

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

博士論文

Department of Forestry and Resource Conservation

College of BioResources and Agriculture

National Taiwan University

Doctoral Dissertation

臺灣中海拔青背山雀繁殖生物學研究

Breeding ecology of Green-backed Tits in mid-elevation  
of Taiwan

蕭明堂

Ming-Tang Shiao

指導教授：袁孝維 博士

Advisor: Hsiao-Wei Yuan, Ph.D.

中華民國 107 年 6 月

June 2018



# 國立臺灣大學博士學位論文

## 口試委員會審定書

臺灣中海拔青背山雀繁殖生物學研究

Breeding ecology of Green-backed Tits in mid-elevation  
of Taiwan

本論文係蕭明堂 (D98625004) 在國立臺灣大學森林環境暨資源學系、所完成之博士學位論文，於民國 107 年 5 月 23 日承下列考試委員審查通過及口試及格，特此證明

口試委員： 蕭明堂 (指導教授)

劉小如 劉小如

王穎 王穎

徐堉峰 徐堉峰

丁宗蘇 丁宗蘇


系主任、所長 柯淳涵 (簽名)

## 誌謝

感謝神帶領我經歷 9 年的豐富，進到論文最後的致謝篇章。感謝王穎老師自碩士班以來的引領，帶領我踏入學術的殿堂，從此山雀與巢箱的研究進入了我的生活。每每和王老師碰面，老師總像長輩般關心我的生活、職場和家庭，然後分享著他最近好慘的近況，以及從各種地方帶回來的奇特食物。感謝袁孝維老師在我初進博士班時，啟蒙我研究的靈感與方向，關於人工林的鈣源對森林鳥類的影響以及穩定同位素的應用等，成為我著手博士研究的起點。在研究的過程，袁老師總是信任與支持，放手讓我做各樣的嘗試，並在最後畢業前的許多行政程序與規定上，義不容辭地給予大力的幫忙與鼓勵。謝謝劉小如老師、徐堉峰老師及丁宗蘇老師，撥空審查很不成熟的論文初稿，細心地提供許多文詞用語上和資料分析上的寶貴建議，讓這本論文更加可讀並完整。

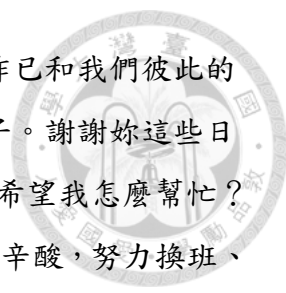
能以在職的身份進修博士班，感謝服務單位雪霸處的幾任處長，包括陳茂春處長、林青處長、李秋芳處長與鍾銘山處長，他們總給我的支持和肯定，並讓我在興趣專長的山雀研究上任意驅馳。感謝保育課于淑芬課長這些日子以來的支持與包容，無論是每年自行研究計畫的提案或研究設備耗材的添購，常是二話不說地支持。每年鳥類繁殖季的 3-8 月，我總是分身乏術於每週至少一次的野外調查與辦公室工作，為此，謝謝于課長與這些日子保育課的潘振彰、傅國銘、陳家鴻、李佩如等同仁，在工作上的分擔與包容。在保育課的工作也讓我常有機會認識不同研究學門，這些經歷擴大了我研究構思的範疇與思維，並嘗試跨領域間的整合。

這個研究跨入了許多領域學門，完全不可能靠自己獨力完成。除了我自己熟悉的山雀外，還包括土壤化學、陸生蝸牛、植群、鱗翅目幼蟲等面向，並還有一些做過卻來不及呈現在論文內的工作項目，如雨水化學分析等。感謝中興大學森林系的顏江河教授和研究室團隊，協助土壤化學的採樣與分析工作，特別是顏老師聽我說不知怎樣判斷土壤層時，親自帶著研究室學生上山指導土樣的採集，並協助完成大量樣本的後續分析工作。陸生蝸牛的採樣與鑑定上，有賴熊大維和楊信得在起初的協助與引領，並且提供我實驗操作添加蝸牛殼的技術上建議，使得實驗操作得以進行；謝謝廖婉均協助從土樣及枯枝落葉中，細心挑出蝸牛，這繁瑣無趣的工作卻是研究的重要環節。各年繁殖鳥巢的例行監測、成鳥與雛鳥的繫放、針孔錄影器材的架設與電瓶更換等龐大的工作，惟有賴各年的野外幫手協助，



才使得這9年的鳥巢繁殖物候的資料得以累積。早年的工作有賴師大野生動物實驗室的黃書彥、潘玉潔、許詩涵、呂翊維、林玉珮等，以及臺大森林系實驗室的黃婉如、謝惠冰、陳映嵐等，特別是書彥與詩涵，在大家逐步邁入各自職場生涯時，仍多次擠出時間專程從臺南、從臺北跑來協助，點滴在心。此外，非常謝謝蔣功國、姚牧君、陳柏因等幾任助理幫手，包容我許多任性和急躁的要求，在總是風風雨雨的春夏鳥巢繁殖季，開著 march 小車奔走在危險的大鹿林道上。樣區基礎植群資料的建立有賴林政道、陳柏因等協助，使得後續跨營養層級的研究工作得以推行。謝謝中興大學昆蟲系的葉文斌教授與李蕙宜協助由雛鳥糞囊鑑定昆蟲殘骸，建立雛鳥的食譜，這是非常困難又珍貴的分析工作。謝謝特生中心薛美莉組長協助雨水收集裝置之架設及後續水樣的離子組成分析，讓我對樣區的背景環境能有更完整的看見。謝謝歸國的蔡佳淳學姊百忙中仍讓我打擾，提供統計上的諮詢，更讓我見識到國外研究不同的層級。

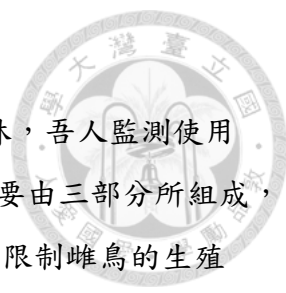
這9年的過程，有幸有2-3年能在雪霸的觀霧管理站服務，走出辦公室就是中海拔的研究樣區，不知道是多少研究人員的憧憬。在觀霧服務的日子，感謝每年管理站上的替代役熱血：江浩宇、陳冠豪、黃瀚峯、蘇民弦、陳品翰、張乃中、劉秉青、劉鎮源，協助研究工作上各樣的大小雜事、苦力等。謝謝你們的幫忙，讓我能放手嘗試以沒人做過的龐大規模，進行臺灣中海拔樹冠昆蟲的生物量定量與飼養工作。每次抖樹至少需要3個人才能進行，所以沒你們的幫忙，就沒有這樣的資料累積，並且在每兩星期的抖樹採樣後，幼蟲的飼養須以每3天的頻率更換食草，直到幼蟲化蛹，謝謝你們耐心幫忙當中繁雜的工作。另外，特別謝謝瀚峯，貢獻自己的興趣所長，協助鱗翅目成蟲陷阱採集後的大量鑑定工作。雖然部分資料未能及時整合、呈現於論文內，然而我相信這仍是臺灣中海拔蛾類研究的寶貴紀錄。謝謝中研院吳士緯博士協助鱗翅目成蟲與幼蟲鑑定上的諮詢，成為我們在蛾類鑑定上最大的後援。另外，所抖落的昆蟲，扣除飼養的鱗翅目幼蟲外，其餘大量的蜘蛛和其他無脊椎昆蟲等樣本的整理與初步分類工作，既耗時又傷眼力，有賴廖佩柔耐心又細心的協助，拼上了樹冠層昆蟲的最後一片拼圖。此外，謝謝解說志工楊瓊珠與郭鳳嬌，在研究期間的許多鼓勵與協助，為冰冷的科學研究帶入人的溫度。



最後，感謝我的妻子美真這些日子的陪伴。長年的研究工作已和我們彼此的人生相交融，從交往、結婚、安禧的出生直到她快滿三歲的日子。謝謝妳這些日子的包容、陪伴、忍耐與全力的支持，妳最常說的話就是：「你希望我怎麼幫忙？怎麼配合？」謝謝妳的這句話，以及為了支持而背後經歷的許多辛酸，努力換班、不計代價地讓班，來配合我上山巡巢、操作測量蛋或雛鳥、繫放親鳥，盡量分擔繁殖季爆炸多的工作壓力。在探討鈣與蝸牛議題之那幾年，下班後妳常挑燈幫忙從土樣和枯枝落葉中找出小小的蝸牛；在執行雨水化學研究的那 2 年，則是常常刷著氣象局網站，看著氣象啥時下雨、啥時雨停，以便在雨停後立刻上山，回收新鮮收集的水樣；在進行樹冠昆蟲與蛾類調查的那 2 年，安禧已經在肚子內了，妳仍然三不五時陪我上山抖樹，幫忙更換幼蟲食草，秤著常常是幾百隻的蛾類成蟲的生物量，然後一隻隻裝袋；在安禧甫出生的那年，則努力將上下山的路程安插入安禧的作息、喝奶的時間，並在當中的空檔協助雛鳥的繫放。直到安禧 2-3 歲的現在，整天要爸爸、爸爸的時候，妳仍努力地 hold 住，讓我能撥空專心寫 paper、寫論文。謝謝你包容許可我任性地做這樣的研究，並且完全的支持；另外也謝謝國恩多次上山的協助，彼此雙方家人時刻的關心和代禱。

感謝神帶領我經歷這 9 年的豐富。剛踏入博士班時，或因著碩士時期的研究剛刊登在 AUK 期刊上，我帶著些許的自信挑戰新的研究。然而，由碩士研究的動物行為學、個體層級，跳到博士研究的族群或群落層級，是不同的領域；並且儘管同樣是青背山雀，不同地區的族群對干擾壓力有著不同的反應；在職與全職不同的身份更是不可同日而語。這許多的不同，讓我在博士班的初期如同經歷聖經哈巴谷書那沒羊、沒牛、樹不結果、田無土產，什麼都沒有的光景。但就在那看似失控不如預期下，卻讓我體認神創造的豐富與寬廣，遠超過我原本的自以為。在祂的恩典下，保守每次調查合適的天氣、人力需求的供應，到最後能有地利之便，完成一些沒人做的嘗試挑戰，所獲得資料的豐富，更超越博士論文的門檻。感謝神揭露祂奇妙創造的一丁點，讓我經歷也享受於其中。在這不算短的年日，感謝神讓我時刻處在科學研究、邏輯思考的雲端，與經營管理應用層面的現實之間，雖然煎熬又精神分裂，卻也不斷地促使我思考科學的價值、研究的目的、生命努力的目標與應抱持的態度。感謝神在 9 年來的恩典與帶領，願榮耀都歸於祂。

## 中文摘要



於 2009–2017 年間在觀霧中海拔針闊葉混淆林與柳杉針葉林，吾人監測使用巢箱繁殖的青背山雀(*Parus monticolus*)之繁殖表現。研究工作主要由三部分所組成，第一部分為檢驗環境中富鈣物質的多寡(亦即陸生蝸牛密度)有無限制雌鳥的生殖產出。結果顯示，儘管兩種棲地的土壤均是高度酸性，研究族群的雌鳥產下的蛋，蛋殼並無缺陷的症狀，並且額外提供鈣源未增加雌鳥的生殖產出。顯示現階段鈣並非限制青背山雀雌鳥產蛋的限制營養。第二部分為調查在兩種棲地上，不同樹種所提供的不同幼蟲如何影響青背山雀雛鳥的生長。吾人藉由抖落法定量各主要樹種上的鱗翅目毛蟲與膜翅目幼蟲組成，以及幼蟲生物量於季節上的變化。結果顯示，闊葉棲地具多樣的樹種，構成較寬的幼蟲生物量高峰。幼蟲生物量於初春時急遽上升而後逐漸下降。相反的，針葉棲地的幼蟲生物量為隨著季節緩慢增加，並且其物種組成中有高比例的有毛苔蛾。兩種棲地具有不同的幼蟲生物量之季節性動態，並影響青背山雀繁殖的第一窩與第二窩雛鳥體重。第三部分係以多年的監測資料來檢視氣候因子與青背山雀繁殖起始之關聯，並檢測影響鳥巢存活率的重要因子。研究結果顯示，不同年間，青背山雀產蛋繁殖的早晚與三月均溫呈顯著正相關，與 2–3 月春雨雨量無關。在較溫暖的初春，雌鳥傾向較早開始產蛋繁殖。繁殖期間的大雨事件則對鳥巢的存活有負面影響。最後，吾人整合青背山雀的生活史參數，並估算族群成長係數。藉由情境模擬顯示，亞成鳥存活率、成鳥存活率與每巢離巢雛鳥數為影響年間族群波動的最重要因子。

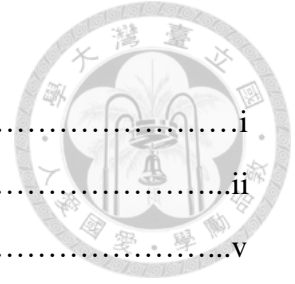
關鍵詞：鈣限制、青背山雀、鳥巢存活、物候、生殖產出

## Abstract

The use of nest boxes by Green-backed tit (*Parus monticolus*) was monitored in a mosaic landscape of mixed-oak forest and *Cryptomeria* plantation in the mid-altitude area of Guanwu between 2009 and 2017. Field work falls into three sections that together provide insight and knowledge of breeding behavior of hole-nesting passerines. The first section was to test whether the availability of calcium-rich materials limits reproduction output of birds. Our results found that despite the high acidity of the soil in two habitats, none of the birds in the study population produced eggs with defective shells. The provision of supplementary calcium did not appear to influence reproductive output of birds. Calcium is not currently a limiting micronutrient for egg production by Green-backed Tits. The second section examined how differential larval phenology supported by different tree species in the two habitats affects nestling mass. The larval abundance (Lepidoptera and Hymenoptera sawfly larvae) of dominant tree species was measured via the tree-shaking method. The results showed that the diversity of trees in the broadleaf habitat supported a broader food peak overall that spiked in early spring and gradually declined. In contrast, the coniferous habitat had a lower larval biomass that increased slightly over the season and included a high percentage of hairy lithosiines. Habitat-specific seasonality in larval abundance significantly affected nestling mass in early- and late-season broods. The third section determined what weather cues montane birds use to fine-tune breeding behavior and what factors affects their breeding success from multi-year monitoring data. Our data indicated that March temperatures, but not February–March rainfall affected the laying date for Green-backed Tits. Females shifted their laying dates earlier in response to earlier warm spring weather. Heavy rainfall during the breeding period negatively affects their nest survival. Finally, several life-history traits of the Green-backed tits were estimated and discussed.

Keywords: calcium limitation, Green-backed Tit, nest survival, phenology, reproductive output

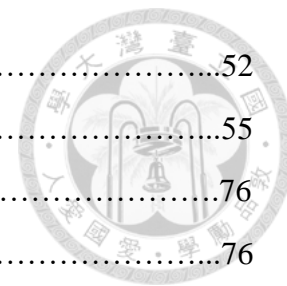
## 目 錄



口試委員會審定書.....	i
誌謝.....	ii
中文摘要.....	v
英文摘要.....	vi
圖目錄.....	ix
表目錄.....	x
第一章 緒論.....	1
1.1 前言.....	1
1.2 研究樣區與巢箱設置.....	1
1.3 研究地區氣候.....	2
1.4 繁殖鳥巢例行監測.....	3
1.5 參考文獻.....	3
第二章 產蛋期雌鳥生殖產出.....	8
2.1 前言.....	8
2.1 研究方法.....	9
2.3 結果.....	12
2.4 討論.....	13
2.5 參考文獻.....	15
第三章 育雛期雛鳥生長.....	25
3.1 前言.....	25
3.1 研究方法.....	27
3.3 結果.....	29
3.4 討論.....	31
3.5 參考文獻.....	34
第四章 繁殖季的起始與鳥巢存活.....	45
4.1 前言.....	45
4.1 研究方法.....	46
4.3 結果.....	50



4.4 討論.....	52
4.5 參考文獻.....	55
第五章 族群成長係數與總結.....	76
5.1 前言.....	76
5.1 研究方法.....	77
5.3 結果.....	78
5.4 討論.....	79
5.5 參考文獻.....	80



## 圖 目 錄

圖 1.1、2009–2017 年觀霧地區鳥巢箱設置樣區於空間之配置。.....	6
圖 1.2、2009–2017 年中央氣象局 C0D550 自動測站記錄之各月均溫±SD 與平均降水量+SD。.....	7
圖 3.1、於 2015 年繁殖季以抖落法從 5 種優勢樹種所採集之各類群幼蟲組成之季節性變化。.....	40
圖 3.2、於 2015 年繁殖季以抖落法兩週乙次之採樣頻率，由 5 種優勢樹種所採集之幼蟲生物量於季節上的分布。.....	41
圖 3.3、預測的闊葉棲地和針葉棲地之幼蟲生物量分布。.....	42
圖 3.4、於闊葉棲地與針葉棲地繁殖之青背山雀第一窩和第二窩繁殖巢，(a)於雛鳥需求高峰時期，可獲得之總幼蟲生物量(毫克 ±SE)和(b)平均雛鳥體重(克 ±SE)。.....	43
圖 3.5、於 2015 年闊葉棲地與針葉棲地繁殖之青背山雀，於雛鳥需求高峰時期(第 10–21 天日齡)，可獲得之總幼蟲生物量和雛鳥體重殘差之關係。.....	44
圖 4.1、2009–2017 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布。.....	68–69
圖 4.2、2009–2017 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布。.....	70–71
圖 4.3、於 2010–2017 年觀霧地區青背山雀與棕面鶯第一窩繁殖巢平均產蛋日之比較。.....	72
圖 4.4、於 2010–2017 年觀霧地區青背山雀(實心圓)與棕面鶯(空心圓)第一窩繁殖巢之平均產蛋日與三月均溫之關係。.....	73
圖 4.5、於 2009–2017 年觀霧地區青背山雀鳥巢之週期存活率與繁殖嘗試、有無大雨事件之關係。.....	74
圖 4.6、於 2009 – 2017 年觀霧地區棕面鶯逐日存活率與鳥巢日齡之關係。.....	75
圖 5.1、青背山雀生活史參數與其和影響因子關係之概念圖。.....	86
圖 5.2、青背山雀繁殖族群密度與各項生活史參數之關聯。.....	87
圖 5.3、2010 – 2017 年各年度青背山雀之繁殖密度(實心圓)與預測繁殖密度(空心圓)之關係.....	88

## 表 目 錄

表 1.1、2009 – 2017 年觀霧地區針闊葉混淆林與柳杉針葉林之有效巢箱數。.....	5
表 2.1、觀霧地區針闊葉混淆林與柳杉針葉林枯枝落葉及土壤參數之比較。.....	21
表 2.2、模式分析 2011 – 2014 年中海拔觀霧地區青背山雀之(a)蛋形質特徵、(b)窩 卵數和(c)孵化成功率。.....	22
表 2.3、各研究調查森林陸生蝸牛密度之比較。.....	24
表 3.1、以抖落法所採集的 5 種優勢樹種上，幼蟲生物相組成之百分比。.....	39
表 4.1、2009–2017 年觀霧地區青背山雀與棕面鶯之鳥巢存活率模式分析，各候選 模式所涵蓋的變數和假說。.....	63
表 4.2、2009–2017 年觀霧地區青背山雀鳥巢存活分析之模式篩選結果。.....	64
表 4.3、2009–2017 年觀霧地區青背山雀鳥巢存活之最佳支持模式之各參數估計值 與 95%信賴區間。.....	65
表 4.4、2009–2017 年觀霧地區棕面鶯鳥巢存活分析之模式篩選結果。.....	66
表 4.5、2009–2017 年觀霧地區棕面鶯鳥巢存活之最佳支持模式之各參數估計值與 95%信賴區間。.....	67
表 5.1、2009–2017 年青背山雀成鳥年存活率之模式選擇結果。.....	83
表 5.2、2009–2017 年青背山雀生活史參數之估計。.....	84
表 5.3、模擬不同繁殖參數之情境下，對青背山雀族群成長係數之影響。.....	85

## 第一章 緒論



### 1.1 前言


鳥類繁殖過程的各階段受不同因子所限制，並形塑出其繁殖表現，各階段的繁殖表現則影響整體生活史的參數與族群成長。本研究以青背山雀(*Parus monticolus*)為標的物種，由產蛋期雌鳥的生殖產出、育雛期雛鳥生長、繁殖季的起始與鳥巢存活，以及生活史族群參數估算等四個面向，逐步檢視影響青背山雀繁殖過程的重要因子。

青背山雀為小型的森林食蟲鳥類(體重約 12 公克)，是溫帶模式物種—大山雀(*Parus major*)的相近種，為臺灣特有亞種；它普遍分布於臺灣中低海拔(1,000–2,500 公尺)的闊葉林及造林地，每個繁殖季繁殖 1–2 巢(兼行兩巢，facultative double breeders)，且能利用巢箱繁殖(Severinghaus et al. 2012)，適合做為高山森林鳥類長期監測及試驗操作的標的。吾人於臺灣北部中海拔針闊葉混淆林與柳杉針葉林鑲嵌環境設置人工巢箱，針闊葉混淆林為臺灣高山地區具代表性的原始植群類型，而柳杉針葉林則是臺灣重要的造林林型，占全臺造林地 11%(Qiu et al. 2015)。本研究分成四個章節，各章節的研究目的與資料期程分述如下：

- 一、 產蛋期雌鳥的生殖產出(2011–2014 年)：調查二林相的蝸牛密度，探討產蛋期間，環境中富鈣物質的多寡對雌鳥生殖產出之影響；
- 二、 育雛期雛鳥生長(2015 年)：調查二種林相的重要樹種上，幼蟲生物量(鱗翅目毛蟲與膜翅目蠕蟲)的季節性變化，並檢視幼蟲生物量與育雛期雛鳥體重之關聯；另以多年資料(2010–2017 年)比較二林相之繁殖特徵差異。
- 三、 繁殖季的起始與鳥巢存活(2009–2017 年)：綜觀所有監測資料，檢視氣候因子對於青背山雀繁殖起始時間之關聯，以及對整體鳥巢存活率之影響；另外，一併檢視並比較青背山雀與共域物種—棕面鶯(*Abroscopus albugularis*)的差異。
- 四、 族群成長參數估算(2009–2017 年)：綜觀所有監測資料，估算青背山雀的各項繁殖參數與族群成長參數，並檢視影響年間族群波動的重要因子。

### 1.2 研究樣區與巢箱設置

研究地點位於亞熱帶臺灣北部，中海拔霧林帶的觀霧地區(24° 30' N，121° 06'




E，海拔高為 1,900–2,200 公尺)，位於雪霸國家公園觀霧遊憩區及鄰近聯外道路的兩側林地。林地坡度為 10–40 度，為針闊葉混淆林(mixed-oak forest)與柳杉針葉林(*Cryptomeria* plantation)的鑲嵌地景。吾人於 2012 年針對針闊葉混淆林和柳杉針葉林分別選取 21 個和 22 個 10 x 10 m 樣方進行植群調查，並計算各樹種的相對優勢度(relative dominance, RD)，以該樹種胸高斷面積之總和除以所有樹種胸高斷面積之總和。針闊葉混淆林的森林內部優勢樹種為森氏櫟(*Cyclobalanopsis morii*; RD: 19%)、卡氏櫟(*Castanopsis cuspidate*; RD: 17%)，森林邊緣的主要樹種則為火燒或崩坍後的先驅樹種，包括臺灣赤楊(*Alnus formosana*; RD: 11%)、臺灣二葉松(*Pinus taiwanensis*; RD: 26%)等。柳杉針葉林為天然林皆伐後，重新栽植 30-40 年。主要的造林樹種為日本柳杉(*Cryptomeria japonica*; RD: 54%)、臺灣杉(*Taiwania cryptomerioides*; RD: 25%)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*; RD: 13%)。

吾人選擇數塊針闊葉混淆林與針葉林林地設置巢箱(圖 1.1)，每塊林地約 1–2 公頃。研究前期(2009–2012 年)設置的巢箱主要採網格狀配置，然因鳥類繁殖領域的排他性，以致於某區塊一旦有鳥進駐使用後，周遭巢箱常不再被其他個體所利用。為擴大鳥巢樣本數，後期(2014–2015 年)增設的巢箱改採用帶狀配置。針葉林巢箱樣區共包括 2009 年設置 3 處網格狀樣區(共 90 個巢箱; 1.1A 區、C 區)、2014 年增設的 1 處帶狀配置樣區(共 6 個巢箱; 圖 1.1F 區)，以及 2015 年增設的 2 處帶狀配置樣區(共 12 個巢箱; 圖 1.1E 區、R 區); 闊葉林巢箱樣區共包括 2010 年設置 1 處帶狀樣區(共 15 個巢箱; 圖 1.1B 區)、2011 年、2012 年增設的 2 處網格配置樣區(共 50 個巢箱; 圖 1.1D 區)，以及 2014 年增設 1 處帶狀配置樣區(共 9 個巢箱; 圖 1.1F 區)。各年度可利用巢箱數與設置樣區面積如表 1。

巢箱與巢箱間間距約 15–30 公尺。所有的巢箱均釘在 3 公尺高度的樹上，若是可能，洞口盡可能朝南或西南。巢箱規格設計供小型雀型目使用，洞口直徑為 3 公分，底面積為 10.5 × 12.5 平方公分，箱底具 4 個孔洞可供排水，巢箱深度由從洞口至底板為 11.3 公分。

### 1.3 研究地區氣候

研究地點屬於亞熱帶的潮濕氣候，鄰近的氣象測站位於巢箱樣區 F 區(圖 1.1)，為中央氣象局所設置的 C0D550 雪霸自動測站(24°31'N37"N, 121°06'58"E)，氣象



站海拔高 1,956 公尺，設立時間為 2007 年 10 月起。測站資料顯示本區的溫度與降水具明顯的年週期變化，自 1 月起至 7 月期間為持續增溫(圖 1.2)。於 2009–2017 年研究期間，4–8 月的平均溫度 $\pm$ SD 為  $16.9 \pm 2.3$  °C，範圍介於 5.7–23.3 °C。每年的 10 月至隔年 1 月為枯水期，2–3 月的降雨，通稱春雨(spring rainfall；Chen et al. 2003, Chang et al. 2013 和本研究)和 4–8 月的繁殖季降雨具明顯的年間變異。於 2009–2017 年研究期間，2–3 月春雨之平均降水量 $\pm$ SD 為  $337.6 \pm 157.1$  毫米，範圍介於 198 毫米(2011 年)和 656 毫米(2016 年)之間；4–8 月繁殖季降雨之平均降水量 $\pm$ SD 為  $1,565 \pm 578$  毫米，範圍介於 1,007 毫米(2016 年)和 2,806 毫米(2013 年)之間。

#### 1.4 繁殖鳥巢例行監測

於 2009 至 2017 年間，在 3 月中旬至 8 月期間每周至少 1 次巡巢，紀錄巢箱的內容物(蛋數和雛鳥數)，所有的鳥巢在產蛋期或孵蛋前期就被發現。吾人假設雌鳥每天產一個蛋，由巡巢時紀錄的蛋數來回推產第一枚蛋日(laying date)，並以四月日(April date)來表示(1 = 4 月 1 日)。新生雛鳥於孵化後第一次巡巢發現時秤重或在那之後盡快進行，以電子口袋秤(JYA-150, Jin Yuan, 臺灣)秤重量測至 0.1 公克，並由平均雛鳥生長曲線(Huang 1996, Shiao 2006)來回推其日齡。鳥巢於育雛中至後期，選擇性架設針孔錄影，紀錄巢內活動與離巢日期(方法詳見第三章)，雛鳥於離巢前將上鋁環和色環繫放；繁殖成鳥於育雛期間透過雙筒萬遠鏡於野外觀察或鳥巢內的針孔錄影進行個體辨識，無腳環的個體將於育雛中至後期進行捕捉繫放，上色環與鋁環。其餘各年度額外的蛋或雛鳥的測量、操作試驗及環境調查於各章節分述之。

#### 1.5 參考文獻

- Chiou, C.-R., T.-Y. Chen, H.-Y. Liu, J.-C. Wang, C.-L. Yeh, and C.-F. Hsieh (2009). Atlas of natural vegetation in Taiwan. Forestry Bureau, Council of Agriculture. Taipei, Taiwan (In Chinese).
- Huang, C.-L. (1996). Breeding biology of birds using nest boxes in Taroko National Park. M.S. thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan (In Chinese).

Qiu, L.-W., Q.-X. Huang, C.-C. Wu, and H.-T. Hsieh (2015) Summary of the fourth national forest resource inventory report. *Taiwan Forestry Journal* 41:3–13 (In Chinese).

Severinghaus, L. L., T.-S. Ding, W.-H. Fang, W.-H. Lin, M.-C. Tsai, and C.-W. Yen (2012). *The avifauna of Taiwan*. 2nd edition. Forest Bureau, Council of Agriculture, Taipei, Taiwan.

Shiao, M.-T. (2006). Study on the food allocation of the parental Green-backed Tit (*Parus monticolus*) during fledging period at Guanyuan. M.S. thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan (In Chinese with English abstract).

