

台灣中部黑枕藍鶺鴒之鳥巢掠食風險與巢位特徵

Nest-Site Characters Related to Predation Risk for the Black-Naped Monarch (*Hypothymis azurea*) in West-Central Taiwan

· 林瑞興^{1,*} 陳華香² 陳東瑤²

Ruey-Shing Lin^{1,*}, Hua-Hsiang Chen² and Tung-Yao Chen²

¹ 行政院農業委員會特有生物研究保育中心 南投縣集集鎮民生東路1號

² 靜宜大學生態學系 台中縣沙鹿鎮中棲路200號

¹ Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

² Department of Ecology, Providence University, Taichung, Taiwan

* 通訊作者: rslin@tesri.gov.tw

* Corresponding author: rslin@tesri.gov.tw

摘要

鳥巢天敵是威脅鳥類能否繁殖成功的重要因素之一。本研究我們假設鳥巢覆蓋度、巢樹大小、鳥巢可接近性、巢枝支撐度、巢樹類型、水源及人類活動頻度會影響黑枕藍鶺鴒(*Hypothymis azurea*)的鳥巢天敵掠食風險。2007-2008年繁殖季，我們於台灣中部雲林縣東側以竹林及次生闊葉林為優勢植被的丘陵地，尋找黑枕藍鶺鴒鳥巢，隨後監測發現之鳥巢以追蹤各巢最終繁殖命運。繁殖成功(以有1隻或以上幼鳥成功離巢定義之， $n = 22$)及被天敵掠食鳥巢($n = 27$)間的特徵差異以邏輯迴歸分析檢測。以訊息理論研究法(AICc)進行模式比較的結果顯示巢可接近性及巢樹大小，分別由巢距冠層邊緣最近距離及巢樹高代表，最為研究資料所支持(累積 $wi = 0.785$)。另由Odd ratios來看，巢距冠層邊緣距離每增加1m，繁殖成功率上升約87%，而巢樹高度每增加1m，則提升約18%。研究結果顯示黑枕藍鶺鴒透過將巢築在不容易接近及(或)搜索的位置來降低天敵掠食的風險。



Abstract

Nest predation is one of the most severe threats to the breeding success of passerine birds. We examined nest-site characters (variables), such as nest covers, nest inaccessibility, nest supported plants (species, sizes and stem strength), and distances to water sources and human activities, for the black-naped monarch (*Hypothymis azurea*) in a hill area covered predominantly with cultivated bamboos and secondary broad-leaf trees in the west-central Taiwan. We tracked nesting success, quantified their outcomes, and determined the causes of the nesting failures for two breeding seasons in 2007-2008. We compared nest-site variables between succeed nests (fledged at least one offspring, $n = 22$) and depredated nests ($n = 27$) with binary logistic regression. The results of model comparisons with Akaike's information criterion (AICc) showed that nest inaccessibility and plant sizes expressed, respectively, as distances of the nests from foliage edges and plant heights were found to be the most important variables determining the nesting success (accumulated $\omega_i = 0.785$). Based on the odds ratios, an increase in 1m each of the distance and the height increased the breeding success of 87% and 18%, respectively. Apparently, the black-naped monarch makes nests at inaccessible sites to avoid predation.

關鍵詞：黑枕藍鶺、繁殖成功率、巢位特徵、鳥巢天敵、台灣

Key words: *Hypothymis azurea*, nesting success, nest-site characters, nest predators, Taiwan

收件日期：98年6月16日

接受日期：98年8月13日

Received: June 16, 2009

Accepted: August 13, 2009

緒言

鳥類族群的存續與繁殖成功率的高低息息相關(Newton 1998)，而在眾多影響繁殖成功率的因子中，巢中鳥蛋及幼雛遭天敵捕食，已知是影響燕雀目鳥類能否繁殖成功的主要原因之一(Ricklefs 1969; Martin and Roper 1988)。此外，食物資源的豐富度及可利用性、適合巢位的有無及人為干擾的嚴重性，也都會直接、間接地影響鳥類的繁殖成功(Soulé *et al.* 1988; Robbins *et al.* 1989; Canterbury and Blockstein

1997; Sasvári and Hegyi 1998)。因此，鳥類爲了提高自身的繁殖成功率，會傾向選擇於食物資源豐富、人為干擾不多、支撐穩固、同時天敵又不易發現或接近的地點來築巢。

植物結構的複雜度，特別是緊鄰巢旁的植物覆蓋度經常被認爲與鳥巢天敵的捕食率有關，如巢隱蔽度假說(nest-concealment hypothesis)即預測鳥巢旁的植物覆蓋愈密愈可以藉由阻礙天敵的視覺、嗅覺或聽覺等感官能力，來降低鳥巢被發現的機會(Martin 1993)。而另一個類似的假說，潛在巢位數假說(potential-prey-site



hypothesis)則預期築巢於一潛在巢位數量較多的環境，天敵需搜尋較多地點，因而鳥巢被找到的機率較低(Bowman and Harris 1980; Martin 1993)。而對在樹冠築巢的燕雀目鳥種而言，大樹應可提供較多的潛在巢位。此外，巢位的隱蔽程度也與巢上方覆蓋度有直接關係(Eggers *et al.* 2006)，而主幹的胸高直徑影響樹的覆蓋度，通常胸高直徑愈大的樹，其樹愈高、樹冠層的覆蓋度愈大，相對的隱蔽度也比較高，可提供鳥巢較好的隱蔽效果(Alonso *et al.* 1991)。

除了是否容易被發現外，鳥巢是否易於接近，亦可以是影響天敵掠食機率的重要因素。如對蛇類及哺乳類天敵而言，巢距地面或主幹較遠，以及巢樹主幹很直或分枝較多都可能增加天敵上爬或接近巢的難度(Thibault *et al.* 2002; 陳等 2005)；但對來自空中的天敵而言，遠離樹冠邊緣的比較不容易被發現及接近(Alonso *et al.* 1991)。故若地面掠食者是鳥巢主要威脅時，親鳥常會把巢築在遠離地面及距離主幹較遠處(Alonso *et al.* 1991; Thorstrom and Quixchán 2000; Kershner *et al.* 2001)；而考量到空中掠食者的掠食時，則遠離樹冠層邊緣是可行的策略(Alonso *et al.* 1991)。支撐鳥巢的微結構，如樹枝大小及強度，除了惡劣天候及支撐重量的考量外，巢枝粗細也會影響哺乳類及爬蟲類掠食者接近巢的機會，如果巢枝的強度無法支撐掠食者體重的話，則掠食者無法有效的搜尋或掠食鳥巢(Hamao 2005)。另外，巢樹種類也可能是鳥類築巢的考量重點之一。某些常被用來築巢的樹種也許具備特殊的形態或構造，而可降低天敵的捕食，但也有很多鳥類對巢樹種類並無特定偏好，其考量的重點為能否提供巢位最佳隱蔽度以避開天敵的樹種或植被(Belles-Isles and Picman 1986; Alonso *et al.* 1991; Ueta 1998; Liebezeit and George 2002)。

