

研究對象

青背山雀屬於山雀科 (Family Paridae) 山雀屬 (geneus *Parus*)，為台灣特有亞種，是中高海拔常見的鳥類，王穎等 (1994)、黃正龍 (1996) 對青背山雀使用巢箱繁殖的情形作了初步研究，繁殖季主要為 3-7 月，平均窩卵數為 6.3 ± 0.71 個，平均雛數為 6.1 ± 0.6 隻，孵化率為 96.5%，離巢率為 96.5%，孵化期為 18~19 天，育雛期為 16-19 天 (王穎等 1994)，但個人觀察雛鳥離巢日皆為 21-23 天。巢箱中的巢形呈方狀，巢材組成以苔蘚類 (66.80%) 和獸毛 (33.20%) 為主。在育雛期早期主要由雄鳥擔任餵食的工作，雌鳥擔任較多孵雛和保暖之工作為主，育雛期中期以後，則雄雌鳥一起擔任餵食的工作。

青背山雀餵食雛鳥的食物主要是蠕蟲和毛蟲 (90.4%)，也有餵食其他昆蟲或蜘蛛，但頻率較小 (王穎等 1994)；食物大小方面，以 5-20mm 之長度的食物最多，較少有長於 20mm 的食物，在育雛期早期，親鳥餵食雛鳥的食物也比其他時期小 (黃正龍 1996)。

研究地點

研究地點位於太魯閣國家公園境內之關原地區，全區位於東經 121°19'45"~121°20'15"及北緯 24°11'00"~24°11'30"之間，介於畢祿山南麓與立霧溪上游之塔次基里溪之間，海拔 2300~2400 公尺，主要樣區位於省 8 號公路 116k 上、下坡之二葉松人造林，屬於林務局木瓜林區管理處經濟材造林地，主要樹種為台灣二葉松 (*Pinus taiwanensis*)，樹齡已超過 30 年，平均覆蓋度為 57 % ± 7.1 %，樹徑為 21.5 ± 5.0 公分，林中有少量之台灣紅榨槭 (*Acer morrisonense*)、大葉溲疏 (*Deutzia pulchra*)、高山槭 (*Quercus spinosa*) 及褐毛柳 (*Salix fulvopubescens*) 等灌喬木，林下則以五節芒 (*Miscanthus sinensis*)、玉山箭竹 (*Yushania niitakayamensis*) 為主，夾雜零星之紅毛杜鵑 (*Rhododendron rubropilosum*)、山薔薇 (*Rosa transmorrisonensis*)、咬人貓 (*Urtica thunbergiana*)；林木之間常有松蘿 (*Usnea longissima* Ach)、桑寄生、地衣等著生植物。

研究期間於樣區中曾聽見或目擊之哺乳動物為台灣小鼯鼠 (*Belomys pearsoni kaleensis*)、條紋松鼠 (*Tamias swinhoei formosanus*)、赤腹松鼠 (*Callosciurus erythraeus roberti*)、山羌 (*Muntiacus reevesii micrurus*)、台灣獼猴 (*Macaca cyclopis*)、台灣黑熊 (*Selenarctos thibetanus formosanus*)，在太魯閣國家公園高山地區基礎動物相調查報告 (吳海音等 2004) 中指出，於合歡山區出現的哺乳動物亦有黃喉貂 (*Martes flavigula chrysospila*)、華南鼬鼠 (*Mustela sibirica davidiana*)、鼬獾 (*Melogale moschata subaurantiaca*) 等小型食肉目動物，雖然於研究期間未曾於樣區中目擊上述動物，但巢箱中曾出現疑似華南鼬鼠之排遺，亦曾於巢箱內發現食蟲目動物之殘骸，觀察錄影中也有小型食肉目進入巢箱中捕食雛鳥的紀錄，此外，於研究期間亦曾於樣區中目擊高砂蛇 (*Elaphe mandarina takasago*)、臭青公 (*Elaphe carinata*) 等蛇類，並且有二次臭青公進入巢中捕食雛鳥的錄影記錄，因此本樣區使用巢箱繁殖之鳥類可能會受到哺乳類或蛇類的捕食。