表 1.1、2009–2017 年觀霧地區針闊葉混淆林與柳杉針葉林之有效巢箱數

年度	針闊葉混淆林		柳杉針葉林	
	有效巢箱數	面積(公頃)	有效巢箱數	面積(公頃)
2009	-	-	90	3
2010	15	1	90	3
2011	45	2	90	3
2012	63	3	90	3
2013	64	3	90	3
2014	74	5	96	4
2015	74	5	107	9
2016	74	5	107	9
2017	71	5	108	9



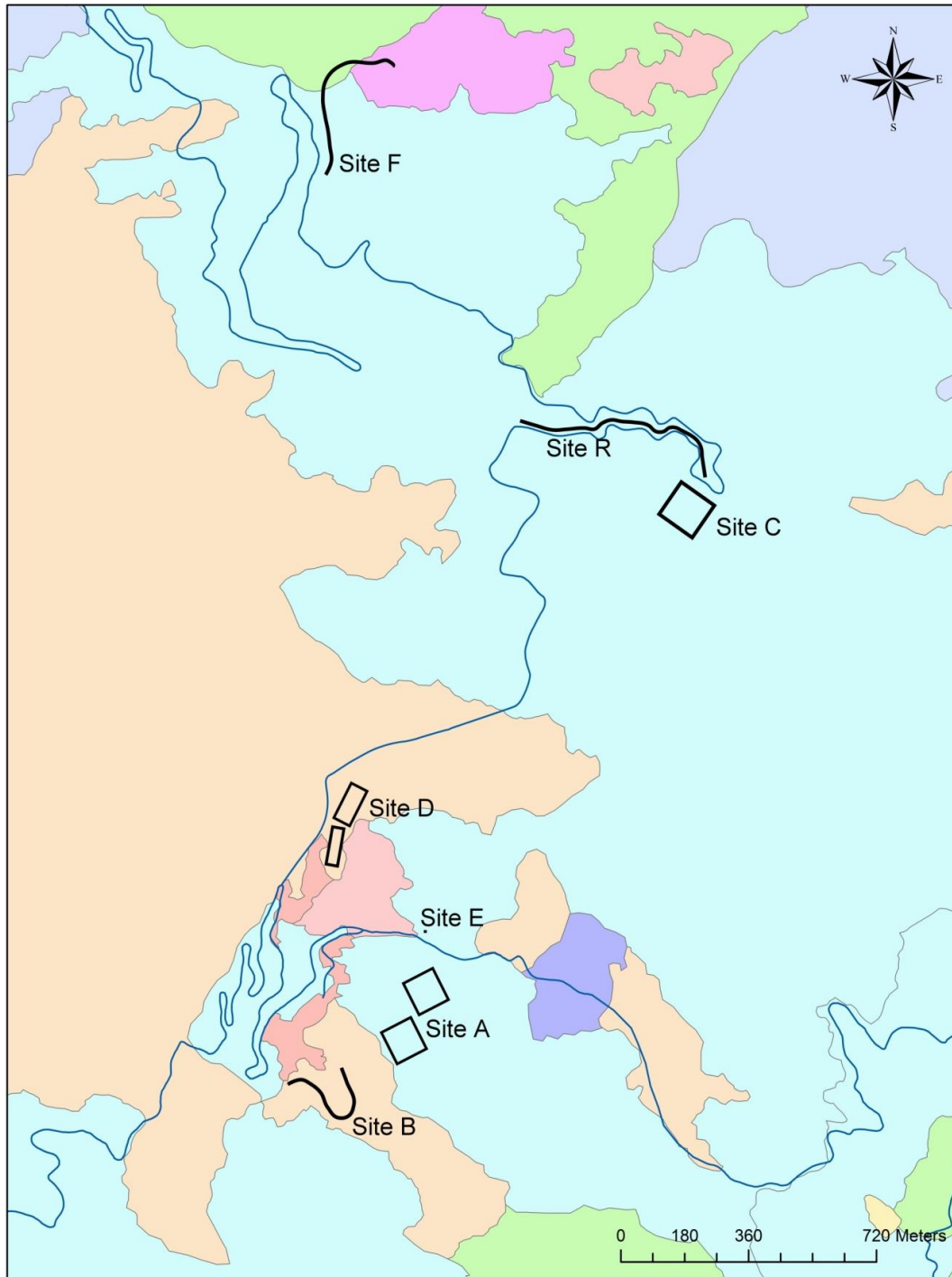
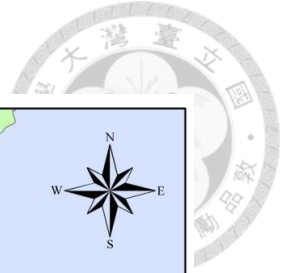


圖 1.1、2009–2017 年觀霧地區鳥巢箱設置樣區於空間之配置。底圖為 Chiou(2009) 臺灣現生天然植群圖集，淺藍色為人工林、淺橘色為山地針闊葉混淆林、淺綠色為山地常綠闊葉林，粉紅色為果園耕地。

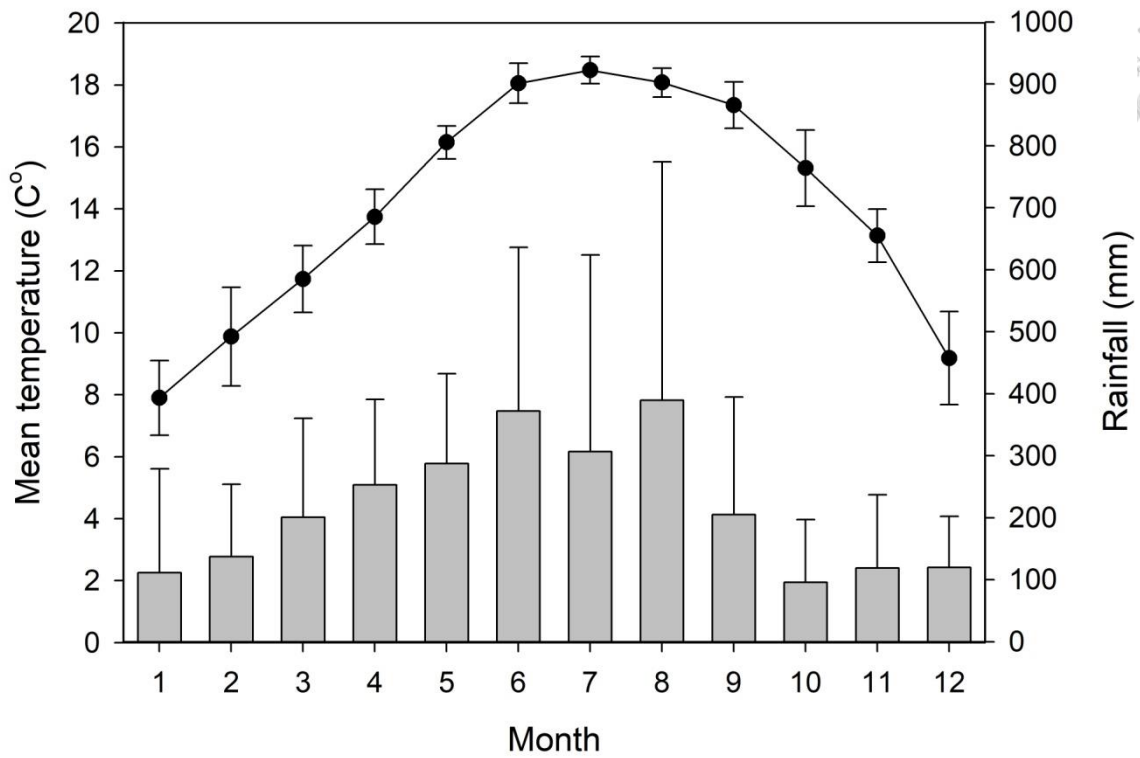


圖 1.2、2009–2017 年中央氣象局 C0D550 自動測站記錄之各月均溫±SD(實心圓)與平均降水量+SD(長條圖)。

## 第二章 產蛋期雌鳥生殖產出

### 2.1 前言

鈣是鳥類生殖的重要營養，產蛋的雌鳥需要大量的鈣來形成蛋殼，鳥蛋的乾重有 10–15% 為鈣所組成(Gilbert 1971, Graveland and van Gijzen 1994)。許多鳥類的跗趾髓骨(medullary bone)能進行短期的儲鈣(Simkiss 1967, Gilbert 1983, Reynolds 2003)，然而雌鳥仍有賴產蛋期間每日增加對富鈣物質的攝取與吸收，以滿足它們產蛋所需的鈣(Reynolds and Perrins 2010)。蝸牛殼和許多富鈣的無脊椎動物，如鼠婦(*Isopoda* spp.)和馬陸(*Diplopoda* spp.)，是許多食蟲雀型目鳥類的主要鈣源(Graveland and van Gijzen 1994, Graveland 1996, Ramsay and Houston 1999, Reynolds and Perrins 2010)。因此，鳥類繁殖產蛋的棲地須提供足夠的富鈣食物。

蝸牛及其他富鈣的無脊椎動物的密度受環境土壤及枯枝落葉的化學特性，如總鈣、土壤 pH、交換性鈣離子、陽離子交換能力(cation exchange capacity, CEC)所影響(Gärdenfors et al. 1995, Graveland and van der Wal 1996, Johannsenn and Solhøy 2001, Martin and Sommer 2004)。局部地區的鈣含量是土壤特性、植群與外在因子間交互作用下的產物。人為酸性污染物的沉降(酸沉降)為溫帶地區土壤酸化的主要原因(De Vries and Breeuwsma 1986)，導致表層土壤鈣離子的流失，並進一步減少蝸牛、馬陸等富鈣無脊椎動物的密度(Graveland and van der Wal 1996, Graveland 1998, Rusek and Marshall 2000)。在高度酸化的地區，例如挪威的 Buunderkamp 森林，大山雀和其他山雀無法獲得足夠的鈣來形成蛋殼，而產下具有缺陷、蛋殼過薄的蛋，並造成高比例的棄巢或空巢(empty nests; Graveland et al. 1994, Graveland 1998)。鈣的可獲得性除了限制鳥類的生殖產出，也可能改變它們活動的時間分配(time budgets)。搜尋並攝取充足的鈣比滿足能量需求更為耗時(Turner 1982)，因而鈣缺乏的雌鳥可能會耗費較多時間在搜尋鈣，並減少休息或其他的活動(Graveland and Berends 1997)。

土地利用也影響地區性的鈣含量。相較於天然森林，人工針葉林通常被視為缺鈣的棲地，因為一些針葉樹種，如歐洲赤松(*Pinus sylvestris*)、歐洲黑松(*Pinus nigra*)、美國黑松(*Pinus contorta*)和花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)等的枯枝落葉所含的交換性鹽基陽離子少於闊葉樹，因而造成土壤酸化並且分解慢(Zinke 1962, Sawyer 1993, Reich et al. 2005)。這些人工林的土壤動物相之多樣性及密度相對較低

(Cameron 1978, Mänd et al. 2000a, Tattersfield 2001, Bonham et al. 2002)，在這類棲地繁殖的鳥類傾向產下較小的窩卵數和較輕、較小的蛋(Tilgar et al. 1999, 2002)。不過，樹種的枯枝落葉之化學特性為內生性(intrinsic)、具種間差異的特徵(Reich et al. 2005)。部分柏科(Curpressaceae)，如日本柳杉的枯枝落葉含有高達闊葉樹種三倍以上的鈣(Xue and Luo 2002; Reich et al. 2005; Ohta et al. 2014a)，因而在日本柳杉生長的棲地具有較高的交換性鈣離子和豐富的富鈣甲殼類(crustaceans; Ohta et al. 2014b)。不過，至今我們對於鳥類在富鈣人工林環境的繁殖表現所知有限。

臺灣為位在東亞的多山島嶼，鄰近中國東南沿岸僅 220 公里。臺北北部及中部的高山森林受到西部沿岸平原的工業活動和來自中國的長程傳輸所帶來的酸沉降輸入( $\text{SO}_4^{2-}\text{-S}$ : 10–48  $\text{kg ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ 、 $\text{NO}_3^{-}\text{-N}$  和  $\text{NH}_4^{+}\text{-N}$ : 9–73  $\text{kg ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ ; Lin et al. 2000, Hsiao et al. 2007, Liang et al. 2009)。酸沉降造成的土壤酸化效應(De Vries and Breeuwsma 1986, Graveland 1998)，伴隨山區的高降雨量(年降雨量 2,000–3,000 mm)加速土壤的侵蝕，使得臺灣北部山區成為酸沉降臨界負荷敏感的區域(Chang et al. 2009)，並可能進一步影響鳥類的生殖產出。

本研究目的為調查在北臺灣高山地區針闊葉混淆林與柳杉針葉林鑲嵌環境下，青背山雀的生殖產出是否受鈣的可獲性所影響。針闊葉混淆林為高山地區具代表性的原始植群類型，而柳杉針葉林則是臺灣重要的造林林型，其占全臺造林地 11%(Qiu et al. 2015)。青背山雀與其它山雀相似，以蝸牛殼為主要的鈣源(Graveland 1996, Reynolds and Perrins 2010)。是以，吾人調查二種棲地類型中的土壤養分及小型蝸牛的密度。同時，在四年的研究期間(2011–2014 年)，針對在二種棲地繁殖的部分青背山雀鳥巢，於產蛋期間供給補充鈣源。倘若任一棲地的繁殖雌鳥，其產蛋受鈣的可獲性所限制，提供額外鈣源將有助於生殖產出的增加。研究將比較二種棲地間，以及操作組與控制組間，窩卵數、蛋的型質及孵卵率等項目，並預期(1)在枯枝落葉含鈣量、土壤 pH、交換性鈣離子以及蝸牛密度等相關參數上，柳杉針葉林應高於針闊葉混淆林；(2)在針闊葉混淆林的繁殖雌鳥受鈣缺乏的影響可能高於在柳杉針葉林的繁殖個體。

## 2.2 研究方法

### 2.2.1 添加鈣試驗與蛋形質測量


2011 年至 2014 年期間，於繁殖季每星期巡巢中，一旦發現鳥巢進入內襯築巢期(nest lining；在苔蘚結構上出現羽毛或絨毛)，便開始進行添加鈣的試驗，直到雌鳥產完蛋。為了減少產蛋時間對雌鳥繁殖表現的可能影響，所有鳥巢在內襯築巢期間都依據其築巢時間的先後進行配對，兩組中逢機一個鳥巢作為添加鈣的操作組，另一個做為控制組。配對的過程分別在闊葉棲地與針葉棲地兩個林相內各自進行。控制組與操作組在各年間的樣本數配置分別為：2011 年 10 巢和 8 巢、2012 年 10 巢和 8 巢、2013 年 6 巢和 6 巢、2014 年 5 巢和 3 巢。

添加鈣的操作組鳥巢，於每個巢箱內側靠近洞口處設置一個小型塑膠盒，裡面放置 200 毫克的蝸牛殼碎片以及 200 毫克的家雞(*Gallus domesticus*)蛋殼碎片。在大山雀的研究發現，雄鳥極少攝取補充鈣(Graveland and Berends 1997)。又，在築巢和產蛋期間，親鳥會持續地防衛牠們的領域，驅趕任何接近牠們鳥巢的個體，因此假設所設置的添加鈣源僅能被該巢的雌鳥所取食，很難被目標以外的其他個體所利用。塑膠盒及所添加的鈣源於每星期巡巢時更換新的一份，俾使得添加的鈣源在操作期間能被親鳥任意取食。並回收前次未取食的殘餘，若有任何掉落在巢材上的鈣源碎片，視為未被雌鳥所取食，並一併回收。所回收的塑膠盒及殘餘鈣源將置於 60 度的烘箱(STD-30A, Cherg Huei Co., Ltd., 臺灣)烘乾，然後秤重，以計算雌鳥實際攝取添加鈣源的量。

青背山雀通常一季繁殖 1-2 巢。在雌鳥產完蛋後，紀錄每巢的窩卵數，以電子口袋秤(JYA-150, Jin Yuan, 臺灣)測量所有蛋的蛋重，量測至 0.1 公克；以電子游標卡尺(CD-6" CSX, Mitutoyo, 日本)測量所有蛋的長(L)和寬(B)，量測至 0.01 毫米，用以計算蛋形指數(egg shape,  $B/L$ ; Hoyt 1979)、蛋體積(egg volume,  $0.51 \times L \times B^2$ ; Hoyt 1979)及整窩蛋體積(clutch volume)。整窩蛋體積定義為整窩蛋的體積之總和(Mänd et al. 2000b)，並包括無卵黃的侏儒蛋(dwarf eggs)。另外，計算孵化成功率，以雛鳥數除以蛋數之比例來表示。

### 2.2.2 蝸牛密度與土壤化學

在 2013 年，於設置巢箱的針闊葉混淆林與柳杉針葉林林地內(圖 1.1, A-D 區)，每塊林地內選擇 3-9 個採樣點，採樣點的數量係依據林地大小以及該地區繁殖鳥巢的資料數，總計於針闊葉混淆林和柳杉針葉林內分別共選擇 20 和 16 個採樣點。




於每個採樣點上，選取2塊相鄰、 $25 \times 25$  平方公分的方形採樣樣方(sampling plot)，並各自從中採樣枯枝落葉及表層土壤樣本，一份樣本用於檢視陸生蝸牛，另一份用於土壤化學分析。枯枝落葉的採樣係採取樣方地表上的所有枯枝落葉，而土壤的採樣則是採取樣方上的土壤腐質層。不同採樣點的土壤腐質層深度不同，土樣採樣的平均深度( $\pm$ SD)為  $2 \pm 1.5$  公分( $n = 36$ )。陸生蝸牛密度的估算係以手挑選肉眼尋找枯枝落葉及土壤樣本中的蝸牛殼並計數(隻數/ $25 \times 25$  平方公分)。土壤化學分析則是委由國立中興大學森林系森林土壤及林木菌根研究室進行。分析項目包括枯枝落葉的含鈣量、土壤層的 pH-H<sub>2</sub>O、pH-KCl、交換性鈣離子及陽離子交換能力等。

### 2.2.3 統計分析

所有的統計分析均是在 R version 3.4.1 平台上執行(R Development Core Team 2017)。吾人先以 Shapiro-Wilk test 檢測土壤化學的各項參數有無符合常態分布。符合常態分佈的資料，如 pH-KCl、陽離子交換能力、枯枝落葉的含鈣量等項目，以 one-way ANOVA 進行組間比較；不符合常態分佈的資料，如 pH-H<sub>2</sub>O 和交換性鈣離子等項目，則以 Mann-Whitney U test 進行組間比較。陸生蝸牛的分布在棲地內變化極大，導致資料呈現過度分散(overdispersion)，且過多的資料筆數為零，故吾人以 zero-inflated negative binomial (ZINB) regression (function *zeroinfl* in package *pscl*)來比較二棲地間蝸牛密度的差異。ZINB 迴歸適用於過度分散且具有大量計數為零的資料，在 ZINB 迴歸中，將”棲地”以自變數納入考量，並以 likelihood ratio test 比較在涵蓋”棲地”因子的完整模式(full model)和不涵蓋”棲地”因子的簡化模式(reduced model)兩者間的差異，來判斷”棲地”因子是否為模式中的顯著重要因子。另外，使用線性模型(linear model, LM; function *lm*)來檢視蝸牛密度與土壤化學參數間的可能關係。

鳥巢的繁殖表現資料為連續4年的資料(2011–2014)，當中少部分個體在不同年間被重複測量。為了解釋觀察值之間並非完全獨立的問題，吾人選擇用混合模型的方法(mixed modeling approach)。在模式中納入”成鳥個體 ID”及”年”為隨機效應(random effects)，以便估計其他的固定效應(fixed effects)。為比較”添加蝸牛殼被攝食比例”以及”添加蛋殼被攝食比例”在不同棲地間有無差異，吾人進行兩個具二



項誤差結構(binomial error structure)的廣義線性混合模型(generalized linear mixed-effects models, GLMMs; function *glmer* in package *lme4*)。其中,所添加蝸牛殼 / 蛋殼被攝食比例係以雌鳥攝取量除以總供給量來表示,並設為模式的應變數,棲地類型則為模式的自變數。在比較棲地間及操作組別間的繁殖參數上,吾人依據資料的結構來建立模式。對於連續性數值資料,如蛋重、蛋形指數、蛋體積及整窩蛋體積等四個參數,吾人分別建立四個具高斯誤差結構(Gaussian error structure)的線性混合模型(linear mixed models, LMMs; function *lmer* in package *lme4*、package *lmerTest*);對於百分比資料(孵化成功率),吾人建立具高斯誤差結構的廣義線性混合模型(GLMM);對於屬計數資料(count data)的窩卵數,因其窩卵數的分布範圍小,介於 4–7 之間,且樣本數有限,以至於在 GLMM 的建模過程,二個隨機效應(成鳥個體 ID 和年)之變異數均為零。為此,吾人將這兩個隨機效應刪除 (Bolker et al. 2009),並建立具卜瓦松誤差結構(Poisson error structure)的廣義線性模型(generalized linear model, GLM; function *glm* in package *lme4*)。上述模式的建立係透過逐步向後法(stepwise backward procedure),棲地類型、操作組別及它們的交互作用起初均納入模式中,並逐步刪除不顯著的交互作用或因子。除非特別說明,否則所有數值均以平均值  $\pm$  SE 來表示。統計的閾值設為 0.05。

## 2.3 結果

### 2.3.1 土壤養分和陸生蝸牛

柳杉針葉林枯枝落葉的含鈣量略高於針闊葉混淆林,但統計上未達顯著差異(表 2.1)。二林相的土壤均呈現酸性,針闊葉混淆林的土壤 pH-HCl 最低為 2.61,而柳杉針葉林的土壤 pH-HCl 最低為 2.78。相較於針闊葉混淆林土壤,柳杉針葉林土壤有顯著較高的 pH、顯著較高的交換性鈣離子以及顯著較低的陽離子交換能力(表 2.1)。

二林相的蝸牛分布均為不均勻分布,並有多數為零的紀錄,造成資料分布的正偏(positive skew)。然而整體而言,柳杉針葉林的蝸牛密度(平均值  $\pm$  SD:  $4.3 \pm 7.8$  隻蝸牛 /  $25 \times 25$  平方公分,中位數: 2.5 隻蝸牛 /  $25 \times 25$  平方公分,範圍: 0–30 隻蝸牛 /  $25 \times 25$  平方公分)高於針闊葉混淆林(平均值  $\pm$  SD:  $2.8 \pm 2.7$  隻蝸牛 /  $25 \times 25$  平方公分,中位數: 1.0 隻蝸牛 /  $25 \times 25$  平方公分,範圍: 0–9 隻蝸牛 /  $25 \times$

25 平方公分)。然而，在 ZINB 迴歸分析中，納入棲地變數的完整模式並未比簡化模式顯著增加其對於蝸牛密度變異的解釋(likelihood ratio test:  $\chi^2 = 2.09$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.15$ )，亦即代表蝸牛密度在二林相間未達統計上的顯著差異。另外，蝸牛密度與土壤 pH-H<sub>2</sub>O ( $r^2 = 0.14$ ,  $P = 0.02$ ,  $n = 36$ )、交換性鈣離子( $r^2 = 0.52$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 35$ )，及枯枝落葉的含鈣量( $r^2 = 0.21$ ,  $P = 0.005$ ,  $n = 36$ )均呈顯著正相關。

### 2.3.2 添加鈣的攝取

從內襯築巢期至產完蛋的操作期間，針闊葉混淆林的操作組雌鳥( $n = 13$ )攝取了所添加蝸牛殼的  $66.6 \pm 15.0$  (SD) %，以及所添加蛋殼的  $63.8 \pm 22.4$  (SD) %。相對的，柳杉針葉林的操作組雌鳥( $n = 12$ )攝取了所添加蝸牛殼的  $52.8 \pm 23.8$  SD %，以及所添加蛋殼的  $46.6 \pm 22.7$  SD %。在蝸牛殼和蛋殼被攝取比例的 GLMM 模式中，棲地均非顯著的因子(snail intake model:  $\beta$  estimate =  $0.87 \pm 1.36$ ,  $z = 0.64$ ,  $P = 0.52$ ; eggshell intake model:  $\beta$  estimate =  $1.64 \pm 1.78$ ,  $z = 0.92$ ,  $P = 0.36$ )，亦即表示蝸牛殼和蛋殼被雌鳥攝取的比例在兩個棲地間無顯著差異。

### 2.3.3 繁殖表現

於 2011 年至 2014 年期間，於針闊葉混淆林與柳杉針葉林分別紀錄 30 和 26 巢繁殖巢。於 56 巢 292 顆蛋中，只紀錄 1 顆無卵黃的侏儒蛋，其為針闊葉混淆林的繁殖雌鳥所產下。在研究族群中，並未發現任何沒有殼或薄殼易破裂的蛋。窩卵數、蛋重、卵形指數、蛋體積、整窩蛋體積以及孵化成功率在二棲地間和二操作組別間並無顯著差異(表 2.2)。

## 2.4 討論

本研究證實在亞熱帶臺灣的高山地區，青背山雀的生殖產出未顯著受鈣所限制。研究地區的土壤和臺灣北部的其他研究相似，均為高度酸性(Horng and Chang 1996)。儘管如此，研究族群的雌鳥產下的蛋，蛋殼並無缺陷的症狀。在二林相繁殖的鳥巢其繁殖特徵亦無顯著差異，並且人為添加額外的鈣源並不影響鳥巢的生殖產出。添加鈣對於青背山雀繁殖上的影響效應不高，推測為繁殖親鳥在它們自然環境中已能獲得足夠的鈣源，因此額外的添加鈣源無法進一步提升繁殖的表現，



這樣的結果與 Johnson and Barclay (1996)的結果一致。添加鈣的操作組雌鳥其獲益可能反應在其他方面，例如：添加鈣減輕它們的營養或能量需求，降低它們的時間分配壓力(time budget stress)，因而使得雌鳥有更佳的身體狀況(Mänd and Tilgar 2003)；或者如在歐洲絲雀(*Serinus serinus*)的研究，在添加食物操作下產生較多的偶外配對子代(Hoi-Leitner et al. 1999, also see Reynolds et al. 2017)。

在人為圈養下，產蛋期的大山雀雌鳥每日產下一顆蛋需攝取約 65 毫克的鈣，相當約 197 毫克的蝸牛殼(Graveland and Berends 1997)。假設青背山雀雌鳥(成鳥體重：12–15 公克，蛋重：1.2–1.5 公克)的產蛋需求和大山雀(成鳥體重：18–21 公克，蛋重：1.4–1.6 公克；Graveland and van Gijzen 1994)相似。又，在產蛋期的大山雀(Betts 1955)與藍山雀(*Parus caeruleus*；Ramsay and Houston 1999)雌鳥嗉囊內容物分析中發現，小型陸蝸，如 *Discus rotundatus* (1.1–4.4 毫米)為它們主要的鈣源。倘若青背山雀也是依賴小型的陸蝸(<5 毫米，約 1–4 毫克乾重)為它們主要的鈣源(此類陸蝸也是研究樣區中主要的蝸牛大小)，那麼產蛋期的雌鳥每天需攝食 50–200 個小型蝸牛，才能產下一個蛋。二林相之蝸牛密度平均為 40–70 隻蝸牛/平方公尺。青背山雀平均領域面積約 10,000 平方公尺(Ming-Tang Shiao personal observation)，與大山雀(Wilkin et al. 2006)相近。因此就青背山雀而言，蝸牛可能非現階段的限制資源。前述的估算是相對保守的，因為鳥類比人更善於搜尋蝸牛(Ramsay and Houston 1999)，並且它們除了取食枯枝落葉上的蝸牛，還能取食樹棲性蝸牛(arboreal snails)，而樹棲性蝸牛不易量化調查，並在目前的研究中未納入考量。另外，產蛋期的雌鳥也可能飛到領域外去尋找並獲取足夠的鈣(Wilkin et al. 2009)。不過，對鳥類而言，搜尋並攝取許多蝸牛是耗時的活動(Turner 1982, Graveland and Berends 1997)，因而可能在時間分配下受限(time budget constraints)。

相較於過往溫帶森林的研究(Graveland and van der Wal 1996, Mänd et al. 2000a)，本研究棲地的鈣可獲性介於在富鈣與缺鈣棲地之間。本研究二林相的土壤 pH 均高於 Buunderkamp 森林中的缺鈣棲地，而在該棲地繁殖的鳥巢有 10–60 % 已出現蛋殼缺陷的情況(Graveland and van der Wal 1996)。相反的，本研究的土壤 pH 低於該研究(Graveland and van der Wal 1996)所指的富鈣棲地，並且本研究二林相的蝸牛密度接近前人研究所指的富鈣棲地之最低閾值(Graveland and van der Wal 1996, Tilgar et al. 1999, Mänd et al. 2000a；表 2.3)，低於這個閾值以下，鳥巢的生

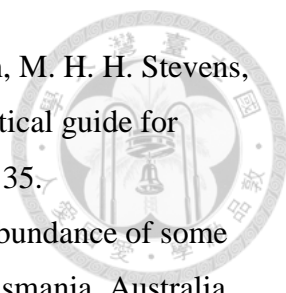
殖產出就可能受鈣所限制。不過，青背山雀產下的窩卵數(4–6 顆蛋，極少數為 7 顆蛋)少於歐洲的大山雀(5–12 顆蛋；Perrins 1979)，因此青背山雀產下整窩蛋所需的鈣少於溫帶森林的大山雀，因此對於鈣的缺乏，可能也相對較不敏感。

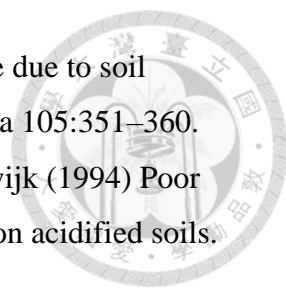
在受人為干擾的地景上，鳥類可能占據非它們傳統使用的棲地(Newton 1998)。倘若鳥類在非原生棲地上，其生殖產出仍舊依循它在原始棲地的表現，而未依據實際棲地的品質來調整，那麼他們的繁殖表現可能變成不適應的。例如：產下高於(Virkkala 1990, Rytönen and Orell 2001)或低於(Mänd et al. 2005)現存環境所能支持的蛋數。研究結果顯示，柳杉針葉林的蝸牛密度與針闊葉混淆林相近，甚至更高。並且，研究發現柳杉針葉林的雌鳥產下的窩卵數與針闊葉混淆林相當。因此，鈣並非是在柳杉針葉林繁殖的青背山雀於產蛋上的限制營養。然而，相較於在原始森林繁殖的個體，在柳杉針葉林繁殖的青背山雀可能是較不適應的，因為日本柳杉針葉林所能提供的毛蟲生物量低於原始的闊葉森林所能供給的食物量(Mizutani and Hijii 2002, 本研究第三章)。因此，在柳杉針葉林的青背山雀產下和針闊葉混淆林族群相似的窩卵數可能是較不利的，而較低的食物豐度可能不利於雛鳥的生長及離巢後的存活(i.e., Virkkala 1990, Rytönen and Orell 2001, Tremblay et al. 2003)。

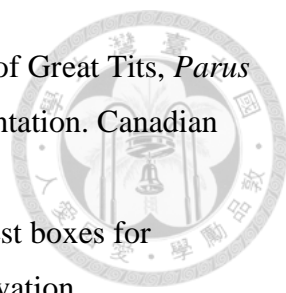
總結而言，由研究結果與鈣需求的計算，推測鈣並非現階段臺灣山區青背山雀產蛋的限制營養。原始林(針闊葉混淆林)與干擾後棲地(柳杉針葉林)均能提供足夠的鈣給產蛋期的雌鳥。兩種林相在枯枝落葉品質上的差異影響其土壤化學性質。柳杉針葉林所能支持的蝸牛密度與針闊葉混淆林相似、甚至更高，是因為柳杉針葉林的枯枝落葉具有較多的鈣，導致土壤有較高的 pH 及交換性鈣離子。不過，研究地區仍然受酸沉降的威脅，倘若本區土壤酸化開始影響蝸牛密度，將導致鈣可獲性的減少，並進一步限制青背山雀的生殖產出。為此，持續監測土壤養分、蝸牛密度及青背山雀繁殖參數之變化，將可提供酸沉降對亞熱帶臺灣之高山森林影響之重要資訊。

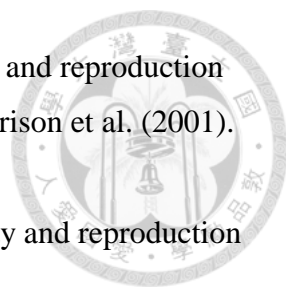
## 2.5 參考文獻

Betts, M. M. (1955). The food of titmice in oak woodland. *Journal of Animal Ecology* 24:282–323.

