

國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所

碩士論文

Institute of Ecology and Evolutionary Biology

College of Life Science

National Taiwan University

Master Thesis



氣候及生物因子對尼泊爾埋葬蟲與紅胸埋葬蟲
海拔分布的影響

Effects of climate and biotic interactions on the elevational
range of two burying beetle species (*Nicrophorus
nepalensis* and *Calosilpha chyaneocephala*)

張安瑜

An-Yu Chang

指導教授：李培芬 博士

沈聖峰 博士


Advisor: Pei-Fen Lee, Ph.D.

Sheng-Feng Shen, Ph.D.

中華民國 102 年 6 月

June 2013

致謝



兩年的研究終於在這本論文的完成畫下了休止符，這篇研究的完成最先要感謝的是我的兩位指導老師，李培芬老師與沈聖峰老師，這段日子無論是在研究上的指導或是生活態度上的提醒，都使我受益良多。感謝實驗室的眾多學長姐以及研究夥伴們對我實驗上給予的建議、協助與討論，無論是野外實驗或是室內操作，做實驗的日子很辛苦，尤其是我們這種充滿「異味」的實驗，但正因為有了大家的陪伴，即使辛苦，那些在野外的日子到現在也特別的令人回味及想念。在實驗季結束後，從整理資料到口試的這段日子，要特別感謝仕凡學長以及建男學長的幫助，無論是在資料分析、解釋或是理論架構上的討論，沒有你們論文一定不可能順利地寫完。感謝靖淳以及雪怪在這段時間的陪伴，知道自己不是孤軍奮鬥是讓我能堅持到最後的意志力來源之一。感謝台大排球 play 場的眾球友，即使再疲憊只要傍晚去個球場，打打球聊聊天，總是能一掃課業、實驗或論文所帶來的陰霾，並且又有精神繼續奮鬥下去，感謝大家這幾年的相伴。最要感謝的，是一路陪伴著我的家人，不管我下了什麼決定，總是相信著我並且在背後給予我最大的支持與鼓勵，因為有你們全心的支持，才讓我有勇氣踏出每一步。最後，當然要感謝這些在我研究期間出現提供我實驗資料的小埋葬蟲們，以及台灣美麗的山林，讓我在順利完成研究之餘，也留下了無數美好的回憶！

中文摘要



Darwin 與 McArthur 提出的經典理論認為，物種分布的限制因子會受到外在環境所影響，山區物種的分布下界主要受到種間競爭的交互作用（competitive interaction）所限制，分布上界則主要受到非生物因子的限制。本研究以尼泊爾埋葬蟲（*Nicrophorus nepalensis*）與紅胸埋葬蟲（*Calosilpha chyaneocephala*），兩種擁有不同棲位寬度的屍食性埋葬蟲科（Silphidae）甲蟲為目標物種，探討非生物因子以及生物因子對物種海拔分布的重要性。本研究地點位於臺灣中部橫貫公路，時間為 2011 到 2013 年的七月到九月，沿海拔梯度設置腐肉陷阱，記錄埋葬蟲於陷阱中的出現機率及繁殖成功率。結果顯示紅胸埋葬蟲出現機率與繁殖成功率沿每日最高溫有相同趨勢，顯示非生物因子為紅胸埋葬蟲海拔分布上界與下界的限制因子。尼泊爾埋葬蟲的出現機率與繁殖成功率在每日最低溫上卻有不一致的趨勢，且繁殖成功率顯著低於出現機率。結果顯示單獨氣候因子無法解釋尼泊爾埋葬蟲於海拔分布的邊界。藉由室內實驗，證實尼泊爾埋葬蟲在海拔上界受非生物因子的限制，而下界則受蒼蠅競爭的限制。不同於過去研究，本研究發現物種的棲位寬度能更完整的解釋物種在海拔分布限制因子的種類：對廣棲性物種（habitat generalist）而言，限制其海拔分布上界與下界皆為氣候因子；對狹棲性物種（habitat specialist）而言，其海拔分布上界是受氣候因子的限制，但下界的限制因子則是生物因子。了解生物在海拔分布的限制因子，不僅能了解物種現今的分布模式，也有助於我們預測生物面對環境變遷的反應。

關鍵字：海拔分布、生活史特徵、尼泊爾埋葬蟲、紅胸埋葬蟲、生物因子、非生物因子

Abstract



Darwin(1859) and McArthur's (1972) classic hypothesis for the elevation range limit stated that competitive interaction drives the lower elevation range limits of montane species, and physiological stress prevents low-elevation species from expanding to high elevation. However, factors that limit species' elevation range are still poorly understood. We tested McArthur's hypothesis of elevation range limits in two carrion beetles with distinct life history traits: *Nicrophorus nepalensis*, a habitat specialist, and *Calosilpha cyaneocephal*, a habitat generalist. We found that physiological constrains drive the lower and higher elevation range limit of *C. cyaneocephal*, whereas competition with maggots was found responsible for the lower limit of elevational range of *N. nepalensis*. Contracting to McArthur's classic hypothesis, our findings show that different life history traits between species may explain the different constrains in lower elevation range limit: habitat specialists may be more susceptible to biotic factor than habitat generalists. Our study of elevation range limit can help us understand species distribution pattern and better predict the species responses to climate change.

Keywords: elevation range limit, life history trait, carrion beetle, habitat generalist, habitat specialist

目錄



致謝.....	I
中文摘要.....	II
Abstract.....	III
目錄.....	IV
表目錄.....	VI
圖目錄.....	VII
前言.....	1
材料與方法.....	5
研究物種.....	5
尼泊爾埋葬蟲.....	5
紅胸埋葬蟲.....	5
野外調查.....	6
分布調查.....	6
繁殖調查.....	7
室內研究.....	8
試驗昆蟲的採集.....	8
試驗昆蟲的飼養與繁殖.....	8
土壤微氣候調節試驗.....	9
資料分析.....	10
研究結果.....	14
微氣候因子沿海拔梯度的變化.....	14
海拔分布.....	14
對不同大小屍體的利用.....	15
沿海拔梯度在森林及開闊地的出現機率.....	15

沿海拔梯度在森林及開闊地的繁殖成功率.....	16
沿溫度梯度的出現機率與繁殖成功率.....	16
尼泊爾埋葬蟲到達屍體時間.....	17
微氣候因子對繁殖成功率的影響.....	17
尼泊爾埋葬蟲於不同均溫下的繁殖成功率.....	18
討論.....	19
繁殖成功率與海拔分布範圍.....	19
紅胸埋葬蟲海拔分布限制因子的探討.....	19
尼泊爾埋葬蟲海拔分部限制因子的探討.....	20
非生物因子、生物因子以及兩者間交互作用與分布範圍.....	21
物種的棲位寬度與海拔分布限制因子的關係.....	22
氣候因子對埋葬蟲繁殖成功率的影響.....	23
對其他生物因子的探討.....	24
結論.....	25
參考文獻.....	26



表目錄



表 1、海拔及棲地類型對環境氣候因子的影響.....	30
表 2、海拔及棲地類型對埋葬蟲出現機率的影響.....	31
表 3、海拔及棲地類型對尼泊爾埋葬蟲出現機率的影響.....	32
表 4、海拔及棲地類型對紅胸埋葬蟲出現機率的影響.....	33
表 5、海拔及棲地類型對埋葬蟲繁殖成功率的影響.....	34
表 6、海拔及棲地類型對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率的影響.....	35
表 7、海拔及棲地類型對紅胸埋葬蟲繁殖成功率的影響.....	36
表 8、微氣候因子對埋葬蟲出現機率的影響.....	37
表 9、微氣候因子對埋葬蟲繁殖成功率的影響.....	38

圖目錄



圖 1、分布調查樣點地圖.....	39
圖 2、繁殖調查樣區地圖.....	40
圖 3、懸吊式腐肉陷阱裝置.....	41
圖 4、大型屍體的土表式腐肉陷阱裝置.....	42
圖 5、小型屍體的土表式腐肉陷阱裝置.....	43
圖 6、不同棲地類型樣區溫度因子沿海拔梯度的變化.....	44
圖 7、埋葬蟲沿海拔梯度分布機率圖.....	45
圖 8、埋葬蟲於不同大小屍體上的繁殖成功率.....	46
圖 9、埋葬蟲於不同棲地類型沿海拔梯度的出現機率.....	47
圖 10、埋葬蟲於不同棲地類型下沿海拔梯度的繁殖成功率.....	48
圖 11、尼泊爾埋葬蟲沿每日最低溫的出現機率及繁殖成功率.....	59
圖 12、紅胸埋葬蟲沿每日最高溫的表現.....	50
圖 13、尼泊爾埋葬蟲沿海拔梯度到達屍體的時間.....	51
圖 14、尼泊爾埋葬蟲沿不同溫度因子梯度的繁殖成功率.....	52
圖 15、紅胸埋葬蟲沿不同溫度因子梯度的繁殖成功率.....	53
圖 16、環境因子與溫度因子對兩種埋葬蟲繁殖成功率的影響.....	54
圖 17、尼泊爾埋葬蟲於不同溫度下的繁殖成功率以及埋入天數.....	55

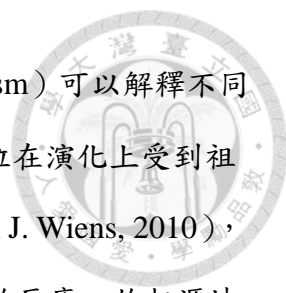


前言

瞭解物種分布的限制因子是生態學及演化學上很重要的問題 (Bridle and Vines, 2007; Geber, 2011; Holt and Keitt, 2005), 除了有助於了解物種及生物多樣性的分布模式外, 也有助於我們預測物種或生物多樣性對氣候變遷及棲地改變的反應 (Gifford and Kozak, 2012)。儘管能夠應用的層面很廣泛, 現今我們對物種分布範圍的限制因子, 了解卻仍然有限。生態學家常研究物種的出現與否 (presence/absence) 或是族群豐富度 (abundance) 沿著連續環境梯度 (例如: 緯度梯度、海拔梯度) 的變化, 用以探討限制物種分布的因子 (Holt and Keitt, 2005; Holt *et al.*, 2005; Jankowski *et al.*, 2013)。又因環境隨著海拔梯度有著連續且快速的變化, 且發生在相對狹小的地理空間上 (Diamond, 1973), 故相關研究備受重視。

Darwin (1859) 與 MacArthur (1972) 認為在不同環境下, 物種分布的限制因子會有所不同。對大部分物種而言, 直接限制分布範圍的因子是非生物因子, 但在種間交互作用 (競爭、掠食或寄生) 較強烈的地區, 種間交互作用才是主要限制物種分布的因子, 非生物因子對物種分布範圍影響則較間接。Darwin (1859) 認為物種在高緯度端的限制因子主要為氣候, 而在低緯度端, 由於種間交互作用隨物種數增加而增強, 其對物種分布範圍的限制變得相對重要。MacArthur (1972) 將此理論沿用至物種於海拔梯度的分布, 認為在物種豐富度較低的高海拔端, 氣候是主要限制物種分布的因子, 在物種豐富度較低的低海拔端, 種間交互作用則是主要的限制因子 (Darwin, 1859; MacArthur, 1972; Pianka, 1970)。近年也有許多研究證實此一理論, 發現物種在海拔分布的下界主要受到種間競爭的限制, 在上界則主要受氣溫或降雨量的影響 (Jankowski *et al.*, 2010; Normand *et al.*, 2009)。然而也有一些研究有著不同的結果, 發現山區物種在分布高海拔端主要受非生物因子所限制, 於分布的低海拔端也是直接受到低海拔極端氣候的限制, 並無明顯的種間交互作用 (Galbreath *et al.*, 2009; Waltari and Guralnick, 2009)。


Gifford and Kozak (2012) 認為除了外在環境之外, 物種本身的特性也會影響



物種於分布邊界的限制因子，認為棲位保守性 (niche conservatism) 可以解釋不同物種於海拔分布受到不同因子所限制。由於現生物種的生態棲位在演化上受到祖先物種 (ancestor) 生態棲位的限制 (Kenneth H. Kozak and John J. Wiens, 2010)，使得演化自相同分支 (clade) 的物種對外界環境壓力會有相似的反應，故起源地相近的物種，限制其海拔分布的因子也會相近。起源自溫帶地區的物種，其海拔分布的限制因子為物種自身的生理壓力 (physiological stress)；起源自亞熱帶或熱帶地區的物種，其海拔分布上界受限於自身的生理壓力，而下界則符合 McArthur 提出的理論，受到種間競爭的限制 (Gifford and Kozak, 2012)。

影響物種分布的生物因子中，種間交互作用 (尤其是種間競爭) 的強度與方向往往會受到外在環境的影響 (Chesson, 1986; Dunson and Travis, 1991; Taniguchi and Nakano, 2000)。然而 Sexton 等人 (Sexton *et al.*, 2009) 回顧文獻後指出，過去對於物種分布的研究，多聚焦於非生物因子或生物因子對物種分布邊界的限制，但針對兩者間交互作用的研究相對稀少。另一方面，也幾乎沒有研究同時探討兩類因子於物種分布多個邊界上的影響。

物種的分布範圍可視為生態棲位在空間上的表現，因此在分布範圍的研究中，族群介量 (demographic parameters)，例如群大小 (population size) 存活率 (survival) 或繁殖率 (fecundity)，常被用來作為代表物種分布的應變項 (Crozier and Dwyer, 2006)。就現象層面而言，許多研究結果顯示物種在分布中央的豐富度會較分布邊界高 (abundant centre' distribution) (Hengeveld & Haeck, 1982; Cotgreave, 1993; Hochberg & Ives, 1999; Angert and Schemske, 2005; Geber and Eckhart, 2005; Griffith and Watson, 2006)，此假說被視為生物地理學上的通則 (Hengeveld & Haeck, 1982; Cotgreave, 1993; Brown *et al.*, 1995; Hochberg & Ives, 1999)。然而 Sagarin and Gaines (2002) 回顧過去研究發現，145 篇研究中，僅有 56 篇 (39%) 的結果支持物種在分布中央的族群較高的假說，且這些研究中，大部分在物種分布邊界的取樣並不足。就機制層面而言，分布邊界的維持是藉由分布中央的族群向邊界補充，



然而物種在邊界卻無法建立自身族群繼續以向邊界外擴展 (Pulliam, 1996)，學界上普遍也認為個體的適存度 (fitness) 會隨著物種由分布中央往分布邊界的方向遞減。Sexton (2009) 回顧文獻發現，73 篇研究中，有 49 篇發現物種於分布邊界的適存度會低於分布中央，然而也有許多文獻不支持此現象。Sexton (2009) 並認為在探討族群適存度在空間的分布時，除了成長率 (growth rate) 與繁殖表現 (reproductive component) 常受大家關注的參數外，較少研究檢視的存活率 (survival rate) 及回復率 (recruitment rate) 也應一併納入探討。

近年針對全球氣候變遷及人為活動壓力對生物影響所進行的研究，常將物種依其生態棲位寬度 (niche width) 以二分法將物種區分為生態棲位較狹窄的專一性物種 (specialist species)，以及生態棲位比較寬廣的廣適性物種 (generalist species)，這種分類法可以解釋不同物種對環境變動敏感程度的差異 (例，Devictor *et al.*, 2010)。專一性物種與廣適性物種被認為是物種在演化上，對資源或環境利用的專精程度以及利用的廣泛程度兩者權衡下的結果。兩者間的權衡與物種自身的生活史特徵 (life history trait) 息息相關，例如相較於廣適性物種，專一性物種普遍擁有較差的播遷能力 (Tripet *et al.* 2002; Brouat *et al.* 2004)，有強度比較高的種內競爭 (Dall & Cuthill 1997)，以及對隨機性變化的環境適應力較低 (Sol *et al.* 2002) 的特徵。物種的繁殖策略 (reproductive strategy，例如築巢地點、築巢方式、繁殖周期的長短以及一個繁殖季的繁殖次數等) 以及覓食策略 (foraging strategy) 也是影響物種生態棲位寬度以及對周遭環境變動敏感程度的重要因子之一 (Williams *et al.*, 2010)。因此我推論擁有不同生態棲位寬度的物種，在海拔分布上的限制因子也會有所不同。由於對資源的利用上，專一性物種被認為傾向獨佔資源，廣適性物種則是允許他人共享資源 (Mihuc, 1997)，由此推論專一性與其他物種在資源上的競爭為獨佔競爭 (contest competition)，擁有強度較高的種間競爭作用 (inter-specific competition)，廣適性物種與其他物種間的競爭為搶奪競爭 (scramble competition)，種間競爭作用的強度相較於專一性物種來的低，因此預測廣適性物

