



國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

金門栗喉蜂虎生殖群規模對生殖成功之影響

Effects of Colony Size on Breeding Success of Blue-tailed Bee-eaters (*Merops philippinus*) in Kinmen

林昀萱

Yun-Xuan Lin

指導教授：袁孝維 博士

Advisor: Hsiao-Wei Yuan, PhD

中華民國 111 年 6 月

June, 2022

致謝

一切的開頭，要感謝袁孝維老師提供機會，讓我在大三的夏日認識了美麗又呆呆笨笨的栗喉蜂虎，以及充滿風與沙的金門。我從老師身上學到的，不只是做研究，還有許多做人處事的道理。雖然不敢說自己在這幾年間成長了許多，但也漸漸了解到，若不是您先幫我們把道路打點好，我們絕對不可能這樣順利的完成制定的研究計畫。謝謝金管處對我們野外工作的支持，以及長期對栗喉蜂虎保育的貢獻，沒有這些努力就不會有現在的夏日精靈。尤其感謝淑靈姐和永洲哥，總是配合我們的行程，並想方設法幫我們解決難題。謝謝三位口委老師，王穎老師將論文的架構翻新，變得更為通順和符合邏輯；丁宗蘇老師針對統計及格式，給予我許多建議；蔡若詩老師在細部的段落和文字提供很大的幫助，並指出哪部分要再補充。

大大大感謝帶我入坑，並繼續和我一起待在坑底四年的瀚柏大大，究竟明年還會是張博還是張董，會不會再去抓蜂虎就讓我們拭目以待 XD 來金門幫忙的小工：子淇、小黑、趙萱、育興、馨予和季平，沒有你們我大概會看照相機影片看到眼睛脫窗，相信栗喉蜂虎有好好療癒你們的夏天。謝謝 308312 的大家，特別是辛苦勿學長幫我從頭到尾順過論文，惠如幫我處理大大小小的採買及公文申請，希望嗶蟹你們會喜歡。欣翰、昶詠、趙萱、周安、欣澄和 Raj，不管是講幹話或是各種幫忙，是你們讓 308 成為一個溫馨的地方。急救小站的正安、好蓮和思辰，真的是寫論文日子裡的一大支柱，大家都一起畢業真是太好了~還有聊天好夥伴兼預口試口委亦欣、Desmond 和睿騏。

謝謝永遠支持我的家人，我知道不是每個家庭都能接受小孩每年跑去金門一個多月，就算你們應該還是沒有很懂我在研究什麼 XD，但總之家庭群組偶爾會出現可愛鳥鳥的照片<3

最後的最後，謝謝自己，你是最棒的。

獻給金門涼爽的风，笑口常開的风獅爺，以及隨風嬉戲的蜂虎





摘要

栗喉蜂虎 (*Merops philippinus*) 是金門的夏候鳥，由於金門為牠們在台灣唯一的繁殖地，金門國家公園管理處於 2002 年開始為牠們營造人工生殖坡面。本研究欲了解生殖群規模不同，是否會對天敵有不同的吸引力，進而對栗喉蜂虎的生殖表現造成影響；此外也探討人工坡面的形質如何影響栗喉蜂虎的生殖表現。本研究於 2016、2020 及 2021 年 6-7 月，量測慈湖三角堡、青年農莊和青青農場裡各人工坡面的形質（巢間距離、坡面高度、裸露帶寬度與最近高點距離），共調查 21 個栗喉蜂虎生殖群的生殖成功、個體產出子代數與個體離巢時間；另於 2020 和 2021 年 6-7 月，監測天敵（鼠與蛇類、鳥類）在各坡面出現的頻率。

21 個生殖群規模在 2-560 巢之間，我發現 12 個生殖群整體生殖成功高於 90%，顯示在調查期間生殖成功和生殖群規模無顯著關係 ($r^2=0.0721$, $p=0.239$)。然而生殖群規模增加，個體平均產出子代數減少 ($p=0.011$)，且有較早離巢的趨勢 ($p=0.032$)。在天敵監測結果，鼠與蛇天敵出現頻率極低 (0-0.08 隻次/天)，鳥類天敵出現頻率則與生殖群規模呈顯著正相關 ($r^2=0.4266$, $p=0.0213$)。在坡面形質部分，產出子代數與坡面高度 (1.7-4m) 呈顯著正相關 ($p=0.008$)，離巢時間則與最近高點距離 (0.5-31m) 呈現顯著負相關 ($p=0.011$)。鼠與蛇類天敵為主要影響栗喉蜂虎生殖成功的因子，本研究推測鼠與蛇出現與否和周遭環境有關，而與生殖群規模無關。分析結果與野外觀察經驗皆顯示，栗喉蜂虎優先選擇高度高或面積大的坡面，一方面是大坡面有較多棲地忠實性個體而產生較強的社會性吸引，另一方面是由於大坡面及大生殖群較能減少天敵威脅，使栗喉蜂虎容忍生殖群規模大帶來的缺點，如體外寄生蟲與疾病。藉由了解生殖群規模對栗喉蜂虎生殖表現的影響，除了提供坡面營造建議，更期望運用於其他集體營巢鳥種的棲地經營管理。

關鍵詞：集體營巢、天敵、子代數、棲地經營管理

Abstract



Blue-tailed Bee-eaters (*Merops philippinus*) are summer migrant birds on Kinmen island. Since Kinmen is their only breeding area in Taiwan, Kinmen National Park has been building artificial sand slopes to facilitate the burrow for breeding since 2002. The purposes of this research are to understand the relationship between the colony size and breeding performance of Blue-tailed Bee-eater whether predators are likely to appear more in bigger colonies, and to comprehend how artificial slope characteristics influence their breeding performance. Data was collected from 21 breeding colonies, located in Triangle Fort, Qingnian Farm, and Qingqing Farm during June to July of 2016, 2020, and 2021. Breeding success, fledging number, fledging date, and morphology parameters were included. Frequency of predators (rodents, snakes, and predatory birds) appearance was monitored in years 2020 and 2021.

The range of colony size in this study was 2-560 nests per colony. There was no statistically significant correlation between colony size and breeding success since the success rates of 12 colonies were higher than 90% ($r^2 = 0.0721$, $p = 0.239$). In contrast with an increasing colony size, the average fledging number decreased ($p = 0.011$), and fledging date became earlier ($p = 0.032$). Rodent and snake predators were remarkably low in terms of appearance frequency (0-0.08 individual per day). Nonetheless, avian predator appearance frequency had positive correlation to the colony size ($r^2 = 0.4266$, $p = 0.0213$). Fledging number was positively correlated with slope height (1.7-4m) ($p = 0.008$) and fledging date was negatively correlated with the distance to the nearest tree (0.5-31 m) ($p = 0.011$). Predators, such as rats and snakes, was the main factor affecting reproductive success of Blue-tailed Bee-eater. Their presence was considered to be related to the surrounding environment rather than colony size. Both analysis results and field observations suggested that Blue-tailed Bee-eaters preferred taller and larger slopes. Majority of the bee-eaters are more attracted to the larger and taller slopes due to site

fidelity and social attraction characteristic. Furthermore, predator avoidance allows them to tolerate the disadvantages caused by larger colony size, such as ectoparasites and disease. By understanding the effects of colony size on the reproductive performance of Blue-tailed Bee-eater, this research not only provides advice on slope building, but also could be applied to habitat management of other colonial breeding birds.

Keywords: colonial breeding, predator, fledging number, habitat management

目錄



前言	1
研究方法	7
一、研究物種	7
二、研究樣區	7
三、生殖監測	8
四、天敵監測	10
五、坡面形質量測	10
六、統計方法	11
研究結果	13
一、生殖群規模與坡面形質	13
二、生殖表現	13
三、天敵出現頻率	14
討論	15
一、生殖群規模與坡面形質	15
二、天敵影響	16
三、生殖群規模的負面影響	17
四、經營管理	19
結論	21
引用文獻	22
圖	29
表	36
附錄	43

圖目錄

圖一、集體營巢鳥種生殖群規模與生殖成功理論關係圖	29
圖二、金門栗喉蜂虎營巢地地理位置圖	30
圖三、生殖群規模（對數）與整體生殖率分布圖	31
圖四、生殖群規模（對數）與鼠和蛇類天敵出現頻率關係圖	32
圖五、生殖群規模（對數）與鳥類天敵出現頻率關係圖	33
圖六、2016-2021 年人工坡面各樣區巢數及百分比變化圖	34
圖七、2015-2021 年 7、8 月離巢幼鳥體重分布圖	35





表目錄

表一、2016、2020 與 2021 年 21 個生殖群的規模與整體成功率	36
表二、2016、2020 與 2021 年 21 個生殖群的坡面形質	37
表三、以 GLMM 分析 21 個生殖群生殖成功與生殖群規模的關聯.....	38
表四、以 GLMM 分析生殖成功與表中各項固定因子的關聯.....	39
表五、以 GLMM 分析產出子代數與表中各項固定因子的關聯.....	40
表六、以 GLMM 分析離巢時間與表中各項固定因子的關聯.....	41
表七、2016 年鼠與蛇類天敵被觀測隻次	42

前言



鳥類為了成功的繁殖發展出多樣化的策略，集體營巢 (colonial breeding) 為其一。集體營巢鳥種約佔全世界鳥種的 13% (Lack, 1968)，其中又以海鳥居多，與單獨營巢相比，這種行為帶來的優點主要為：降低天敵威脅、提高餵食效率，與提供配對場域 (Brown & Brown, 2001)。集體營巢能降低天敵的威脅，生殖群 (breeding colony) 內的成鳥藉由輪流警戒及共同滋擾 (mobbing)，避免獵食者捕食造成生殖失敗 (Roberts, 1995；Brown & Brown, 1996；Arroyo, 2001)，且越大規模的群體有越明顯的稀釋效應 (dilution effect)，可以減少自身幼雛被捕食的風險。集體營巢有助於資訊交換，成鳥合作覓食增加搜索的面積，使取得食物的效率提升 (Ward & Zahavi, 1973)，部分鳥種有幫手制度 (helpers)，增加雛鳥的食物供應來源 (Legge, 2000)。集體營巢也提供了尋找配偶的場域 (Beehler & Foster, 1988；Draulans, 1988)，對於遷徙性的鳥種，能減少能量消耗。此外，部分鳥種的集體營巢行為還有維持體溫、增加幼鳥學習管道等好處。

至於集體營巢的缺點則主要分為：體外寄生 (ectoparasitism) 和疾病傳播、資源競爭、偶外配對 (extra-pair copulation) 三方面 (Brown & Brown, 2001)。普遍認為，規模越大的生殖群越有利於體外寄生蟲和疾病的傳播，寄主擁有更多合適的宿主能選擇，並且在巢密度高的大生殖群，傳播途徑縮短也會造成被感染機會增加 (Møller, 1987；Hoi, 1998；JohnC Coulson, 2002；Tella, 2002)。由於繁殖地中的資源有限，集體營巢會加劇種內資源競爭，包含空間資源與食物資源 (Møller, 1987；JohnC Coulson, 2002)。在配對方面，雖然集體營巢利於尋找配偶，但也增加了偶外配對的機會 (Møller, 1987；Hoi & Hoi-Letner, 1997)，部分鳥種更有種內托卵寄生 (intraspecific brood parasitism) 行為。另外鳥類群聚繁殖的鳴叫聲及排泄物，與單獨繁殖相比，更容易吸引天敵 (Mougeot & Bretagnolle, 2000)。

集體營巢產生的各種優缺點，會反映在鳥類的生殖表現上，如生殖成功 (reproductive success)、產出子代數量、子代離巢時間等，其中生殖成功最常被作



為評估鳥類適存度 (fitness) 與棲地品質的指標 (Johnson, 2007)。除此之外，鳥類本身會依據生殖成功的經驗來選擇棲地 (Beletsky & Orians, 1987; Danchin & Wagner, 1997; Switzer, 1997)，根據經驗的來源可以分為個體生殖成功 (individual reproductive success) 和整體生殖成功 (local reproductive success)。個體生殖成功是一種個人訊息 (personal information)，鳥類藉由自身過去的經驗，從嘗試錯誤法 (trial and error) 選擇合適的棲地 (Switzer, 1993)。整體生殖成功則是種社會訊息 (social information)，鳥類藉由觀察其他同種個體的生殖結果，評估是否應選擇相同的棲地 (Danchin et al., 1998)。對於個體而言，集體產生的利益大於損失，使生殖更容易成功，其他個體受到整體成功的經驗吸引，加入後形成一個穩定的生殖群 (Danchin et al., 1998; 2004)。不過 Rolland 等人 (1998) 認為，部分在海洋生活的鳥種因為繁殖棲地有限與食物分布不均，迫使牠們必須集體營巢，而造成在集體營巢時的生殖成功較單獨營巢時低。

如果生殖群體變大，生殖成功隨之上升，代表集體營巢產生的利大於弊，反之亦然 (Brown & Brown, 1996; Brown et al., 1990)。在大多數鳥種中，生殖群規模 (colony size) 與生殖成功的關係應該近似一個高峰居中的曲線 (圖一)，生殖成功會在生殖群規模位於中段時達到高峰 (Brown & Brown, 2001)。然而實際從野外收取的資料，因為樣本數較少、生殖群規模不夠大或範圍不夠廣等原因，很少能清楚地呈現出曲線關係並觀察到最合適的規模，使生殖群規模與生殖成功關係可以歸納為五種：(1) 正相關；(2) 負相關；(3) 無相關；(4) 曲線關係；(5) 其他。

