

國立臺灣大學生命科學院  
生態學與演化生物學研究所  
博士論文

Institute of Ecology and Evolutionary Biology  
College of Life Science  
National Taiwan University  
Doctoral Dissertation

台灣雉尾水雉的生殖生物學  
Breeding Biology of Pheasant-tailed Jacana  
*Hydrophasianus chirurgus* in Taiwan

陳德治  
Te-Chih Chen

指導教授：林曜松 博士

丁宗蘇 博士

Advisor: Yao-Sung Lin, Ph.D.

Tzung-Su Ding, Ph.D.

中華民國 97 年 12 月

December, 2008

# 目 錄

口試委員會審定書.....	I
誌謝.....	II
中文摘要.....	III
英文摘要.....	IV
前言.....	VI
<b>第一章 台灣台南地區雉尾水雉的生殖生物學研究</b>	
中文摘要.....	1
英文摘要.....	2
研究背景.....	4
材料與方法.....	9
結果.....	18
討論.....	24
參考文獻.....	30
圖 1、台南地區雉尾水雉調查樣區位置示意圖.....	37



圖 2、2004~2006 年雉尾水雉巢位分佈圖.....	38
圖 3、各樣區 2004~2006 年雉尾水雉築巢數量比較圖.....	39
圖 4、2004~2006 年雉尾水雉巢數、卵數和菱角田面積比較 圖.....	40
圖 5、2004~2006 年雉尾水雉卵孵化率、雛鳥 20 天存活率和巢繁殖成功率比 較圖.....	41
圖 6、各調查樣區雉尾水雉卵孵化率、雛鳥 20 天存活率和巢繁殖成功率比 較圖.....	42
圖 7、2004~2006 年各月份雉尾水雉族群數量比較圖.....	43
圖 8、雉尾水雉雛鳥 20 天存活率和巢與最近河流直線距離之迴歸分析 圖.....	44
表 1、雉尾水雉卵孵化率與各項環境因子之複回歸分析 表.....	45
表 2、雉尾水雉雛鳥 20 天存活率與各項環境因子之複回歸分析 表.....	46



## 第二章 雉尾水雉在臺灣繁殖期的行為活動時間分配

中文摘要.....	47
英文摘要.....	48
研究背景.....	50

材料與方法.....	52
結果.....	55
討論.....	57
參考文獻.....	61

圖 1、2003~2004 年台南地區雉尾水雉不同生殖階段的雄、雌鳥行為時間分配比較圖.....	65
--	----

圖 2、2003~2004 年台南地區雉尾水雉雄、雌鳥不同生殖階段的行為時間分配比較圖.....	66
--	----

圖 3、2003~2004 年台南地區雉尾水雉雌鳥各種類型行為的日活動週期比較圖.....	67
---	----

圖 4、2003~2004 年台南地區雉尾水雉雄鳥各種類型行為的日活動週期比較圖.....	68
---	----



### 第三章 雉尾水雉雄鳥的殺嬰行為

中文摘要.....	69
英文摘要.....	70
研究背景.....	71
材料與方法.....	74
結果.....	75

討論.....	77
參考文獻.....	81
表 1、研究觀察的各巢特徵一覽表.....	87
總結—保育策略建議.....	VIII
附錄—雉尾水雉繫放資料.....	XII



## 致 謝

漫長的研究歷程終將結束，等待在眼前的是更不可知的未來，投入鳥類生態研究，除了興趣，更多的是給自己的期許，希望自己能為台灣的鳥類保育提供一點有用的資訊，如今，雖不甚滿意自己的表現，卻終究是一個階段的完成。

這段時間中，最需要感謝的是在學業以及做人處事上教導我許多的林曜松老師，另外丁宗蘇老師在文章撰寫及研究進行上給我非常大的協助，李培芬老師在 GIS 以及資料處理上的教導，袁孝維老師在研究期間給予的諸多指教，以及呂光洋老師慷慨允諾擔任口試委員，諸位老師都是這篇論文完成不可或缺的良好良師。此外，台灣發展研究院的張萬福老師亦是這篇論文的重大推手，是他引領我進入雉尾水雉的世界，研究期間慷慨提供他的調查資料予我參考，讓研究進行得更加順利，謝謝張老師。

在野外研究進行期間，感謝台灣大學生態室的同學及學弟妹，在各人的研究百忙之中，依然鼎力相助進行繫放工作，在繁忙沉重的繫放過程中，毫無怨言的幫忙。官田水雉復育區的工作人員吳仁邦大哥、鄧伯齡先生、邱彩綢小姐以及余老先生都對研究提供甚大的協助，鄧伯齡先生更一同參與殺嬰行為的觀察記錄，提供重要的資料，一併在此謝謝他們。

最後要感謝家人的體諒，長期給予我生活上的支持與鼓勵，幫忙照顧甫出生不久的幼兒，讓我無後顧之憂的進行研究，如今終於完成這一階段性的事務，感謝我所有親愛的家人，謝謝！

## 摘 要

台灣的雉尾水雉因棲地破壞導致族群數量迅速減少，引起重視並展開復育工作，但卻缺乏詳盡的研究資料，而生殖生物學資料在擬定保育或經營管理策略時可提供有用的參考資訊，本研究於 2002~2007 年，在台南縣雉尾水雉主要繁殖及度冬的棲地長期觀察與記錄其族群的數量變化以及各項生殖生物學資料，並蒐集各項環境因子資料，尋求其對繁殖成功率可能的影響或關聯性。研究期間共記錄 395 巢，1466 個卵，孵化 744 隻雛鳥，群集分佈在數個繁殖區，環境因子中僅有巢與最近的河流直線距離與雛鳥 20 天存活率之間有顯著的正相關，可能和颱風豪雨常造成鄰近河流的菱角田潰堤，使巢卵及雛鳥流失，導致繁殖失敗有關，因此在保育計畫中必須針對群集的繁殖區重點加以保護，並預防豪雨的危害。

本研究第一次發現雉尾水雉雄鳥的殺嬰行為，並深入探究其機制和生殖上的適應性及對族群動態的影響。從結果推論雉尾水雉雄鳥利用殺嬰行為作為產卵後確認父性的方法，以避免將孵卵及育雛的生殖能量投資在非婚生子代身上。殺嬰行為對整體繁殖率的影響目前並不清楚，尚需更多的研究來探討。

本研究從行為活動時間分配模式探討婚配制度的演化，發現補充巢假說是最符合雉尾水雉一妻多夫制度的演化機制。雄鳥的日活動週期顯示生殖行為在繁殖後期集中於正午時段，雄鳥頻繁回巢孵卵以保護卵，避免正午時的高溫及強烈紫外線傷害。

**關鍵字：**水雉科、繁殖生物學、殺嬰、婚配制度、日活動模式

## Abstract

The population size of Pheasant-tailed Jacana in Taiwan have greatly declined due to habitat destruction . The population decline has attracted attention and various protective actions have been taken. However, few studies have done on the Pheasant-tailed Jacana. Understanding the breeding biology of Pheasant-tailed Jacana is critical in making conservation actions or management strategies. This study was conducted from year 2002 to 2007. I recorded the population dynamics and breeding activities of Pheasant-tailed Jacana in Tainan County, the main breeding and wintering area in Taiwan. I also measured and tested the relationships between environmental variables and the breeding success rate. During the study periods, I observed 395 nests, 1466 eggs and 744 chicks. The distribution of nests was in clumps in some breeding areas. The 20 days survival rate of fledgling was positively correlated with the nearest distance to river of the nest. Because the water chestnut fields adjacent to rivers were usually flooded by the heavy rains in typhoon season and subsequently the nests and chicks had a higher chance of nest failure. It is necessary to protect the main breeding areas that most nests located and to prevent the damages of floods.

This study is the first to report infanticide by male Pheasant-tailed Jacanas and to discuss its mechanisms and reproductive fitness. I suggest that male



Pheasant-tailed Jacana may use infanticide as a strategy to avoid cuckoldry when the paternity of eggs is in doubt. Males can prevent investing extra-paired offsprings by infanticide. How infanticide influences the reproductive success rate of Pheasant-tailed Jacana was not clear and needed more studies.

This study also discussed the evolution of the mating system and the results were consistent with the predictions of the replacement clutches hypothesis in Pheasant-tailed Jacana. The time spent on breeding behaviors (mostly incubating behavior) of male jacanas peaked around noon in late breeding stage. I suggest this was due to the high air temperature of the study site during breeding season. Males had to stay in the nests to provide eggs and chicks protection from high temperature and ultraviolet ray.



**keywords: Jacanidae, breeding biology, infanticide, mating system, diurnal pattern**

## 前 言

台灣的水雉原本廣泛分布於全島，北、中、南、東各地都有繁殖族群，但因人類生活區域不斷擴張，進行種種開發建設活動，導致其原始適宜棲境——長有浮葉性水生植物的埤塘或濕地不斷遭受破壞而減少，在缺乏棲息環境的情形下，水雉族群數量迅速減少，1999 年時全台僅剩約 30~60 隻，嗣後更因台灣高速鐵路路線穿越台南縣官田鄉葫蘆埤地區，該地為水雉僅存最主要的繁殖及度冬棲地，而引起全國生態保育界人士之關注，因而開始推動水雉的保護及復育工作。然而，針對水雉進行的詳細研究相當稀少，國際上僅有泰國、印度及斯里蘭卡曾發表過研究報告，國內更僅有野鳥學會等保育團體或個人的短期觀察記錄，正式的研究報告僅有中山大學生物科學系的林建利發表之碩士論文「以粒線體 DNA 控制區之序列探討水雉之遺傳變異」，因此，對台灣水雉生殖生物學資料作長期詳實之觀察記錄，不僅可累積水雉詳盡的基礎生物學資料，更可提供擬定保育方針時之參考依據，有重要之價值與意義。生殖生物學在鳥類的研究與保育上是相當重要的基礎資料，在擬定保育或經營管理策略及措施時可以提供有用的參考資訊。透過對單一物種生活史的詳盡研究，諸如窩卵數、卵孵化率、雛鳥存活率、成鳥存活率、性別比例……等生殖生物學特性，以及影響生殖成功率的環境因子之探究，進而瞭解影響族群動態的環境和生物因素，在擬定保育計畫時，可以全盤性的考量對象鳥種的需求與限制因素，制定最適合的行動方略，達到最佳的保育行動成效。

本研究於 2002 年至 2007 年間，在台南地區水雉主要繁殖及度冬的區域進行，長期觀察與記錄水雉族群的數量變化以及各項生殖生物學資料，並蒐集各項環境因子資料，探討其對水雉繁殖成功率可能的影響或關聯性，於第一章『台灣台南地區水雉的生殖生物學研究』中予以充分的探討，以提供未來保育工作之參考。

此外，水雉的婚配制度屬於典型的一妻多夫制，此種婚配制度在鳥類中相當稀少，水雉科鳥類這種特殊的婚配制度，在研究鳥類的社會體制演化及生殖策略方面提供絕佳的研究題材，因此目前水雉科鳥類的研究多集中在婚配制度以及生殖生物學的研究，本研究在蒐集生殖生物學資料時，發現

台灣雉尾水雉雄鳥的殺嬰行為—將雌鳥產下的第一顆卵丟棄。殺嬰行為在哺乳類以及鳥類已有許多案例報導，前人並提出甚多假說來解釋殺嬰行為的動機及其所帶來的生殖利益，在第二章『雉尾水雉雄鳥在卵的父性有疑慮時採用殺嬰的方式來避免戴綠帽』中，對雉尾水雉雄鳥的棄卵現象作了詳盡的理論探討，並提出假設說明其殺嬰行為的可能動機及在生殖上所能獲致的利益，此論文為連續性一妻多夫婚配制度鳥類雄鳥殺嬰行為的第一篇報導，對鳥類生殖制度演化及生殖策略的研究提供非常有趣且意義重大的案例，未來並可進一步運用分子生物的技术持續針對此議題深入研究，取得更詳實的數據証實本研究所作的推論。而雄鳥的棄卵行為對雉尾水雉的生殖成功率所造成的影響，亦是進行保育工作時，在評估族群動態時不可忽略的變數之一。

本論文第三章『雉尾水雉在臺灣繁殖期的行為活動時間分配』，旨在探討雉尾水雉繁殖期間的行為活動時間分配模式，在雄、雌鳥之間是否有差異？而行為活動時間分配的研究，在探討鳥類婚配制度的演化上，尤其是一妻多夫制度的演化方面，可以提供極有價值的資訊，本章即針對前人提出的數個有關一妻多夫制度演化的假說，透過行為活動時間分配的資料予以檢驗，探討雉尾水雉一妻多夫制度的演化究竟符合哪一個假說。另外也建立雉尾水雉一天內的日活動週期模式，探討日活動週期與環境或生物本身因素的關聯性。鳥類的行為活動時間分配模式和日活動週期在棲地適宜性評估以及族群動態的掌握上可以提供極為有用的訊息，對擬定保育計畫中的族群經營管理策略，亦有重要的參考價值。

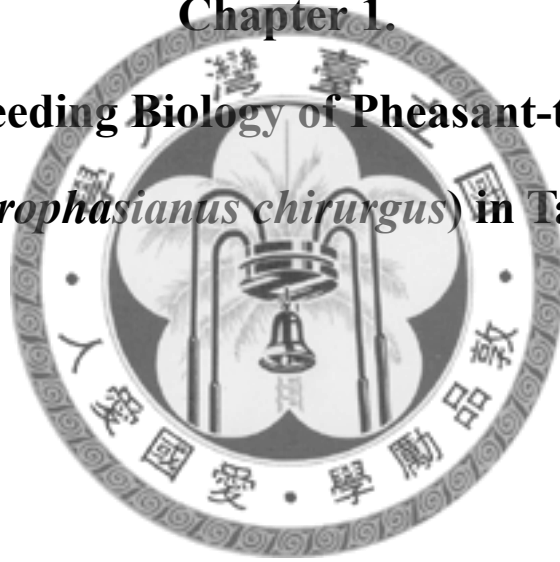
本論文分別從生殖生物學、殺嬰行為以及行為活動時間分配等三個不同的面向深入研究雉尾水雉的族群動態及行為模式，並擴及探討鳥類婚配制度的演化議題，希冀能對台灣未來雉尾水雉的保育及族群管理工作上，提供相關參考資訊，以提升保育行動的成效。

# 第一章

## 台灣台南地區雉尾水雉的生殖生物學研究

### Chapter 1.

## Study of Breeding Biology of Pheasant-tailed Jacana (*Hydrophasianus chirurgus*) in Taiwan



## 摘 要

台灣對雉尾水雉的研究不多，雉尾水雉近年廣受重視，保育工作如火如荼的展開，對其族群動態的掌握與瞭解是影響保育成效的重要因素，因此對其生殖生物學方面的研究，深具意義及應用上的價值。

本研究從 2002~2007 年，針對台灣台南地區之雉尾水雉族群之分佈與生殖情況進行長期的調查與記錄，並測量其繁殖棲地之各項環境參數，探討可能影響生殖成功率的环境因子。

研究結果顯示雉尾水雉在台南地區的繁殖巢位呈現極度群集的狀態，集中分佈在幾個固定的區域內，但在不同年度間是隨機分佈於各繁殖區內的，而各繁殖區的巢數和該區域內菱角田的面積多寡並無關係。

雉尾水雉在孵化後僅需 1 年即可達到性成熟（2 年齡），加入繁殖族群。窩卵數從 1~5 顆均有，以 4 顆為最普遍。發現的 395 巢共產下 1466 個卵，孵化 744 隻雛鳥，整體孵化率為 50.75%，雛鳥 20 天存活率為 78.36%，繁殖成功率為 58.99%。卵平均孵化天數為  $27.9 \pm 1.8$  天。雄/雌性別比例介於 1.28~2.18/1。生殖季為 5 月上旬開始，到 9 月中旬結束，為期約有 4.5 個月。雄鳥繁殖季平均活動領域為  $2353.9 \pm 945.5$  平方公尺。

環境因子中僅有巢與最近的河流直線距離與雛鳥 20 天存活率之間有顯著的正相關，可能和颱風豪雨常造成鄰近河流的菱角田潰堤，導致繁殖失敗有關。

**關鍵字：**水雉科、繁殖生物學、保育、環境因子、颱風

## Abstract

Studies on Pheasant-tailed Jacana have been rare in Taiwan. The population of Pheasant-tailed Jacana was greatly declined in the past and the protective action have been propounded. The understanding of the breeding biology and population dynamics is very important and useful for the conservation actions.

I investigated the population distribution and the breeding success of Pheasant-tailed Jacana from year 2002 to 2007 in Tainan County, Taiwan. I also measured the environmental conditions to explore the factors that influence the reproductive success.

The nests distribution was in clumps in some breeding sites, but was random between years. The relationship between the number of nests and the area of water chestnut farming fields was not significant in each breeding sites.

After incubated, the fledglings matured and joined the breeding population in the next year. The clutch size was from one to five and four was the most common. The incubation rate was 50.8%. The 20 days survival rate of fledgling was 78.4%. The breeding success rate was 59.0%. The mean incubation period was  $27.9 \pm 1.8$  days. The sex ratio was male-biased. The breeding seasons started in mid-May and lasted till mid-September. Mean breeding territory was  $2353.9 \pm 945.5$  centares for each male. The 20 days survival rate of fledgling was positively correlated with the

nearest distance to river of the nest. Because the water chestnut farming fields adjacent to rivers usually floated by typhoons during breeding seasons, and it increased the nest failure.

**Keywords: Jacanidae 、 breeding biology 、 conservation 、 environment factors 、 typhoon**



## 研究背景

雉尾水雉 (*Hydrophasianus chirurgus*) 在分類上屬於鴿型目 (Charadriiformes)、水雉科 (Jacanidae)。地理上廣泛分佈於亞洲地區。從巴基斯坦、尼泊爾、印度和斯里蘭卡經緬甸到中國大陸東南、台灣，南至東南亞、菲律賓等地區為主。其中除了在中國大陸屬於夏候鳥外，其餘皆為當地的留鳥。在冬季少數族群會出現在馬來西亞及蘇門達臘、爪哇等地區，分佈甚廣，而台灣是其分佈的北限。雉尾水雉是 8 種水雉科鳥類中唯一具有繁殖羽(夏羽)及非繁殖羽(冬羽)二種羽色變換和季節性遷移現象的種類 (del Hoyo *et al.* 1996)。

水雉科鳥類廣泛分佈於熱帶及亞熱帶開放性的溼地中，主要生活在淡水湖沼中，在浮水植物上覓食及築巢，現存 6 屬 8 種 (del Hoyo *et al.* 1996, Whittingham *et al.* 2000, Dostine and Morton 2000)，分別為分佈在非洲東半部的小水雉 (Lesser Jacana *Microparra cepensis*)、僅分佈在馬達加斯加島的馬達加斯加水雉 (Madagascar Jacana *Actophilornis albinucha*)、分佈在非洲中南部的非洲水雉 (African Jacana *Actophilornis africana*)、分佈在東南亞及澳洲北部的雞冠水雉 (Comb-crested Jacana *laediparra gallinacea*)、分佈在中美洲的北方水雉 (Northern Jacana *Jacana spinosa*)、分佈在南美洲的肉垂水雉 (Wattled Jacana *Jacana jacana*)、分佈在中南半島及東南亞的銅翅水雉 (Bronze-winged Jacana *Metopidius indicus*) 及雉尾水雉 (Pheasant-tailed Jacana *Hydrophasianus chirurgus*) (del Hoyo 1996)。水雉科鳥類大多數均為異域性分布，僅在亞洲及非洲少數地區有 2 種水雉共同生活在同一區域內的情形。2 種水雉共同生活且產生雜交的現象僅在巴拿馬西部的少數地區發生 (Whittingham *et al.* 2000)。Whittingham *et al.* (2000) 利用粒線體細胞色素 b 的基因序列差異及 ND5 基因序列差異做 6 屬 7 種的水雉科鳥類系統發生學分類，將 7 種水雉分成 2 大群：一群為雞冠水雉、小水雉、非洲水雉及銅



翅水雉；另一群為雉尾水雉及北方水雉。而 Fry (1983) 則發現只有非洲水雉、銅翅水雉和雞冠水雉具有特化的扁平凹狀橈骨，為以翅膀夾帶幼雛避險的適應性特徵，但北方水雉、小水雉及雉尾水雉則無此特徵。

水雉科成員的婚配制度多屬於一妻多夫制 (polyandry)，具有高度進化的性別角色轉換現象 (sex-role reversed)，比其他鳥類或哺乳動物表現出更明顯地相反的性別二型性體型 (reverse sexual size dimorphism) (del Hoyo *et al.* 1996)，除小水雉為公母鳥共同孵卵外 (Hancock 2001)，其餘種類均由公鳥負責孵卵與育幼 (del Hoyo *et al.* 1996, Butchart 2000, Mace 2000)。一妻多夫制在鳥類中是很稀少的婚配制度 (Emlen and Oring 1977, Murray 1984)，僅佔所有鳥類總數的 0.4% (高 1993)。要研究鳥類社會制度的演化，對一妻多夫制的瞭解是很重要的 (Jenni 1974)，而水雉科鳥類是最理想的物種 (Butchart 2000)。

水雉科鳥類中，北方水雉 (Jenni and Collier 1972, Jenni and Betts 1978, Betts and Jenni 1991)、肉垂水雉 (Osborne and Bourne 1977, Osborne 1982, Emlen *et al.* 1989) 及非洲水雉 (Tarboton 1992a, 1992b, 1995) 已被清楚的研究證實屬於一妻多夫制，而雉尾水雉 (Thone-aree *et al.* 1995)、馬達加斯加水雉 (del Hoyo *et al.* 1996)、銅翅水雉 (Butchart 2000) 和雞冠水雉 (Garnett 1985) 一般認為也是一妻多夫制，但卻尚未有仔細的研究，小水雉則被認為屬於一夫一妻制 (Hancock 2001)。

水雉科鳥類的研究多集中在生殖生物學及婚配制度方面的探討 (Butchart 2000, Osborne 1982, Tarboton 1995, Hancock 2001, Jenni and Collier 1972, Stephens 1984)，其他部份的研究極少，僅有 Dostine & Morton (2000) 在澳洲研究雞冠水雉的食性，以及 Tarboton (1992b) 研究非洲水雉卵的各項形質特徵，並利用卵在巢間及巢內的差異性來辨識母鳥個體，辨識率高達 52.9%，因此卵的形質、花紋、顏色在未繫放的個體上提供有用的個體辨識及檢驗配對關係的參考依據。

國際上針對雉尾水雉進行的研究相當少，僅有 1982~1983 年在泰國中部曾對雉尾水雉做過短期的生殖生物學研究 (Thong-aree 1995)，以及斯里蘭卡曾進行雉尾水雉的生殖行為及掠食壓力研究 (Suratissa 1997)。Ramachandran and Vijayan (1995) 指出印度共域生活的雉尾水雉和銅翅水雉的生殖季長短受到季風開始的時間及強度所影響。

台灣的雉尾水雉由英國博物學家 Robert Swinhoe 於 1865 年在高雄的大水塘中首次發現，正式列入台灣鳥類名錄中 (Swinhoe 1865)。雉尾水雉喜好長滿菱角、芡實、睡蓮等浮葉性水生植物的水池、埤塘及草澤等濕地中棲息。根據以往的調查記錄 (中華民國野鳥學會鳥類資料庫 1997)，雉尾水雉曾經分佈於全台各地，台北、宜蘭、台中、彰化、雲林、嘉義、台南、高雄、屏東、台東等地均見其蹤影 (翁 1997)。其中台北五股、台中全興、台南葫蘆埤、高雄右昌、屏東林邊等地都有繁殖的族群。非生殖季時，會擴散至鄰近區域或河口。各地呈小群群聚，隻數從數隻至數十隻不等，以南部較多 (王 1991, 姚 1998)。

台灣對雉尾水雉相當缺乏系統性的研究，僅限於少數的個人觀察記錄及鳥會團體的調查記錄，台南鳥會 1993-1994 年間調查，推估台南地區雉尾水雉數量約 30-60 隻 (徐等 1996)。翁義聰 1994 年曾統計台南地區約 60 隻，翁榮炫 1997-1999 年調查推估台南地區的繁殖族群約 36-51 隻 (翁等 1999)，台南市野鳥學會於 2000 年針對台南地區的雉尾水雉族群進行普查，共記錄到 76 隻 (台南鳥會 2000)，水雉復育委員會於 2001 年統計台南地區最多有 164 隻雉尾水雉 (邱 2002)。對於繁殖生物學方面的研究，僅有翁榮炫與王建平於 1997~1999 年的短期研究 (翁等 1999) 以及台南鳥會與水雉復育委員會在 2001 年的初期觀察記錄 (邱 2002)，缺乏長期詳細的研究與觀測。

近幾年因台灣高速鐵路的開發，路線正好穿過雉尾水雉的繁殖及度冬棲地，因此引起眾人的注視，而有了較多的觀察與研究，然正式發表的研究成

果也僅止於林（2005）發表之碩士論文「以粒線體 DNA 控制區之序列探討水雉之遺傳變異」，指出台灣的水雉與泰國、中國廣東的水雉在粒線體 DNA 上並無顯著差異，推論此三地的水雉族群可能有部分交流的存在，但仍須進一步的研究以證實。