種在海拔分布兩端均主要受非生物因子的限制，專一性物種在物種豐富度低的高海拔端主要受非生物因子的限制，在物種豐富度相對較高的低海拔端主要受生物因子的限制。

本研究以台灣中部地區的埋葬蟲為研究對象，記錄部分共域且擁有不同繁殖策略、不同棲位寬度的兩種埋葬蟲，尼泊爾埋葬蟲與紅胸埋葬蟲，在不同海拔、不同棲地以及不同大小屍體下的繁殖表現，藉以探討兩種埋葬蟲族群在海拔分布上的限制因子。物種在一地的出現不代表有可續存的族群存在，可續存的族群除了個體能存活外，還必須具備的條件為族群增長率（population growth rate）不為負值，即個體能夠成功的繁衍後代，且族群內的出生率大於死亡率。物種建立可續存族群的環境需求，往往較物種個體生存的環境需求為高(Jankowski et al., 2013)，過去也有許多研究發現，相較於分布中央的族群，物種於分布邊界族群擁有較低的適存度以及族群增長率（Angert and Schemske, 2005; Geber and Eckhart, 2005; Griffith and Watson, 2006），因此本研究同時記錄陷阱中埋葬蟲的出現與否，以及繁殖的成功與否。埋葬蟲為生態系中的清除者，動物屍體為其生長及繁殖所必需但卻稀有的資源，因此易以腐肉誘集，及觀察其繁殖表現，能有效的累積大量的樣本數。且由於埋葬蟲是外溫動物，加上其主要使用的資源為動物屍體，易受外在溫度影響，因此能明顯的反映不同棲地類型及不同海拔下，溫度對其族群適應性（fitness）的影響。

材料與方法



研究物種


本研究以兩種普遍分布於台灣山區的埋葬蟲科甲蟲為研究對象，尼泊爾埋葬蟲與紅胸埋葬蟲。對埋葬蟲而言屍體是生存所必需的資源，同時也是自然界中許多物種（例：蒼蠅、隱翅蟲）生存所需的重要資源，然而自然界中的動物屍體通常為有限且不固定資源，因此在屍體上常能觀察到強烈的埋葬蟲種內以及與其他物種之間的競爭。

尼泊爾埋葬蟲

尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) 為鞘翅目 (Coleoptera)，埋葬蟲科 (Silphidae)，Nicrophorinae 亞科，斑紋埋葬蟲屬 (*Nicrophorus* spp.)。是台灣分布較廣的斑紋埋葬蟲屬物種，由北台灣低海拔到南台灣中海拔以上皆有分布 (Hwang, 2006; 藍, 2010)。主要以脊椎動物屍體為食，利用小型的鳥類或哺乳類屍體 (<100g) 作為其繁殖後代的資源。當成蟲尋找到合適的屍體後，會利用口器除去屍體上的體毛及雙翅目的幼蟲 (蛆)，並在屍體表面塗抹分泌物以防腐，接著鬆動屍體下方的土壤，將屍體滾成屍球後埋入土壤中，製作育幼的巢室。接著雌蟲會在巢室周遭的土壤中產卵，親代自幼蟲孵化後至三齡離巢化蛹期間會留在巢室中育幼。視環境不同，尼泊爾埋葬蟲也有合作生殖的行為。尼泊爾埋葬蟲為狹溫性生物，當溫度超過 26°C 後開始出現死亡的現象，29°C 時無法存活 (Hwang and Shaio, 2011)。

紅胸埋葬蟲

紅胸埋葬蟲 (*Calosilpha cyanecephala*) 屬於鞘翅目 (Coleoptera)，埋葬蟲科 (Silphidae)，Silphinae 亞科，*Calosilphala* 屬。相對於擁有親代育幼以及合作生



殖行為的 *Nicrophorinae* 亞科，*Silphinae* 亞科過去的研究較稀少。*Silphinae* 亞科在過去研究被認為分布範圍較廣泛能適應較溫暖的環境，且屬間歧異度也較大 (Sikes, 2008)。過去研究認為，*Silphinae* 亞科內的物種主要以屍體作為食物資源，但有些物種也會捕食屍體上的其他屍食性昆蟲為食 (例：蛆) (Sikes, 2005; Sikes, 2008)。在繁殖行為上，成蟲找到屍體後會在其周遭的土壤中產卵，並無任何照顧子代的行為，主要利用大型脊椎動物屍體 (>300g) 作為其繁殖資源 (Peck, 1990; Sikes, 2005; Ikeda, 2008)。為屍體演替前期到中期出現的物種，因此在資源利用上會與雙翅目及其幼蟲競爭 (Payne, 1965; Anderson, 1982)。陳耕輝 (2008) 發現研究中的 15°C 到 30°C 的均溫下都能良好的存活率，唯有在 30°C 的高溫下卵的孵化率有顯著的低於其他三者溫度，顯示紅胸埋葬蟲能適應相對廣泛的溫度範圍。

野外調查

分布調查

本研究調查時間為 2013 年 7 月。沿中部橫貫公路霧社支線 (台 14 甲) 海拔 500 至 3200 公尺的路段，及中橫主線 (台八線) 129 至 2913 公尺的路段，每隔海拔 250 公尺設置一個樣點 (圖 1)，於每一樣點設置一組懸掛式腐肉陷阱 (圖 3)。陷阱主體為上方開口直徑 3 公分，容量 500 毫升的半透明白色塑膠罐，瓶口邊緣套上小塑膠盤 (直徑 18.5 公分免洗圓盤) 以供埋葬蟲停棲，在陷阱上方約 10 公分高處加上紅色大塑膠盤 (直徑 26 公分免洗圓盤) 作為遮雨的裝置，陷阱內放置 200 克事先放置於室溫三天的雞胸肉作為誘餌，將陷阱以尼龍繩固定於離地高度約 1 公尺的樹枝上，以防止山區小型哺乳類取食。陷阱設置時記錄設置點的座標、地形、植被等空間及環境因子。陷阱自設置至回收間隔 3 天，於第 3 天將陷阱誘集獲得的昆蟲採集回實驗室，進行分類及數量統計。



繁殖調查

為了探討埋葬蟲於不同環境的繁殖表現，我選擇中橫霧社支線海拔 500 至 2800 公尺路段及中橫主線（台八線）海拔 1100 至海拔 2500 公尺路段，作為埋葬蟲的繁殖調查樣區(圖 2)。調查時間為 2011 到 2013 年的夏季(7 月到 9 月)。樣區選定考量海拔及棲地類型兩種因子。海拔部分每隔約 100 公尺取一樣區。棲地類型分為森林地以及開闊地。同時考量海拔及棲地類型後，每種棲地類型在一個海拔分段至少取一樣區。依樣區大小而定，每一樣區內設置 2 到 10 個不等的樣點，樣點之間間隔 50 公尺以上。

我以土表式腐肉陷阱(圖 4、圖 5)進行埋葬蟲的繁殖調查，由於過去文獻皆認為行使不同繁殖策略的埋葬蟲所利用的屍體大小不一，因此本研究分別以 1.5 公斤的蛋雞以及 75 克的大鼠作為腐肉陷阱的誘餌，於屍體周圍及上方架設鐵網避免小型哺乳動物取食，在屍體下方埋入深度 15 公分的塑膠盆，盆內填入深度 10 公分的土壤，以利幼蟲的收集。為避免空間不足影響埋葬蟲繁殖的意願，大型屍體(蛋雞)下埋入直徑為 55 公分的塑膠盆，小型屍體(大鼠)下埋入直徑為 20 公分的塑膠盆。陷阱放置期間同時在陷阱附近地下 10 公分處及地表上方 120 公分處分別設置電子式溫濕度記錄器 (HOBO Pro v2 傳輸記錄器或 iButton)，以每 30 分鐘一次的頻率記錄環境中空氣及土壤的溫度。自陷阱設置後隔天起每日巡視陷阱一次，記錄埋葬蟲出現的時間、種類、性別、數量及行為並拍照。若發現出現於屍體上的埋葬蟲有繁殖行為(尼泊爾埋葬蟲繁殖成功的定義為將屍體埋入土中，紅胸埋葬蟲繁殖成功的定義為看到一齡幼蟲)，則等到幼蟲達三齡準備化蛹時(尼泊爾埋葬蟲時間判斷依據為三齡幼蟲離開巢室當天，紅胸埋葬蟲的判斷依據為當第一批幼蟲達三齡後隔兩天)收集幼蟲，記錄各齡期幼蟲個體數量、並測量幼蟲個體的身體形質，包含身長、體重及頭寬。



室內研究

野外繁殖調查的結果顯示，尼泊爾埋葬蟲於陷阱中的出現機率以及繁殖成功率間有顯著落差，為了瞭解非生物因子以及生物因子對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率影響的相對重要性，我進行室內操作性試驗，控制競爭者（蛆）的強度，操作不同的平均溫度，觀察埋葬蟲在有競爭者存在的環境中，於不同溫度下的繁殖成功率。

試驗昆蟲的採集

供試驗用的尼泊爾埋葬蟲族群採集自梅峰地區 (X: 121.1743, Y: 24.0894, 臺灣二度分帶座標系統, WGS84), 海拔 2100 公尺, 採集時間為 2012 年 9 月。採集方式為沿著公路懸掛懸吊式腐肉陷阱, 陷阱設計同野外分布調查所用的陷阱, 陷阱內放置 100 克新鮮雞肉。陷阱於野外放置三到七天, 為了減少掉入陷阱內的埋葬蟲死亡, 於陷阱放置後每天巡視一次陷阱, 並採回當天陷阱誘集到的埋葬蟲, 進行性別判斷及數量統計。

試驗昆蟲的飼養與繁殖

將野外採集的尼泊爾埋葬蟲成蟲飼養於長寬均為 7 公分, 高 3.5 公分的半透明小方盒中, 小方盒內填土約 2 公分深, 飼養於平均溫度 16°C, 日溫差維持 7 (±3.5) °C、相對濕度 80%、光照時間為 12L:12D 的直立式生長箱內。每周餵食兩次, 每次餵食間隔 2 到 3 日, 每次餵食半截麥皮蟲。

由於野外所採集的埋葬蟲無法得知其年齡與繁殖經驗, 為了減少不同個體由於年齡及經驗上差異所造成的影響, 室內實驗所使用的個體為野外個體於實驗室繁殖實驗產出的第一代子代 (F₁)。實驗室埋葬蟲族群的繁殖於內徑 21 × 13 × 13.5 公分小飼養箱內進行, 飼養箱內填入深度 10 公分的有機培植土, 於土表放


置 75 克的大鼠屍體，將一對的埋葬蟲放入飼養箱內，放置於均溫為 16°C (12D: 12L) 的步入式生長箱。

於尼泊爾埋葬蟲幼蟲達三齡準備離巢化蛹時 (約繁殖實驗設置後兩個禮拜)，收集飼養箱內的子代測量其重量，並將其移入已填土的 14 格小物分類盒 (TLB-014)，一隻個體放入一格內待其化蛹羽化。羽化後的 F_1 個體在測量形質 (最寬前胸背板寬與體重) 及性別判斷後，獨立飼養於半透明的小方盒內，放入平均溫度 16°C 的生長箱內飼養。

土壤微氣候調節試驗

由 2011 年及 2012 年野外調查所獲得的氣候資料中，可知尼泊爾埋葬蟲分布範圍及分布範圍內、外的土壤微氣候，結果顯示在分布範圍內，尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率會隨不同海拔而有所差異，且尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率與海拔呈單峰分布 (繁殖成功率在中海拔最佳，往高海拔及低海拔下降)。為了瞭解溫度及蛆 (埋葬蟲在野外主要的競爭者) 對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率的影響，室內操作針對森林環境日溫差 7°C (平均溫度 $\pm 3.5^{\circ}\text{C}$)，其他因子控制在野外分布範圍內的平均值，操作不同日均溫及蛆的有無，觀察埋葬蟲的繁殖表現。由於野外調查發現埋葬蟲的海拔分布變化非線性 (例如：只在某海拔範圍出現，高於或低於該範圍均不出現)，因此實驗設計選擇埋葬蟲野外分布區的平均溫度飼養 15 對，高於或低於野外分布區的平均溫度各飼養 15 對，並觀察其繁殖表現。

野外尼泊爾埋葬蟲分布範圍的平均溫度約為 16°C ，而海拔分布上下界的溫度分別為 12°C 及 20°C ，因此選定此三個溫度。實驗裝置的設置以小飼養箱 (內徑 $21 \times 13 \times 13.5$ 公分) 為尼泊爾繁殖主要的空間，飼養箱底層鋪有土壤 10 公分深，並在土表放置 75 ± 7.5 克的新鮮大鼠屍體供埋葬蟲利用，由於尼泊爾埋葬蟲幼蟲生存環境為親代建立於地底的巢室，我認為土壤溫度對尼泊爾埋葬蟲的幼蟲發育應該有一定程度的影響，因此於埋葬蟲主要活動的小飼養箱外圍加上整理箱



(內徑 40 × 30 × 20 公分)，最外層再加上未加蓋的保麗龍箱(內徑 50 × 30 × 25 公分)，並於縫隙中填入土壤，使每日土壤溫度的變化近似野外實際的土壤溫度變化。實驗分為加蛆處理的實驗組以及無蛆的對照組，實驗組的實驗流程為在實驗當日於白天將實驗裝置設置完成，放置於生長箱內使其溫度與生長箱內溫度達平衡。將前一天放置於 4°C 冰箱解凍的老鼠置入有 10g 蛆的布丁杯中，將布丁杯置入操作溫度的環境下，任蛆取食老鼠 4 小時後，將老鼠及蛆移入實驗裝置的小飼養箱中央，接著放入一對埋葬蟲於飼養箱。由於尼泊爾埋葬蟲為夜行性的昆蟲，野外調查的錄影資料顯示平均出現於屍體上的時間為晚上六到七點，因此將蛆處理的時間訂於下午兩點開始，尼泊爾埋葬蟲統一於晚間六點放入。對照組則於晚間六點直接將解凍的老鼠及一對埋葬蟲同時放入飼養箱內。於實驗設置後每日觀察記錄，紀錄項目包括屍體是否埋入土壤及屍體完全埋入土壤的天數。

資料分析

本研究使用統計軟體為 R 2.15.2 配合套件 lme4、MASS 進行統計分析，以 95% 信心水準為統計顯著標準，當 p-value 小於 0.05 時視為顯著。

微氣候因子沿環境因子的變化

為了瞭解環境中的微氣候因子與海拔及棲地類型間的關係，我以廣義線性混合模型 (Generalized linear mixed model, 以下簡稱 GLMM) 來分析，以不同微氣候因子 (每日最高溫、每日最低溫、日均溫以及日溫差) 作為應變項，陷阱的環境因子 (包含海拔及棲地類型) 作為自變項。由於微氣候因子以每一樣區一天的溫度作為一筆資料，對樣區的溫度有重複取樣，因此以樣區作為隨機變數 (random-effect factor) 控制重複取樣。



海拔分布

為了瞭解兩種埋葬蟲沿海拔的分布，我以廣義線性模型（Generalized linear model，以下簡稱 GLM）分析，使用海拔分布調查，沿海拔放置懸吊式腐肉陷阱的資料，以埋葬蟲是否出現於陷阱中的資料為應變項，陷阱放置的海拔為自變項。

對不同大小屍體的利用

為了分析兩種埋葬蟲對不同大小屍體是否有不同偏好，我使用 GLMM 分析，使用繁殖調查，土表式腐肉陷阱中埋葬蟲於屍體上是否繁殖成功的二項式分布（binomial distribution）資料作為應變項，不同大小的屍體作為自變項，由於一個樣區內設置多個樣點，為重複取樣，因此以樣區作為隨機變數控制重複取樣所造成的誤差。尼泊爾埋葬蟲的資料均為在屍體上繁殖成功與否，紅胸埋葬蟲在小屍體部分的實驗並沒有觀察至子代出現，然而於大屍體上，紅胸埋葬蟲只要出現於屍體上便會繁殖成功，因此小屍體部分的樣本，我將紅胸埋葬蟲出現於屍體上的資料認定為繁殖成功。