生殖群規模與生殖成功有正相關往往歸功於迴避天敵的功能增加。以南極企鵝 (*Pygoscelis antarctica*) 而言，牠們在巢區的主要天敵為賊鷗 (Stercorariidae)，賊鷗會挑選巢區邊緣的雛鳥作為獵物，規模大的生殖群因邊緣巢佔整體巢數的比例相對低，且擁有較多有育雛經驗的成鳥，所以生殖較容易成功，蛋孵化的時間也較早 (Barbosa et al., 1997)。而有關黃爪隼 (*Falco naumanni*) 的研究顯示，隨著生殖群越大，生殖成功與成鳥存活率皆上升，因為成鳥會優先聚集在天敵少的區域繁

殖，且大的群體更容易避免被天敵捕食 (Tella, 1996)。同樣的現象也發生在海鷗 (*Larus canus*)，由於規模大的生殖群有較佳的滋擾效果，因此蛋被捕食的機率明顯較規模小的生殖群低 (Götmark & Andersson, 1984)。

生殖群規模與生殖成功呈現負相關，大多是因為受到某些限制因子的影響。在比較仙岩燕 (*Petrochelidon ariel*) 的 17 個不同規模生殖群後發現，限制因子為食物資源競爭。小生殖群的雛鳥可能會獲得較充足的食物，使存活率增加，隨著生殖群越大，不但失去幼雛的比例增加，雛鳥和親鳥的生理狀況皆變差 (Santema et al., 2009)。另外，李豪 (2009) 對棕沙燕 (*Riparia paludicola*) 的研究發現，天敵掠食為造成大生殖群生殖失敗的主因，推測大生殖群有容易吸引天敵的風險。此外在美洲崖燕 (*Petrochelidon pyrrhonota*) 的研究中，體外寄生蟲數量會隨著生殖群變大而上升，為限制生殖群規模發展的因子 (Brown & Brown, 1996)。

有些鳥種在不同規模生殖群中的生殖成功趨勢並不明顯。例如在阿德利企鵝 (*Pygoscelis adeliae*) 及巴布亞企鵝 (*Pygoscelis papua*) 中，天敵雖然頻繁出現在大生殖群，顯示有更多獵物與邊緣巢的大生殖群較容易吸引天敵，不過雖然被捕食的幼鳥數量很多，在整體幼鳥比例上卻只占一小部分，使得大生殖群的生殖成功未必低於小生殖群 (Emslie et al., 1995)。同樣沒有顯著趨勢的還有穴崖燕 (*Petrochelidon fulva*)，推測是觀察的族群不夠大，該研究中最大生殖群為 243 巢，而有被紀錄過的最大生殖群為 1500 巢，使生殖成功在現有生殖群規模中的變化不明顯，或是集體營巢的利益及損失在不同規模的生殖群剛好達到平衡所致 (Weaver & Brown, 2005)。

在少部分鳥種的研究中，可以觀察到生殖群規模在某一規模時，生殖成功最佳。例如在 Brunton (1999) 對白額燕鷗 (*Sternula antillarum*) 的研究中，150 巢為最合適的生殖群規模，此規模既能有效驅趕大多數種類的天敵，也避免吸引夜鷺 (*Nycticorax nycticorax*) 捕食。田鶉 (*Turdus pilaris*) 迴避天敵的能力同樣與生殖群規模呈正相關，幼雛及蛋被天敵捕食的比例因此減少，但由於生殖群越大，食物



資源的競爭越發激烈，使幼雛餓死的比例增加，整體上生殖群規模與生殖成功呈現曲線關係 (Wiklund & Andersson, 1994)。

紅嘴鷗 (*Chroicocephalus ridibundus*) 是較為特別的例子，在前後育雛階段呈不同的趨勢。在孵卵與幼雛剛孵化的期間，過高的營巢密度壓縮每一巢的食物及空間資源，使大生殖群中的雛鳥死亡率較高；然而在雛鳥成長期間，則有生殖群越大、生殖成功上升的趨勢。推測除了先前提過的迴避天敵功能外，紅嘴鷗也有共同覓食及交換食物資訊的行為，節省了單獨尋找食物的時間與能量，提高雛鳥存活率 (Peron, 2010)。

以上本文探討了鳥類集體營巢的利與弊，著重在生殖成功對於鳥類選擇群聚的影響，並列舉五種生殖群規模與生殖成功的關係。全世界蜂虎屬 (*Merops*) 有 28 種 (Clements, 2021)，其中超過三分之二有集體營巢行為。栗喉蜂虎 (*Merops philippinus*) 偏好集體營巢策略 (王力平, 2003)，每年 4-8 月在金門的海岸沙丘以及裸露坡面上繁殖，多對成鳥在同一坡面上各自挖洞養育後代，一個生殖群可以容納數個至數百個巢。金門因戰略位置重要，有很長一段時間海岸線佈滿地雷及壕溝，無人為干擾，加上充斥各種裸露沙波的地景，正好造就適合栗喉蜂虎集體營巢的棲地。自 1993 年解除戰地政務後，金門面臨快速開發的處境，為了維護栗喉蜂虎穩定的繁殖場域，金門國家公園管理處 (金管處) 遂於 2002 年建立人工棲地，達到物種保育的同時也保存金門特有的觀光資源。

由於建立人工棲地須先了解栗喉蜂虎的棲地偏好，前人對栗喉蜂虎的繁殖行為與棲地特質進行一系列研究。首先，研究人員發現牠們喜好在植被覆蓋度低的坡面上挖洞築巢，因為植被的根系會成為牠們在挖洞時的阻礙，且茂密的植被有利於蛇和老鼠等天敵躲藏與攀附 (王力平, 2003; Wang, 2009)。栗喉蜂虎會優先選擇坡面的中間位置築巢，利用增加天敵到巢洞的距離，提高抵達巢洞的困難度，以降低被捕食的風險 (王元均, 2006)。由於栗喉蜂虎的天敵主要從下方攀爬捕食，牠們更傾向選擇坡面高度高的巢位 (陳映嵐, 2010)。另外，蔡佩妤 (2007) 的研究



指出，栗喉蜂虎有棲地忠實性 (site fidelity)，部分個體在經歷成功的生殖後，隔年繁殖季會選擇與前一年相同的營巢地。若隔年回到原營巢地時，發現環境有劇烈的變化，親鳥就必須尋找新的地點 (王怡平，2005)，可能延遲進入繁殖期的時間，再次印證維持穩定棲地的重要。

基於上述研究，金管處於每年栗喉蜂虎繁殖季前後 (3 月及 11 月)，會將坡面上的植被剷除、翻攪沙土後再次壓實。在建立新的棲地時，也會以假鳥 (decoy) 與聲音誘引牠們。目前有 8 個穩定生殖群在人造坡面上繁殖，地點分布在西半島的慈湖三角堡，東半島的青年農莊、青青農場與船形堡周遭。雖然以建立穩定繁殖棲地的目標來說，這些經營管理方針取得了階段性的成功，然而天敵及人為因素等，依然對牠們的生殖帶來許多不確定的影響。例如 2019 年的青青農場因為人為活動太靠近坡面，使得半數栗喉蜂虎棄巢 (張瀚柏，私人通訊)；近年來金門土地開發與產業轉型，使得原本在海邊及農田築巢的栗喉蜂虎棲地減少。2019 年青年農莊與慈湖三角堡的族群約佔全島族群的 53%，不禁讓人產生是否會有過度集中的疑慮。接下來的營造策略，應該如何分配建造棲地的規模 (SLOSS)，是繼續擴大現有的坡面，建立更大的生殖群？或是在不同地方建立數個小坡面，利用小生殖群達到分散風險的作用？成為目前備受關注的議題。

為了瞭解建立大坡面對保育栗喉蜂虎的效益，釐清哪些因素可能會隨著栗喉蜂虎生殖群規模增減而改變，並且影響生殖表現有其必要。回顧先前探討的 5 種生殖群規模與生殖成功關係，可以發現天敵在大多數鳥種中，是主要造成生殖失敗的原因，過去的調查經驗發現栗喉蜂虎生殖失敗的巢洞內，往往有天敵捕食的痕跡，王元均 (2006) 提出天敵為造成栗喉蜂虎生殖失敗的主要原因。根據前人的研究，越大的坡面因為有更明顯的中央-邊緣模式 (centre-periphery model)，使接近中間的巢位不容易被天敵捕食 (王元均，2006)，且大生殖群會有更多的個體對天敵表現滋擾行為 (陳威廷，未發表資料)，擴大坡面或許是較佳的選擇；不過生殖群規模越大，競爭也相對增加，可能對栗喉蜂虎的生殖表現有負面影響，較大的生殖群

也有更容易吸引天敵的疑慮。

本研究欲透過調查金門栗喉蜂虎人造坡面生殖表現及坡面形質，(1)了解現有生殖群規模和生殖表現的關聯；(2)探討生殖群規模越大，是否較容易吸引天敵；以及(3)檢視現有坡面形質如何影響生殖表現。本研究認為栗喉蜂虎的大生殖群與其他集體營巢鳥種相似，容易吸引天敵，但是由於生殖群大迴避天敵的能力較佳，因此生殖群規模與生殖成功應呈現正相關。在其他生殖表現上，大生殖群或許能提供更多的社會訊息給成鳥與幼雛，進而影響離巢時間，但食物與空間資源的競爭加劇，也同時對成鳥及幼雛造成負面影響，因此推測產出子代數量可能隨著生殖群變大有減少的趨勢。根據研究結果，提供金管處建立人工坡面的實質建議。

研究方法



一、研究物種

栗喉蜂虎分布於東南亞、印度、巴布亞紐幾內亞及中國西南等地(蕭木吉與李政霖, 2014), 牠們每年4月抵達金門, 5-8月為主要的繁殖期, 9月陸續至中南半島、印尼度冬(袁孝維, 2015; 袁孝維, 2016)。栗喉蜂虎偏好在裸露且坡度陡的坡面上挖洞築巢, 巢洞通道長1.5-1.8m, 直徑約6-8cm, 育雛空間在通道末端的橢圓形巢室(張瀚柏, 2020)。牠們傾向在每年繁殖季建築新的巢洞, 坡面土壤主要為砂土和金門層兩種容易挖掘的土質(袁孝維, 2002, 王力平, 2003), 不過在土壤壓力高且黏性較高的坡面, 栗喉蜂虎也會有使用舊巢洞的行為(陳映嵐, 2010)。

栗喉蜂虎為一夫一妻制, 行集體營巢且有合作生殖行為(Burt, 2002), 繁殖季時部分成鳥不生育自身的子代而成為幫手, 減輕其他成鳥的餵食負擔(陳鋒蔚, 2010), 偶有偶外配對發生(王力平, 2003)。牠們平均一巢有4-6顆蛋(袁孝維等, 2003), 然而因為種內托卵寄生, 偶爾會觀察到窩卵數異常多的巢穴(張瀚柏, 2020)。栗喉蜂虎以昆蟲為食, 包含蜻蛉目、半翅目、雙翅目、鱗翅目、鞘翅目等(袁孝維, 2002)。

二、研究樣區

本研究於在金門本島(24°26'N, 118°20'E)進行調查。金門本島面積為134.25平方公里, 島形中間狹窄, 東西端較寬, 宛如一根骨頭(金門縣港務處網站)。位處廈門東側、歐亞大陸的邊緣, 擁有優秀的地理位置與豐富的自然資源, 使金門成為許多候鳥重要的棲息地與中繼站, 栗喉蜂虎便是其中一種。本研究選擇金管處營造的人工坡面作為樣區, 總共7個樣區, 分布於3個營巢地(圖二):

- (1) 青年農莊(24°45'12.72"N, 118°43'86.14"E)



此營巢地位在山外士校路上，內含 2 個樣區：YFL 與 YFE。兩個樣區內的坡面皆為單面的線形連續土坡，鄰近馬路邊，中間有一個小水塘。YFL 前方設有偽裝棚架，供賞鳥者與遊客停留觀察、拍照攝影。(附錄一)

(2) 青青農場 (24°44'02.24"N, 118°45'36.87"E)

此營巢地位於山外環島東路五段旁的樹林中，含有 1 個樣區：CC。坡面為單面的線形不連續土坡，無道路相鄰。(附錄二)

(3) 慈湖三角堡 (24°46'57.37"N, 118°29'65.37"E)

營巢地位在金寧慈湖三角堡旁的開闊空地，當中含有 4 個樣區：TC1、TC2、TC3 與 TC4。除 TC1 為一個四面長形土坡和一個門字形壕溝組合而成外，其餘三個樣區的坡面皆為向下的壕溝，TC2 是門字形壕溝，TC3 及 TC4 則是圓形壕坑。

(附錄三)