鳥巢附近的人類活動頻度，也常是影響天

敵組成或數量的原因。人類活動經常導致森林棲地碎裂化及邊緣環境的增加，此種改變，除了可能影響食物資源的變化外，也常會導致掠食者種類變多或數量增加，進而提高鳥巢的被掠食率(Millers and Knight 1993; Götmark *et al.* 1995; Smith *et al.* 1999; Miller *et al.* 2003; Chace and Walsh 2004; Small 2005)。然而，也有些鳥種因食性、天敵分布、有特殊需求或對破碎化棲地容忍度較高，在開發程度較高或都市化地區，反而因壓力的釋放或新棲地的增加，而成為該類棲地的優勢族群(Andrén 1992; Burger and Gochfeld 1998; Smith *et al.* 1999; Dykstra *et al.* 2000; Piper and Catterall 2004)。此外，也有研究發現巢位附近是否有穩定的水源，也會與植被結構的複雜度和繁殖所需的昆蟲量有關，進而影響繁殖成功率或窩蛋數(Bekoff *et al.* 1987; Atlegrim 1992; Suarez *et al.* 1997; 王等 2006)，但水源是否與天敵活動有關，則較少有研究探討。

黑枕藍鶇(*Hypothymis azurea*)屬於雀形目(Passeriformes)王鶇科(Monarchidae)，廣泛分布於南亞及東南亞，出現於台灣的黑枕藍鶇(*H. a. oberholseri*)屬台灣特有亞種(Coates *et al.* 2006)。黑枕藍鶇為台灣平地至中海拔(<1,600m)普遍的留鳥(翟 1977)，棲地適應亦相當廣泛，只要有面積樹木連續生長之處，都有出現的機會(王等 1991)。其個性機警好動，通常單獨或成對在樹林中層活動，以昆蟲為主食。另其繁殖季在 4-7 月間(李 1986)，喜在樹冠中下層的細小枝椏或藤蔓間築杯形巢(周 1995)。雖然黑枕藍鶇數量普遍分布亦廣，但目前仍無巢位與天敵掠食風險關係的相關探討，本研究即以其為對象並分別檢測鳥巢覆蓋度、巢樹大小、鳥巢可接近性、巢枝支撐度、巢樹類型、水源及人類活動頻度等因子，是否在黑枕藍鶇的巢位棲地特徵與天敵風險關係中獲得支持及其關係為何。



材料與方法

一、研究地點

本研究於雲林縣林內鄉及斗六市東側的丘陵地，即湖本野生動物重要棲息環境的範圍及

其周邊(圖 1)，研究地區海拔高度介於 50-200m 之間，氣候屬於夏季炎熱潮濕、冬季乾涼的亞熱帶氣候型態，5 月至 10 月為濕季，雨量約為 1,800 mm，乾季則從 11 月至翌年 4 月，雨量常少於 300 mm (廖 2001; 陳 2007)。

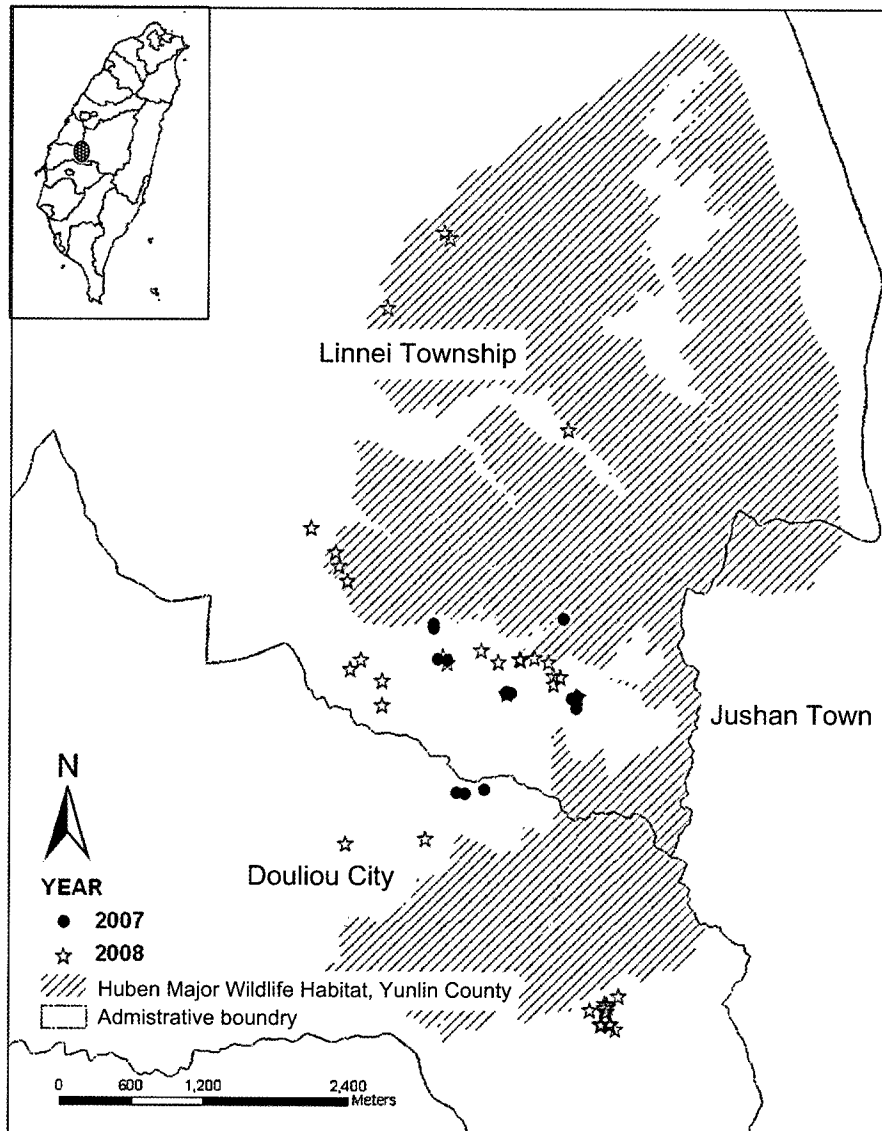
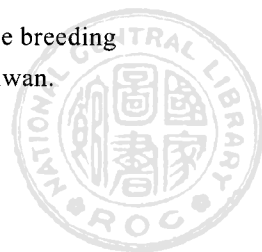


圖 1. 2007-2008 年繁殖季於雲林縣林內鄉及斗六市記錄的黑枕藍鶇(*Hypothymis azurea*)鳥巢的空間分布。

Fig. 1. Spatial distribution of black-naped monarch (*Hypothymis azurea*) nests recorded in the breeding seasons of 2007-2008 in Linnei Township and Douliou City, Yunlin County, west-central Taiwan.