沿海拔梯度在森林及開闊地的出現機率與繁殖成功率

為了分析兩種埋葬蟲在不同環境下於屍體上的出現機率及繁殖成功率是否有差異，我使用 GLMM 分析，以埋葬蟲在土表式腐肉陷阱中的出現與否以及繁殖成功與否的二項式分布資料為應變項，以環境因子（海拔及棲地類型）為自變項，為了檢視兩種埋葬蟲對不同環境因子的反應是否有差異，因此於自變項中放入埋葬蟲種類與環境因子的交互作用（interaction）。於同一樣區內設置多個陷阱為重複取樣，為了控制重複取樣產生的誤差，分析中以樣區作為隨機變數。由於前一項分析中發現，兩種埋葬蟲對屍體大小有不同偏好，紅胸埋葬蟲主要利用大屍體作為其繁殖資源，尼泊爾埋葬蟲僅能使用小屍體作為其繁殖資源，因此於此部分的

分析中，紅胸埋葬蟲僅使用大屍體陷阱的資料，尼泊爾埋葬蟲僅使用小屍體陷阱的資料。


分析流程為將所有自變項以及自變項間的交互作用一併放入模型分析，由於調查範圍內，尼泊爾埋葬蟲與紅胸埋葬蟲沿海拔均呈單峰分布，因此於兩個物種的各別模型及整體的模型中，海拔均放入二次項。在出現機率的分析中，由於埋葬蟲種類與海拔及棲地類型三者間的交互作用不顯著，因此海拔與棲地類型的交互作用不放入模型中，僅保留達顯著的埋葬蟲種類與海拔的交互作用以及埋葬蟲種類與棲地的交互作用。進一步分析兩種埋葬蟲各自在不同環境因子下的出現機率。若埋葬蟲對海拔及棲地類型的反應有相同的趨勢，則模型中不放入兩者的交互作用；若埋葬蟲對海拔及棲地類型的反應有不同的趨勢，則分別分析不同棲地類型中，出現機率與海拔的關係。尼泊爾埋葬蟲的出現機率在不同棲地類型間沿海拔梯度有不同的趨勢，因此再將資料分為森林地與開闊地，分別分析兩種棲地中尼泊爾埋葬蟲沿海拔梯度的出現機率。紅胸埋葬蟲的出現機率中，海拔及棲地類型的交互作用不顯著，因此於最後模型中不放入海拔與棲地類型的交互作用。

在繁殖成功率的分析中，埋葬蟲種類與海拔及棲地類型的三者交互作用達顯著，顯示兩種埋葬蟲在不同棲地類型中沿海拔的繁殖成功率有不同的趨勢，因此將兩種埋葬蟲的資料分開，分別分析兩種埋葬蟲的繁殖成功率與海拔及棲地類型的關係。兩種埋葬蟲的繁殖成功率與海拔及棲地類型的交互作用均不顯著，因此物種個別的分析中均不放入海拔與棲地類型的交互作用。

尼泊爾埋葬蟲到達屍體時間

為了瞭解尼泊爾埋葬蟲到達屍體的速度與海拔的關係，我以 GLMM 分析，以尼泊爾埋葬蟲首次到達陷阱的天數為應變數，陷阱所在的海拔為自變數，同一樣區內設置多個陷阱為重複取樣，因此以樣區作為隨機變數。

沿溫度梯度的出現機率與繁殖成功率



為了瞭解微氣候因子對埋葬蟲分布影響的相對重要性，我以 GLMM 分析，分別以埋葬蟲的出現有無與繁殖成功與否為應變數，以埋葬蟲活動時的溫度極端值為自變數，由於紅胸埋葬蟲為日行性為主的昆蟲，因此以每日最高溫為自變數，尼泊爾埋葬蟲為夜行性為主的昆蟲，因此以每日最低溫為自變數，於同一樣區內設置多個陷阱為重複取樣，因此以樣區作為隨機變數。

微氣候因子對埋葬蟲繁殖成功率的影響

為了瞭解埋葬蟲繁殖成功率、環境因子及微氣候因子三者間的關係，我先利用結構方程模式分析 (Structural Equation Model, SEM) 建立棲地的微氣候因子 (每日最高溫、每日最低溫、日均溫及日溫差) 與環境因子 (棲地類別及海拔) 間的關係。接著再以路徑分析 (Confirmatory Path Analysis) 分析直接影響埋葬蟲繁殖成功率的微氣候因子。

尼泊爾埋葬蟲於不同均溫操作下的繁殖表現

為了瞭解溫度與競爭者 (蛆) 的存在，對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率影響的相對重要性，我以 GLMM 分析，以繁殖成功或失敗的二項式分布資料及將屍體埋入土中所需的天數作為應變數，以不同處理的平均溫度為自變數，為了控制來自不同巢的尼泊爾埋葬蟲個體間差異，於分析中以繁殖實驗的巢號作為隨機變數。若處理間有顯著差異，則以 Tukey's Test 檢驗不同溫度控制組間的兩兩差異。

研究結果



微氣候因子沿環境因子的變化

海拔與棲地類型均會顯著影響環境的微氣候，例如日均溫、日溫差、每日最高溫與每日最低溫等微氣候因子。分析結果顯示，在 28 個樣區中，每日最高溫在不同類型棲地中沿海拔梯度的趨勢有顯著差異 (GLMM, $P=0.002$)，森林地的每日最高溫與海拔梯度呈顯著負相關 (GLMM, $P<0.001$)；而開闊地的每日最高溫則與海拔梯度無顯著相關 (GLMM, $P=0.987$) (圖 6a)。每日最低溫在不同類型棲地中沿海拔梯度的趨勢無顯著差異，在森林地與開闊地中皆與海拔梯度呈顯著負相關，在森林地的每日最低溫顯著高於開闊地 (GLMM, 海拔與棲地類型的交互作用, $P=0.145$ ；海拔, $P<0.001$ ；棲地類型, $P<0.001$) (圖 6b)。每日均溫在不同類型棲地沿海拔梯度的趨勢無顯著差異，均與海拔梯度呈顯著負相關，且在不同類型棲地中無顯著差異 (GLMM, 海拔與棲地類型的交互作用, $P=0.435$ ；海拔, $P<0.001$ ；棲地類型, $P=0.130$) (圖 6c)。日溫差在不同類型棲地中沿海拔梯度的趨勢有顯著差異 (GLMM, $P=0.039$)，在森林地內日溫差與海拔梯度無顯著相關 (GLMM, $P=0.494$)；在開闊地每日溫差與海拔梯度呈顯著正相關 (GLMM, $P=0.001$) (圖 6d)。

海拔分布

海拔分布調查結果，尼泊爾埋葬蟲的海拔分布從 1363 公尺至 2813 公尺。紅胸埋葬蟲海拔的海拔分布從 494 公尺至 2272 公尺。兩種埋葬蟲的出現機率沿海拔梯度皆呈現單峰分布 (圖 7)，兩種埋葬蟲沿海拔梯度的分布機率有顯著差異 (GLM, $P<0.001$)，且尼泊爾埋葬蟲分布的海拔高於紅胸埋葬蟲。



對不同大小屍體的利用

本研究於 2011 到 2013 年的 7 月到 9 月共設置 123 個小型屍體陷阱及 65 個大型屍體陷阱。其中尼泊爾埋葬蟲在 28 個小型屍體上繁殖成功，成功率為 0.23；但在大型屍體上並未成功繁殖，成功率為零。紅胸埋葬蟲在 3 個小型屍體上成功繁殖，成功率為 0.024；在 32 個大型屍體上成功繁殖，成功率為 0.49（圖 8）。

沿海拔梯度在森林及開闊地的出現機率

由於兩種埋葬蟲繁殖時所利用屍體在大小上有明顯的區隔，故後續探討兩種埋葬蟲於陷阱中的出現機率與繁殖機率時，只探討尼泊爾埋葬蟲於小型屍體陷阱中的表現，以及紅胸埋葬蟲於大型屍體上的表現。在 123 個小型屍體陷阱中，有 66 個位於森林地，其中 48 個陷阱裡有尼泊爾埋葬蟲出現的紀錄；有 57 個陷阱位於開闊地，其中 37 個陷阱裡有尼泊爾埋葬蟲出現的紀錄。而在調查的 65 個大型屍體陷阱中，共 35 個陷阱位於森林地，其中有 18 個陷阱有紅胸埋葬蟲出現的紀錄；30 個陷阱位於開闊地，其中有 17 個有紅胸埋葬蟲出現的紀錄。

我以 GLMM 分析，以樣區作為隨機變數，比較兩種埋葬蟲於不同棲地與海拔的腐肉陷阱中出現機率。結果顯示兩個物種的出現機率在海拔及不同棲地類型有不同的趨勢（GLMM，物種與海拔二次式的交互作用， $P=0.007$ ；物種與棲地類型的交互作用， $P=0.018$ ）（表 2）。尼泊爾埋葬蟲的出現機率沿海拔梯度在不同類型的棲地間有不同趨勢（GLMM，海拔梯度與棲地類型的交互作用， $P=0.007$ ）（表 3a）：在森林地的出現機率沿海拔呈單峰分布（GLMM，海拔， $P=0.255$ ；海拔二次項， $P=0.007$ ）（表 3b、圖 9a）；在開闊地則是與海拔無顯著相關（GLMM，海拔， $P=0.536$ ）（表 3c、圖 9a）。紅胸埋葬蟲的出現機率沿海拔梯度在不同類型的棲地間沒有差異，沿海拔呈單峰分布（GLMM，棲地類型， $P=0.465$ 海拔二次項， $P<0.001$ ）



(表 4、圖 9b)。

沿海拔梯度在森林及開闊地的繁殖成功率

在野外調查的 123 個小型屍體陷阱，森林地的 66 個陷阱中，21 個陷阱紀錄尼泊爾埋葬蟲繁殖成功；開闊地的 57 個陷阱中，7 個陷阱發現尼泊爾埋葬蟲繁殖成功。而在調查的 65 個大型屍體陷阱中，森林地的 35 個陷阱中，16 個陷阱有紅胸埋葬蟲繁殖成功；開闊地的 30 個陷阱中，16 個陷阱有紅胸埋葬蟲繁殖成功。

我以 GLMM 分析兩種埋葬蟲於不同棲地與海拔腐肉陷阱中的繁殖成功率。兩種埋葬蟲於土表式腐肉陷阱中的繁殖成功率顯著受海拔及棲地類型的影響

(GLMM，海拔二次式與棲地類型與物種三者交互作用， $P=0.041$) (表 5)。尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率沿海拔梯度呈單峰分布，在中海拔的繁殖成功率最高，往低海拔及高海拔兩個方向遞減；在森林地的繁殖成功率顯著高於開闊地 (GLMM，海拔二次項， $P=0.033$ ，棲地類型， $P=0.012$) (表 6、圖 10a)。紅胸埋葬蟲的繁殖成功率沿海拔梯度在不同類型的棲地間無差異，沿海拔梯度呈單峰分布 (GLMM，棲地類型， $P=0.407$ 海拔二次項， $P=0.001$) (表 7、圖 10b)。

沿溫度梯度的出現機率與繁殖成功率

為了瞭解影響埋葬蟲於海拔分布的限制因子為生物或非生物因子，我分析兩種埋葬蟲的出現機率及繁殖成功率與其活動時的溫度極端值間的關係。由於尼泊爾埋葬蟲為夜行性昆蟲，我分析每日最低溫與尼泊爾埋葬蟲出現機率及繁殖成功率的關係。結果顯示每日最低溫顯著影響尼泊爾埋葬蟲的出現機率與繁殖成功率，且相同溫度之下的繁殖成功率顯著低於出現機率 (GLMM，族群介量種類與每日最低溫的交互作用， $P=0.013$) (圖 11)。由於紅胸埋葬蟲是日行性為主的昆蟲，因此我分析紅胸埋葬蟲的出現機率與繁殖成功率與每日最高溫間的關係。野外資料

顯示紅胸埋葬蟲只要出現於屍體上幾乎便能繁殖成功，而兩者沿每日最高溫呈單峰分布 (GLMM, 出現機率, $P=0.001$, 繁殖成功率, $P<0.001$) (圖 12)。



尼泊爾埋葬蟲到達屍體時間


由於不同溫度下，屍體腐敗的速率以及埋葬蟲的活動力可能都會受影響，因此我分析自陷阱設置算起，尼泊爾埋葬蟲首次出現於屍體的天數與海拔之間的關係。結果顯示越高海拔的地區，尼泊爾埋葬蟲到達屍體的速度越慢 (GLMM, $P<0.001$) (圖 13)。

微氣候因子對繁殖成功率的影響

尼泊爾埋葬蟲與紅胸埋葬蟲擁有不同的繁殖策略，因此繁殖成功率可能會受到不同的氣候因子所調控，因此我分析兩種埋葬蟲的繁殖成功率與四個微氣候因子：每日最高溫、每日最低溫、日均溫及日溫差之間的關係。由於中橫東西段溫度於海拔梯度的趨勢無差異，因此溫度的部分合併中橫東西段資料進行分析。

結果顯示尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率 ($n=170$) 與每日最高溫呈顯著負相關 (GLMM, $P=0.035$)，繁殖成功率隨著每日最高溫上升而降低。與每日最低溫呈單峰分布，在 14 度左右最高，往高溫與低溫兩個方向遞減 (GLMM, 海拔, $P=0.034$; 海拔二次項, $P=0.087$)。與日均溫無顯著相關 (GLMM, $P=0.78$)。與日溫差呈顯著負相關 (GLMM, $P=0.002$) (表 9、圖 14)。而紅胸埋葬蟲的繁殖成功率 ($n=64$) 沿每日最高溫、每日最低溫、日均溫以及日溫差皆呈現單峰分布 (GLMM, 每日最高溫的二次項, $P<0.001$; 每日最低溫的二次項, $P=0.059$; 日均溫的二次項, $P<0.001$; 日溫差的二次項, $P=0.002$) (表 9、圖 15)。

為了瞭解環境因子與氣候因子以及埋葬蟲繁殖成功率三者間的關係，本研究進一步以結構方程模式分析建立棲地的微氣候因子與棲地類別及海拔梯度間的關係，結果顯示棲地類別與海拔梯度會直接影響環境中的每日最高溫與每日最低溫，



其中海拔梯度主要影響環境中的每日最低溫，而棲地類型主要影響環境中的每日最高溫，每日最高溫與每日最低溫進而再去影響環境中的日溫差。接著再以路徑分析，分析直接影響埋葬蟲繁殖成功率的微氣候因子。結果顯示影響尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率的微氣候因子為日溫差 ($P < 0.05$)，影響紅胸埋葬蟲繁殖成功率的微氣候因子為每日最高溫 ($P < 0.05$) (圖 16)。

尼泊爾埋葬蟲於不同均溫下的繁殖成功率

為了瞭解溫度與競爭者(蛆)的存在，何者為主要影響尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率的原因，我進行室內操作試驗，針對森林環境的溫度變動，觀察不同日均溫 (12°C 、 16°C 與 20°C)，在有蛆的環境下尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率。結果顯示室內實驗中，不同溫度下影響埋葬蟲的繁殖成功率有顯著差異 ($P = 0.019$)， 12°C 與 16°C 間的繁殖成功率無顯著差異 ($P = 0.999$)，而 20°C 下的繁殖成功率顯著低於另外兩個溫度 ($P_{16:20} = 0.067$ ； $P_{12:20} = 0.043$) (圖 17a)。而不同溫度下尼泊爾埋葬蟲成功將屍體埋入土中的工作天數也不同 ($P = 0.002$)，且溫度越低尼泊爾埋葬蟲需要花越多時間將屍體埋入土中 (圖 17b)。

討論




繁殖成功率與海拔分布範圍

過去由於調查的困難，少有研究同時調查物種多個族群介量於整個分布範圍上的表現。埋葬蟲利用屍體作為攝食及繁殖的資源，易以屍體誘集及觀察其繁殖表現，因此本研究利用腐肉陷阱調查兩種埋葬蟲於海拔的分布，並同時收集埋葬蟲沿海拔於陷阱中的出現機率與繁殖成功率，比較現象層面（出現機率）與機制層面（繁殖成功率）的族群介量於分布空間的變化。結果顯示，紅胸埋葬蟲於陷阱中的出現機率與繁殖成功率相同（圖 9b、圖 10b），兩者隨海拔的變化皆與其海拔分布趨勢相符（圖 7）。然而尼泊爾埋葬蟲於陷阱中的出現機率與繁殖成功率隨著海拔則有不同的變化趨勢（圖 9a、圖 10a），且只有繁殖成功率的趨勢與海拔分布趨勢相符。因此，我認為物種繁殖表現等機制層面的族群介量，較現象層面的族群介量更能代表物種實際的於空間分布模式。