- 
- Bolker, B.M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J.-S. S. White (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127–135.
- Bonham, K. J., R. Mesibov, and R. Bashford (2002). Diversity and abundance of some ground-dwelling invertebrates in plantation vs. native forests in Tasmania, Australia. *Forest Ecology and Management* 158:237–247.
- Cameron, R. A. D. (1978). Terrestrial snail faunas of the Malham area. *Field studies* 4:715–728.
- Chang, C.-T., T.-C. Lin, and N.-H. Lin (2009). Estimating the critical load and the environmental and economic impact of acid deposition in Taiwan. *Journal of Geographical Science* 56:39–58 (In Chinese with English abstract).
- De Vries, W. and A. Breeuwsma (1986). Relative importance of natural and anthropogenic proton sources in soils in The Netherlands. *Water, Air, and Soil Pollution* 28:173–184.
- Gärdenfors, U., H. W. Waldén, and I. Wäreborn (1995). Effects of soil acidification on forest land snails. *Ecological Bulletins* 44:259–270.
- Gilbert, A. B. (1971). The egg: its physical and chemical aspects. In *Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl*, Vol. 3 (D. J. Bell and B. M. Freeman, Editors). Academic Press, NY, USA.
- Gilbert, A. B. (1983). Calcium and reproductive function in the hen. *Proceedings of the Nutrition Society* 42:195–212.
- Graveland, J. (1996). Avian eggshell formation in calcium-rich and calcium-poor habitats: importance of snail shells and anthropogenic calcium sources. *Canadian Journal of Zoology* 74:1035–1044.
- Graveland, J. (1998). Effects of acid rain on bird populations. *Environmental Reviews* 6:41–54.
- Graveland, J., and A. E. Berends (1997). Timing of the calcium intake and effect of calcium deficiency on behaviour and egg laying in captive Great Tits, *Parus major*. *Physiological Zoology* 70:74–84.
- Graveland, J., and T. van Gijzen (1994). Arthropods and seeds are not sufficient as calcium sources for shell formation and skeletal growth in passerines. *Ardea* 82:299–314.

- 
- Graveland, J., and R. van der Wal (1996). Decline in snail abundance due to soil acidification causes eggshell defects in forest passerines. *Oecologia* 105:351–360.
- Graveland, J., R. van der Wal, J. H. van Balen, and A. J. van Noordwijk (1994) Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368:446–448.
- Hoi-Leitner, M., H. Hoi, M. Romero-Pujante, and F. Valera (1999). Female extra-pair behaviour and environmental quality in the Serin (*Serinus serinus*): a test of the ‘constrained female hypothesis’. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:1021–1026.
- Horng, F.-W., and W.-E. Chang (1996). Soil nutrient pool and available nutrient dynamics in the Fushan mixed hardwood forest ecosystem. *Taiwan Journal of Forest Science* 11:465–473 (In Chinese with English abstract).
- Hoyt, D. F. (1979). Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* 96:73–77.
- Hsiao, H.-M., T.-C. Lin, J.-L. Hwong, C.-C. Huang, and N.-H. Lin (2007). Precipitation chemistry at the Lienhuachi Experimental Forest in central Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science* 22:1–13.
- Johannessen, L. E., and T. Solhøy (2001). Effects of experimentally increased calcium levels in the litter on terrestrial snail populations. *Pedobiologia* 45:234–242.
- Johnson, L.S., and R. M. R. Barclay (1996). Effects of supplemental calcium on the reproductive output of a small passerine bird, the House Wren (*Troglodytes aedon*). *Canadian Journal of Zoology* 74:278–282.
- Lin, T.-C., S.-P. Hamburg, H.-B. King, and Y.-J. Hsia (2000). Throughfall patterns in a subtropical rain forest of northeastern Taiwan. *Journal of Environmental Quality* 29:1186–1193.
- Liang, Y.-L., T.-C. Lin, J.-L. Hwong, N.-H. Lin, and C.-P. Wang (2009). Fog and precipitation chemistry at a mid-land forest in central Taiwan. *Journal of Environmental Quality* 38:627–636.
- Mänd, R., and V. Tilgar (2003). Does supplementary calcium reduce the cost of reproduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*? *Ibis* 145:67–77.
- Mänd, R., V. Tilgar, and A. Leivits (2000a). Calcium, snails, and birds: a case study. *Web Ecology* 1:63–69.

- 
- Mänd, R., V. Tilgar, and A. Leivits (2000b). Reproductive response of Great Tits, *Parus major*, in a naturally base-poor forest habitat to calcium supplementation. *Canadian Journal of Zoology* 78:689–695.
- Mänd, R., V. Tilgar, A. Lõhmus, and A. Leivits (2005). Providing nest boxes for hole-nesting birds – Does habitat matter? *Biodiversity and Conservation* 14:1823–1840.
- Martin, K., and M. Sommer (2004). Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate-humid forest ecosystems. *Journal of Biogeography* 31:531–545.
- Mizutani, M., and N. Hijii (2002). The effects of arthropod abundance and size on the nestling diet of two *Parus* species. *Ornithological Science* 1:71–80.
- Newton, I. (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press, London, UK.
- Ohta, T., S. Niwa, and T. Hiura (2014a). Calcium concentration in leaf litter affects the abundance and survival of crustaceans in streams draining warm-temperate forests. *Freshwater biology* 59:748–760.
- Ohta, T., S. Niwa, N. Agetsuma, and T. Hiura (2014b). Calcium concentration in leaf litter alters the community composition of soil invertebrates in warm-temperate forests. *Pedobiologia* 57:257–262.
- Perrins, C. M. (1979). *British tits*. William Collins Sons & Co, London, UK.
- Qiu, L.-W., Q.-X. Huang, C.-C. Wu, and H.-T. Hsieh (2015) Summary of the fourth national forest resource inventory report. *Taiwan Forestry Journal* 41:3–13 (In Chinese).
- R Development Core Team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Ramsay, S. L., and D. C. Houston (1999). Do acid rain and calcium supply limit eggshell formation for Blue Tits (*Parus caeruleus*) in the U.K.? *Journal of Zoology* 247:121–125.
- Reich, P. B., J. Oleksyn, J. Modrzynski, P. Mrozinski, S. E. Hobbie, D. M. Eissenstat, J. Chorover, O. A. Chadwick, C. M. Hale, and M. G. Tjoelker (2005). Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* 8:811–818.

- 
- Reynolds, S. J. (2003). Mineral retention, medullary bone formation, and reproduction in the White-tailed Ptarmigan (*Lagopus leucurus*): a critique of Larison et al. (2001). *The Auk* 120:224–228.
- Reynolds, S. J., and C. M. Perrins (2010). Dietary calcium availability and reproduction in birds. *Current Ornithology* 17:31–74.
- Reynolds, S.J., J. A. Galbraith, J. A. Smith, and D. N. Jones (2017). Garden bird feeding: insights and prospects from a North-South comparison of this global urban phenomenon. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5: Article 24.
- Rusek, J., and V. G. Marshall (2000). Impacts of airborne pollutants on soil fauna. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:395–423.
- Rytkönen, S., and M. Orell (2001). Great Tits, *Parus major*, lay too many eggs: experimental evidence in mid-boreal habitats. *Oikos* 93:439–450.
- Sawyer, J. (1993). *Plantation in the tropics: environmental concerns*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Simkiss, K. (1967). *Calcium in reproductive physiology: a comparative study of vertebrates*. Chapman & Hall, London, UK.
- Tattersfield, P., M. B. Seddon, and C. N. Lange (2001). Land-snail faunas in indigenous rainforest and commercial forestry plantations in Kakamega Forest, western Kenya. *Biodiversity and Conservation* 10:1809–1829.
- Tilgar, V., R. Mänd, and A. Leivits (1999). Effect of calcium availability and habitat quality on reproduction in Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* and Great Tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 30:383–391.
- Tilgar, V., R. Mänd, and M. Mägi (2002). Calcium shortage as a constraint on reproduction in Great Tits *Parus major*: a field experiment. *Journal of Avian Biology* 33:407–413.
- Tremblay, I., D. W. Thomas, M. M. Lambrechts, J. Blondel, and P. Perret (2003). Variation in Blue Tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology* 84:3033–3043.
- Turner, A. K. (1982). Timing of laying by Swallows (*Hirundo rustica*) and Sand Martins (*Riparia riparia*). *Journal of Animal Ecology* 51:29–46.
- Virkkala, R. (1990). Ecology of the Siberian Tit *Parus cinctus* in relation to habitat quality: effects of forest management. *Ornis Scandinavica* 21:139–146.

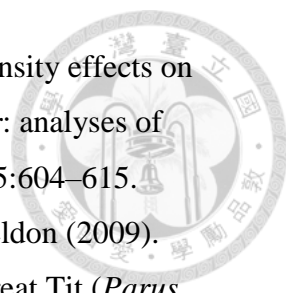
- 
- Wilkin, T.A., D. Garant, A. G. Gosler, and B. C. Sheldon (2006). Density effects on life-history traits in a wild population of the Great Tit *Parus major*: analyses of long-term data with GIS techniques. *Journal of Animal Ecology* 75:604–615.
- Wilkin, T. A., A. G. Gosler, D. Garant, S. J. Reynolds, and B. C. Sheldon (2009). Calcium effects on life-history traits in a wild population of the Great Tit (*Parus major*): analysis of long-term data at several spatial scales. *Oecologia* 159:463–472.
- Xue, L., and S. Luo (2002). Seasonal changes in the nutrient concentrations of leaves and leaf litter in a young *Cryptomeria japonica* stand. *Scandinavian Journal of Forest Research* 17:495–500.
- Zinke, P. J. (1962). The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43:130–133.

表 2.1、觀霧地區針闊葉混淆林與柳杉針葉林枯枝落葉及土壤參數之比較


	針闊葉混淆林		柳杉針葉林		<i>P</i> value
	mean ± SD	<i>n</i>	mean ± SD	<i>n</i>	
<b>Litter</b>					
Calcium concentration (mg/g)	4.90 ± 2.17	20	6.33 ± 2.78	16	0.090 <sup>a</sup>
<b>Soil</b>					
pH-H <sub>2</sub> O	3.92 ± 0.30	20	4.62 ± 0.81	16	0.005 <sup>b</sup>
pH-KCl	3.14 ± 0.34	20	3.48 ± 0.38	16	0.009 <sup>a</sup>
Exchangeable Ca <sup>2+</sup> (cmol/kg)	1.69 ± 1.44	19	4.47 ± 5.45	16	0.028 <sup>b</sup>
Cation exchange capacity (cmol/kg)	37.74 ± 7.30	20	31.49 ± 6.43	16	0.011 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>One-way ANOVA test; <sup>b</sup>Shapiro-Wilk test



表 2.2、模式分析 2011–2014 年中海拔觀霧地區青背山雀之(a)蛋形質特徵(linear mixed model, LMM)、(b)窩卵數(generalized linear model, GLM)和(c)孵化成功率(generalized linear mixed-effects model, GLMM)。成鳥個體 ID 及年均納入 LMMs 和 GLMM 中作為隨機效應。各項變數之係數及顯著性係在逐步向後法建模的過程，簡化模式加上該項變數下，該項變數之數值

	$\beta \pm SE$	Wald statistics <sup>a</sup>	<i>P</i> value
a. Egg traits			
Egg mass ( <i>n</i> = 56 nests)			
Intercept	1.43 ± 0.01	95.43	< 0.001
Habitat <sup>b</sup>	-0.01 ± 0.03	-0.39	0.70
Treatment <sup>c</sup>	0.02 ± 0.02	0.72	0.47
Habitat x treatment	0.004 ± 0.050	0.08	0.94
Egg shape index ( <i>n</i> = 56 nests)			
Intercept	0.75 ± 0.01	137.6	< 0.001
Habitat <sup>b</sup>	0.01 ± 0.01	0.95	0.35
Treatment <sup>c</sup>	-0.004 ± 0.007	-0.59	0.56
Habitat x treatment	0.01 ± 0.01	0.98	0.34
Egg volume ( <i>n</i> = 56 nests)			
Intercept	1408.2 ± 16.3	86.28	< 0.001
Habitat <sup>b</sup>	-4.8 ± 30.9	-0.16	0.88
Treatment <sup>c</sup>	15.1 ± 25.5	0.59	0.56
Habitat x treatment	-22.7 ± 51.5	-0.44	0.66
Clutch volume ( <i>n</i> = 56 nests)			
Intercept	7254.5 ± 211.3	34.3	< 0.001
Habitat <sup>b</sup>	-432.5 ± 341.5	-1.27	0.21
Treatment <sup>c</sup>	-34.1 ± 291.1	-0.12	0.91
Habitat x treatment	-506.3 ± 582.0	-0.87	0.39
b. Clutch size ( <i>n</i> = 56 nests)			
Intercept	1.65 ± 0.06	28.22	< 0.001
Habitat <sup>b</sup>	-0.05 ± 0.12	-0.40	0.69
Treatment <sup>c</sup>	-0.03 ± 0.12	-0.29	0.77



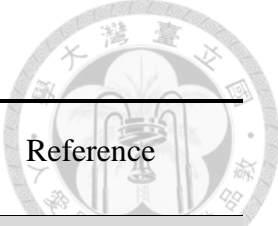
Habitat x treatment	-0.06 ± 0.23	-0.24	0.81
c. Hatching success ( <i>n</i> = 46 nests)			
Intercept	2.39 ± 0.51	4.72	< 0.001
Habitat <sup>b</sup>	-0.29 ± 0.57	-0.52	0.61
Treatment <sup>c</sup>	0.18 ± 0.51	0.35	0.73
Habitat x treatment	1.70 ± 1.00	1.71	0.09

<sup>a</sup> Wald t test 為 LMMs 分析，Wald z test 為 GLM 和 GLMM 分析。

<sup>b</sup> 棲地(Habitat)為類別變數(針闊葉混淆林或柳杉針葉林)，並以柳杉針葉林為參考值。

<sup>c</sup> 操作(Treatment) 為類別變數(添加鈣操作或控制組)，並以控制組為參考值。

表 2.3、各研究調查森林陸生蝸牛密度之比較



Country	Forest type	Year	Snail density (ind./m <sup>2</sup> )	Reference
<b>Calcium-poor forests</b>				
Estonia	Pine forests	1995	0–2	Mänd et al. 1997
	Pine forests	1995	10–48	
	Pine forests	1995, 1999	13–75	Tilgar et al. 1999, Mänd et al. 2000
Netherlands	Pine forests	1970	34–81	Graveland and van der Wal 1996
	Pine forests	1992	7–39	
	Mixed coniferous -deciduous forests	1992	0–826	
Taiwan	Mixed-oak forest	2013	43 <sup>a</sup>	This study
	<i>Cryptomeria</i> plantation	2013	69 <sup>a</sup>	
<b>Calcium-rich forests</b>				
Netherlands	Ash forests	1973	35–304	Graveland and van der Wal 1996
	Ash forests	1992	72–206	
	Oak forests	1992	58–1581	
Estonia	Deciduous/ mixed forests	1995	69–219	Mänd et al. 1997
	Deciduous forests	1995, 1999	92–214	Tilgar et al. 1999, Mänd et al. 2000
	Deciduous/ mixed forests	1995	146–427	Mänd et al. 1997

<sup>a</sup> 以該林相內所有採樣樣方之平均密度換算之。

### 第三章 育雛期雛鳥生長




#### 3.1 前言

食物豐度是影響鳥類繁殖表現的重要近因(Lack 1968)。對於季節性繁殖的鳥類，繁殖特徵受季節性食物變化所形塑，當雛鳥食物需求的高峰與食物豐度高峰相一致時，將有最大的適存值(reproductive fitness；Verboven et al. 2001, Tremblay et al. 2003)。雖然鳥類與它們獵物間營養階層的交互作用(trophic interaction)在溫帶地區的多種棲地已被廣泛地研究(van Balen 1973, Rytönen and Orell 2001, Massa et al. 2004, Ziane et al. 2006, Lambrechts et al. 2008)，然而在低緯度的生態群落卻少有研究。低緯度的生態群落，如副熱帶季風林生態系仍具一定程度的季節性，包括乾濕季週期、溫度變化及光週期等，因而影響鳥類的繁殖時間(Tye 1992, Wikelski et al. 2000, Shiao et al. 2015)。並且，低緯度的生態群落較複雜且多樣化，因而其營養階層間的交互作用可能也不同于物種數相對較少的溫帶地區(Şekercioğlu et al. 2012)。為此，欲探討食物資源對於低緯度地區鳥類繁殖的影響程度，須調查棲地的食物資源季節性變化，並與鳥類的繁殖表現相連結。

棲地類型決定植被的種類，並影響食蟲性鳥類最主要的食物—鱗翅目與膜翅目幼蟲(Lepidoptera and Hymenoptera larvae)的豐度與多樣性(van Balen 1973)。在溫帶地區，落葉性樹種的幼蟲生物量在初夏呈現一個短暫、急遽變化的高峰(Verboven et al. 2001, Veen et al. 2010, Smith et al. 2011)；相對地，松科樹種的幼蟲生物量則隨著季節呈穩定緩慢地增加，其高峰較低且較晚(van Balen 1973, Veen et al. 2010)。相較於溫帶地區狹窄的食物豐度高峰，低緯度的生態群落具有較高的樹種多樣性，因而假設將形成較寬的幼蟲豐度高峰(Tremblay et al. 2003)。不過，目前未有研究證實這個假說。此外，不同棲地的幼蟲在體型、外觀及營養含量上可能不同(Isaksson and Andersson 2007, Arnold et al. 2010)，因而影響食物的品質和鳥類的覓食選擇(e.g., Naef-Daenzer et al. 2000, Tremblay et al. 2005, García-Navas and Sanz 2011)。例如：大山雀偏好大型的夜蛾(Noctuidae)幼蟲，而藍山雀則不吃多毛的枯葉蛾(Lasiocampidae)幼蟲(García-Navas et al. 2013)。為此，在評估不同棲地的鳥類的食物資源上，幼蟲的量和品質均須納入考量。

食物的可獲得性限制鳥類的繁殖表現(Martin 1987)。在食物豐富的環境，親鳥



能耗費較少的時間與能量在覓食活動，並通常帶回較大的獵物(Naef-Daenzer and Keller 1999, Tremblay et al. 2005)；親鳥通常會較早開始產蛋，並產下比較大的窩卵數(Blondel et al. 1993, Massa et al. 2004, Sanz et al. 2010)，雛鳥的體重較重，離巢幼鳥數也較高(Verboven et al. 2001, Tremblay et al. 2003)。因此，雛鳥食物需求高峰與幼蟲豐度高峰相吻合對鳥類的繁殖是有益的(van Noordwijk et al. 1995, Thomas et al. 2001)。然而，對於兼行兩巢的鳥種，親鳥需在第一窩與第二窩繁殖間最適化它們的生殖投資，而幼蟲豐度亦隨著棲地類型與季節變化而有不同。van Balen (1973)在落葉橡樹林和松科造林地上，觀察發現大山雀在不同棲地類型具不同的繁殖表現(Habitat-specific breeding performances)。落葉橡樹林的幼蟲豐度高峰使得大山雀第一窩雛鳥有較重的體重，而後幼蟲豐度逐漸減少，第二窩雛鳥體重也隨著降低；在松科造林地則反映出相反的趨勢，幼蟲高峰出現較晚，而第二窩的雛鳥亦較第一窩略重。然而，少有研究比較不同棲地的食物季節性變化，並與親鳥的繁殖表現相結合(e.g., Mägi and Mänd 2004, Lambrechts et al. 2008, Mägi et al. 2009)，而其結果因棲地類型而異。

本研究的目標為瞭解在針闊葉混生林(以下簡稱闊葉棲地)與柳杉針葉林(以下簡稱針葉棲地)兩種棲地下，幼蟲季節性豐度變化與其多樣性對食蟲性青背山雀的繁殖表現之影響。青背山雀雛鳥的食譜主要以鱗翅目與膜翅目的幼蟲為主，占71%(Chuang 2006)。全臺森林總面積有21%為人工林，而柳杉針葉林是臺灣重要的造林林型，占全臺人工林面積之11%(Qiu et al. 2015)。人工林的結構相對簡單，林齡均一，植被多樣性少，以至其食物可能較缺乏，鳥類而言為較差的棲地。在天然與人工林鑲嵌的地景下，鳥類對這非原生地造林地之反應，並未有深入的研究，而它們的繁殖特徵也未可知。為此，本研究於2015年(1)調查兩種林相中5種優勢樹種：2種常綠橡樹和1種落葉檜木(闊葉棲地)，以及2種杉(針葉棲地)的鱗翅目及膜翅目幼蟲之季節性動態以及多樣性組成，同時(2)調查雛鳥的生長，並估計在每巢雛鳥需求高峰時，環境的幼蟲生物量，接著檢視其是否可解釋雛鳥的體重變異；最後，(3)檢視多年(2010–2017)的繁殖資料，比較在闊葉棲地與針葉棲地其各項繁殖特徵，包括年繁殖密度、第二窩比例、產蛋日、窩卵數等。吾人預測幼蟲生物量的季節性變化和組成在不同樹種及棲地間不同，如同Tremblay et al. (2003)所預測的，闊葉棲地具較寬的幼蟲高峰，而針葉棲地的幼蟲生物量及品質均

較差，並且不同棲地的幼蟲生物量之物候變化將影響雛鳥的生長。



## 3.2 研究方法

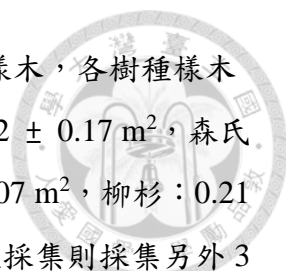
### 3.2.1 雛鳥狀況評估與資料定義

除例行性每週至少一次的巡巢、產蛋日及新生雛鳥日齡之推估、離巢前雛鳥和無腳環親鳥的繫放外，在進行幼蟲物候調查的 2015 年，雛鳥於 13–14 日齡時，以口袋電子秤(JYA-150, Jin Yuan, 臺灣)稱重，量測至 0.1 公克，計算整巢之平均雛鳥體重作為該巢雛鳥狀況之指標；另外，以電子游標卡尺(CD-6" CSX, Mitutoyo, 日本)測量雛鳥跗趾長，量測至 0.01 毫米。

兩種棲地之年繁殖密度係以該年同時繁殖鳥巢之最大值除以棲地面積來估算。青背山雀一年產 1–2 巢。依據 van Noordwijk et al. (1995)和吾人野外經驗將繁殖嘗試(breeding attempt)分成：(1)第一窩，其產蛋日位在最早繁殖鳥巢之產蛋日往後 30 天以內的區間；以及(2)第二窩，其產蛋日位在 30 天以後的區間，第二窩繁殖巢也包括第一窩繁殖失敗後的補充巢(replacement brood)，它們和第二窩處在相同時空環境。另計算二林相內，第二窩繁殖巢數相對於第一窩繁殖巢數之比例，定義為產第二窩比例(second brood proportion)。

### 3.2.2 幼蟲生物量物候和組成

吾人於 2015 年 2 月 10 日至 8 月 24 日期間，針對二林相內相對優勢度最高的樹種，以抖落法(tree-shaking method; Hsu 2010)調查其幼蟲組成及生物量變化。在針闊葉混淆林內選取常綠闊葉樹的森氏櫟(RD: 19%)和卡氏櫟(RD: 17%)、以及落葉闊葉樹的臺灣赤楊(RD: 11%)；於柳杉針葉林內，則選取常綠針葉樹的柳杉(RD: 54%)和臺灣杉(RD: 25%)；詳見第一章 1.2 研究樣區與巢箱設置)。吾人未使用國外常用的蟲糞掉落法之原因，為蟲糞法較適用在昆蟲種類少且形成單一短暫的蟲糞高峰的溫帶地區，而不適用於具重濕(perhumid)、多雨氣候(Tinbergen and Dietz 1994)的觀霧地區。抖落法係針對幼蟲受驚嚇時，掉落裝死的特性，以採集掉落的幼蟲。少數種類如刺蛾科(Limacodidae)幼蟲為爬行黏附在植物枝葉，不易以抖落法採集，然因刺蛾本身具毒性，非鳥類取食的獵物，故對於本研究標的(探討幼蟲生物量與雛鳥之關聯)之影響不大。



為了在季節上的重複採樣，每種樹各選取 6 棵大小相近的樣木，各樹種樣木之胸高斷面積(basal area；平均值  $\pm$  SD)分別如下：卡氏楮：0.22  $\pm$  0.17 m<sup>2</sup>，森氏櫟：0.18  $\pm$  0.13 m<sup>2</sup>，赤楊：0.11  $\pm$  0.06 m<sup>2</sup>，臺灣杉：0.31  $\pm$  0.07 m<sup>2</sup>，柳杉：0.21  $\pm$  0.06 m<sup>2</sup>。每次採樣時，選取 6 棵樣木的其中 3 棵採樣，而隔次採集則採集另外 3 棵。吾人使用 10 米長竿，由竿頂端的鈎子勾住林下層(midstory canopy)直徑約 10 公分的樹枝枝條，然後大力搖晃。幼蟲受突然的晃動後掉落，並於樹下張設 3 x 3 平方公尺的塑膠布承接，每棵樣木抖落 3 根不同的樹枝。採樣掉落於布上的幼蟲，並以微量天平(ML54/02, Mettler Toledo, 瑞士)秤重，量測至 0.1 毫克，並計算每棵樹的幼蟲生物量。另外，幼蟲將飼養後，依分類階層鑑定至科。

幼蟲生物量的季節性分布係以高斯函數進行曲線配適(curve fitting；Veen et al. 2010)。其中，柳杉上所採集的一筆天蛾科(Sphingidae)紀錄為異常值(outlier；>2,500 毫克)，故將其刪除以避免曲線配適的偏差。由每棵樹所配適的曲線上，擷取生物量的最高值和發生日期(peak date)。吾人將每棵樹的幼蟲生物量曲線乘以該樹種於棲地中的相對比例，並將同一棲地加總，以估算闊葉棲地與針葉棲地的幼蟲生物量曲線。各樹種的相對比例係依據 2012 年所進行植群調查中，各樹種於該棲地的相對優勢度來估算，並簡化兩種棲地只涵蓋所調查的優勢樹種。是以，簡化後的闊葉棲地由 37% 卡氏楮、40% 森氏櫟及 23% 臺灣赤楊所組成，而針葉棲地則由 32% 臺灣杉和 68% 柳杉所組成。

雖然本研究未觀察親鳥的覓食行為，但每對繁殖鳥巢其巢位和另一類型棲地之最短距離超過 75 公尺，其為相近鳥種大山雀的最大領域半徑(Wilkin et al. 2007, Hinks et al. 2015)。因此，假設繁殖親鳥主要都是在它們所築巢的棲地中覓食與育雛。依據上述所描繪兩種棲地隨季節變化的幼蟲生物量分布曲線，吾人計算每一巢雛鳥需求高峰時期，可獲得之總幼蟲生物量(total larval biomass available)。依據相近種大山雀的資料(van Balen 1973)，雛鳥的食物需求高峰時期為雛鳥孵出後第 10 天至 21 天。是以，對任一已知孵化日之鳥巢，可獲得之總幼蟲生物量為該棲地之幼蟲生物量曲線於幼鳥第 10–21 天期間之積分面積。

### 3.2.3 統計分析

吾人應用卡方獨立性檢定(chi-square test of independence)比較不同樹種間各科

幼蟲的分布有無差異。在事後檢定上，計算每一格(cell)調整後的標準化殘差(adjusted standardized residual)以檢視相依表中統計的顯著性(~Z 分布)(Agresti 2007)。由於多格計算(8 × 5 cells)會增加統計犯錯機率，為此應用 Bonferroni 校正(MacDonald and Gardner 2000)將  $\alpha$  值調整為 0.001 (0.05 除以 40)，統計顯著之臨界值為  $\pm 3.29$ 。若調整後標準化殘差若超過臨界值，代表該格觀察值與期望值間的差異高於所預期的獨立性。

所有的模式建立均是在 R version 3.4.1 平台上執行(R Development Core Team 2017)。吾人使用 ANOVA 或 ANCOVA(function *aov*)檢視在不同棲地與不同繁殖嘗試，環境的幼蟲生物量與雛鳥狀況間有無差異。其中，”可獲得之總幼蟲生物量”及”雛鳥體重”分別被視為依變數，”棲地類型”、”繁殖嘗試”及兩者的一次交互作用則為自變數。在雛鳥狀況的模式中，加入”跗趾長”作為共變數(covariate)以控制雛鳥體型上的些微差異。並使用 Tukey 事後檢定(Tukey's post hoc test, function *HSD.test*)來檢測組間平均值的差異。另外，吾人以線性模式(LM; function *lm*)檢視”可獲得之總幼蟲生物量”能否助於解釋”雛鳥體重”的變異，並納入雛鳥”跗趾長”來控制體型差異。

關於長期的巢箱監測資料，在產蛋日的比較上，吾人建立具高斯誤差結構的線性混合模型(LMM; function *lmer* in package *lme4*, package *lmerTest*)，將”年”作為隨機變數，”第一窩之產蛋日”(laying date of first brood)為應變數，”棲地類型”為自變數；在窩卵數的比較上，因窩卵數的分布範圍小，介於 3-8 之間，且樣本數有限，故在廣義線性混合模型(GLMM; function *glmer* in package *lme4*)的建模過程，隨機效應”年”之變異數為零。為此，吾人將此隨機效應刪除(Bolker et al. 2009)，並建立具卜瓦松誤差結構的廣義線性模型(GLM; function *glm* in package *lme4*)，”窩卵數”為應變數，”棲地類型”為自變數，並納入”產蛋日”來控制隨著季節變化的可能影響。另外，以成對 t 檢定(paired comparison t-test)來比較”年繁殖密度”在棲地間的差異；以費雪精確性檢定(Fisher's exact test)逐年檢視其”產第二窩比例”在兩棲地間有無差異。除非特別註明，否則所有的數值均以平均值  $\pm$  SE 表示。