台灣目前對水雉的復育工作正如火如荼的進行，對其族群動態的掌握與瞭解將是影響復育工作成效的重要因素，族群生態學在珍稀瀕危鳥類的保護、利用與管理方面，具有深切的理論與應用價值（高 1993），而生殖成功率對族群動態模型的研究及將鳥類做為環境監測指標物種的工作上是很重要的，在擬定保育計畫時，瞭解影響族群動態的因素是保育工作成敗的關鍵（Renner 2001），因此對水雉生殖生物學方面的深入研究，實是刻不容緩並深具意義及應用上的價值。

影響鳥類生殖成功與否的因素有許多，涵蓋生物和非生物的因素，生物因子有食物豐富度、族群密度、種內及種間競爭、掠食者壓力、寄生蟲、生殖個體本身因素（年齡、位階、繁殖經驗）等（Burger 1982, Frederic 2007, Fowler 1995, Geslin 2004, Garamszegi 2004, Marzal 2005）；環境因子則包括氣候因素（溫度、雨量）、繁殖棲地面積、繁殖棲地週遭地景類型、棲地破碎化、都市化程度、人類干擾、生殖時間等（Bradley 1997, Burger 1982, Donovan 1995, Parsons 2003, Morneau 1995, Newhouse 2008, Powell 1998, Powell 2000, Rodríguez 1997, Verhulst 1995, Urfi 2003）。其中棲地面積和食物潛在供給量有直接的關係，一般說來，若食物在棲地中為均勻分布，則棲地面積愈大，所能提供的食物量也愈多（Burke 1998）。

棲地破碎化是影響鳥類繁殖成功率的另一主要因素（Donovan 1995, Johnson 2001），而道路開發和人工建築是造成棲地破碎的主要原因之一（Bekker and Iuell 2003, Trocmé 2006）。Watson（2005）指出棲地組成類型會影響鳥類在其中可獲得的資源品質，進而影響其數量和整體鳥類群聚的組成。棲地破碎化會使適合鳥類繁殖的棲地面積縮小，從而增加其巢卵遭到掠

食或寄生的機率 (George 2002, Haegen 2007, Herkert 2003)。道路開發也造成棲地植被組成的改變；影響食物來源和品質；棲地溫度、濕度等微氣候的變化；增加噪音及視覺等人類干擾程度等影響生物生存的因素 (Watson 2005)。

本論文針對台灣台南地區之雉尾水雉族群之分佈與生殖情況進行長期的調查與記錄，並測量其繁殖棲地之各項環境參數，包括繁殖棲地面積、道路及建築物分佈狀況、繁殖棲地類型、繁殖棲地周邊地景以及繁殖棲地出現的時間早晚等因素，探討可能影響生殖成功率的環境因子，期能對台灣雉尾水雉的保育提供有用之資訊。



## 材料與方法

### (一) 調查樣區

選定台南地區雉尾水雉主要繁殖及度冬的區域，由北而南依序為新營交流道、鹽水、菁埔、六甲、火燒珠、洲子、南~~廊~~、葫蘆埤、西庄村、瓦~~礮~~村、官田交流道、湖山村等地的菱角農業區作為主要的研究樣區（圖 1），各區敘述如下：

#### A、新營交流道

位於中山高速公路新營交流道東、西二側，主要由 4 個永久性水池構成，池中於夏季種植菱角，冬季任由菱角枯萎凋謝，水面上滿佈浮萍，水池周圍為水稻與菱角輪作的水田。此處由於位處高速公路下方，平時僅有耕種的農民出入，人為干擾小，環境尚稱隱密，所以每年均可繁殖出數巢的雉尾水雉，繁殖族群穩定，但因冬季菱角枯萎及轉作水稻，並無度冬族群出沒（張 2001）。但於 2007 年在附近聖太祖公廟前長滿水甕菜及大萍等水生植物的池中，夏季均有水雉繁殖，冬季亦有少數個體隱藏在半乾枯的水甕菜中度冬。

#### B、鹽水

位於南榮技術學院附近作為灌溉儲水用的水道，於夏季時均種植菱角，提供雉尾水雉良好的繁殖棲地。而周邊的土地，部份為水稻與菱角輪作的水田，大部份則為旱作區，種植花生、甘蔗等作物為主。此區範圍廣大，主要繁殖地為數個大型灌溉水池以及週邊輪作的菱角田，面積大且人為干擾小，每年成功繁殖巢數頗多，歷年調查均未發現度冬族群，但 2001 年冬季則發現有 3 隻雉尾水雉在此度冬，之後每年均有一個隻數不等之小族群在此度冬（張 2002）。

#### C、菁埔

多數繁殖地點為水道與菱角輪作的菱田，少部分為灌溉池塘。菱田在南 174 縣道與台 1 線省道間為零星分布，南 174 縣道以西至台 19 線省道間則

為大面積種植的集中式菱田。本區於菱角枯萎後，隨即轉作水稻，因此歷年調查均僅見繁殖族群，未見任何水雉個體在此度冬。

#### D、六甲

位於台 1 線省道邊，為舊河道形成的低窪地區，遭農人圍起土堤形成深約 2~3 公尺的深堤式埤塘，耕作型態亦為水稻與菱角輪作，此區雖位處交通繁忙的台 1 線省道邊，但週遭有樹高超過 3 公尺以上的樹林環繞，且為深堤式菱田，除農人外亦少有人跡，環境頗為隱蔽，亦為每年雉尾水雉重要的繁殖區之一。

#### E、火燒珠

火燒珠為一個約 4 公頃大的淡水埤塘，池塘底部中間較高，沿池塘周邊較深。火燒珠主要利用方式為水稻與菱角輪作的水田。種植菱角的季節，池水較深，整區作栽植菱角用。種植水稻的季節，池水較淺，底部中間較高處會露出，種植水稻，周邊較低窪之淹沒區則作為菱角幼苗栽植的區域。水中植物以菱角、水稻為主要種植作物，其它尚有布袋蓮、滿江紅、青萍、和黃花水丁香。岸邊可見稗草、木賊、和綠莧等。

火燒珠周邊區域以稻田為主，只雜有少許旱田種植玉米、蔬菜等。火燒珠北側為龜子港大排，水質極劣。

火燒珠水質化學需氧量高達 399mg/L。一般化學需氧量 3mg/L 以下屬於未受污染，3-5mg/L 為輕度污染，5-15mg/L 為中度污染，15mg/L 以上就視為嚴重污染，顯示火燒珠水域優養化情形嚴重，可能是施有機肥所致。火燒珠的水源主要為地下水，較不受工業污染。

火燒珠中之水生昆蟲種類至少 10 種，其中有 3 種是台南縣其它埤塘未發現者。火燒珠雖為人工挖掘而成之小型埤塘，因水稻與菱角輪作經營，水量控制在較低深度，且農藥施用較少，有利各種水生昆蟲生長，水蠶族群數量頗豐，亦可見蓋斑鬥魚的蹤跡。其優良之生態條件，成為水雉在嘉南平原殘存之較佳繁殖棲地之一（翁 1997）。

## F、洲子

位於火燒珠附近，僅有非常少數之魚塭及田地種植菱角，此區之雉尾水雉族群僅在繁殖季時出現，冬季雖並未轉作水稻，但菱角枯萎，並無適合度冬之棲地，研究期間未見雉尾水雉在此度冬。

## G、南廂

與葫蘆埤地區以南 176 縣道為界，區內以水稻田輪作的菱角田為主要的雉尾水雉繁殖棲地。部分舊河道淤積成的低窪地亦有農人種植菱角，除了提供繁殖棲地外，因未轉作水稻，在秋末冬初亦提供此區繁殖之個體短期的冬季群聚所需的棲息地。

## H、葫蘆埤

葫蘆埤和其周邊地區是雉尾水雉最主要的繁殖及度冬棲地，葫蘆埤本身為一個淡水埤塘，四周為台南縣內最大的菱角專業區，有高達 300 公頃的菱角田（中華民國野鳥學會 2001）。夏季種植菱角時提供雉尾水雉絕佳的繁殖棲地。葫蘆埤內終年有水，少數地點有埤中小島露出，每年 1~3 月份種植水稻期間，會因為農民大量抽取埤內水做為水田灌溉插秧之用，而枯竭露出基底，只餘少數較低窪地區仍殘留有一些水。抽取埤中儲水作為灌溉之用，常導致水位嚴重下降，甚至部份乾涸見底。

臨埤塘岸邊以外來種之巴拉草為優勢植物，部分岸邊濕地可見鱧腸、長梗滿天星 (*Alternanthera philoxeroides*) 與節節花 (*Alteznanteza nodiflora*)，而在埤邊及埤內的小灣中，夏季水面經常保持淨空，冬季則常有許多水生植物成群生長，主要以布袋蓮為主，其他尚有菱角、荷 (*Nelumbo nuafera*)、大萍、滿江紅與蘋等，但 2000、2001 年冬季整個湖面則以大萍為主要植生（張 2001）。環埤沿岸多種植有芒果樹，在沒有種樹的地方則多為禾本科組成的草叢。

埤的周邊多為水田，水田田埂上以禾本科、菊科和莧科等植物為主。水田在冬末春初（1 月底至 2 月底）種植水稻，少數地區則種養菱角幼苗。約

到清明節前後，水稻收成，這些水田會改種菱角，在 8 至 11 月間可收成菱角，在 11 月底至 12 月中之間，農民會將水田中的水放出，任菱角乾枯死亡，結束菱角種植期。距離埤塘稍遠的區域則水田（多為水稻）、旱田（包括甘蔗、玉米、甘薯、文旦……等）及養殖魚塭均有，但以水田較多。

葫蘆埤中水質不佳，嚴重優養化，混濁度、導電度、氨氮濃度、磷酸鹽濃度、化學需氧量等數值均偏高。而官田工業區所排廢水會順水路進入葫蘆埤，造成水質污染，如 1996 年 8 月成功啤酒廠漏油，造成葫蘆埤及周邊菱角田嚴重污染。

葫蘆埤中有水生昆蟲 6 種，由於水質受到相當程度之污染，水生昆蟲以較耐污染之松藻蟲和水蠶最普遍，數量也最高，其它水生昆蟲數量則較少(翁 1997)。

葫蘆埤及周遭總共 2242 公頃的地區已於 1999 年經國際鳥盟指導，中華民國野鳥學會及全國各地鳥會的努力以及行政院農業委員會的支持下，劃設為台灣重要野鳥棲地 IBA（中華民國野鳥學會 2001）。

#### I、西庄村

位於葫蘆埤南側，沿著埤塘及其附屬水道周邊種植有廣大面積的水稻田，夏初水稻收割後幾乎全數會轉而重植菱角，提供雉尾水雉可供利用繁殖的大面積區域，但此區菱田多沿著西庄村市街中心向外擴散，除少數位於埤塘或水道邊較偏僻之菱田有雉尾水雉繁殖外，多數菱田均未發現有繁殖紀錄。

#### J、瓦礫村

位於水雉復育區（現稱為水雉生態教育園區）西北側，村中沿著嘉南大圳支線水道有廣大的田地採水道、菱角輪作方式耕種，於距離村落較遠之菱田中有雉尾水雉繁殖紀錄，因位處水雉復育區旁，復育區中之雉尾水雉個體常會飛出至此區域之菱田中覓食，提供復育區中個體額外的食物供給來源。

#### K、官田交流道



位於福爾摩莎高速公路官田系統交流道下方，主要繁殖棲地為數個魚塭式的深堤式菱角田，另有大面積的水稻田輪作的菱田亦偶有發現築巢的紀錄，此區域為台 1 線省道以東發現雉尾水雉繁殖的少數地點之一。

#### L、湖山村

位於台 1 線省道東邊，南 165 縣道與官田工業區之間的湖山村周邊有部分水稻與菱角輪耕的田地，這些菱角田多數位於小丘陵之山腳下，地點隱蔽，人車進出稀少，夏季時吸引雉尾水雉到此繁殖，為台 1 線省道以東發現雉尾水雉繁殖的另一地點。

### (二) 研究方法

#### A、繁殖巢位空間分佈

在研究樣區內，將雉尾水雉繁殖的菱角池(田)、埤塘、草澤地標記在地圖(1/5000)上，製作其分佈圖，並追蹤繁殖個體活動地點。另亦將發現的巢位標記在地圖上並使用地理資訊系統(Geographic Information System)軟體將其數位化。

運用地理資訊系統軟體針對巢位的分佈作 Average Nearest Neighbor 分析，計算巢位分佈狀況的 nearest neighbor 指數，探討雉尾水雉的巢位分佈狀況是為群集或隨機分佈，若指數大於 1，則為分散式分佈；若指數小於 1，則為群集分佈；若指數等於 1，則為隨機分佈。

為探討影響雉尾水雉族群變動的環境因子，自 2004 年至 2006 年連續三年將調查樣區內的所有菱角田位置標示在比例尺 1/5000 的台灣地區相片基本圖上，並記錄其栽植菱角的日期，6 月中旬以前栽種的菱田定義為早期栽植，之後的定義為後期栽植。

使用地理資訊系統 Arc/Gis9 軟體將調查樣區內的菱角田、道路系統、建築物、河川溪流等地貌數位化，求取每一塊菱角田的面積以及巢位與各種地貌之間的距離，以作為環境因子分析之用。

## B、生殖生物學

追蹤每一個發現的巢，記錄其母鳥產第 1 顆卵的日期、第 1 隻雛鳥孵化的日期、巢卵數、孵化雛鳥數、雛鳥存活數等資料，直至雛鳥全數離巢獨立或死亡為止。根據上述資料加以計算下列生殖生物學上重要之參數：

- (1) 性成熟速度（繁殖年齡）：配合繫放記錄及繁殖行為觀察確定繁殖年齡。
- (2) 產卵日期：紀錄發現產第 1 顆卵的日期，以太陽曆 1 月 1 日開始計算到產第 1 顆卵該日的天數作為每 1 巢的產卵日期，以探討生殖季早期和晚期產下的巢卵在孵化率和雛鳥存活率上是否有差異。
- (3) 巢數及窩卵數：記錄一個生殖季中所有發現的巢數及每一窩巢中的卵數。
- (4) 卵孵化率：追蹤觀察所有發現的巢，記錄其幼雛孵化數量。巢卵孵化率 = 每一巢孵化出幼雛數 / 每一巢產卵數。整體孵化率 = 所有孵化出幼雛數 / 所有巢卵數。
- (5) 孵化時間：從第 1 顆卵產下到所有卵孵化所需的時間。
- (6) 繁殖成功率：至少 1 隻以上雛鳥存活至 20 天的巢視為繁殖成功。繁殖成功率 = 至少 1 隻以上雛鳥存活至 20 天的巢數 / 所有巢數。
- (7) 雛鳥存活率：追蹤觀察所有孵化的雛鳥直至存活 20 天為止，記錄其存活隻數。因野外觀察受種種氣候及人為干擾因素影響，無法每一巢均完整追蹤至雛鳥長大成亞成鳥（Burger 1982），而根據野外觀察，雉尾水雉雛鳥成長至 20 天時，多半已獨立覓食，不再或極少需要親鳥之陪伴，故以雛鳥 20 天存活率來計算。雛鳥 20 天存活率 = 存活至 20 天雛鳥隻數 / 所有孵化雛鳥數量。
- (8) 年度存活率：野外極少見到死亡的雉尾水雉屍體，因此成鳥或亞成鳥存活率難以估算，但存活率為族群生態學上重要之參數，因此以年度

存活率作為替代，定義為每年冬季過後存活的個體比例。成鳥存活率 = 隔年 5 月普查紀錄之個體數量 / 前一年 9 月普查紀錄之個體數量。選擇 9 月之原因在於雉尾水雉最後 1 窩卵通常在 8 月底至 9 月初孵化，待其雛鳥孵化加入族群亦在 9 月下旬，所以此時普查所得的個體數可以代表當年度最大之族群量。5 月則為雉尾水雉度過冬季後，尚未開始分散求偶的最後群聚時期，此時普查所得的個體數足以代表度冬後殘存的最大族群量。

- (9) 性別比例：雉尾水雉的雄雌無法利用羽色區分 (del Hoyo *et al.* 1996)，因此僅能依據行為 (鳴叫、交尾、產卵、孵卵) 及體型大小 (雌鳥平均體長 = 50.27cm、體重 190~250g；雄鳥平均體長 = 45.91cm、體重 120~150g) 作為性別區分的依據 (Thong-aree 1995, 翁等 1999)。在研究樣區內，以望遠鏡觀察辨識並記錄個體性別，以得知族群中雄雌性別比例。
- (10) 生殖季：生殖季的定義為發現的第一個巢產下的第一顆卵之日起，至最後一巢所有雛鳥離巢為止 (Thong-aree 1995)。若不確知實際產卵日期，則以孵出日回推之 (李 1989)。
- (11) 繁殖期活動領域：觀察雉尾水雉雄鳥繁殖期間的活動領域，利用雷射測距儀搭配指北針，每 10 分鐘或在觀察對向移動距離超過 5 公尺以上時，測定其與觀測者之距離以及所在位置與正北方之夾角，利用三角函數換算成 (X, Y) 座標點資料。累積 90 點以上的位置，利用最小多邊形法畫出其活動領域範圍，並計算領域面積 (Butchart 2000)。
- (12) 繫放：使用 10cm 孔徑的霧網捕捉雉尾水雉，套上色環以供野外觀察時辨識個體之用，並測量下列形質特徵：1) 體重 (body mass)、2) 體長 (含尾長) (body length)、3) 嘴喙長 (bill length)、4) 翼長 (wing length)、5) 跗蹠長 (tarsus length)、6) 尾長 (tail length)。

### C、族群時間動態

每個月調查 1 次，將調查樣區內雉尾水雉所有可能出現的繁殖及度冬棲地作全面性的普查，記錄各樣區發現的個體數量、性別、年齡（成鳥、亞成鳥或雛鳥）等資訊。

### D、影響生殖成功率的環境因素

選定下列環境因子分析其和雉尾水雉繁殖成功率（卵孵化率、雛鳥 20 天存活率）之間的關係。選擇 27.37 公尺作為巢週邊菱田及建築物面積分析的原因為根據第一章研究所得的雉尾水雉雄鳥繁殖期活動領域平均為 2353.9 平方公尺換算所得。

- (1) 築巢的菱角田（巢區）面積
- (2) 巢中心半徑 27.37 公尺內菱角田面積
- (3) 距巢最近的道路等級：依據路寬和道路類型區分為 6 個等級(2~7 等級)，由小到大等級依序為 3 公尺以下之人行小徑、3~5 公尺之產業道路、雙線道、雙線以上道路、高速公路、鐵路或高速鐵路。
- (4) 巢與最近的道路之間的直線距離
- (5) 巢與最近的建築物之間的直線距離
- (6) 巢與最近的河流直線距離：包括現存的河流或灌溉水圳以及舊河道，因雉尾水雉為濕地鳥類，其繁殖的菱角田所需水源與河川息息相關，所以選定此項因子加以分析。
- (7) 築巢的菱角田（巢區）型態：深堤式或淺堤式，菱田堤岸高度超出水面 1 公尺以上定義為深堤式菱田，小於 1 公尺則為淺堤式菱田。
- (8) 築巢的菱角田（巢區）種植日期：依據菱角種植日期區分為 6 月 15 日之前種植為早期，之後為晚期。

各項環境因子之測量，採用林務局航空測量所發行的 1/5000 比例正射化影像圖，使用地理資訊系統軟體 Arc/GIS9 作數位化處理，再加以測量面

積和距離等數值。

使用統計軟體 SYSTAT 11 和 ORIGIN 7.5，運用複迴歸分析 (multiple regression analysis)、Wilcoxon signed-rank test 以及 Kruskal–Wallis test，探討各項生殖參數和環境因子間的關係，找出可能影響雉尾水雉繁殖成果的環境因素。



# 結 果

## (一) 繁殖巢位空間分佈

雉尾水雉在冬季時會群聚度冬，直到春末夏初約 4 月中旬時才會開始分散至各處可能的繁殖棲地建立領域，展開求偶配對，進行生殖活動。

分別對 2004、2005、2006 年的巢位分佈作 Average Nearest Neighbor 分析，所得的 nearest neighbor 指數分別為-15.3、-13.6 以及-12.6 ( $p < 0.01$ )，所以雉尾水雉在台南地區的繁殖巢位呈現極度群集的狀態，集中分佈在幾個固定的區域內 (圖 2)。若將這 3 年的巢位作 Spatial Autocorrelation 分析，所得的 Moran's I 指數值為-1.4 ( $p > 0.1$ )，並未達顯著水準，可見雉尾水雉的巢位在年度間是隨機分佈的，並沒有因年度不同而集中在不同地區的現象，從圖中亦可看出 2004~2006 年巢位的分佈區域變化不大 (圖 2)。

各繁殖區巢數有明顯的差異 (圖 3)，將各繁殖區 2004~2006 年的巢數加總後和各繁殖區的菱角田面積作線性迴歸分析 (Linear Regression)，發現並無顯著關聯性 ( $F=0.054$ ,  $p > 0.05$ )，所以各繁殖區的巢數和該區域內菱角田的面積多寡並無關係。

## (二) 生殖生物學

### (1) 性成熟速度 (繁殖年齡)

雉尾水雉孵化後，至當年冬季群聚度冬時羽色即已接近成鳥之冬羽羽色，外觀上僅有頭頂以及頸部的羽毛較偏紅褐色，與成鳥冬羽偏黑褐色有所差異可作為年齡辨識之依據，但到第二年夏季繁殖開始，轉換成夏羽後，已無法根據羽色加以區別。

2005 年 5 月 18 日所繫放的腳環編號 F08460 個體，在捕捉時仍為冬羽狀態，根據羽色判定為前一年出生之亞成鳥，在 2005 年 8 月 10 日的調查中觀察到其與 1 隻雌鳥配對。2005 年 12 月 13 日捕捉之腳環編號 F08470 個體，

捕捉時為亞成鳥，在 2006 年 6 月 20 日時觀察到與雌鳥配對。另有腳環編號 F08472 之個體，2005 年 12 月 13 日捕捉時為亞成鳥，2006 年 8 月 21 日調查時發現帶領 4 隻雛鳥覓食。所以據此推論雉尾水雉在孵化後僅需 1 年即可達到性成熟（2 年齡），加入繁殖族群。

## (2) 產卵日期

2002~2004 年間發現最早產卵日期為 6 月 6 日，2005~2007 年的最早產卵日期均為 5 月 8 日，比前三年幾乎早了 1 個月。

## (3) 巢數及窩卵數

2002~2007 年共發現 397 個巢，其中 2002 年有 2 巢位於葫蘆埤中央上的草叢中，無法確認其卵數及孵化情形，因此在分析時將其排除。窩卵數從 1~5 顆均有，以 4 顆為最普遍，佔所有巢數的 78.9%。平均窩卵數為  $3.7 \pm 0.7$  顆。5 顆卵的情況只在 2002 年發現一次。

分析 2002~2007 年可以確認或根據孵化日期推算出產卵日期的 199 個巢窩卵數與產卵日期之關聯性，窩卵數與產卵日期有顯著的負相關 ( $p=0.049$ )，亦即較早產卵的巢窩卵數較多，繁殖季後期的巢中卵數較少。

每一年發現的巢數及窩卵數變動頗大，有許多因素可能導致此種變動，2002 及 2003 年為調查起步階段，尚未能掌握雉尾水雉在台南地區的繁殖區分佈，許多繁殖區未能進行調查，因此紀錄到的巢數較少；2004 年開始在水雉復育區工作人員以及台南縣政府委聘調查人員協助下，新增了許多先前未發現的雉尾水雉繁殖區，因此巢數大幅度增加，2005 至 2007 年則因調查人力縮減，發現的巢數略為減少（圖 3）。雖然 2004 至 2006 年間巢數和卵數的變動曲線和菱角田面積增減有類似的走勢（圖 4），但目前的資料尚不足以斷定菱角田面積和巢數變化之間的關聯性。

以 2004~2006 年各繁殖區的巢數來看，2004 年巢數最多的前四個繁殖區依序為菁埔、南廂、葫蘆埤、鹽水，2005 及 2006 年則為南廂、鹽水、菁埔、火燒珠（圖 3）。

#### (4) 卵孵化率

2002~2007 年發現的 395 巢共產下 1466 個卵，孵化 744 隻雛鳥，整體孵化率為 50.8%。

以年度來看，孵化率最低的是 2005 年的 39.2%，最高的是 2003 年的 57.3% (圖 5)，年平均孵化率為  $51.7 \pm 6.8\%$ 。

以地區來看，將各繁殖區 2004~2006 年的資料加總之後分析卵孵化率，以洲子的 64.5% 最高，新營的 38.0% 為最低 (圖 6)。

#### (5) 孵化時間

受限於野外調查的困難，無法百分之百掌握每一個巢的孵化日期，就 2002~2007 年發現的巢中，實際觀察記錄到孵化日期或根據雛鳥體型推估出孵化日期的巢數共有 111 巢，計算從產下第 1 顆卵到最後 1 顆卵孵化所需的天數，最少為 20 天，最多為 34 天，平均孵化天數為  $27.9 \pm 1.8$  天。

#### (6) 繁殖成功率

6 年所紀錄的 395 巢中，至少有 1 隻雛鳥存活超過 20 天的巢有 233 巢，整體繁殖成功率為 59.0%。

不同年度間以 2005 年的 48.53% 最低，最高的繁殖成功率出現在 2006 年的 71.1% (圖 5)。年平均繁殖成功率為  $58.4 \pm 10.5\%$ 。