研究方法

A. 巢箱設置

本實驗沿用黃正龍（1996）、林康酋（1999）於關原附近設置之 120 個巢箱，巢箱規格約為 14x15x20 公分，巢箱頂蓋可掀開以便於觀察，巢箱離地約 3 公尺，其間之距離約為 20~25 公尺，洞口皆朝南；樣區內 4 塊各約 1.5 公頃面積之林地，各設置 30 個巢箱。樣區中所設置的巢箱部分已老舊腐壞，無法為鳥類築巢所利用，有效之舊巢箱數為 72 個，因此研究者於 2004 年 1 月於原來巢箱之正下方重新設置 120 個新巢箱，所設置之新巢箱洞口依舊朝南，新巢箱高度（ 274.5 ± 22.5 公分）比舊巢箱（ 312.1 ± 22.5 公分）略低，同一編號之新舊巢箱於編號中以“(n)”或“(o)”下標區別，例巢#116 新巢箱記為巢#116_(n)，舊巢箱記為巢#116_(o)；另外，在關原加油站對面的森林步道設置 10 個新巢箱（樣區 A），觀雲山莊旁設置 17 個巢箱（樣區 B），有效新巢箱數為 147 個。

B. 繁殖概況及巢箱利用情形

於 2004 年、2005 年 1~2 月從事樣區整理和巢箱修補的工作，並於 2004、2005 年 4~8 月記錄鳥類的繁殖築巢行為，非繁殖季（9-3 月）每個月巡視樣區一次，以樣區中出現青背山雀第一個蛋定義為繁殖季的開始，繁殖季每週至少巡視一次，檢查時以折疊式鋁梯爬至該處觀察，在表格（附錄 2）中記錄動物排遺或巢材出現日期、蛋數、雛數及雛鳥日齡等繁殖情形，並盡量以數位相機加以拍照記錄巢材變化情形。

C. 親鳥個體辨識與雛鳥生長情形

a. 親鳥個體辨識

於雛鳥孵出後進行親鳥的捕捉，捕捉時，人員在巢箱附近等待親鳥入巢，以

手抄網套住巢箱後，另一人再爬至樹上由巢箱中捕捉親鳥，捕捉後將其套上色環和腳環，以電子秤（JASEVER，單位 g，有效位數至小數點下一位）及電子游標尺（Mitutoyo，單位 mm）進行測量，記錄個體之各項形值特徵，包括體重、喙長、喙寬、跗蹠長、全頭長、全身長、兩頰白斑長寬、腹部黑色縱帶長寬，並於頭部以無毒壓克力顏料標記輔助在影帶中的辨識。

b. 雛鳥生長情形

青背山雀育雛期雛鳥之日齡與其重要之形值變化整理如下：

以第一隻雛鳥孵出之當天的日齡記為第 0 天，雛鳥在日齡 5~6 天時翅之羽鞘（shaft）突出，7~8 日齡時尾羽之羽鞘突出且眼部之縫開始裂開，9~10 日齡時翅羽之毛開始自羽鞘突出，且眼睛已可張開，11~12 日齡時尾羽之毛自羽鞘突出，15~16 日齡時飛羽發育近完成。（黃正龍 1996，頁 10）

由於乞食行為可能因雛鳥感官發育的不同而有所差異，因此本研究欲以雛鳥眼睛張開後、感官發育較完全之育雛中後期（11~19 日齡）進行觀察，以減少雛鳥乞食行為差異在本質上的不同。在雛鳥孵出後 9 日齡將雛鳥套上色環，13 日齡套上鋁環，以利日後個體辨識，並於 13 日齡測量體重（weight）及跗蹠長（tarsus length）。

D. 錄影器材與影帶分析

a. 錄影器材架設

為了避免親鳥對錄影器材不習慣或警戒而影響其正常餵食行為，於孵卵期或育雛早期即架設小型監視器，將小型監視器用魔鬼氈黏附在巢箱蓋內側，以汽車電瓶作為電源，把訊號線連接至 DV（DCR-HC32, SONY）或 D8（TRV 740、TRV 340, SONY）錄影，將錄影機和電瓶放置在塑膠整理箱中藏於距離巢箱約 10 公尺的草叢內，於雛鳥孵出後第 11 天開始，每天早上 5 點至下午 6 點進行錄影直

到雛鳥離巢。所錄的影帶轉錄進電腦中，再使用繪聲繪影軟體（Ulead VideoStudio 7, 友立公司）分析。

b. 資料取樣

於同一樣區進行的平行研究之資料顯示（蕭明堂及王穎 2005），青背山雀於育雛第 11 天之後，以全天觀察和一天抽樣 3 小時之觀察，進行親鳥餵食頻率的比較，結果餵食頻率不會因資料來源而有差異，且親鳥性別和資料來源之間並無交互作用。此外，本種於 9 日齡以後，雌鳥已不需要在白天孵雛（brooding），可分擔餵食的工作（黃正龍 1996），雌鳥較不會因孵雛工作而限制其時間分配，以致對雛鳥乞食行為變化無法做出反應，且與本種相近之大山雀，其餵食頻率亦在育雛中期以後以達漸近線（Smith et al. 1988）。因此，本研究於 11、13、15、17、19 日齡，每天上午、下午各抽樣 1.5 小時之錄影帶，輔以記錄表（附錄 3、附錄 4）進行行為觀察，抽樣時段為逢機，以免只觀察到某些時段、造成資料的偏差。