### 3.3 結果

#### 3.3.1 幼蟲組成與生物量動態

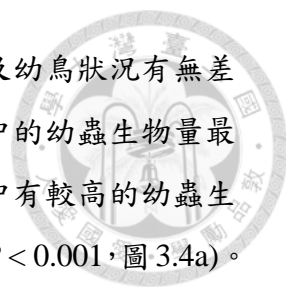


吾人共採集 1,318 隻鱗翅目幼蟲及 112 隻膜翅目幼蟲。不同樹種所採集的幼蟲在分類類群上有所不同( $\chi^2_{28} = 629.6, P < 0.001$ , 表 3.1)。卡氏楮與森氏櫟有較多樣的大鱗翅群(Macroheterocera), 除了尺蛾科(Geometridae)與裳蛾科(Erebidae)外(ca. 60%), 其他大鱗翅群(Other MaL)在二樹種分別占 8% 和 10%。大鱗翅群的物候變化構成 2 樹種分別在春末與夏初的生物量高峰(圖 3.1a、b)。落葉性喬木的臺灣赤楊其幼蟲組成明顯不同於其他樹種, 尺蛾與裳蛾的比例顯著較低, 而夜蛾科(Noctuidae)與葉蜂科(Tenthredinidae)的比例顯著較高(表 3.1)。夜蛾科幼蟲的平均生物量(平均值  $\pm$  SE:  $54.26 \pm 3.69$  毫克)顯著高於其他類群(ANOVA:  $F_{7,1349} = 23.33, P < 0.001$ ), 它們與葉蜂幼蟲共同組成臺灣赤楊急遽的生物量高峰(圖 3.1c)。針葉樹的主要優勢類群為裳蛾與尺蛾(超過 70%)。裳蛾科的主要類群為燈蛾亞科(Arctiinae)苔蛾族(Lithosiini; 87%), 尺蛾科則主要為淡紋霜尺蛾(*Alcis postlurida*)、澄黃帶霜尺蛾(*A. scortea*)、煙霜尺蛾(*A. rubicunda*)、暗黃斑霜尺蛾(*A. taiwanovariegata*)、黑斑微黃尺蛾(*Deileptenia rimosaria*)、黃帶春田星尺蛾(*Harutalcis fumigata*)等 6 種。尺蛾、裳蛾和夜蛾(主要為異鄉類錦夜蛾 *Euplexidia exotica*)為 7–8 月針葉林幼蟲生物量的主要組成(圖 3.1d、e)。

以高斯函數曲線配適 5 種樹的幼蟲生物量分布。在闊葉樹種上, 兩種常綠橡樹的配適曲線有著較低的生物量高峰(卡氏楮:  $r^2 = 0.57, P = 0.002$ ; 森氏櫟:  $r^2 = 0.34, P = 0.19$ ; 圖 3.2a、b), 而臺灣赤楊則有顯著的生物量高峰( $r^2 = 0.81, P < 0.001$ , 圖 3.2c)。生物量高峰的發生時期與高峰值隨樹種而異: 卡氏楮 = 218.7 毫克, 6 月 29 日; 森氏櫟 = 176.3 毫克, 5 月 21 日; 臺灣赤楊 = 726.8 毫克, 5 月 5 日。針葉樹的高峰較晚, 出現在 6 月下旬以後(臺灣杉:  $r^2 = 0.70, P < 0.001$ ; 柳杉:  $r^2 = 0.38, P = 0.11$ , 圖 3.2d、e)。

### 3.3.2 棲地幼蟲生物量與幼鳥狀況

依據上述所描繪的 5 種樹之幼蟲生物量分布, 吾人估算闊葉棲地與針葉棲地的幼蟲生物量曲線。在闊葉棲地, 幼蟲生物量分布的高峰較寬, 最高點位在五月上旬, 略晚於在該棲地第一窩的雛鳥需求高峰之中位數(圖 3.3)。在針葉棲地, 直到 8 月底才出現幼蟲生物量高峰(圖 3.3); 闊葉棲地與針葉棲地之幼蟲生物量曲線於 7 月 14 日時相交叉。




吾人比較不同棲地及不同繁殖嘗試間，環境的幼蟲生物量及幼鳥狀況有無差異。結果顯示在闊葉棲地，於第一窩之雛鳥需求高峰時，環境中的幼蟲生物量最高；相反的，在針葉棲地，於第二窩之雛鳥需求高峰時，環境中有較高的幼蟲生物量(ANOVA, breeding attempt  $\times$  habitat type effect:  $F_{1,24} = 41.4, P < 0.001$ , 圖 3.4a)。於雛鳥體重方面，在闊葉棲地的第一窩雛鳥、第二窩雛鳥與針葉棲地的第二窩雛鳥間，三組間雛鳥體重無顯著差異，且均顯著高於針葉棲地的第一窩雛鳥體重(ANCOVA; breeding attempt  $\times$  habitat type effect:  $F_{1,23} = 5.19, P = 0.032$ ; tarsus effect:  $F_{1,23} = 36.83, P < 0.001$ ; 圖 3.4b)。在加入雛鳥跗趾長控制雛鳥體型後，雛鳥體重顯著受環境中可獲得之總幼蟲生物量所影響(LM, larval effect:  $\beta$  estimate  $\pm$  SE =  $0.0003 \pm 0.0001, F_{1,25} = 4.24, P = 0.050$ ; tarsus effect:  $\beta$  estimate  $\pm$  SE =  $1.74 \pm 0.31, F_{1,25} = 30.88, P < 0.001$ ; 圖 3.5)。

### 3.3.3 2010–2017 繁殖特徵

研究結果顯示，不同棲地間的年繁殖密度無顯著差異(平均值  $\pm$  SD: 闊葉棲地:  $1.39 \pm 0.85$  繁殖對/公頃, 針葉棲地:  $1.37 \pm 0.39$  繁殖對/公頃; paired t-test:  $t_7 = 0.06, P = 0.96$ )。在各年間，產第二窩比例於兩種棲地間無顯著差異(Fisher's exact test: all  $P > 0.2$ )。在兩棲地間，青背山雀繁殖第一窩之產蛋日無顯著差異(闊葉棲地:  $6.59 \pm 3.92$  days since April 1; 針葉棲地:  $8.04 \pm 3.84$  days since April 1; LMM, habitat effect: Wald  $t = 0.89, P = 0.38$ )。窩卵數在兩種棲地間也無顯著差異(闊葉棲地:  $5.43 \pm 0.10$  枚蛋; 針葉棲地:  $5.41 \pm 0.08$  枚蛋; GLM, habitat effect: Wald  $z = -0.06, P = 0.96$ )，窩卵數的季節性變化亦不顯著(laying date effect:  $\beta$  estimate  $\pm$  SE =  $-0.002 \pm 0.001, Wald z = -1.11, P = 0.27$ )。

### 3.4 討論

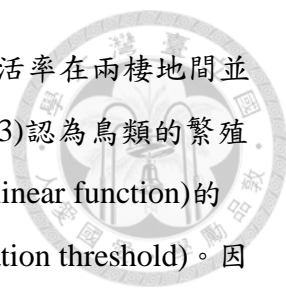
本研究首次描述亞熱帶高山森林的常綠闊葉、落葉闊葉及針葉樹種上，幼蟲組成及生物量之季節性動態。相對於溫帶森林幼蟲生物量的短暫峰值(20–53 天; Smith et al. 2011)，本研究的針闊葉混淆林具較寬的幼蟲生物量高峰，支持 Tremblay et al.'s (2003)的假說：低緯度地區的森林比溫帶森林有更寬、更長的食物高峰。雖然臺灣赤楊只分布在闊葉棲地的邊緣，然其構成初春時闊葉棲地的幼蟲生物量高



峰。臺灣赤楊的幼蟲生物量之季節性變化與溫帶地區的落葉橡樹林相似(Verboven et al. 2001, Veen et al. 2010, Smith et al. 2011)，不同於同屬的灰檜木(*Alnus incana*；Mägi et al. 2009)。又，臺灣赤楊的幼蟲組成有較高比例的夜蛾科與葉蜂幼蟲。大山雀偏好覓食體型大的夜蛾科幼蟲(García-Navas et al. 2013)，而夜蛾科幼蟲於藍山雀雛鳥食譜中的比例則與雛鳥體重呈正相關(García-Navas and Sanz 2011)。相較於落葉性的臺灣赤楊其每年全面落葉並在初春長葉的模式，常綠橡樹每年只更換部分的葉子(Floret et al. 1989)。並且，常綠橡樹的葉子較厚且具有單寧(Feeny 1970)，因而使得常綠橡樹上的昆蟲相對較少。本研究的兩種常綠橡樹產生略低的生物量，生物量高峰約在5–6月，與前人調查的趨勢相似(Hsu 2010)，其延續了臺灣赤楊在初春時產生的高峰，並供應繁殖季後期雛鳥的食物需求。

在柳杉針葉林，幼蟲生物量隨著季節緩慢平穩地上升，在7–8月時達到高峰，與溫帶地區的松科、雲杉(van Balen 1973, Veen et al. 2010)及日本柳杉(Hijii 1989)的研究相似。針葉樹的幼蟲組成有較高比例的苔蛾，其取食的苔蘚較不具季節性，因此部分物種如雙線苔蛾(*Mithuna arizana*)、半明苔蛾(*Hemipsilia coavestis*)在每次的調查中均會出現。就如同大山雀(García-Navas et al. 2013)，青背山雀也能夠取食多毛的幼蟲，如裳蛾科毒蛾亞科的麗毒蛾屬(*Calliteara* spp.；Ming-Tang Shiao personal observation)。然而，山雀取食多毛的幼蟲需耗費較多的時間去除剛毛，並只能取食內臟部分(Barbaro and Battisti 2011)。因此，對它們而言，多毛的幼蟲應是較不吸引、次佳的食物資源，只有在食物缺乏下才會取食(García-Navas et al. 2013)。整體而言，針葉棲地所提供的幼蟲較少、品質較差，對鳥而言可能是一個較差的棲地。

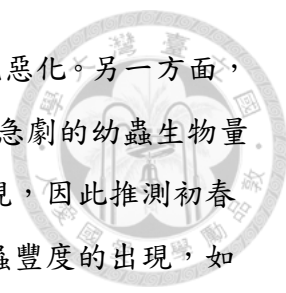
不同棲地的幼蟲生物量呈現出不同的季節性變化，並影響青背山雀鳥巢的雛鳥體重。在闊葉棲地繁殖的第一窩雛鳥，其體重顯著高於在針葉棲地繁殖的第一窩雛鳥(圖 3.4b)。然而，兩棲地所繁殖的第二窩，在雛鳥體重上則無顯著差異，其原因係是針葉棲地第二窩的雛鳥體重顯著增加所致。而針葉棲地第二窩雛鳥的體重上升，則與環境中幼蟲生物量的上升趨勢一致。研究結果顯示，環境中可獲得之總幼蟲生物量與雛鳥體重，兩者間呈顯著的線性正相關，與 van Balen (1973)和 Lambrechts et al. (2008)研究結果一致，證明環境的食物可獲得性限制雛鳥生長。而離巢前雛鳥體重則可能會影響離巢後幼鳥的存活率和隔年的再現率(Verboven and



Visser 1998, Naef-Daenzer et al. 2001)。不過，青背山雀的鳥巢存活率在兩棲地間並無顯著差異(Shiao et al. 2015，詳見第四章)。Tremblay et al. (2003)認為鳥類的繁殖表現和食物供需比(food supply-demand ratio)間為曲線函數(curvilinear function)的關係，且雛鳥生長曲線比雛鳥存活曲線有更高的飽和閾值(saturation threshold)。因而，在本研究，食物的可獲得性只限制雛鳥的生長而未影響其存活。在缺乏幼蟲下，針葉棲地繁殖的親鳥可能轉而覓食其他類群的食物，例如蜘蛛(Bañbura et al. 1994, Naef-Daenzer et al. 2000, Massa et al. 2004)。此外，親鳥也可能提高攜回巢的食物體積、搜尋範圍和覓食時間，來補償環境中幼蟲豐度的低落(Naef-Daenzer and Keller 1999, Tremblay et al. 2005)，並消耗自身未來的存活率(Martin 1987, Thomas et al. 2001)。惟當幼蟲豐度低於某一最低臨界值，親鳥無法滿足雛鳥需求時，才可能造成部分或全部雛鳥的死亡(Tremblay et al. 2003, 2005)。

雌鳥可能反映環境中的食物豐寡而調整產蛋時間和投資量。在食物豐度出現較晚且峰值較低的較差棲地，繁殖雌鳥可能較晚產蛋且產下的窩卵數較小(Blondel et al. 1993, Massa et al. 2004, Tremblay et al. 2005, Sanz et al. 2010)。然而，在本研究的闊葉棲地與針葉棲地間，繁殖鳥巢的產蛋日與窩卵數上並無顯著差異。Blondel et al. (1992)認為在鑲嵌地景下，在品質較差棲地繁殖的親鳥，可能是從鄰近較佳棲地所遷入的個體。在適宜棲地(source habitat，如針闊葉混淆林)和滅除棲地(sink habitat，如柳杉針葉林)間，兩邊不對等的族群流動可能使得在較差棲地繁殖的親鳥，其繁殖表現仍和它們在較佳棲地相似。另外，研究結果也顯示在闊葉棲地的繁殖親鳥，產下第一窩的時間(雛鳥需求高峰為4月21日-5月2日)早於該棲地的幼蟲生物量高峰(5月7日)。其解釋為兼行兩巢鳥種產第一窩的時間多半傾向早於食物高峰，俾使食物高峰落在兩窩繁殖間，以最適化它們的繁殖投資；這樣的繁殖策略不同於只繁殖一巢，並將雛鳥需求高峰與食物高峰重疊的鳥種(Visser et al. 2003)。

研究結果顯示不同棲地類型的幼蟲生物量具不同的季節性動態(Habitat-specific seasonality)，因而，在氣候暖化下將可能產生不同的生態結果。青背山雀以每年3月均溫來微調其繁殖產蛋的時間(Shiao et al. 2015)。如同許多溫帶的物種，在較溫暖的春天青背山雀傾向較早開始繁殖。然而，對於幼蟲高峰出現晚且峰值低的棲地，如柳杉針葉林，其幼蟲的物候可能對初春溫度的變化較不敏感(Visser et al. 2003, Burger et al. 2012)。因而，當初春溫度暖化時，柳杉針葉林的




雛鳥需求高峰與環境中的食物高峰間，兩者在時間上的錯位可能惡化。另一方面，針闊葉混淆林的食物豐度強烈受到落葉樹種—臺灣赤楊於初春、急劇的幼蟲生物量高峰所影響。由於臺灣赤楊上的幼蟲須在赤楊長嫩芽後才會出現，因此推測初春溫度的上升，可能會位移改變臺灣赤楊的展葉時間，並影響幼蟲豐度的出現，如同溫帶地區落葉樹種的研究(Verboven et al. 2001, Veen et al. 2010, Smith et al. 2011)。當幼蟲生物量高峰的位移與青背山雀繁殖產蛋時間的位移速率不同時，依然可能產生營養階層間的錯位。不過，針闊葉混淆林具多樣的樹種，不同樹種的食物豐度的互相加疊，某些程度上將有助於緩和錯位的可能影響。臺灣長期的氣候資料(Hsu et al. 2011)顯示，平均春季溫度(3–5月)在過去100年明顯上升(每10年上升 $0.15^{\circ}$ )，並在過去30年快速上升(每10年上升 $0.25^{\circ}$ )。為此，在未來暖化的趨勢下，有必要持續長期監測本研究系統下的植物、幼蟲及鳥類繁殖物候。

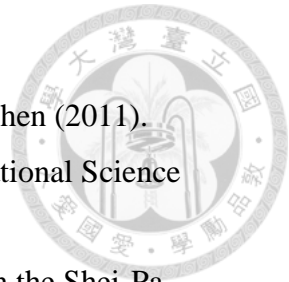
總結而言，本研究描述兩種棲地內主要樹種的幼蟲組成與生物量之季節性動態。相較於針闊葉混淆林，柳杉針葉林的幼蟲品質較差，生物量峰值較低且發生較晚，然而在柳杉針葉林繁殖的雌鳥並未調整其產蛋日與窩卵數，因而，在柳杉針葉林，第一窩繁殖巢的雛鳥體重較差。在本研究系統下，食物可獲性只限制雛鳥的生長而未影響其存活。而不同棲地所具不同的幼蟲季節性動態，在氣候變遷的趨勢下，則可能產生出不同的生態結果。

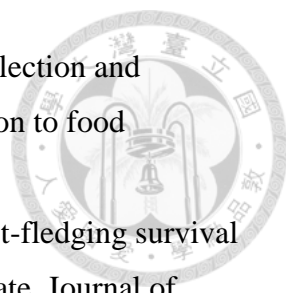
### 3.5 參考文獻

- Agresti, A. (2007). An introduction to categorical data analysis. 3rd edition. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, USA.
- Arnold, K. E., S. L. Ramsay, L. Henderson, and S. D. Larcombe (2010). Seasonal variation in diet quality: antioxidants, invertebrates and Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 99:708–717.
- Bañbura, J., J. Blondel, H. de Wilde-Lambrechts, M.-J. Galan, and M. Maistre (1994). Nestling diet variation in an insular Mediterranean population of Blue Tits *Parus caeruleus*: effects of years, territories and individuals. *Oecologia* 100:413–420.
- Barbaro, L., and A. Battisti (2011). Birds as predators of the pine processionary moth (Lepidoptera: Notodontidae). *Biological Control* 56:107–114.
- Blondel, J., P. C. Dias, M. Maistre, and P. Perret (1993). Habitat heterogeneity and

- 
- life-history variation of Mediterranean Blue Tit (*Parus caeruleus*). *The Auk* 110:511–520.
- Blondel, J., P. Perret, M. Maistre, and P. C. Dias (1992). Do harlequin Mediterranean environments function as source sink for Blue Tits (*Parus caeruleus* L.)? *Landscape Ecology* 6:213–219.
- Bolker, B.M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J.-S. S. White (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127–135.
- Burger, C., E. Belskii, T. Eeva, T. Laaksonen, Mägi M, R. Mänd, A. Qvarnström, T. Slagsvold, T. Veen, M. E. Visser, K. L. Wiebe, and et al. (2012). Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in Pied Flycatcher diet depending on habitat variation. *Journal of Animal Ecology* 81:926–936.
- Chuang, M. C. (2006). Study on the nestling begging behavior of the Green-backed Tit (*Parus monticolus*) at Guan-yuan. Master's thesis. National Taiwan Normal University, Taipei, Taiwan (In Chinese with English abstract).
- Feeny, P. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51:565–581.
- Floret, C., M. J. Galan, E. Le Floc'h, F. Leprince, and F. Romane (1989). France. In *Plant Pheno-morphological Studies in Mediterranean Type Ecosystems* (G. Orshan, editor). Kluwer Academic Publishing, Dordrecht, The Netherlands.
- García-Navas, V., and J. J. Sanz (2011). The importance of a main dish: nestling diet and foraging behavior in Mediterranean Blue Tits in relation to prey phenology. *Oecologia* 165:639–649.
- García-Navas, V., E. S. Ferrer, and J. J. Sanz (2013). Prey choice, provisioning behaviour, and effects of early nutrition on nestling phenotype of titmice. *Ecoscience* 20:9–18.
- Hijii, N. (1989). Arthropod communities in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation: abundance, biomass and some properties. *Ecological research* 4:243–260.
- Hinks, A. E., E. F. Cole, K. J. Daniels, T. A. Wilkin, S. Nakagawa, and B. C. Sheldon (2015). Scale-dependent phenological synchrony between songbirds and their

- caterpillar food source. *American Naturalist* 186:84–97.
- 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 (summary)*. National Science Council, Taipei, Taiwan.
- Hsu, Y.-F. (2010). Survey on canopy insect community at Guanwu in the Shei-Pa National Park. Commissioned Research Report, Shei-Pa National Park Headquarters, Miaoli, Taiwan (In Chinese with English abstract).
- Isaksson, C., and S. Andersson (2007). Carotenoid diet and nestling provisioning in urban and rural Great Tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 38:564–572.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen & Co. Ltd., London, UK.
- Lambrechts, M. M., A. Rieux, M.-J. Galan, M. Cartan-Son, P. Perret, and J. Blondel (2008). Double-brooded Great Tits (*Parus major*) in Mediterranean oak habitats: do first broods always perform better than second broods? *Russian Journal of Ecology* 39:516–522.
- MacDonald, P. L., and R. C. Gardner (2000). Type I error rate comparisons of post hoc procedures for  $I \times j$  chi-square tables. *Educational and Psychological Measurement* 60:735–754.
- Mägi, M., and R. Mänd (2004). Habitat differences in allocation of eggs between successive breeding attempts in Great Tits (*Parus major*). *Ecoscience* 11:361–369.
- Mägi, M., R. Mänd, H. Tamm, E. Sisask, P. Kilgas, and V. Tilgar (2009). Low reproductive success of Great Tits in the preferred habitat: a role of food availability. *Ecoscience* 16:145–157.
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:453–487.
- Massa, B., F. Lo Valvo, B. Margagliotta, and M. Lo Valvo (2004). Adaptive plasticity of Blue Tits (*Parus caeruleus*) and Great Tits (*Parus major*) breeding in natural and semi-natural insular habitats. *Italian Journal of Zoology* 71:209–217.
- Naef-Daenzer, B., and L. Keller (1999). The foraging performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68:708–718.



- 
- Naef-Daenzer, L., B. Naef-Daenzer, and R. G. Nager (2000). Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology* 31:206–214.
- Naef-Daenzer, B., F. Widmer, and M. Nuber (2001). Differential post-fledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70:730–738.
- Qiu, L.-W., Q.-X. Huang, C.-C. Wu, and H.-T. Hsieh (2015) Summary of the fourth national forest resource inventory report. *Taiwan Forestry Journal* 41:3–13 (In Chinese).
- R Development Core Team. (2017). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Rytkönen, S., and M. Orell (2001). Great Tits, *Parus major*, lay too many eggs: experimental evidence in mid-boreal habitats. *Oikos* 93:439–450.
- Sanz, J. J., V. García-Navas, and J. V. Ruiz-Peinado (2010). Effect of habitat type and nest-site characteristics on the breeding performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in a Mediterranean landscape. *Ornis Fennica* 87:41–51.
- Şekerciöğlü, Ç. H., R. B. Primack, and J. Wormworth (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation* 148:1–18.
- Shiao, M.-T., M.-C. Chuang, H.-W. Yuan, and Y. Wang (2015). Effects of weather variation on the timing and success of breeding in two cavity-nesting species in a subtropical montane forest in Taiwan. *The Auk* 132:671–684.
- Smith, K.W., L. Smith, E. Charman, K. Briggs, M. Burgess, C. Dennis, M. Harding, C. Isherwood, I. Isherwood and J. Mallord (2011). Large-scale variation in the temporal patterns of the frass fall of defoliating caterpillars in oak woodlands in Britain: implications for nesting woodland birds. *Bird Study* 58:506–511.
- Thomas, D. W., J. Blondel, P. Perret, M. M. Lambrechts, and J. R. Speakman (2001). Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* 291:2598–2600.
- 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.



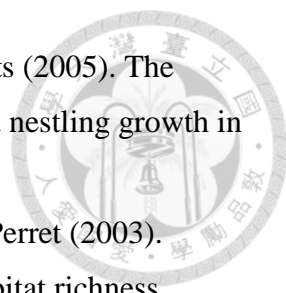
- 
- Tremblay, I., D. Thomas, J. Blondel, P. Perret, and M. M. Lambrechts (2005). The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* 147:17–24.
- Tremblay, I., D. W. Thomas, M. M. Lambrechts, J. Blondel, and P. Perret (2003). Variation in Blue Tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology* 84:3033–3043.
- Tye, H. (1992). Reversal of breeding season by lowland birds at higher altitudes in western Cameroon. *Ibis* 134:154–163.
- van Balen, H. (1973). A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit (*Parus major*) in different habitats. *Ardea* 61:1–93.
- van Noordwijk, A. J., R. H. McCleery, and C. M. Perrins (1995). Selection for the timing of Great Tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology* 64:451–458.
- Veen, T., B. C. Sheldon, F. J. Weissing, M. E. Visser, A. Qvarnström, and G.-P. Sætre (2010). Temporal differences in food abundance promote coexistence between two congeneric passerines. *Oecologia* 162:873–884.
- Verboven, N., and M. Visser (1998). Seasonal variation in local recruitment of Great Tit: the importance of being early. *Oikos* 81:511–524.
- Verboven, N., J. M. Tinbergen, and S. Verhulst (2001). Food, Reproductive success and multiple breeding in the Great Tit *Parus major*. *Ardea* 89:387–406.
- 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, and et al. (2003). Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270:367–372.
- Wikelski, M., M. Hau, and J. C. Wingfield (2000). Seasonality of reproduction in a Neotropical rain forest bird. *Ecology* 81:2458–2472.
- Wilkin, T. A., C. M. Perrins, and B. C. Sheldon (2007). The use of GIS in estimating spatial variation in habitat quality: A case study of lay-date in the Great Tit *Parus major*. *Ibis* 149:110–118.
- Ziane, N., Y. Chabi, and M. M. Lambrechts (2006). Breeding performance of Blue Tits *Cyanistes caeruleus ultramarines* in relation to habitat richness of oak forest patches in north-eastern Algeria. *Acta Ornithologica* 41:163–169.

表 3.1、以抖落法所採集的 5 種優勢樹種上，幼蟲生物相組成之百分比

	CLC (399) <sup>a</sup>	MO (287)	FA (259)	TC (228)	JC (257)
<b>Lepidoptera</b>					
Geometridae	<b>44.4*</b>	31.4	<i>18.9*</i>	33.8	39.3
Noctuidae	3.5	2.8	<b>19.7*</b>	2.2	1.9
Erebidae	<i>17.3*</i>	26.1	<i>4.2*</i>	<b>39.5*</b>	<b>40.9*</b>
Tortricidae	6	3.1	3.5	2.6	1.2
Other MaL <sup>b</sup>	7.5	<b>9.8*</b>	3.1	<i>0.4*</i>	1.6
Other MiL <sup>c</sup>	6.8	8.7	<i>0.4*</i>	<b>15.8*</b>	6.2
Unidentified	10.5	16.7	16.2	<i>4.8*</i>	8.2
<b>Hymenoptera</b>					
Tenthredinidae	<i>4*</i>	<i>1.4*</i>	<b>34*</b>	<i>0.9*</i>	<i>0.8*</i>

<sup>a</sup>CLC = 卡氏槲、MO = 森氏櫟、FA = 臺灣赤楊、TC = 臺灣杉、JC = 柳杉；括號內的數字表示樣本數。

<sup>b</sup>其他大鱗翅群(Other macro Lepidoptera)，包括瘤蛾科、枯葉蛾科、鉤蛾科、舟蛾科、天蛾科和帶蛾科。

<sup>c</sup>其他小鱗翅群(Other micro Lepidoptera)，包括蓇蛾科、木蛾科、旋蛾科、扁腹蛾科、細蛾科、旋蛾科、斑蛾科、刺蛾科、螟蛾科和一些未鑑定的小鱗翅群幼蟲。

\*表示該欄位不符合獨立性分布(adjusted standardized residual > 3.29,  $P < 0.001$ ，詳見方法)。粗體字表示觀察值的比例顯著高於期望值，而斜體字則表示觀察值的比例顯著低於期望值。

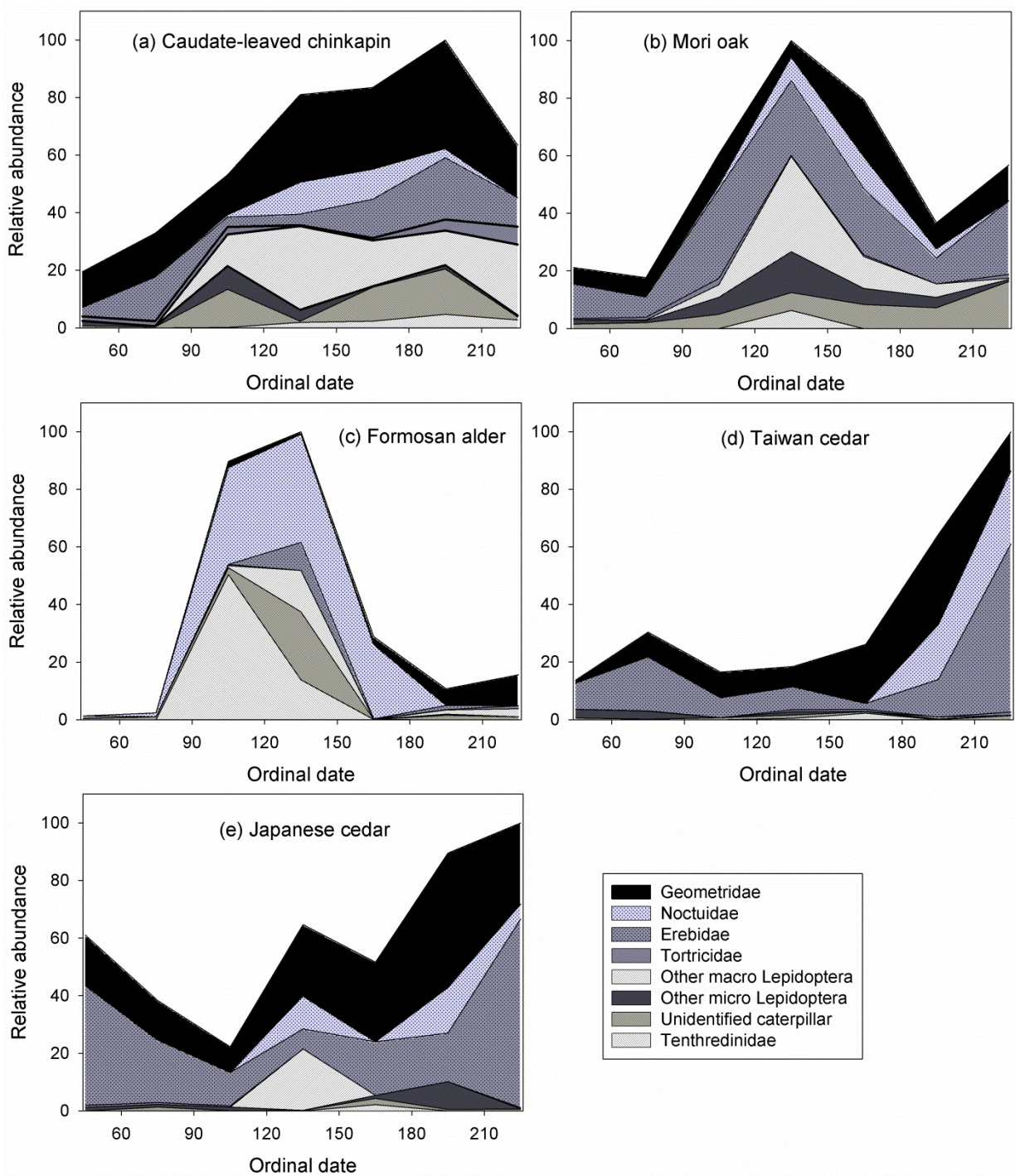


圖 3.1、於 2015 年繁殖季以抖落法從 5 種優勢樹種所採集的各類群幼蟲組成之季節性變化。幼蟲相對豐度係以幼蟲生物量(鮮重)相對於最大值之百分比來表示。資料點為同月份所有樣木之平均值。