將各繁殖區 2004~2006 年的資料加總之後分析，繁殖成功率最低為菁埔的 40.5%，以官田交流道的 81.8% 為最高 (圖 6)。

#### (7) 雛鳥存活率

孵化的 744 隻雛鳥，其中存活超過 20 天的雛鳥有 583 隻，整體雛鳥 20 天存活率為 78.4%。

年度間以 2002 年的 63.3% 最低，最高為 2006 年的 91.4% (圖 5)。年平均存活率為  $76.4 \pm 11.5\%$ 。

將各繁殖區 2004~2006 年的資料加總之後分析，雛鳥存活率最低為湖山村的 50.0%，以洲子和新營交流道的 100.0% 為最高 (圖 6)。



#### (8) 年度存活率

有完整一年 12 個月全體族群數量普查資料的年度有 2003、2004、2005 及 2006 年，因 2003 年尚有數個分部地區未掌握，可能低估整體族群數量，所以採用 2004~2006 之資料計算年度存活率。

2004~2005 年之年度存活率為 26.9%；2005~2006 年之年度存活率為 60.5%。

#### (9) 性別比例

野外調查時因距離和光線因素影響，並非每一隻個體均可清楚分辨性別和年齡，因此從 2003~2005 年之調查記錄中，選取各年度 6~8 月調查中可以分辨性別個體數最多的一次結果來計算性別比例，作為該年度的代表，選取 6~8 月的原因在於雉尾水雉從 4 月下旬至 6 月初期，開始從冬羽轉換成夏羽，換羽初期常呈現冬羽和夏羽中間型的羽色，且尾羽尚未長齊，難以從外觀上辨識性別；而 8 月底以後，開始轉換成冬羽，此時尾羽開始脫落，性別亦難以從羽色加以辨別，但繁殖高峰期的 6~8 月，雄雌鳥的羽色均為標準的夏羽，且此時期當年度出生之雛鳥和亞成鳥羽色亦可輕易辨別，從體型大小和尾羽長度作為判定性別的依據較無疑慮，輔以生殖期間的雄雌鳥在行為模式上的差異，此時段調查得到族群性別比例應是誤差較小的。

2003 年雄／雌性別比例為 1.3／1 (N=58)；2004 年雄／雌性別比例為 2.2／1 (N=70)；2005 年雄／雌性別比例為 1.6／1 (N=82)。

#### (10) 生殖季

2002~2007 年發現最早繁殖的巢在 2005 年的 5 月 8 日產下第 1 顆卵，最後 1 顆卵孵化的最晚日期出現在 2006 年 9 月 14 日。依此推定雉尾水雉的生殖季為 5 月上旬開始，到 9 月中旬結束，為期約有 4.5 個月。

#### (11) 繁殖期活動領域

2004 及 2005 年生殖季隨機選取 17 隻雄鳥測量其活動領域，其中只有 1 隻處於配對期，有 12 隻正孵卵中，4 隻為育雛期，據野外觀察，雉尾水雉

在完成配對後，雄鳥的活動領域已大致底定，進入孵卵及育雛期後，除非有其他雄鳥侵入搶奪，活動領域更是穩固。

利用最小多邊形法計算出的活動領域最小為 1157.5 平方公尺，最大為 4320.0 平方公尺，平均為  $2353.9 \pm 945.5$  平方公尺。

分析領域大小與其繁殖菱角田的面積關聯性，因為有 10 巢領域測量是在水雉復育區進行，其環境中包含有其他水生植物，並非單一由菱角所組成，所以只選另外在純菱角田中繁殖的 7 巢來探討，線性迴歸分析的結果顯示菱角田面積對在其中繁殖的雉尾水雉活動領域有幾近明顯的影響 ( $F=6.449, p=0.052$ )，亦即菱角田面積愈大，在其中繁殖的雉尾水雉雄鳥的活動領域也相對較大。

#### (12) 繫放資料

2005 年繁殖季前繫放 10 隻，繁殖季結束後繫放 10 隻，總共繫放 20 隻雉尾水雉，其中成鳥 10 隻，亞成鳥 10 隻；成鳥中有雄鳥 7 隻，雌鳥 3 隻。各調查樣區繫放數量分別為瓦礫村 2 隻、南廊 3 隻、菁埔 5 隻、葫蘆埤 2 隻、鹽水 5 隻、洲子 3 隻（詳細資料見附錄一）。

#### (三) 族群時間動態

比較 2004~2006 年的每月族群數量，可以看出每一年的數量變化趨勢是相似的，在 3~4 月數量會到達年度最低，5 月開始逐漸增加，直到 8~9 月到達巔峰，為一年中數量最多的時段，10 月又下降至另一個低谷，11 月至翌年 2 月則大致維持穩定的數量（圖 7）。

#### (四) 影響生殖成功率的環境因素

選定總計 388 個在菱角田中繁殖的巢作分析，運用複迴歸分析 (forward stepwise linear regression) 檢驗築巢的菱角田 (巢區) 面積、巢中心半徑 27.37 公尺內菱角田面積、巢與最近的道路之間的直線距離、巢與最近的建築物之

間的直線距離、巢與最近的河流直線距離等環境因子與卵孵化率和雛鳥 20 天存活率之間的關聯性。

複迴歸分析的結果發現除了巢與最近的河流直線距離與雛鳥 20 天存活率之間有顯著的正相關外（圖 8），巢與最近的河流直線距離與卵孵化率之間亦呈正相關，雖未達顯著水準，但已比其他環境因子較為顯著（ $p=0.08$ ）。其餘因子均未達統計上的顯著水準，但從統計上仍可看出卵孵化率以及雛鳥存活率和築巢的菱角田（巢區）面積、巢中心半徑 27.37 公尺內菱角田面積、巢與最近的建築物之間的直線距離呈現正相關，而和巢與最近的道路之間的直線距離為負相關（表 1、表 2）。

以 Kruskal-Wallis test 比較距巢最近的道路等級是否對卵孵化率以及雛鳥存活率有影響，發現距巢最近的道路等級對孵化率沒有影響（ $P=0.576$ ），對雛鳥存活率也沒有顯著影響（ $P=0.811$ ）。

以 Wilcoxon signed-rank test 比較菱角田型態是否對卵孵化率以及雛鳥存活率有影響，發現卵孵化率並未因菱角田形態而有不同（ $Z=-0.745$ ）；而深堤式和淺堤式二種不同形態的菱角田中雛鳥的存活率也沒有顯著差異（ $Z=-0.189$ ）。

僅 2004~2006 年有菱角田種植日期的資料，所以使用這三年中發現的 244 個巢來分析，以 Wilcoxon signed-rank test 比較菱角田種植日期對卵孵化率以及雛鳥存活率之影響，發現菱角田種植時間對卵孵化率並無顯著影響（ $Z=1.263$ ）。早期和晚期種植的菱田中繁殖的雛鳥存活率也沒有顯著差異（ $Z=-0.477$ ）。

## 討 論

2005~2007 年的第一窩卵產卵日期比 2002~2004 年早了幾近 1 個月，造成此差異的可能原因為菱角田的種植時間，若較早開始種植菱角，則雉尾水雉可以較早找到可供繁殖用的棲地，反之則必須等到較晚的日期才開始繁殖。而菱角的種植時間和當年度的供水早晚及水源是否豐沛有密切關係，台南地區絕大多數地區仰賴嘉南大圳的供水灌溉，嘉南大圳水源來自烏山頭水庫，供水日期受當年度降雨影響而決定，若降雨量大，水庫水量充足，則供水日期較早，反之若雨量較少，則會延後供水的日期。根據中央氣象局網站提供的台南氣象站年度降雨資料顯示，2002~2004 年 4~6 月的平均降雨量為  $366.9 \pm 190.3$  毫米，但 2005~2007 年 4~6 月的平均降雨量為  $1006.7 \pm 535.4$  毫米，所以 2005 年開始嘉南大圳供水較早且水源豐富，有助於提早開始菱角種植的日期，因而促使雉尾水雉的產卵日期較往年來得早。

窩卵數和其他水雉科鳥類相同，1~4 顆均有，但以 4 顆為最普遍(Butchart 2000, Hancock 2001, Mace 2000, Tarboton 1992b)，Tarboton (1992b) 研究非洲水雉的巢卵變異性，發現有 71% 的巢有 4 顆卵，但他認為這個比例是被低估的，可能有許多只有 1~3 顆卵的巢在研究人員發現加以紀錄前即已失去數顆卵，所以若除去一些無法確定卵數的記錄，一窩 4 顆卵的比例高達 92%。雉尾水雉可能也有相同的情形，野外曾觀察到雉尾水雉雄鳥有移巢的現象，在舊巢附近 5 公尺以內之處另築一新巢，並以喙將舊巢中的卵逐一以滾動的方式移至新巢，在移巢的過程中有時會將卵滾落至水中，若卵已孵化一段日子，重量較輕會浮在水面上 (Mace 2000)，此時親鳥還可將其從水中撈起移至新巢，若卵較重而沉入水中，則此窩即會損失 1 顆卵，所以非 4 顆卵的巢有可能是因為移巢過程中產生的損失或其他因素所造成。Parejo (2001) 在西班牙南部研究黃頭鷺 (Cattle Egret *Bubulcus ibis*) 的生殖生物學，發現每巢平均窩卵數和產卵日期成反比關係，在不同的繁殖區也有顯著的差異。雉

尾水雉也有相同的現象，繁殖季後期的窩卵數較少，原因可能和台南地區的菱角耕作期程有關，較早繁殖的巢，因菱角剛種植未久，較不需要施肥或除蟲等管理措施，菱農進入田中的次數相對較少，受干擾的頻率較低；而較晚繁殖的巢，因菱角開始進入結果及採收期，菱農在此時會頻繁進入菱田噴灑農藥以除蟲或灑石灰以改善水質，而摘菱角時也經常會不慎觸及雉尾水雉的巢，因此較晚繁殖的巢可能因人為干擾較頻繁或巢較易受損傷而有較高的移巢機率，而造成窩卵數較少的情形。另一可能原因為生殖季晚期產下的巢卵多為已產過卵的雌鳥在該生殖季的第 2 或第 3 窩卵，根據 Butchart (2000) 針對銅翅水雉的研究指出，雌鳥的體重和生殖季中所能產下的卵數成正相關，已產過 1 窩卵的雌雉尾水雉體重會減輕甚多，因此繁殖季後期所產的窩卵數會受到影響而減少。但 Tarboton (1992b) 研究非洲水雉發現窩卵重和產卵雌鳥的體重及體型大小無顯著相關，所以造成台灣雉尾水雉窩卵數和產卵日期成負相關的原因尚須進行更多的研究來找出原因。

葫蘆埤地區的巢數從 2004 年的 14 巢劇減為 6~7 巢，此地區為台灣高速鐵路工程經過的雉尾水雉繁殖區，而台灣高速鐵路土建工程於 2004 年時達到高峰時期。2004 年和 2005 年葫蘆埤地區的菱角種植面積分別為 699,313 平方公尺和 574,249 平方公尺，雖減少達 17.9%，但巢數的劇減和高鐵工程造成棲地分割或是和菱角田面積減少之間的關係仍難以釐清。

卵孵化所需的天數，最少為 20 天，最多為 34 天，平均孵化天數為  $27.9 \pm 1.8$  天，其他水雉科鳥類的孵化天數在小水雉為 19~21 天 (Hancock 2001)；銅翅水雉的孵化期為 29 天 (Butchart 2000)；非洲水雉的平均孵化期為 24 天；北方水雉的孵化期為 22~24 天 Tarboton (1992a)，因此台灣雉尾水雉的卵孵化期和其他水雉科鳥類相差不多。水雉科鳥類為熱帶地區開放式水域繁殖的鳥類，會利用太陽的熱能來幫助孵卵 (Butchart 2000)，因此孵化天數會受到天氣狀況影響，若孵卵期間氣候良好，則孵化期會較短，若遇上陰雨或颱風豪雨的天氣，孵化期則會拉長，因此造成孵化天數的變異。

台灣雉尾水雉卵孵化率為 50.8%，翁榮炫和王建平 1997~1999 年研究台南地區的族群亦發現卵孵化率高達 70% (翁等 1999)。因此台灣的雉尾水雉與其他水雉科鳥類相較之下有較高的孵化率，例如銅翅水雉有 90% 以上的卵在孵化前即遭天敵掠食 (Butchart 2000)；肉垂水雉 52 個巢中，只有 8 個巢 (15.4%) 成功孵化出雛鳥 (Osborne 1982)；小水雉卵的孵化成功率很低，有 80% 的巢在孵化前失敗 (Hancock 2001)；北方水雉卵損失率也很高，在孵化前即損失 50~62.8% (Stephens 1984)；Thong-aree (1995) 研究泰國的雉尾水雉，發現卵孵化率高達 71%，只有 20% 被天敵捕食、但斯里蘭卡的雉尾水雉遭遇的掠食壓力極大，有 82% 的卵遭掠食，僅有 17% 的卵成功孵化 (Suratissa 1997)。台灣雉尾水雉有較高的孵化率，可能的原因為其在台灣的繁殖棲地是植被單一化的菱角田，而此種類型棲地中掠食者原本就較少，加上近年政府單位鼓勵菱農對雉尾水雉的巢卵加以保護，因此擁有較高的孵化率。

本研究得到雛鳥 20 天存活率為 78.4%，比台南市野鳥學會及水雉復育委員會 1990 的調查為 56% 高，但和翁榮炫、王建平 1997~1999 年的研究得到的幼雛成長至亞成鳥的存活率為 72.3% 以及水雉復育區中族群的幼雛存活率 78% 差不多 (邱 2002)，因此以雛鳥孵化後 20 天的存活率來代替孵化後至亞成鳥的存活率是可以接受的方式，且雉尾水雉 20 天大時仍留在孵化的菱角田中活動，較易於確實掌握其存活率，可以得到更精確的數據。

從圖五中看出 2005 年的卵孵化率和巢繁殖成功率都為最低，可能原因為 2005 年的繁殖季期間有 7 個颱風侵台，數量雖不比 2004 及 2006 年多，但 2005 年卻有 3 個強烈颱風，且其中 2 個發生在雉尾水雉的繁殖高峰期 (海棠颱風 7/16~7/20；泰利颱風 8/30~9/01)，颱風帶來的豪雨使得雉尾水雉在孵化率和雛鳥存活率上受到巨大的影響，導致該年的巢繁殖成功率為最差的 1 年。

2003~2005 的雄/雌性別比例介於 1.3~2.2/1 之間，和翁榮炫和王建平

1997~1999 年研究的結果 1.6/1 相似，與其他水雉科鳥類相同，都是明顯偏向雄性（Butchart 2000, Jenni & Collier 1972, Stephens 1984）。形成此種性別比例的原因可能和卵本身的性別比例即偏向雄性，或是孵化期間或孵化後雌雄個體面臨不同的環境壓力而有不同的存活率（Doutrelant 2004, Ellegren 1996, Ewen 2001, Göth 2004, Hasselquist 2002, Kasumovic 2002, Richner 1991, Weimerskirch 2005）所造成，雉尾水雉尚須更進一步的研究來探討此種性別比例的成因。

雉尾水雉每月族群數量上的波動和生殖活動有密切的關聯，3~4 月已開始擴散尋找適宜的繁殖棲地，且為其從冬羽開始轉換成夏羽的階段，換羽時期鳥類的飛行能力最差，喪失大部分對天敵的抵禦能力，所以此時期多半選擇隱密的地區躲藏，以減少被天敵掠食的危險，因此在調查時較不易發現，使得整體族群數量下滑。5 月開始多數個體已換羽完成，開始進行求偶、配對等生殖行為，配合特殊的求偶叫聲，調查時較易於發現，因此記錄到的族群數量增加，至 5 月下旬開始陸續有新繁殖出的雛鳥加入族群中，整體數量隨著生殖活動進入高峰而到達頂點直至 9 月中旬繁殖結束為止。10 月又再度進入換羽期，與 3~4 月相同，因換羽之個體躲藏隱密而不易發現，且有少數個體會離開台南地區至外地流浪，但因此時期開始有度冬期群聚的行為，所以調查時若發現一群群聚的個體，常能拉高整體發現的數量，不似 3~4 月減少如此多。11 月之後多數個體均已換成冬羽，且以群聚的方式集中在少數度冬棲地，調查時較能掌握穩定的族群數量，延續到來年春季 3 月之前都保持在一定的水平之上。

影響雉尾水雉繁殖成功率的環境因素，僅有巢與最近河川的距離一項因子有顯著正相關，亦即距河川愈遠，卵孵化率和雛鳥存活率愈高，造成此種結果可能和雉尾水雉繁殖期正逢台灣的颱風季節，颱風常帶來豪雨，而位於河川附近的菱角田容易遭受洪水波及，常有潰堤或溢出的情形出現，使得其中的巢卵或尚未有飛行能力的雛鳥隨洪水流失，導致繁殖成功率降低，而距

離河川較遠的菱角田，較不會面臨此類危機，因此生殖成功率較高。例如火燒珠樣區為一高堤式菱角田，位於龜子港大排旁，每當颱風豪雨時，西側堤岸都會潰堤，造成其中近 2/3 菱角田由缺口流失，也造成其中繁殖的雉尾水雉巢卵和雛鳥很大的損失，例如 2005 年 7 月 18 日海棠颱風侵台前，火燒珠有 3 巢 12 卵孵育中，7 月 17~21 日期間颱風為台南地區帶來總計 674 公厘的豪雨，造成火燒珠西岸潰決，3 巢中流失 2 巢，第 3 巢孵化 4 隻雛鳥亦僅存活 1 隻，損失率高達 91.7%。Rodríguez (2003) 研究 Lesser Kestrel (*Falco naumanni*)，發現繁殖成功率顯著受到氣候影響，而育雛期時的降雨量則與生殖成功率有顯著負相關。

其他環境因子雖然在統計上未達顯著水準，但卵孵化率和雛鳥存活率和巢區菱角田面積以及巢中心半徑 27.37 公尺內菱角田面積成正相關，根據 Burke (1998) 研究森林中食物量、巢區品質以及森林破碎化對 Ovenbirds (*Seiurus aurocapillus*) 的生殖成功率影響時發現，面積愈大的森林區塊，可以提供的食物量愈多，其中繁殖的配對數也較多，繁殖成功率也比較小的區塊高，所以菱角田面積大小應該對雉尾水雉的生殖成功率有影響，只是可能因其他因素干擾而使得此項因子的影響不顯著。

卵孵化率和雛鳥存活率和巢與最近的道路之間的直線距離為正相關，雖未達顯著水準，但此結果顯示道路對雉尾水雉的生殖有可能產生影響，距離道路愈近的巢位，繁殖成功率愈可能受到因道路產生的噪音及其他干擾所影響而較低，統計結果不顯著可能原因為部分巢雖位於交通繁忙的 2 或 4 線道路邊，但巢區與道路間正好有樹籬或圍牆阻隔，因此相對而言干擾較低，仍能維持不錯的生殖成功率，而將整體影響程度拉低而未達顯著水準。

卵孵化率和雛鳥存活率和巢與最近的建築物之間的直線距離為負相關但未達顯著水準，可能之原因在於多數菱角田均位於住家附近，而許多菱角田邊亦建有菱農休息或儲放雜物之小屋，此種小屋對雉尾水雉而言並不會像大面積的建築物或建物聚集的村落般造成繁殖的干擾，但在統計上可能產生



誤差而導致不顯著。

本研究為台灣針對雉尾水雉生殖生物學首度有系統的長期觀察記錄，對台灣雉尾水雉的保育工作能夠提供詳盡的參考資訊，在未來擬定保育策略時作為依據。



## 參考文獻

- Bekker, H., and B. Iuell. 2003. Habitat fragmentation due to infrastructure. Proceedings of the 2003 International Conference on Ecology and Transportation:1-14.
- Betts, B. J., and D. A. J. Jenni. 1991. Time budget and the adaptiveness of polyandry in Northern Jacana. *Wilson Bulletin* 103:578-597.
- Bradley, M., J. Robin, C. Gordon, and D. Tom. 1997. Influence of weather on breeding success of peregrine falcons in the Arctic. *The Auk* 114:786-791.
- Burger, J. 1982. An overview of proximate factors affecting reproductive success in colonial birds: concluding remarks and summary of panel discussion. *Colonial Waterbirds* 5:58-65.
- Burke, D. M., and E. Nol. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding Ovenbirds. *The Auk* 115:96-104.
- Butchart, S. H. M. 2000. Population structure and breeding system of the sex-role reversed, polyandrous Bronze-winged Jacana *Metopidius indicus*. *Ibis* 142:93-102.
- del Hoyo, J., A. Elliott, and J. Sargatal. 1996. Handbook of the Birds of the World. Vol. 3. Lynx Edicions, Barcelona.:p.276~291.
- Donovan, T. M., F. R. Thompson, J. Faaborg, and J. R. Probst. 1995. Reproductive success of migratory birds in habitat sources and sinks. *Conservation Biology* 9:1380-1395.
- Dostine, P. L., and S. R. Morton. 2000. Seasonal abundance and diet of the Comb-crested Jacana *Irediparra gallinacea* in the tropical northern territory. *EMU* 100:299-311.
- Doutrelant, C., R. Covas, A. Caizergues, and M. D. Plessis. 2004. Unexpected

sex ratio adjustment in a colonial cooperative bird: pairs with helpers produce more of the helping sex whereas pairs without helpers do not. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:149-154.

Ellegren, H., L. Gustafsson, and B. C. Sheldon. 1996. Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *PNAS* 93:11723-11728.

Emlen, S. T., N. J. Demong, and D. J. Emlen. 1989. Experimental induction of infanticide in female Wattled Jacanas. *The Auk* 106:1-7.

Emlen, S. T., and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.

Ewen, J. G., R. H. Clarke, E. Moysey, R. L. Boulton, R. H. Crozier, and M. F. 2001. Primary sex ratio bias in an endangered cooperatively breeding bird, the black-eared miner, and its implications for conservation. *Biological Conservation* 101:137-145.

Fowler, G. S. 1995. Stages of age-related reproductive success in birds: simultaneous effects of age, pair-bond duration and reproductive experience. *American Zoologist* 35:318-328.

Frederic, A., M. Børge, W. Henri, and C. Olivier. 2007. Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology* 76:1181-1191.

Fry, C. H. 1983. The jacanid radius and *NMicroparra*, a neotenic genus. *Gerfaut* 73:173-184.

Garamszegi, L. Z., J. Török, G. Michl, and A. P. Møller. 2004. Female survival, lifetime reproductive success and mating status in a passerine bird. *Oecologia* 138:48-56.

Garnett, S. 1985. Evidence for polyandry in the Comb-crested Jacana. *The Stilt*

7:24.

George, T. L., and D. S. Dobkin. 2002. Introduction: habitat fragmentation and westernbirds. *Studies in Avian Biology* 25:4-7.

Geslin, T., S. Questiau, and M.-C. Eybert. 2004. Age-related improvement of reproductive success in Bluethroats *Luscinia svecica*. *Bird Study* 51:178-184.

Göth, A., and D. T. Booth. 2004. Temperature-dependent sex ratio in a bird.

*Biology Letters* Published online:

[http://galliform.bhs.mq.edu.au/megapode\\_project/Reprints/goeth&booth.pdf](http://galliform.bhs.mq.edu.au/megapode_project/Reprints/goeth&booth.pdf).

Haegen, W. M. V. 2007. Fragmentation by agriculture influences reproductive success of birds in a shrub steppe landscape. *Ecological Applications* 17:934-947.

Hancock, P. 2001. Lesser Jacana—Toeing the line? *Africa-birds & birding* October/November:46-53.

Hasselquist, D., and B. Kempenaers. 2002. Parental care and adaptive brood sex ratio manipulation in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 357:363-372.

Herkert, J. R. *et al.* 2003. Effects of prairie fragmentation on the nest success of breeding birds in the midcontinental United States. *Conservation Biology* 17:587-594.

Jenni, D. A. 1974. Evolution of polyandry in birds. *American Zoologist*. 14:129-144.

Jenni, D. A., and B. J. Betts. 1978. Sex differences in nest construction, incubation, and parental behaviour in the polyandrous American Jacana (*Jacana spinosa*). *Animal Behaviour* 26:207-218.

Jenni, D. A., and G. Collier. 1972. Polyandry in the American Jacana (*Jacana spinosa*). *The Auk* 89:743-765.