紅胸埋葬蟲海拔分布限制因子的探討

本研究結果顯示紅胸埋葬蟲沿海拔梯度在不同棲地類型中，出現機率與繁殖成功率有相同的趨勢，均與海拔呈現顯著負相關，且開闊地的表現高於森林地（圖 9b、圖 10b）。由於紅胸埋葬蟲為日行性為主的昆蟲，因此我們進一步分析每日最高溫對紅胸埋葬蟲於屍體上的出現機率與繁殖成功率的影響。結果顯示紅胸埋葬蟲於大型屍體上的出現機率及繁殖成功率無顯著差異，皆與每日最高溫呈顯著正相關（圖 12），且與海拔分布的趨勢相近。代表影響紅胸埋葬蟲於繁殖表現的限制因子與個體活動的限制因子是相同的，即於海拔梯度上繁殖表現的限制因子為非生物因子（每日最高溫）。

根據野外觀察，大屍體上也會有蒼蠅進行繁殖，且其幼蟲的數量也較小屍體上來的多，於野外的消耗速度不亞於小屍體，因此蒼蠅的繁殖必定也會不利於紅




胸埋葬蟲，但在繁殖成功率上，本研究結果並未發現蒼蠅有顯著的影響。我認為這與紅胸埋葬蟲的繁殖策略有關，紅胸埋葬蟲的繁殖策略在屍體周遭的土壤中產卵，不像尼泊爾埋葬蟲需要掩埋屍體等行為，與蒼蠅在繁殖資源上的競爭為互搶競爭，故其繁殖的成敗不易受蒼蠅繁殖的影響，影響繁殖成功與失敗的直接原因僅限於紅胸埋葬蟲是否能找到屍體。也因為此種繁殖策略，使得紅胸埋葬蟲無論在森林地或是開闊地，無論屍體狀況，只要在能找到的屍體上，都能夠進行繁殖。雖然在繁殖成功率上，並未發現蒼蠅對紅胸埋葬蟲的影響，然而蒼蠅消耗屍體的速度對於紅胸埋葬蟲繁殖表現好壞應仍會有一定的影響，但尚待進一步的室內操作實驗及野外調查證明。

尼泊爾埋葬蟲海拔分部限制因子的探討

本研究結果顯示尼泊爾埋葬蟲沿海拔梯度及不同棲地類型中，出現機率與繁殖成功率有不同的趨勢，且出現機率整體顯著高於繁殖成功率（圖 9a、圖 10a）。由於尼泊爾埋葬蟲為夜行性昆蟲，因此我們進一步分析每日最低溫對尼泊爾埋葬蟲出現與繁殖的影響。結果顯示在相同的溫度下尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率均顯著低於屍體上的出現機率（圖 11）。故尼泊爾埋葬蟲在屍體上的繁殖成功率除了取決於個體能否發現屍體外，還有其他因子限制尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功，例如在繁殖上額外的生理壓力限制，使個體可以生存但無法繁殖，或是與其他物種競爭導致繁殖失敗。

野外觀察發現，尼泊爾埋葬蟲與其他 *Nicrophorus* 屬的埋葬蟲相同，在繁殖時須將屍體埋入土中（Scott, 1998; Trumbo and Fiore, 1994）。當 *Nicrophorus* 屬的埋葬蟲到達屍體時，若屍體已被蛆或其他昆蟲消耗、腐敗到一定程度，埋葬蟲即使發現屍體，也無法將其作為繁殖資源使用（Pellissier Scott and Traniello, 1987）。野外觀察結果也發現，當屍體腐敗至一定程度或是屍體上活動的蠅蛆數量過多，若尼泊爾埋葬蟲無法將蠅蛆完全清除，則也會放棄掩埋屍體。在溫度高的低海拔地區，



許多分解者，如蒼蠅及螞蟻，能夠迅速發現屍體，對屍體的消耗也比較快，故其出現會影響尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率。室內操作實驗的結果顯示，在有蛆存在的環境中，於 20°C 高溫下尼泊爾埋葬蟲能順利將屍體埋入土中的成功率顯著低於最適溫度 16°C (圖 17a)，然而若埋葬蟲能順利將屍體埋入土中，所花費的時間在高溫與最適溫度間沒有顯著差異 (圖 17b)。因此我推論尼泊爾埋葬蟲族群於溫度高的分布下界，限制因子為與蒼蠅的競爭。

另外根據 2011 及 2012 年於中橫埔霧支線的調查發現，海拔 2200 公尺以下的地區，有另一種與尼泊爾埋葬蟲同屬的大黑埋葬蟲 (*Nicrophorus concolor*) 分布。大黑埋葬蟲的體型較尼泊爾埋葬蟲大，也需掩埋屍體進行繁殖，與尼泊爾埋葬蟲有相似的生態棲位，在資源利用上與尼泊爾埋葬蟲也有直接的競爭關係，且因為體型較大，故為競爭優勢種 (蘇，2012)。然而在 2011 及 2012 的調查紀錄中，即使是海拔 2200 公尺以下的地區，陷阱中屍體為大黑埋葬蟲繁殖所用的比例還是很少，推測是因為野外大黑埋葬蟲的族群量較小，因此即使大黑埋葬蟲在生態棲位上與尼泊爾埋葬蟲重疊程度很高，且在競爭上為優勢種，但對尼泊爾埋葬蟲野外的整體繁殖成功率影響並不大。

而在高海拔的出現機率與繁殖成功率間的差異，由室內實驗結果顯示，尼泊爾埋葬蟲於低溫 (12°C) 加蛆的處理，其繁殖成功率與最適活動溫度 (16°C) 加蛆的處理兩者無顯著差異 (圖 17a)。另外野外調查資料顯示越高海拔的地區尼泊爾埋葬蟲越晚發現屍體，因此我推論埋葬蟲於高海拔繁殖成功率下降的主因，為埋葬蟲於低溫的活動力低落、找到屍體的時間延長所導致，並非直接與蠅蛆競爭，即尼泊爾埋葬蟲於高海拔端分布的限制因子為非生物因子。

非生物因子、生物因子以及兩者間交互作用與分布範圍

在探討物種緯度或海拔分布的限制因子時，生物因子及非生物因子在不同分布界線的相對重要性差異很早就被提及 (Darwin, 1859; MacArthur, 1972)，而由於

資料收集不易，至今仍然幾乎沒有研究探討物種於分布範圍兩端且同時將兩類因子的影響一併納入討論。另外種間交互作用發生的地區在空間上往往伴隨著氣候因子改變，卻也少有研究探討非生物因子對種間交互作用的影響。

在本研究中，我們記錄兩種埋葬蟲沿著海拔的出現機率、繁殖成功率，以及周遭的環境因子。由出現機率與繁殖成功率沿溫度梯度變化趨勢上的差異，顯示紅胸埋葬蟲於海拔分布的限制因子以非生物因子為主。尼泊爾埋葬蟲於低海拔端直接的限制因子則為與蒼蠅的競爭，但因尼泊爾埋葬蟲與蒼蠅兩者間的優劣並非絕對，而是受到外在溫度影響，故可視為「環境依存競爭 (Condition-specific competition)」(Chesson, 1986; Dunson and Travis, 1991; Taniguchi and Nakano, 2000)。在溫度低的中海拔，因為蒼蠅的繁殖力及活動力較低，因此尼泊爾埋葬蟲有很高的繁殖成功率，族群在中海拔得以續存。往低海拔的方向，蒼蠅的競爭力會隨著溫度而升高，導致在低海拔端，埋葬蟲個體雖然可以生存，但因為蒼蠅利用屍體的速度加快，導致無法順利繁殖，族群因無法長期續存而產生分布邊界。因此我認為對物種於分布邊界限制因子的探討，需要同時考量非生物因子、生物因子以及兩者間的交互作用。

物種的棲位寬度與海拔分布限制因子的關係

根據本研究結果，紅胸埋葬蟲於海拔分布下界的限制因子為非生物因子，而尼泊爾埋葬蟲於海拔分布下界的限制因子為與蒼蠅競爭的結果。兩種埋葬蟲於物種數多的低海拔端分布邊界有不同的限制因子，因此本研究的結果只有尼泊爾埋葬蟲的部份支持 MacArthur 與 Darwin 所提出的假說，認為物種分布邊界的限制因子會因為環境中物種多樣性的多寡而不同，在物種豐富度低的海拔分布上界主要受非生物因子限制，但在物種豐富度高的低海拔地區，物種的分布主要受生物因子的限制。

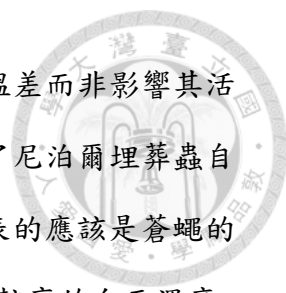
本研究探討的兩屬埋葬蟲均為溫帶氣候帶起源物種 (Dekeirsschieter *et al.*,

2011)，然而在低海拔端卻有不同的限制因子，因此不支持 Gifford 與 Kozak 提出的假說，認為物種海分布下界的限制因子與物種的演化起源地有關，且起源自溫帶地區的物種其海拔分部下界主要受到生理壓力所限制，而起源自熱帶或是亞熱帶地區的物種其海拔分布下界主要受與其他物種競爭所限制 (Gifford and Kozak, 2012)。

由於兩種埋葬蟲擁有不同的繁殖策略，致使在棲地的生態棲位上，尼泊爾埋葬蟲為狹棲性物種，主要分布在森林地；而紅胸埋葬蟲為廣棲性物種，在森林地及開闊地都能有良好的適存度。而本研究結果顯示，屬於狹棲性物種的尼泊爾埋葬蟲在海拔分布上的限制因子為與蒼蠅的競爭，而屬於廣棲性物種的紅胸埋葬蟲在海拔分布上的限制因子為環境中的每日最高溫。因此我們認為物種的棲位寬度可解釋不同物種於海拔分布兩端為何有不同的限制因子，廣棲性物種 (habitat generalist species) 對共同資源競爭的策略通常選擇互搶競爭，與其他物種的競爭較小，使得種間的競爭對其影響較小，故在海拔分布上主要受非生物因子的限制；狹棲性物種 (habitat specialist species) 族群在共同資源的競爭上多採取獨佔競爭，與其他物種間的競爭強度較高，因此在物種豐富度高的海拔分布的下界主要受生物因子 (與其他共域物種競爭) 的限制，然而在物種豐富度低的高海拔地區，由於種間競爭因物種豐富度下降而減弱，因此主要還是受非生物因子的限制。

微氣候因子對埋葬蟲繁殖成功率的影響

在環境因子與氣候因子對埋葬蟲繁殖成功率的分析結果顯示，海拔及棲地類型會直接影響環境中的每日最高溫與每日最低溫，且海拔主要影響的溫度因子為每日最低溫，棲地類型主要影響的溫度因子為每日最高溫。而由每日最低溫與每日最高溫再去決定環境中的日溫差。而對埋葬蟲繁殖成功率的影響，結果顯示對尼泊爾埋葬蟲而言只有日溫差有顯著的影響力，而對紅胸埋葬蟲而言則是每日最高溫會影響繁殖成功率 (圖 16)。



我推論影響尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率的主因是環境中的日溫差而非影響其活動力的每日最低溫，代表在尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率上，除了尼泊爾埋葬蟲自身的活動力外，還有其他影響的因子存在。我推測日溫差所代表的應該是蒼蠅的競爭力。檢測溫度資料發現，日溫差越高的地區是因為環境擁有較高的白天溫度，即對蒼蠅而言每日的有效積溫越高，而於有效積溫越高的環境中，蛆對屍體的消耗速度越快，對蒼蠅的繁殖越有利，因此不利尼泊爾埋葬蟲的繁殖。而對紅胸埋葬蟲而言，影響繁殖成功率的主因是環境中的每日最高溫，反應的是紅胸埋葬蟲自身的生理限制。因此從影響繁殖成功率的微氣候因子分析上，也間接證實了紅胸埋葬蟲的分布是受到溫度的限制，而尼泊爾埋葬蟲的限制則是與蒼蠅的競爭。

對其他生物因子的探討

種間競爭是探討物種分布邊界限制因子中，最常被探討的一項生物因子 (Sexton *et al.*, 2006)。然而除了種間競爭外，生物因子還包含了掠食者的存在、食物資源的限制、以及寄生等因子，均有研究證實這些生物因子也會限制物種的分布。例如 deRivera 等人(2005)發現原生種的藍蟹(blue crab, *Callinectes sapidus*)對普通濱蟹(green crab, *Carcinus maenas*)捕食可以有效防止這種從歐洲入侵的物種在北美西海岸建立族群 (deRivera *et al.*, 2005)。Bowman 等人發現在南方鼯鼠 (Southern Flying Squirrel, *Glaucomys volans*) 分布的北界，族群的崩解是由於氣候因子以及食物資源的限制兩者的限制所導致 (Bowman *et al.*, 2005)。

然而對本研究的兩種埋葬蟲而言，無論是野外調查期間的觀察或是對野外所拍攝影片的分析均無發現陷阱中的埋葬蟲有被捕食的情況，因此我認為對本研究的兩種埋葬蟲而言，捕食的壓力不會是限制物種分布的因子。而在利用資源的部分，許多研究普遍認為屍體於野外是稀有資源，且本研究以屍體作為誘集埋葬蟲的誘餌，額外提供了食物以及繁殖的資源，因此於本研究中也無法探討食物資源對埋葬蟲分布的限制，生物因子的部分僅探討與其他生物對屍體資源的競爭。



結論

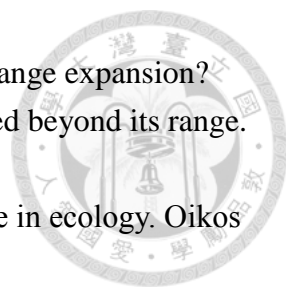
在物種分布限制因子的研究中，大多數的研究仍只針對生物因子或非生物因子對物種於海拔分布邊界的限制，鮮少有研究同時探討兩者及其之間的關係，也少有研究同時探討物種於分布範圍多個邊界上的限制因子 (Sexton et al., 2009)。我認為在物種分布限制因子的研究上，探討共域同功群，但擁有不同生活史的物種，如本研究共域且同功能群的 *Nicrophorinae* 亞科與 *Silphinae* 亞科系統，這兩群埋葬蟲雖然有很不一樣的繁殖策略，但在分布上有很高的重疊，在繁殖及生存上皆使用相同的資源，在野外面臨相同的競爭壓力，有助於我們了解物種分布邊界的限制因子及其背後機制。

本研究利用兩種不同繁殖策略的埋葬蟲，藉由兩種埋葬蟲在腐肉陷阱上的出現機率與繁殖成功率的差異，探討擁有不同棲位寬度的物種於低海拔端以及高海拔端的限制因子。研究結果顯示兩種埋葬蟲於海拔分布的限制因子不同，且現有的理論均無法完全解釋兩者的差異。因此本研究試圖從生態棲位的角度解釋，認為物種生態棲位的寬度於本研究中可以更完整解釋物種於分布邊界有不同限制因子的現象。於本研究中，屬於廣適性物種的紅胸埋葬蟲於分布邊界的限制因子為非生物因子，屬於專一性物種的尼泊爾埋葬蟲於分布低海拔端的限制因子為種間競爭，於高海拔端的限制因子為非生物因子。然而本研究野外調查的結果，均為間接的證據，詳細的機制尚待更多的野外調查及室內操作性實驗進一步來證實。