研究地點的環境植被組成以人為種植的麻竹(*Dendrocalamus latiflorus*)、龍眼(*Euphoria longana*)及柳丁(*Citrus sinensis*)等農作物為主。此區為人類活動頻繁的區域，在人為干擾較少的溪谷與集水區上游的優勢樹種有血桐(*Macaranga tanarius*)、山黃麻(*Trema orientalis*)、稜果榕(*Ficus septica*)、水同木(*Ficus fistulosa*)、香楠(*Machilus zuihoensis*)等次生潤葉樹；而藤本植物以風藤(*Piper kadsura*)、糙莖菝葜(*Smilax bracteata*)及柚葉藤(*Pothos chinensis*)為主，林下最常見的小灌木則是構樹(*Broussonetia papyrifera*)及山棕(*Arenga engleri*)；草本則以龍船花(*Clerodendrum kaempferi*)、青葙(*Amaranthus patulus*)、觀音座蓮(*Angiopteris lygodiifolia*)及小毛蕨(*Christella acuminata*)為主。

二、尋巢、探巢及鳥巢命運的判定

於 2007 年及 2008 年的 3-8 月，由 1-2 位調查人員在樣區內沿著村落道路、產業道路、河床、果園、山坡地，藉由觀察及追蹤成鳥任何與繁殖有關的行為，如警戒、求偶、咬巢材及口啣食物等，另亦注意幼鳥索食聲，來搜尋巢位的所在地。找到正在築巢或使用中的鳥巢後，每隔 2-3 日巡巢 1 次，記錄日期、蛋或雛鳥數量、親鳥行為及離巢幼鳥數等繁殖狀況，直到幼鳥成功離巢或繁殖失敗為止。為避免探巢的干擾導致親鳥棄巢或巡巢過程引來天敵(Morton *et al.* 1993)，先在距離鳥巢約 5-10m 處使用望遠鏡觀察，避免直接碰觸鳥巢，若親鳥不在巢，即以探巢器(綁在 6m 伸縮桿上的圓形小鏡片)確認巢內的狀況。每次探巢時間控制在 5-10 min 之間。若巢太高無法以探巢器查看時，即於 5-10m 外持續監看 30 min，如仍不見親鳥回巢，則先行探視其他各巢，最後再返回觀察，若仍不見親鳥回巢，隔日再探巢，連續 3 日。各巢只要有 1 隻雛鳥離巢，即視為繁殖成功。繁殖成功或失敗以最後監測日期及最後一次監測當時巢內外狀況做為判別的依據，

判斷標準如下：當(一)最後一次探巢時至少有 1 隻雛鳥離巢；(二)在巢外看見或聽見雛鳥；(三)最後一次探巢時雛鳥的羽毛發育已接近離巢時的狀態都判定為繁殖成功。而當(一)於繁殖期間鳥巢被扯壞毀損或親鳥不再使用；(二)在可能離巢日之前蛋或雛鳥全部消失；(三)巢內發現碎蛋殼、雛鳥屍體或大量羽毛則判定為繁殖失敗(Manolis *et al.* 2000)。失敗的巢再依據可能造成的原因區分為天敵掠食、氣候與其他等 3 類，區別的標準為：(一)有前述明顯掠食跡象或整窩蛋、雛鳥在可能離巢日之前消失為被天敵掠食；(二)當豪雨、強風或颱風過後鳥巢掉落或在巢中或巢外發現尚未孵化的蛋或雛鳥屍體則視為氣候因素；(三)非以上原因失敗的鳥巢歸類為其他因素。

三、巢位測量

為了避免因距離繁殖結束的時日過久，導致巢位特徵的改變，對幼鳥離巢後或判定繁殖失敗的鳥巢，於各巢結束使用後的 2 週內對下列 11 項棲地因子進行測量，包括：(一)巢樹種類(NST, plant species)，記錄樹種名稱，若非樹木或無法確認種類時，記錄其類型；(二)巢樹高度(NSBSHT, plant height, cm)；(三)巢樹主幹胸高直徑(DBH)，測量巢樹主幹離地 130 cm 處的胸高直徑(cm)；(四)鳥巢上方樹冠層覆蓋度(COVER, canopy cover)，站在鳥巢正下方，以覆蓋度測量儀(densiometer, Lemmon 1957)分別測量鳥巢正上方東、西、南、北四個方位的樹冠層覆蓋度(%)，再取平均值；(五)巢枝直徑(DSPBR, diameter of support branches)，測量支撐鳥巢的枝樑直徑(mm)；(六)與主幹的距離(DSTEM, distance from stem)，即鳥巢至巢樹主幹間的最短水平直線距離(cm)；(七)巢與冠層邊緣的距離(DSEDG, distance of nest from foliage edge)，即鳥巢至上方樹冠層邊緣的最近距離(cm)；(八)巢與地面的距離(NSTHT, nest height)，即鳥巢底部至地面的垂



直距離(cm)；(九)巢與最近水源的距離(DSWAT, distance to nearest water)，即鳥巢所在位置至永久性水源的最近水平距離(m)；(十)巢與最近道路的水平距離(DSROAD, distance to nearest road, m)；以及(十一)巢與最近建築物的水平距離(DSBULD, distance to nearest building, m)。

四、資料分析

本研究利用邏輯迴歸(logistic regression) (Hosmer and Lemeshow 2000)來分析成功繁殖與被天敵掠食的黑枕藍鶺鳥巢在巢位特徵上的差異，並利用訊息理論研究法(information-theoretic approach) (Burnham and Anderson 2002)進行巢位特徵與天敵掠食風險關係的模式比較，以尋找出最爲資料所支持的模式。另由於繁殖資料蒐集自2個年份，且各巢繁殖起始時間(下第1顆蛋的日期)有所不同，故先檢視此2變數對繁殖成功是否有顯著影響。