E. 名詞定義與計量計算方式

a. 餵食間隔（Between feeding interval, BFI）

從影帶中記錄親鳥性別、進出巢時間，同一隻親鳥該次進巢和上一次離巢的時間間隔，即餵食間隔，單位為秒，但其不符合常態分佈，因此進行統計分析前先以對數轉換，即 $\log BFI$ （Grieco 2002a）。

b. 上一趟餵食間隔、上一趟乞食強度

餵食間隔為雄雌親鳥各自計算，當一親鳥進巢時，代表一個餵食間隔的結束，因此該親鳥前一次進巢至該次進巢之間的餵食間隔，在本研究以「上一趟餵食間隔」($\text{pre-}\log BFI$)稱之，以和此親鳥在該趟餵食後的下一次進巢前之餵食間隔（下一趟餵食間隔，即 $\log BFI$ ）區別；而該親鳥前一次進巢時雛鳥的平均乞食強度以

「上一趟乞食強度」(pre-begging)稱之，以和該親鳥該次進巢時雛鳥的平均乞食強度(begging)作為區別。

c. 餵食聲(feeding call)：

親鳥回巢時，若雛鳥因已被餵飽而停止乞食，或者只有一兩隻雛鳥乞食，親鳥會發出短促的叫聲以刺激雛鳥張嘴，才能進行餵食(Grieco 2001)

d. 餵食頻率(feeding rate)之各項測量值：

1. **餵食趟數(trips)：**一隻親鳥進巢餵食至餵食結束出巢，定為一趟餵食(trip)
2. **食物大小(preysize)：**於親鳥進巢時，記錄螢幕上食物長度、寬度及該次餵食的親鳥之喙長，並以喙長作度量單位(黃正龍 1996)，再以食物長度和寬度乘積作為其食物大小之值(preysize)
3. **食物總量(food value)：**單位時間內親鳥餵食或雛鳥獲得食物大小之合計
4. **餵食趟數/時(trips/hr)：**每小時餵食趟數
5. **食物總量/時(food value/hr)：**每小時餵食食物量
6. **食物大小/餵食趟數(preysize/trip)：**每趟食物大小
7. **餵食趟數/時*隻(trips/hr*nestling)：**每小時每隻雛鳥獲得餵食趟數
8. **食物總量/時*隻(food value/hr*nestling)：**每小時每隻雛鳥獲得食物量

e. 食物種類

記錄食物種類，並計算每個食物種類的比例；食物種類乃由影帶中可辨識食物之畫面判斷，將食物分為7類：毛蟲類、蛹或成蟲腹部、鱗翅目成蟲、碎屑狀或黏稠狀食物、蜘蛛、蟋蟀類、未知食物。

1. **毛蟲類：**鱗翅目幼蟲等；
2. **蛹或成蟲腹部：**包含蛹、蜂類及蟬類成蟲的腹部，由於親鳥可能在獵捕到這類食物後先在巢外進行處理、去除可能傷害雛鳥的部分後才帶回巢中，因此這類食物僅為成蟲身體的一部分，在錄影光源不定且餵食時間短暫的情形下無法區分此類食物，因此將之歸為同類；
3. **鱗翅目成蟲：**為蛾類或蝶類仍帶有翅之個體；

4. 碎屑狀或黏稠狀食物：為不定型之食物，親鳥會分為多次餵食、分給不同的雛鳥，親鳥進巢時可見其嘴中帶有食物，但通常體積小於喙長，食物餵入前雛鳥嘴中並無食物，餵入後雛鳥嘴內沾有深色物體或透明稠狀物但仍會繼續乞食，有時餵食後親鳥嘴上仍沾會有黏稠狀物體，由於並未於野外觀察親鳥覓食的過程，無法確認此類食物來源，因此將之歸為一類；