- Johnson, D. H. 2001. Habitat fragmentation effects on birds in grasslands and wetlands: a critique of our knowledge. *Great Plains Research* 11:211-231.
- Kasumovic, M. M., H. L. Gibbs, B. E. Woolfenden, S. G. Sealy, and H. Nakamura. 2002. Primary sex-ratio variation in two brood parasitic birds: Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*) and Common Cuckoo (*Cuculus canorus*). *The Auk* 119:561-566.
- Mace, T. R. 2000. Time budget and pair-bond dynamics in the Comb-crested Jacana *Irediparra gallinacea*: A Test of Hypothesis. *EMU* 100:31-41.
- Marzal, A., F. d. Lope, C. Navarro, and A. P. Møller. 2005. Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia* 142: 541–545.
- Morneau, F., C. Lkpine, R. DCCarie, M.-A. Villardb, and J.-L. DesGranges. 1995. Reproduction of American robin (*Turdus migratorius*) in a suburban environment . *Landscape and Urban Planning* 32:55-62.
- Murry, B. G. 1984. A demographic theory on the evolution of mating system as exemplified by birds. *Evolutionary Biology* 18:71-140.
- Newhouse, M. J., P. P. Marra, and L. S. Johnson. 2008. Reproductive success of House Wrens in suburban and rural landscapes. *The Wilson Journal of Ornithology* 120:99-104.
- Osborne, D. R. 1982. Replacement nesting and polyandry in the Wattled Jacana. . *Wilson Bulletin* 94:206-208.
- Osborne, D. R., and G. R. Bourne. 1977. Breeding behavior and food habits of the Wattled Jacana. *Condor* 79:98-105.
- Parejo, D., J. M. Sánchez-Guzmán, and J. M. Avilés. 2001. Breeding biology of the Cattle Egret *Bubulcus ibis* in southwest Spain. *Bird Study* 48:367-372.
- Parsons, K. C. 2003. Reproductive success of wading birds using Phragmites

- marsh and upland nesting habitats. *Estuaries and Coasts* 26:596-601.
- Powell, A. N., and C. L. Collier. 1998. Reproductive success of Belding's Savannah Sparrows in a highly fragmented landscape. *The Auk* 115:508-513.
- Powell, B. F., and R. J. Steidl. 2000. Nesting habitat and reproductive success of southwestern riparian birds. *The Condor* 102:823-831.
- Ramachandran, N. K., and V. S. Vijayan. 1995. Breeding ecology of the bronzewinged (*Metopidius indicus*) and pheasant-tailed (*Hydrophasianus chirurgus*) Jacanas in Keoladeo National Park, Bharatpur, Rajasthan. *Journal of the Bombay Natural History Society* 92:322-334.
- Renner, M., and L. S. Davis. 2001. Survival analysis of Little Penguin *Eudyptula minor* chicks on Motuara Island, New Zealand. *Ibis* 143:369-379.
- Richner, H. 1991. The growth dynamics of sexually dimorphic birds and fisher's sex ratio theory: does sex-specific growth contribute to balanced sex ratios? *Functional Ecology* 5:19-28.
- Rodríguez, C., and J. Bustamante. 2003. The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology* 72:793-810.
- Stephens, M. L. 1984. Maternal care and polyandry in the Northern Jacana (*Jacana spinosa*). Ph. D. Dissertation, University of Chicago, Chicago.
- Suratissa, D. M. 1997. Reproductive behavior and predator of Pheasant-tailed Jacana in Deberawewa tank at Tissamaharama. Drpt. Of Zoology, University of Colombo, Colombo.
- Swinhoe, R. 1865. Letter to the editor. *Ibis* 1865:541-542.
- Tarboton, W. R. 1992a. Aspects of the breeding biology of the African Jacana. *Ostrich* 63:141-157.
- Tarboton, W. R. 1992b. Variability in African Jacana eggs and clutches. *Ostrich*

63:158-164.

- Tarboton, W. R. 1995. Polyandry in the African Jacana: the roles of male dominance and rate of clutch loss. *Ostrich* 66:49-60.
- Thong-aree, S., O. Khobkhet, and V. Lauhachinda. 1995. Breeding biology of Pheasant-tailed Jacana *Hydrophasianus chirurgus* in central Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.* 43:289-302.
- Trocmé, M. 2006. Habitat fragmentation due to linear transportation infrastructure: an overview of mitigation measures in Switzerland. *Swiss Transport Research Conference* March:15-17.
- Urfi, A. J. 2003. Breeding ecology of birds: why do some species nest singly while others are colonial? *Resonance - journal of science education* 8:22-32.
- Verhulst, S., J. H. van Balen, and J. M. Tinbergen. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: variation in time or quality? *Ecology* 76:2392-2403.
- Watson, J. E. M., R. J. Whittaker, and D. Freudenberger. 2005. Bird community responses to habitat fragmentation: how consistent are they across landscapes? *Journal of Biogeography* 32:1353-1370.
- Watson, M. L. 2005. Habitat fragmentation and the effects of roads on wildlife and habitats. Conservation Services Division, New Mexico Department of Game and Fish:1-18.
- Weimerskirch, H., J. Lallemand, and J. Martin. 2005. Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology* 74:285-291.
- Whittingham, L. A., F. H. Sheldon, and S. T. Emlen. 2000. Molecular phylogeny of Jacana and its implications for morphologic and biogeographic evolution. *The Auk* 117:22-32.

- 中華民國野鳥學會. 1997. 中華民國野鳥學會鳥類資料庫: 水雉紀錄. 中華鳥會電腦檔.
- 中華民國野鳥學會. 2001. 台灣重要野鳥棲地手冊. 中華民國野鳥學會 台北: p.95-96.
- 王嘉雄等. 1991. 台灣野鳥圖鑑. 亞舍圖書有限公司. 台北: p.90-91.
- 台南鳥會. 2000. 台南地區水雉普查.  
<http://bird.org.tw/report/water/2302-6.htm>.
- 李壽先. 1989. 綠繡眼的生殖及非生殖季成群之研究. 私立東海大學生物研究所碩士論文.
- 林建利. 2005. 以粒線體 DNA 控制區之序列探討水雉之遺傳變異. 國立中山大學生物科學系碩士論文.
- 邱滿星. 2002. 水雉復育區棲地營造報告. 水雉復育年刊 創刊號: 15-17.
- 姚正得. 1998. 水雉史話—全興時代. 自然保育季刊 21: 28-33.
- 徐明敏、許勝發. 1996. 台南地區水雉現況的調查. 台南市野鳥學會. 台南.
- 翁義聰. 1997. 台南縣水雉保護與復育的探討. 第一屆鳥類研討會論文集. 台北.
- 翁榮炫、王建平. 1999. 水雉的生殖生物學研究. 未發表資料.
- 高瑋. 1993. 鳥類生態學. 東北師範大學出版社: p.50.
- 張萬福. 2001. 高速鐵路沿線施工期間野生動物監測計畫研究期末報告. 台灣區域發展研究院. 台中.
- 張萬福. 2002. 高速鐵路沿線施工期間野生動物監測計畫研究期中報告. 台灣區域發展研究院. 台中.



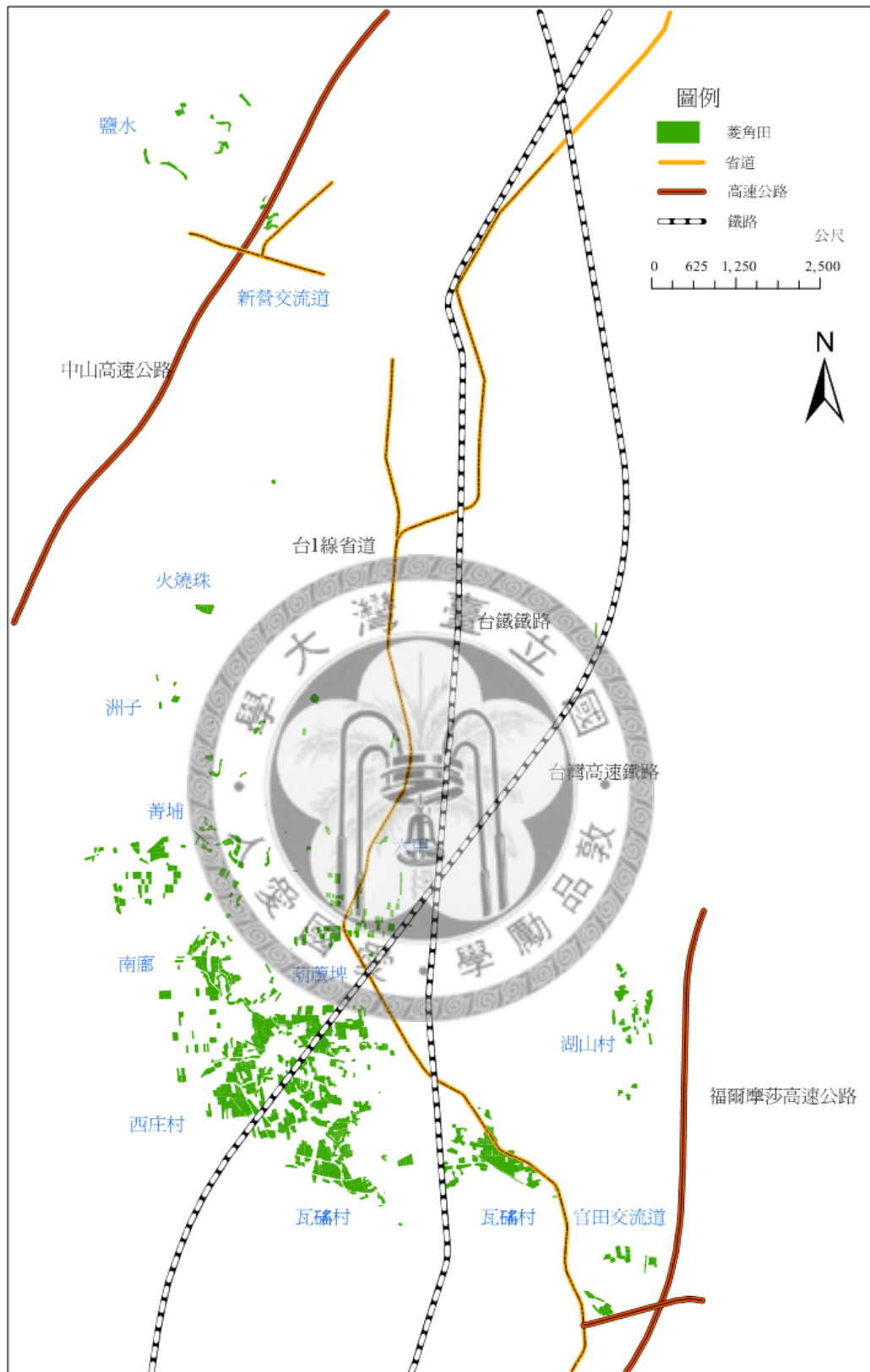


圖 1、台南地區雉尾水雉調查樣區位置示意圖

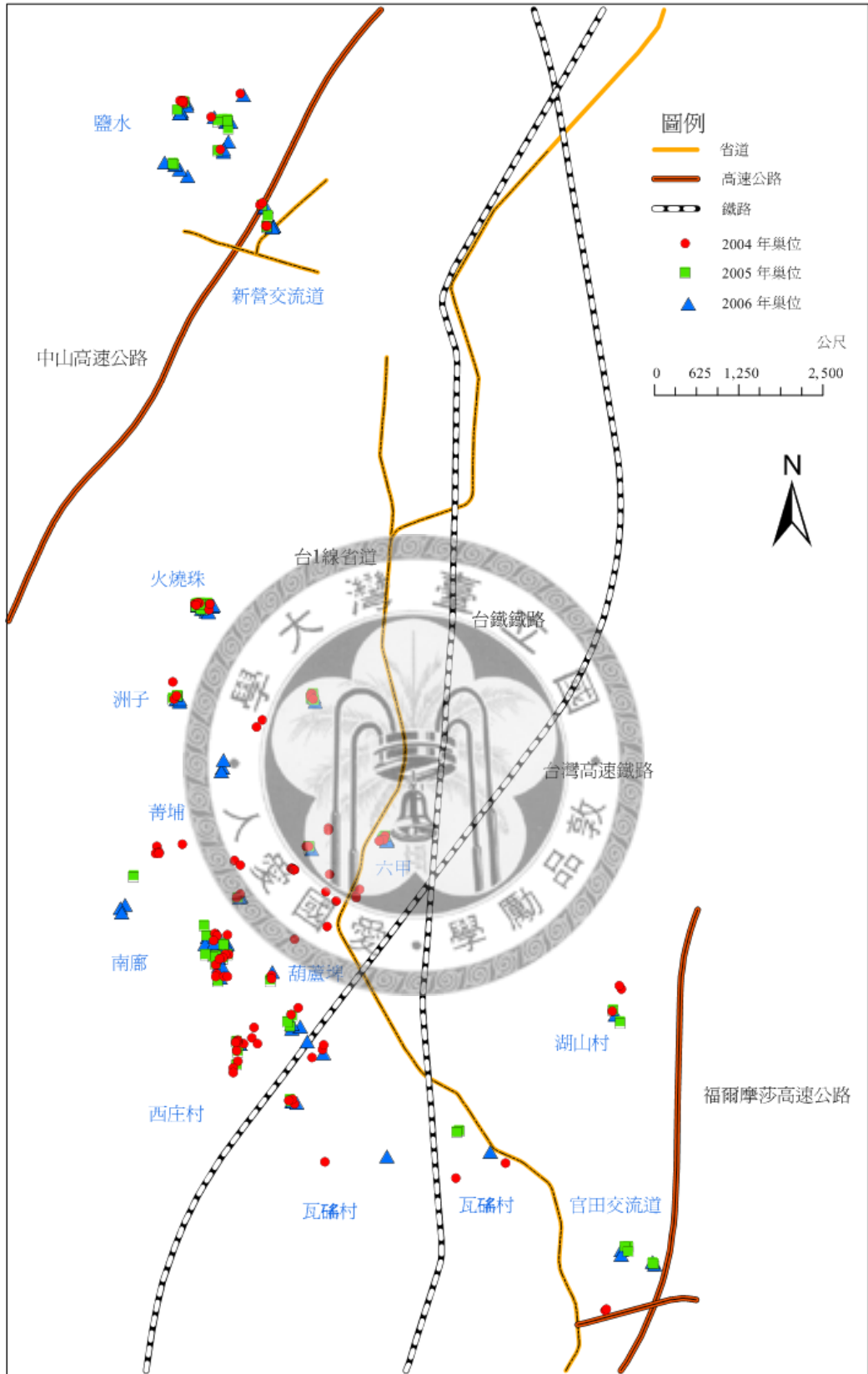


圖 2、2004~2006 年雉尾水雉巢位分佈圖

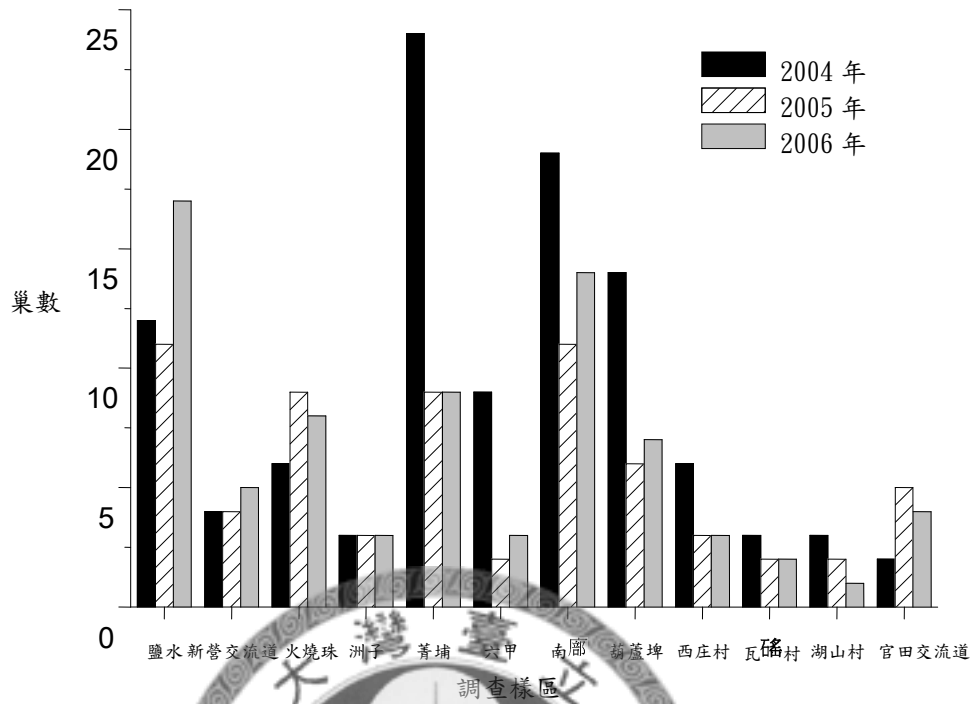


圖 3、各調查樣區 2004~2006 年維尾水雉築巢數量比較圖。橫軸表示各調查樣區，縱軸為巢數量。黑色長條為 2004 年各樣區發現的巢數，空白斜線長條為 2005 年各樣區發現的巢數，灰色長條為 2006 年各樣區發現的巢數。

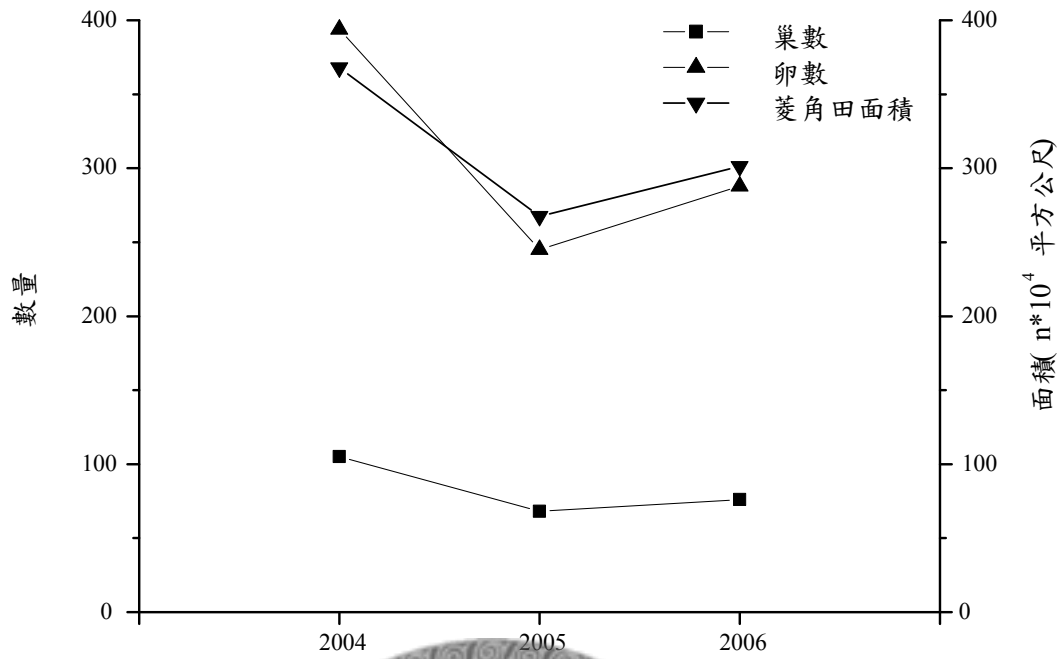


圖 4、2004~2006 年雉尾水雉巢數、卵數和菱角田面積比較圖。橫軸表示不同的年度，第一縱軸為各項目的數量，第二縱軸為菱角田的面積。方塊表示各年度發現雉尾水雉巢的總數，正三角圓形為各年度記錄到的所有卵數，倒三角形表示各年度所有菱角田的面積總合，為避免菱角田面積與巢數、卵數數值差距太大，所以將菱角田面積除以 10000 後以 n\*10<sup>4</sup> 來表示，以方便比較之間的變化趨勢。

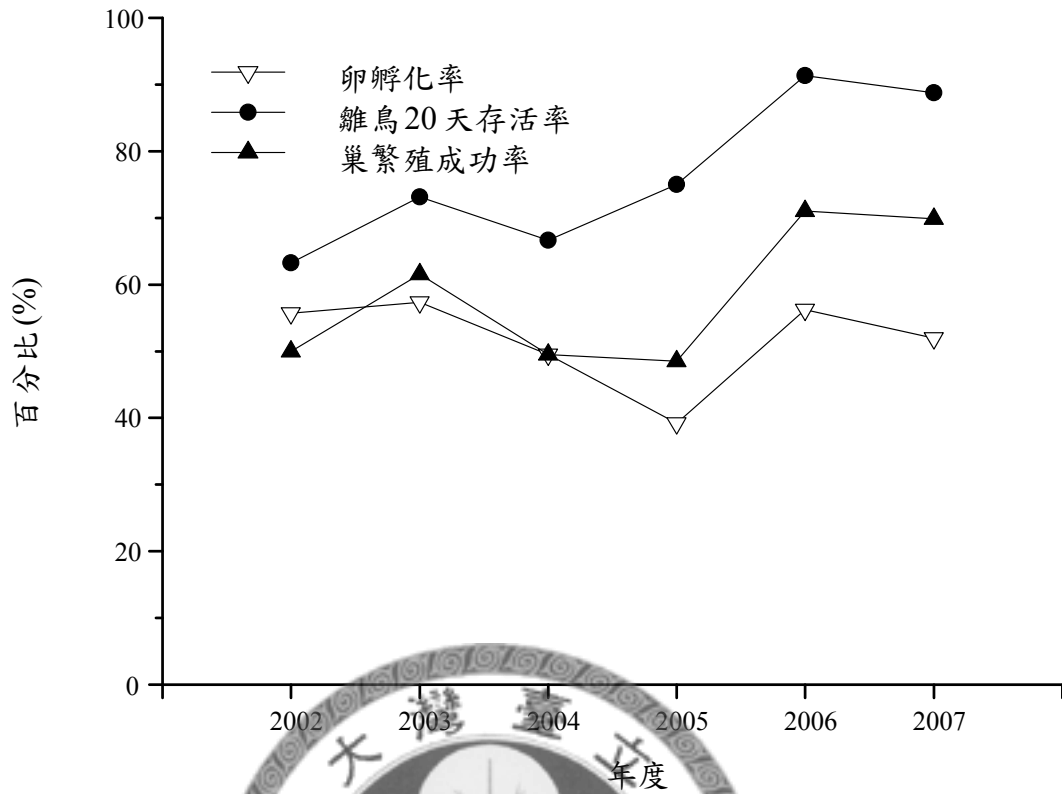


圖 5、2002~2007 年雉尾水雉卵孵化率、雛鳥 20 天存活率和巢繁殖成功率比較圖。橫軸表示不同的年度，縱軸為各項目的百分比。空白倒三角型表示各年度雉尾水雉卵的整體孵化率，圓形為各年度的整體雛鳥 20 天存活率，正三角形表示各年度至少有 1 隻雛鳥存活至 20 天的巢繁殖成功率。

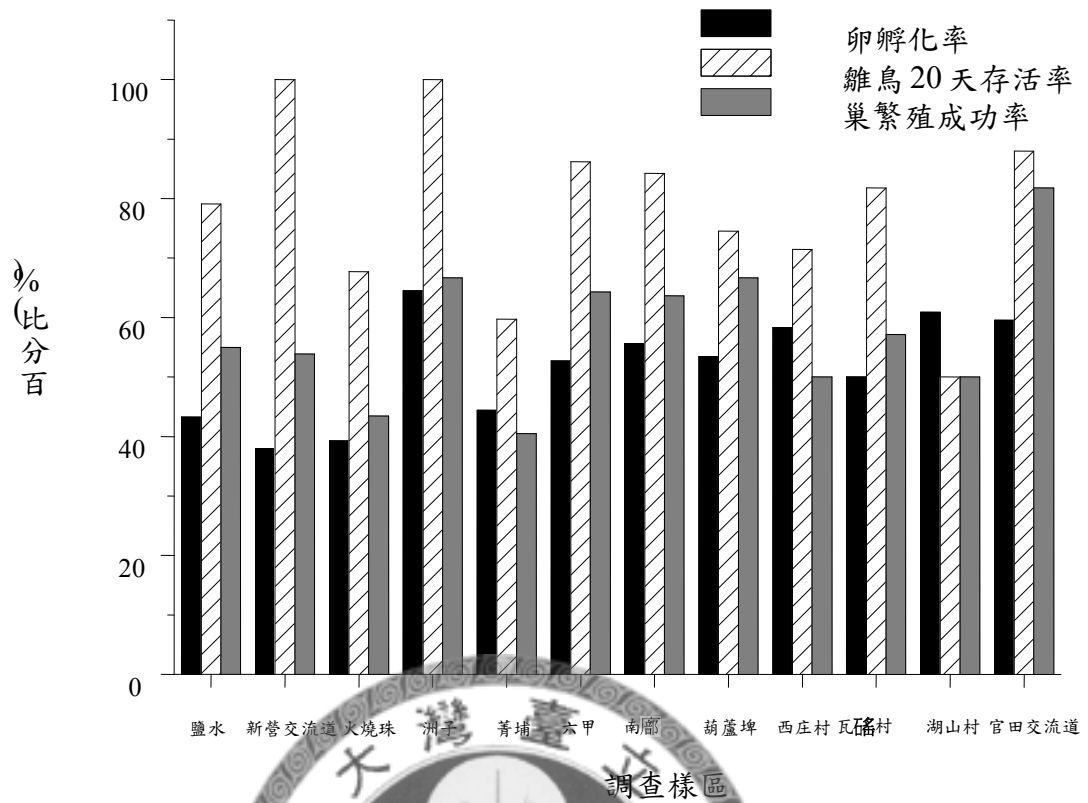


圖 6、各調查樣區雉尾水雉卵孵化率、雛鳥 20 天存活率和巢繁殖成功率比較圖。橫軸表示各調查樣區，縱軸為各項目的百分比。黑色長條表示各年度雉尾水雉卵的整體孵化率，空白斜線長條為各年度的整體雛鳥 20 天存活率，灰色長條表示各年度至少有 1 隻雛鳥存活至 20 天的巢繁殖成功率。