三、生殖監測

本研究參考栗喉蜂虎遷徙生態調查 (袁孝維, 2016)，對 7 個樣區進行生殖監測。調查時間為 2020 和 2021 年的 6-7 月，栗喉蜂虎在巢洞內繁殖，從洞口外無法直接觀察，因此本研究將微型鏡頭與 LED 燈綁在長 2 公尺左右的細木棍上，伸入巢室中探察繁殖狀況。當微型鏡頭進入巢室後，首先確認該巢洞是否有栗喉蜂虎使用 (巢室內有蛋或幼雛)，接著紀錄巢內的蛋與幼雛數量，以及幼雛生長的階段，分為：剛孵化 (hatch)、生長羽鞘 (sheath) 以及羽毛大致完整 (fledge) 三階段。若洞穴內或巢區有幼雛屍體，也會一併紀錄。

探巢時間從栗喉蜂虎孵蛋後期 (6 月中後) 開始，因為此時已有部分幼雛孵化，為避免調查干擾而使親鳥棄巢，控制探察每個巢洞的時間在 30 秒內，一個樣區以 90 分鐘為限，調查持續到大多數雛鳥離巢 (7 月底)。2020 年，本研究嘗試調查 7 個樣區內所有的巢洞，由於數量龐大，部分樣區僅有 1-2 次的探巢資料，因此僅能計算生殖群規模、整體生殖成功與個體生殖成功。2021 年，為了得到更詳細的數

據，本研究只在第一次調查時探查所有的巢洞以確認生殖群規模，後續則在每個樣區中抽樣數十個巢作為生殖監測的對象，為使抽樣巢能代表整個坡面，人工選取二至三個不同方位的坡面區段，標記區段內所有不同高度的巢，相同樣區每次探巢時間間隔一週。以探巢方法獲得下列數據：

(1) 生殖群規模

會對接近的天敵產生相同反應的群體稱為一個生殖群 (Brown & Brown, 1996)。每個樣區中各有一個生殖群，總共 7 個生殖群。樣區中有下蛋的巢數為該生殖群的規模。

(2) 整體生殖成功率

為一個生殖群中的平均生殖成功率。生殖成功定義為至少一隻雛鳥離巢 (fledging)，但由於離巢是瞬間的行為難以被監測，因此本研究將生長到 fledge 階段的雛鳥視為可離巢。只要至少一隻幼雛生長到 fledge 階段，便為生殖成功。計算方法為：生殖成功的巢數 / 生殖群規模。

(3) 個體生殖成功

以巢為單位，同樣定義生殖成功為至少一隻雛鳥生長到 fledge 階段，成功則該巢個體生殖成功標記為 1，不成功則記為 0。

(4) 個體產出子代數

以巢為單位，記錄成功生長到 fledge 階段的幼雛數量。

(5) 個體離巢時間 (下蛋時間)

在下蛋前期探巢有過度干擾導致成鳥棄巢的風險，本研究參考 Costa 等人(2020) 的研究及過去長期觀察記錄，認為栗喉蜂虎各生殖群的孵蛋與育雛時間長短無明顯差別 (分別為約 21 天與 28 天)，因此以離巢日期回推代表下蛋時間。以巢為單位，紀錄各巢中所有雛鳥離巢的日期，並將離巢日期從 7 月開始以 7 天為一區間，分為 4 個區間。7 天為配合探巢頻度。



四、天敵監測

栗喉蜂虎能分辨接近的動物是否為天敵，然後集體滋擾阻止天敵捕食（陳威廷，未發表資料）。本研究藉由栗喉蜂虎是否有展現滋擾行為，來區分哪些物種為天敵，並依據捕食行為將天敵分為兩類：第一類為蛇類與齧齒類（王力平，2003），兩者皆是沿著坡面進入巢洞內捕食，有能力造成整巢幼雛死亡；第二類則為喜鵲（*Pica serica*）與褐翅鴉鵂（*Centropus sinensis*），因體型較大無法進入巢洞，會在坡面前檢食掉出巢外的雛鳥。當兩類天敵接近巢區時，栗喉蜂虎都會發出短促連續的警戒音「逼-逼-逼-逼-」，不過針對鼠與蛇類天敵，栗喉蜂虎還會展現出攻擊驅趕行為，集體盤旋在空中並向天敵俯衝。

2020 與 2021 兩年的繁殖季（6-7 月），本研究在樣區內架設縮時攝影機（Brino TLC200 Pro）以及紅外線自動照相機（Bushnell 119977C；Browning BTC-8A），監測坡面上出現的天敵種類與隻數。縮時攝影機拍攝時間從早上 05:30 到傍晚 18:30 止，每 1 秒拍攝一張照片，合成為影格率 5FPS 的縮時影片。自動相機為全天監測，每次觸發拍攝 10 秒影片，間隔 10 秒後才會觸發下一次。根據記憶卡容量以及相機耗電量，3-4 天需更換一次記憶卡及電池，更換時間大多為早晨或傍晚。此外為避免縮時攝影機較難辨認物種，或自動相機未被觸發，使記錄到的天敵頻率產生偏差，本研究也藉由探巢時是否在巢洞內發現幼雛殘骸，或整巢雛鳥在繁殖季前期突然消失等情形，判斷有無鼠與蛇類天敵捕食。

兩類天敵在各樣區的出現頻率，計算方法為天敵隻次／觀察天數。

五、坡面形質量測

待樣區內所有栗喉蜂虎離巢後，用無人機拍攝坡面，取得地形模型，匯入 QGIS

3.10 獲得下列數值：

（1）坡面面積

數化出每個連續土坡的外框，使用 Add geometry attributes 計算坡面面積。



(2) 巢間距離

假設坡面上巢為均勻分布。 $\sqrt{\text{坡面面積} / \text{坡面上巢數}}$ 。

(3) 坡面高度

由於樣區內坡面皆為頂端平坦的形狀，因此以最大高度代表坡面高度。用 Zonal statistics 計算數值。

(4) 裸露帶寬度

鼠與蛇類天敵會利用植被作為移動的廊道並掩蔽身形 (Lopez-Barrera et al., 2007)，因此坡面周遭的裸露地帶能讓栗喉蜂虎提早發現天敵。裸露帶定義為從坡面邊緣到植被區邊緣的地帶，具有平坦且幾乎無植被生長的特性，測量各坡面四個方向的裸露帶寬度，以計算裸露帶的平均寬度。

(5) 最近高點距離

靠近巢區的樹或人造物，能提供鳥類天敵停棲與尋找獵物 (Ottvall et al., 2005)。本研究定義高點的高度需超過 3m，計算坡面邊緣到最靠近高點的距離。

栗喉蜂虎巢洞位在坡面內約 1.5m 深處，陽光無法觸及，溫度維持在 33-35°C 之間，相對濕度維持接近 100% (劉奇璋, 2021)，因此本研究不將坡向列為量測形質之一。此外，坡面坡度會隨著時間、天候及蜂虎行為不斷變化，考量到量化困難，也不列入量測因子。

六、統計方法

除了蒐集 2020 和 2021 年栗喉蜂虎的生殖表現、天敵出現頻率與坡面形質外，本研究加入 2016 年的生殖表現和坡面形質 (袁孝維, 2016) 一同分析。使用 R 4.0.3，利用線性迴歸 (linear regression) 與廣義線性混和模型 (Generalized Linear Mixed Model; GLMM) 分析各因子之間關聯，資料視覺化則使用 ggplot2 套件來呈現。

(1) 線性迴歸

用於評估生殖群規模與整體生殖成功率，以及生殖群規模與兩類天敵出現頻率



之關係。

(2) 廣義線性混和模型

GLMM 包含隨機效應 (random effects) 的特性，適合應用在非獨立、重複測量或多水平的資料上 (Laird & Ware, 1982; Zeger & Karim, 1991)。本研究資料分佈於三個年度 (2016、2020、2021)、7 個不同樣區內，為了避免年份及樣區產生的隨機波動影響結果，因此使用此模型分析。生殖群規模、巢間距離 (m)、坡面高度 (m)、裸露帶寬度 (m) 及最近高點距離 (m) 為自變數，確認各自變數之間為獨立變數之後，個體生殖成功、個體產出子代數與個體離巢時間做為應變數，資料年份與所處樣區設為隨機因子。個體生殖成功為二元資料，因此使用 binomial 分布，個體產出子代數與個體離巢時間為計數資料，符合 poisson 分布。函數則使用 lme4 套件中的 glmer。由於 2020 年探察的巢數過多，頻繁干擾可能使栗喉蜂虎生殖失敗，影響研究結果，因此除了個體生殖成功為三年的資料，個體子代數與個體離巢時間皆只有 2016 及 2021 年的資料。

研究結果



一、生殖群規模與坡面形質

本研究收集 2016、2020 與 2021 共 21 個生殖群，規模在 2-560 巢之間的整體生殖成功率資料(表一)。青年農莊 YFL 三年的生殖群規模依序為 451、560 及 498 巢，YFE 為 42、40 及 2 巢(2021 年 5、6 月持續受放牧牛群干擾，因此僅有 2 巢)；青青農場 CC 三年的生殖群規模依序為 15、30 及 26 巢；慈湖三角堡 TC1 為 34、72 及 25 巢，TC2 為 40、8 及 2 巢，TC3 為 71、50 及 34 巢，TC4 為 155、206 及 167 巢。

21 個生殖群內的坡面形質，坡面面積最小為 23m²，最大為 595 m²；各坡面上的巢間距離差異相當大，最近距離為 0.7m，最遠則為 9m；坡面高度介於 1.7-4m 之間，裸露帶寬度範圍 3.7-8.8m，最近高點距離則是 0.5-31m (表二)。

二、生殖表現

生殖群規模的對數與整體生殖成功率分布如圖三。2016 年的 7 個生殖群成功率坐落在 65-90%之間，最低為 CC (66.7%)，最高則為 YFE (88.1%)。2020 與 2021 年的整體生殖成功率則大多高於 95%，其中 YFE、CC 和 TC3 每巢皆有產出至少一隻幼鳥，擁有 100%的整體生殖成功率，唯 2020 的 TC4 以及 2021 的 TC1 和 TC2 成功率低於 95%，和 2016 年的表現差距較大。生殖群規模與整體成功率不論使用線性回歸或 GLMM 分析，皆沒有顯著關係 (n=21；p=0.239，r²=0.0721；表三)。由於 2016 年的生殖群成功率有約 20%的變化範圍，因此將該年的資料單獨做線性迴歸分析，結果沒有顯著關係 (n=7，p=0.31487，r²=0.1996)。

以 GLMM 分析個體生殖成功的影響因子，將三年間的資料排除無法辨別成功與否的巢洞後，總計有 979 筆，其中 89 筆生殖失敗，失敗原因包含鼠與蛇類天敵捕食與不明原因棄巢。分析結果發現巢間距離較遠的樣區，個體生殖成功機率較低

($p = 0.020$ ，估計值 = -0.039)，生殖群規模、坡面高度、裸露帶寬度和最近高點距離對個體生殖成功沒有顯著影響 (表四)。

個體產出子代數的 GLMM 分析結果中，使用 2016 及 2021 年共 443 筆資料。栗喉蜂虎個體產出子代數 0-5 隻，所有樣區平均每巢 2.25 ± 1.24 隻。分析結果發現當生殖群規模增加，產出子代數量隨之減少 ($p = 0.011$ ，估計值 = -0.001)；當坡面高度增加，個體產出子代數則上升 ($p = 0.008$ ，估計值 = 0.193)，巢間距離、裸露帶寬度和最近高點距離沒有顯著影響 (表五)。

在個體離巢時間的 GLMM 分析結果中，檢視 2021 年 7 個樣區、持續至少三週的雛鳥生長紀錄。同樣使用 2016 與 2021 年資料，並扣除生殖失敗與無法辨別者共 417 筆。全部生殖群的幼鳥都在七月離巢，最大量在第三週。本研究發現生殖群規模越大，該樣區內幼鳥的離巢時間越早 ($p = 0.032$ ，估計值 = -0.0004)；最近高點距離越近，幼鳥離巢時間則越晚 ($p = 0.011$ ，估計值 = -0.010)，其餘巢間距離、坡面高度及裸露帶寬度對幼鳥離巢時間沒有顯著影響 (表六)。

三、天敵出現頻率

本研究收集了兩類天敵 (鼠與蛇類、鳥類) 在 2020 與 2021 年的出現頻率，另外也取得鼠與蛇類天敵在 2016 年被肉眼觀察到的次數 (表七)。兩年 (2020、2021) 繁殖季的自動相機及縮時攝影機拍攝總時長皆超過 1 個月，時間從 6 月中到 7 月底。2020 年雖未直接拍攝到鼠與蛇類天敵，從探巢時發現的雛鳥羽毛及蛋殼殘骸可推測有少數老鼠捕食；2021 年則在 TC1 拍攝到 1 隻次的南蛇 (*Ptyas mucosus*)，TC4 拍攝到 3 隻次的南蛇，以及在 CC 拍攝到 2 隻次的老鼠。因為鼠與蛇類天敵在各樣區出現頻率為 0-0.08 隻次/天，出現頻率與生殖群規模無法看出明顯趨勢 ($n = 14$) (圖四)。鳥類天敵的出現頻率與生殖群規模呈正相關 ($n = 14$ ， $r^2 = 0.4266$ ， $p = 0.0213$) (圖五)，喜鵲和褐翅鴉鵂在不同樣區的出現頻率也有所不同，褐翅鴉鵂在 CC 的出現頻率較高，其餘樣區則為喜鵲出現頻率較高。