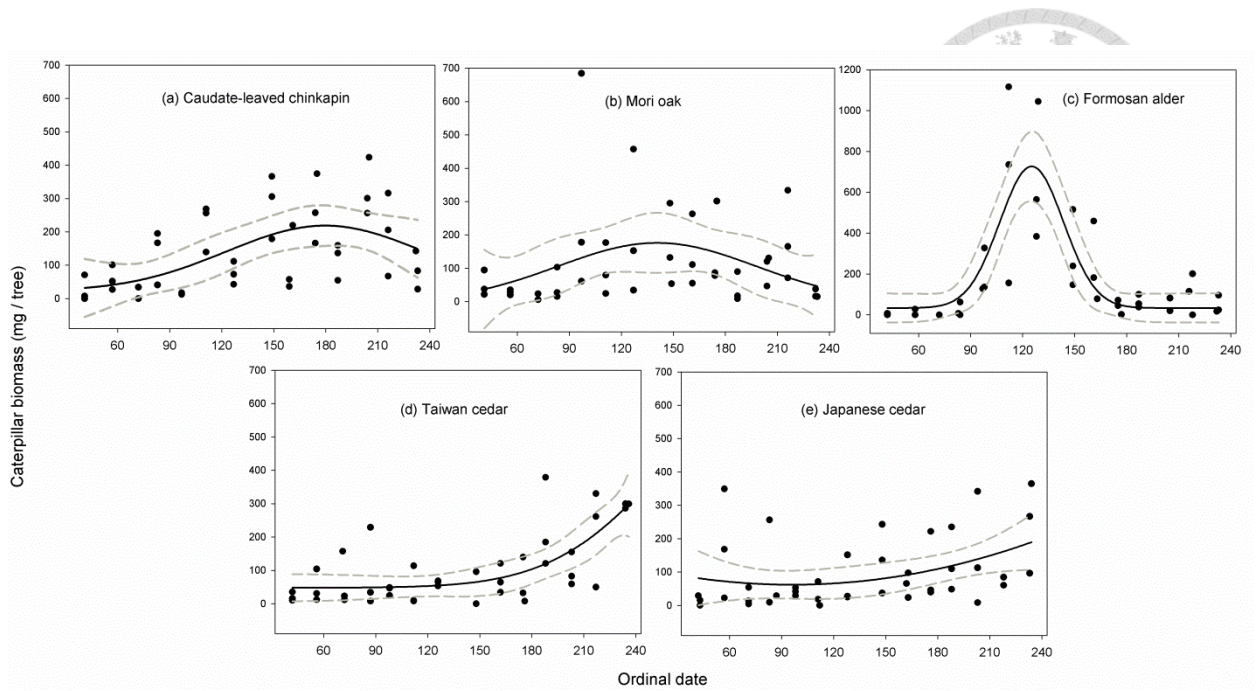


圖 3.2、於 2015 年繁殖季以抖落法兩週乙次之採樣頻率，由 5 種優勢樹種所採集之幼蟲生物量於季節上的分布。預測曲線(實線)和其 95%信賴曲線(虛線)係以高斯函數配適估計之；臺灣赤楊的生物量尺度不同於其他樹種。

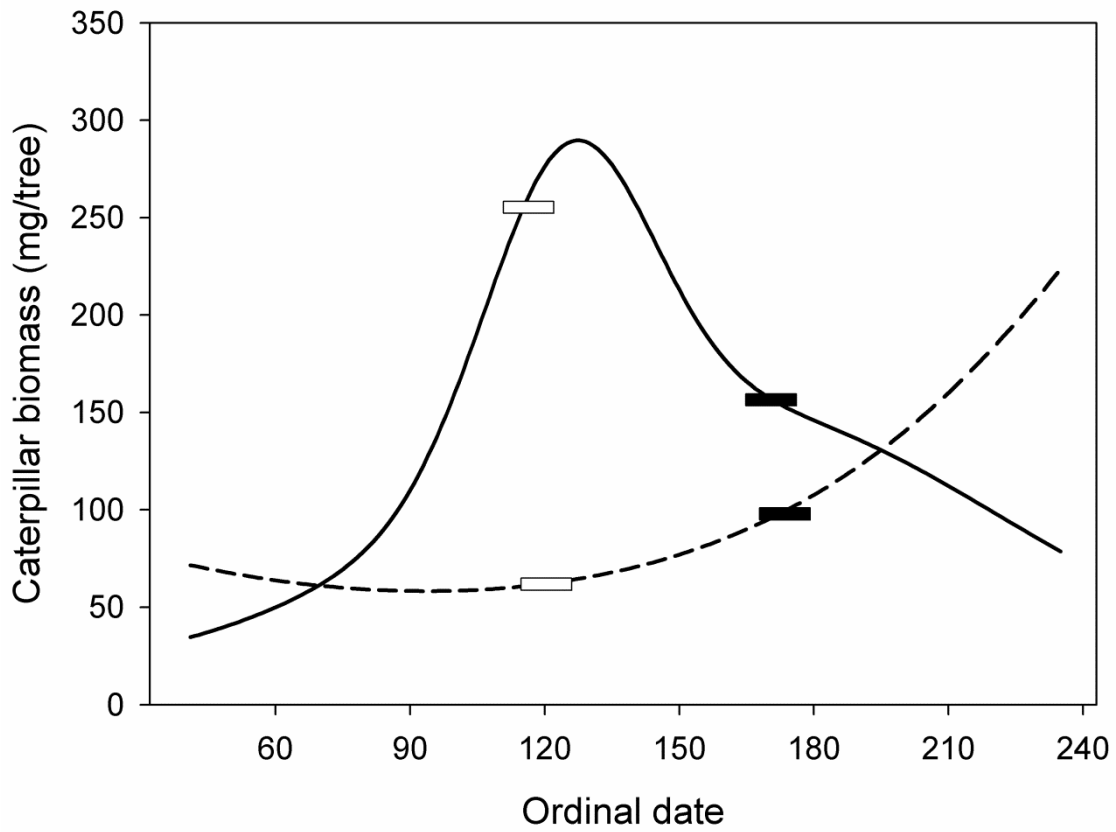


圖 3.3、預測的闊葉棲地(實線)和針葉棲地(虛線)之幼蟲生物量分布。空心和實心長方形分別代表 2015 年各棲地內，青背山雀第一窩和第二窩雛鳥需求高峰之中位數。雛鳥需求高峰假定為雛鳥第 10-21 天日齡期間。

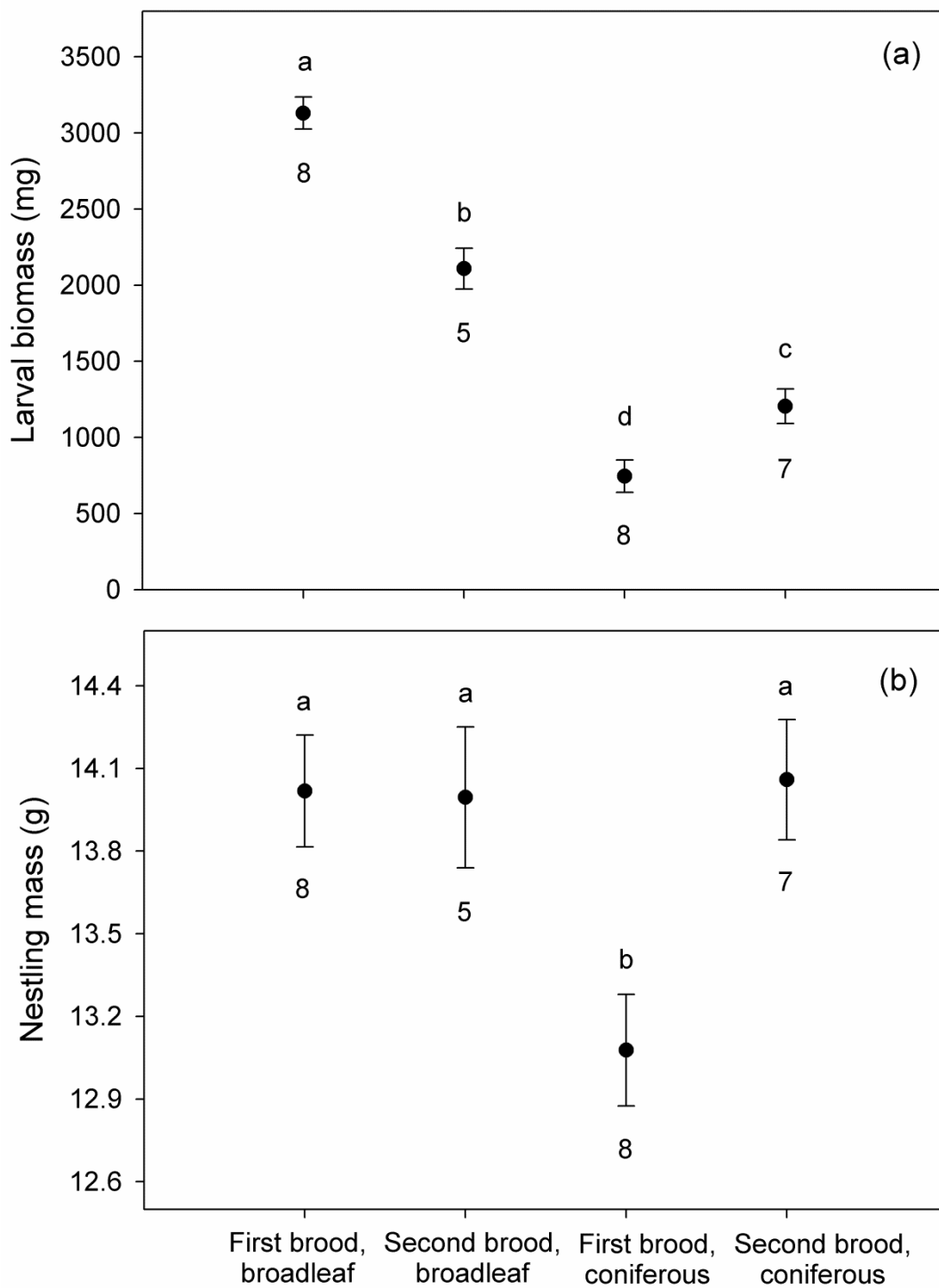


圖 3.4、於闊葉棲地與針葉棲地繁殖之青背山雀第一窩和第二窩繁殖巢，(a)於雛鳥需求高峰時期，可獲得之總幼蟲生物量(毫克  $\pm$  SE)和(b)平均雛鳥體重(克  $\pm$  SE)；標準誤下方的數字代表樣本數，不同的英文字母代表組別間具統計上的顯著差異 (Tukey 事後檢定， $P < 0.05$ )。

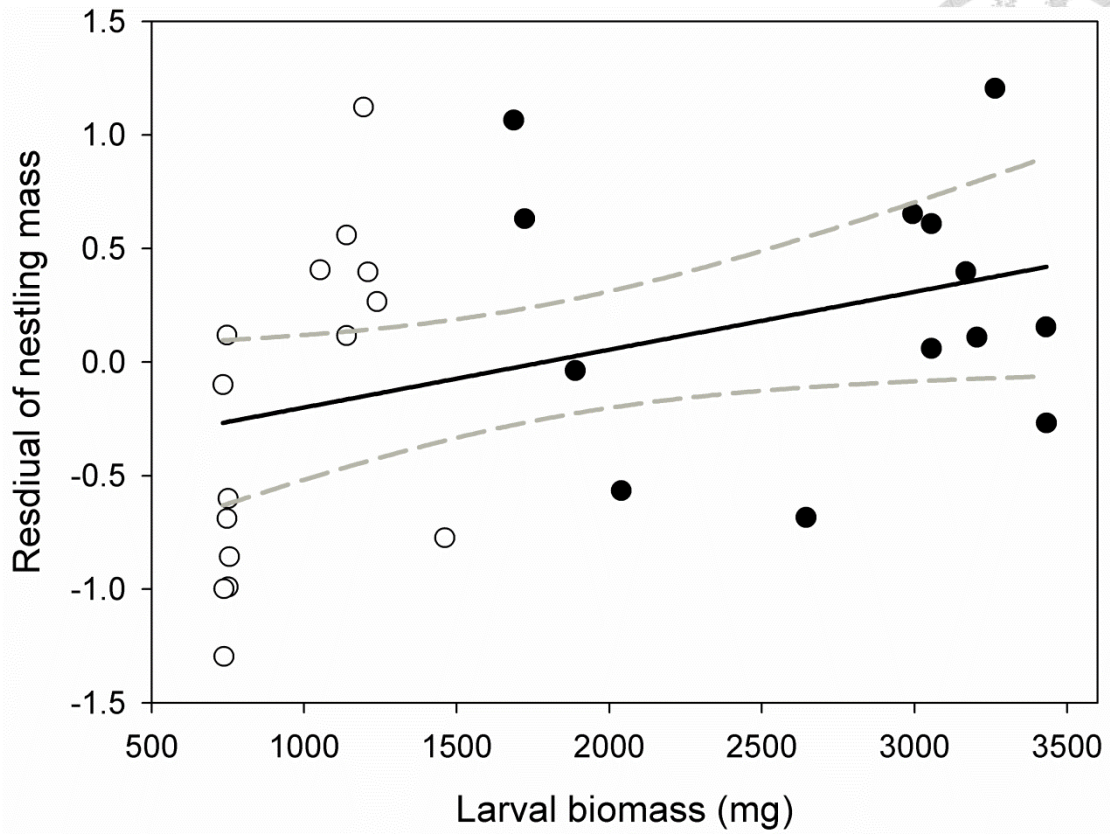


圖 3.5、於 2015 年闊葉棲地(空心圓)與針葉棲地(實心圓)繁殖之青背山雀，於雛鳥需求高峰時期(第 10–21 天日齡)，可獲得之總幼蟲生物量和雛鳥體重殘差之關係。模式納入平均雛鳥跗趾長為共變數，以控制雛鳥體型大小。

## 第四章 繁殖季的起始與鳥巢存活



### 4.1 前言

氣候變遷普遍被認為是影響生物多樣性最嚴重且最廣泛的威脅(IPCC 2007)。對於族群下降的物種，欲採取適當的經營管理或保護行動，有賴於釐清族群對氣候變化的反應，連結兩者間的關係以建立族群變動的機制(Walther et al. 2002)。繁殖生物學為調查鳥類族群動態的重要且常用工具。許多研究證實，氣候變遷可能增加極端氣候事件的發生(Bolger et al. 2005, Pipoly et al. 2013)，或因著物種間交互作用的改變(Visser et al. 2004, 2006)，而影響鳥類繁殖的時間與鳥巢存活。然而，多數的證據多來自於溫帶地區的研究，有關氣候變遷對熱帶及亞熱帶雀型目鳥類之繁殖生物學的影響，所知有限(Gordo and Doi 2012, Şekercioğlu et al. 2012)。由於氣候變遷的影響效應與產生的生態結果，在不同地區有所差異(Visser et al. 2003, Sæther et al. 2003, Both et al. 2004, Lyon et al. 2008)，而部分的生態系和物種，如高山物種多是分布侷限的特有物種，其易受氣候變遷所威脅(Şekercioğlu et al. 2012)。因此，對於易受威脅卻缺乏研究的熱帶及亞熱帶高山物種，釐清影響其繁殖生產力的重要因子為首要之務。

臺灣為多山的島嶼，涵蓋熱帶和亞熱帶氣候區(22°–26°N)，夏季的西南季風和冬季的東北季風帶來季節性的降雨，並受局部地形所修飾(Yen and Chen 2000)。在兩個季風間的過渡期(約 2–3 月)是相對乾燥的，這時期的降雨(通稱“春雨”)具顯著的年間變異(Chen et al. 2003)。春雨而非夏季季風的降雨，決定全島的植物物候和淨初級生產力(net primary productivity；Chang et al. 2013)。Chang et al. (2013)推測濕潤的春季可促使植物較早開始生長，因而有較長的生長季和較高的年淨初級生產力，反之亦然。不過，春雨的豐寡是否透過食物鏈的傳遞過程(food-mediated processes)，進而影響到更高營養階層物種之物候和生產力，尚未可知。對於多數繁殖鳥類而言，日照長度(光週期)的改變為性成熟和釋放荷爾蒙的主要原因(Dawson 2008)。環境因子，如降雨、溫度則提供輔助的資訊，使得鳥類能更正確地決定產蛋的時機(Wikelski et al. 2000, Dawson 2008)。在一些熱帶和亞熱帶地區，季節性的降雨增加食物的可獲得性(Wolda 1978, Poulin et al. 1992)，促使鳥類繁殖活動的開始，並增加鳥類的繁殖生產力(Boag and Grant 1984, Wikelski et al. 2000, Boulton et al. 2011, Styrsky and Brawn 2011)。相對的，在具有顯著季節性溫度變化

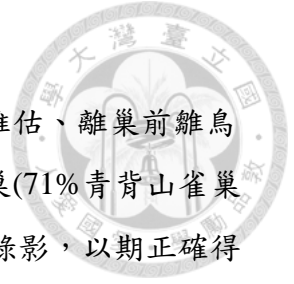


的高緯度地區，多數鳥種則以春天溫度的上升來微調它們的產蛋時間(Dawson 2008, Dunn and Winkler 2010)。初春的低溫則會延後鳥類開始繁殖的時間，因為雌鳥需要分配更多的能量在自我維持保暖上，而減少繁殖的活動(Perrins 1970, Stevenson and Bryant 2000)。是以，檢視影響亞熱帶臺灣的高山鳥類繁殖起始的關鍵因子(春雨或初春溫度)有其必要的。

氣候因子除了可能影響鳥巢的繁殖起始時間外，也可能影響鳥巢的繁殖成功。多數研究顯示，低溫和強降雨會降低鳥巢存活率。例如，大雨使得鳥巢淹水或潮濕，因而繁殖失敗(Wesołowski et al. 2002, Radford and Du Plessis 2003)。此外，在惡劣天候下，親鳥面對較差的覓食環境，可能攜帶較少的食物回巢，使得雛鳥生長不佳或鳥巢繁殖失敗(Siikamäki 1996, McCarty and Winkler 1999)。雖然惡劣天候對於鳥類繁殖表現的影響在一些研究已被證實，然而多數研究著重在總雨量的年間變化與鳥類年生產力(annual fecundity)兩者之關係(Siikamäki 1996, Wesołowski et al. 2002, Radford and Du Plessis 2003)。較少研究評估氣候或極端事件效應在個體層級上的影響(but see Skagen and Adams 2012, Pipoly et al. 2013)。此外，在高山雲霧森林，惡劣天候帶來的低溫和高濕度，可能對繁殖鳥巢產生更嚴重的負面影響(Tye 1992)。臺灣的許多高山鳥種之繁殖季在 3 月下旬至 8 月期間，正逢夏季季風和颱風的盛行季節，而氣候和極端事件對於這些鳥巢存活率的影響尚待釐清。

本研究目的為釐清氣候變化對高山鳥類的繁殖起始時間及鳥巢存活率之影響，研究除考量青背山雀外，亦將另一利用巢箱繁殖的共域鳥種—棕面鶯—併納入分析，以檢視氣候影響效益在二鳥種上的異同。棕面鶯為鮮有研究、生態資訊貧乏的廣佈物種，分佈範圍包括中國大陸西南至東南一帶和海南島，在臺灣的分布海拔為 500–2,300 公尺(Severinghaus et al. 2012)。臺灣繁殖鳥類調查(Taiwan Breeding Bird Survey)的資料指出(Ko et al. 2017)，在 2009–2015 年間青背山雀與棕面鶯的族群分別下降 24% 和 20%。為此，本研究藉由 2009–2017 年的巢箱監測資料，將檢視 (1) 春雨或初春溫度對於兩種鳥類產蛋日和繁殖季長度之可能影響，以及(2) 惡劣氣候對鳥巢存活率的可能影響。研究預期春雨伴隨著溫暖的溫度有助於鳥類繁殖活動的開始，而繁殖季的大雨則不利於鳥巢的存活。

## 4.2 研究方法



#### 4.2.1 鳥巢箱錄影架設

除例行性每週至少一次的巡巢、產蛋日及新生雛鳥日齡之推估、離巢前雛鳥和無腳環親鳥的繫放外，吾人針對青背山雀與棕面鶯的部分鳥巢(71%青背山雀巢與32%棕面鶯巢)，於育雛中期至後期間，於巢內架設針孔鏡頭錄影，以期正確得知鳥巢的命運和離巢日期。針對選擇架設針孔鏡頭的鳥巢，於雛鳥5-7天日齡以後，將原本的木製巢箱蓋替換成不透明的壓克力蓋，以增加錄影畫面的辨視，並於壓克力蓋的內側安裝彩色CCD(charge-coupled-device)鏡頭，鏡頭連接至數位錄影紀錄器(digital video recorder, DVR)或手提數位錄影機(digital video, DV)，並以45-75安培汽車電瓶為電源。錄影機及電瓶均安置於距離巢箱15-20公尺的位置。在雛鳥全數孵出後，針孔鏡頭的架設並不會造成親鳥的棄巢。錄影的時段介於每日上午5時至下午19時期間，各巢錄影的日期、時段端視人力、器材之可及性，並盡量著重於育雛中後期至雛鳥離巢期間。對於未架設錄影器材的鳥巢，吾人以鳥巢的特徵狀況，例如：前次巡巢的雛鳥日齡、巢材是否被壓扁、靠洞口側的巢材上有無新鮮的糞囊、周圍是否有觀察或聽到離巢雛鳥的聲音等資訊(Ball and Bayne 2012)，來判斷鳥巢的命運。鳥巢繁殖成功定義為至少有1隻雛鳥成功離巢，而繁殖失敗則定義為(1) 蛋或雛鳥在預測的離巢日前消失；(2) 巢內容物仍在，但親鳥不再回巢。定期巡巢所造成的觀察者效應(visit effect)，以及架設錄影器材可能產生的錄影效應(video effect)均納入鳥巢存活模式內考量。

#### 4.2.2 繁植物候分布與參數分析

為檢視各年鳥巢繁植物候分布，將各年之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)。

2009年為初始架設鳥巢箱，因設置時間為2-3月，接近鳥類的繁殖季，可能影響鳥類的探巢活動，故在繁殖起始時間的分析上，僅以2010-2017年的資料為主。青背山雀與棕面鶯在第一窩繁殖失敗後，通常會在鄰近周遭的巢箱產下補充巢。依據van Noordwijk et al. (1995)和野外觀察，補充巢通常出現在當年最早繁殖鳥巢之產蛋日往後30天之後。為此，在探討各年的繁殖起始時間上，只考量第一窩繁殖巢，並排除在30天以後的補充巢或第二窩繁殖巢。吾人計算各年鳥巢之平均產

蛋日(mean egg-laying date)。另將”最早繁殖巢產第一枚蛋日”與”最晚繁殖巢產最後一枚蛋日”兩者之間隔，定義為產蛋季(laying season；Halupka et al. 2008)。於鳥巢繁殖參數與鳥巢存活率分析上，氣象資料取自於設置在研究樣區F區(圖1.1)的中央氣象局C0D550自動測站。

為比較二鳥種產蛋日間有無差異，吾人建立具高斯誤差結構的線性混合模型(LMM；function *lmer* in package *lme4*、package *lmerTest*)，將”年”作為隨機變數，”鳥種”為自變數，”第一窩產蛋日”為應變數；以 ANOVA(function *aov*)個別檢視二鳥種其產蛋日是否具年間差異。另以線性模型(LM；function *lm*)檢視各年之春季氣候與平均產蛋日、產蛋季長度之可能關聯。各年 2 月均溫、3 月均溫、2-3 月降水量(春雨)為自變數，平均產蛋日、產蛋季長度則為應變數。另外，為檢視在較早開始繁殖的該年，親鳥是否傾向產下較大窩卵數(Cresswell and McCleery 2003)，吾人以線性模型(function *lm*)檢視第一窩繁殖巢之平均產蛋日與其平均窩卵數之關聯。所有的分析均是在 R version 3.4.1 平台上執行(R Development Core Team 2017)。除非特別註明，否則所有的數值均以平均值 $\pm$  SE 表示。

#### 4.2.4 鳥巢存活率建模

吾人以資訊理論法(information theoretic method，Burnham and Anderson 2002)評估各類變因對鳥巢逐日存活率(daily survival rate)影響(表 4.1)之先驗模型(*priori models*)。並將各類因子分成 4 組以利於資料分析，第一組為棲地與年間效應，第二組為時間效應，包括鳥巢日齡(age-specific)與繁殖嘗試(breeding attempt)等因子，第三組為氣候效應，第四組為人為干擾效應。藉由階層建模過程(hierarchical modeling procedure)逐步考量各組的因子，並以  $AIC_c$ (Akaike's information criterion for small sample sizes)做為最適模式的篩選準則(Burnham and Anderson 2002)。任一模式其  $\Delta AIC_c$  值  $< 2$  將視為支持模式(support model)，並保留其因子。第一組因子係評估棲地類型與年間效應，”棲地類型”為二元變數(binary variable，1 和 0)，其中 1 表示闊葉棲地(broadleaf habitat)，0 表示針葉棲地(coniferous habitat)；”年”為類別變數，具 8 個參數分別代表 2010-2017 年，並以 2009 年為參考值。第二組因子係考量逐日存活率是否和鳥巢日齡呈一次線性或二、三次非線性之函數關係(Table 1)；另外，也考量”繁殖嘗試”對逐日存活率之影響，其中繁殖嘗試為二元變數，以

0 表示第一窩，1 表示第二窩。

第三組因子係評估氣候因子對逐日存活率的影響，吾人以三種不同的模式結構來評估降雨對鳥巢存活率的影響(表 4.1):(1) 逐日存活率與日降雨量呈線性相關；(2) 逐日存活率與日降雨量呈二次或三次非線性之函數關係；(3) 在日降雨量高於某閾值時，逐日存活率才受影響(rain-threshold nest survival)，本研究將該閾值稱之為大雨(heavy rainfall)，並定義大雨事件為日降雨量 $\geq 20$  毫米，其相當於 2009–2017 年 4–8 月期間，C0D550 測站所有日降雨量資料之第 85 百分位數(85th percentile)。該值亦接近研究樣區的另一鄰近氣象測站(C0E410，24°30'28"N，121°06'18"E，已撤站)，於 1987–2007 年 4–8 月期間所有日降雨量資料之第 85 百分位數(21.5 毫米)。大雨事件為二元變數，1 和 0 分別代表當日降雨量有無超過 20 毫米。另外，在氣候效應的組別裡，亦加入日均溫以檢視溫度對逐日存活率的可能影響；最後，部分研究發現，研究者的觀察行為本身可能負面影響鳥巢的存活，並使鳥巢存活率的估算出現偏差(Rotella et al. 2000, Newlon and Saab 2011)。為此，在最佳支持模式中，將分別加入巡巢效應與錄影效應，以檢視定期巡巢或針孔錄影裝置的架設有無影響鳥巢逐日存活率(表 4.1)。兩項變數均是二元變數，1 和 0 分別代表當日有無巡巢或有無架設錄影器材。在完成上述分析後，位在最上方且  $\Delta AIC_c < 2$  的所有模式將視為最佳支持模式(Burnham and Anderson 2002)。吾人檢視最佳支持模式的各項參數及 95% 信賴區間(confidence interval, CI)，以確認其是否為無信息參數(uninformative parameter; Arnold 2010)。若參數估計值之 95% CI 不包含 0，代表該參數為影響鳥巢逐日存活率的顯著因子，反之則與逐日存活率無關。

吾人以 MARK 軟體 version 8.0 (Dinsmore et al. 2002) 的鳥巢存活模組(nest-survival module)來篩選各候選模式，並依據 Dinsmore et al. (2002) 編碼各巢繁殖歷程(encounter history)與共變數。有效樣本數(effective sample size)定義為所有鳥巢"存活"之總天數加上所有鳥巢發生"失敗"之總間隔數(Dinsmore et al. 2002)。所有的模式均以 logit 連接函數(link function)，共變數均無標準化處理。假設青背山雀的繁殖季自 3 月 15 日(最早繁殖巢之產第一枚蛋)起 8 月 10 日(最後一巢之雛鳥離巢日)止，共 149 天(encounter occasions)；而棕面鶯的繁殖季則自 3 月 27 日起至 8 月 16 日，共 143 天。由所獲得之最佳支持模式用以計算鳥巢逐日存活率，並變動研究感興趣的因子，非研究討論因子則以其平均值帶入。倘若有超過一個以上支

持模式，則採用將模式係數估計值予以平均(model-averaged coefficient estimates)，以避免模式選擇上的不確定性(Burnham and Anderson 2002)。另外，吾人計算二鳥種繁殖週期之週期存活率(period survival rate)，其為產蛋期、孵蛋期及育雛期逐日存活率的乘積(Shaffer and Thompson 2007)。各階段長度假設為：青背山雀產蛋期 5 天(依據平均窩卵數)、孵蛋期 14 天(Severinghaus et al. 2012)，育雛期 21 天(Huang 1996, Shiao 2006)；棕面鶯產蛋期為 5 天、孵蛋期 17 天、育雛期 16 天(Huang 1996)。因此，青背山雀的繁殖週期假定為 40 天，而棕面鶯的繁殖週期假定為 38 天。在逐日存活率與週期存活率之參數估算上，以 delta 法(Powell 2007)計算各參數的 SE 和 95%信賴區間。

