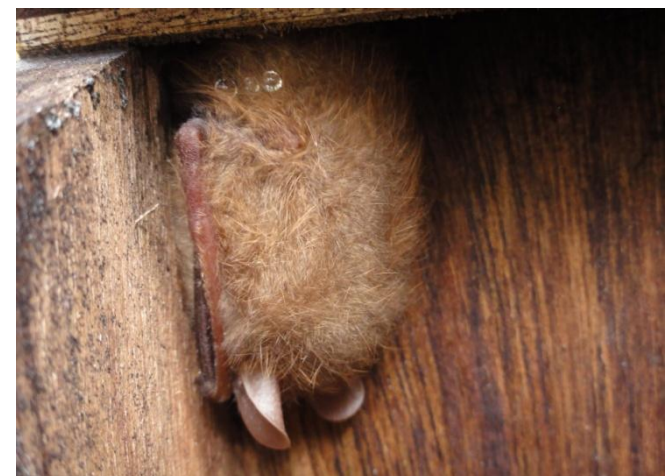


圖 48、於巢箱內棲息的臺灣管鼻蝠

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、2014 年出現的東方蜜蜂巢



圖 52、2014 年出現的東方蜜蜂巢



圖 53、築巢中的胡蜂巢



圖 54、熊蜂利用山雀科使用過的苔蘚巢材

附錄二、巢箱即時影像解說看版及現況



圖 1、青背山雀解說看板-1

圖 2、青背山雀解說看板-1



圖 3、棕面鶯解說看板

圖 4、遊客中心即時影像現況



圖 5、遊客中心即時影像現況

圖 6、遊客中心即時影像現況



## 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。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。
- 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、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.
- GRANT, T. A., T. L. SHAFFER, E. M. MADDEN, AND P. J. PIETZ. 2005. Time-specific

- variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *Auk* 122:661–672.
- 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.
- KO, C.-J., M.-W. FAN, Y.-X. JIANG, W.-J. YU, Y.-Y. LO, K.-W. HUANG, R.-S. LIN, C.-C. CHENG, AND P. F. LEE. 2013. 2012 Taiwan breeding bird survey annual report. Endemic Species Research Center, Council of Agriculture, Taiwan.
- 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.
- MARTIN, T. E., J. SCOTT, AND C. MENGE. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267:2287–2293.
- 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.
- 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.

- MONTGOMERIE, R. D., AND P. J. WEATHERHEAD. 1998. Risks and rewards of nest defense by parent birds. *Quarterly Review of Biology* 63:167–187.
- 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., AND R. H. MCCLEERY. 1989. Laying dates and clutch size in the great tit. *Wilson Bulletin* 101:236–253.
- PIETZ, P. J., AND D. A. GRANFORS. 2000. Identifying predators and fates of grassland passerine nests using miniature video cameras. *Journal of Wildlife Management* 64:71–87.
- POULIN, B., G. LEFEBVRE, AND R. MCNELL. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73:2295–2309.
- 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., 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.
- 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.
- 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.
- WOLAD, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47:369–381.