5. 蜘蛛：蜘蛛；

6. 蟋蟀類：包含蟋蟀或螽蟴；

7. 未知食物：包含無可辨識之畫面的食物、無法歸至上述分類中之少數食物。

青背山雀為每次只帶一項食物回巢的物種，在觀察中，除了碎屑狀或黏稠狀食物會分給一隻以上的雛鳥外，每次回巢每個食物只會餵食給一隻雛鳥（蕭明堂及王穎 2005）。

由於每卷錄影帶中親鳥第 1 次進巢時，無法得知其上一趟餵食間隔，因此食物大小與食物種類之分析，只以每卷錄影帶每隻親鳥的第 2 趟餵食開始，資料才列入分析中。

f. 雛鳥行為：

1. 平均乞食強度 (begging intensity/nestling)：每隻雛鳥乞食的強度依其姿勢分為 5 級，0=安靜、未張嘴；1=些微張嘴，嘴微張僅見狹窄開口且僅持續 1-2 個畫格；2=持續張嘴 2 個畫格以上，頸部未完全伸直；3=持續張嘴且頸部完全伸直高過巢杯邊緣；4=包含 3 的動作且有鼓動翅膀（Köllicker et al. 1998）。在一趟餵食中，於親鳥進巢至餵食前這段時間中，記錄各雛鳥最大的乞食強度，再以各雛鳥乞食強度加總除以雛數，即為平均乞食強度。

2. 乞食雛鳥百分比 (beg proportion)：該趟餵食中，於親鳥進巢至餵食前這段時間中，有張嘴乞食的雛數除以該巢雛數，其為百分比資料，將先以 arcsin 轉換後才進行分析

3. 乞食順序 (start rank)：雛鳥張嘴乞食之順序，最早是 1，依次下去為 2、3、...

4. 餵食前雛鳥和親鳥間的距離 (distance rank)：親鳥餵食前，親鳥與雛鳥喙長間的距離來換算成相對距離之等級，最靠近親鳥的雛鳥記錄為”1”，依次下去為 2、3、...

5. 乞食高度 (height rank)：為雛鳥乞食時，個體間相對的高度，最高是 1，依次下去為 2、3、...

6. 被餵食的雛鳥：為最後獲得食物的雛鳥個體。

平均乞食強度與乞食雛鳥百分比為評估一巢雛鳥乞食行為的絕對性指標，在探討雛數之影響和飢餓操作實驗的行為檢測中均使用，而乞食順序、雛鳥和親鳥間的距離和乞食高度都皆為等級的相對性指標，僅於第三部分比較禁食雛鳥和未禁食雛鳥的乞食行為所使用，在影帶中都是於親鳥在巢杯邊緣靜止不動、要瞄準目標 (aiming phase) 時測量 (Smith & Montgomerie 1991)，且只計算有乞食個體之等級 (如果有 4 隻雛鳥乞食，等級由 1 至 4；如果只有 3 隻雛鳥乞食，等級由 1 至 3)，若兩隻雛鳥的等級相同時 (如：同時開嘴乞食、和親鳥之距離相同或乞食時高度相當)，則取其平均數，兩隻皆記錄為”1.5”，之後的雛鳥則記錄為”3”，由於在每趟餵食中，張嘴乞食的雛數不同而無法相互比較，將所記錄到等級指標 (rank') 藉由公式 $\text{rank}' = (\text{rank} - 1) / (\text{number that begged} - 1)$ 標準化 (Smith & Montgomerie 1991)，標準化後之等級指標介於 0 和 1 之間。

g. 禁食雛鳥 (deprived nestling)：飢餓實驗中，由巢中取出禁食的雛鳥。

h. 未禁食雛鳥 (control nestling)：飢餓實驗中，留在巢中未被禁食的雛鳥。

F. 飢餓操作實驗

於 2005 年進行飢餓操作實驗，共操作 4 巢雛鳥 (巢#25_(o)、巢#85_(o)、巢#97_(o)、巢#116_(n))，其中雛數為 6 有 3 巢，雛數 5 有 1 巢，在 16 日齡時進行。在探討飢餓操作對雛鳥乞食行為影響時，只操作部分雛鳥的飢餓程度，在飢餓操作中仍會進行原巢內錄影觀察，以瞭解巢內未禁食雛鳥在飢餓操作中的乞食行為及獲得餵

食的情形，是否會影響到操作後的乞食行為，因此實驗分為操作前、操作中和操作後三階段進行。操作前（pre-）：在未干擾的情形下錄影 1.5 小時作為操作前資料。操作中（fasting）：未干擾的情形下錄影 1.5 小時後，排除巢中體型最大和最小的雛鳥，於巢中隨機選擇 2 隻雛鳥（deprived nestling, 禁食雛鳥）移入空巢箱中，在空巢箱中放入未使用的苔蘚巢材，並在巢杯底部放置暖暖包以維持雛鳥的保暖，靜置在巢的附近 3 小時進行飢餓操作，同時仍進行原巢內未禁食雛鳥（control nestling）的錄影。操作後（post-）：飢餓操作 3 小時後將禁食雛鳥放回巢中錄影觀察 1.5 小時。