透過文獻回顧以及研究者對黑枕藍鶺的認識，本研究建立以下7個可能影響鳥巢天敵掠食風險的候選模式，以下爲各模式及其包含的變數：

- (一)鳥巢覆蓋度(nest cover)：鳥巢上方樹冠層覆蓋度(COVER)。
- (二)巢樹大小(plant size)：巢樹高度(NSBSHT)、巢樹主幹胸高直徑(DBH)。
- (三)鳥巢可接近性(nest inaccessibility)：巢與主幹的距離(DSTEM)、巢與冠層邊緣的距離(DSEDG)及鳥巢與地面的垂直距離(NSTHT)。
- (四)巢枝支撐度(support strength)：巢枝直徑(DSPBR)，區分爲主枝(DSPBR1)、分枝(DSPBR2)與平均直徑(DSPBRM)。
- (五)巢樹類型(plant species, NST)：主要檢測樣區最優勢的竹類和其他植物的差別，故巢樹類型區分爲竹類(以麻竹爲主)及非竹類。

(六)水源(water resource)：巢與最近水源的距離(DSWAT)。

(七)人類活動頻度(human activity)：以巢與最近道路的水平距離(DSROAD)及巢與最近建築物的水平距離(DSBULD)爲指標。

由於各模式中的變數可能存在高相關性而致有共線性(multicollinearity)問題，故先以 Pearson's product-moment correlation coefficient 檢測其相關性，若同一模式中的變數相關性過高(如 > 0.6)，則先以單變數邏輯迴歸分析各變數對繁殖成功與否的影響，並僅選擇影響較大者(即 p 值較小者)於模式中。之後，再以 Box-Tidwell Transformation test (Tabachnick and Fidell 2001)檢測各變數是否符合邏輯迴歸之前提，即 logit 值須是線性的。

模式選擇以校正樣本數後的 Akaike's Information Criterion 分數(AICc)、Akaike's Information Criterion分數差值($\Delta AICc$)及 Akaike weights (ω_i) (Burnham and Anderson 2002)爲標準。此方法在進行時，先計算各模式的 AICc 值及各模式與具有最低 AICc 值模式的 AICc 差值($\Delta AICc$)，之後係以 $\Delta AICc \leq 2$ 的模式作爲最被資料所支持的模式(Burnham and Anderson 2002)。此外，以 Akaike weights (ω_i)來評估一特定模式在同樣的資料及一組相互比較的模式中是否爲最佳模式(Burnham and Anderson 2002)。一旦模式被選擇後，再以 Likelihood ratio test 進一步瞭解其對繁殖成功與否的貢獻，以追求模式的最簡約化(parsimony)，而一旦發現有變數得以移出原最佳模式，即再重新計算其 AICc、 $\Delta AICc$ 及 ω_i 等數值，以比較模式選擇間的變化。另以 Hosmer-Lemeshow goodness of fit test 檢測最佳模式的適合度(Hosmer and Lemeshow 2000)；統計值不顯著($p > 0.05$)代表模式可被接受。另計算 Odds ratios 及 95%信賴區間(confidence intervals, CI) (Hosmer and Lemeshow 2000)，以進一步評估各變數的影響。所有統計分析均以 SAS, version



9.0 (SAS Institute Inc. 2002)進行。

結 果

2007年尋獲有使用的黑枕藍鶺巢15個，2008年43個，2年共計58個，其中大埔溪集水區43個、北勢坑溪上游15個(圖1)。2年合計繁殖成功的巢有22個(38%)，繁殖失敗的巢為36個(62%)。繁殖失敗的主因為遭天敵掠食(27個，75%)，天氣因素次之(5個，13.9%)，其他因素則有4個(11.1%)。不同年度及下第1顆蛋的日期對繁殖成功或失敗沒有顯著影響(Logistic regression test; 年度, $df=1, x^2=0.175, p=0.675$; 下蛋日, $df=1, x^2=1.17, p=0.279$)。

各模式經以相關分析、單變數分析及檢測是否符合邏輯回歸分析的前提後，包含的變數的組成如表1。以訊息理論研究法進行模式比較，發現鳥巢可接近性($\Delta AICc=0$)及巢樹大小

模式($\Delta AICc=1.63$)的 $\Delta AICc \leq 2$ ，其累積的 Akaike weights (ω_i)為0.613(表1)。再以 likelihood ratio test 檢測2模式在移除任一變數後，其模式表現是否有顯著改變，發現巢樹大小模式於移除胸高直徑(DBH) (likelihood ratio test; $df=1, x^2=0.29, p=0.592$)及鳥巢可接近性模式於移除巢高(NSTHT) (likelihood ratio test; $df=1, x^2=0.92, p=0.338$)後，對於模式表現並無顯著影響，故再以簡約後的7個模式重新以訊息理論研究法進行模式比較。此時，以巢與冠層邊緣距離(DSEDG)為代表的鳥巢可接近性模式($\Delta AICc=0$)及以巢樹高度(NSBSHT)為代表的巢樹大小模式($\Delta AICc=1.01$)的累積 ω_i 提高為0.785(表2)。以 Hosmer-Lemeshow test 檢測顯示2模式均與資料相符合(鳥巢可接近性模式, $df=6, x^2=2.67, p=0.849$; 巢樹大小模式, $df=7, x^2=4.6738, p=0.7$)。

最終分析結果顯示鳥巢可接近性模式及巢

表1. 以訊息理論研究法(AICc)對黑枕藍鶺(*Hypothymis azurea*)的鳥巢被掠食風險與巢位特徵關係進行模式選擇之結果；表中同時顯示變數數量(K)、AICc值、AICc差值($\Delta AICc$)及 Akaike weights (ω_i)

Table 1. Ranking of models of individual nest-site variables for the nesting successes of the black-naped monarch (*Hypothymis azurea*) based on the smallest AICc value ($\Delta AICc$) (K, number of variables in the models; ω_i , Akaike weight)

Models	Variables ^a	K	AICc	$\Delta AICc$	ω_i
Nest inaccessibility	DSEDG, NSTHT	3	69.670	0	0.425
Plant size	NSBSHT, DBH	3	71.310	1.640	0.187
Support strength	DSPBRM	2	72.621	2.951	0.097
Nest cover	COVER	2	72.706	3.037	0.093
Water resource	DSWAT	2	73.075	3.405	0.078
Plant species	NST ^b	2	73.421	3.751	0.065
Human activity	DSROAD, DSBULD	3	73.798	4.129	0.054

^a Variables abbreviations: plant species (NST), plant height (NSBSHT), diameter at breast height (DBH), canopy cover (COVER), mean diameter of support branches (DSPBRM), distance of nest from foliage edge (DSEDG), nest height (NSTHT), distance to nearest water source (DSWAT), distance to nearest road (DSROAD) or to nearest building (DSBULD).