討論

一、生殖群規模與坡面形質

從本研究 2020 和 2021 年調查的資料可得知，金門人工坡面上栗喉蜂虎生殖群的整體生殖成功率非常高，因此生殖群規模和整體成功率沒有顯著關係。高生殖成功率與棲地忠實性，使每年有一定比例的個體傾向回到原坡面上繁殖（蔡佩好，2007），對照 2016-2021 年間各坡面的巢數比例也可以發現，除了少數受到嚴重干擾的事件外，並無劇烈變動（圖六）。

在本研究中發現，坡面高度越高，栗喉蜂虎子代數量有增加趨勢，符合前言所述，面積大或是高度高的坡面，使天敵較難接近巢洞（王元均，2006；陳映嵐，2010）。根據野外觀察經驗，遷徙早抵達的栗喉蜂虎會優先聚集在高度較高或面積較大的坡面，4 月初先行抵達金門的栗喉蜂虎會選擇停棲在 YFL 與 TC4 坡面上（洪永洲，私人通訊），兩者皆為高於 3m 的坡面，YFE 與 CC 則晚一個禮拜左右。2020 及 2021 年調查期間更分別發現，100 對以上的栗喉蜂虎在該年新挖設的農田水塘邊坡築巢，兩個水塘坡面高度皆超過 3m。行為觀察也發現栗喉蜂虎優先選擇坡面中間偏上的位置築巢，Coulson（1968）認為天敵壓力是造成集體營巢鳥類有此行為的主因，並提出了中央-邊緣模式，邊緣巢有較高的被捕食率，尤其發生於天敵的捕食模式為從邊緣向中央，如鼠與蛇類天敵；但若主要天敵為鳥類，由於鳥類捕食者能直接飛到中央區域，則與此模式不符（Brunton, 1997）。

栗喉蜂虎所處的生殖群越大、幼鳥相對早離巢，是因為個體較早選定坡面，進而較早開始繁殖。面積較大的坡面因為擁有較多的棲地忠實性個體，產生的社會性吸引（social attraction）也較強。集體營巢鳥類在選擇坡面時會受到社會性吸引影響，這種特性常常被運用在保育，研究員藉由擺放假鳥吸引其他個體，以營造新的繁殖地，且假鳥數量或密度增加有助於吸引更多的鳥（Serrano et al., 2004；Parker et al., 2007；VanderWerf et al., 2019）。栗喉蜂虎受到大群體的吸引，集中到該坡面促使巢間距離變近，也使得大生殖群較早下蛋並比相對小的生殖群更早離巢。



幼鳥較早離巢對於成鳥和幼鳥皆有好處，由於遷徙需要消耗許多能量，結束餵養幼雛工作的成鳥能夠專注於儲備脂肪，並有充裕的時間換羽；對於幼鳥而言，離巢時間早意味著牠們能更熟練飛行及捕食昆蟲的技巧，有助於提升遷徙時的存活機會。此外，早離巢的幼鳥有較重的離巢體重 (Santema, 2021)，回顧栗喉蜂虎 2015-2021 年的野外繫放資料，7 月中後才會出現體重低於 30g 的離巢幼鳥 (圖七)，或許能夠印證此推論。

較年長、有經驗的成鳥因為擁有成熟的覓食及飛行技巧 (Alerstam, 2003; Thorup et al., 2003)，能減少遷徙時間，較早抵達繁殖地並優先選擇棲地，且由於過去選擇的經驗，能較早開始繁殖，甚至間接提升生殖成功 (Saunders, 2012)。雖然目前對栗喉蜂虎的個體標誌數量有限，尚不能清楚辨識個體，並分析年齡及經驗對於遷徙和開始繁殖時間的關係，不過觀察較早抵達栗喉蜂虎的行為，仍然能代表牠們對繁殖棲地的偏好。本研究結果更加確認了相對高或大的坡面對栗喉蜂虎而言不但較有吸引力，也有迴避天敵的益處。

二、天敵影響

栗喉蜂虎整體成功率高的主要原因，是鼠與蛇類天敵在調查期間出現頻率極低 (0-0.08 隻次/天)；相比之下，2016 年有多筆鼠與蛇類天敵出現紀錄，然而調查方法不同，無法與後兩年的天敵出現頻率一比較，但可以推論 2016 年的整體生殖成功率較低，是因為鼠與蛇類天敵出現次數較多所致。此外 2020 年的 TC4 整體成功率為同年所有生殖群中最低 (94.5%)，也是因為天敵捕食的緣故，該年探巢期間，於 TC4 的 3 個巢洞內發現被啃咬的雛鳥遺骸，因此可以判定為老鼠導致的生殖失敗。天敵捕食為雛鳥死亡的主因與過去研究相符 (王元均，2006)。

鼠類與蛇類的出現頻率可能與不同年間地景、氣候和周遭人為活動變化等因素有關，本研究發現鼠與蛇類的出現頻率和生殖群規模沒有顯著關係。以唯一被記錄到的南蛇為例，牠們偏好的棲地類型十分廣泛，降雨量反而為可能影響其分布的



因子 (Ramesh, 2013)。2020 和 2021 年，金門 5、6、7 月降雨量總和分別為 187.6mm 和 142mm，皆低於平均的 410.3mm (2004-2021 年)，顯示該二年繁殖季較往年乾燥許多，2016 年則為 415.5mm (中央氣象局觀測資料)。其他蛇種的研究也顯示降雨是影響蛇類分布的重要變因，不過詳細機制會因種類不同而有所差異 (Yousefi et al., 2020; Portillo et al., 2021)。至於齧齒類則推測與地景和時節相關，金門農田主要種植高粱及小麥，一年至多二作，老鼠會依據作物種植的期程改變分布情形，農民施放毒餌也會直接影響族群數量 (徐爾烈與吳尹文，2002)。本研究因缺乏金門地區鼠類與蛇類族群數量調查相關資料，僅能以調查期間環境資料推測，尚無法證實 2020 及 2021 年天敵較少的原因。

鳥類天敵的出現頻率雖然與生殖群規模為正相關，但因為喜鵲和褐翅鴉鵒的體型大於栗喉蜂虎的巢洞，無法和鼠與蛇類天敵一樣進入巢室捕食，所以對生殖成功率的影响較小。在本研究的觀察中發現栗喉蜂虎雛鳥經過長時間的飢餓，會主動朝洞口靠近，以便在親鳥回來時能優先取得食物，太靠近洞口的雛鳥有可能被鳥類天敵叨走，或跌落下巢洞，最後在坡面上死亡。由於大生殖群有較多自然淘汰的雛鳥，更容易吸引鳥類天敵前來覓食，此結果與其他研究相符 (Emslie et al., 1995; Brunton, 1999; Mougeot & Bretagnolle, 2000; 李豪，2009)。本研究發現幼鳥離巢時間與最近高點距離呈負相關，可能因坡面旁的高處常為鳥類天敵停棲和尋找獵物的最佳位置，調查期間也常發現喜鵲停於周遭樹和人造物上。推測坡面距離高點較近的成鳥在繁殖季需花費較多能量驅趕鳥類天敵，而延後開始繁殖時間，然而詳細的機制仍需要更多資料與觀察時間證實。

三、生殖群規模的負面影響

雖然栗喉蜂虎受較大的生殖群體吸引，且生殖群規模大帶來容易抵禦天敵與離巢時間早等好處，然而這也代表牠們必須容忍生殖群規模大產生的壞處。本研究發現生殖群規模越大，個體產出的子代數量有下降的趨勢，與王元均 (2006) 的研



究結果相互呼應：比起集體營巢，單獨營巢的栗喉蜂虎平均產出更多子代（單獨營巢： 4.14 ± 1.53 ；集體營巢： 3.15 ± 1.57 ）。Brown 與 Brown（2004）指出，體外寄生蟲是主要的缺點，平衡了生殖群體變大帶來的好處，因數量龐大的宿主提供體外寄生蟲與疾病傳播空間。Hoi 等人（2010）發現，黃喉蜂虎（*Merops apiaster*）雛鳥主要的體外寄生蟲 *Carnus hemapterus* 是一種吸血寄生蟲，會影響雛鳥生長發育，且寄生機率隨生殖群規模越大而增加；羽蝨（chewing lice）則常見於黃喉蜂虎成鳥，嚴重的羽蝨寄生會造成蜂虎體重下降（Hoi et al., 2012）。雖然目前未有針對栗喉蜂虎雛鳥的寄生蟲研究，不過根據野外觀察，栗喉蜂虎身上帶有多種羽蝨，且剛離巢幼鳥身上的羽蝨數量明顯多於成鳥，羽蝨除了可能造成皮膚及羽毛受損外，也會帶源疾病，如已知存在金門栗喉蜂虎族群中的喙羽症病毒（beak and feather disease virus；BFDV）（劉奇璋，2020），另外也有零星幾筆吸血蠅類的紀錄（張瀚柏，私人通訊）。但從另一角度，體外寄生蟲及疾病能鑑別不同雛鳥的身體狀況差異（Szép & Møller, 2000），進而篩選出比較強壯的雛鳥，讓親鳥得以將資源集中投資。

在多數研究中，繁殖棲地周遭的食物隨著生殖群越大越難以取得，親鳥為了獲得足夠的食物，有更長的覓食距離和更久的覓食期間（Lewis et al., 2001；Minias et al., 2020）。袁孝維（2004）調查在田埔繁殖的栗喉蜂虎，發現其最遠覓食距離為 $704.7 \pm 190.8\text{m}$ ，平均活動範圍面積為 $14.7 \pm 6.3\text{ha}$ 。本研究的 7 個樣區分別坐落於 3 個營巢地中，最大營巢地慈湖三角堡面積約 0.5ha ，由於於栗喉蜂虎的活動範圍遠大於部分樣區間的距離，認為同營巢地內的生殖群有共用同樣覓食區的情形，且因本研究並未進行其覓食範圍內食物資源豐富量的調查，無法直接以食物資源競爭解釋子代數下降的現象。另一可能的解釋是規模大的生殖群幫手較為稀缺（Hoi, 2002），推測會間接影響到存活的子代數量，然而栗喉蜂虎的幫手為補償性，有幫手的親鳥會減少餵食的頻率，總餵食量不會增加（陳鋒蔚，2010），因此本研究認為幫手數量不會影響子代數量。



四、經營管理

對於下一階段的坡面營造，本研究建議能藉由提升現有中小型坡面的坡面高度，以增加坡面面積，進而吸引栗喉蜂虎個體使生殖群規模擴大。參照每年生殖群規模穩定大於 100 巢的 YFL 與 TC4，建立高度高於 3m 的人工坡面，並適當移除坡面周遭樹木，避免天敵躲藏，然而仍需保留部份棲枝以供栗喉蜂虎停棲與觀察營巢地情況。在現有的生殖群範圍之內，將坡面擴大僅是子代數量略微減少，並不會造成生殖成功率下降，不過就如圖一所示，生殖群也不是越大越好，依舊會在超過某個規模後，使生殖成功和生殖表現皆下降。

建造規模 100 巢以上的栗喉蜂虎生殖群，比起幾十巢的小生殖群更加穩定，有利於長期的經營管理。首先是對於災害發生後的恢復力，大生殖群就算有一定數量的巢生殖失敗，由於占整體的比例不高，因此隔年依然有足夠的棲地忠誠個體回到該坡面，足夠吸引新的個體加入。除了天敵會造成栗喉蜂虎生殖失敗外，不可預期的天災如大雨和牛隻干擾，也會造成生殖的不穩定，以牛隻干擾為例，若牛隻踩踏坡面使 20 巢崩塌，200 巢以上的生殖群仍然有 90% 的巢不受影響；相對的，40 巢左右的生殖群卻只剩下一半的巢有機會在隔年回來，因此小生殖群一旦有嚴重天敵或災害發生，便可能造成生殖群規模逐年下降。其次，考量管理的成本及操作便利性，生殖群的穩定有利於長期的設施投資，如賞鳥觀景台、直播攝影機、人工巢箱等，這些設施花費較高、設置複雜，然而每年可重複使用，選擇穩定的生殖群設置能夠更細微的觀察栗喉蜂虎，進而應用在觀光教育與後續研究上。此外，保育棲地選址不易，營造高度較高的坡面能增加單位土地面積上繁殖的栗喉蜂虎，將每塊營巢地的效益最大化。

金門國家公園自 2002 年起營造人工坡面，嘗試過青年農莊、榮湖人工濕地、乳山、慈湖三角堡、青青農場與船型堡造林地，人工坡面的族群量占整體比例從 11% 逐年成長到 2021 年的 55.9% (金管處，未發表資料)。經過長達 20 年的持續耕耘，栗喉蜂虎已融入金門特色觀光的一部份，青年農莊的賞鳥偽裝廊道，提供近