### 4.3 結果

#### 4.3.1 繁殖物候分布、起始與產蛋季長度

各年青背山雀與棕面鶯鳥巢物候分布如圖 4.1、4.2。於 2010 年至 2017 年間，青背山雀開始繁殖的時間顯著早於棕面鶯(LMM, species effect: Wald  $t = 6.68$ ,  $P < 0.001$ )；青背山雀最早繁殖巢之產蛋日介在 3 月 15 日(2015 年)至 4 月 13 日(2016 年)間，而棕面鶯最早繁殖巢之產蛋日則介在 3 月 27 日(2013 年)和 4 月 22 日(2017 年)間。在不同年間，二鳥種的第一窩產蛋日略有差異(ANOVA；青背山雀： $F_{7,140} = 3.42$ ,  $P = 0.002$ ；棕面鶯： $F_{7,156} = 1.85$ ,  $P = 0.08$ ；圖 4.3)；在 3 月均溫較高的年份，青背山雀與棕面鶯都傾向較早開始產蛋(LM, 青背山雀： $F_{1,6} = 66.46$ ,  $P < 0.001$ ,  $r^2 = 0.92$ ；棕面鶯： $F_{1,6} = 9.40$ ,  $P = 0.02$ ,  $r^2 = 0.61$ ；圖 4.4)，其和 2 月均溫(LM, 青背山雀： $F_{1,6} = 1.85$ ,  $P = 0.22$ ；棕面鶯： $F_{1,6} = 1.74$ ,  $P = 0.24$ )或 2-3 月降雨量(LM, 青背山雀： $F_{1,6} = 2.54$ ,  $P = 0.16$ ；棕面鶯： $F_{1,6} = 1.98$ ,  $P = 0.21$ )則無關。不同年間，二鳥種的第一窩窩卵數與其產蛋日之間無關(LM, 青背山雀： $F_{1,6} = 0.003$ ,  $P = 0.96$ ；棕面鶯： $F_{1,6} = 2.74$ ,  $P = 0.15$ )。

青背山雀與棕面鶯的產蛋季均是自 3 月下旬起至 7 月上旬止，青背山雀產蛋季之平均值  $\pm$  SD：84.1  $\pm$  15.4 天，棕面鶯產蛋季之平均值  $\pm$  SD：85.6  $\pm$  10.7 天。不同年間，二鳥種產蛋季的長短與 2 月均溫、3 月均溫或 2-3 月降雨量均無關(LM, all  $P > 0.10$ )。



#### 4.3.2 鳥巢存活率模式

吾人共分析 153 巢青背山雀繁殖巢(闊葉棲地 64 巢，針葉棲地 89 巢)，有效樣本數為 4,266；並分析 173 巢棕面鶯繁殖巢(闊葉棲地 75 巢，針葉棲地 98 巢)，有效樣本數為 4,332。

青背山雀的鳥巢逐日存活率在棲地間無差異，並隨著時間而變化。”年”與”繁殖嘗試”均被篩選為重要因子(表 4.2)。不同年具年間變異，然而”年”的參數估計具高度不確定性；第二窩繁殖巢的逐日存活率高於第一窩(表 4.3)。鳥巢逐日存活率受日降雨量所影響，兩者間為臨界閾值的關係，而非呈線性或二、三次函數關係。在日降雨量大於 20 毫米(大雨事件)時，對鳥巢逐日存活率具顯著的負面影響(表 4.3，圖 4.5)。Shiao et al. (2015)指出，日均溫為影響青背山雀逐日存活率的重要因子。然因”日均溫”與”繁殖嘗試”二因子間互相關聯，因此本研究的模式在已考量”繁殖嘗試”下，加入”日均溫”未有助於改善模式。另外，加入巡巢效應有助於進一步改善模式，而加入錄影效應則否(表 4.2、4.3)，表示人為巡巢的干擾對鳥巢存活率具負面影響，而錄影器材的架設則否。由最佳模式所獲得的邏輯迴歸函數，計算青背山雀第一窩與第二窩之週期存活率，其中，”年”、”大雨事件”以共變數之平均值代入，”巡巢效應”以 0 代入。結果顯示，於 2009–2017 年間，青背山雀第一窩繁殖巢之週期存活率為  $0.78 \pm 0.06$ ，第二窩繁殖巢之週期存活率為  $0.88 \pm 0.04$ 。

棕面鶯的鳥巢逐日存活率在棲地間無差異，並隨著時間而變化，”年”與”繁殖嘗試”均被篩選為重要因子。然而二因子的參數估計之信賴區間均涵蓋 0，代表模式具不確定性(表 4.4、4.5)；加入鳥巢日齡之二次函數或三次函數有助於模式改善，然而，日齡之三次函數其參數估計之信賴區間涵蓋 0( $\beta$  estimate  $\pm$  SE of AGE =  $0.35 \pm 0.12$ ；95% confidence limits : 0.11, 0.59； $\beta$  estimate  $\pm$  SE of AGE<sup>2</sup> =  $-0.016 \pm 0.007$ ；95% confidence limits : -0.031, -0.001； $\beta$  estimate  $\pm$  SE of AGE<sup>3</sup> =  $0.0002 \pm 0.0001$ ；95% confidence limits : -0.0001, 0.0005)，而日齡之二次函數則否(表 4.4)，故吾人只保留鳥巢日齡之二次函數之模式，其表示隨著鳥巢日齡增加，鳥巢逐日存活率先上升而後下降(圖 4.6)。和青背山雀相似，棕面鶯的鳥巢逐日存活率受大雨事件所影響，於大雨事件下，鳥巢存活率較低(表 4.4、4.5)。此外，加入巡巢效應可進一步改善模式(表 4.4)。由最佳模式所獲得的邏輯迴歸函數，計算棕面鶯之週期存活率，其中，”年”、”繁殖嘗試”、”大雨事件”均以共變數之平均值代入，”巡巢效


應”以 0 代入。結果顯示，於 2009–2017 年間，棕面鶯繁殖巢之週期存活率為  $0.75 \pm 0.06$ 。



#### 4.4 討論

本研究結果顯示亞熱帶高山物種的青背山雀之繁植物候和許多溫帶物種相似，受初春溫度而非降雨所影響。在較溫暖的初春，雌鳥傾向提早產蛋，反之亦然。雖然初春溫度對於鳥類產蛋的影響已廣泛地在溫帶物種被討論(Dunn 2004, Dunn and Winkler 2010, Schaper et al. 2011)，然而，本研究係首次證實在亞熱帶的高山鳥類亦是如此。並且，青背山雀產蛋日與初春溫度間的迴歸關係，其斜率比其他已知的溫帶鳥種更加傾斜(see table 1 in Dunn 2004, table 10.1 in Dunn and Winkler 2010)。推測原因為在緯度較低的地區，溫度與光週期之季節性變化相對較不明顯，因而鳥類對光和非光的環境刺激更加敏感(Hau et al. 1998, 2008)，些微的環境改變就能影響它們的產蛋日。鳥類產蛋時間的可塑性(plasticity)可能是受產蛋前環境限制所致，或是雌鳥對預期即將來到的環境狀況所產生的適應調整(Nager and van Noordwijk 1995)。前者與繁殖季前的能量限制和食物可獲得性有關，在寒冷的春天，雌鳥需要分配能量於自我維持，而非生殖腺的成熟(Perrins 1970, Stevenson and Bryant 2000)。於雌鳥產蛋前，實驗操作提供額外食物將有助於鳥類解除能量的瓶頸，並提早產蛋時間(Schoech and Hahn 2007, Harrison et al. 2010, Ruffino et al. 2014)。另一個解釋則是認為初春溫度是鳥類微調產蛋時間的輔助因子，俾使雌鳥的能量需求高峰能與季節性的食物高峰相重疊(Lack 1954)。當春天溫度上升時，無脊椎動物發育快速，族群急遽上升(Topp and Kirsten 1991, Buse et al. 1999)。為此，雌鳥需要預先提早產蛋，方能跟上隨後到來的食物高峰(McCleery and Perrins 1998, Cresswell and McCleery 2003, Both and Visser 2005)。後續仍須更多研究釐清年間的食食物豐度變異，以及其與青背山雀的繁殖時間之關聯。

與青背山雀相似，棕面鶯的產蛋時間也是與初春溫度相關，然而其關係性卻不及青背山雀那麼顯著(青背山雀： $r^2 = 0.92$ ，棕面鶯： $r^2 = 0.61$ )。兩者差異的可能原因為棕面鶯的繁殖起始時間略晚於青背山雀，因而棕面鶯對初春溫度的變化相對較不敏感。不同物種對環境狀況的反應速率與其生殖腺的發育和成熟有關(Dawson 2008)。生殖腺的發育主要受光週期所調控，雖然在相同緯度下，光週期




是固定的，但不同物種其生殖腺開始生長所需接受光刺激的閾值不同，並其生殖腺生長速率也不同(Dawson 2008)。此些差異將進一步影響它們對於年間氣候變化的反應。另一方面，兩物種的食性差異也可能是造成其對初春溫度反應不同的原因。青背山雀雛鳥的食譜主要為鱗翅目與膜翅目幼蟲，占 71%(Chuang 2006)；相反的，棕面鶯親鳥餵食雛鳥多樣化的無脊椎動物，食譜組成包括 38% 半翅目、25% 雙翅目、19% 鞘翅目、8% 直翅目、8% 蜘蛛目和 2% 膜翅目等(Ming-Tang Shiao unpublished data)。因此，二鳥種在產蛋時間上之差異，也可能是雌鳥為配合不同類群的食物豐度與其子代需求所致。就如 Winkler et al. (2002)和 Dunn (2004)所推測，食性多樣的鳥種(如棕面鶯)，其產蛋時間較不易受食物豐度的位移所影響。

在降雨量具高度季節性變化的熱帶與亞熱帶地區，透過食物鏈傳遞的過程，季節性的降雨為促發鳥類開始繁殖的近因(Wikelski et al. 2000, Boulton et al. 2011, Styrsky and Brawn 2011)，即便在亞熱帶高山物種，亦是如此(Auer et al. 2007)。雖然春雨影響亞熱帶臺灣的植物物候(Chang et al. 2013)，然而本研究卻未發現二種高山鳥種其產蛋時間與春雨間的顯著關聯。可能的原因為研究地區為重濕氣候(Wan 2008)，研究監測的所有年份中，2–3 月降水量均超過 40 毫米。Chang et al. (2013)指出，在春雨不及 40 毫米的地區，植物的生長明顯受到延遲。為此，推測春雨對於研究地區的初級生產力，及至次級生產力(也就是無脊椎動物生物量)和鳥類繁殖之限制影響可能不那樣重要。另外，研究預期在較潮溼且溫暖的春天，植物生長季較長，使得鳥類所覓食的無脊椎動物之豐度也延長，二鳥種的產蛋季也較長(Poulin et al. 1992, Chang et al. 2013)。然而，研究結果顯示二鳥種的產蛋季與初春溫度或春雨間均無顯著關聯，與預期假設不同。吾人推測在春雨少於 40 毫米的地區，如臺灣中部或西南部地區，春雨對於生物物候的影響可能高於初春溫度。

研究結果顯示繁殖季的大雨對青背山雀與棕面鶯鳥巢均是負面影響。鳥巢存活率模式顯示，在大雨事件下，二鳥種的鳥巢存活率降低，而小雨(light rain)則對存活率無影響。先前的研究(Shiao et al. 2015)指出，在大雨且低溫的環境下，青背山雀的逐日存活率將進一步降低。雖然洞巢鳥在洞穴內繁殖，通常某種程度上已隔絕外界環境對於蛋或雛鳥的影響，但鳥巢仍可能因大雨導致的淹水而受害(Radford and Du Plessis 2003)。惡劣天氣可能增加雛鳥在溫度調節和自我維持上的能量消耗(Tinbergen and Dietz 1994)，而親鳥可能增加巢內的孵蛋或孵雛活動，而





減少覓食時間(Radford et al. 2001)。並且在潮濕且寒冷的天候下，昆蟲的活動減低，因而降低親鳥的覓食效率(Avery and Krebs 1984, McCarty and Winkler 1999)，這些負面效應都間接地影響鳥巢的存活(Siikamäki 1996, McCarty and Winkler 1999, Skagen and Adams 2012)。臺灣長期的氣候資料顯示，在過去 50 年間，極端降雨事件增加，在過去 20 年間，每年影響臺灣的颱風數量亦增加(Hsu et al. 2011)。依據 IPCC 排放情境 A1B 之多個模式所預測之平均顯示，在未來在暖化的環境下，臺灣夏季平均降雨(以 2080–2099 年平均)將增加 15–45%，且大雨事件可能變得更強烈且更加頻繁(Hsu et al. 2011)。在未來暖化的情境下，惡劣氣候的負面影響可能進一步降低高山鳥類的年繁殖生產力，加速族群的減少。

青背山雀的鳥巢逐日存活率則與日齡無關，和先前研究(Shiao et al. 2015)發現青背山雀存活率相關於鳥巢日齡之三次函數不同，主要為反映資料的結構所致。先前研究(Shiao et al. 2015)係分析 2010–2014 年的鳥巢繁殖資料，而本研究則又加入 2009、2015–2017 年的資料。特別是 2015–2016 年繁殖失敗的巢數少，鳥巢存活率高(週期存活率分別為  $0.90 \pm 0.04$  和  $0.95 \pm 0.04$ )，因而當將這兩年資料納入後，鳥巢逐日存活率隨著日齡的變化被稀釋，使得日齡三次方不再是重要的影響因子(Shiao 2016)。另外，棕面鶯鳥巢存活率隨日齡增加而先上升而後下降，可能反映產蛋期親鳥敏感易棄巢，並隨著投資的增加(亦即產下更多蛋；Grant et al. 2005)而對干擾的容忍程度增加。於雛鳥孵出後第一週，新生雛鳥裸露無毛，缺乏保暖能力，對惡劣天候敏感，因而使得逐日存活率再次下降(McCarty and Winkler 1999)；於育雛期間，特別在育雛中至後期，親鳥餵食頻率的增加則可能增加鳥巢被捕食的風險(Martin et al. 2000)。在部分的晚熟型鳥類亦發現逐日存活率隨日齡變化的模式(Grant et al. 2005, Davis et al. 2006, Grant and Shaffer 2012)，而在部分研究則否(Newlon and Saab 2011)。

吾人研究指出，定期巡巢對二鳥種的鳥巢存活率為負面影響，而錄影器材的架設則不影響其存活，支持前人的研究結果(Rotella et al. 2000, Rotella et al. 2004, Newlon and Saab 2011)。探巢可能提供捕食者某些線索，有助於鎖定巢位；並可能減少親鳥的進巢頻率，甚至導致棄巢(Newlon and Saab 2011)。因此，在鳥巢存活模式中考量觀察者的巡巢效應，以正確地估計鳥巢存活率是必要的(Rotella et al. 2000, Newlon and Saab 2011, 本研究)。相對的，針孔錄影器材的架設為方便的工具，


可減少巡巢的干擾，並正確地確認鳥巢的命運(Coates et al 2008, Ball and Bayne 2012)。


總結而言，本研究證明亞熱帶高山鳥種與溫帶鳥種相似，以初春溫度為輔助因子來調整產蛋時間，而繁殖期的大雨則對鳥巢存活有負面影響。然而，溫度促使於亞熱帶高山鳥類開始繁殖之機制，尚待進一步釐清。後續研究亦須檢視氣候變化對其他繁殖特徵的影響，包括：成鳥存活率(Arendt 2006, Grosbois et al. 2006)和幼鳥再現率(Both and Visser 2005, Husby et al. 2009)等影響族群成長的參數。重要的是氣候變遷可能對高山鳥類的繁殖產生負面影響，為此必要持續監測族群動態，以發展可能的調適策略。

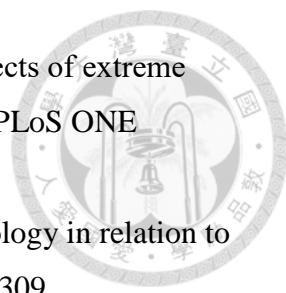
#### 4.5 參考文獻

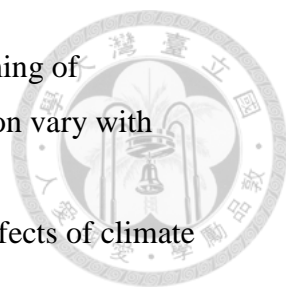
- Arendt W. J. (2006). Adaptations of an avian supertramp: distribution, ecology, and life history of the pearly-eyed thrasher (*Margarops fuscatus*). General Technical Report 27. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry. San Juan, PR, USA.
- Avery, M. I., and J. R. Krebs (1984). Temperature and foraging success of Great Tits *Parus major* hunting for spiders. *Ibis* 126:33–38.
- 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. *The Condor* 109:321–333.
- 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. *The 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.
- Boag, P. T., and P. R. Grant (1984). Darwin's finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. *Ecological Monographs* 54:463–489.
- Bolger, D. T., M. A. Patten, and D. C. Bostock (2005). Avian reproductive failure in

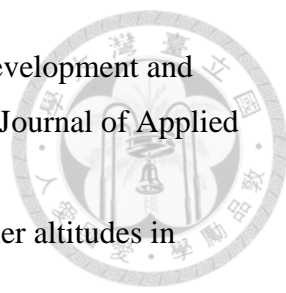
- response to an extreme climate event. *Oecologia* 142:398–406.
- Both, C., A. V. Artemyev, B. Blaauw, R. J. Cowie, A. J. Dekhuijzen, T. Eeva, A. Enemar, L. Gustafsson, E. V. Ivankina, A. Järvinen, N. B. Metcalfe, and et al. (2004). Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271:1657–1662.
- Both, C., and M. E. Visser (2005). The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology* 11:1606–1613.
- 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, USA.
- Buse, A., S. J. Dury, R. J. W. Woodburn, C. M. Perrins, and J. E. G. Good (1999). Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of Pedunculate Oak, Winter Moth and Tits. *Functional Ecology* 13:74–82.
- Chen, G. T.-J., Z. Jiang, and M.-C. Wu (2003). Spring heavy rain events in Taiwan during warm episodes and the associated large-scale conditions. *Monthly Weather Review* 131:1173–1188.
- 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.
- Chuang, M.-C. (2006). Study on the nestling begging behaviour of the Green-backed Tit (*Parus monticolus*) at Guanyuan. M.S. thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan (In Chinese with English abstract).
- 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.
- Cresswell, W., and R. McCleery (2003). How Great Tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology* 72:356–366.
- Davis, S. K., R. M. Brigham, T. L. Shaffer, and P. C. James (2006). Mixed-grass prairie passerines exhibit weak and variable responses to patch size. *The Auk* 123:807–821.

- 
- 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.
- Dinsmore, S. J., G. C. White, and F. L. Knopf (2002). Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83:3476–3488.
- Dunn, P. O. (2004). Breeding dates and reproductive performance. In *Birds and Climate Change* (A. P. Møller, W. Fielder, and P. Berthold, Editors). Elsevier, San Diego, CA, USA. pp. 69–87.
- Dunn, P. O., and D. W. Winkler (2010). Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success. In *Effects of Climate Change on Birds* (A. P. Møller, W. Fielder, and P. Berthold, Editors). Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 113–128.
- Gordo, O., and H. Doi (2012). Spring phenology delays in an insular subtropical songbird: is response to climate change constrained by population size? *Journal of Ornithology* 153:355–366.
- 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. *The Auk* 122:661–672.
- Grant, T. A., and T. L. Shaffer (2012). Time-specific patterns of nest survival for ducks and passerines breeding in North Dakota. *The Auk* 129:319–328.
- Grosbois, V., P.-Y. Henry, J. Blondel, P. Perret, J.-D. Lebreton, D. W. Thomas, and M. M. Lambrechts (2006). Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: an investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology* 12:2235–2249.
- Halupka, L., A. Dyrz, and M. Borowiec (2008). Climate change affects breeding of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology* 39:95–100.
- Harrison, T. J. E., J. A. Smith, G. R. Martin, D. E. Chamberlain, S. Bearhop, G. N. Robb, S. J. Reynolds (2010). Does food supplementation really enhance productivity of breeding birds? *Oecologia* 164:311–320.
- 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. *Ornitología 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.
- Huang, C.-L. (1996). *Breeding biology of birds using nest boxes in Taroko National Park*. M.S. thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan (In Chinese).
- Husby, A., L. E. B. Kruuk, 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.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2007). *Fourth Assessment Report: Climate Change 2007, The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ko, C.-J., M.-W. Fan, Y.-C. Lu, A.-Y. Chang, L.-F. Yen, C.-Y. Yang, Y.-Y. Lo, R.-S. Lin, S.-P. Tsai, and P.-F. Lee (2017). *2015 Taiwan breeding bird survey annual report*. Endemic Species Research Center, Council of Agriculture, Taiwan.
- Lack, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon, Oxford, UK.
- Lyon, B. E., A. S. Chaine, and D. W. Winkler (2008). A matter of timing. *Science* 321:1051–1052.
- 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.
- McCleery, R. H., and C. M. Perrins (1998). Temperature and egg-laying trends. *Nature* 391:30–31.
- 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.
- Nager, R. G., and A. J. van Noordwijk (1995). Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of Great Tit breeding in a heterogeneous environment. *American Naturalist* 146:454–474.
- Newlon, K. R., and V. A. Saab (2011). Nest-site selection and nest survival of Lewis's Woodpecker in aspen riparian woodlands. *The Condor* 113:183–193.
- Perrins, C. M. (1970). The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242–255.

- 
- Pipoly, I., V. Bókony, G. Seress, K. Szabó, and A. Liker (2013). Effects of extreme weather on reproductive success in a temperate-breeding songbird. *PLoS ONE* 8:e80033.
- Poulin, B., G. Lefebvre, and R. McNeil (1992). Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73:2295–2309.
- Powell, L. A. (2007). Approximating variance of demographic parameters using the delta method: a reference for avian biologists. *The Condor* 109:949–954.
- R Development Core Team. (2017). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- 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 patterns of parent Great Tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study* 48:214–220.
- 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. *The 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.
- Ruffino, L., P. Salo, E. Koivisto, P. B. Banks, and E. Korpimäki (2014). Reproductive responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. *Frontiers in Zoology* 11:80.
- Sæther, B.-E., S. Engen, A. P. Møller, E. Matthysen, F. Adriaensen, W. Fiedler, A. Leivits, M. M. Lambrechts, M. E. Visser, T. Anker-Nilssen, C. Both, and et al. (2003). Climate variation and regional gradients in population dynamics of two hole-nesting passerines. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270:2397–2404.
- 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.

- 
- Schoech, S. J., and T. P. Hahn (2007). Food supplementation and timing of reproduction: does the responsiveness to supplementary information vary with latitude? *Journal of Ornithology* 148:S625–S632.
- Şekercioğlu, Ç. H., R. B. Primack, and J. Wormworth (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation* 148:1–18.
- Severinghaus, L. L., T.-S. Ding, W.-H. Fang, W.-H. Lin, M.-C. Tsai, and C.-W. Yen (2012). *The avifauna of Taiwan*. Second edition. Forest Bureau, Council of Agriculture, Taiwan.
- Shaffer, T. L., and F. R. Thompson III (2007). Making meaningful estimates of nest survival with model-based methods. *Studies in Avian Biology* 34:84–95.
- Shiao, M.-T. (2006). Study on the food allocation of the parental Green-backed Tit (*Parus monticolus*) during fledging period at Guanyuan. M.S. thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan (In Chinese with English abstract).
- Shiao, M.-T. (2016). Monitoring breeding ecology of birds using nest boxes and relative ecological resources at GuanWu in the Shei-Pa National Park II. Self Research Report, Shei-Pa National Park Headquarters, Miaoli, Taiwan (In Chinese with English abstract).
- Shiao, M.-T., M.-C. Chuang, H.-W. Yuan, and Y. Wang (2015). Effects of weather variation on the timing and success of breeding in two cavity-nesting species in a subtropical montane forest in Taiwan. *The Auk* 132:671–684.
- Siikamäki, 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. Brawn (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.

- 
- Topp, W., and K. Kirsten (1991). Synchronisation of pre-imaginal development and reproductive success in the winter moth, *Operophtera brumata* L. *Journal of Applied Entomology* 111:137–146.
- Tye, H. (1992). Reversal of breeding season by lowland birds at higher altitudes in western Cameroon. *Ibis* 134:154–163.
- van Noordwijk, A. J., R. H. McCleery, and C. M. Perrins (1995). Selection for the timing of Great Tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology* 64:451–458.
- Visser, M. E., C. Both, and M. M. Lambrechts (2004). Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research* 35:89–110.
- 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, and et al. (2003). Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270:367–372.
- Visser, M. E., L. J. M. Holleman, and P. Gienapp (2006). Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147:164–172.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- Wan, Y. (2008). The climate classification and orographic climate of Taiwan. M.S. thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan (In Chinese with English abstract).
- Wesołowski, T., D. Czeszczewik, P. Rowiński, and W. Walankiewicz (2002). Nest soaking in natural holes – a serious cause of breeding failure? *Ornis Fennica* 79:132–138.
- 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 of the United States of America* 99:13595–13599.
- Wolda, H. (1978). Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical



insects. *Journal of Animal Ecology* 47:369–381.

Yen, M.-C., and T.-C. Chen. 2000. Seasonal variation of the rainfall over Taiwan. *International journal of climatology* 20:803–809.



表 4.1、2009–2017 年觀霧地區青背山雀與棕面鶯之鳥巢存活率模式分析，各候選模式所涵蓋的變數和假說

候選模式	變數	假說
第一組	HABITAT	解釋鳥巢存活率於闊葉棲地與針葉棲地間的可能變異
	YEAR	解釋觀察年間(2009–2017)未測量的年間環境變異，包括食物豐度或捕食者豐度
第二組	AGE	係鳥巢日齡之一次、二次或三次函數，以解釋鳥巢存活率隨日齡變化之模式
	ATTEMPT	繁殖嘗試；解釋第一窩與第二窩繁殖巢存活率之可能變異
第三組	PRECIPTION	過多的降雨可能導致繁殖失敗；考量日降雨量之一次、二次或三次函數，以及臨界閾值模式。
	HEAVYRAIN	
	TEMP	日均溫；低溫可能增加溫度調節的耗能，並限制食物的獲得，因而降低鳥巢存活
第四 4 組	VISIT	巡巢或架設錄影器材對鳥巢的干擾可能造成繁殖失敗
	VIDEO	

表 4.2、2009–2017 年觀霧地區青背山雀鳥巢存活分析之模式篩選結果。模式依據  $AIC_c$  (corrected Akaike's Information Criterion) 排序， $AIC_c$  最低的模式為最佳支持模式； $K$  為模式的參數個數； $\Delta AIC_c$  為任一模式與最佳模式之  $AIC_c$  差值； $w_i$  為整個模式組內，各模式相對被支持比例

Model	K	$AIC_c$	$\Delta AIC_c$	$w_i$
YEAR + ATTEMPT + HEAVYRAIN + VISIT	12	452.84	0.00	1.00
YEAR + ATTEMPT + HEAVYRAIN	11	468.47	15.63	0.00
YEAR + ATTEMPT + HEAVYRAIN + VIDEO	12	470.25	17.41	0.00
YEAR + ATTEMPT + PRECIPTION	11	472.85	20.01	0.00
YEAR + ATTEMPT	10	473.99	21.16	0.00
YEAR + ATTEMPT + PRECIPTION <sup>2</sup>	12	474.82	21.98	0.00
YEAR + ATTEMPT + TEMP	11	475.41	22.58	0.00
YEAR + ATTEMPT + PRECIPTION <sup>3</sup>	13	475.79	22.95	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE	11	475.96	23.12	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup>	12	477.33	24.49	0.00
YEAR	9	477.67	24.84	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>3</sup>	13	478.91	26.08	0.00
CONSTANT	1	489.37	36.54	0.00
HABITAT	2	489.69	36.85	0.00

右上角數字代表該參數為二次(2)或三次函數(3)

表 4.3、2009–2017 年觀霧地區青背山雀鳥巢存活之最佳支持模式之各參數估計值與 95% 信賴區間

Parameter	Estimate (SE)	95% CI limits
Intercept	5.089 (1.016)	3.097 to 7.080
YEAR <sub>[2017]</sub> <sup>a</sup>	-0.550 (1.059)	-2.625 to 1.525
YEAR <sub>[2016]</sub> <sup>a</sup>	1.296 (1.237)	-1.128 to 3.720
YEAR <sub>[2015]</sub> <sup>a</sup>	0.590 (1.083)	-1.533 to 2.713
YEAR <sub>[2014]</sub> <sup>a</sup>	1.156 (1.428)	-1.644 to 3.955
YEAR <sub>[2013]</sub> <sup>a</sup>	-1.314 (1.070)	-3.412 to 0.784
YEAR <sub>[2012]</sub> <sup>a</sup>	-0.143 (1.077)	-2.254 to 1.968
YEAR <sub>[2011]</sub> <sup>a</sup>	-0.643 (1.077)	-2.754 to 1.467
YEAR <sub>[2010]</sub> <sup>a</sup>	-0.312 (1.131)	-2.528 to 1.904
ATTEMPT	0.673 (0.317)	0.053 to 1.294
HEAVYRAIN	-0.989 (0.384)	-1.741 to -0.237
VISIT	-1.515 (0.374)	-2.248 to -0.782

<sup>a</sup>年(YEAR)為類別變數，並以2009年為參考值

表 4.4、2009–2017 年觀霧地區棕面鶯鳥巢存活分析之模式篩選結果。模式係依據  $AIC_c$ (corrected Akaike's Information Criterion) 排序， $AIC_c$  最低的模式為最佳支持模式；K 為模式的參數個數； $\Delta AIC_c$  為任一模式與最佳模式之  $AIC_c$  差值； $w_i$  為整個模式組內，各模式相對被支持比例