人為干擾會使雛鳥放回巢後出現安靜、蹲伏於巢杯底部的行為（個人觀察），此情形類似雛鳥在躲避天敵的反應（Moreno-Rueda 2005），因此於人為干擾結束後，當親鳥回巢時雛鳥會保持安靜而不乞食，親鳥通常會發出餵食聲來刺激雛鳥乞食，此情形在人為干擾結束、親鳥回巢餵食 1-2 趟之後，雛鳥即恢復正常乞食行為，或者於干擾結束後 10 分鐘左右開始出現一般的理羽、休息等行為（個人觀察），因此於飢餓實驗之操作中及操作後的資料分析，是以人離開巢箱（干擾結束）後、親鳥回巢時，巢中有 3 隻以上雛鳥乞食才視為恢復正常行為的餵食，並以恢復正常乞食行為的第 2 趟開始進行資料取樣，記錄其後 1.5 小時內的乞食行為。

G. 統計分析

上一趟乞食強度對餵食間隔的影響，及上一趟餵食間隔對食物大小的影響分析，是以巢（nest）為隨機效果，使用混合線性模式（mixed model）進行分析，並檢測雛數、雛鳥日齡（day）及親鳥性別（sex）對上一趟餵食間隔和食物大小的影響，在加入可能的交互作用後，以模式之 BIC 值（Bayesian information criterion）最低者為最佳解釋模式。

在判定不同雛數中，親鳥能力是否可以補償及乞食行為是否受到雛數影響

時，是以 BIC 值來決定是否採用該模式 (Neuenschwander et al. 2003)，當檢測統計假說為”親鳥能力可以完全補償”或”乞食行為不會受到雛數影響”時，在餵食頻率或乞食行為之檢測中加入雛數並不會成為更適合的解釋模式，因此在”未加入雛數”和”加入雛數”兩個模式皆計算出 BIC 值後，以 BIC 值較小者為較佳之解釋模式，並以二者 BIC 值的差異來決定”顯著”與否，若二者的 BIC 值之差異在 2-6 之間表示”支持”，在 6-10 之間則是”強烈支持”該模式；對於不同操作狀態 (status) 中，親鳥能力是否可以補償和乞食行為是否受到操作影響的檢測方法亦相同。BIC 值的算法如下：

$$BIC = n * \log(1-R^2) + pk * \log(n)$$

n = sample size

R^2 = unadjusted R^2 of the model

pk = df of the model (Neuenschwander et al. 2003)

分析時也放入雛鳥日齡、親鳥性別，並加入可能的交互作用，同時也以線性模式之 AIC 值、SBC 值、 C_p 值等模式選擇指標較低者作為較適合之模式 (Kutner et al. 2005)，此三項指標之算法與 BIC 值算法類似，其差別在加入因子時之處罰項計算方式不同 (附錄5)，而較佳模式中未包含之因子為較無影響之因子；選出最佳解釋模式進行 repeated measure ANOVA，再針對該有顯著影響因子中之各個分組進行 Tukey test，確認各分組間的差異來源；對於有興趣但未被選入之因子，仍會檢視其在該模式中之影響。

在雛鳥身體狀況的分析中，由於雛數 3 和雛數 5 各只有 1 巢可進行形值分析，分別和雛數 4、雛數 6 的資料合併為小巢 (small) ($N=4$)、大巢 (large) ($N=6$)。以雛鳥跗蹠長對體重做簡單線性迴歸 (simple regression)，取其殘差 (residual) 作為雛鳥身體狀況指標 (nestling condition index, Neuenschwander et al. 2003)，在小巢和大巢間做體重、跗蹠長及雛鳥身體狀況指標之 t-test。此外，在雛數較多的巢中，若因攪擾競爭較激烈，可能會使雛鳥身體狀況差異較大，因此將以各巢體重、跗蹠長、身體狀況指標之 SD 在小巢和大巢間做 t-test 比較。

混合線性模式採用 SAS 之 proc mixed (SAS.8.0, SAS Institute Inc.) 進行分析，其餘統計皆使用 JMP 5.01 (SAS Institute Inc.) 軟體，文中若未特別註明，則平均值皆以 $\text{mean} \pm \text{SD}$ 表示。