距離欣賞栗喉蜂虎育雛的機會，慈湖三角堡則有網路直播攝影機，可以即時觀察繁殖行為，雙鯉湖溼地自然中心和機場等地設有栗喉蜂虎展區，以文字與影像解釋牠們的遷徙、食性、繁殖等。徐志摩曾以「數大便是美」形容自然景觀，似乎表示生殖群較大對於遊客而言有更高的觀賞價值。2000 年後，文化生態系服務 (culture ecosystem service) 逐漸受到學者們的重視，包含精神面的充實、審美體驗、激發靈感和教育的價值 (Chan et al., 2012)，然而目前研究多集中於鳥類多樣性提供的文化生態系服務，單一物種數量則少被討論。栗喉蜂虎營巢地受到許多賞鳥人士與一般遊客的喜愛，不過生殖群規模越大，帶給觀者的觀賞體驗是否真的有差異，目前並無相關文獻佐證。



結論

本研究藉由探討生殖群規模如何影響栗喉蜂虎的生殖成功及生殖表現，以提出未來營造人工坡面的準則。主要研究結果有以下三點：首先，本研究發現栗喉蜂虎優先選擇面積大或高度高的人工坡面，由於從坡面邊緣到巢洞的距離越長，鼠與蛇類天敵越不容易接近，因此坡面高度越高，栗喉蜂虎平均產出子代數量呈現增加趨勢。第二，在不同規模的生殖群中，鼠與蛇類天敵的出現頻率沒有明顯趨勢，生殖群規模越大並不會造成牠們更頻繁地出現，反而是棲地周遭環境較可能影響天敵的出現頻率。第三，雖然隨著生殖群規模增加，栗喉蜂虎平均產出子代數量減少，然而本研究推測由於大生殖群能更有效率的滋擾天敵，產生的好處大於壞處，使牠們依然傾向聚集到相對大的生殖群繁殖。有鑒於此，本研究建議管理單位持續經營較大的坡面以建立擁有數百巢的生殖群，不但對於災害干擾有較高的恢復力，穩定的特性也利於設備投資。

本研究結果與前人研究相符，再次印證鼠與蛇類天敵是造成栗喉蜂虎生殖失敗的主因，並且栗喉蜂虎對生殖坡面的偏好符合中央-邊緣模式。除此之外，本研究更進一步探討生殖群規模對生殖表現的影響，確認建立較大的人工坡面對於栗喉蜂虎的生殖總體而言是利大於弊，並提出增加現有坡面高度的建議。然而針對生殖表現外的指標，如親鳥身體形質、健康狀況在不同規模生殖群是否有差異，以及栗喉蜂虎體外寄生蟲的相關知識，尚待未來研究補足。

了解栗喉蜂虎的集體營巢機制與棲地偏好，不僅能建立更合適的棲地，也能反過來避免牠們在機場等會造成公共危險的地區築巢。金門不只是栗喉蜂虎的繁殖地，更是許多候鳥重要的中繼站、繁殖地或度冬地，如部分栗喉蜂虎會使用的海岸線，同時也是多種水鳥覓食與繁殖的地點，本研究期望未來能藉由栗喉蜂虎保育的成功案例，推及到其他共用棲地或是瀕危的鳥種，並用觀光及教育，提升大眾對於整體鳥類的關注與保育意識。

引用文獻



- 王力平。(2003)。金門島栗喉蜂虎 (*Merops philipennus*) 營巢地選擇與繁殖生物學研究。(碩士)。國立臺灣大學，台北市。
- 王元均。(2006)。金門島栗喉蜂虎單獨與集體營巢之生殖策略分析。(碩士)。國立臺灣大學，台北市。
- 王怡平。(2005)。金門栗喉蜂虎營巢棲地復育效應與棲地選擇模式。(碩士)。國立臺灣大學，台北市。
- 交通部中央氣象局觀測資料查詢網站。<https://e-service.cwb.gov.tw/HistoryDataQuery/>
- 李豪。(2009)。群集大小對棕沙燕繁殖之影響。(碩士)。國立嘉義大學，嘉義市。
- 金門縣港務處網站。<https://harbor.kinmen.gov.tw/cp.aspx?n=3123F82CF85F354C>
- 徐爾烈，吳尹文，楊鈞任，王敦濤與方尚仁。(2002)。金門及馬祖地區鼠形動物之種類，分佈及密度調查。《植物保護學會會刊》，44 (2)，67-74。
- 袁孝維。(2002)。栗喉蜂虎營巢地環境因子研究報告。內政部營建署金門國家公園管理處委託研究報告。
- 袁孝維，王力平，& 丁宗蘇。(2003)。金門島栗喉蜂虎 (*Merops philipennus*) 繁殖生物學研究。《國家公園學報》，13 (2)，71-84。
- 袁孝維。(2015)。金門栗喉蜂虎遷徙生態調查 (1/2)。內政部營建署金門國家公園管理處委託研究報告。
- 袁孝維。(2016)。金門栗喉蜂虎遷徙生態調查 (2/2)。內政部營建署金門國家公園管理處委託研究報告。
- 張瀚柏。(2020)。金門栗喉蜂虎種內托卵寄生與棄蛋行為。(碩士)。國立臺灣大學，台北市。
- 陳映嵐。(2010)。舊巢洞使用與否對栗喉蜂虎繁殖成功的影響。(碩士)。國立臺灣大學，台北市。



陳鋒蔚。(2010)。栗喉蜂虎幫手對親鳥在餵食幼鳥時期之影響。(碩士)。國立臺灣大學，台北市。

劉奇璋。(2020)。建立棄蛋孵化之栗喉蜂虎族群及探討域內營巢坡面整理面積之影響與保育教育推廣。臺北市立動物園動物認養保育計畫。

劉奇璋。(2021)。建立棄蛋孵化之栗喉蜂虎族群及測試人工巢箱使用成效。臺北市立動物園動物認養保育計畫。

蔡佩妤。(2007)。金門島栗喉蜂虎生殖經驗對於繁殖棲地忠實性之影響。(碩士)。國立臺灣大學，台北市。

蕭木吉、李政霖。(2015)。台灣野鳥手繪圖鑑(二版)。台灣：行政院農業委員會林務局、社團法人台北市野鳥學會。

Alerstam, T. (2003). Bird migration speed. In *Avian migration* (pp. 253-267): Springer.

Arroyo, B., Mougeot, F., & Bretagnolle, V. (2001). Colonial breeding and nest defence in Montagu's harrier (*Circus pygargus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(2), 109-115.

Barbosa, A., Moreno, J., Potti, J., & Merino, S. (1997). Breeding group size, nest position and breeding success in the chinstrap penguin. *Polar Biology*, 18(6), 410-414.

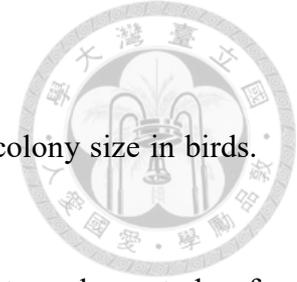
Beehler, B. M., & Foster, M. S. (1988). Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *The American Naturalist*, 131(2), 203-219.

Beletsky, L. D., & Orians, G. H. (1987). Territoriality among male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20(1), 21-34.

Brown, C. R., & Brown, M. B. (1996). *Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior*: University of Chicago Press.

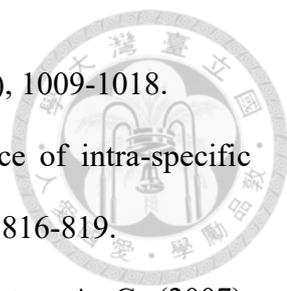
Brown, C. R., & Brown, M. B. (2001). Avian coloniality. In *Current ornithology* (pp. 1-82): Springer.

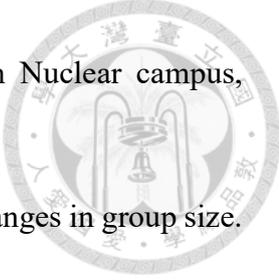
Brown, C. R., & Brown, M. B. (2004). Group size and ectoparasitism affect daily survival probability in a colonial bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(5), 498-

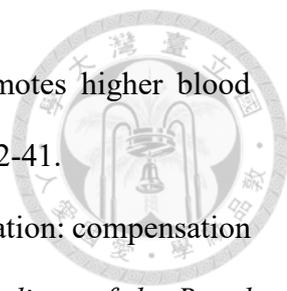


- 511.
- Brown, C. R., Stutchbury, B. J., & Walsh, P. D. (1990). Choice of colony size in birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(12), 398-403.
- Brunton, D. (1999). “Optimal” colony size for Least Terns: An inter-colony study of opposing selective pressures by predators. *The Condor*, 101(3), 607-615.
- Brunton, D. H. (1997). Impacts of predators: center nests are less successful than edge nests in a large nesting colony of Least Terns. *The Condor*, 99(2), 372-380.
- Burt, D. B. (2002). Social and breeding biology of bee-eaters in Thailand. *The Wilson Bulletin*, 114(2), 275-279.
- Chan, K. M., Satterfield, T., & Goldstein, J. (2012). Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. *Ecological economics*, 74, 8-18.
- Clements, J. F., T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, S. M. Billerman, T. A. Fredericks, J. A. Gerbracht, D. Lepage, B. L. Sullivan, and C. L. Wood. (2021). The eBird/Clements checklist of Birds of the World: v2021. Downloaded from <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- Costa, J. S., Rocha, A. D., Correia, R. A., & Alves, J. A. (2020). Developing and validating a nestling photographic aging guide for cavity-nesting birds: an example with the European Bee-eater (*Merops apiaster*). *Avian Research*, 11(1), 1-8.
- Coulson, J. (1968). Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. *Nature*, 217(5127), 478-479.
- Coulson, J. (2002). Colonial breeding in seabirds. *Biology of marine birds*, 87-113.
- Danchin, E., Boulinier, T., & Massot, M. (1998). Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology*, 79(7), 2415-2428.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., & Wagner, R. H. (2004). Public information:

- 
- from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305(5683), 487-491.
- Danchin, E., & Wagner, R. H. (1997). The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(9), 342-347.
- Draulans, D. (1988). The importance of heronries for mate attraction. *Ardea*, 76(187), e192.
- Emslie, S. D., Karnovsky, N., & Trivelpiece, W. (1995). Avian predation at penguin colonies on King George Island, Antarctica. *The Wilson Bulletin*, 317-327.
- Götmark, F., & Andersson, M. (1984). Colonial breeding reduces nest predation in the Common Gull (*Larus canus*). *Animal Behaviour*, 32(2), 485-492.
- Hoi, H., Darolova, A., König, C., & Kristofík, J. (1998). The relation between colony size, breeding density and ectoparasite loads of adult European bee-eaters (*Merops apiaster*). *Écoscience*, 5(2), 156-163.
- Hoi, H., & Hoi-Leitner, M. (1997). An alternative route to coloniality in the bearded tit: females pursue extra-pair fertilizations. *Behavioral Ecology*, 8(2), 113-119.
- Hoi, H., Krištofík, J., Darolová, A., & Hoi, C. (2010). Are parasite intensity and related costs of the milichiid fly *Carnus hemapterus* related to host sociality? *Journal of Ornithology*, 151(4), 907-913.
- Hoi, H., Krištofík, J., Darolová, A., & Hoi, C. (2012). Experimental evidence for costs due to chewing lice in the European bee-eater (*Merops apiaster*). *Parasitology*, 139(1), 53-59.
- Johnson, M. D. (2007). Measuring habitat quality: a review. *The Condor*, 109(3), 489-504.
- Lack, D. L. (1968). Ecological adaptations for breeding in birds.
- Laird, N. M., & Ware, J. H. (1982). Random-effects models for longitudinal data. *Biometrics*, 963-974.
- Legge, S. (2000). Helper contributions in the cooperatively breeding laughing kookaburra:

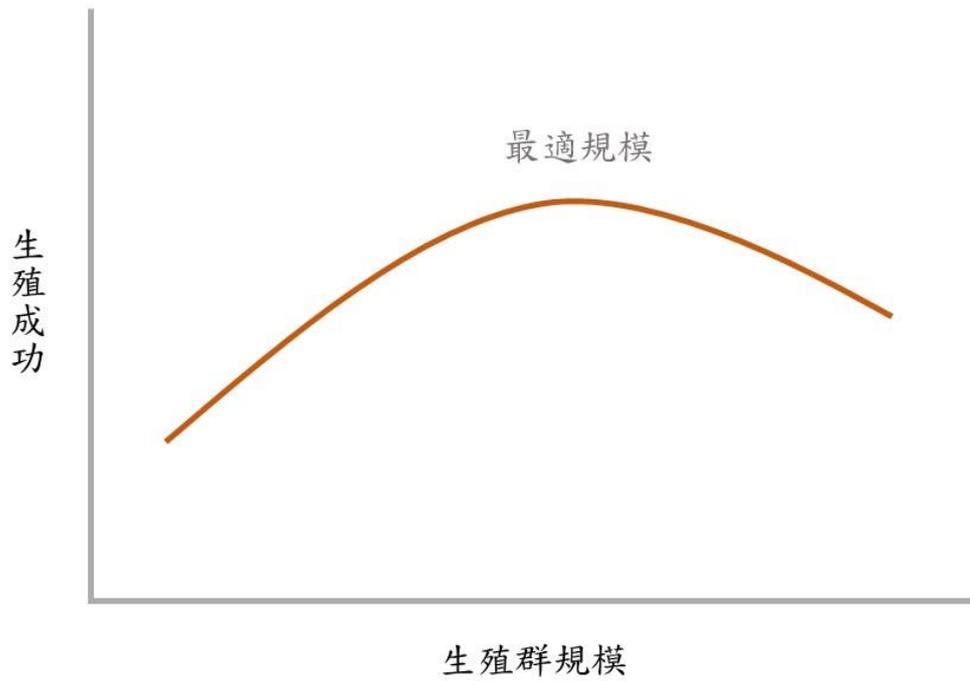
- 
- feeding young is no laughing matter. *Animal Behaviour*, 59(5), 1009-1018.
- Lewis, S., Sherratt, T., Hamer, K., & Wanless, S. (2001). Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature*, 412(6849), 816-819.
- Lopez-Barrera, F., Manson, R. H., González-Espinosa, M., & Newton, A. C. (2007). Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology*, 22(2), 189-203.
- Møller, A. P. (1987). Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, 35(3), 819-832.
- Minias, P., Gach, K., Włodarczyk, R., Bartos, M., Drzewińska-Chańko, J., Rembowski, M., . . . Janiszewski, T. (2020). Colony size as a predictor of breeding behaviour in a common waterbird. *Plos one*, 15(11), e0241602.
- Mougeot, F., & Bretagnolle, V. (2000). Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour*, 60(5), 647-656.
- Ottvall, R., Larsson, K., & Smith, H. G. (2005). Nesting success in Redshank *Tringa totanus* breeding on coastal meadows and the importance of habitat features used as perches by avian predators. *Bird Study*, 52(3), 289-296.
- Parker, M. W., Kress, S. W., Golightly, R. T., Carter, H. R., Parsons, E. B., Schubel, S. E., . . . Wisely, S. M. (2007). Assessment of social attraction techniques used to restore a Common Murre colony in central California. *Waterbirds*, 30(1), 17-28.
- Peron, G., Lebreton, J. D., & Crochet, P. A. (2010). Costs and benefits of colony size vary during the breeding cycle in Black-headed Gulls *Chroicocephalus ridibundus*. *Journal of Ornithology*, 151(4), 881-888.
- Portillo, J. T. d. M., Barbo, F. E., & Sawaya, R. J. (2021). Climatic niche breadths of the Atlantic Forest snakes do not increase with increasing latitude. *Current Zoology*.
- Ramesh, T., Hussain, K. J., Satpathy, K., & Selvanayagam, M. (2013). Community

- 
- composition and distribution of herpetofauna at Kalpakkam Nuclear campus, Southern India. *Herpetology Notes*, 6, 343-351.
- Roberts, G. (1995). A real-time response of vigilance behaviour to changes in group size. *Animal Behaviour*, 50(5), 1371-1374.
- Rolland, C., Danchin, E., & Fraipont, M. d. (1998). The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *The American Naturalist*, 151(6), 514-529.
- Santema, P., Griffith, S. C., Langmore, N. E., Komdeur, J., & Magrath, M. J. L. (2009). Does foraging efficiency vary with colony size in the fairy martin *Petrochelidon ariel*? *Journal of Avian Biology*, 40(1), 57-66.
- Santema, P., Schlicht, L., Beck, K. B., Sheldon, B. C., & Kempenaers, B. (2021). Why do nestling birds fledge early in the day? *Animal Behaviour*, 174, 79-86.
- Saunders, S. P., Roche, E. A., Arnold, T. W., & Cuthbert, F. J. (2012). Female Site Familiarity Increases Fledging Success in Piping Plovers (*Charadrius melodus*). *The Auk*, 129(2), 329-337.
- Serrano, D., Forero, M. G., Donázar, J. A., & Tella, J. L. (2004). Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology*, 85(12), 3438-3447.
- Switzer, P. V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, 7(6), 533-555.
- Switzer, P. V. (1997). Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(5), 307-312.
- Szép, T., & Møller, A. (2000). Exposure to ectoparasites increases within-brood variability in size and body mass in the sand martin. *Oecologia*, 125(2), 201-207.
- Tella, J. (1996). Ecological constraints, costs and benefits of coloniality in the lesser kestrel. *PhD diss. University of Barcelona*.

- 
- Tella, J. L. (2002). The evolutionary transition to coloniality promotes higher blood parasitism in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(1), 32-41.
- Thorup, K., Alerstam, T., Hake, M., & Kjellén, N. (2003). Bird orientation: compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(suppl_1), S8-S11.
- VanderWerf, E. A., Young, L. C., Kohley, C. R., Dalton, M. E., Fisher, R., Fowlke, L., . . . Dittmar, E. (2019). Establishing Laysan and black-footed albatross breeding colonies using translocation and social attraction. *Global Ecology and Conservation*, 19, e00667.
- Wang, Y. P., Siefferman, L., Wang, Y. J., Ding, T. S., Chiou, C. R., Shieh, B. S., . . . Yuan, H. W. (2009). Nest site restoration increases the breeding density of blue-tailed bee-eaters. *Biological Conservation*, 142(8), 1748-1753.
- Ward, P., & Zahavi, A. (1973). The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis*, 115(4), 517-534.
- Weaver, H. B., & Brown, C. R. (2005). Colony size, reproductive success, and colony choice in Cave Swallows *Petrochelidon fulva*. *Ibis*, 147(2), 381-390.
- Wiklund, C. G., & Andersson, M. (1994). Natural selection of colony size in a passerine bird. *Journal of Animal Ecology*, 765-774.
- Yousefi, M., Kafash, A., Khani, A., & Nabati, N. (2020). Applying species distribution models in public health research by predicting snakebite risk using venomous snakes' habitat suitability as an indicating factor. *Scientific reports*, 10(1), 1-11.
- Zeger, S. L., & Karim, M. R. (1991). Generalized linear models with random effects; a Gibbs sampling approach. *Journal of the American statistical association*, 86(413), 79-86.



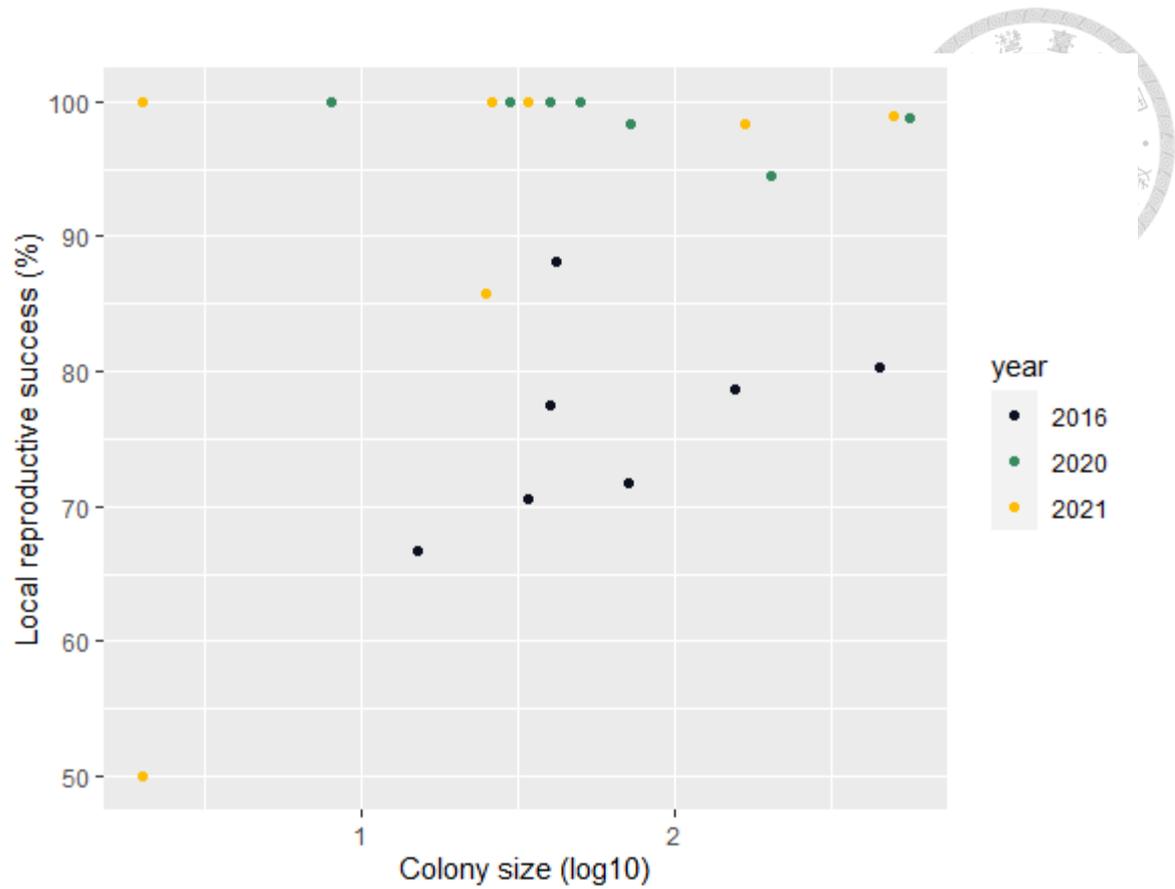
圖



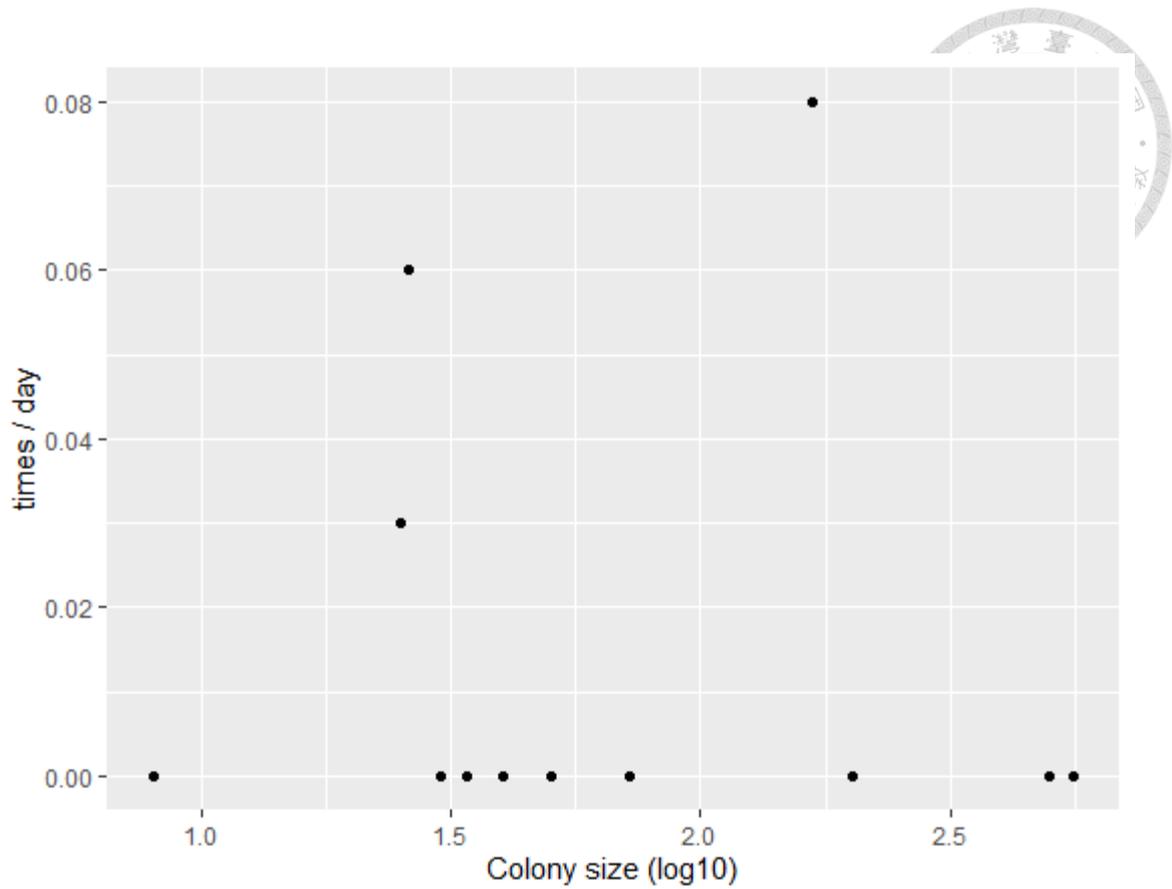
圖一、集體營巢鳥種生殖群規模與生殖成功理論關係圖，左半邊顯示生殖成功隨著生殖群規模增加，此時集體營巢產生的利大於弊；當生殖成功到達曲線的頂端時，表示該生殖群規模為鳥種的最適規模；而當生殖群規模超過最適規模，集體營巢產生的弊開始大於利，生殖成功便隨之下降，如圖右半邊所示 (Brown & Brown, 2001)。