^b The nesting plant tree species were categorized as bamboo and non-bamboo.

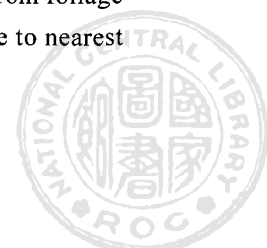


表 2. 以訊息理論研究法(AICc)對黑枕藍鶺(*Hypothymis azurea*)簡化變數後的巢位特徵與天敵掠食風險關係進行模式選擇之結果；表中同時顯示變數數量(K)、AICc 值、AICc 差值($\Delta AICc$)及 Akaike weights (ω_i)

Table 2. Ranking of reduced models of individual nest-site variables for the nesting successes of the black-naped monarch (*Hypothymis azurea*) in Yunlin County, Taiwan, 2007-2008, based on the smallest AICc value ($\Delta AICc$) (K , number of variables in the models; ω_i , Akaike weight; variables evaluated with likelihood ratio test before model reduction)

Models	Variables	K	AICc	$\Delta AICc$	ω_i
Nest inaccessibility	DSEDG	2	68.214	0	0.489
Plant size	NSBSHT	2	69.220	1.007	0.296
Support strength	DSPBRM	2	72.621	4.407	0.054
Nest cover	COVER	2	72.706	4.493	0.052
Water resource	DSWAT	2	73.075	4.861	0.043
Plant species	NST	2	73.421	5.207	0.036
Human activity	DSROAD, DSBULD	3	83.601	5.585	0.030

樹大小模式最爲本研究資料所支持，其各自包含的變數爲巢距冠層邊緣的距離(DSEDG)及巢樹高度(NSBSHT)，且 2 變數對黑枕藍鶺繁殖成功與否均有顯著正向影響(表 3)。另由 Odd

ratios 來看，巢距冠層邊緣距離(DSEDG)每增加 1m，繁殖成功率上升約 87%，巢樹高度(NSBSHT)每增加 1m，繁殖成功率也會提升約 18% (表 4)。

表 3. 以 AICc 選擇出黑枕藍鶺(*Hypothymis azurea*)巢位最佳模式的 Logistic regression 模式變數的估計值、SE 及其檢定結果

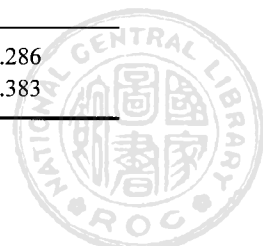
Table 3. Results of logistic regression analysis for the black-naped monarch (*Hypothymis azurea*) nesting success models best supported by AICc

Models	Variables	Coefficients	SE	Chi-square	P
Nest inaccessibility	Intercept	-1.40	0.62	5.15	0.023
	DSEDG	0.63	0.29	4.77	0.029
Plant size	Intercept	-1.34	0.63	4.49	0.034
	NSBSHT	0.16	0.08	4.12	0.043

表 4. 對黑枕藍鶺(*Hypothymis azurea*)繁殖成功與否最具影響的最佳模式($\Delta AICc \leq 2$)中，各變數的勝算比(Odds ratio)與其 95%信賴區間(Confidence Interval, CI)

Table 4. Odds ratios and 95% confidence intervals (CI) for the nest-site variables of the black-naped monarch (*Hypothymis azurea*) with the best nesting success models supported by AICc

Models	Variables	Odds ratio	CI
Nest inaccessibility	DSEDG	1.872	1.066 - 3.286
Plant size	NSBSHT	1.179	1.006 - 1.383



討 論

簡化後的可接近性模式及巢樹大小模式，最能解釋繁殖於雲林縣林內鄉及斗六市丘陵環境中的黑枕藍鶇鳥巢遭天敵掠食的風險，其代表變數分別為巢距冠層邊緣的距離(DSEDG)及巢樹高度(NSBSHT)，且 2 變數都與能否繁殖成功，即逃離天敵掠食，有顯著的正向關係，也就是說鳥巢若距離冠層邊緣愈遠及鳥巢所在的巢樹愈高，繁殖成功的機率會向上提升。其餘 5 個同時競爭的模式，包括：人類活動頻度、巢支撐度、巢樹類型、巢覆蓋度及水源模式，都不為本研究的資料所支持。

本研究所有繁殖失敗的黑枕藍鶇鳥巢中，有 75% 肇因於天敵掠食，顯示黑枕藍鶇與大部分燕雀目鳥類相同，在繁殖時會面臨強大的天敵壓力(Ricklefs 1969; Martin 1993)。探討巢位棲地特徵與天敵掠食機率關係的研究眾多，然而，在尋求降低鳥巢被天敵發現的共同選汰壓力下，各鳥種因其自身的生物習性及居住的棲地特性，會展現出不同的選擇策略，故在討論特定鳥類的巢位特徵與天敵壓力的關係時，必須仔細分析該生物本身具備的特性和研究地區的天敵組成。

黑枕藍鶇不僅為台灣中低海拔(< 1,600m) 普遍的留鳥(翟 1977; 葛及李 2003)，且其棲地雖以森林為主，但可廣泛適應於闊葉林、次生林、林緣、樹林及公園等多樣環境(王等 1991)，同時於樹林上層到下層都可活動(Coates *et al.* 2006)。另其性情活躍而領域性強烈，常發出叫聲，故明顯而容易覺察(Goodale and Kotagama 2005; Coates *et al.* 2006)。黑枕藍鶇經常選用直立岔枝來築巢，巢本身常缺乏偽裝及遮蔽，故不難為人所發現(Coates *et al.* 2006)。繁殖期間常追擊(mobbing)或騷擾(harassing)其他可能威脅鳥巢的鳥類或天敵(Coates *et al.* 2006)。整體而言，黑枕藍鶇的築巢習性與許多其他王鶇科的鳥類相當類似，在緊鄰鳥巢的