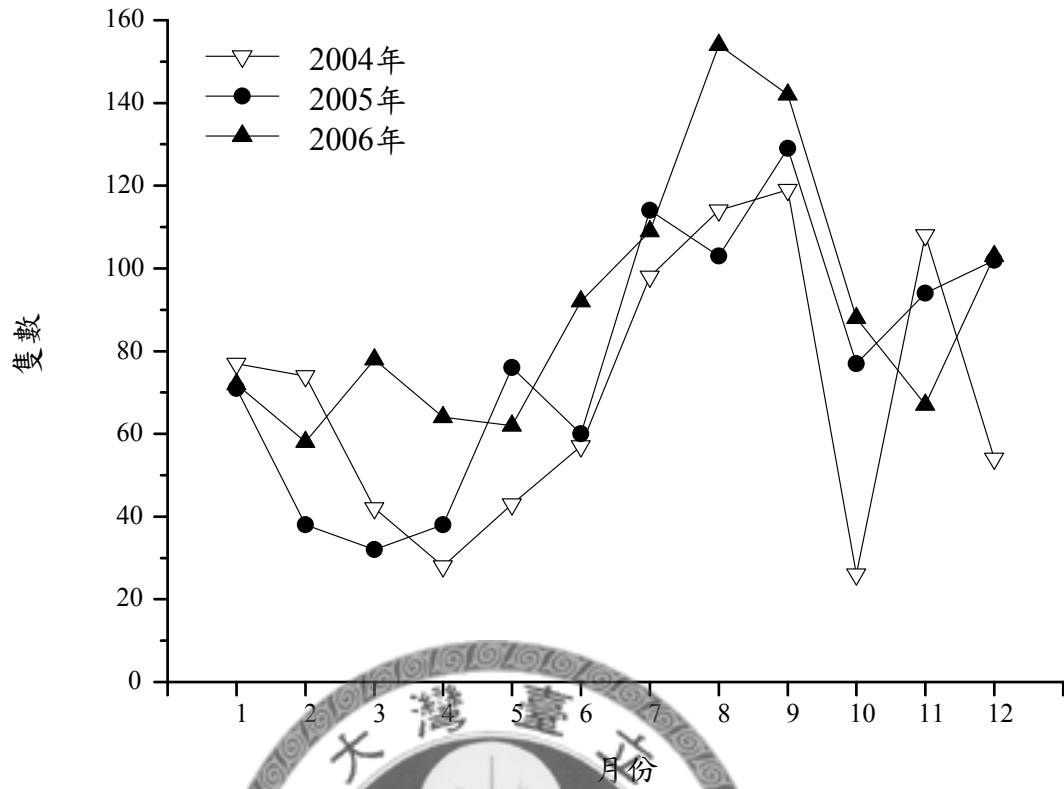


圖 7、2004~2006 年各月份雉尾水雉族群數量比較圖。橫軸表示不同的月份，縱軸為雉尾水雉隻數。空白倒三角形、圓形及正三角型分別代表 2004~2006 所發現的雉尾水雉至每月族群數量。

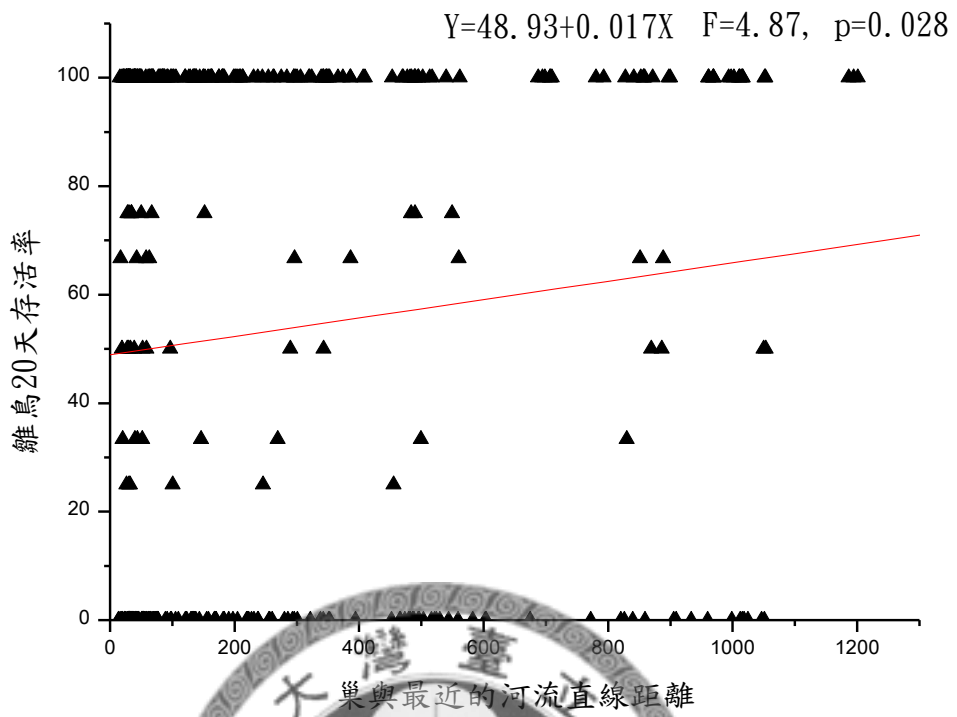


圖 8、雉尾水雉雛鳥 20 天存活率和巢與最近河流直線距離之迴歸分析圖。  
 橫軸表示巢與最近河流的直線距離，縱軸為雉尾水雉雛鳥 20 天存活率。  
 斜線為二者之線性迴歸線。



表 1、雉尾水雉卵孵化率與各項環境因子之複迴歸分析表

環境因子	迴歸係數	F 值	P 值
築巢的菱角田（巢區）面積	0.014	0.075	0.785
巢中心半徑 27.37 公尺內菱角田面積	0.038	0.543	0.462
巢與最近的道路之間的直線距離	-0.043	0.709	0.400
巢與最近的建築物之間的直線距離	0.006	0.015	0.901
巢與最近的河流直線距離	0.011	3.085	0.080



表 2、雉尾水雉雛鳥 20 天存活率與各項環境因子之複迴歸分析表

環境因子	迴歸係數	F 值	P 值
築巢的菱角田（巢區）面積	0.016	0.098	0.754
巢中心半徑 27.37 公尺內菱角田面積	0.048	0.906	0.342
巢與最近的道路之間的直線距離	-0.066	1.692	0.194
巢與最近的建築物之間的直線距離	0.043	0.722	0.396
巢與最近的河流直線距離	0.017	4.870	0.028 *

\*表示達  $p < 0.05$  的顯著水準



## 第二章

雉尾水雉在台灣繁殖期的行為活動時間分配

### Chapter 2.

**Time Budget of Polyandrous Pheasant-Tailed Jacana  
(*Hydrophasianus chirurgus*) during Breeding Season  
in Taiwan**



## 摘 要

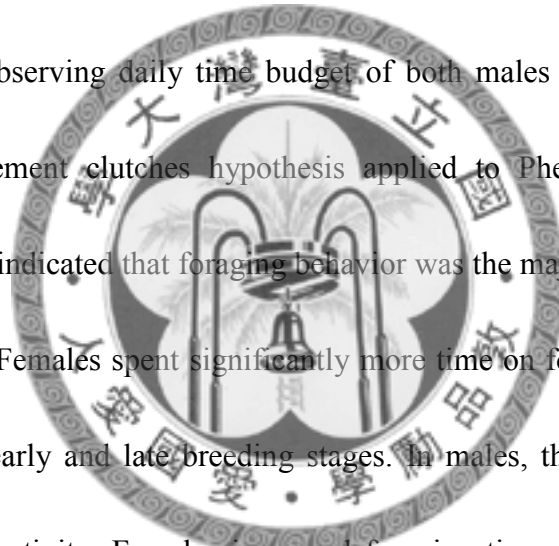
雉尾水雉的繁殖配對系統是典型的一妻多夫制。在解釋一妻多夫制演化機制的許多假說中，補充窩卵假說認為，當鳥類的窩卵損失率相當高時，雌鳥生產一窩以上的補充窩卵，對雌鳥及雄鳥皆較有益。在此情況下，雌鳥不應花太多時間撫育雛鳥，而是應該盡量補充能量以產生更多的補充窩卵，撫育雛鳥的責任由雄鳥負擔。我觀察雉尾水雉在臺灣的行為活動時間分配，並由此資料測試補充窩卵假說。研究所得結果，與補充窩卵假說的預測一致。雌鳥在繁殖季主要的行為是覓食，雄鳥主要的行為則是孵育雛鳥，雌鳥比雄鳥花費更多的時間覓食。從繁殖季早期至後期，雌鳥增加覓食的時間，雄鳥則是降低覓食的時間。雄鳥花在孵育雛鳥的時間在中午最高，這可能是因為研究地在繁殖季的氣溫相當高，雄鳥較需要留巢提供照護，以避免高溫與紫外線對巢卵及雛鳥的傷害。

**關鍵字：**雉尾水雉、配對系統、日間變化、演化、一妻多夫制、親鳥照護、繁殖策略。



## Abstract

The mating system of the Pheasant-tailed Jacana (*Hydrophasianus chirurgus*) is classical polyandry. Many hypotheses have been proposed to explain the evolution of polyandry. The replacement clutches hypothesis indicates that it would benefit both sexes if females produce more clutches as replacement when clutch lost rate is high. Females should be freed from parental duty in order to accumulate more energy for producing more replacement clutches and males should carry all or most of parental responsibility. By observing daily time budget of both males and females, I tested whether the replacement clutches hypothesis applied to Pheasant-tail Jacanas in Taiwan. The results indicated that foraging behavior was the major activity of females in breeding season. Females spent significantly more time on foraging behavior than males during both early and late breeding stages. In males, the breeding behaviors were the dominant activity. Females increased foraging time and reduced breeding time from early to late breeding stage. Males lowered their foraging time and spent more time on breeding behaviors at the late breeding stage. The results were consistent with the predictions of the replacement clutches hypothesis. The time spent on breeding behaviors (mostly incubating behavior) of male Pheasant-tailed Jacanas peaked around noon. I suggest this was due to the high air temperature of the study site during breeding season. Males had to stay in the nests to provide eggs and chicks



protection from high temperature and ultraviolet ray.

**Keywords: Pheasant-tailed Jacana, mating system, diurnal pattern, evolution, polyandry, parental care, reproductive strategy.**



## 研究背景

行為活動時間分配資料在研究鳥類生活史和生態適應上是很有用的資訊 (Evers 1994, Hamilton *et al.* 2002, Jonsson and Afton 2006)，尤其在研究婚配制度的演化方面 (Andersson 2005)。雉尾水雉的婚配制度是典型的一妻多夫 (Thong-aree *et al.* 1995)，一妻多夫在鳥類中是很稀有的繁殖制度，兩性性別角色是反轉的。

典型一妻多夫 (classical polyandry) 的演化已被廣泛的討論，但至今仍未有清楚的結論 (Owens 2002)，許多假說被提出以解釋一妻多夫的演化。Betts and Jenni (1991) 歸納出三個假說來解釋一妻多夫的演化，包括雌鳥能量限制假說 (female energetic stress hypothesis) (Graul *et al.* 1977)、單親撫育假說 (uniparental care hypothesis) (Pitelka *et al.* 1974) 以及補充巢假說 (replacement clutches hypothesis) (Jenni 1974, Emlen and Oring 1977)。雌鳥能量限制假說假設食物資源的缺乏以及產卵造成的能量損耗會減少雌鳥的親代照顧投資，若食物長期短缺，會增加雌鳥棄巢的機率；若食物供應量為上下波動狀況，雌鳥會在食物充足的時期，替同一隻配對雄鳥或不同隻雄鳥產下多窩的卵 (Graul *et al.* 1977, Lenington 1980)。單親撫育假說主張單親照顧會比雙親撫育擁有較高的生殖成功率，單親撫育可以減少遭掠食的危險，親代和子代之間對食物的競爭也較低 (Pitelka *et al.* 1974)。補充巢假說指出當巢損失率很高時，若雌鳥可以產下更多的補充巢，對兩性都是有利的，這種情況下，雌鳥必須從親代照顧的責任中解放，以便累積足夠的能量來產下更多補充的巢卵，雄鳥則必須承擔所有或大部份照顧子代的責任 (Jenni 1974, Emlen and Oring 1977)。

Andersson (2005) 提出三個將雌鳥從親代責任中解放並促使典型一妻多夫制度演化的步驟，第一步是雄鳥必須單獨照顧卵或幼雛；第二步是雌鳥有能力產下多於雄鳥所能照應的卵數，雌鳥在生殖季中移動到食物供應充足

的棲地或是花費更多的時間在覓食上，以獲得額外的能量補充，而有足夠的能量提升生殖力；第三步為雌鳥連續地為不同的雄鳥產下巢卵，產愈多巢卵的雌鳥，獲得的生殖利益愈大，一妻多夫的雌鳥比一妻一夫者擁有更多的子代（Wiklander *et al.* 2000）。

這是台灣第一個有系統地收集雉尾水雉行為時間分配資料用以檢測補充巢假說的研究，若補充巢假說是正確的，則雄、雌水雉的生殖策略應該有所不同而且會反應在行為時間分配模式上（Maynard 1977），尤其是在覓食和生殖行為方面（Betts and Jenni 1991）。根據Andersson（2005）的解釋，提出三個假設並加以檢驗：（1）雌鳥產完卵後，雄鳥會減少覓食時間，並將大部分時間用在孵卵及育雛上；（2）雌鳥花在孵卵和育雛的時間會少於雄鳥；（3）雌鳥在完成第一個巢的產卵後，覓食時間會維持在一定的高峰以累積足夠的能量，才可以產下更多的卵。





## 材料與方法

雉尾水雉的生殖系統屬於一妻多夫，雄鳥負擔幾乎所有孵卵及親代照護的責任。在此研究的樣區中，生殖季節從4月下旬開始到10月中旬結束，交配期通常需要3~9天，雌鳥一天產一顆卵，窩卵數介於1~5顆，4顆是最普遍的卵數，卵孵化時間平均需要28.1天，雄鳥在生殖季有很強的領域性，雛鳥為早熟型，孵化後即會跟隨雄鳥一起覓食，雄鳥會照顧雛鳥約4~5週，直到雛鳥獨立為止，之後若有機會的話，雄鳥會再次和雌鳥配對（翁榮炫、王建平 個人通訊）。從2002年到2007年共觀察395個巢，孵化率為50.75%（744隻雛鳥/1466顆卵），雛鳥20天存活率為78.36%（583隻存活雛鳥/744之孵化雛鳥）。

本研究在位於台南縣官田鄉的「官田雉尾水雉復育區」中進行，觀察記錄一天中雉尾水雉的行為活動時間分配，研究期間為2003年和2004年的生殖季（4月下旬至10月中旬）進行。從日出到日落，使用連續聚焦個體取樣法觀察（continuous focal animal sampling method），並以分鐘為單位連續性記錄資料。隨機選擇觀察記錄的個體，使用雙筒及筒望遠鏡持續性觀察記錄，直到其飛離視線為止，雖然樣區中只有1隻雄鳥和1隻雌鳥帶有繫放的色環，但可以根據羽色和領域行為來做個體辨識。資料記錄期間，觀察者都待在掩蔽帳或賞鳥牆後，以確保鳥類的行為不會因觀察者的出現而受到干擾。

雉尾水雉的生殖階段分成4個時期：（1）產卵前期：即為交配期，從配對第1天開始直到雌鳥產下第1顆卵為止；（2）產卵期：從雌鳥產第1顆卵開始直到結束產卵為止，通常1天產1顆卵；（3）孵卵期：雌鳥結束產卵，雄鳥開始孵卵直到第1隻雛鳥孵化；（4）育雛期：第1隻雛鳥孵化後直到所有雛鳥獨立為止。為了統計比較需要，將產卵前期和產卵期合併稱為生殖前期，孵卵期和育雛期合併稱為生殖後期。雌鳥若和1隻以上的雄鳥進行生殖，則其在產完第一巢的卵之後，到和第二隻雄鳥開始配對之前的時間，被歸入

第一巢的生殖後期，開始和第二隻雄鳥配對後，到結束第二窩卵產卵前的時間歸為第二巢的生殖前期。

雉尾水雉的行為成11類：（1）覓食行為：行走或站立時，頻繁的啄食或搜尋植物上的食物；（2）警戒：主動觀察周遭環境並發出警戒叫聲；（3）攻擊：對其他水雉個體或可能的掠食者表現出的敵意行為；（4）理羽：保持羽毛完整性的動作，包括梳理、沐浴和伸展；（5）飛行：正常的短距離移動飛行；（6）休息：站立不動，亦不鳴叫；（7）求偶：對異性表現出求偶動作或交配行為；（8）築巢：蒐集水生植物並堆疊在巢位上；（9）孵卵：坐或站立在巢上；（10）育雛：帶領雛鳥行走覓食，並觀察周遭環境，但不發出警戒叫聲；（11）干擾：因人類活動或不明原因飛離巢區。有一些行為如攻擊和飛行，持續時間短於1分鐘時，記錄上以1分鐘計算。這些持續時間短暫的行為占總記錄時間的3%不到。後續分析中，將因干擾造成的行為予以排除，警戒和攻擊合併為攻擊行為，理羽、飛行和休息合併為身體行為，求偶、築巢、孵卵和育雛合併為生殖行為。

2003年觀察記錄7隻雄鳥和5隻雌鳥，2004年記錄3隻雄鳥和6隻雌鳥的行為時間分配資料，總觀察時間2003年為25,253分鐘，2004年為21,130分鐘。生殖前期共記錄4隻雄鳥1,660分鐘，10隻雌鳥14,505分鐘；生殖後期記錄10隻雄鳥23,593分鐘，4隻雌鳥6,625分鐘。因為野外觀察的困難，不容易將每一隻個體完整地從生殖前期持續觀察記錄到生殖後期，所以將所有資料依照性別和生殖階段加以整合，計算各行為類別所占的百分比後再加以比較。使用無母數統計方法（Wilcoxon signed-rank test）來比較不同性別和不同生殖階段間的行為時間分配是否有差異。

為了比較一天內的行為時間分配是否會隨時段而有不同，將所有記錄的行為時間資料，依照性別和生殖階段的的不同，以每2小時為單位加以整合，換算成百分比資料。因為研究期間涵蓋整個生殖季，而且每一性別和生殖階段都至少累積有1,660分鐘的資料，應已足夠用以探討不同性別和生殖階段

的行為時間分配模式的異同。

所有統計分析均以SYSTAT 11 和 ORIGIN 7.5軟體進行。



## 結 果

### 不同性別間的行為時間分配模式差異

不同性別花費在覓食行為和生殖行為上的時間百分比有顯著的差異 ( $p < 0.001$ )，雌鳥的覓食行為在整個生殖季的觀測時間中占了45.8%；但雄鳥則以生殖為優勢的行為類別，占了總觀察時間的44.4%，覓食行為只占了24.0%。雌鳥比雄鳥花費較多的時間在覓食上，雄鳥花在生殖上的時間則多於雌鳥。雌鳥不論在生殖前期和生殖後期，花在覓食的時間都顯著多於雄鳥（生殖前期 $p = 0.043$ ，生殖後期 $p = 0.003$ ）（圖1）。在生殖後期，雌、雄鳥之間在身體行為（ $p = 0.049$ ）和生殖行為（ $p < 0.001$ ）上也都有顯著不同，雄鳥在生殖後期比雌鳥花費較多的時間在生殖行為上（圖1b）。

### 不同生殖階段間的行為時間分配模式差異

不論雄鳥或雌鳥，覓食行為以及攻擊行為在生殖前期和生殖後期之間沒有顯著差異，但身體行為和生殖行為則在不同生殖階段之間有顯著差異（雄鳥身體行為 $p = 0.018$ ，雌鳥身體行為 $p = 0.027$ ，雄鳥生殖行為 $p = 0.018$ ，雌鳥生殖行為 $p = 0.001$ ）。

雌鳥在生殖後期花在覓食行為的時間比生殖前期稍微多一些，但並未達到顯著水準（ $p = 0.355$ ）。雌鳥的生殖行為在生殖後期降至0（圖2a）。

雄鳥用在覓食的時間，在生殖前期比生殖後期多，統計上的顯著水準達到 $p = 0.063$ ，生殖行為則在生殖後期大幅增加（圖2b）。

覓食行為和生殖行為在性別間呈現相反的變化趨勢（圖2）。從生殖前期到後期，雌鳥增加覓食時間，減少生殖行為的時間比例；然而，雄鳥在生殖後期則降低覓食行為所佔的時間比例，耗費更多的時間在生殖行為上。

## 日活動時間分配模式

雌鳥一天中花在各種類型行為上的時間並無太大的波動，從生殖前期到後期，一天中雌鳥花在覓食的時間介於30~60%之間，在生殖後期用在覓食的時間較多（圖3a）。

雌鳥一天之中的攻擊行為和身體行為所佔的時間比例少於20%，不同生殖階段間也沒有太大的變化（圖3b，3c）。雌鳥的生殖行為在一天中耗費少於10%的時間，在生殖前期，雌鳥的生殖行為在上午和下午各有一次高峰，在產卵結束後，用在生殖行為的時間隨之減退（圖3d）。

雄鳥的日活動模式則有較大的波動，在生殖前期，雄鳥花費許多時間覓食，且在上午6點至10點間有一明顯的高峰，生殖後期的覓食行為則較少且一天中的變化較小（圖4a）。

雄鳥的攻擊行為在生殖前期，一天中的波動劇烈，到了生殖後期則相對維持較穩定的情況。雄鳥生殖前期花費較多時間在身體行為上，但不論生殖前期或後期，一天中的變化都不大（圖4b，4c）。

生殖前期，雄鳥一天中的生殖行為高峰期出現在上午8點至10點，然後一直穩定維持在高點，此時期主要的生殖行為是求偶和交配。相反地，生殖後期階段，生殖行為高峰出現在中午時段（上午10點至下午14點）以及傍晚時分（圖3d），此時其主要的生殖活動為孵卵及育雛。

## 討 論

在整個生殖季中，覓食是雉尾水雉雌鳥最主要的行為，雌鳥能經由持續進食而增加卵的產量，Thong-aree *et al.* (1995) 研究泰國雉尾水雉的生殖生物學，發現1隻雌鳥在食物充裕的情形下，一個生殖季中可以產下4窩卵。充足的食物供應或有效率的覓食方法可以減少二次生殖週期的間隔時間並提升雌鳥的生產力以產下更多窩的卵 (Arnold 1994, Andersson 2004)。充裕的食物也也使得單親照護的成功率增加，所以雌鳥有更多機會離開配偶和巢卵，尋求另一次生殖機會而演變成一妻多夫 (Whitfield and Tomkovich 1996)。然而，在自然界食物供給和親代照顧之間有許多交互作用存在，影響鳥類婚配制度的演化 (Graul *et al.* 1977)。以東方環頸鵒 (Kentish plover *Charadrius alexandrinus*) 來說，食物量影響巢位的空間分佈，而巢與巢之間的相互作用又影響了親鳥的行為，在一個食物資源集中的生殖區，當巢密度增加時，雌鳥會伴隨照顧子代更長的時間，這種情形限制了雌鳥離巢並演化出一妻多夫制度的機會 (Kosztolányi *et al.* 2006)。所以，能量的需求會成為雌鳥再次配對的限制因子 (Colwell and Oring 1988)。在本研究中，雉尾水雉雌鳥比雄鳥花費更多時間在覓食上，花費較少時間在生殖行為上，因此當雌鳥從親代照顧的責任解脫時，可以有更多時間累積能量，用來產生更多的卵 (Betts and Jenni 1991)，這是一妻多夫制度的演化上很重要的特性 (Andersson 2005)。

雌鳥能量限制假說指出食物的缺乏和產卵造成的能量耗損減少了雌鳥的親代照顧付出，在本研究的樣區中，生殖季中的食物資源一般而言是充足的，在雉尾水雉覓食的水塘中，有豐富的水棲昆蟲 (大多數為Agrinoidae, Belostomatidae *Diplonychus rusticus* 以及 *Anisops* spp.) 和植物種子 (多數為睡蓮科植物) (Wang *et al.* 1998)，因此對台灣的雉尾水雉雌鳥而言，能量限制並非影響其親代照顧的重要的限制因素。

結果顯示在生殖前期，雌、雄鳥之間的覓食時間有顯著的差異，因為產卵需消耗大量的能量，雌鳥必須在產卵前大量進食以累積足夠的能量用於產卵（Gibson 1978, McKinney and McWilliams 2005），所以生殖前期雌鳥的覓食時間會高於雄鳥。

一妻多夫制鳥種的雄鳥付出較多的親代照護已被證實（Wesolowski 1994, Wiklander *et al.* 2000），雄性撫育在一妻多夫制度的演化上扮演重要的角色（Owens 2002），單親撫育假說認為單親照顧得生殖成功率會比雙親照顧更高，一妻多夫的小斑啄木鳥（Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopus minor*）生殖成功率比一妻一夫的配對高出39%（Wiklander *et al.* 2000）。Székely and Reynolds（1995）指出在岸鳥（shorebirds）中，雄鳥撫育比雌鳥照顧更為普遍，所以雄性撫育可能在某些科中（如水雉科）是較原始（ancestral state）的狀況。雉尾水雉雄鳥負擔幾乎所有的親代責任，雌鳥僅提供很稀少的親代照顧，即使是一妻一夫的配對亦然。除了親代照顧外，還有其他因素會影響繁殖成功率，例如先前的生殖經驗、領域的品質以及和週遭環境的互動等。因為缺乏足夠的繫放，難以確實做到個體辨識，所以仍沒有足夠的資料來加以比較擁有不同配偶數量的雉尾水雉雌鳥之間的生殖成功率。在銅翅水雉，配偶數量和生殖成功率之間並無顯著關連性（Butchart 2000）。水雉科鳥類中，只有小水雉是一妻一夫制，但其生殖生態仍未有清楚的研究（Hancock 2001）。在探討單親撫育假說是否適用於水雉科鳥類時，還需要更多有關於一妻多夫和一妻一夫配對或種類間的詳細生殖成功率資料進行比較。