參考文獻

- 陳耕輝 (2008)。紅胸埋葬蟲 (*Calosilpha cyaneocephala*) 之基礎生物學研究。國立嘉義大學生物資源研究所。
- 藍美琪 (2010)。尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) (Coleoptera: Silphidae) 野外個體活動時間、空間分布及親代對子代調節與親疏辨認之研究。國立台南大學環境生態研究所。
- 蘇筱涵 (2010)。大黑埋葬蟲 (*Nicrophorus concolor* Kraatz) (Coleoptera: Silphidae) 的形態、發育、行為與異種資源競爭之研究。國立台南大學環境生態研究所。
- Anderson, R.S. (1982). Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. *Canadian Journal of Zoology* 60, 1314-1325.
- Angert, A., and Schemske, D. (2005). The evolution of species' distributions: reciprocal transplants across the elevation ranges of *Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*. *Evolution* 59, 1671-1684.
- Best, A.S., Johst, K., Münkemüller, T., and Travis, J.M.J. (2007). Which species will successfully track climate change? The influence of intraspecific competition and density dependent dispersal on range shifting dynamics. *Oikos* 116, 1531-1539.
- Bowman, J., Holloway, G.L., Malcolm, J.R., Middel, K.R., and Wilson, P.J. (2005). Northern range boundary dynamics of southern flying squirrels: evidence of an energetic bottleneck. *Canadian Journal of Zoology* 83, 1486-1494.
- Bridle, J.R., and Vines, T.H. (2007). Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends in Ecology & Evolution* 22, 140-147.
- Brouat, C., Chevallier, H., Meusnier, S., Noblecourt, T., and Rasplus, J.Y. (2004). Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist *Carabus* species. *Molecular Ecology* 13, 1815-1826.
- Brown, J.H., Mehlman, D.W., and Stevens, G.C. (1995). Spatial Variation in Abundance. *Ecology* 76, 2028-2043.
- Case, T.J., Holt, R.D., McPeck, M.A., and Keitt, T.H. (2005). The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos* 108, 28-46.
- Chesson, P.L. (1986). Environmental variation and the coexistence of species. *Community ecology*, 240-256.
- Clavel, J., Julliard, R., and Devictor, V. (2010). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9, 222-228.
- Colles, A., Liow, L.H., and Prinzing, A. (2009). Are specialists at risk under environmental change? Neoecological, paleoecological and phylogenetic

- approaches. *Ecology Letters* 12, 849-863.
- Crozier, L., and Dwyer, G. (2006). Combining population-dynamic and ecophysiological models to predict climate-induced insect range shifts. *The American Naturalist* 167, 853-866.
- Dall, S.R.X., and Cuthill, I.C. (1997). The Information Costs of Generalism. *Oikos* 80, 197-202.
- Darwin, C. (1859). *On the origins of species by means of natural selection*. London: Murray.
- Davis, A.J., Lawton, J.H., Shorrocks, B., and Jenkinson, L.S. (1998). Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *Journal of Animal Ecology* 67, 600-612.
- Dekeirsschieter, J., Verheggen, F., Lognay, G., and Haubruge, E. (2011). Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 15(3), 435-447
- deRivera, C.E., Ruiz, G.M., Hines, A.H., and Jivoff, P. (2005). Biotic esistance to invasion: native predator limits abundance and distribution of an introduced crabB. *Ecology* 86, 3364-3376.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villegier, S., and Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47, 15-25.
- Diamond, J.M. (1973). Distributional Ecology of New Guinea Birds Recent ecological and biogeographical theories can be tested on the bird communities of New Guinea. *Science* 179, 759-769.
- Dunson, W.A., and Travis, J. (1991). The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist*, 1067-1091
- Galbreath, K.E., Hafner, D.J., and Zamudio, K.R. (2009). When cold is better: climate-driven elevation shifts yield complex patterns of diversification and demography in an alpine specialist (American Pika, *Ochotona princeps*). *Evolution* 63, 2848-2863.
- Gaston, K.J. (1990). Patterns in the geographical ranges of species. *Biological Reviews* 65, 105-129.
- Geber, M.A., and Eckhart, V.M. (2005). Experimental studies of adaptation in *Clarkia xantiana*: II. Fitness variation across a subspecies border. *Evolution* 59, 521-531.
- Geber, M.A. (2011). Ecological and evolutionary limits to species geographic ranges. *The American Naturalist* 178, S1-S5.
- Gifford, M.E., and Kozak, K.H. (2012). Islands in the sky or squeezed at the top? Ecological causes of elevational range limits in montane salamanders. *Ecography* 35, 193-203.

- 
- Griffith, T.M., and Watson, M.A. (2006). Is evolution necessary for range expansion?
 Manipulating reproductive timing of a weedy annual transplanted beyond its range.
The American Naturalist 167, 153-164.
- Holt, R.D., and Keitt, T.H. (2005). Species' borders: a unifying theme in ecology. *Oikos*
 108, 3-6.
- Holt, R.D., Keitt, T.H., Lewis, M.A., Maurer, B.A., and Taper, M.L. (2005). Theoretical
 models of species' borders: single species approaches. *Oikos* 108, 18-27.
- Hwang, W. (2006). Konkurrenz und Aasnutzung necrophager und necrophiler Käfer in
 Nord-und Südtaiwan: mit einem Beitrag zur Biologie von *Nicrophorus nepalensis*
 Hope (Coleoptera: Silphidae). Unpublished Ph. D. Dissertation,
 Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- Hwang, W., and Shiao, S.F. (2011). Dormancy and the influence of photoperiod and
 temperature on sexual maturity in *Nicrophorus nepalensis* (Coleoptera: Silphidae).
Insect Science 18, 225-233.
- Jankowski, J.E., Londoño, G.A., Robinson, S.K., and Chappell, M.A. (2013). Exploring
 the role of physiology and biotic interactions in determining elevational ranges of
 tropical animals. *Ecography* 36, 001-012.
- Jankowski, J.E., Robinson, S.K., and Levey, D.J. (2010). Squeezed at the top:
 Interspecific aggression may constrain elevational ranges in tropical birds. *Ecology*
 91, 1877-1884.
- Kenneth H. Kozak, and John J. Wiens (2010). Niche conservatism drives elevational
 diversity patterns in Appalachian salamanders. *The American Naturalist* 176,
 40-54.
- Lisa Crozier, and Greg Dwyer (2006). Combining population-dynamic and
 ecophysiological models to predict climate-induced insect range shifts. *The*
American Naturalist 167, 853-866.
- MacArthur, R.H. (1972). *Geographical Ecology*. New York: Haper and Row.
- Mihuc, T.B. (1997). The functional trophic role of lotic primary consumers: generalist
 versus specialist strategies. *Freshwater Biology* 37, 455-462.
- Normand, S., Treier, U.A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A., and Svenning, J.C. (2009).
 Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European plants:
 insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and*
Biogeography 18, 437-449.
- Payne, R.B. (1965). Clutch size and numbers of eggs laid by Brown-headed Cowbirds.
The Condor 67, 44-60.
- Pellissier Scott, M., and Traniello, J.F. (1987). Behavioural cues trigger ovarian
 development in the burying beetle, *Nicrophorus tomentosus*. *Journal of Insect*
Physiology 33, 693-696.

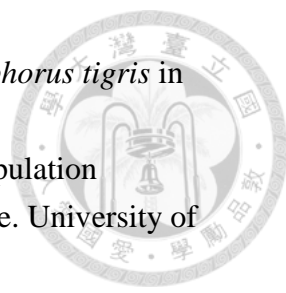
- 
- Pianka, E.R. (1970). Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 703-720.
- Pulliam, H. R. (1996). Sources and sinks: empirical evidence and population consequences. *Population dynamics in ecological space and time*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, 45-69.
- Scott, M.P. (1998). The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Entomology* 43, 595-618.
- Sagarin, R. D., and Gaines, S. D. (2002). The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology letters*, 5(1), 137-147.
- Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:415-36
- Sikes, D. S. (2008). Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae). *Encyclopedia of Entomology*, Second Edition. Springer, London, 749-758.
- Taniguchi, Y., and Nakano, S. (2000). Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology* 81, 2027-2039.
- Trumbo, S.T., and Fiore, A.J. (1994). Interspecific competition and the evolution of communal breeding in burying beetles. *American Midland Naturalist*, 169-174.
- Waltari, E., and Guralnick, R.P. (2009). Ecological niche modelling of montane mammals in the Great Basin, North America: examining past and present connectivity of species across basins and ranges. *Journal of Biogeography* 36, 148-161.



表 1、海拔及棲地類型對環境氣候因子的影響

ATmax 代表每日空氣溫度最高溫，ATmin 代表每日空氣溫度最低溫，ATmean 代表每日空氣平均溫度，DTR_{air}代表每日空氣溫差(GLMM, n=190, habitat type: 森林地=1, 開闊地=0)

	P_{Elevation}	P_{Habitat type}	P_{Interaction}
ATmax	0.003	<0.001	0.002
ATmin	<0.001	<0.001	0.145
ATmean	<0.001	0.130	0.435
DTR_{air}	0.377	<0.001	0.039



表 2、海拔及棲地類型對埋葬蟲出現機率的影響

由於尼泊爾埋葬蟲與紅胸埋葬蟲沿海拔的分布均不為線性，因此於整體的模型中海拔放入二次項，模型中物種與海拔及棲地類型三者的交互作用不顯著，因此只放入物種與海拔以及物種與棲地類型的交互作用（GLMM, n=188, Species: 尼泊爾埋葬蟲=1, 紅胸埋葬蟲=0; habitat type: 森林=1, 開闊地=0）

Variables	χ^2	Df	Pr(> χ^2)
Elevation²	7.61	1	0.006
Habitat type	5.12	1	0.024
Species	7.07	1	0.008
Species × Elevation²	7.61	1	0.006
Species × Habitat type	5.45	1	0.020

表 3、海拔及棲地類型對尼泊爾埋葬蟲出現機率的影響

表 (a) 為海拔及棲地類型對尼泊爾埋葬蟲出現機率的影響，由於尼泊爾埋葬蟲沿海拔的分布不為線性，因此於整體的模型中海拔放入二次項，由於海拔及棲地類型間交互作用達顯著，於最終模型中保留兩者間交互作用 (GLMM, n=123, habitat type: 森林地=1, 開闊地=0)，表 (b) 為海拔梯度對森林棲地中尼泊爾埋葬蟲出現機率的影響 (GLMM, n=66)，表 (c) 為海拔梯度對開闊地中尼泊爾埋葬蟲出現機率的影響，由於海拔二次項於模型中不顯著，因此只放入海拔一次項 (GLMM, n=57) (habitat type: 森林地=1, 開闊地=0)

(a)

Variables	χ^2	Df	Pr(> χ^2)
Elevation ²	3.34	2	0.188
Habitat type	1.19	1	0.275
Elevation ² × Habitat type	9.86	2	0.007

(b)

Variables	Estimate	Std. Error	Z value	Pr(> z)
Elevation	2.50	2.20	1.14	0.255
Elevation ²	-6.66	2.49	-2.68	0.007

(c)

Variables	Estimate	Std. Error	Z value	Pr(> z)
Elevation	-1.46	2.36	-0.26	0.536



表 4、海拔及棲地類型對紅胸埋葬蟲出現機率的影響

海拔及棲地類型對紅胸埋葬蟲出現機率的影響，由於紅胸埋葬蟲沿海拔的分布不為線性，因此於整體的模型中放入海拔二次項，由於海拔及棲地類型間交互作用不顯著，於最終模型中不保留兩者間交互作用（GLMM, n=65, habitat type: 森林地=1, 開闊地=0）

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Elevation	8.23	1	0.004
Elevation²	11.43	1	<0.001
Habitat type	0.53	1	0.465

表 5、海拔及棲地類型對埋葬蟲繁殖成功率的影響

由於尼泊爾埋葬蟲與紅胸埋葬蟲沿海拔的分布不為線性，因此於整體的模型中海拔放入二次項，於模型中保留因子間的交互作用達顯著的項目（GLMM, n=170, Species: 尼泊爾埋葬蟲=1, 紅胸埋葬蟲=0; habitat type: 森林地=1, 開闢地=0）

Variables	χ^2	Df	Pr(> χ^2)
Elevation²	2.28	2	0.320
Habitat type	2.32	1	0.128
Species	4.90	1	0.027
Elevation² × Habitat type	1.72	2	0.424
Elevation² × Species	4.57	2	0.102
Habitat type × Species	6.13	1	0.013
Elevation² × Habitat type × Species	6.38	2	0.041

表 6、海拔及棲地類型對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率的影響

由於尼泊爾埋葬蟲沿海拔的分布不為線性，因此於整體的模型中海拔放入二次項，由於海拔及棲地類型間的交互作用不顯著，最終模型中不放入兩者交互作用（GLMM, n=123, habitat type: 森林地=1, 開闊地=0）



Variables	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Elevation	-7.46	5.24	-1.42	0.155
Elevation²	-10.50	4.93	-2.13	0.033
Habitat type	2.38	0.95	2.52	0.012



表 7、海拔及棲地類型對紅胸埋葬蟲繁殖成功率的影響

海拔及棲地類型對紅胸埋葬蟲繁殖成功率的影響，由於海拔及棲地類型間交互作用不顯著，於最終模型中不保留兩者間交互作用（GLMM, n=64, habitat type: 森林地=1, 開闊地=0）

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Elevation	8.62	1	0.003
Habitat type	10.17	1	0.001
Elevation × Habitat type	0.69	1	0.407

表 8、微氣候因子對埋葬蟲出現機率的影響

ATmax 代表每日空氣溫度最高溫，ATmin 代表每日空氣溫度最低溫，ATmean 代表每日空氣平均溫度，DTR_{air} 代表每日空氣溫差

Variables	尼泊爾埋葬蟲		紅胸埋葬蟲	
	Estimate	Pr(> z)	Estimate	Pr(> z)
ATmax	-11.289	0.006	0.752	0.003
ATmin	-0.970	0.813	0.555	0.052
ATmean	-6.845	0.098	1.254	0.001
DTR _{air}	-9.011	0.026	0.493	0.007

表 9、微氣候因子對埋葬蟲繁殖成功率的影響

ATmax 代表每日空氣溫度最高溫，ATmin 代表每日空氣溫度最低溫，ATmean 代表每日空氣平均溫度，DTR_{air} 代表每日空氣溫差

Variables	尼泊爾埋葬蟲		紅胸埋葬蟲	
	Estimate	Pr(> z)	Estimate	Pr(> z)
ATmax	-9.358	0.037	10.49	0.003
ATmax ²	-	-	-13.39	<0.001
ATmin	11.488	0.034	7.44	0.009
ATmin ²	-9.309	0.087	-5.33	0.059
ATmean	1.301	0.782	9.79	0.001
ATmean ²	-	-	-13.11	<0.001
DTR _{air}	-15.656	0.002	6.47	0.043
DTR _{air} ²	-	-	-9.95	0.002