地方普遍缺乏掩蔽，故可能因而導致此科鳥種的繁殖成功率偏低，唯王鶇科成鳥的壽命常在 15 年以上(Coates *et al.* 2006; VanderWerf 2008)，也許其策略為減少各年的投資，降低自身的壽命威脅，故其一生的適存度(fitness)不見得比較低。

雲林縣林內鄉及斗六市的低海拔丘陵地區，其目前的棲地型態係以人為種植的麻竹、龍眼及柳丁等農作物為主，次生闊葉樹則交雜在較難開墾的地點及荒廢林地之中，住家則沿著主要溪谷分布。陳(2007)曾探討本研究相同範圍內灌叢巢及地面巢的天敵種類，發現灌叢巢的天敵種類包括蛇類、鳥類、哺乳類及螞蟻等，其中以大頭蛇(*Boiga kraepelini*)、台灣獼猴(*Macaca cyclopsis*)、鳳頭蒼鷹(*Accipiter trivirgatus*)及樹鵲(*Dendrocitta formosae*)最有能力攻擊位於樹冠層的鳥巢，故上述種類也可能是黑枕藍鶇重要的鳥巢天敵。另若鳥巢位置偏低或接近地面時，則可能增加許多以地面活動為主的蛇類及哺乳類天敵，如蛇類中的南蛇(*Ptyas mucosus*)、赤背松柏根(*Oligodon formosanus*)及紅斑蛇(*Dinodon rufozonatum*)，哺乳類中的食蟹獾(*Herpestes urva*)、白鼻心(*Paguma larvata*)都是研究範圍內常見的地面巢天敵。台灣獼猴除會掠食樹冠層的鳥巢外，同時也是地面巢的重要天敵之一。此外，文獻中經常提及的重要鳥巢天敵—松鼠類(如赤腹松鼠 *Callosciurus erythraeus*) (Martin 1993; Sieving and Wilson 1998)，雖然在研究地點並不罕見，但根據陳(2007)的全時錄影研究結果，並未發現松鼠掠食研究範圍內的鳥巢。

在前述的棲地特性及天敵組成的背景之下，我們並未發現人類活動頻度、巢支撐度、巢樹類型、巢覆蓋度及水源等因子，對黑枕藍鶇鳥巢被天敵掠食的命運有顯著的影響。人類活動對鳥類天敵的影響不一，得視活動的類型、頻度及天敵的種類而定，天敵可能被阻擋



也可能增加(Filliaer *et al.* 1994; Debinski and Holt 2000)。而以研究範圍的棲地特性及有限的開發程度，特別是針對黑枕藍鶺經常築巢的樹冠層而言，天敵應可自由活動。至於巢支撐度、巢樹類型、巢覆蓋度及水源等因子，固然對某些鳥類繁殖確實有影響，但一則其作用與天敵關係不明顯，如水源可能主要與食物有關(Bekoff *et al.* 1987; Atlegrim 1992)，巢支撐度則也許和惡劣天候較為有關，二則反應黑枕藍鶺對棲地廣泛的適應幅度，如可使用的巢樹種類，或反之是顯現出其本身特性的限制或是與其他需求間的折衝(trade-off)，如對巢枝形態的要求與不隱蔽的鳥巢。另外，覆蓋度對以嗅覺及溫覺覓食的蛇類，在搜尋巢中的蛋及幼雛的阻礙不大(Schieck and Hannon 1993; Weidinger 2002)，而蛇類又是研究範圍內主要的天敵(陳 2007)，這也是巢上方的覆蓋度對黑枕藍鶺繁殖成功與否的影響不顯著的可能原因之一。

然而，在同樣的天敵組成及棲地特性之下，鳥巢是否容易接近確實會影響到黑枕藍鶺鳥巢被天敵捕食的機率。我們一開始由 2 個方向來描述鳥巢是否容易為天敵所接近，地面天敵考量鳥巢距離地面的垂直高度及距主幹的距離，上層天敵的部分則認為距離樹冠邊緣愈遠，愈可以降低被天敵發現及接近的機率。模式比較及 likelihood ratio test 的最終結果顯示，距離樹冠邊緣的距離愈遠，鳥巢被天敵掠食機率會下降，因此如何避免來自上層天敵的威脅，應是黑枕藍鶺築巢時的重要考量之一。不過，由研究範圍內天敵的組成分析來看，來自地面的天敵壓力並不比上層來得小，而距離地面垂直高度愈高及主幹較遠的巢，理應有利於避開哺乳類及爬蟲類的掠食，而可有較高的繁殖成功率(Nilsson 1984; Schieck and Hannon 1993; Wilson and Cooper 1998; Schmidt 1999; Kershner *et al.* 2001; Schmidt *et al.* 2001; Peterson *et al.* 2004)。關於此點，我們認為黑枕藍鶺在

選擇築巢位置時，來自地面的鳥巢天敵其實是極為重要的選擇壓力，因為不管繁殖成功(鳥巢高度 = 4.23m, SD = 2.52m)或被天敵掠食的鳥巢(平均高度 = 3.32m, SD = 1.64m)，以其築巢所在巢樹高度(繁殖成功巢樹平均高度 = 8.25m, SD = 4.87m；被天敵掠食鳥巢巢樹平均高度 = 5.77m, SD = 2.99m)而言(附錄)，主要都位於巢樹中層或樹冠中下層，鮮少築於非常接近地面而容易遭受地面天敵攻擊的地點。

另研究結果亦顯示巢樹高度愈高，鳥巢被天敵掠食的機率會隨之下降。原巢樹大小模式包含巢樹胸高直徑(DBH)及高度 2 因子。一般而言，樹高與 DBH 會呈顯著正比關係，但本研究中兩者關係並不高($r = 0.45$)，這反應黑枕藍鶺在研究範圍內利用許多細高的巢樹，即竹類與藤蔓類。高的巢樹，除可提供較高的巢位外(巢樹高度與巢距地面垂直高度相關性係數， $r = 0.84$)，較厚或較寬的樹冠也可以提供較多的潛在巢位或增加天敵搜索的空間，進而使得天敵尋獲鳥巢的機率下降(Bowman and Harris 1980; Martin 1993)。