Model	K	$AIC_c$	$\Delta AIC_c$	$w_i$
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup> + HEAVYRAIN + VISIT	14	503.29	0.00	0.98
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup> + HEAVYRAIN	13	514.77	11.48	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup> + HEAVYRAIN + VIDEO	14	514.98	11.69	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup> + PRECIPTION <sup>3</sup>	15	515.33	12.04	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>3</sup>	13	515.37	12.08	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup>	12	515.93	12.64	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup> + PRECIPTION <sup>2</sup>	14	516.54	13.25	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup> + PRECIPTION	13	517.65	14.36	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE <sup>2</sup> + TEMP	13	517.76	14.47	0.00
YEAR + ATTEMPT	10	523.68	20.39	0.00
YEAR	9	524.47	21.18	0.00
YEAR + ATTEMPT + AGE	11	525.54	22.24	0.00
CONSTANT	1	534.97	31.68	0.00
HABITAT	2	536.91	33.62	0.00

右上角數字代表該參數為二次(2)或三次函數(3)

表 4.5、2009–2017 年觀霧地區棕面鶯鳥巢存活之最佳支持模式之各參數估計值與 95%信賴區間

Parameter	Estimate (SE)	95% CI limits
The most support model		
Intercept	3.493 (0.668)	2.185 to 4.802
YEAR <sub>[2017]</sub> <sup>a</sup>	-0.123 (0.618)	-1.334 to 1.088
YEAR <sub>[2016]</sub> <sup>a</sup>	1.524 (0.784)	-0.011 to 3.060
YEAR <sub>[2015]</sub> <sup>a</sup>	1.172 (0.723)	-0.245 to 2.589
YEAR <sub>[2014]</sub> <sup>a</sup>	1.653 (0.883)	-0.078 to 3.383
YEAR <sub>[2013]</sub> <sup>a</sup>	0.610 (0.725)	-0.812 to 2.032
YEAR <sub>[2012]</sub> <sup>a</sup>	-0.254 (0.562)	-1.357 to 0.848
YEAR <sub>[2011]</sub> <sup>a</sup>	0.663 (0.660)	-0.631 to 1.957
YEAR <sub>[2010]</sub> <sup>a</sup>	-0.034 (0.580)	-1.171 to 1.103
ATTEMPT	0.379 (0.256)	-0.123 to 0.880
AGE	0.124 (0.048)	0.031 to 0.218
AGE <sup>2</sup>	-0.003 (0.001)	-0.006 to -0.001
HEAVYRAIN	-0.749 (0.374)	-1.483 to -0.016
VISIT	-1.469 (0.407)	-2.266 to -0.672

<sup>a</sup> 年(YEAR)為類別變數，並以 2009 年為參考值

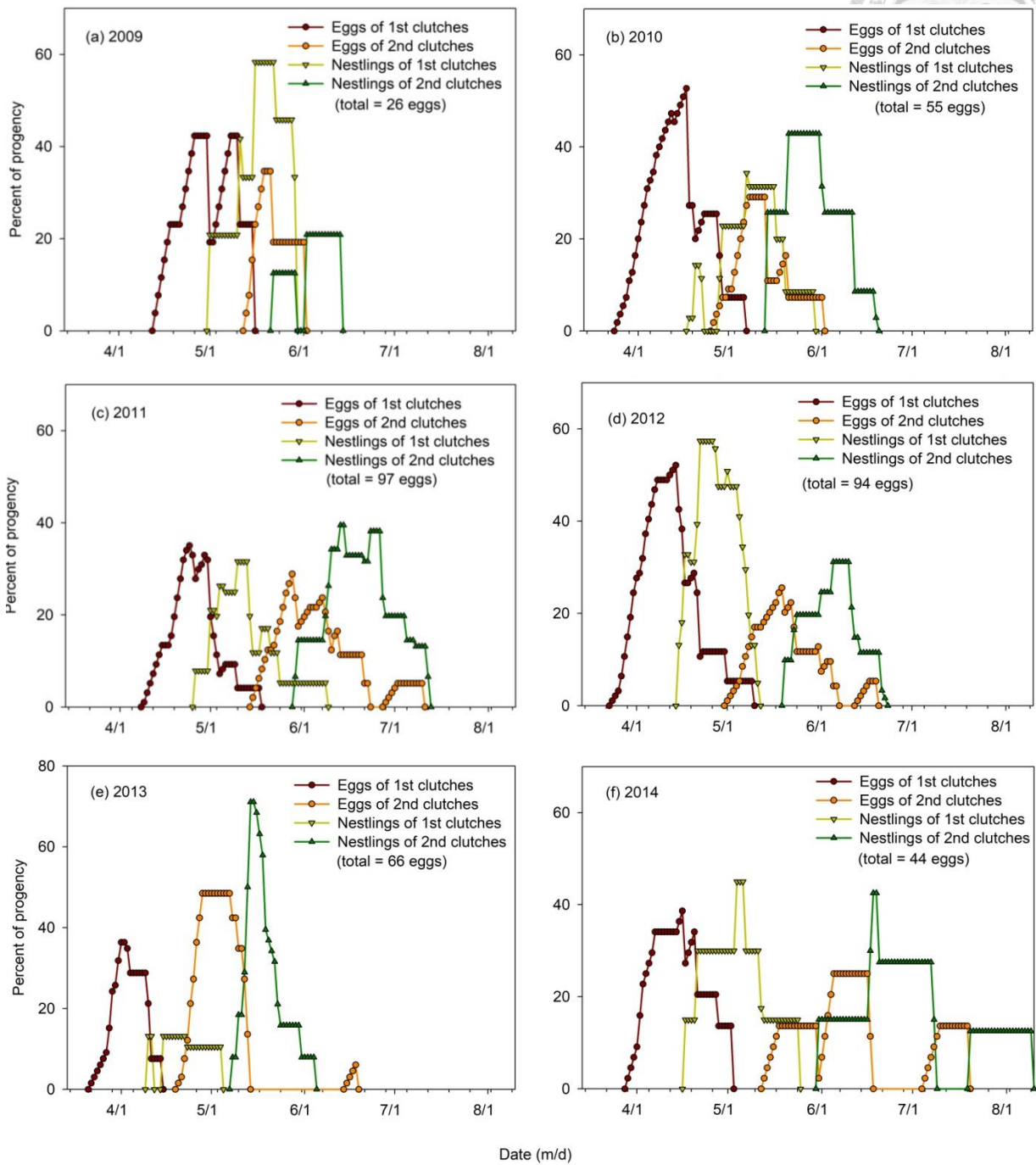
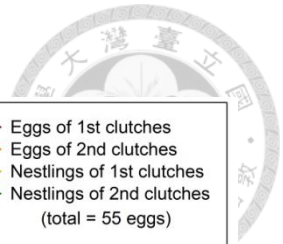


圖 4.1、2009–2017 年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布。

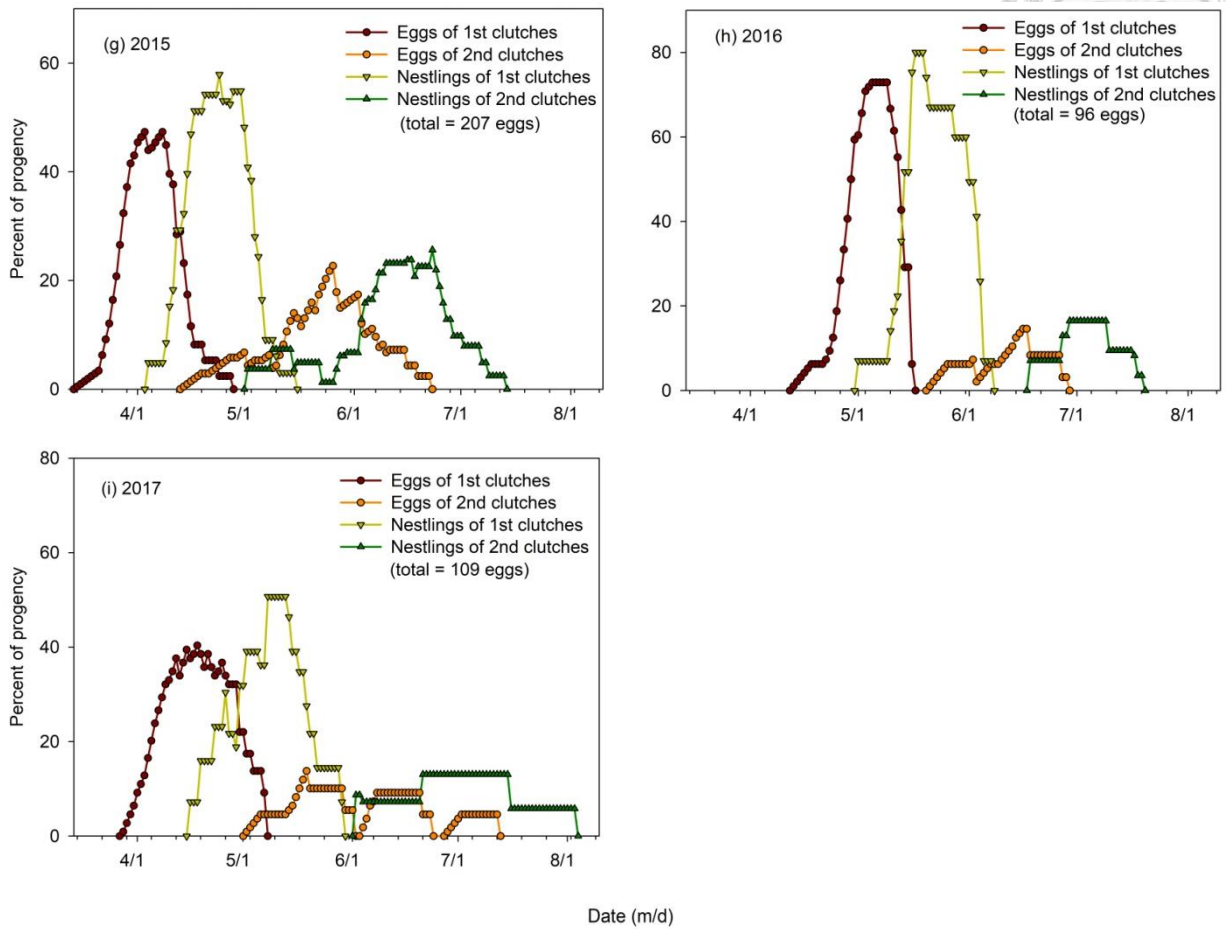


圖4.1、2009–2017年觀霧地區利用巢箱之青背山雀卵數及雛數分布(續)。



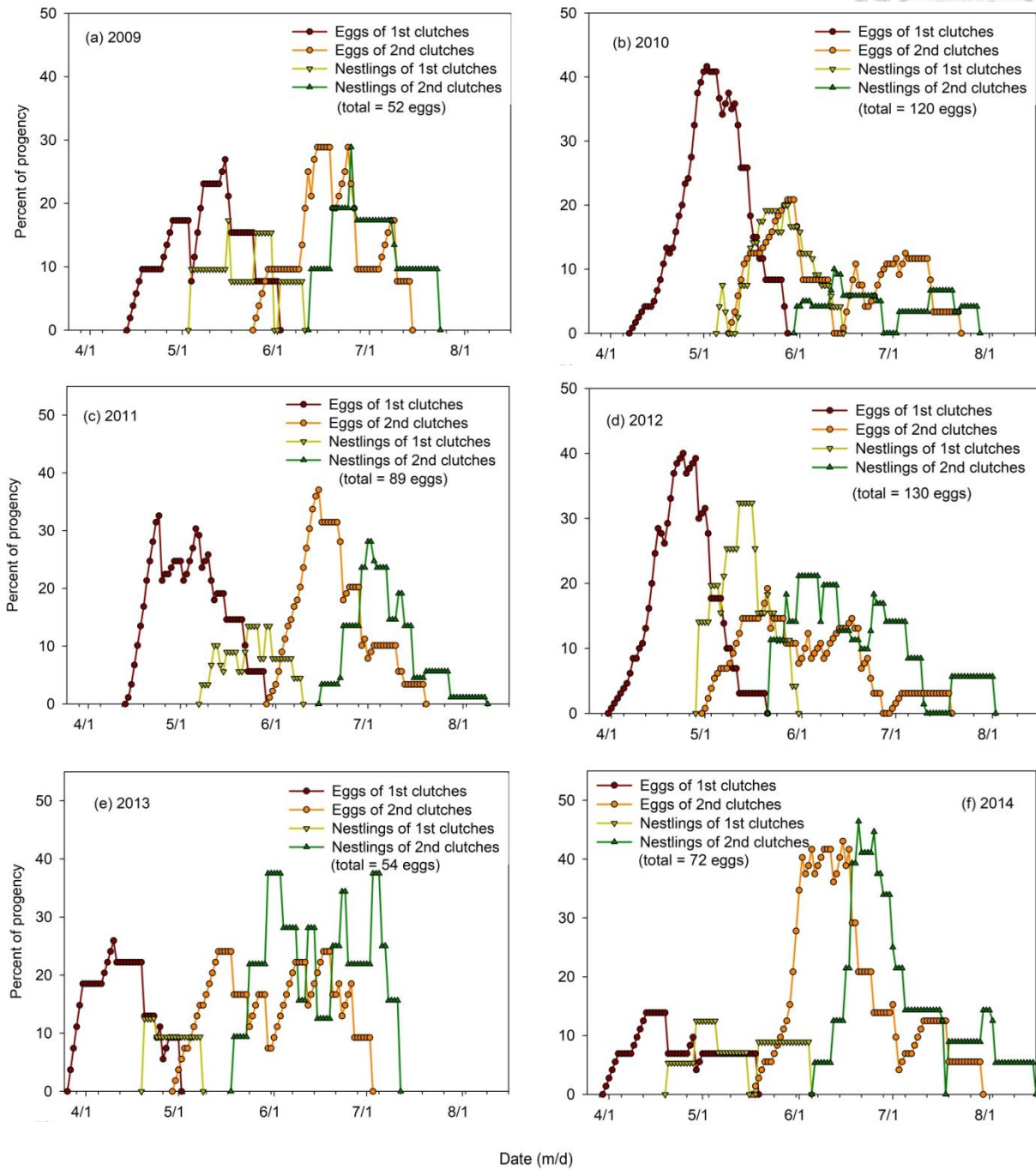
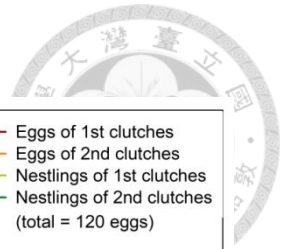


圖 4.2、2009–2017 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布。

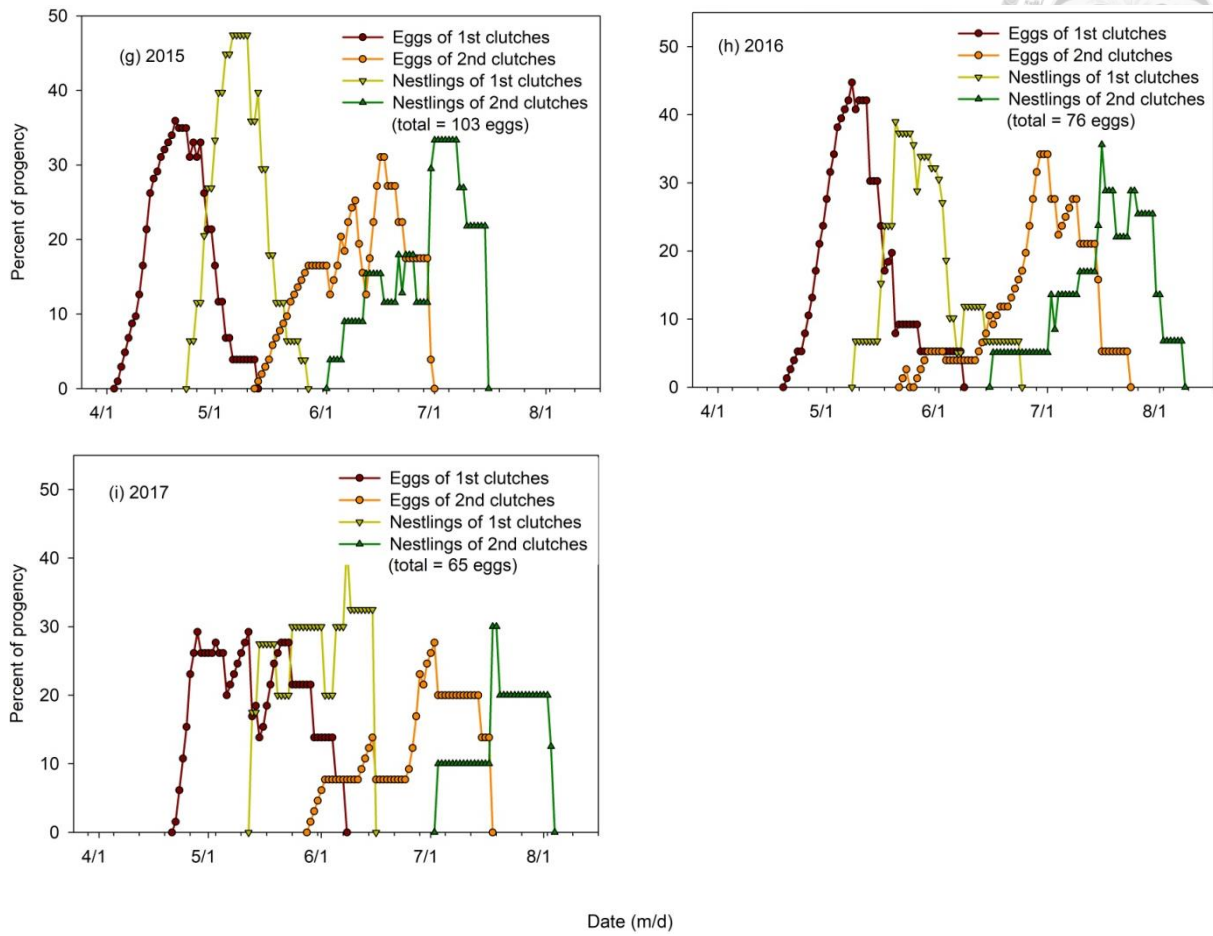


圖 4.2、2009–2017 年觀霧地區利用巢箱之棕面鶯卵數及雛數分布(續)。

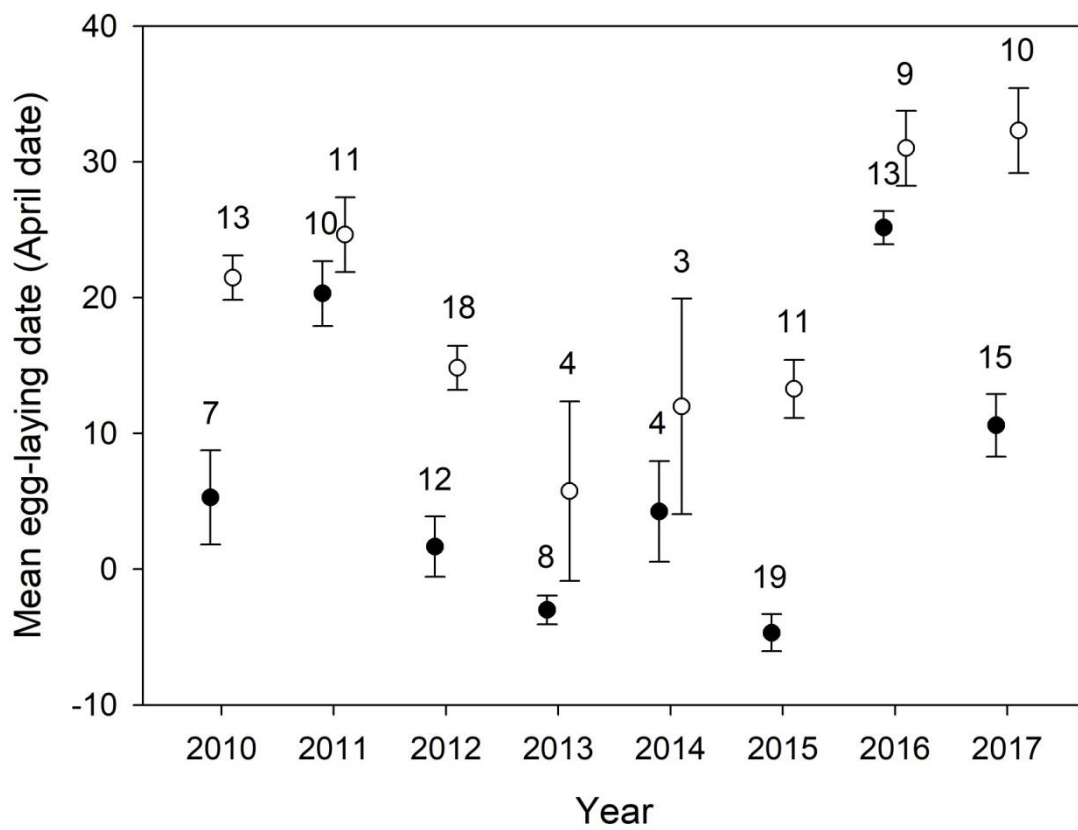


圖 4.3、於 2010–2017 年觀霧地區青背山雀(實心圓)與棕面鶯(空心圓)第一窩繁殖巢平均產蛋日之比較。圓圈上方的數字代表鳥巢數。

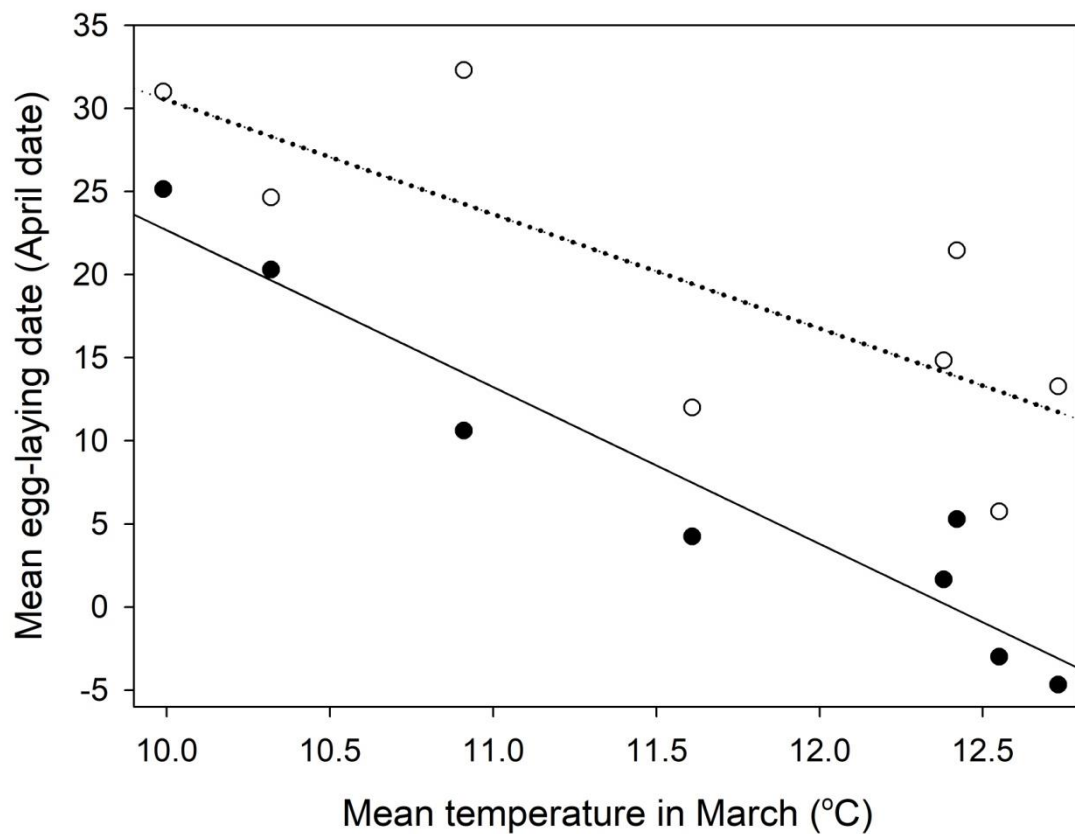


圖 4.4、於 2010–2017 年觀霧地區青背山雀(實心圓)與棕面鶯(空心圓)第一窩繁殖巢之平均產蛋日與三月均溫之關係。實線°C與虛線分別表示青背山雀(迴歸斜率 =  $-9.44 \pm 1.16$ )與棕面鶯(迴歸斜率 =  $-6.87 \pm 2.24$ )的迴歸關係。

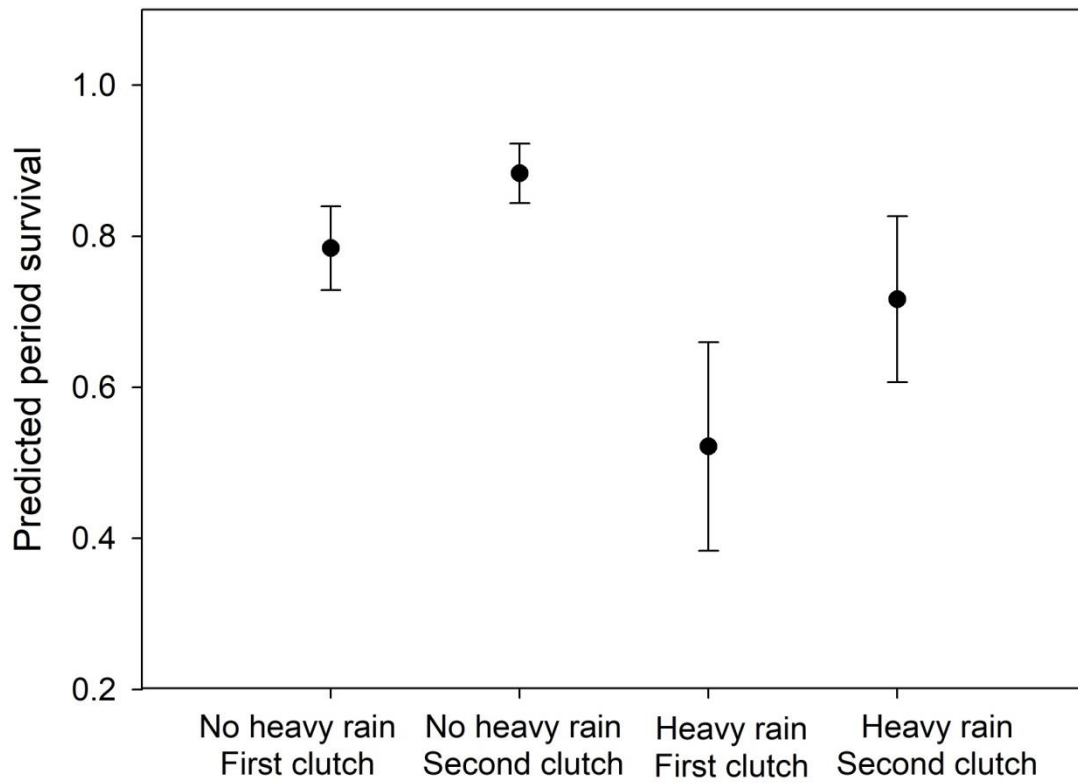


圖 4.5、於 2009–2017 年觀霧地區青背山雀鳥巢之週期存活率與繁殖嘗試、有無大雨事件之關係。週期存活率係由最佳支持模式所計算，除目標因子外，其餘共變數均以平均值帶入，巡巢效應以 0 帶入。

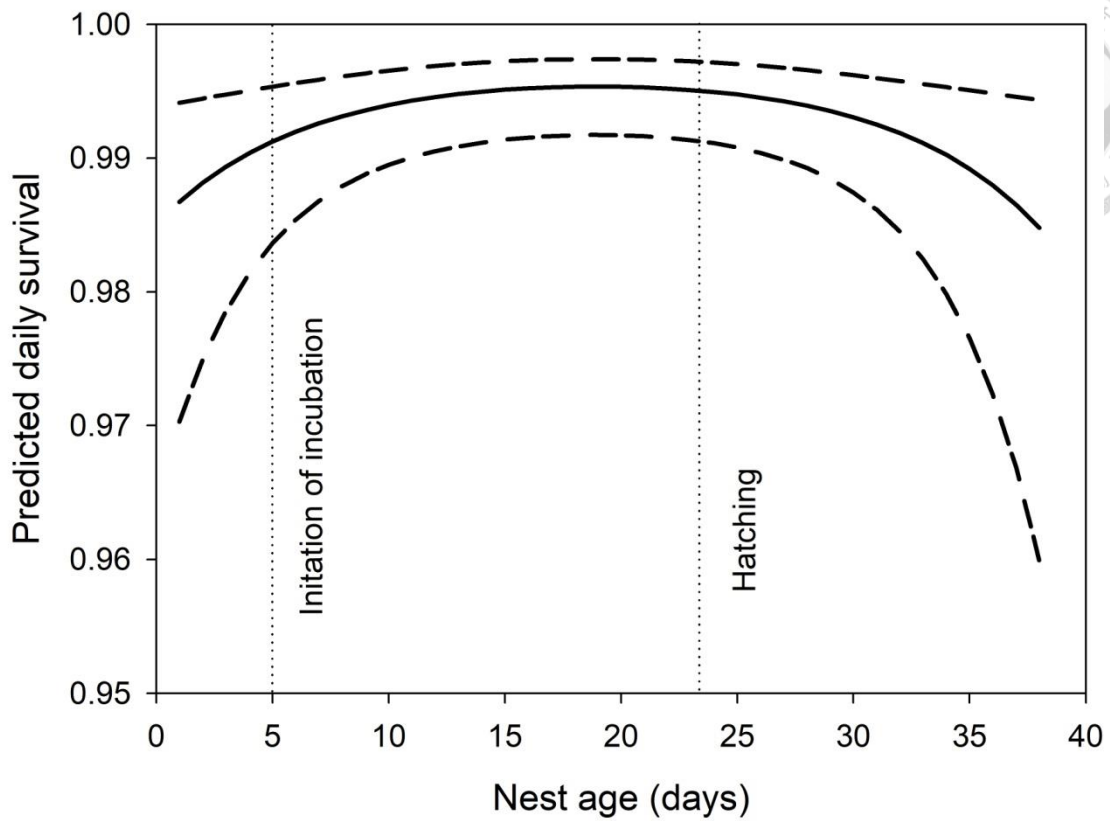


圖 4.6、於 2009–2017 年觀霧地區棕面鶯逐日存活率與鳥巢日齡之關係。逐日存活率係由最佳支持模式所計算。除鳥巢日齡外，模式的其餘共變數均以平均值帶入，巡巢效應以 0 帶入。實線代表估計值，虛線代表 95%信賴界限。