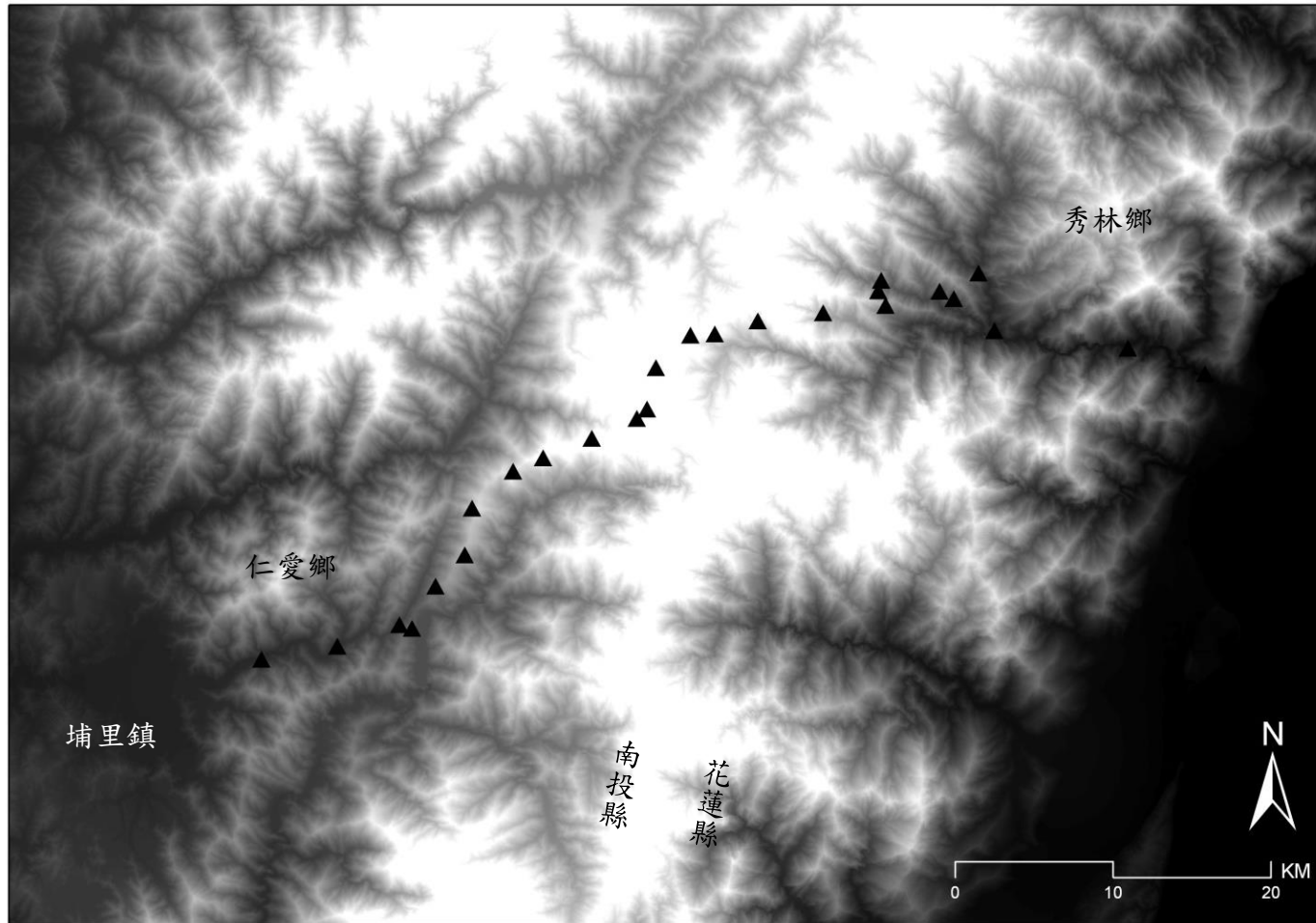


圖 1、分布調查樣點地圖

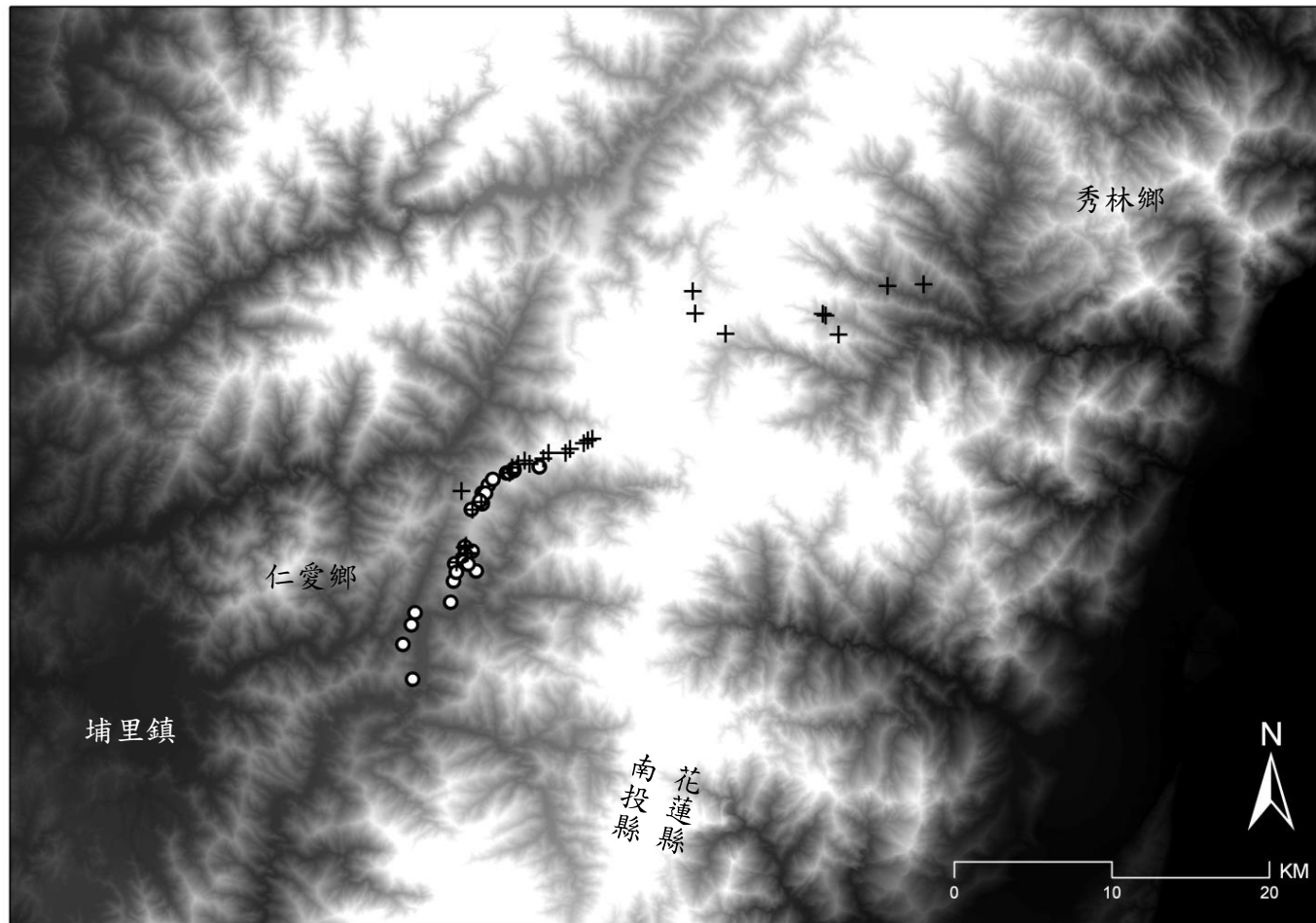


圖 2、繁殖調查樣區地圖

○ 為大型屍體陷阱，+ 為小型屍體陷阱。



圖 3、懸吊式腐肉陷阱裝置



圖 4、大型屍體的土表式腐肉陷阱裝置



圖 5、小型屍體的土表式腐肉陷阱裝置

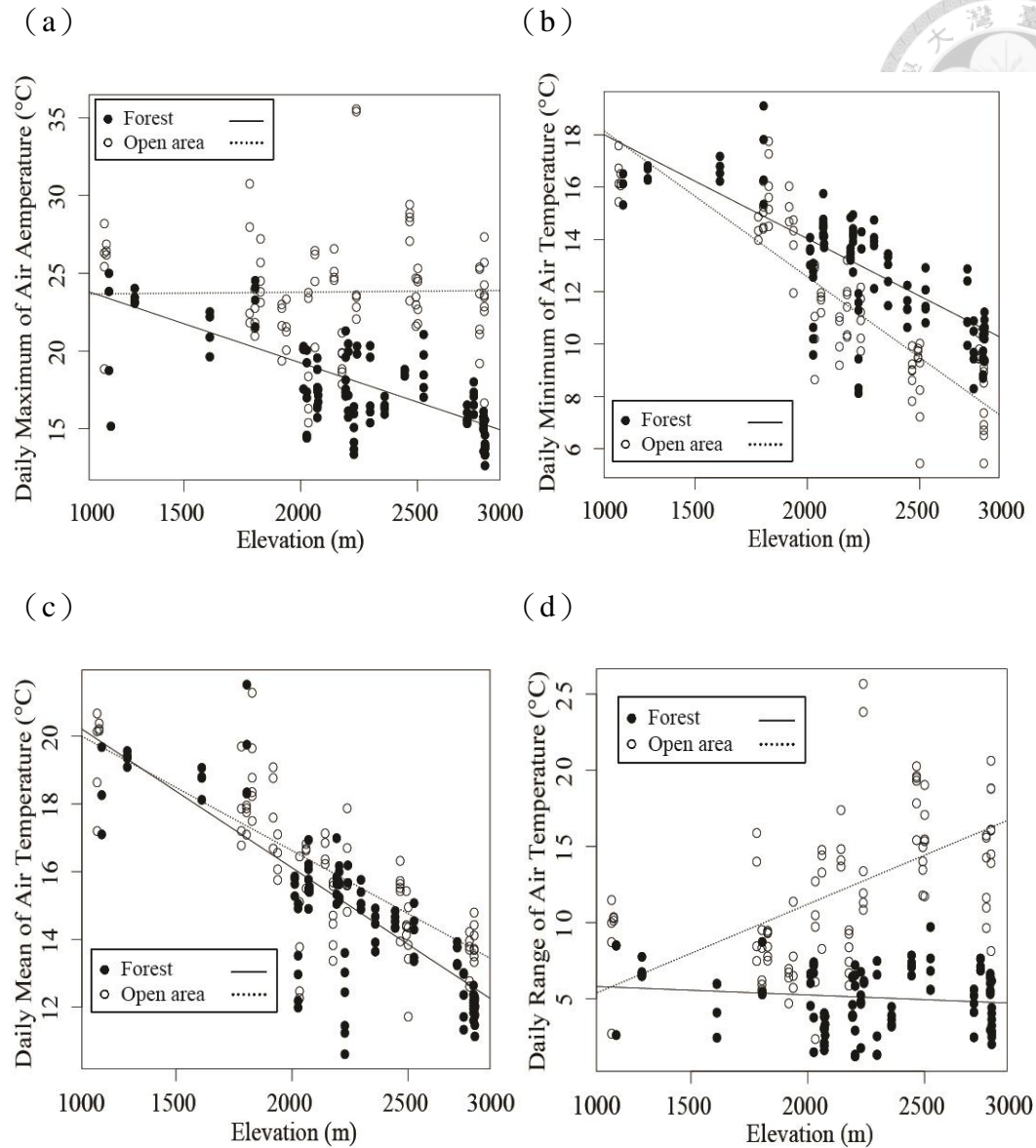


圖 6、不同棲地類型樣區溫度因子沿海拔梯度的變化

圖中實線與實心點代表森林地樣區，虛線與空心點代表開闊地樣區。圖 (a) 為每日最高溫於不同棲地類型沿海拔梯度的變化 (Elevation \times Habitat type, $P=0.002$)，圖 (b) 為每日最低溫於不同棲地類型沿海拔梯度的變化 (Elevation, $P<0.001$, Habitat type, $P<0.001$)，圖 (c) 為日均溫於不同棲地類型沿海拔梯度的變化 (Elevation, $P<0.001$, Habitat type, $P=0.130$)，圖 (d) 為日溫差於不同棲地類型沿海拔梯度的變化 (Elevation \times Habitat type, $P=0.039$)。

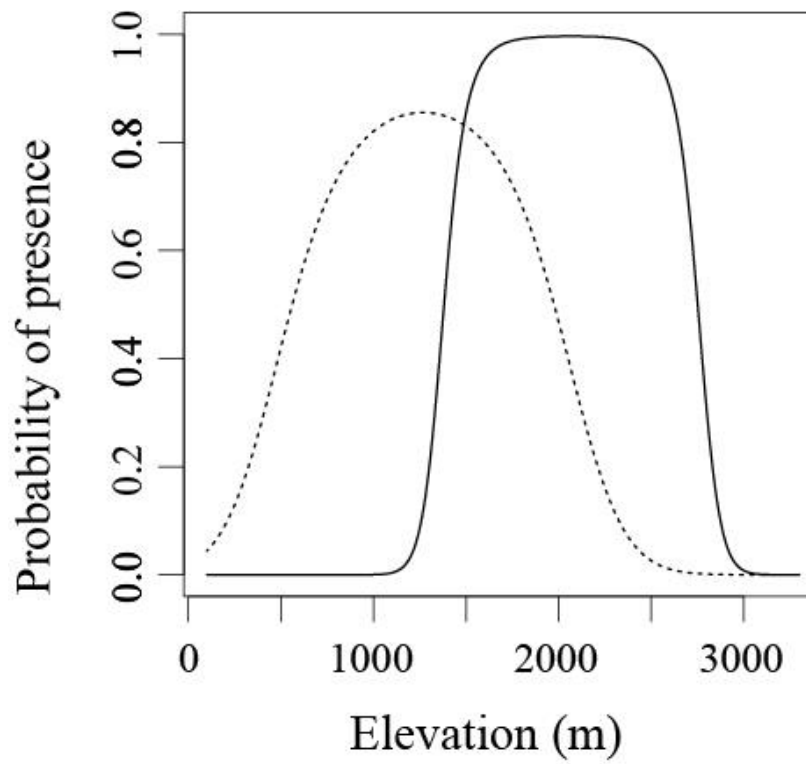


圖 7、埋葬蟲沿海拔梯度分布機率圖

2013 年的分布資料圖，虛線為紅胸埋葬蟲(n=26)，實線為尼泊爾埋葬蟲(n=26)。

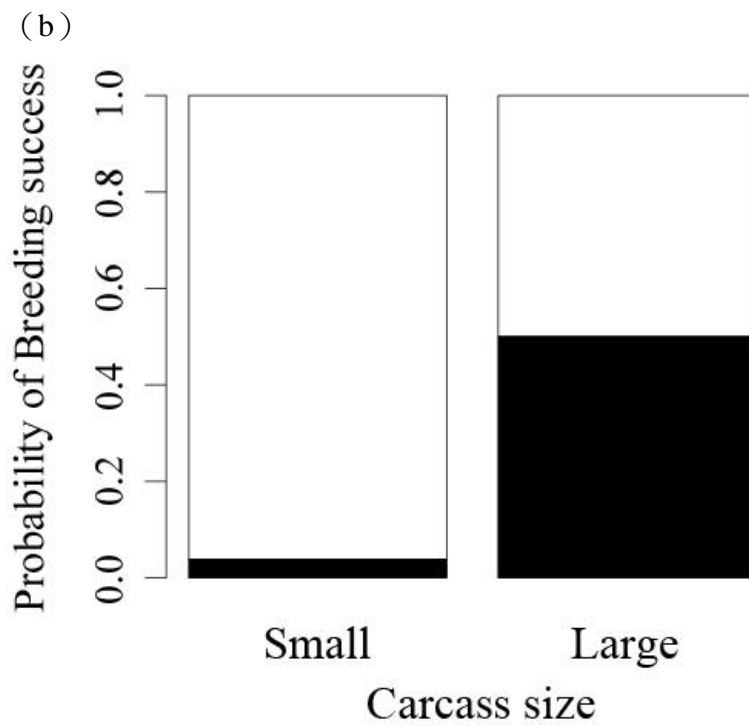
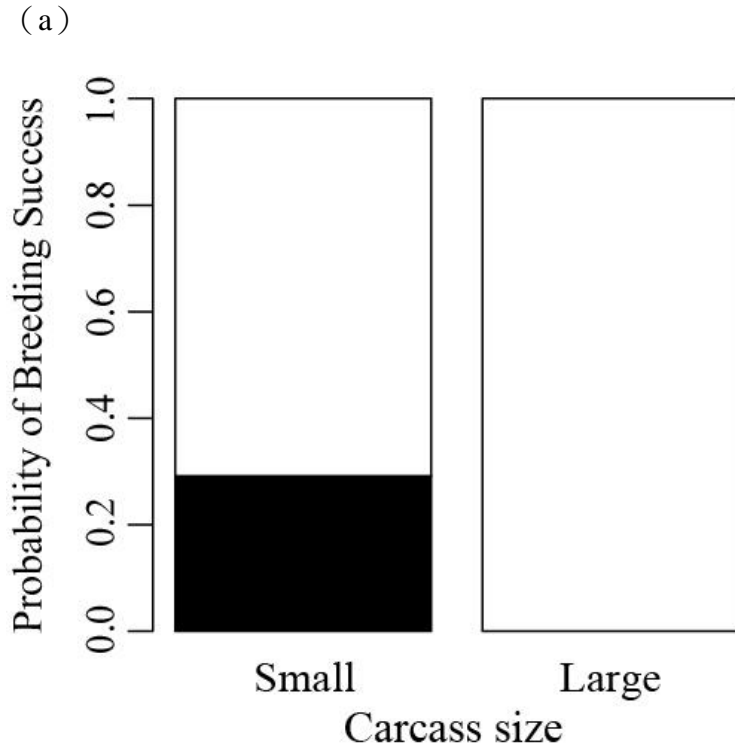


圖 8、埋葬蟲於不同大小屍體上的繁殖成功率

小屍體 (small) 為 75 ± 7.5 克的大鼠，大屍體 (large) 為 1.5 ± 0.15 公斤的蛋雞。

圖 (a) 為尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率。圖 (b) 為紅胸埋葬蟲的繁殖成功率