本研究結果顯示黑枕藍鶺在台灣中部丘陵以麻竹及次生闊葉樹為主的棲地形態中，築於較高的巢樹和築於距離樹冠邊緣較遠的巢，可有效地降低被鳥巢天敵掠食的機會。鳥類的巢位是個體為求最高適存度(fitness)下長期演化的結果。黑枕藍鶺在其整體分布範圍內，不僅可廣泛利用各種樹林性棲地類型且族群數量很普遍(Coates *et al.* 2006)，故預期在本身生物特性的限制之下，其應擁有相當的塑性(plasticity)(Ghalambor and Martin 2002)以適應不同棲地類型下的天敵壓力、食物來源和可利用的巢位棲地，建議未來相關研究可擴大研究的空間尺度，以瞭解在不同開發程度的環境下，地景(landscape)、巢位(nest patch)及鳥巢微環境等不同尺度的各種因子，對黑枕藍鶺繁殖的相對重要性，同時也可瞭解黑枕藍鶺在不同棲地形態下的應對策略。

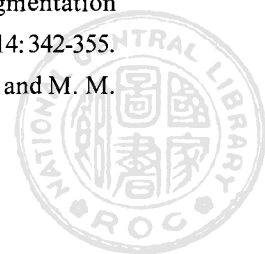


謝 誌

本研究若無張景開及陳嘉宏協助尋找鳥巢，絕無可能完成。另研究期間陳宛均及張心怡均在資料提供與分析上提供莫大協助，在此一併致謝。

引用文獻

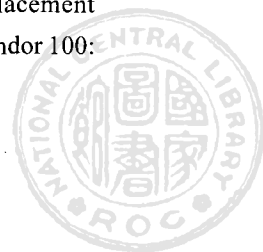
- 王嘉雄、吳森雄、黃光瀛、楊秀英、蔡仲晃、蔡牧起、蕭慶亮。1991。台灣野鳥圖鑑。亞舍圖書有限公司。
- 王寧、張雁云、鄭光美。2006。黃眉姬鶉和白眉姬鶉繁殖期棲息地與活動區特徵。北京師範大學學報 42: 295-299。
- 李沛沂。1986。黑枕藍鶉的自然史及其在混合鳥群中的覓食行爲。東海大學生物學研究所碩士論文。
- 周鎮。1995。台灣鳥圖鑑第一卷。台灣省立鳳凰谷鳥園。
- 陳宛均。2007。台灣中部低海拔森林燕雀目鳥種灌叢巢與地面巢的天敵掠食風險。國立台灣大學生態學與演化生物學研究所碩士論文。
- 陳嘉芬、傅木錦、顏秀芬、陳一銘、姜智育、徐景彥。2005。陽明山國家公園台灣藍鶲繁殖生物學初探。華岡理科學報 22: 1-12。
- 葛兆年、李培芬。2003。台灣北部繁殖鳥類之海拔分布型態。林業科學 18: 349-361。
- 廖世卿。2001。台灣重要野鳥棲地手冊。中華民國野鳥學會。
- 翟鵬。1977。台灣鳥類生態隔離的研究。東海大學生物學研究所碩士論文。
- Alonso, J. A., R. Muñoz-Pulido and L. M. Bautista. 1991. Nest-site selection and nesting success in the azure-winged magpie in central Spain. *Bird Study* 38: 45-51.
- Andrén, H. and P. Angelstam. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: Experimental evidence. *Ecology* 69: 544-547.
- Atlegrim, O. 1992. Mechanisms regulating bird predation on a herbivorous larva guild in boreal coniferous forests. *Ecography* 15: 19-24.
- Bekoff, M., A. C. Scott and D. A. Conner. 1987. Nonrandom nest-site selection in evening grosbeaks. *Condor* 89: 819-829.
- Belles-Isles, J. C. and J. Picman. 1986. Nesting losses and nest site preferences in house wrens. *Condor* 88: 483-486.
- Bowman, G. B. and L. D. Harris. 1980. Effect of spatial heterogeneity on ground-nest depredation. *Journal of Wildlife Management* 44: 806-813.
- Burger, J. and M. Gochfeld. 1998. Effects of ecotourists on bird behaviour at Loxahatchee National Wildlife Refuge, Florida. *Environmental Conservation* 25: 13-21.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New York, USA.
- Canterbury, G. E. and D. E. Blockstein. 1997. Local changes in a breeding bird community following forest disturbance. *Journal of Field Ornithology* 68: 537-546.
- Chace, J. F. and J. J. Walsh. 2004. Urban effects on native avifauna: A review. *Landscape and Urban Planning* 74: 46-69.
- Coates, B. J., G. C. L. Dutton and C. E. Filardi. 2006. Family Monarchidae (Monarchs). pp. 244-329. *In*: J. del Hoyo, A. Elliott and D. A. Christie (eds.). *Handbook of the Birds of the World Vol. 11*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Debinski, D. M. and R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.
- Dykstra, C. R., J. L. Hays, F. B. Daniel and M. M.



- Simon. 2000. Nest site selection and productivity of suburban red-shouldered hawks in Southern Ohio. *Condor* 102: 401-408.
- Eggers, S., M. Griesser, M. Nystrand and J. Ekman. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 701-706.
- Filliater, T. S., R. Breitwisch and P. M. Nealen. 1994. Predation on northern cardinal nests: Does choice of nest site matter?. *Condor* 96: 761-768.
- Götmark, F., D. Blomqvist, O. C. Johansson and J. Bergkvist. 1995. Nest site selection: A trade-off between concealment and view of the surroundings?. *Journal of Avian Biology* 26: 305-312.
- Ghalambor, C. K. and T. E. Martin. 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology* 13: 101-108.
- Goodale, E. and S. W. Kotagama. 2005. Alarm calling in Sri Lankan mixed-species bird flocks. *Auk*: 108-120.
- Hamao, S. 2005. Predation risk and nest-site characteristics of the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*: The role of plant strength. *Ornithological Science* 4: 147-153.
- Hosmer, D. W. and S. Lemeshow. 2000. Applied logistic regression. Second edition. Wiley InterScience, Wiley and Sons, New York, USA.
- Kershner, E. L., E. K. Bollinger and M. N. Helton. 2001. Nest-site selection and renesting in the blue-gray gnatcatcher (*Poliioptila caerulea*). *American Midland Naturalist* 146: 404-413.
- Lemon, P. E. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry* 55: 667-668.
- Liebezeit, J. R. and T. L. George. 2002. Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the dusky flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104: 507-517.
- Manolis, J. C., D. E. Anderson and F. J. Cuthbert. 2000. Uncertain nest fates in songbird studies and variation in Mayfield estimation. *Auk* 117: 615-626.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites: New perspectives on old patterns. *Bioscience* 43: 523-532.
- Martin, T. E. and J. J. Roper. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the hermit thrush. *Condor* 90: 51-57.
- Miller, J. R., J. A. Wiens, N. T. Hobbs and D. M. Theobald. 2003. Effects of human settlement on bird communities in lowland riparian areas of Colorado (USA). *Ecological Applications* 13: 1041-1059.
- Millers, C. K. and R. L. Knight. 1993. Does predator assemblage affect reproductive success in songbirds?. *Condor* 95: 712-715.
- Morton, M. L., K. W. Sockman and L. E. Peterson. 1993. Nest predation in the mountain white-crowned sparrow. *Condor* 95: 72-82.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London, UK.
- Nilsson, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: The importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15: 167-175.
- Peterson, B. L., B. E. Kus and D. H. Deutschman. 2004. Determining nest predators of the least Bell's vireo through point counts, tracking stations, and video photography. *Journal of Field Ornithology* 75: 89-95.
- Piper, S. D. and C. P. Catterall. 2004. Effects of