本研究的結果顯示，從生殖前期到後期，雉尾水雉雄鳥的覓食時間減少，而生殖行為佔的時間比例則上升，相反地，整個生殖季中，雌鳥的覓食時間維持在高峰，而花在生殖行為的時間則保持在相對低的比例。這個結果支持先前所作的三個假設，雄鳥負擔幾乎全部的親代責任，雌鳥可以持續覓食以累積足夠的能量去產下更多的卵，研究結果支持補充巢假說。在一妻多

夫的肉垂水雉，雄鳥在孵卵和育雛階段，降低覓食時間，而且是親代照護的主要提供者（Osborne and Bourne 1977, Osborne 1982, Emlen and Wrege 2004）。北方水雉雄鳥在生殖後期減少將近三分之一的覓食時間（Betts and Jenni 1991）。其他水雉科鳥類，雄鳥幾乎擔起所有的親代照顧責任，所以雌鳥得以在很高的巢損失情況下產下更多的補償性窩卵（Osborne 1982, Betts and Jenni 1991, Butchart 2000, Mace 2000）。Black Coucal *Centropus grillii*的巢遭掠食的壓力很大，雄鳥負擔所有的親代撫育，一妻多夫的雌鳥有更多機會重新配對生殖（Andersson 1995, Goymann *et al.* 2004）。當雄鳥擔起多數的親代照顧責任時，有助於雌鳥成為一妻多夫者（Andersson 2005, Pechacek *et al.* 2006），本研究替補充巢假說提供有用的證據。

補充巢假說的一個先決條件為很高的巢損失率。水雉科鳥類中，巢損失率相當高，銅翅水雉的卵遭掠食的損失率達高94.4%（Butchart, 2000）。Osborne（1982）報導肉垂水雉的巢損率有84.6%。在雞冠水雉，80%的巢在孵化前損壞（Mace 2000）。雉尾水雉的孵化率為50.8%（744隻雛鳥/1466顆卵），雛鳥20天存活率為78.4%（583隻存活雛鳥/744之孵化雛鳥），巢損失率比其他水雉科鳥類來得低，這種情形可能和其生殖的棲地類型有關，台灣的雉尾水雉在菱角田中繁殖，菱角田為一人工耕作且組成單一化的棲地，一般來說，這種環境中的掠食者較少，因此台灣雉尾水雉的巢損失率較低。

雉尾水雉雄鳥在上午8點至10點以及下午14點至16點各有一個覓食高峰，此種活動模式和銅翅水雉相似，其覓食活動集中在上午7點至11點和下午13點至15點（Ramachandran 1998）。許多鳥類的覓食時間集中在日出後和日落前，在正午時分休息（Hamilton *et al.* 2002）。這種模式可以視為對環境因素的適應，清晨覓食高峰可能和經過整個夜晚的飢餓後，能量的補充有關，傍晚的覓食高峰則和昆蟲的活躍期有關，使該時段成為最佳的覓食時機（Gibson 1978）。然而這種日活動週期模式，並未出現在雉尾水雉雌鳥身上，而是整天都維持在覓食高峰，尤其在生殖後期更為明顯，這種情形可



能和雌鳥需要不斷累積能量，以產下更多巢卵有關。

在生殖後期，雉尾水雉雄鳥的生殖行為在正午時分有一高峰期，主要可能和中午時的高溫有關，在研究樣區中，中午時刻的氣溫和紫外線強度達到高點，此時雄鳥必須待在巢上提供卵遮蔭，以避免高溫和紫外線對卵產生的破壞。

鳥類的行為時間分配模式受許多因素影響，例如食物的豐富度、氣溫、曝露的危機以及人類干擾等（Gibson 1978, Mckinney and Mcwiliams 2005），行為時間分配模式和日活動週期的資料在環境監控、棲地適宜性的評估以及族群管理等方面都有很大的用處（Evers 1994, Hamilton *et al.* 2002, Jonsson and Afton 2006）。這個研究提供雉尾水雉行為時間分配模式和日活動週期詳盡的數據，在擬定保育計畫及族群管理策略上，可以提供有用的參考資訊。



## 參考文獻

- Andersson, M. 1995. Evolution of reversed sex roles, sexual size dimorphism, and mating system in coucals (Centropodidae, Aves). *Biological Journal of the Linnean Society* 54:173-181.
- Andersson, M. 2004. Social polyandry, parental investment, sexual selection, and evolution of reduced female gamete size. *Evolution* 58:24-34.
- Andersson, M. 2005. Evolution of classical polyandry: three steps to female emancipation. *Ethology* 111:1-23.
- Arnold, T. W. 1994. Effects of supplemental food on egg production in American Coots. *The Auk* 111:337-350.
- Betts, B. J., and D. A. Jenni. 1991. Time budgets and adaptiveness polyandry in Northern Jacanas. *Wilson Bulletin* 103:578-597.
- Butchart, S. H. M. 2000. Population structure and breeding system of the sex-role reversed, polyandrous Bronze-winged Jacana *Metopidius indicus*. *IBIS* 142:93-102.
- Colwell, M. A., and L. W. Oring. 1998. Breeding biology of Wilson's Phalarope in southcentral Saskatchewan. *Wilson Bulletin* 100:567-582.
- Emlen, S. T., and L. W. Oring. 1997. Ecology, sexual selection and the evolution of mating system. *Science* 197:215-223.
- Emlen, S. T., and P. H. Wrege. 2004. Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in Wattled Jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in Panama. *The Auk* 121:391-403.
- Evers, D. C. 1994. Activity budgets of a marked Common Loon (*Gavia immer*) nesting population. *Hydrobiologia* 279-280:415-420.
- Gibson, F. 1978. Ecological aspects of the time budget of the American Avocet.

- The American Midland Naturalist 99:65-82.
- Goymann, W., A. Wittenzellner, and J. C. Wingfield. 2004. Competing females and caring males. Polyandry and sex-role reversal in African Black Coucals, *Centropus grillii*. Ethology 110:807-823.
- Graul, W. D., S. R. Derrickson, and D. W. Mock. 1977. The evolution of avian polyandry. The American Naturalist 111:812-816.
- Hamilton, A. J., I. R. Taylor, and G. Hepworth. 2002. Activity budgets of waterfowl (Anatidae) on a waste-stabilisation pond. Emu 102:171-179.
- Hancock, P. 2001. Lesser Jacana. Toeing the line? . Africa Birds and Birding 6:46-53.
- Jenni, D. A. 1974. Evolution of polyandry in birds. American Zoologist 14:129-144.
- Jonsson, J. E., and A. D. Afton. 2006. Different time and energy budgets of Lesser Snow Geese in rice-prairies and coastal marshes in southwest Louisiana. Waterbirds 29:451-458.
- Kosztolányi, A., T. Székely, I. C. Cuthill, K. T. Yilmaz, and S. Berberoğlu. 2006. Ecological constraints on breeding system evolution: the influence of habitat on brood desertion in Kentish Plover. Journal of Animal Ecology 75:257-265.
- Lenington, S. 1980. Bi-parental care in Killdeer: an adaptive hypothesis. Wilson Bulletin 92:8-20.
- Mace, T. R. 2000. Time budget and pair-bond dynamics in the Comb-crested Jacana *Irediparra gallinacean*: a test of hypothesis. Emu 100:31-41.
- Maynard, S. J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. Animal Behaviour 25:1-9.
- McKinney, R. A., and S. R. McWilliams. 2005. A new model to estimate daily energy expenditure for wintering waterfowl. Wilson Bulletin 117:44-55.

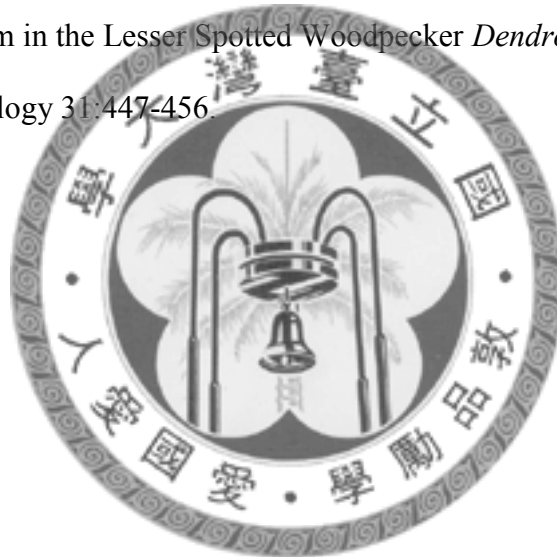
- Osborne, D. R. 1982. Replacement nesting and polyandry in the Wattled Jacana. *Wilson Bulletin* 94:206-208.
- Osborne, D. R., and G. R. Bourne. 1977. Breeding behavior and food habits of the Wattled Jacana. *Condor* 79:98-105.
- Owens, I. P. F. 2002. Male only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 357:283-293.
- Pechacek, P., K. G. Michalek, H. Winkler, and D. Blomqvist. 2006. Classical polyandry found in the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. *Journal of Ornithology* 147:112-114.
- Pitelka, F. A., R. T. Holmes, and J. S. F. MacLean. 1974. Ecology and evolution of social organization in Arctic Sandpipers. *American Zoologist* 14:185-182-184.
- Ramachandran, N. K. 1998. Activity patterns and time budgets of the Pheasant-tailed (*Hydrophasianus chirurgus*) and Bronzewinged (*Metopidius indicus*) Jacanas. *Journal of the Bombay Natural History Society* 95:234-245.
- Rossmann, E., V. Grimm, N. Blaum, and F. Jeltsch. 2006. Behavioural flexibility in the mating system buffers population extinction: lessons from the Lesser Spotted Woodpecker *Picoides minor*. *Journal of Animal Ecology* 75:540-548.
- Székely, T., and J. D. Reynolds. 1995. Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B* 262:57-64.
- Thong-aree, S., O. Khobkhet, V. Lauhachinda, and S. Pong-Umpai. 1995. Breeding biology of Pheasant-tailed Jacana *Hydrophasianus chirurgus* in central Thailand. *Natural History Bulletin of The Siam Society* 43:289-302.
- Wang, J.-P., Y.-T. Ueng, and J.-J. Perng. 1998. Water quality, aquatic plankton

and insects in the habitat of *Hydrophasianus chirurgus*. . Essays of the 4th. Conference on coastal wetlands ecology and conservation 1998:8-23 (in chinese).

Wesolowski, T. 1994. On the origin of parental care and the early evolution of male and female parental roles in birds. *The American Naturalist* 143:39-58.

Whitfield, D. P., and P. S. Tomkovich. 1996. Mating system and timing of breeding in Holarctic waders. *Biological Journal of the Linnean Society* 57:277-290.

Wiktander, U., O. Olsson, and S. G. Nilsson. 2000. Parental care and social mating system in the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopus minor*. *Journal of Avian Biology* 31:447-456.



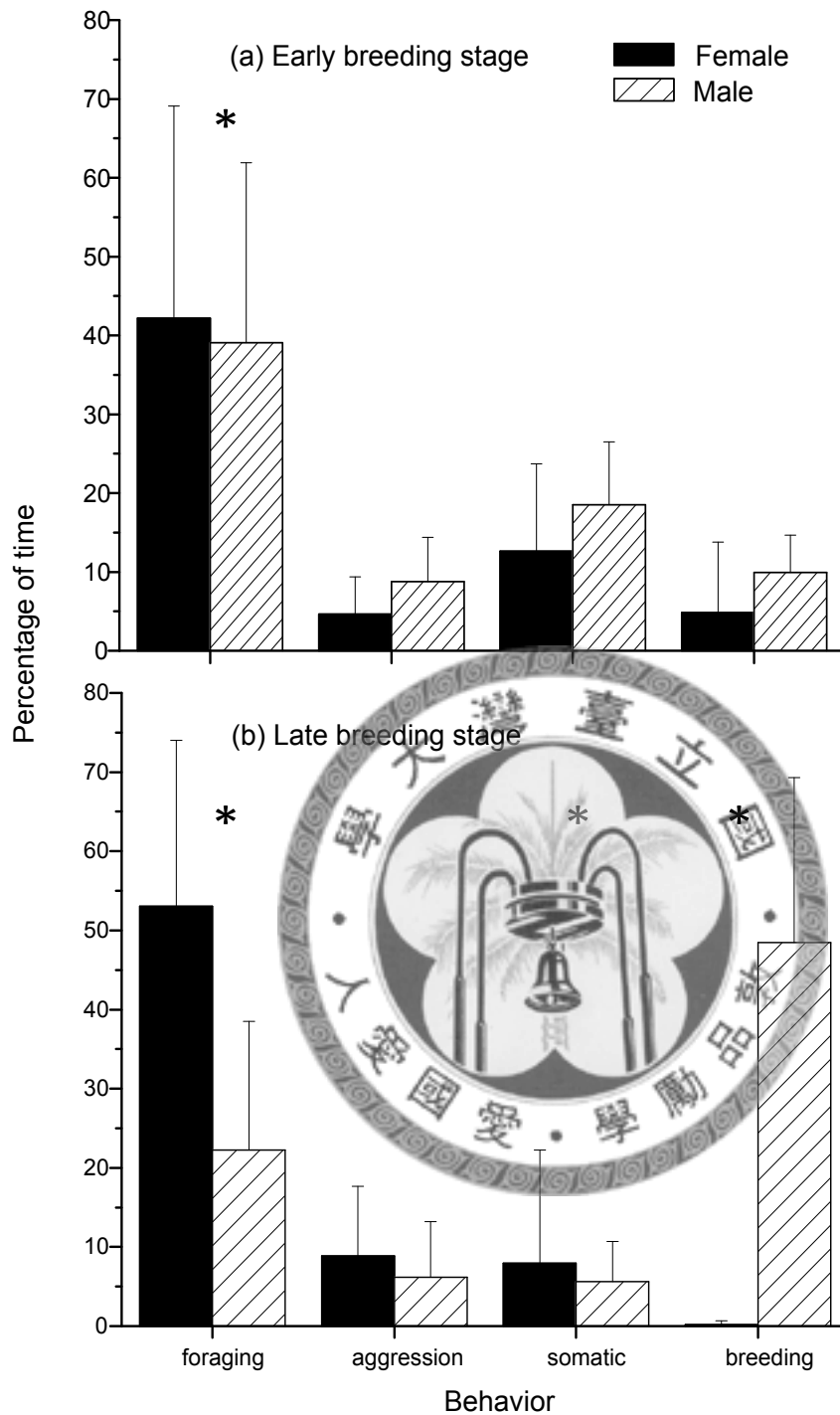


圖 1、2003~2004 年台南地區雉尾水雉不同生殖階段的雄、雌鳥行為時間分配比較圖。橫軸表示各類型行為，縱軸為各類型行為所佔的時間百分比。黑色長條表示雌鳥表現在該行為的時間比例，空白斜線長條表示雄鳥表現在該行為的時間比例。(a)圖為生殖前期，(b)圖為生殖後期。星號表示達到  $p < 0.05$  的顯著水準。

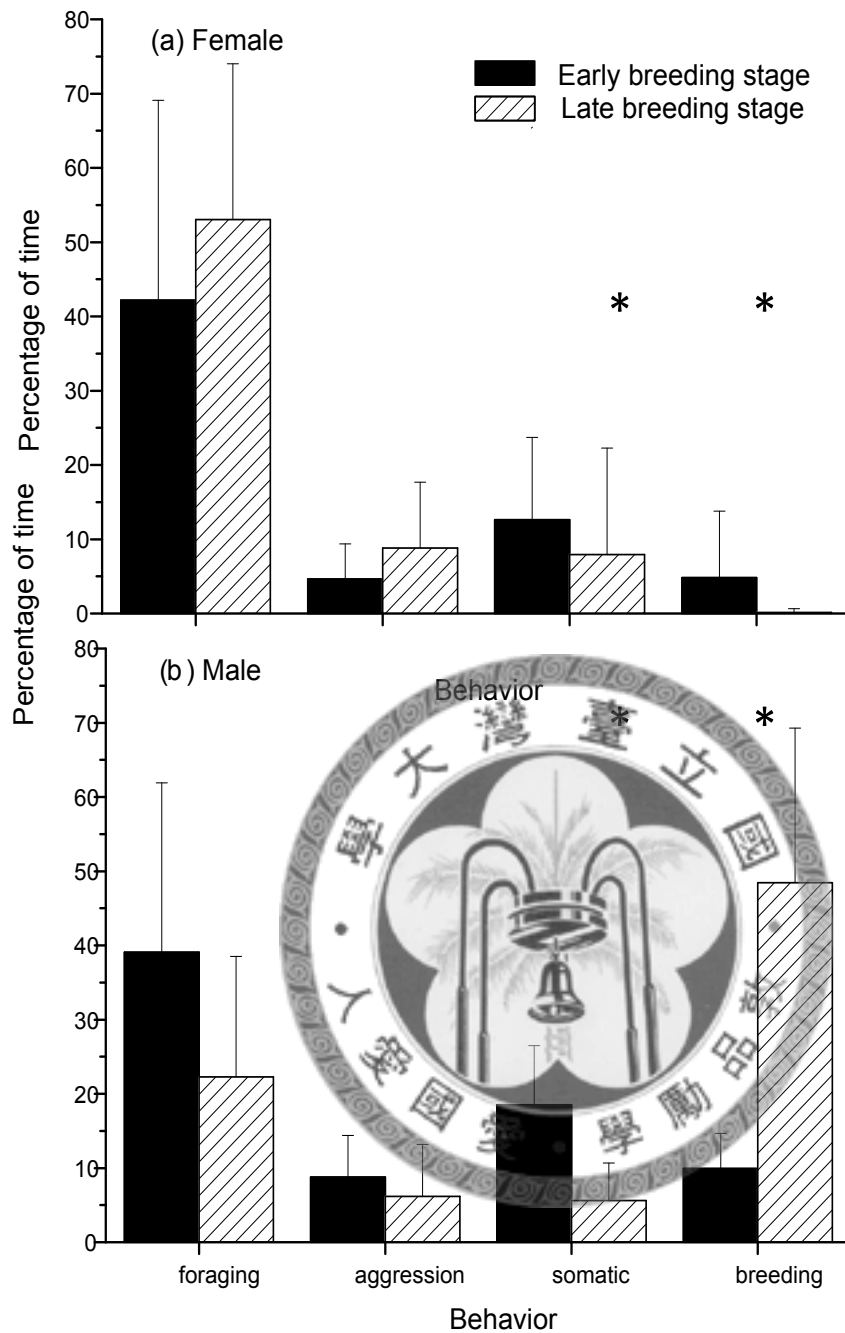


圖 2、2003~2004 年台南地區雉尾水雉雄、雌鳥不同生殖階段的行為時間分配比較圖。橫軸表示各類型行為，縱軸為各類型行為所佔的時間百分比。黑色長條表示該行為在生殖前期的時間比例，空白斜線長條表示該行為在生殖後期的時間比例。(a)圖為雌鳥，(b)圖為雄鳥。星號表示達到  $p < 0.05$  的顯著水準。

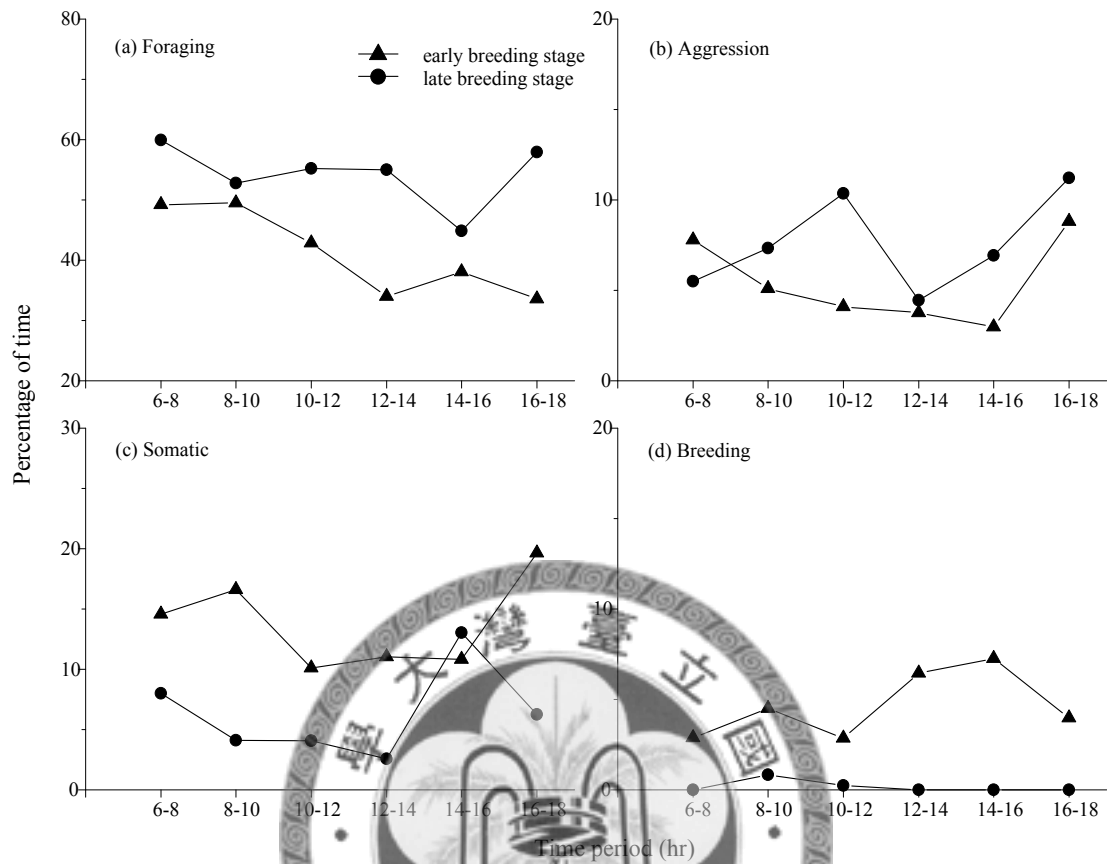


圖 3、2003~2004 年台南地區雜尾水雉雌鳥各種類型行為的日活動週期比較圖。橫軸為一天的時間，以 2 小時為單位劃分。縱軸表示各類型行為在一天中所佔的時間比例。三角形表示該行為在生殖前期所佔的時間比例，圓形表示該行為在生殖後期所佔的時間比例。(a)圖為覓食行為的時間比例，(b)圖為攻擊行為的時間比例，(c)圖為身體行為的時間比例，(d)圖為生殖行為的時間比例。



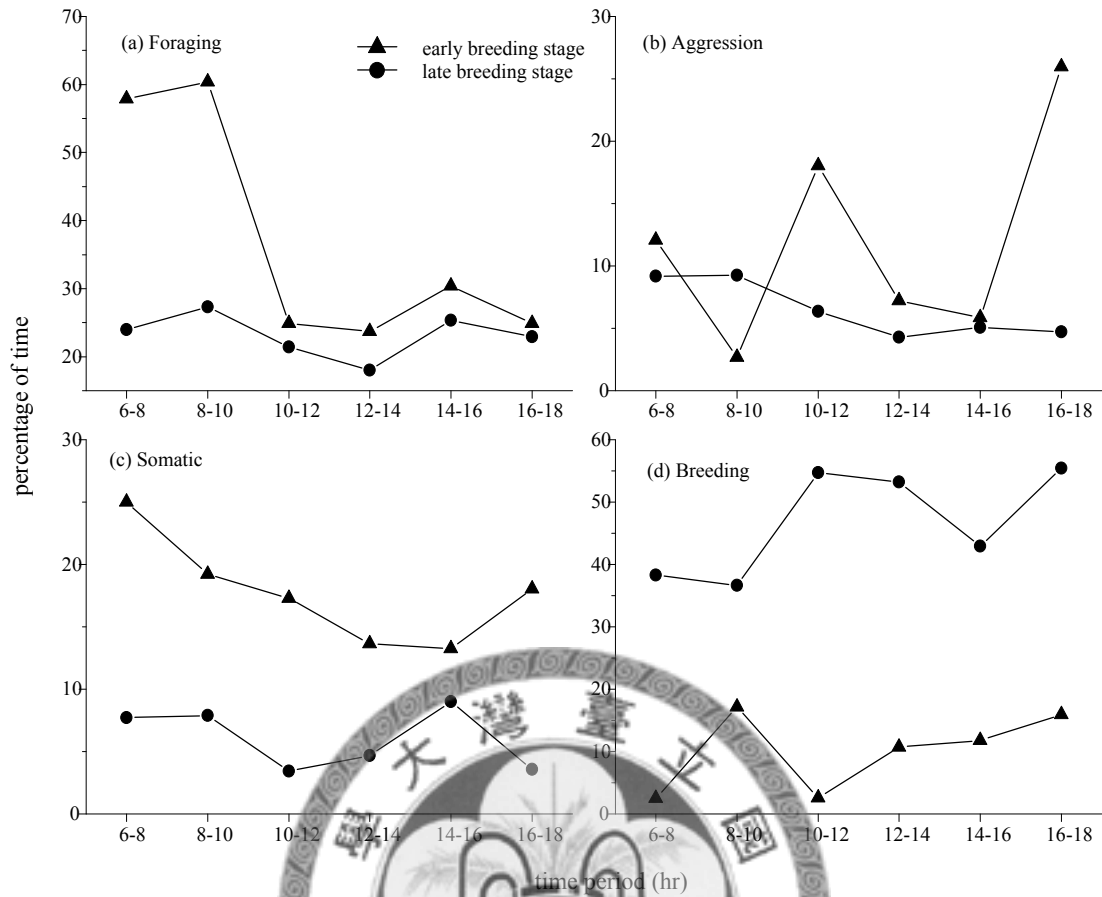


圖 4、2003~2004 年台南地區雉尾水雉雄鳥各種類型行為的日活動週期比較圖。橫軸為一天的時間，以 2 小時為單位劃分。縱軸表示各類型行為在一天中所佔的時間比例。三角形表示該行為在生殖前期所佔的時間比例，圓形表示該行為在生殖後期所佔的時間比例。(a)圖為覓食行為的時間比例，(b)圖為攻擊行為的時間比例，(c)圖為身體行為的時間比例，(d)圖為生殖行為的時間比例。