($n_{\text{small}}=79, n_{\text{large}}=47$)。

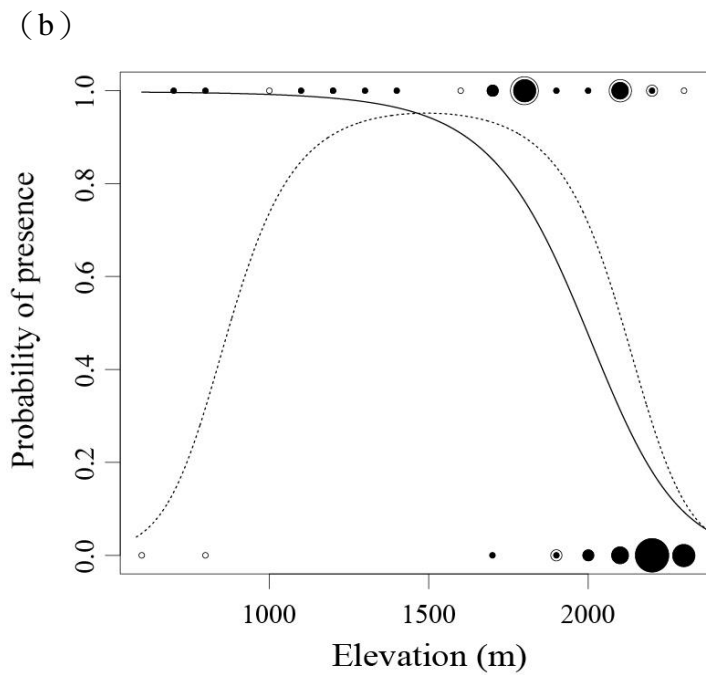
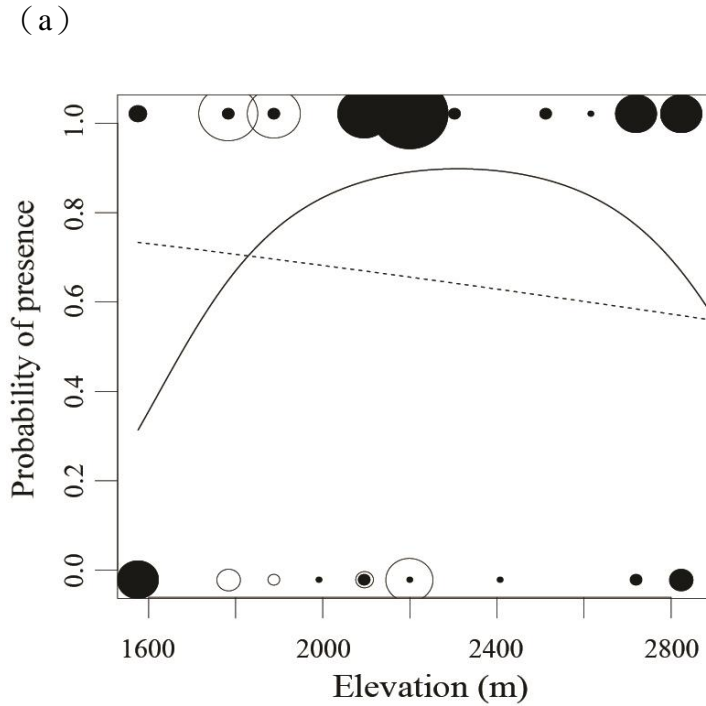


圖 9、埋葬蟲於不同棲地類型沿海拔梯度的出現機率

圖中實線與實心點代表森林地樣區，虛線與空心點代表開闊地樣區，資料點大小代表樣區中樣點數量，點位大小越大代表樣區內樣點數越多。圖 (a) 為尼泊爾埋葬蟲的出現機率 ($Elevation^2 \times Habitat\ type, P=0.007, n=123$)，圖 (b) 為紅胸埋葬蟲的出現機率 ($Elevation^2, P<0.001, Habitat\ type, P=0.465, n=65$)。

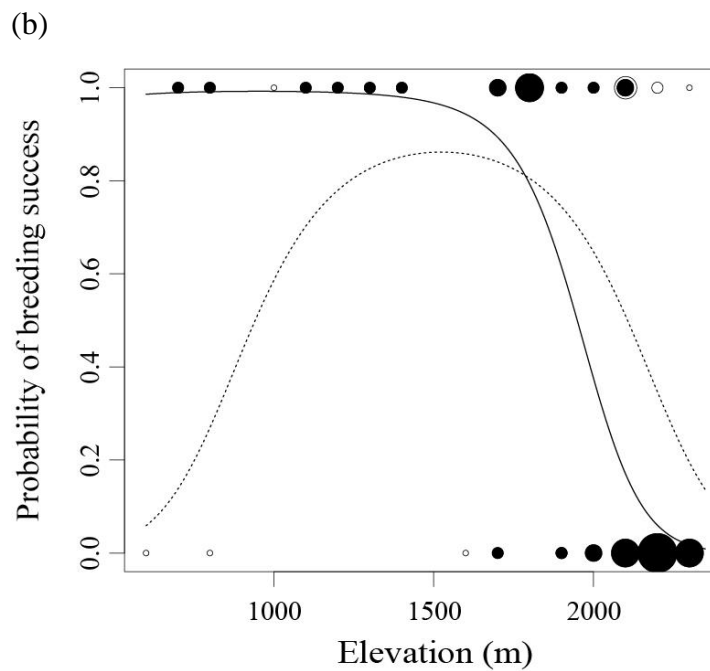
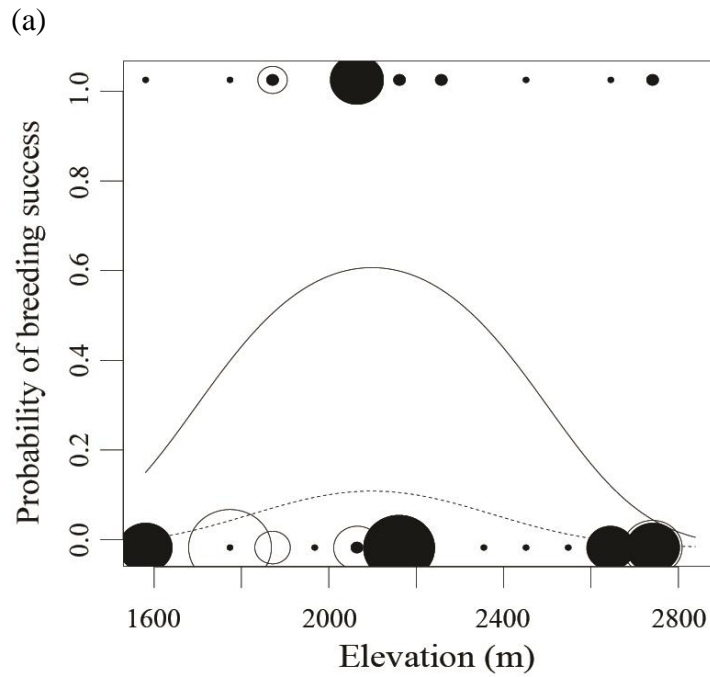
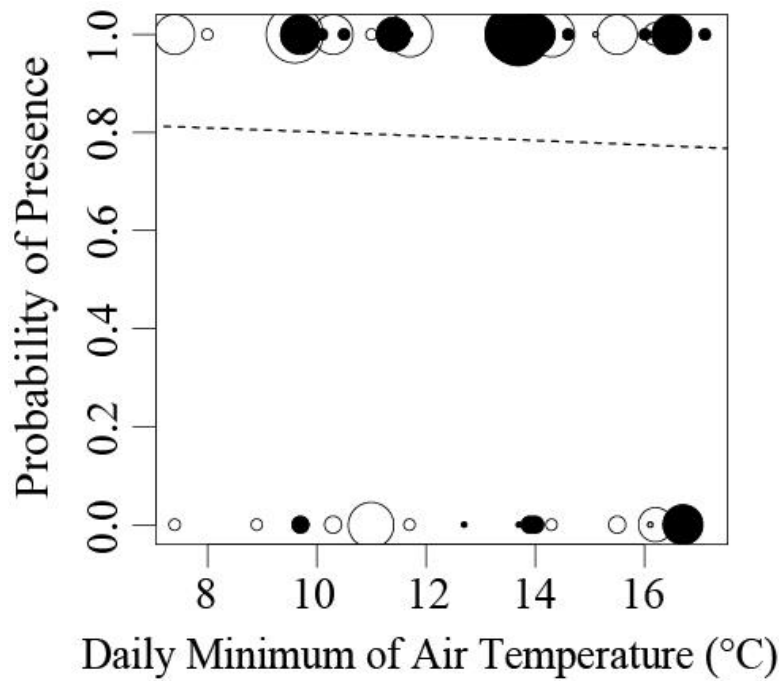


圖 10、埋葬蟲於不同棲地類型下沿海拔梯度的繁殖成功率

圖中實線與實心點代表森林地樣區，虛線與空心點代表開闊地樣區，資料點大小代表樣區中樣點數量，點位越大表示樣區內樣點越多。圖 (a) 為尼泊爾埋葬蟲的繁殖成功率 (Elevation², P=0.033, Habitat type, P=0.012, n=123)，圖 (b) 為紅胸埋葬蟲的繁殖成功率 (Elevation², P=0.001, Habitat type, P=0.407, n=65)。



(a)



(b)

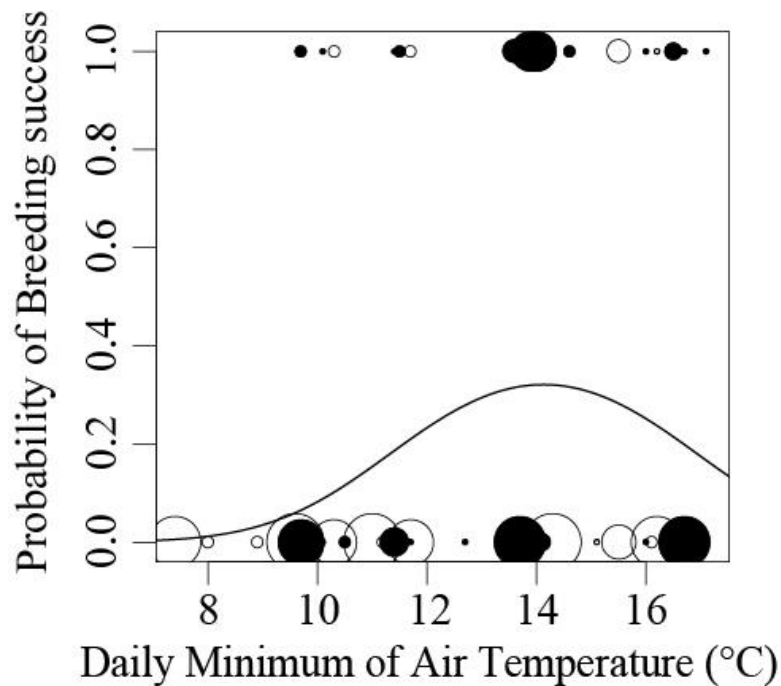


圖 11、尼泊爾埋葬蟲沿每日最低溫的出現機率及繁殖成功率
 圖中實心點代表森林地樣區，空心點代表開闊地樣區。圖(a)為出現機率(ATmin, $P=0.813$, $n=123$)，圖(b)為繁殖成功率(ATmin, $P=0.034$, $ATmin^2$, $P=0.87$, $n=123$)。

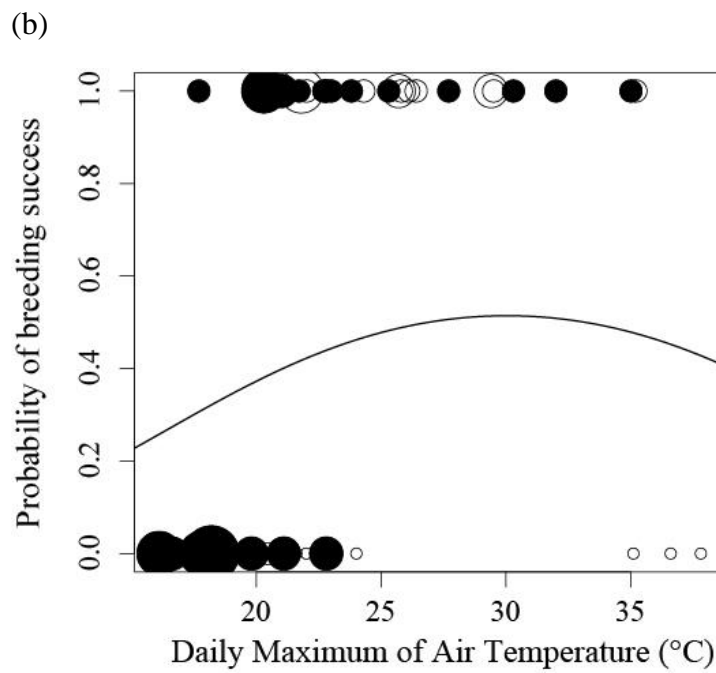
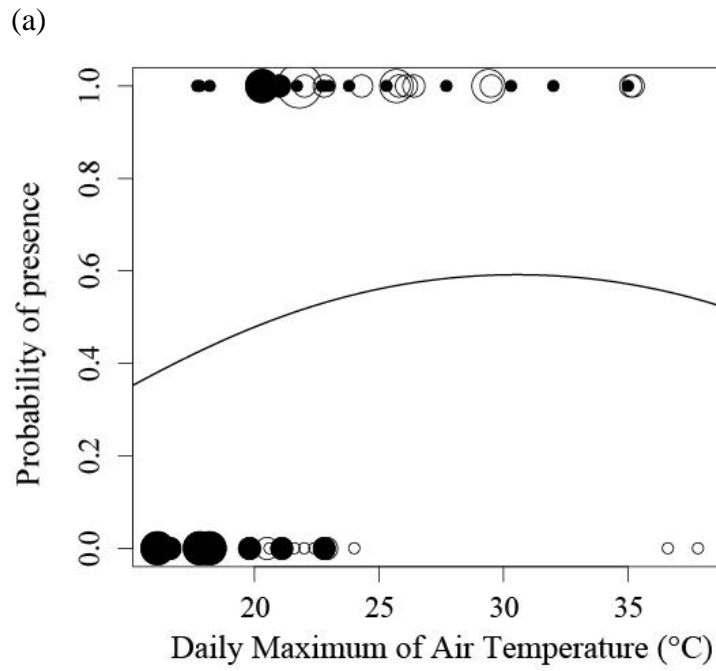


圖 12、紅胸埋葬蟲沿每日最高溫的表現

圖中實心點代表森林地樣區，空心點代表開闊地樣區。圖(a)為出現機率(AT_{max}^2 , $P=0.001$, $n=65$)，圖 (b) 為繁殖成功率 (AT_{max}^2 , $P<0.001$, $n=62$)。

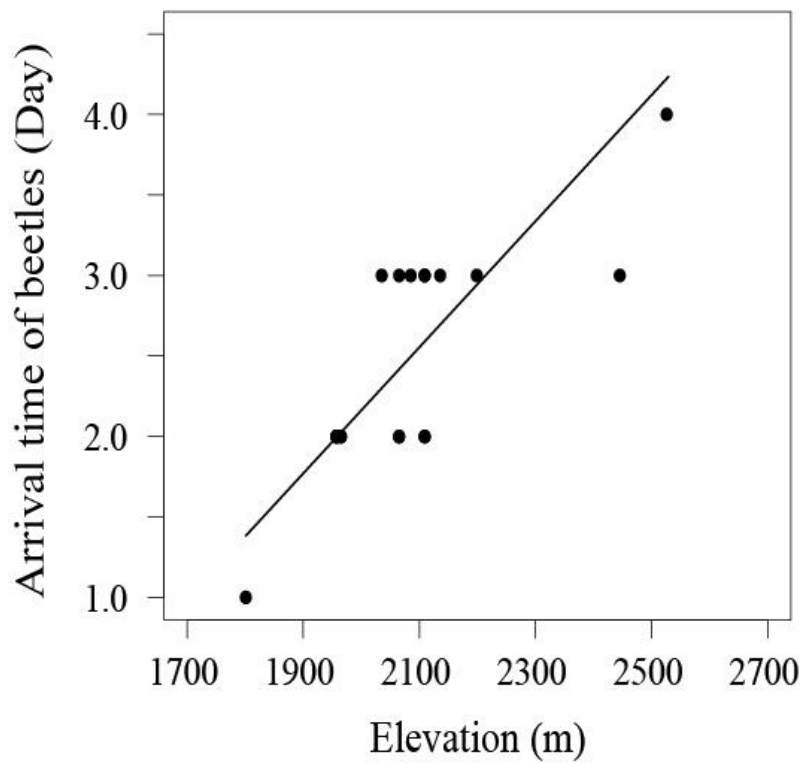


圖 13、尼泊爾埋葬蟲沿海拔梯度到達屍體的時間

尼泊爾埋葬蟲到達屍體的時間與海拔呈顯著正相關，越高海拔的地區尼泊爾埋葬蟲越晚到達屍體上 ($\chi^2=83.78$, d.f.=1, $P<0.001$, $n=21$)。