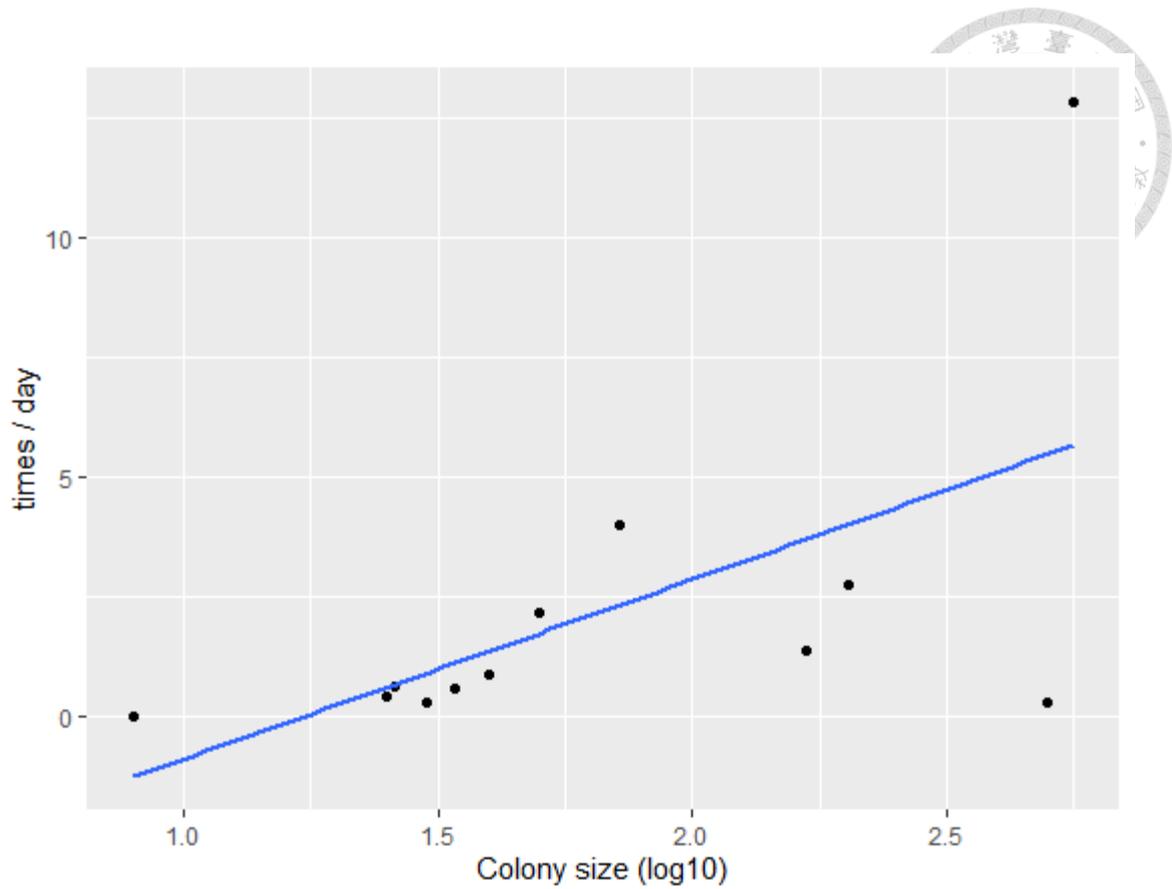
圖二、金門栗喉蜂虎營巢地地理位置圖，三個營巢地分別為慈湖三角堡、青年農莊及青青農場，慈湖三角堡位於金門本島西側，青年農莊與青青農場則位在東側。



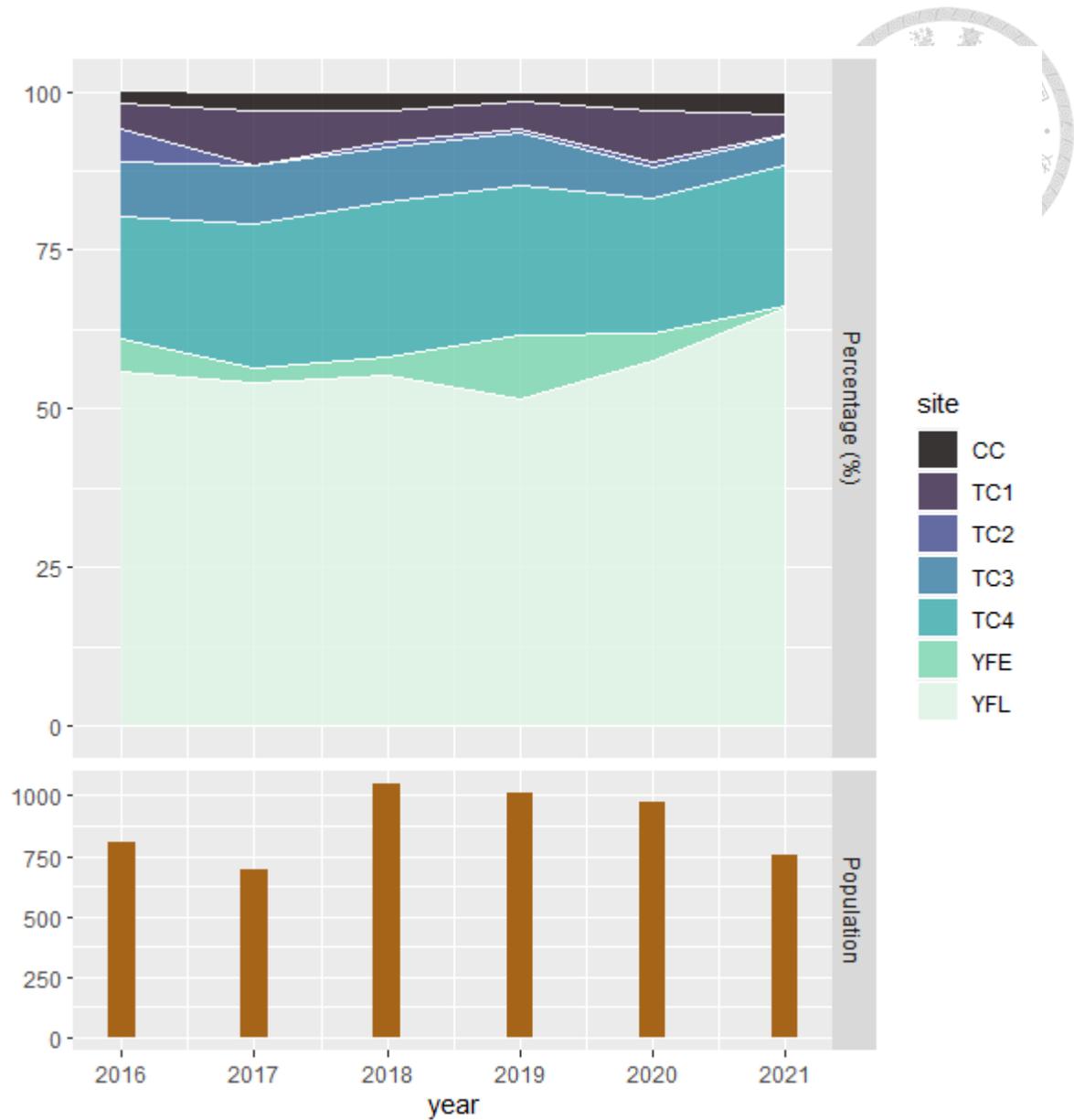
圖三、生殖群規模（對數）與整體生殖率分布圖，2016、2020 與 2021 三年共 21 個生殖群，其中 12 個生殖群成功率高於 90%，2016 年 7 個生殖群成功率較低且變化大，介於 65-90%之間。



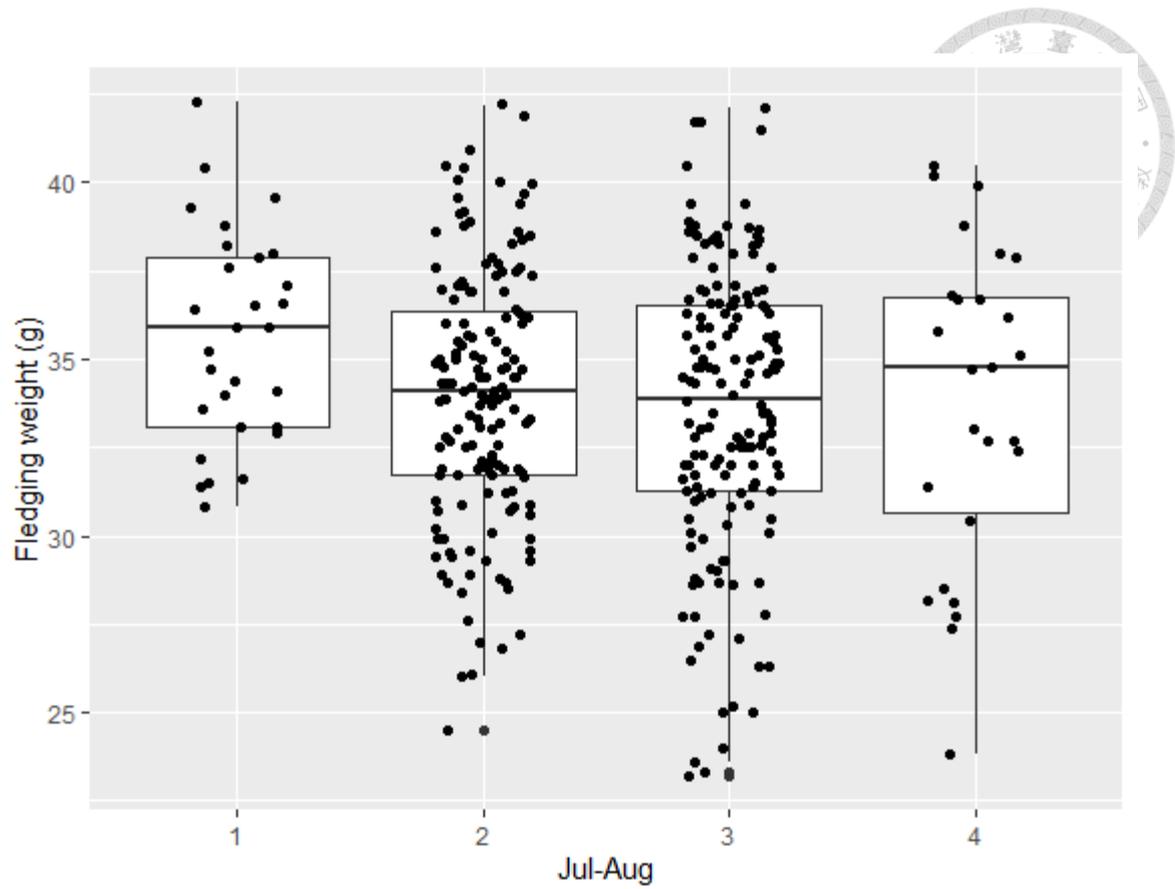
圖四、生殖群規模（對數）與鼠和蛇類天敵出現頻率關係圖，2020 及 2021 年監測 14 個生殖群中鼠和蛇類天敵出現的頻率，出現頻率與生殖群規模無顯著相關。



圖五、生殖群規模（對數）與鳥類天敵出現頻率關係圖，2020 及 2021 年監測 14 個生殖群中鳥類天敵出現的頻率，發現出現頻率與生殖群規模呈顯著正相關 ($r^2 = 0.4266$, $p = 0.0213$)。



圖六、2016-2021 年人工坡面各樣區巢數及百分比變化圖，其中嚴重干擾事件使巢數比例劇烈變化如下：2017 年 TC2 坡面未整理；2019 年拍鳥人士過於靠近 CC 坡面；2021 年 YFE 在繁殖季初期受牛群踩踏。(金管處，未發表資料；袁孝維，2016；劉奇璋，2021；張瀚柏，未發表資料)



圖七、2015-2021 年 7、8 月離巢幼鳥體重分布圖，離巢幼鳥體重 23.2-42.3g，7 月中開始量測到體重低於 30g 的幼鳥。

表

表一、2016、2020 與 2021 年 21 個生殖群的規模與整體成功率

年分	營巢地	樣區	生殖群規模 (巢)	整體生殖成功率 (%)
2016	青年農莊	YFL	451	80.3
		YFE	42	88.1
	青青農場	CC	15	66.7
	慈湖三角堡	TC1	34	70.6
		TC2	40	77.5
		TC3	71	71.8
		TC4	155	78.7
	2020	青年農莊	YFL	560
YFE			40	100
青青農場		CC	30	100
慈湖三角堡		TC1	72	98.4
		TC2	8	100
		TC3	50	100
		TC4	202	94.5
2021		青年農莊	YFL	498
	YFE		2	100
	青青農場	CC	26	100
	慈湖三角堡	TC1	25	85.7
		TC2	2	50
		TC3	34	100
		TC4	167	98.4