## 第五章 族群成長係數與總結



### 5.1 前言

氣候變遷普遍被認為是影響生物多樣性最嚴重且最廣泛的威脅(IPCC 2007)。因高山鳥類多是分布侷限的特有物種，且面對嚴苛較多變的高山氣候，成為對氣候變遷敏感且易受影響的類群(Şekercioğlu et al. 2012)。臺灣繁殖鳥類調查的資料指出(Ko et al. 2017)，在 2009–2015 年間，數種高山小型鳥類族群呈現下降的趨勢，且年間波動振幅大。為此，估算高山鳥類的族群成長係數，並釐清影響族群波動之因子為重要的工作。

鳥類的族群成長係數(population growth rate,  $\lambda$ )係由成鳥年存活率、亞成鳥年存活率和繁殖生產力所組成(Flaspohler et al. 2001)。對於兼行兩窩(一年繁殖 1–2 窩)的鳥種，如青背山雀，繁殖生產力取決於生殖產出(亦即窩卵數或雛鳥數)、鳥巢存活率，和繁殖第二窩的族群比例等參數。前面章節的研究顯示，無論是在針闊葉混淆林或柳杉針葉林，鈣均非限制青背山雀生殖產出的重要因子(本研究第二章)。窩卵數在季節上的變化不明顯(本研究第三章)，不同年間窩卵數的變化可能反映年間環境的食物豐寡；鳥巢存活率在兩窩繁殖巢間不同，繁殖失敗的主要原因為惡劣天候下親鳥的棄巢，以及捕食者的捕食；前者受早春低溫以及大雨事件的頻率所影響，後者則與年間捕食者的豐度有關(Shiao et al. 2015, 本研究第四章)。最後，參與第二窩繁殖之族群比例則可能和年間環境的食物豐寡相關(Martin 1987, Rodenhouse 1992, Husby et al. 2009)。另外，離巢後的亞成鳥存活率可能與離巢前雛鳥的體重相關((Verboven and Visser 1998, Naef-Daenzer et al. 2001)，而雛鳥體重則受到育雛期間環境的食物量豐寡所影響(本研究第三章)；並且亞成鳥與成鳥的年存活率，可能受到冬季惡劣天候所影響(Grosbois et al. 2006)。總結本研究各章結果，並輔以相近山雀之研究資料，可描述青背山雀生活史參數與其和影響因子之關係如圖 5.1。然而，對於各項因子的變動幅度，以及其對族群成長係數之影響程度仍未可知。

本章藉由 2009–2017 年的觀霧地區鳥巢箱的監測資料，估算青背山雀的族群成長係數。由於估算上所需的青背山雀成鳥年存活率，未描述於前面的研究章節。是以，本章先估算成鳥年存活率，並引用先前研究所估算的其他參數，如鳥巢存活率等，以計算各年間青背山雀的族群成長係數。最後，吾人藉由變動各項參數



來模擬不同情境下，族群成長係數的變動，以釐清影響族群成長的重要因子。

## 5.2 研究方法

### 5.2.1 成鳥存活率估算

在各年繁殖季期間，以肉眼輔以望遠鏡觀察或針孔錄影確認繁殖鳥巢的成鳥有無腳環。無腳環的個體在鳥巢進入育雛期間，進行捕捉與繫放，並由繫放時個體有無孵卵斑，或繫放後巢內的錄影觀察(有無孵雛或夜孵行為)來確認個體性別。每隻個體的捕捉及後續再次紀錄的歷程(capture histories)用以估算成鳥存活率(survival rate,  $\Phi$ )，並考量觀察率(recapture probability,  $p$ )的變異所產生的可能偏差(Lebreton et al. 1992)。模式以 logit 連接函數(link function)，限制  $\Phi$  和  $p$  在 0 到 1 之間(Lebreton et al. 1992)，並考慮成鳥性別(Sex)、年(Year)對成鳥存活率、觀察率的可能影響。以 MARK 軟體 version 8.0 (White and Burnham 1999)的標記再捕捉模組(Live Recaptures module, CJS)來進行分析，並以  $AIC_c$  做為最適模式的篩選準則(Burnham and Anderson 2002)。具有最小  $AIC_c$  的模式為簡約參數(parsimony)與資料配適(fit data)間達到最佳的妥協。 $\Delta AIC_c > 2$  表示兩模式間具有顯著差異。若有多個  $\Delta AIC_c < 2$  的支持模式，則使用參數最少的模式為較適當的模式(Lebreton et al. 1992)。

### 5.2.2 族群成長係數估算與情境模擬

依據 Flaspohler et al. (2001)，族群成長率  $\lambda = S_a + F \times S_j$ ， $S_a$  為成鳥年存活率， $S_j$  為離巢後之亞成鳥年存活率，假定其為成鳥的一半(Ricklefs 1973, May and Robinson 1985)； $F$  則為每對繁殖對(pairs)的繁殖生產力(fecundity)，亦即每隻雌鳥每年可產生的雌性子代數(圖 5.2)。 $F = 0.5 \times B \times (P_1 + P_2 \times Q\%)$ ，其中

$B$  為平均每窩繁殖成功鳥巢之離巢幼鳥數；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之雌性離巢幼鳥數；

$P_1$  為第一窩繁殖巢之週期存活率；

$P_2$  為第二窩繁殖巢之週期存活率；

$Q$  為產第二窩比例。其中，第二窩包括第一窩繁殖失敗的補充巢和第一窩繁殖成功後，產下的第二巢。 $Q$  為“繁殖第二窩的總巢數”除以“繁殖對數”，



並假定環境中的”繁殖對數”等於”繁殖第一窩的總巢數”，亦即所有個體參與第一窩的繁殖。

在估算各年生活史參數與族群成長係數後，計算各參數之平均值，並以此為情境模擬的基準值。吾人藉由變動各參數之基準值來模擬不同情境下，族群成長係數的變化：(A) 由基準值所估算之族群成長係數，為其他情境的比較基準；(B) 成鳥年存活率 $\pm 1$  SD；(C) 亞成鳥年存活率 $\pm 1$  SD；(D) 成鳥和亞成鳥年存活率 $\pm 1$  SD；(E) 每窩離巢幼鳥數 $\pm 1$  SD；(F) 第一窩繁殖巢之週期存活率 $\pm 1$  SD；(G) 第二窩繁殖巢之週期存活率 $\pm 1$  SD；(H) 產第二窩比例  $\pm 1$  SD。

### 5.3 結果

#### 5.3.1 成鳥存活率

於 2009–2017 年間共繫放 111 隻利用巢箱繁殖的青背山雀成鳥(47 隻雄鳥、64 隻雌鳥)，以 MARK 軟體估算成鳥年存活率，結果顯示如表 5.1，年存活率不具年間差異和性別差異，且觀察率具性別差異的模式  $\Phi(.)p(g)$  為最佳支持模式。最佳支持模式所估算的成鳥年存活率為  $0.36 \pm 0.04$  SE，雄鳥被觀察率為 1.00，雌鳥被觀察率為  $0.87 \pm 0.11$ 。

#### 5.3.2 族群成長係數與情境模擬

依據第四章所提的鳥巢存活率分析模式，在只考量”年”、”繁殖嘗試”及”巡巢效應”下，計算青背山雀在 2009–2017 年間，第一窩與第二窩繁殖巢之週期存活率 ( $P_1$  和  $P_2$ )，並連同其他繁殖參數代入族群成長係數的計算公式，各年間成鳥年存活率以 0.36 代入，亞成鳥年存活率以 0.18 代入。於 2009–2017 年間青背山雀之族群成長係數介於 0.60–1.32 之間，平均值  $\pm$  SD： $0.91 \pm 0.22$ (表 5.2)。又，藉由計算出的第  $N$  年族群成長係數  $\lambda_n$ ，乘以當年繁殖密度( $D_n$ )，預測隔年之繁殖密度( $D_{\text{predict}_{n+1}}$ ；表 5.2)。於 2010–2017 年，預測繁殖密度與實際繁殖密度間，兩者間具顯著正相關 ( $y = 0.53x + 0.33$ ，adjusted  $R^2 = 0.60$ ， $p = 0.014$ ；圖 5.3)。

在繁殖參數情境模擬部分，於八種模擬情境中(表 5.3)，成鳥和亞成鳥年存活率同時改變(情境 D)對族群成長係數的影響最大，其次依序為亞成鳥年存活率(情境 C)、成鳥年存活率(情境 B)與每窩離巢幼鳥數(情境 E)的改變；第二窩繁殖巢之


週期存活率(情境 G)的變動對於族群成長係數的影響最小。



#### 5.4 討論

本研究首次描述青背山雀的生活史參數與族群成長係數，並藉由參數的模擬發現，亞成鳥年存活率、成鳥年存活率和每巢離巢幼鳥數為影響族群成長係數的最重要因子。在成鳥年存活率估算上，雖然本研究只針對利用巢箱之繁殖個體進行標記再確認，然而野外經驗發現，青背山雀和其他山雀相似，具相當的領域忠誠度，同一隻個體在不同年間的繁殖巢位距離更動不大(平均值  $\pm$  SD:  $76.1 \pm 66.8$  公尺,  $n = 24$ ; Ming-Tang Shiao unpublished data), 因而研究者方便掌握存活情形。本研究估算出青背山雀成鳥年存活率為  $0.36 \pm 0.04$  SE, 接近雪山地區繫放估算的次級洞巢鳥栗背林鴿之成鳥年存活率(0.41; Sun and Lin 2012), 以及北美多種次級洞巢鳥的平均值( $0.44 \pm 0.022$ ; Martin and Li 1992)。次級洞巢鳥的繁殖窩卵數相對較大、繁殖成功率高, 在較高的繁殖投資量與成鳥自我維持之間的取捨, 導致次級洞巢鳥的年存活率多半低於開放巢或初級洞巢鳥(Martin and Li 1992)。在本研究的成鳥年存活率模式, 因繫放量不足而標準誤較大, 導致不同年間成年的年存活率未達顯著差異。然而, 若將”年”的因子考量於模式中, 並計算各年的成鳥年存活率, 那麼 2015 年成鳥年存活率為歷年之最低值, 而 2015–2016 年間非繁殖季期間, 研究地區出現極端的大雪, 積雪逾 20–30 公分厚。Grosbois et al(2006)指出, 冬季惡劣天候顯著影響個體年存活率。推測極端氣候事件, 如夏季颱風或冬季降雪均可能對當年的成鳥(和亞成鳥)年存活率產生相當程度的負面影響。未來可再思考如何將氣候事件納入模式, 俾更精準的估算成鳥(和亞成鳥)年存活率。

亞成鳥年存活率為影響青背山雀族群成長係數的最重要因子, 然而, 亞成鳥在離巢後的播遷導致估算不易, 故現階段以成鳥年存活率之一半估計(Ricklefs 1973, May and Robinson 1985, Sun and Lin 2012)。在 2009–2017 年間, 本研究共繫放 477 隻離巢幼鳥, 然而僅有 3 隻個體(2 隻雌鳥 1 隻雄鳥)因隔年利用巢箱繁殖而再次被確認, 且 2 隻雌性個體的播遷距離為 1508 公尺和 1481 公尺, 而雄性個體的播遷距離為 505 公尺(Ming-Tang Shiao unpublished data)。而離巢幼鳥的播遷除了水平的移動外, 還包括垂直海拔的遷移, 故如何有效的掌握高山鳥類離巢幼鳥的播遷與存活率, 將是更精進族群成長係數估算的最大挑戰。此外, 每巢離巢幼鳥數為另



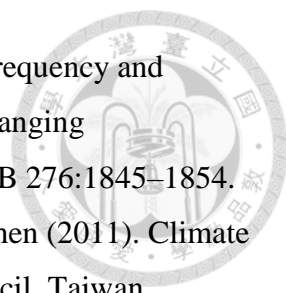
一個影響族群成長係數的重要因子。由於青背山雀鳥巢繁殖的過程，巢中蛋或雛鳥部分失敗(partial loss)的情況少，故離巢雛鳥數的變化主要反映年間窩卵數的變化。在離巢幼鳥數低落的 2012 年和 2013 年(表 5.2)，族群成長係數是歷年最低。反之，在離巢幼鳥數較高的 2014 年和 2015 年，族群成長係數則為歷年之最高。由於青背山雀的生殖產出未受環境的鈣源所限制。是以，窩卵數的年間變化可能為雌鳥反映食物資源年間之豐寡變化，而調整生殖的投資。

本研究藉由估算各年的族群成長係數，進一步預測隔年的繁殖密度。結果顯示，所預測的繁殖密度與實際繁殖密度間達顯著正相關。又，影響族群成長係數最重要的因子分別是亞成鳥年存活率、成鳥年存活率和每巢離巢幼鳥數。是以，在 2009–2017 年間，青背山雀族群的波動可能為與此些因子相關之要素所造成，例如颱風豪雨事件或冬季大雪可能導致成鳥及亞成鳥年存活率同時下降(情境 D)，或者豐歉年下，雌鳥在繁殖投資上的增減(情境 E)等。氣候變遷對於極端氣候事件與昆蟲物候的影響，以及鳥類族群相對應的反應是未來的研究方向。

總結而言，本研究描述青背山雀的生活史參數與族群成長係數，並藉由參數模擬得知，亞成鳥年存活率、成鳥年存活率和每巢離巢幼鳥數為影響族群動態最重要的參數，影響此三項參數的環境因子，如夏季颱風或冬季降雪等極端事件，以及食物資源豐歉年之變化，則可能是造成 2009–2017 年間，青背山雀族群波動的主要原因。後續研究若能更精準地估計此些參數並進一步修正模式，將提供預測未來族群動態的可能。

## 5.5 參考文獻

- Burnham, K. P., and D. R. Anderson (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- Flashpohler, D. J., S. A. Temple, and R. N. Rosenfield (2001). Effects of forest edges on ovenbird demography a managed forest landscape. *Conservation Biology* 15:173–183.
- Grosbois, V., P.-Y. Henry, J. Blondel, P. Perret, J.-D. Lebreton, D. W. Thomas, and M. M. Lambrechts (2006). Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: an investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology* 12:2235–2249.

- 
- Husby, A., L. E. B. Kruuk, 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.
- 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.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2007). *Fourth Assessment Report: Climate Change 2007, The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ko, C.-J., M.-W. Fan, Y.-C. Lu, A.-Y. Chang, L.-F. Yen, C.-Y. Yang, Y.-Y. Lo, R.-S. Lin, S.-P. Tsai, and P.-F. Lee (2017). *2015 Taiwan breeding bird survey annual report*. Endemic Species Research Center, Council of Agriculture, Taiwan.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson (1992). Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:453–487.
- Martin, T. E., and P. Li. (1992). Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73:579–592.
- May, R. M., and S. K. Robinson (1985). Population dynamics of avian brood parasitism. *American Naturalist* 126:475–494.
- Naef-Daenzer, B., F. Widmer, and M. Nuber (2001). Differential post-fledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70:730–738.
- Ricklefs, R. E. (1973). Fecundity, mortality, and avian demography. In *Breeding Biology of Birds* (D. S. Farner, editor). National Academy of Sciences, Washington, D.C., USA.
- Rodenhouse, N. L. (1992). Potential effects of climate change on a neotropical migrant landbird. *Conservation Biology* 6:263–272.
- Şekercioğlu, Ç. H., R. B. Primack, and J. Wormworth (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation* 148:1–18.
- Shiao, M.-T., M.-C. Chuang, H.-W. Yuan, and Y. Wang (2015). Effects of weather variation on the timing and success of breeding in two cavity-nesting species in a

- subtropical montane forest in Taiwan. *The Auk* 132:671-684.
- Sun, Y.-H., and H.-S. Lin (2012). Avian community and ecology. In Long-term Ecological Research on Alpine Ecosystem in Syue Mountain Area (H.-Y. Tzeng, Y.-H. Tseng, Editors). Commissioned Research Report, Shei-Pa National Park Headquarters, Miaoli, Taiwan (In Chinese with English abstract).
- Verboven, N., and M. Visser (1998). Seasonal variation in local recruitment of Great Tit: the importance of being early. *Oikos* 81:511–524.
- White, G. C., and K. P. Burnham (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46(suppl.): 120–129.

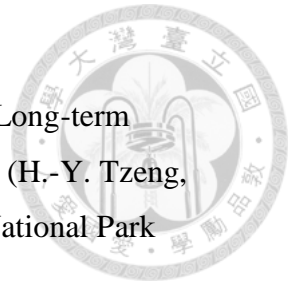


表 5.1、2009–2017 年青背山雀成鳥年存活率之模式選擇結果。模式排序依據  $\Delta AIC_c$  值由最佳適合模式開始，由上往下排序， $\Delta AIC_c$  為兩模式之間  $AIC_c$  值之差； $AIC_c$  為校正後 Akaike's Information Criterion；Deviance 為該模式(current model)和飽和模式(saturated model)之  $-2 \log$ -likelihood 的差；K 為參數的數目； $w_i$  為所有模式中每個模式的相對機率，其總和為 1

Model	K	$AIC_c$	$\Delta AIC_c$	$w_i$
$\Phi(.) p(g)$	2	192.915	0.000	0.411
$\Phi(.) p(.)$	2	194.363	1.449	0.199
$\Phi(g) p(g)$	3	195.002	2.087	0.145
$\Phi(.) p(t)$	4	196.098	3.184	0.084
$\Phi(g) p(.)$	3	196.344	3.429	0.074
$\Phi(g) p(t)$	5	198.119	5.204	0.030
$\Phi(t) p(t)$	9	198.208	5.294	0.029
$\Phi(t) p(g)$	9	199.958	7.043	0.012
$\Phi(.) p(g^*t)$	7	200.944	8.029	0.007
$\Phi(t) p(.)$	9	201.562	8.647	0.005
$\Phi(g) p(g^*t)$	8	203.079	10.165	0.003
$\Phi(t) p(g^*t)$	13	205.451	12.536	0.001
$\Phi(g^*t) p(g^*t)$	17	211.214	18.300	0.000
$\Phi(g^*t) p(g)$	16	211.737	18.823	0.000
$\Phi(g^*t) p(t)$	17	212.081	19.167	0.000
$\Phi(g^*t) p(.)$	16	213.034	20.120	0.000

表 5.2、2009–2017 年青背山雀生活史參數之估計

	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	Mean ± SD
Brood siz (B)	4.75	4.14	4.92	3.73	3.33	5.71	5.21	5.13	4.36	4.59 ± 0.76
Period Survival of 1 <sup>st</sup> nest (P <sub>1</sub> ) <sup>a</sup>	0.78	0.69	0.59	0.72	0.31	0.92	0.86	0.93	0.60	0.71 ± 0.19
Period Survival of 2 <sup>nd</sup> nest (P <sub>2</sub> ) <sup>a</sup>	0.88	0.83	0.77	0.84	0.55	0.96	0.93	0.96	0.77	0.83 ± 0.13
Second brood proportion (Q)	0.67	0.57	1.00	0.58	0.88	1.00	0.89	0.31	0.57	0.72 ± 0.24
Fecundity (F)	3.25	2.42	3.35	2.25	1.33	5.36	4.40	3.15	2.26	3.08 ± 1.22
Population growth ( $\lambda$ )	0.94	0.79	0.96	0.76	0.60	1.32	1.15	0.93	0.76	0.91 ± 0.22
Breeding density (D) <sup>b</sup>	1.67	1.75	1.80	2.00	1.67	0.56	1.50	0.93	1.00	-
Predicted breeding density (D <sub>predict</sub> )	-	1.57	1.39	1.73	1.53	1.00	0.74	1.73	0.86	-

<sup>a</sup> 以 MARK 估算各年鳥巢週期存活率，參數考量 YEAR、ATTEMPT 及 VISIT(=0)；

<sup>b</sup> 係將天然林與人工林樣區之繁殖巢合併計之。

表 5.3、模擬不同繁殖參數之情境下，對青背山雀族群成長係數之影響

情境	輸入變數	族群成長係數 (相對改變量)
A	各項參數之平均值	0.90 (-)
B	成鳥年存活率( $S_a$ ) $\pm 1$ SD	[0.78, 1.02] ( $\pm 14\%$ )
C	亞成鳥年存活率( $S_j$ ) $\pm 1$ SD	[0.72, 1.08] ( $\pm 20\%$ )
D	成鳥和亞成鳥年存活率( $S_a, S_j$ ) $\pm 1$ SD	[0.59, 1.20] ( $\pm 34\%$ )
E	每窩離巢雛鳥數( $B$ ) $\pm 1$ SD	[0.81, 0.99] ( $\pm 10\%$ )
F	第一窩週期存活率( $P_1$ ) $\pm 1$ SD	[0.82, 0.98] ( $\pm 9\%$ )
G	第二窩週期存活率( $P_2$ ) $\pm 1$ SD	[0.86, 0.94] ( $\pm 4\%$ )
H	產第二窩比例( $Q$ ) $\pm 1$ SD	[0.82, 0.98] ( $\pm 9\%$ )



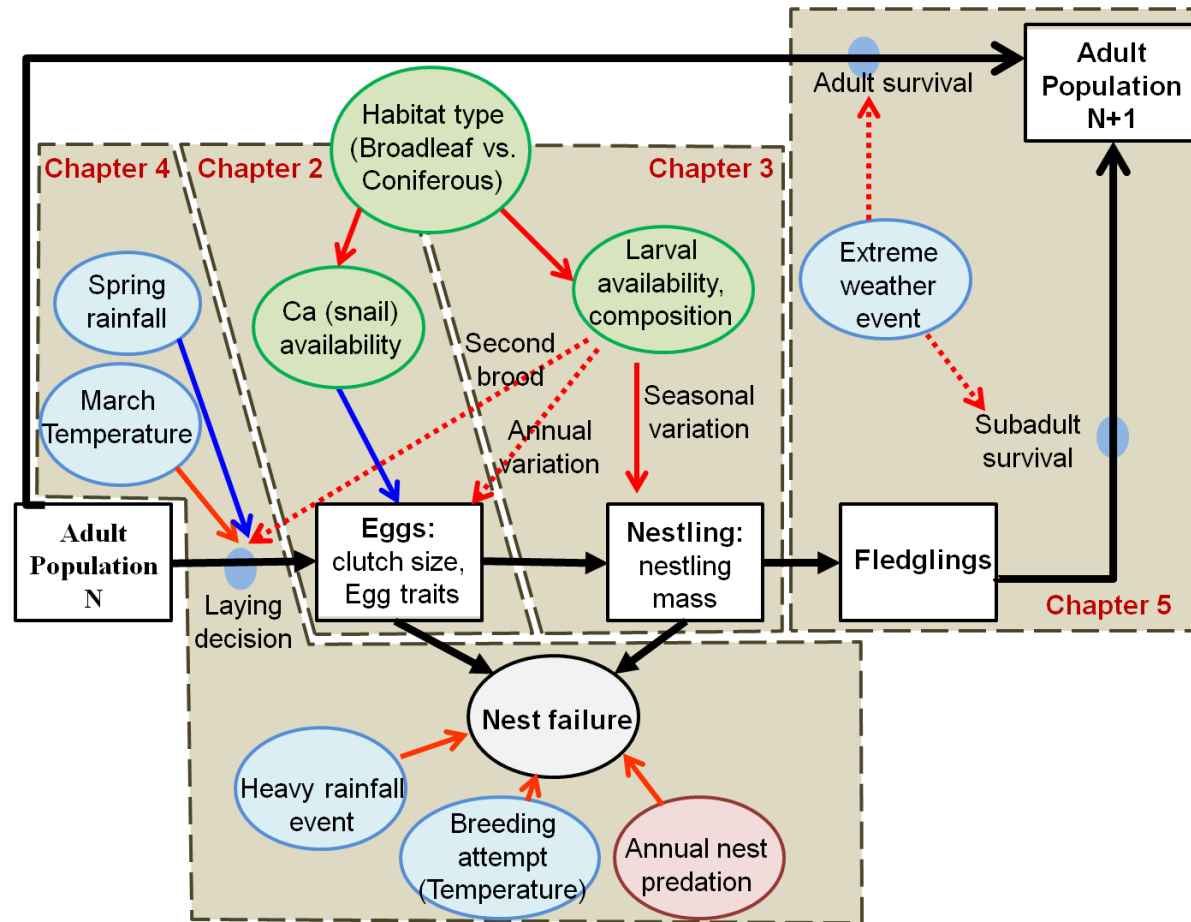


圖 5.1、青背山雀生活史參數與其和影響因子關係之概念圖。白色區塊為青背山雀繁殖過程的各階段，綠色圓圈為棲地相關因子，藍色圓圈為氣候相關因子，棕色圓圈為捕食者因子；紅色實線表示本論文確認該因子為顯著影響因子，藍色實線則表示該因子非顯著影響因子，紅色虛線則為文獻提及可能之關係；底部灰色範圍表示論文各章分析與探討的範圍。

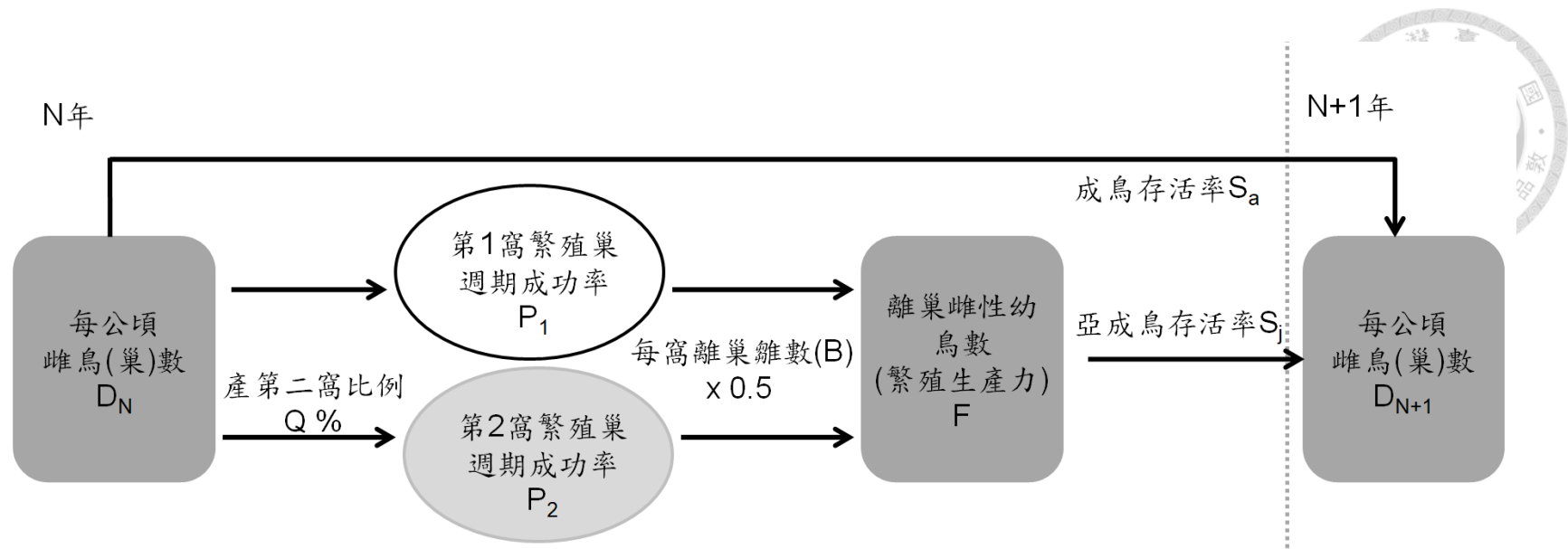


圖 5.2、青背山雀繁殖族群密度與各項生活史參數之關聯。

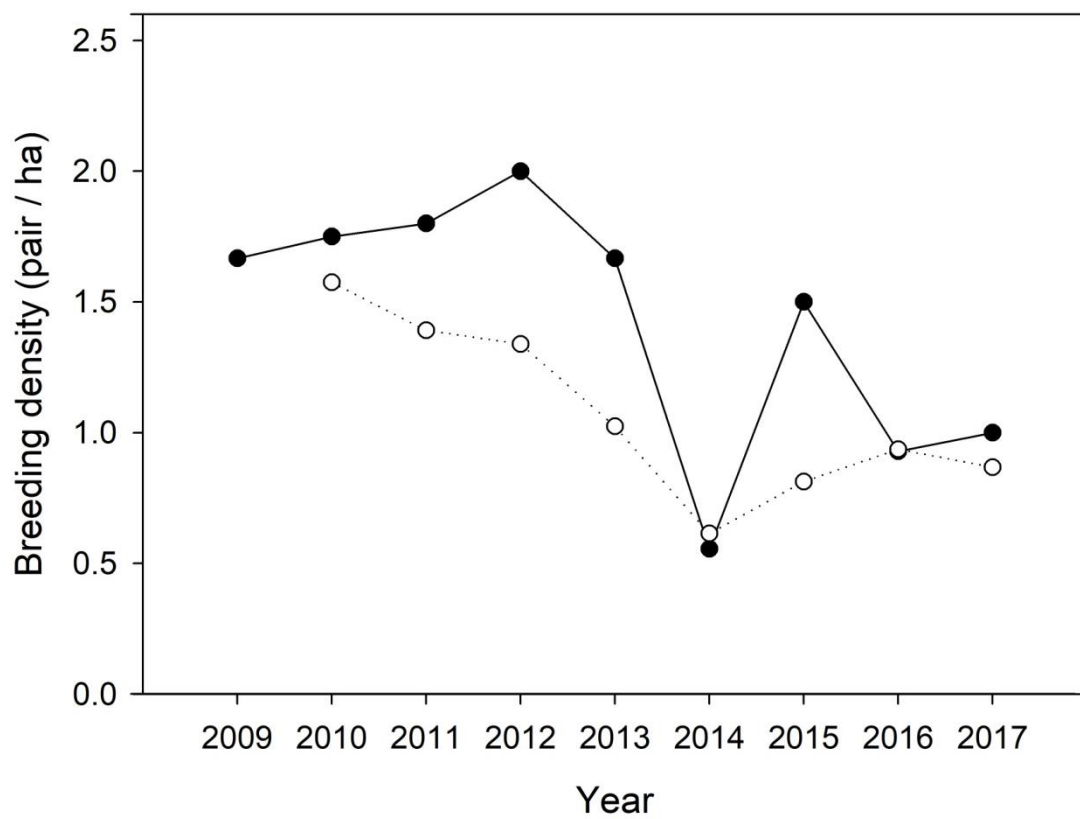


圖 5.3、2010–2017 年各年度青背山雀之繁殖密度(實心圓)與預測繁殖密度(空心圓)之關係。