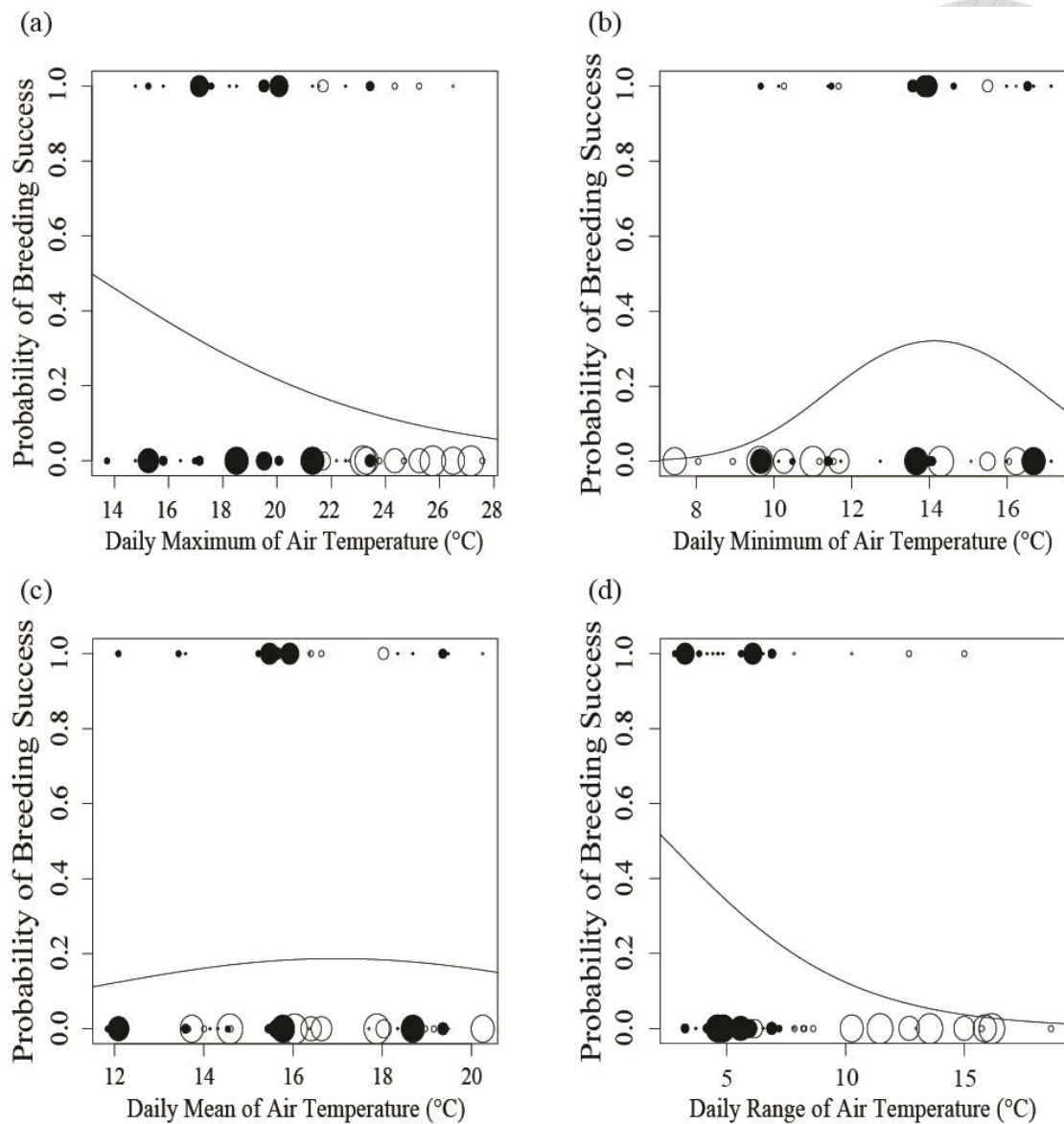


圖 14、尼泊爾埋葬蟲沿不同溫度因子梯度的繁殖成功率

圖中實心點代表森林地樣區，空心點代表開闊地樣區。圖(a)為每日最高溫，圖(b)為每日最低溫，圖(c)日均溫，圖(d)為日溫差的變化。除了日均溫外(圖(b))，其餘三個溫度因子與尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率間關係均達顯著，每日最低溫及日均溫與繁殖成功率間的關係為二次式，每日最高溫及日溫差與繁殖成功率間的關係為一次。

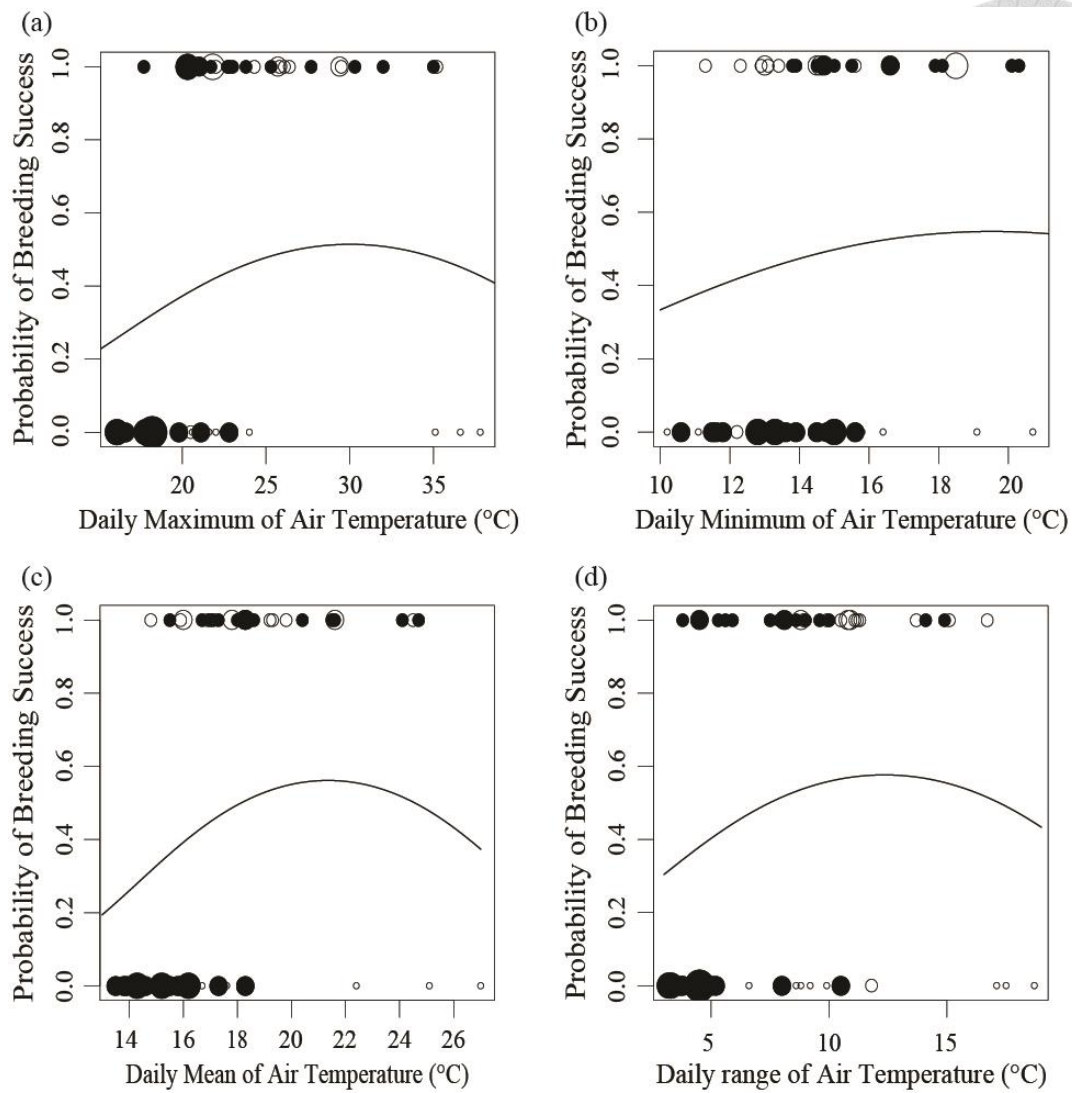


圖 15、紅胸埋葬蟲沿不同溫度因子梯度的繁殖成功率

圖中實心點代表森林地樣區，空心點代表開闊地樣區。圖(a)為每日最高溫，圖(b)為每日最低溫，圖(c)為每日均溫，圖(d)為每日溫差。四個溫度因子的二次式與繁殖成功率間的關係均達顯著。

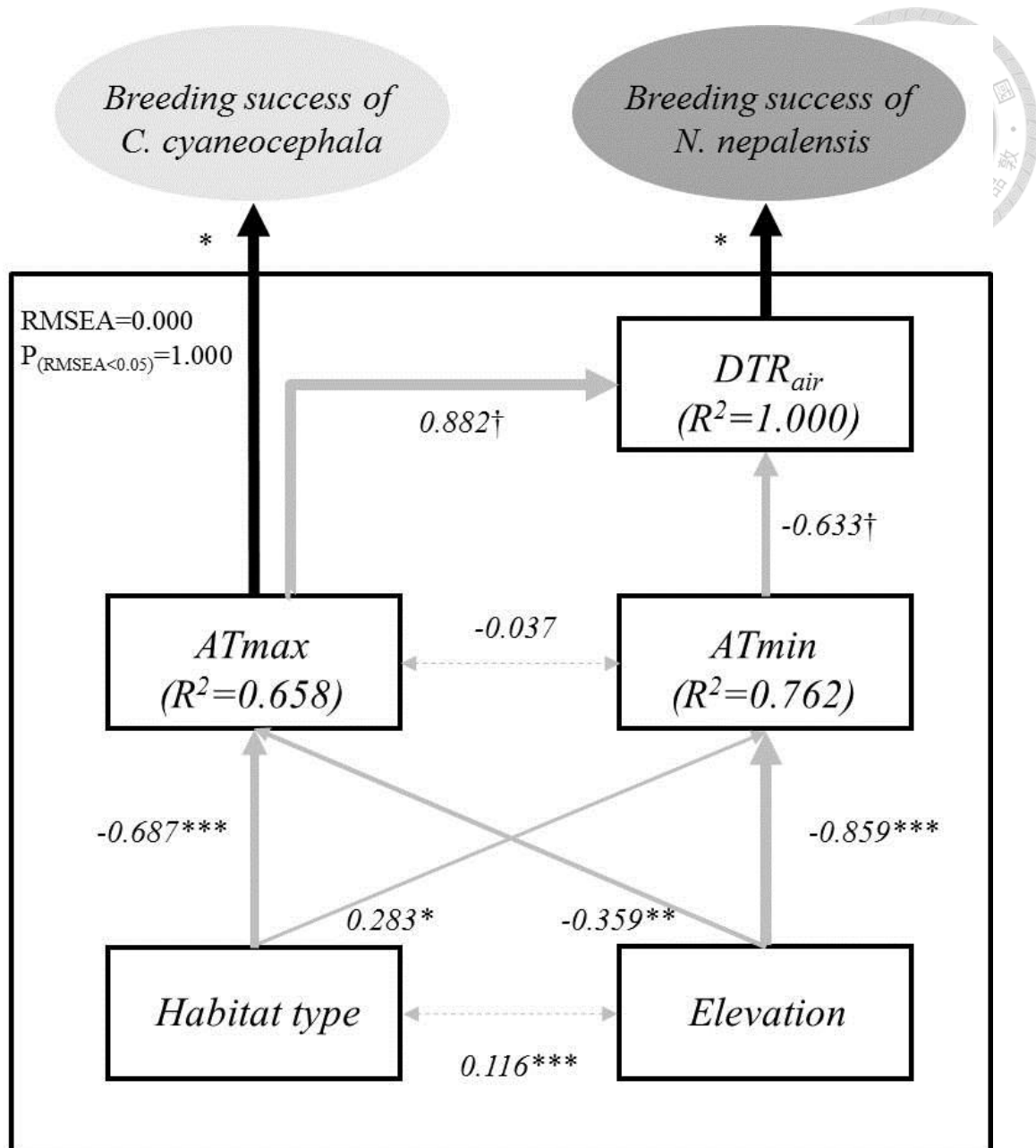


圖 16、環境因子與溫度因子對兩種埋葬蟲繁殖成功率的影響

圖中箭號所指為影響方向，粗細表示影響程度，按標準化之相關係數比例。實線箭頭連結表示兩者間達顯著相關以*表示顯著程度 (* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$)，虛線箭頭連結表兩者間無顯著相關 (†由於日溫差的計算為每日最高溫與每日最低溫之差，因此在 SEM 的分析中，我直接指定式子中每日最高溫的係數為 1、每日最低溫的係數為-1，因此呈現的相關係數為標準化之相關係數)。
 RMSEA 為此模型符合資料本體的程度，數字越小表示模型與資料越符合。

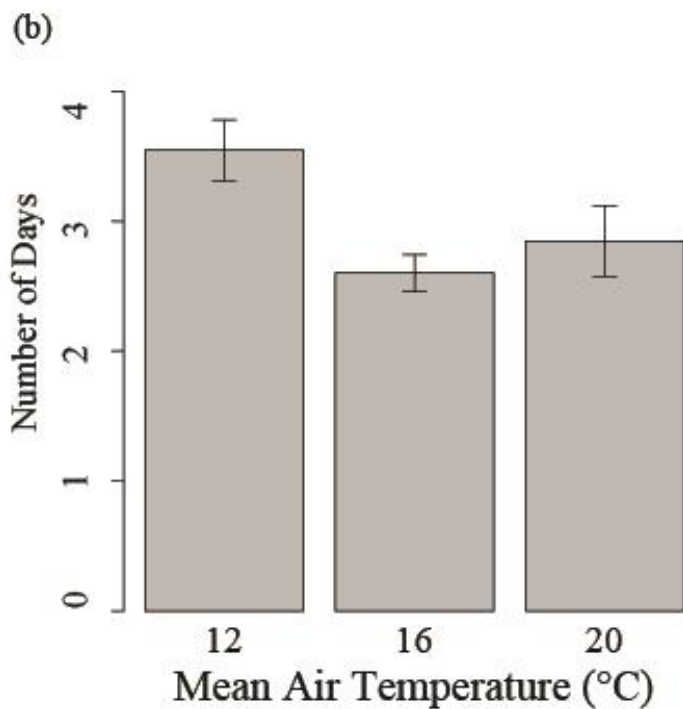
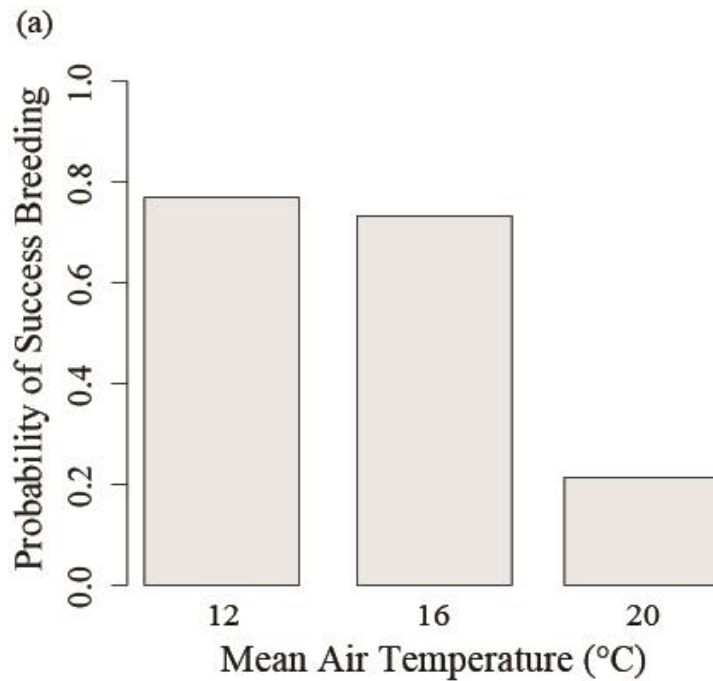


圖 17、尼泊爾埋葬蟲於不同溫度下的繁殖成功率以及埋入天數

圖 (a) 為室內實驗中，操作尼泊爾埋葬蟲於不同平均溫度下的繁殖成功率，埋葬蟲的繁殖成功率隨平均溫度上升而下降 ($P=0.019$)。圖 (b) 為尼泊爾埋葬蟲於不同平均溫度的操作下，成功將屍體埋入土中的工作天數，溫度越低埋葬蟲將屍體埋入土中的工作天數越多 ($P=0.002$)。