## 第三章

### 雉尾水雉雄鳥的殺嬰行為

#### Chapter 3.

#### Infanticides of Male Pheasant-tailed Jacanas

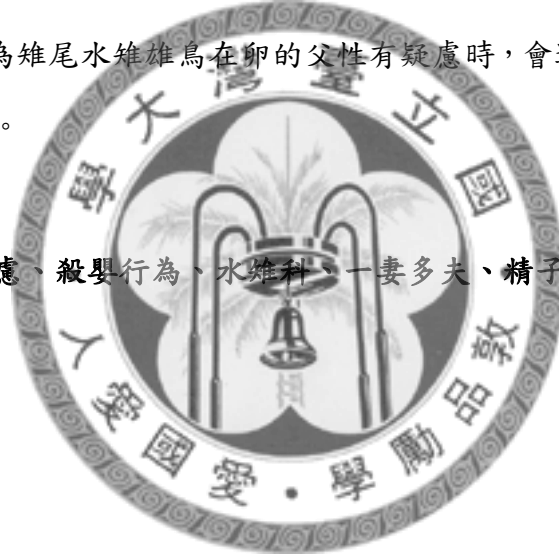
(*Hydrophasianus chirurgus*)



## 摘 要

有許多假說解釋殺嬰行為—卵或幼雛遭同種成年個體殺害的現象。本研究報導了台灣一妻多夫的雉尾水雉的殺嬰行為。2004 年有 3 隻雄鳥和 1 隻雌鳥在研究樣區中繁殖，雌鳥依序和 3 隻雄鳥配對並各自為其產下完整的窩卵。除了生殖季開始的第 1 巢外，接下來的其他巢所有雄鳥都表現出殺嬰行為。殺嬰的雄鳥將巢中第 1 顆或前 2 顆卵丟棄，然後接受雌鳥產下的其他補充卵並表現出正常的孵卵行為。因為雌鳥和不同的雄鳥交配期的間隔很短（1~10 天），而精子可以在雌鳥生殖道中維持至少 4~5 天的活性，所以雄鳥的精子可能在雌鳥體內面臨強烈的個體間競爭，而造成每一巢第 1 顆或前幾顆卵的父性是遭受懷疑的。本研究認為雉尾水雉雄鳥在卵的父性有疑慮時，會運用殺嬰行為作為避免帶綠帽的策略。

**關鍵字：**父性疑慮、殺嬰行為、水雉科、一妻多夫、精子競爭



## Abstract

Many hypotheses have been proposed to explain infanticide, killing the young or destruction of eggs by conspecific adults. I report cases of infanticide in the polyandrous pheasant-tailed Jacana (*Hydrophasianus chirurgus*) of Taiwan. In 2004, three males and one female bred at our study site. The female mated with the three males sequentially and laid clutches for all of them. Infanticidal behaviour was observed in all males and in all but one clutch, the first clutch of the breeding season. The infanticidal males threw out the first one or two eggs of a clutch, but then accepted replacement eggs and incubated normally. Because the intervals between copulation with different males were short (1–10 days) and sperm can remain viable within the female reproductive tract for at least 4–5 days, sperm competition among the males may have been intense, and the paternity of the first few eggs in each clutch was doubtful. I suggest that male pheasant-tailed jacana may use infanticide as a strategy to avoid cuckoldry when the paternity of eggs is in doubt.

**Keywords:** cuckoldry avoidance; infanticidal behaviour; Jacanidae; polyandry; sperm competition

## 研究背景

從1970年代以降，許多研究針對殺嬰行為進行一成年個體殺害同種類物種幼雛或卵的行為。Hrды (1979) 提出五個解釋殺嬰行為的設想：(1) 資源的開發利用 (exploitation)：被害者成為食物資源，巢材或是其他對加害者有用的利用方式 (Garvin *et al.* 2002)；(2) 資源競爭 (resource competition)：成熟個體藉由殺害無親緣關係的幼體取得限制性的資源，例如食物或巢位 (Shimada *et al.* 2002)；(3) 親代調控 (parental manipulation)：透過殺嬰，親代本身可以獲得利益，或是可以增加其餘子代的存活機會 (Alexander 1974、Dickeman 1975)；(4) 性擇 (sexual selection)：加害者經由殺嬰可以縮短受害幼雛母親的繁殖間斷期，增加自己的生殖機會 (Mallory and Brooks 1978)；(5) 社會病態 (social pathology)：導因於人為干擾或其他不明原因的非適應性的行為 (Chardine and Morros 1983)。

已有許多文章報導鳥類的殺嬰行為，多數可以用Hrды提出的五類原因加以解釋，其中性擇是造成鳥類殺嬰行為的最普遍原因 (Stephens 1982, Crook and Shields 1985, Goldstein *et al.* 1986, Freed 1987, Robertson and Stutchbury 1988, Emlen *et al.* 1989, Kermott *et al.* 1990, Koenig 1990, Veiga 1990, Macedo and Bianchi 1997, Macedo and Melo 1999, Emlen and Wrege 2004, Møller 2004)。親代調控 (Zielinski 2002, Gilbert *et al.* 2005) 以及資源競爭 (Loftin and Roberson 1983, Claude *et al.* 1986, Romagnano *et al.* 1986, Veiga 1990、Hotta 1994, Hansson *et al.* 1997、Taylor *et al.* 2001、Sherman 2003、Parkes 2005) 也是常見的原因。有一些群聚生殖的鳥類會殺害迷途或遭拋棄的雛鳥，以避免餵食錯誤而浪費寶貴的資源 (Pierotti 1991, Quinn *et al.* 1994, Brown 2000, Ramos 2003)。最近的研究發現有一些殺嬰行為並不屬於Hrды提出的五大解釋之中，而是和子代的父性 (paternity) 有關 (Pinxten *et al.* 1991, Smith *et al.* 1996b, Butchart 1999, Osorio-Beristain and Drummond 2001)，然而

這一類的殺嬰行為尚未被廣泛的研究，且其過程和機制仍處於混沌未明的狀態。

雉尾水雉生存在長有浮葉性和半沉水性水生植物的淡水濕地環境。雉尾水雉的雄雌性別角色對調 (sex-role reversed)，雌鳥在體型上和行為上都是比較優勢的一方，婚配系統屬於連續性的一妻多夫制 (sequential polyandry)，一隻雌鳥在一個生殖季中可以至少和4隻雄鳥配對產卵，雉尾水雉一窩卵的數量最常見為4顆 (Thong-aree *et al.* 1995)。台灣雉尾水雉的生殖季通常在4月下旬開始配對，持續到10月中旬最後1窩雛鳥獨立時結束，交配期約3~9天，雌鳥通常1天產1顆卵，卵平均孵化時間需28.1天，雛鳥為早熟性，孵化後隨即跟隨雄鳥覓食，雄鳥會照顧雛鳥約4~5星期，直到雛鳥獨立為止 (Chen *et al.* 2008)。雄鳥負責所有孵卵及育雛的工作，因為雄鳥承擔所有照顧窩卵及雛鳥的責任，而且幾乎整個生殖季的時間都只花費在1窩子代身上，有理由相信確認子代的父性對雉尾水雉的雄鳥而言是非常重要的。

雄鳥運用許多不同的策略來確保子代的父性屬於自己，在產卵之前和產卵的期間，監視配偶和頻繁的交配是確保父性最普遍的方法 (Smith *et al.* 1996a, Lifjeld *et al.* 1998, Whittingham and Dunn 1998, Butchart 1999, Benson 2002)。

然而，監視配偶和頻繁的交配可能不是有效的方式 (Butchart *et al.* 1999)，在產卵結束後，雄鳥要確認卵的父性屬於自己是很困難的，所以有些鳥類會在父性有疑慮時表現出破壞卵或殺死雛鳥的行為 (Pinxten *et al.* 1991, Smith *et al.* 1996b, Butchart 1999, Osorio-Beristain and Drummond 2001)，殺嬰行為可以被視為產完卵後，雄鳥為確保父性所可能用的一種策略。

本研究呈現一妻多夫的雉尾水雉雄鳥的殺嬰行為，替避免戴綠帽假說 (cuckoldry avoidance hypothesis) 提供了進一步的證據。本文是第一個報導雉尾水雉雄鳥殺嬰行為的文章，而且是連續性一妻多夫婚配制度物種中少見

的為了避免戴綠帽而殺嬰的案例之一，詳細的殺嬰行為研究資料，可以對研究鳥類一妻多夫婚配制度的演化提供極為有用的資訊。



## 材料與方法

本研究在台灣台南縣官田鄉的「官田雉尾水雉復育區」中進行（120°20'9"E、23°11'19"N），該保護區是一人工濕地，由佈滿浮葉性和半沉水性水生植物的水池組成，總面積大約為15公頃。本研究的資料為2002~2007年針對雉尾水雉進行的生殖生物學研究其中的一部分。

2004年，有3隻雄鳥和1隻雌鳥在面積將近1公頃的6號池中生殖，整個生殖季中，我們每天從日出之後即開始觀察記錄這幾隻雉尾水雉的生殖狀況和行為，直到日落才停止，觀察時使用20倍的單筒望遠鏡。

行為記錄方法採用每分鐘一次的即時性掃描取樣法（instantaneous scan sampling）以及焦點動物取樣法（focal animal sampling），所以在觀察記錄期間不會有任何重要的生殖活動遭到遺漏。在觀察者和對象動物之間有覆滿植物的圍籬間隔，所以雉尾水雉的行為不會因為觀察者的出現而受到影響。

針對每一對雉尾水雉從開始配對，一直到產卵結束，持續觀察記錄它們交配的日期和次數，同時也記錄產卵的日期以及窩卵數。從雌鳥在巢中產卵開始觀察雄鳥的孵卵行為。每一對的配對順序也加以記錄，因為雌鳥（6FA）和其中1隻雄鳥（6B）為繫放個體，有腳環可供辨識之用，另1隻雄鳥的尾羽斷折（6A），所以可以輕易的區分每一隻不同的個體。

雉尾水雉雄鳥在繁殖期有強烈的領域性，領域大小受個體和環境狀況所影響而有差異。本研究觀察的族群中，3隻雄鳥6A、6B、6C的領域大小依序為3619平方公尺、4248平方公尺以及1164平方公尺。雌鳥（6FA）防禦整個6號池作為超級領域，包括了3隻雄鳥個別的領域，觀察期間，記錄到雌鳥試圖帶領第4隻雄鳥進入6號池建立新領域，但是因為其他3隻已建立領域雄鳥的堅決抵抗而失敗，雌鳥在繁殖季後期離開6號池，在隔壁水池建立新的領域，並和新的雄鳥配對。



## 結 果

2004年6月8日，6A雄鳥已經在6號池中建立生殖領域，並開始和雌鳥6FA交配，交配頻率為每天傍晚1次直到產卵結束前2天為止（6月12日），雌鳥每天產下1顆卵，第1顆卵在6月10日產下，6月13日產下第4顆卵，雄鳥6A隨即開始孵卵（巢6A1），其親代行為正常，沒有殺嬰的現象。6A／6FA的產卵前期（雌鳥接受雄鳥與其配對開始到產第1顆卵為止的期間）為2天，產卵期為4天，總交配次數為4次。

6月15日，僅在前一次生殖週期結束的2天之後，雌鳥6FA和新雄鳥6B配對，直到產卵結束的前1天（6月25日），6B和6FA每天傍晚都有交配行為，有時候1天會交配2次，所以總交配數為17次。6B／6FA的產卵前期為6天，產卵期也是6天。

6月21日上午7點45分，6FA為巢6B1產下第1顆卵，7點50分，6B回到巢上並且不斷嘗試以喙叨起剛產下的卵，最後終於成功將卵啣在喙中飛離巢位，當6B回到巢上時，卵已不見蹤影。6月21日傍晚，6FA依然正常的與6B交配。6月22日，6FA在早上7點30分產下第2顆卵，6B在8點30分再次將卵丟棄。接下來的4天之中，6FA產下這一窩其餘的卵，在6月26日結束巢6B1的產卵過程，6B也開始正常的孵卵行為。這個巢是本研究期間首次發現的雉尾水雉雄鳥棄卵案例。

巢6A1和6B1再6月28日到7月3日之間因敏督利颱風侵襲而毀損，6FA隨即在7月6日立即和6B配對並交配。6FA二次生殖週期僅間隔10天，6B／6FA第二次配對的產卵前期僅有3天，產卵期為5天，交配次數有7次，6FA在7月9日上午7點38分為巢6B2產下第1顆卵，6B在當天中午12點07分將卵啣出拋棄，接著4天6FA繼續產下卵直到7月13日完成巢6B2的產卵歷程。

巢6B2完成的隔天，6FA和6A再次配對。6FA在7月19日上午7點42分為巢6A2產下第1顆卵，6A在9點19分啣起卵，飛離巢位將卵丟棄，6FA於7月

23日產完巢6A2的4顆卵，6A也開始正常的孵卵行為。6A／6FA第二次配對的產卵前期為5天，產卵期亦為5天，交配次數9次。

間隔3天之後，也就是7月27日，6FA和1隻新進入領域的雄鳥6C配對，6C／6FA的產卵前期為3天，產卵期為5天，交配次數8次。6FA再7月30日上午8點47分產下巢6C的第1顆卵，6C在9點30分將卵丟棄。巢6C在8月3日完成產卵過程，巢中有4顆卵，6C正常的孵育剩餘的4顆卵。

所有記錄到的棄卵行為中，並未看到卵殼遭喙部穿刺而破損，殺嬰的雄鳥都以喙啄咬鳥卵，試圖將卵啣在上下嘴喙之間，然後在領域中飛行，並在空中將啣在嘴中的卵直接丟棄在水中。

各巢孵化情形及雛鳥存活隻數如下：巢6A2孵化2隻雛鳥且全數存活；巢6B2孵化3卵，雛鳥全部存活；巢6C孵化4卵，僅存活3隻雛鳥。詳細資料請見表1。



## 討 論

本研究發現的雉尾水雉雄鳥的殺嬰行為並不屬於Hrды提出的5項解釋其中之一。雉尾水雉雄鳥的殺嬰行為是當卵的父性有疑慮之時，所採行的一種避免戴綠帽的策略。在所有的觀察中，雄鳥並未吞食遭丟棄的卵之內含物，所以資源的開發利用解釋在這個案例是不適用的。

資源競爭模式中，加害者殺害無親緣關係的幼雛以獲得限制性的資源 (Hrды 1979)。若雉尾水雉雄鳥破壞的卵是其親生的子代，此種行為不會得到任何生殖上的利益，而雄鳥在生殖季中可以成功防禦入侵者而保有固定的繁殖領域，研究期間從未見到雄鳥離開自己的領域，也未見過雄鳥侵入其他雄鳥的巢中。所以，雉尾水雉雄鳥殺嬰的動機應該不是為了競爭限制性的資源。

有些鳥類，例如白鸛 (White storks *Ciconia ciconia*) 以及黑鸛 (Black storks *Ciconia nigra*)，會將巢中體弱的雛鳥殺害，以增加其他雛鳥的存活機會 (Zielin'ski 2002)。在研究觀察的雉尾水雉族群中，5個巢的孵化率和存活率並無規律，並無足夠的證據推論殺嬰行為和巢中殘餘雛鳥的存活率是否有任何關連性存在。此外雉尾水雉雄鳥殺害的是第1或第2顆剛產下不久的卵，而巢中其餘的卵尚未產下，雄鳥應該沒有能力判斷尚未產出的卵其存活率或是所孵化的雛鳥身體是否強健，所以，親代調控並不適用於這個案例。

已有研究報導水雉科鳥類因性擇的原因造成殺嬰行為，肉垂水雉雌鳥在配偶替換 (takeover) 之後，會將前1隻雌鳥的子代殺害以促使雄鳥重新開始生殖週期 (Emlen *et al.* 1989, Emlen and Wrege 2004)。北方水雉雌鳥在占據隔鄰雌鳥的領域後，也會有殺嬰行為 (Stephens 1982)。但雉尾水雉的殺嬰行為由雄鳥進行，且在產卵期破壞自己巢中的卵，和其他水雉科鳥類不同，所以性擇模式無法解釋雉尾水雉雄鳥的殺嬰現象。

整個研究進行的過程中，觀察者和鳥之間隔著長有植物的圍籬，可以很

確定雉尾水雉的行為不會因觀察者的出現而受到影響，因此可以完全排除社會病態的解釋。

有些鳥類會排除種內或種間寄生的卵 (Stouffer *et al.* 1987, Lombardo *et al.* 1989, Palomino *et al.* 1998, Peer and Sealy 2003, Avile's 2004, Moksnes and Elvertø 2006)。本研究中，雌鳥是繫放的個體，帶有獨特顏色組合的腳環，2004年的生殖季也僅有這1隻雌鳥占據6號池作為繁殖領域，整個生殖季中並無其他雌鳥出現在研究樣區內，所以可以輕易的對佔有繁殖領域的這隻雌鳥作個體辨識，並確認6號池中所有巢中的卵都是由其所產下。因此，種內巢寄生的現象並未發生在此研究中，而且雉尾水雉也未曾有巢寄生的相關報導 (Thong-aree *et al.* 1995)。

本研究觀察的雉尾水雉族群，其婚配制度為連續性的一妻多夫制，雌鳥在和第1隻雄鳥配對並產完第1窩卵後，隨即離開第1隻對的雄鳥，並和新的雄鳥重新開始配對，因為雌鳥和一隻不同雄鳥交配的間隔時間很短 (1~10天)，雌鳥生殖道中前一隻雄鳥的精子可能還存活著 (Birkhead 1998)。斑尾林鴿 (Ring doves *Streptopelia risoria*) 的精子可以在雌鳥的生殖道內存活4~5天 (Zenone *et al.* 1979)。Oring *et al.* (1992) 報導一妻多夫的斑點磯鶯 (Spotted sandpiper *Actitis macularia*) 較早配對的雄鳥，透過儲存在雌鳥體內的精子，使之後配對的雄鳥戴綠帽。一妻多夫的紅領瓣足鶯 (Red phalarope *Phalaropus fulicarius*) 較晚築巢的雄鳥有更高的機會戴綠帽，因為前一隻配對雄鳥的精子仍存活在雌鳥的生殖道中 (Dale *et al.* 1999)。Valle (1994) 提出若雌鳥在生殖季中連續和不同的雄鳥交配，則因儲存在生殖道中的精子所造成的配偶外受精 (extra pair fertilizations) 事件會成為經常發生的現象。因此，在雉尾水雉，配對順位較後的雄鳥，面臨因先前雄鳥殘存在雌鳥體內的精子而導致戴綠帽的危險是很高的，所以雌鳥產下的前幾顆卵很可能是由前一隻配對雄鳥的精子所受精。銅翅水雉雌鳥會同時和領域中所有雄鳥進行交配，所以雄鳥間的精子競爭非常激烈 (Butchart 1999)。針對肉垂水雉的

基因指紋分析 (genetic fingerprinting analyses) 研究指出，一妻一夫配對的個體並未發現配偶外受精的情形，但在一妻多夫的配對中，雄鳥戴綠帽的危機大幅增加，有41%的巢中有配偶外受精產下的卵，17%的雛鳥不是照顧窩雛的雄鳥所親生 (Emlen *et al.* 1998)。顯然地，對水雉雄鳥而言，戴綠帽是一筆巨大的繁殖損失。

鳥類可以透過許多方法確認子代的父性，監視配偶以及頻繁的交配是雄鳥在產卵前以及產卵期間用來確保子代父性最常使用的策略 (Smith *et al.* 1996a, Lifjeld *et al.* 1998, Whittingham and Dunn 1998, Butchart 1999, Benson 2002)。雞冠水雉 (Comb-crested jacanas) 雄鳥和配對雌鳥寸步不離，所以戴綠帽的機率常低，只有2.8%的雛鳥屬於配偶外受精 (Haig *et al.* 2003)。甚至有些鳥類發展出獨特的配對行為，逼迫雌鳥將前一隻交配雄鳥的精子排出體外 (Davies 1983, Leonard 2001)。

在產卵結束之後，雄鳥難以確認窩卵的父性歸屬，只有少數幾個種類，當雄鳥懷疑子代的父性時，會有破壞卵或殺害雛鳥的行為。藍腳鰐鳥 (Blue-footed boobies *Sula nebouxii*) 雄鳥在卵的父性有疑慮時，會將卵推出巢外 (Osorio-Beristain and Drummond 2001)。歐洲椋鳥 (European starlings *Sturnus vulgaris*) 雄鳥在配偶替換之後，會將雌鳥新產下的第1顆卵或整窩卵破壞，以確保子代的父性 (Pinxten *et al.* 1991, Smith *et al.* 1996b)。當卵的父性有疑慮時，銅翅水雉雄鳥會將自己的窩卵全數破壞 (Butchart 1999)。我認為雉尾水雉也是使用相同的策略來確保卵的父性。

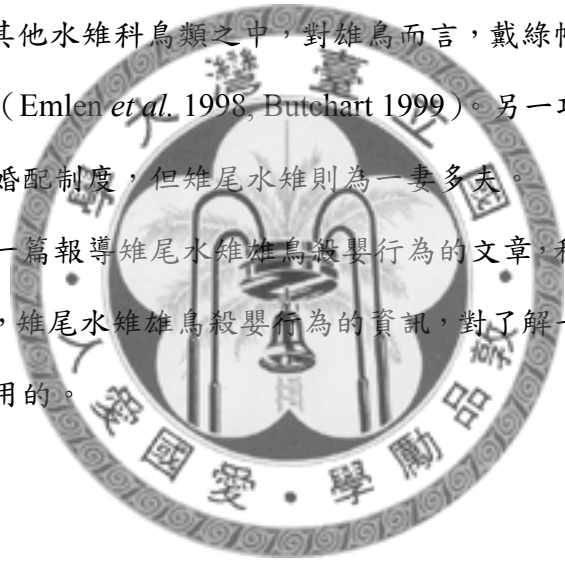
歐洲椋鳥雄鳥在配偶替換之後將父性有疑慮的卵破壞，和雉尾水雉的情形不一樣，在雉尾水雉，雄鳥在配對關係仍然很穩固的產卵期間破壞卵，婚姻關係不會因殺嬰行為而受到影響，而且殺嬰行為並非因配偶替換所引起。

雉尾水雉和銅翅水雉的殺嬰行為最大的不同之處在於銅翅水雉在對卵的父性僅有一點懷疑時就將整窩卵全數破壞，然後和元配雌鳥或新的配偶重新產下新的一窩卵 (Butchart 1999)；然而，雉尾水雉僅破壞巢中的第1顆或

前幾顆卵，而配對雌鳥會持續產下補充卵（replacement eggs）直到完成這一巢的生殖週期（通常為4顆卵）。

Osorio-Beristain and Drummond（2001）在產卵前將藍腳鰹鳥雄鳥從築巢領域中移走一段時間後再放回巢區和雌鳥繼續進行生殖，發現有43%的實驗組雄鳥會將巢中第1顆產下的卵推出巢外，但對照組則完全未發現這種現象。他們認為雄鳥利用這種破壞卵的行為，減少付出在戴綠帽機率高的卵上的親代投資，同樣地，雉尾水雉雄鳥在懷疑第1顆卵的父性之下也有這種棄卵行為。然而，藍腳鰹鳥配偶外交配的次數在實驗組和對照組間並無顯著差異（Osorio-Beristain and Drummond 2001），而雉尾水雉配偶外交配的資料相當缺乏，但在其他水雉科鳥類之中，對雄鳥而言，戴綠帽在繁殖上來說是一項重大的損失（Emlen *et al.* 1998, Butchart 1999）。另一項差異是，藍腳鰹鳥為一夫一妻的婚配制度，但雉尾水雉則為一妻多夫。

本文是第一篇報導雉尾水雉雄鳥殺嬰行為的文章，和其他已被露的鳥類殺嬰行為不同，雉尾水雉雄鳥殺嬰行為的資訊，對了解一妻多夫婚配制度的演化是極為有用的。



## 參考文獻

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and System* 5:325-383.
- Avile's, J. M. 2004. Egg rejection by Iberian Azure-winged Magpies *Cyanopica cyanus* in the absence of brood parasitism. *Journal of Avian Biology* 35:295-200.
- Benson, D. P. 2002. Low extra-pair paternity in White-tailed Ptarmigan. *Condor* 104:192-197.
- Birkhead, T. R. 1998. Sperm competition in birds. *Reviews of Reproduction* 3:123-129.
- Brown, K. M. 2000. Adoption and infanticide: an evolutionary arms race between disadvantaged offspring and foster parents. *Animal Behaviour* 60:F17-F20.
- Butchart, S. H. M. 1999. Sexual conflicts and copulation patterns in polyandrous Bronze-winged Jacana (*Metopidius indicus*). *Behaviour* 136:443-468.
- Butchart, S. H. M., N. Seddon, and J. M. M. Ekstrom. 1999. Yelling for sex: harem males compete for female access in Bronze-winged Jacanas. *Animal Behaviour* 57:637-646.
- Chardine, J. W., and R. D. Morros. 1983. Herring Gull males eat their own eggs. *Wilson Bulletin* 95:477-478.
- Chen, T.-C., Y.-S. Lin, and T.-S. Ding. 2008. Time budget of polyandrous Pheasant-Tailed Jacana (*Hydrophasianus chirurgus*) during breeding Season in Taiwan. *Taiwania* 53:107-115.
- Claude, J., B. Isles, and P. J. . 1986. House Wren nest-destroying behavior. *Condor* 88:190-193.