表二、2016、2020 與 2021 年 21 個生殖群的坡面形質

樣區	年分	巢間距離 (m)	坡面高度 (m)	裸露帶寬度 (m)	最近高點距離 (m)
YFL	2016	0.54	3.0	3.75	0.5
	2020	0.73	3.64	3.75	0.5
	2021	1.20	4.0	3.75	0.5
YFE	2016	2.36	3.3	5.65	10.0
	2020	2.49	2.75	5.65	10.0
	2021	67.82	3.0	5.65	10.0
CC	2016	6.60	2.20	3.70	1.8
	2020	3.64	2.71	3.70	1.8
	2021	5.66	3.10	3.70	1.8
TC1	2016	1.88	2.00	6.63	22.6
	2020	3.64	2.34	6.63	22.6
	2021	9.53	2.30	6.63	22.6
TC2	2016	3.83	1.7	3.75	31.9
	2020	17.32	2.0	3.75	31.9
	2021	85.72	2.0	3.75	31.9
TC3	2016	3.44	4.0	7.45	26.0
	2020	2.56	2.68	7.45	26.0
	2021	3.56	3.1	7.45	26.0
TC4	2020	1.31	2.91	6.1	41
	2021	1.40	3.1	6.1	41

表三、以 GLMM 分析 21 個生殖群生殖成功與生殖群規模的關聯

隨機因子	變異數	標準差
樣區	1.908	1.381
年分	122.515	11.069
殘差	115.367	10.741

固定因子	估計值	標準差	<i>t</i>
(截距)	76.945	9.297	8.276
生殖群規模	6.913	3.777	1.830



表四、以 GLMM 分析生殖成功與表中各項固定因子的關聯，生殖成功與巢間距離呈負相關，其餘因子無顯著關係。

隨機因子	變異數		標準差	
樣區	0.129		0.359	
年分	1.611		1.269	

固定因子	估計值	標準差	<i>z</i>	<i>P</i>
(截距)	3.007	1.324	2.271	0.023*
生殖群規模	-0.001	0.002	-0.788	0.431
巢間距離	-0.039	0.017	-2.337	0.020*
最近高點距離	-0.016	0.025	-0.648	0.517
裸露帶寬度	-0.013	0.181	-0.070	0.944
坡面高度	0.179	0.329	0.544	0.587

表五、以 GLMM 分析產出子代數與表中各項固定因子的關聯，產出子代數與生殖群規模成負相關、與坡面高度呈正相關，其餘因子無顯著關係。

隨機因子	變異數	標準差		
樣區	0.000	0.000		
年分	0.033	0.183		
固定因子	估計值	標準差	<i>z</i>	<i>P</i>
(截距)	0.714	0.246	2.901	0.004**
生殖群規模	-0.001	0.0003	-2.530	0.011*
巢間距離	-0.007	0.005	-1.274	0.203
最近高點距離	-0.002	0.006	-0.286	0.775
裸露帶寬度	-0.068	0.040	-1.702	0.089
坡面高度	0.193	0.073	2.642	0.008**

表六、以 GLMM 分析離巢時間與表中各項固定因子的關聯，離巢時間與生殖群規模呈負相關、與最近高點距離呈負相關，其餘因子無顯著關係。

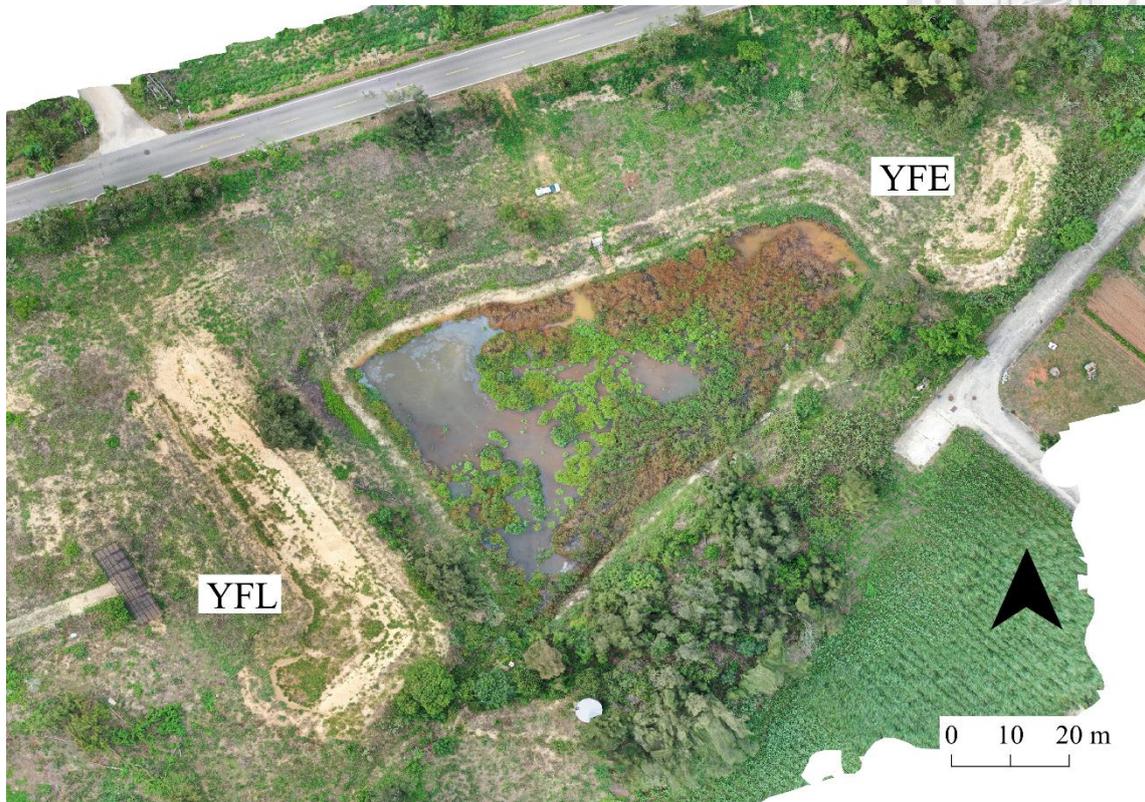
隨機因子	變異數		標準差	
樣區	0.000		0.000	
年分	0.001		0.039	
固定因子	估計值	標準差	<i>z</i>	<i>p</i>
(截距)	1.915	0.151	12.666	<0.001***
生殖群規模	-0.0004	0.0002	-2.143	0.032*
巢間距離	-0.005	0.004	-1.112	0.266
最近高點距離	-0.010	0.004	-2.556	0.011*
裸露帶寬度	0.014	0.026	0.523	0.601
坡面高度	-0.064	0.480	-1.328	0.184

表七、2016 年鼠與蛇類天敵被觀測隻次

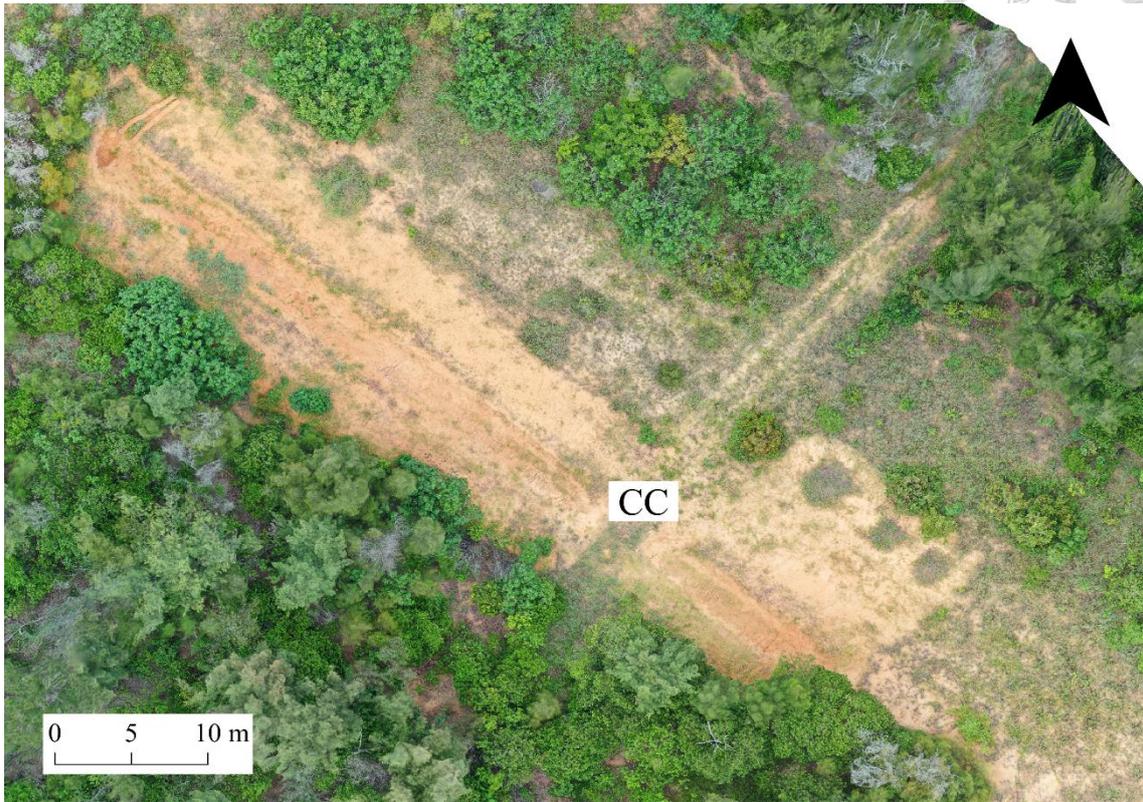
樣區	鼠與蛇類天敵被觀測隻數
YFL	77
YFE	4
CC	3
TC1	8
TC2	7
TC3	18
TC4	29



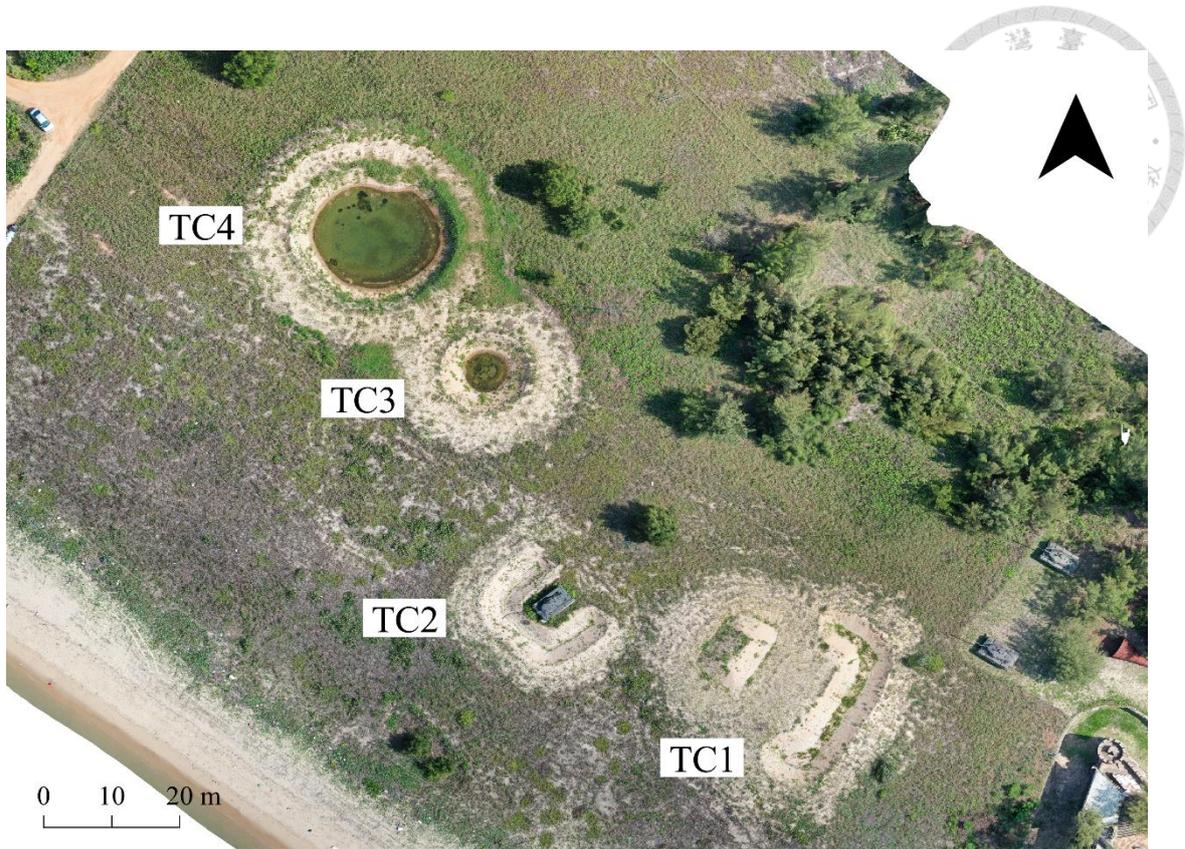
附錄



附錄一、青年農莊正攝影像，此圖為 2021 年拍攝，由於 2016、2020 與 2021 年營巢地環境無劇烈變化，因此用此圖代表青年農莊環境照。圖中左下角為 YFL，右上角為 YFE，中間隔著一個水塘。



附錄二、青青農場正攝影像，此圖為 2021 年拍攝，由於 2016、2020 與 2021 年營巢地環境無劇烈變化，因此用此圖代表青青農場環境照。



附錄三、慈湖三角堡正攝影像，此圖為 2021 年拍攝，由於 2016、2020 與 2021 年營巢地環境無劇烈變化，因此用此圖代表慈湖三角堡環境照。從圖中左到右依序為：TC4、TC3、TC2 及 TC1。