- edge type and nest height on predation of artificial nests within subtropical Australian eucalypt forests. *Forest Ecology and Management* 203: 361-372.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1-48.
- Robbins, C. S., J. R. Sauer, R. S. Greenberg and S. Droege. 1989. Population declines in North American birds that migrate to the Neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 86: 7658-7662.
- SAS Institute Inc. 2002. The SAS systems for Windows, version 9.0. North Carolina, USA.
- Sasvári, L. and Z. Hegyi. 1998. Bird predation by tawny owls (*Strix aluco* L.) and its effect on the reproductive performance of tits. *Acta Oecologica* 19: 483-490.
- Schieck, J. O. and S. J. Hannon. 1993. Clutch predation, cover, and the overdispersion of nests of the willow ptarmigan. *Ecology* 74: 743-750.
- Schmidt, K. A. 1999. Foraging theory as a conceptual framework for studying nest predation. *Oikos* 85: 151-160.
- Schmidt, K. A., J. R. Goheen and R. Naumann. 2001. Incidental nest predation in songbirds: Behavioral indicators detect ecological scales and processes. *Ecology* 82: 2937-2947.
- Sieving, K. E. and M. F. Wilson. 1998. Nest predation and avian species diversity in northwestern forest understory. *Ecology* 79: 2391-2402.
- Small, S. L. 2005. Mortality factors and predators of spotted towhee nests in the Sacramento Valley, California. *Journal of Field Ornithology* 76: 252-258.
- Smith, D. G., T. Bosakowski and A. Devine. 1999. Nest site selection by urban and rural great horned owls in the northeast. *Journal of Field Ornithology* 70: 535-542.
- Soulé, M. E., D. T. Bolger, J. W. Allison, C. Alberts, M. Sorice and S. Hill. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2: 75-92.
- Suarez, A. V., K. S. Pfennig and S. K. Robinson. 1997. Nesting success of a disturbance-dependent songbird on different kinds of edges. *Conservation Biology* 11: 928-935.
- Tabachnick, B. G. and L. S. Fidell. 2001. Using multivariate statistics. Fourth edition. Harper & Row, New York, USA.
- Thibault, J. C., J. L. Martin, A. Penloup and J. Y. Meyer. 2002. Understanding the decline and extinction of monarchs (Aves) in Polynesian Islands. *Biological conservation* 108: 161-174.
- Thorstrom, R. and A. Quixchán. 2000. Breeding biology and nest site characteristics of the bicolored hawk in Guatemala. *Wilson Bulletin* 112: 195-202.
- Ueta, M. 1998. Azure-winged magpies avoid nest predation by nesting near a Japanese lesser sparrowhawk's nest. *Condor* 100: 400-402.
- VanderWerf, E. A. 2008. Sources of variation in survival, recruitment, and natal dispersal of the Hawai'i 'elepaio. *Condor* 110: 241-250.
- Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71: 424-437.
- Wilson, R. R. and R. J. Cooper. 1998. Acadian flycatcher nest placement: Does placement influence reproductive success?. *Condor* 100: 673-679.



附錄、黑枕藍鶇(*Hypothymis azurea*)繁殖成功與被天敵掠食之巢位棲地特徵測量值(mean \pm SD; 括弧內為 median 及 ranges)

Appendix. Measurements (mean \pm SD; median and ranges in parentheses) of nest-site characters for succeeded nests and depredated nests of the black-naped monarch (*Hypothymis azurea*) in Yunlin County, Taiwan, 2007-2008

Nest-site variables	Succeed nests (n = 22)	Depredated nests (n = 27)
Plant heights (m)	8.25 \pm 4.87 (7, 1.4 - 20)	5.77 \pm 2.99 (6, 1.3 - 12)
DBH (cm)	16.13 \pm 17 (8.76, 1.8 - 77.39)	10.71 \pm 9.36 (8.28, 0.8 - 42.68)
Canopy covers (%)	79.39 \pm 6.29 (80.6, 67.08 - 90.48)	76.75 \pm 9.78 (79.04, 56.68 - 92.3)
Diameters of support branches (mm)		
Thickest twigs	7.68 \pm 2.39 (6.83, 4.2 - 12.15)	6.97 \pm 2.06 (6.95, 3.05 - 10.6)
Thinner twigs	4.61 \pm 1.57 (4.15, 2.45 - 8.25)	4.21 \pm 1.71 (3.65, 1.95 - 8.85)
Means	6.14 \pm 1.78 (5.54, 3.55 - 8.25)	5.59 \pm 1.63 (5.78, 2.9 - 8.88)
Distances from stem (m)	1.62 \pm 1.25 (1.5, 0 - 5.4)	1.17 \pm 1.05 (1, 0 - 4.5)
Nest heights (m)	4.23 \pm 2.52 (4.3, 0.9 - 12)	3.32 \pm 1.64 (3.4, 1 - 6.8)
Distances of nest from foliage edge (m)	2.35 \pm 1.32 (2.1, 0.6 - 5.2)	1.55 \pm 0.99 (1.5, 0.2 - 4.5)
Distances to nearest road (m)	145.25 \pm 270.12 (17.5, 0 - 900)	217.91 \pm 612.77 (5.3, 1.5 - 2600)
Distances to nearest building (m)	290.75 \pm 380.97 (90, 3 - 1500)	692.15 \pm 1287.82 (250, 10 - 5000)
Distances to nearest road (m)	89.16 \pm 89.96 (65, 0 - 280)	116.31 \pm 112.81 (65, 0 - 420)