- Crook, J. R., and W. M. Shields. 1985. Sexually selected infanticide by adult male Barn Swallows. *Animal Behaviour* 33:754-761.
- Dale, J., R. Montgomerie, D. Michaud, and P. Boag. 1999. Frequency and timing of extrapair fertilization in polyandrous red phalarope. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:50-56.
- Davies, N. B. 1983. Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in Dunnocks. *Nature* 302:334-336.
- Dickeman, M. 1975. Demographic consequences of infanticide in man. *Annual Review of Ecology and System* 6:107-137.
- Emlen, S. T., N. J. Demong, and D. J. Emlen. 1989. Experimental induction of infanticide in female Wattled Jacanas. *the auk* 106:1-7.
- Emlen, S. T., and P. H. Wrege. 2004. Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in Wattled Jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in Panama. *the Auk* 121:391-403.
- Emlen, S. T., P. H. Wrege, and M. S. Webster. 1998. Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex-rolereversed Wattled Jacana, *Jacana jacana*. *Proceedings of the Royal Society B* 265:2359-2364.
- Freed, L. A. 1987. Prospective infanticide and protection of genetic paternity in tropical House Wrens. *The American Naturalist* 130:948-954.
- Garvin, J. C., S. J. Reynolds, and S. J. Schoech. 2002. Conspecific egg predation by Florida Scrub-Jays. *Wilson Bulletin* 114:136-139.
- Gilbert, W. M., P. M. Nolan, A. M. Stoehr, and G. E. Hill. 2005. Filial cannibalism at a House Finch nest. *Wilson Bulletin* 117:413-415.
- Goldstein, H., D. Eisikovitz, and Y.-T. Yoram. 1986. Infanticide in the Palestine Sunbird. *Condor* 88:528-529.
- Haig, S. M., T. R. Mace, and T. D. Mullins. 2003. Parentage and relatedness in



- polyandrous Combrested Jacanas using ISSRs. *Journal of Heredity* 94:302-309.
- Hansson, B., S. Bensch, and D. Hasselquist. 1997. Infanticide in Great Reed Warblers: secondary females destroy eggs of primary females. *Animal Behaviour* 54:297-304.
- Hotta, M. 1994. Infanticide in Little Swifts taking over costly nests. *Animal Behaviour* 47:491-493.
- Hrdy, S. B. 1979. Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology* 1:13-40.
- Kermott, L. H., L. S. Johnson, and H. Brinton. 1990. Brood adoption and apparent infanticide in a north-temperate House Wren population. *Wilson Bulletin* 102:333-336.
- Koenig, W. D. 1990. Opportunity of parentage and nest destruction in polygynandrous Acorn Woodpeckers, *Melanerpes formicivorus*. *Behavioral Ecology* 1:55-61.
- Leonard, J. L. 2001. Cloacal inspection or pecking in Allen's Hummingbird. *West Birds* 32:91-92.
- Lifjeld, J. T., T. Slagsvold, and H. Ellegren. 1998. Experimentally reduced paternity affects paternal effort and reproductive success in Pied Flycatchers. *Animal Behaviour* 55:319-329.
- Loftin, R. W., and D. Roberson. 1983. Infanticide by a Purple Martin. *Wilson Bulletin* 95:146-148.
- Lombardo, M. P., H. W. Power, P. C. Stouffer, L. C. Romagnano, and A. S. Hoffenberg. 1989. Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*

24:217-223.

Macedo, R. H. F., and C. A. Bianchi. 1997. When birds go bad: circumstantial evidence for infanticide in the communal South American Guira Cuckoo.

*Ethology, Ecology and Evolution* 9:45-54.

Macedo, R. H. F., and C. Melo. 1999. Confirmation of infanticide in the communally breeding Guira Cuckoo. *the Auk* 116:847-851.

Mallory, F. F., and R. J. Brooks. 1978. Infanticide and other reproductive strategies in the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*. *Nature* 273:144-146.

Moksnes, A., and P.-A. Elvertø. 2006. Host responses against natural and experimental conspecific brood parasitism in the Starling *Sturnus vulgaris*. *Ornis Fennica* 83:139-144.

Møller, A. P. 2004. Rapid temporal change in frequency of infanticide in a passerine bird associated with change in population density and body condition. *Behavioral Ecology* 15:462-468.

Oring, L. W., R. C. Fleischer, J. M. Reed, and K. E. Marsden. 1992. Cuckoldry through stored sperm in the sequentially polyandrous spotted sandpiper. *Nature* 359:631-633.

Osorio-Beristain, M., and H. Drummond. 2001. Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioral Ecology* 12:16-21.

Palomino, J. J., M. Martí'n-Vivaldi, M. Soler, and J. J. Soler. 1998. Females are responsible for ejection of cuckoo eggs in the Rufous Bush Robin. *Animal Behaviour* 56:131-136.

Parkes, M. L. 2005. Inter-nest infanticide in Ardeids. *Waterbirds* 28:256-257.

Peer, B. D., and S. G. Sealy. 2003. Conspecific brood parasitism and egg rejection in Great-tailed Grackles. *Journal of Avian Biology* 31:271-277.

- Pierotti, R. 1991. Infanticide versus adoption: an intergenerational conflict. *The American Naturalist* 138:1140-1158.
- Pinxten, R., M. Eens, and R. F. Verheyen. 1991. Response of male starlings to experimental intraspecific brood parasitism. *Animal Behaviour* 42:1028-1030.
- Quinn, J. S., L. A. Whittingham, and R. D. Morris. 1994. Infanticide in skimmers and terns: side effects of territorial attacks or inter-generational conflict? *Animal Behaviour* 47:363-367.
- Ramos, J. A. 2003. Intraspecific aggression by Roseate Tern adults on chicks in a tropical colony. *Waterbirds* 26:160-165.
- Robertson, R. J., and B. J. Stutchbury. 1988. Experimental evidence for sexually selected infanticide in Tree Swallows. *Animal Behaviour* 36:749-753.
- Romagnano, L., M. P. Lombardo, P. C. Stouffer, and H. W. Power. 1986. Suspected infanticide in the Starling. *Condor* 88:530-531.
- Sherman, P. T. 2003. Intergroup infanticide in cooperatively polyandrous White-winged Trumpeters (*Psophia leucoptera*). *Wilson Bulletin* 115:339-342.
- Shimada, T., K. Kuwabara, S. Yamakoshi, and T. Shichi. 2002. A case of infanticide in the Spotbilled Duck in circumstances of high breeding density. *Journal of Ethology* 20:87-88.
- Smith, H. G., L. Wennerberg, and T. v. Schantz. 1996a. Sperm competition in the European Starling (*Sturnus vulgaris*): an experimental study of mate switching. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 263:797-901.
- Smith, H. G., L. Wennerberg, and T. v. Schantz. 1996b. Adoption or infanticide: options of replacement males in the European Starling. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38:191-197.
- Stephens, M. L. 1982. Mate takeover and possible infanticide by a female

- Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *Animal Behaviour* 30:1253-1254.
- Stouffer, P. C., E. D. Kennedy, and H. W. Power. 1987. Recognition and removal of intraspecific parasite eggs by Starlings. *Animal Behaviour* 35:1583-1584.
- Taylor, S. S., M. L. Leonard, and D. J. Boness. 2001. Aggressive nest intrusions by male Humboldt Penguins. *Condor* 103:162-165.
- Thong-aree, S., O. Khobkhet, V. Lauhachinda, and S. Pong-umpai. 1995. Breeding biology of Pheasant-tailed Jacana *Hydrophasianus chirurgus* in central Thailand. *Natural History Bulletin of the SIAM Society* 43:289-302.
- Valle, C. A. 1994. Parental role-reversed polyandry and paternity. *the Auk* 111:476-478.
- Veiga, J. P. 1990. Infanticide by male and female House Sparrows. *Animal Behaviour* 39:496-502.
- Whittingham, L. A., and P. O. Dunn. 1998. Male parental effort and paternity in a variable mating system. *Animal Behaviour* 55:629-640.
- Zenone, P. G., M. E. Sims, and C. J. Erickson. 1979. Male Ring Dove behavior and the defense of genetic paternity. *The American Naturalist* 114:615-626.
- Zielin'ski, P. 2002. Brood reduction and parental infanticide: are the White Stork *Ciconia ciconia* and the Black Stork *C. nigra* exceptional? *Acta Ornithologica* 37:113-119.

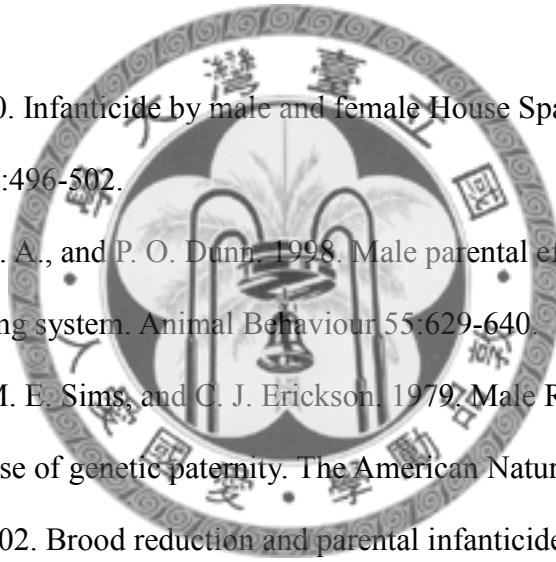


表1、研究觀察的各巢特徵一覽表

產卵順序	巢編號				
	6A1	6B1	6B2	6A2	6C1
產卵前期 (天)	2	6	3	5	3
產卵期 (天)	4	6	5	5	5
交配次數	4	17	7	9	8
二次生殖週期之間隔 (天)	1	10	0	3	-
二巢卵之產卵間隔時間 (天)	7	13	5	6	-
每巢雌鳥產卵數	4	6	5	5	5
每巢雄鳥棄卵數	0	2	1	1	1
每巢殘存卵數	4	4	4	4	4
每巢孵化雛鳥數	0	0	3	2	4
每巢存活雛鳥數	0	0	3	2	3
每巢卵孵化率 (%)	0	0	75	50	100
每巢雛鳥存活率(%)	0	0	100	100	75

產卵前期：配對後至雌鳥產第1顆卵前的天數

產卵期：雌鳥產完1窩卵所耗費的天數

交配次數：雌、雄鳥在產卵前期以及產卵期間交配的次數

二次生殖週期之間隔：雌鳥產完一窩卵到與下一隻雄鳥開始配對之間的天數

二巢卵之產卵間隔時間：雌鳥產完一窩卵到產出下一巢第1顆卵之間的天數

## 總結—保育策略建議

台灣的雉尾水雉目前較穩定且數量較多的族群僅分佈於台南縣境內，然而其主要的繁殖棲地多半為人工栽植的菱角田，僅有極為少數的巢位於自然生長之大萍或水甕菜浮覆的水域，且繁殖地分散於縣內各鄉鎮菱角種植區。而台灣加入 WTO 之後，近年來受東南亞及中國進口菱角影響，市面上菱角價格大幅滑落，導致農村種植菱角的意願下滑，加上目前從事菱角栽植的多半為老年人口，因此一旦菱角農業式微之後，台灣的雉尾水雉族群將面臨缺乏繁殖棲地的窘境，為提供未來雉尾水雉保育工作可參考之資訊，本論文最後將依據相關生殖生物學及行為研究的結果，提出幾點建議。

一、從繁殖巢位空間分佈上來看，台南縣境內雉尾水雉的繁殖地集中在少數幾個固定的區域內，2004~2006 年間繁殖巢數最多的地區為菁埔、南、葫蘆埤、鹽水、火燒埕等地，一但這幾處的菱角種植因故停止或栽種面積大幅減少，對雉尾水雉的繁殖及族群存續將產生重大的衝擊，研究結果亦顯示 2004~2006 年間，總巢數及卵數的變動曲線和菱角田面積的增減有類似的走勢，所以未來在保育工作上應該將重點放在這幾處主要繁殖地上，運用各種獎勵措施，例如保證價格收購菱角或雉尾水雉繁殖補助等方式，鼓勵農民繼續栽植菱角，以確保雉尾水雉有足夠之繁殖棲地。若將來農民均無意從事菱角農業，在政府財政許可之情形下，或可考慮將土地予以徵收，設立雉尾水雉復育區，委託民間保育團體經營管理，並鼓勵企業認養，營造適宜的棲地。

二、根據 2004~2007 年發現的巢加以分析，發現影響台灣雉尾水雉繁殖最主要的環境因素為降雨量，其中生殖季開始的時間與主要繁殖棲地菱角田的栽植時間息息相關，而菱角的種植和水源是否充足有關，若降雨充足，則嘉南大圳較早開始供給灌溉用水，農人在一期稻作收成後隨即開始栽種菱角，反之則必須等待一段時日後，水源充裕時才開始栽植，雉尾水雉必須等待菱角成長至足以支撐巢卵的重量時，才可開始築巢產卵，因此生殖開始的時間受到該年度 4~6 月的降雨量影響而有年度間的變異。因此要提升雉尾水雉的繁殖巢數，可以協調水利單位在水量充裕的狀況下，於一期稻作收成後盡早開始供水，以利菱角栽植時間提早，可使雉尾水雉的生殖季節提早將近

一個月，如此有利於增加多次生殖的機會，提高年度繁殖率。此外根據窩卵數和產卵日期的分析發現，較早繁殖的巢，窩卵數較多，且受干擾程度較低，對增加整體繁殖產量有利。

三、台灣雉尾水雉的年平均卵孵化率為  $51.7 \pm 6.8\%$ ，比其他水雉科鳥類的孵化率高出許多，主要原因除了菱角田是一種植被單一化的棲地類型，此種棲地中掠食者的種類及數量較少之外，政府單位在台南地區推動的獎勵措施在提升孵化率方面亦扮演很重要的角色，過去數年的獎勵辦法為若農人耕作的菱角田中有雉尾水雉築巢繁殖，一但成功孵化出雛鳥，即可依據孵化隻數領取 4000~10000 元不等之獎勵金(依年度而有不同的獎助金額)，所以農人在採摘菱角時均會刻意避開巢位，甚至在菱田邊驅趕野狗，以避免干擾雉尾水雉的繁殖，因此對提升雉尾水雉的孵化率有重大的正面影響。此種獎勵辦法，所需花費金額不高，又可增加保育對象的孵化率及繁殖成功率，更可實施機會教育，提升農人及一般民眾之保育觀念，可謂一石多鳥且投資報酬率甚高的一種保育行動手段，建議未來在進行雉尾水雉的保育工作時，可以持續施行此獎勵辦法，為一事半功倍的有效保育辦法。

四、2004~2005 年之年度存活率為 26.9%，2005~2006 年之年度存活率為 60.5%，二個年度間的差異甚大，目前因缺乏全面性的繫放套環資料，難以釐清確實之年度存活率，亦難以探討影響年度存活率變異的因素，但在研究進行期間，2003 年 1 月曾在剛插秧的積水稻田中發現 1 隻雉尾水雉屍體，呈現僵直狀態，而水雉復育區工作人員亦告知冬季曾在秧田中發現數隻雉尾水雉屍體，推測為農藥中毒而亡，但並未進行檢驗確認，因此究竟有多少個體因此死亡，對整體族群量的變化有多大影響仍需進一步研究，但因為雉尾水雉在冬季會群聚度冬，度冬棲地食物不足時會移動到鄰近秧苗田中覓食，因此在進行保育工作時，必須加強宣導，勸導農人不要使用禁用之強效農藥，以免造成雉尾水雉中毒身亡。

五、颱風是影響雉尾水雉繁殖成功率的重要氣候因子，從影響繁殖成功率的環境因子分析結果中看出繁殖成功率和與巢最近的河流直線距離有顯著的正相關，因為颱風帶來的大量降雨，常使得距離河流較近的菱角田潰堤或溢出，孵育中的卵及尚未有飛行能力的幼雛會隨著洪水而流失，導至繁殖失敗率大幅增加。要減輕氣候因素造成的窩卵或雛鳥損失，可以協調水利單

位在颱風季節開始前加強疏通河川、溝渠，減少因豪雨產生的洪水溢流，亦可適度補助位於河道邊的菱角田加強堤岸修整，避免因洪水沖刷而潰堤，如此或可減少因颱風造成的繁殖損失。

六、影響繁殖成功率的其他環境因子，如巢位與最近道路的直線距離，雖未達顯著水準，但可看出存在正相關的關聯性，可能因部分繁殖巢區雖位於道路邊，但菱角田與道路之間有綠籬阻隔，對繁殖的干擾程度降低，使得統計上未達顯著水準，因此未來在進行保育工作時，可以針對位處道路邊的菱角田，加強栽植具有隔離效果的植被，形成保護綠帶，可以減少人為活動對雉尾水雉繁殖的干擾程度，提升繁殖成功率。

七、研究進行期間發現雉尾水雉雄鳥有棄卵的殺嬰行為，是台灣的雉尾水雉第一篇相關行為的報導，雖然雌鳥在卵遭雄鳥丟棄後均會產下補充卵，使得窩卵數維持 4 顆，但此種行為仍會造成雌鳥產卵能量無意義的消耗，減少有效的孵化卵數，整體而言，對雉尾水雉的繁殖有負面的影響。觀察到殺嬰行為的繁殖巢區面積將近 1 公頃，有 3 隻雄鳥和 1 隻雌鳥在此繁殖，殺嬰行為均發生在雌鳥第二巢以後配對產下的窩卵，和雄鳥的確認父性機制有關。雉尾水雉繁殖期活動領域面積平均為  $2353.9 \pm 945.5$  平方公尺，領域大小與其繁殖菱角田的面積成正相關，也就是菱角田面積會影響在其中進行生殖的雉尾水雉雄鳥之繁殖領域，Butchard (2000) 研究銅翅水雉的配偶群大小，發現會因繁殖棲地的可獲性而改變，因此菱角田的面積會影響雉尾水雉繁殖領域的大小和一妻多夫的程度，一妻多夫程度嚴重的情形下，雄鳥表現出殺嬰行為的機率是否會增加，有待更進一步的研究，但在未來規畫復育區或保護區時，應該考慮棲地面積的大小及作適當的切割分隔，以減少因殺嬰行為所造成的繁殖能量耗損，並能提供足夠的面積供雄鳥建立繁殖領域之用。

八、從雉尾水雉繁殖期的行為活動時間分配研究結果可知，雌鳥在產完卵後必須持續覓食，以累積足夠的能量進行二度或更多次的配對產卵，因此在規劃保護區或復育工作時，必須考量保留適當區域作為雌鳥覓食之用，並計畫性種植合適之植物，以吸引雉尾水雉繁殖期間主要取食的水棲昆蟲聚集，提供足夠的食物資源供雌鳥利用，累積足夠的產卵所需能量，才可拉高繁殖巢數，增加整體產卵量。

九、雉尾水雉雄鳥的日活動週期資料顯示，雄鳥在繁殖前期生殖行為高  
~ X ~



峰出現在上午 8~10 時以及下午 16~18 時，主要原因為上午時段是雌鳥產卵時間，雄鳥會有較多的伴隨求偶行為，下午時段則為求偶、交配的時間，雄鳥此時段會有密集的求偶展示行為。到了繁殖後期，雄鳥的生殖行為高峰出現在 10~14 時之間，原因在於此時段陽光熾烈，為避免高溫及強烈紫外線對卵造成傷害，雄鳥會頻繁的回巢遮蔭，表現出密集的孵卵行為。根據此活動週期，日後在規畫觀賞雉尾水雉的相關生態旅遊行程時，依照不同的生殖階段，必須盡量避開雄鳥的求偶及孵卵高峰期，避免因觀賞活動干擾，打斷雉尾水雉正常的行為模式，造成配對失敗或卵的孵化失敗，導致雉尾水雉繁殖率下降的不良影響。

十、雉尾水雉曾廣泛分布於台灣各地，因棲地受經濟及農業轉型而消失或遭受工程破壞，導至目前僅局部普遍地分布於台南縣境內。但近年來各地開始營造人工濕地或進行天然濕地復育，在高雄舊鐵橋濕地以及台北關渡自然公園的菱角池中均已有雉尾水雉繁殖的記錄，因此，只要在各地營造符合雉尾水雉生存繁殖所需的浮葉性水生植物濕地，形成跳島式的濕地系統，將目前已有雉尾水雉繁殖的地區加以串連，雉尾水雉應有機會由台南縣境內擴散至各地適宜的棲地中，如此不但可以增加整體族群數量，亦可在各地形成衛星族群，將單一小族群所可能面臨的遺傳及族群存續危機減低，有利於雉尾水雉在台灣永續生存。

## 附錄 2005 年雉尾水雉繫放資料

繫放日期 地點	鋁環 編號	色環組合				性別	成熟度	體重 (g)	體長 (mm) (含尾羽)	嘴喙長 (mm)	翼長 (mm)	尾羽長 (mm)	跗蹠長 (mm)
		左 脛	左 跗蹠	右 脛	右 跗蹠								
4/19 瓦礫村	F084 51	紅 紅			鋁	♂	成	108.6	310.0	25.5	232.0	111.4	40.4
4/19 瓦礫村	F084 52	紅 黃			鋁	♂	亞成	101.2	237.0	25.0	235.0	0	42.2
4/19 南廊	F084 53	黃 紅			鋁	♂	成	135.4	315.0	26.6	255.0	130.0	45.7
4/19 南廊	F084 54	黃 黃			鋁	♂	成	148.2	349.0	26.7	258.0	164.0	42.2
4/20 南廊	F084 55	紅			鋁	♂	成	144.2	408.0	26.2	247.0	201.0	46.0
5/11 菁埔	F084 56	黃			鋁	♂	成	139.4	370.8	25.2	255.0	188	45.2
5/11 菁埔	F084 57	黃 黑			鋁	♂	成	137.5	398.0	25.0	268.0	179	40.1
5/11 菁埔	F084 58	紅 黑			鋁	♀	成	193.8	387.0	27.5	274.0	188.0	48.6
5/17 葫蘆埤	F084 59	黑 紅			鋁	♂	成	169.8	412.0	27.8	275.0	217.0	42.4
5/18 葫蘆埤	F084 60	黑 黃			鋁	♂	亞成	130.8	332.0	27.8	249.0	138.0	46.1
11/7 鹽水	F084 61	鋁 藍		紅		?	亞成	115.6	214.0	23.6	222.0	91.0	42.4
11/8 洲子	F084 62	黃		鋁 藍		?	亞成	173.8	233.0	27.2	270.0	97.0	47.3
11/8 洲子	F084 63	鋁 藍		白		?	亞成	134.8	210.0	25.2	233.0	83.0	40.6
11/8 洲子	F084 64	鋁 藍		藍		?	亞成	184.0	239.0	26.9	270.0	100.0	48.4
11/15 鹽水	F084 65	鋁 藍		紅 黃		?	亞成	140.6	220.0	28.5	255.0	89.0	39.1

繫放日期 地點	鋁環 編號	色環組合				性別	成熟度	體重 (g)	體長 (mm) (含尾羽)	嘴喙長 (mm)	翼長 (mm)	尾羽長 (mm)	跗蹠長 (mm)
		左脛	左跗蹠	右脛	右跗蹠								
11/15 鹽水	F084 66	鋁 藍		紅 白		?	亞 成	116.4	211.0	26.43	239.0	90	41.2
11/26 鹽水	F084 67	鋁 藍		紅 藍		♀	成	218.2	248.0	29.5	280.0	149.0	41.4
11/27 鹽水	F084 68	鋁 藍		黃 紅		?	亞 成	190.2	244.0	29.7	280.0	105.0	45.2
12/13 菁埔	F084 69	鋁 藍		黃 白		♀	成	196.6	226.0	28.5	294.0	117.0	47.8
12/13 菁埔	F084 70	鋁 藍		黃 藍		?	亞 成	130.6	205.0	24.7	245.0	100.0	40.0

