

金門島栗喉蜂虎 (*Merops philipennus*) 繁殖生物學研究

袁孝維¹、王力平²、丁宗蘇³

(收稿日期：2003 年 2 月 18 日；接受日期：2003 年 9 月 29 日)

摘 要

本研究針對金門的夏候鳥栗喉蜂虎(*Merops philipennus*)其繁殖生物學進行研究。栗喉蜂虎在 3 或 4 月開始出現在金門繁殖，營巢區多分布在金門的東半島。雄鳥在喙及中央尾羽上顯著大於雌鳥。它們採行集體繁殖，為一夫一妻制，然而有觀察到一些偶外交配的個案。野外觀察中確認本種具有合作生殖行為，然而其比例在年之間的差異極大。栗喉蜂虎平均產下 4-5 枚卵，約 22-26 天孵化，83% 的雛鳥在 9 天內孵出，具有同步繁殖的情形。雛鳥在巢中約 20-24 天，離巢後，在遷徙之前仍會與親鳥在一起學習覓食一段時間。

關鍵詞：合作生殖，同步繁殖，栗喉蜂虎，集體繁殖，繁殖生物學

一、前 言

栗喉蜂虎(*Merops philipennus*)在鳥類分類學屬於佛法僧目(Coraciiformes)的蜂虎科(Meropidae)蜂虎屬(*Merops*)。蜂虎科鳥類成員皆分布於舊大陸地區，包括亞洲、歐洲、非洲及澳洲。栗喉蜂虎則分布於東南亞地區、新幾內亞、菲律賓、斯里蘭卡、印度、中國大陸西南部、東南部與海南島等地(Fry and Fry 1992)，栗喉蜂虎每年 3-10 月出現於金門島(劉小如 1999)。蜂虎科鳥類皆屬於食蟲性鳥類，在空中捕捉昆蟲為食物，包含膜翅目(Hymenoptera)、蜻蛉目(Odonata)、同翅目(Homoptera)、鱗翅目(Lepidoptera)、鞘翅目(Coleoptera)及雙翅目(Diptera)等昆蟲(Inglis et al. 1993)。

全世界佛法僧目的鳥類共有 10 科，其中翠鳥科(Alcedinidae)、翠鴟科(Momotidae)、短尾鴟(Todidae)與蜂虎科鳥類會挖掘土洞或利用天然樹洞與岩石縫作為巢穴(Fry, 2001)。而全世界 25

1. 台大森林系副教授。
2. 台大森林系碩士研究生，通訊作者。
3. 台大森林系助理教授。

種蜂虎科鳥類，全部挖掘洞穴築巢，其中有 7 種蜂虎完全採行獨居繁殖，其餘種類都可能採行集體繁殖(Fry 2001)。集體繁殖對鳥類具有的優點主要為降低天敵所產生的威脅，包含對天敵的偵測、驅趕或者是稀釋效應，另外亦有增進群體覓食的效率、增進食物資源的空間防衛、降低種間競爭、與增進幼體的食物供應與保護等好處(Rolland et al. 1998)。黃喉蜂虎(*Merops apiaster*)必須集體繁殖的重要原因，被認為是與其適合築巢環境缺乏與食物資源分布受到限制有關(Hoi et al. 2002)。

然而集體繁殖也具有缺點，由於巢與巢之間的距離接近，因此寄生蟲傳播與感染機率提高(Tella 2002)，在集體繁殖的海鳥研究上，也發現子代的免疫能力在鳥巢的密度太高的情形下，產生不良影響(Tella et al. 2001)。黃喉蜂虎就有明顯體外寄生蟲感染的情形，根據 176 個個體研究中，體外寄生蟲的感染率高達 98.3%，而高感染率可能與巢洞距離呈現相關(Darolova et al. 2001)。集體繁殖的缺點不只如此，還包含因為聚集數量龐大的個體而吸引天敵攻擊，以藍海燕(*Halobaena caerulea*)而言，由於集體繁殖求偶的叫聲將會吸引棕賊鷗(*Catharata maccormicki*)前來掠食，因此造成許多個體死亡(Mougeot and Bretagnolle 2000)。

蜂虎科鳥類多屬一夫一妻制(Fry 2001)，雄鳥對雌鳥有求偶餵食的行為。許多蜂虎科鳥種具有合作生殖的行為，包括白額額蜂虎(Emlen and Stacey 1990)、紅喉蜂虎(*Merops bulcocki*)(Fry 1972)、黃喉蜂虎(Vaclav 2000)、小綠蜂虎(*Merops orientalis*)和栗喉蜂虎(Burt 2002)等種類。蜂虎屬鳥類皆由雙親共同對雛鳥提供親代照顧(Fry 2001)，以泰國的小綠蜂虎(Burt 2002)與紅喉蜂虎(Fry 1972)為例，幼鳥離巢之後 6 - 8 星期雙親與家族成員仍然繼續提供幼鳥食物，以增加幼鳥離巢後的存活率。

偶外交配行為是許多鳥類採取的生殖策略，尤其在近幾年分子生物學技術進展快速，親緣關係鑑定技術成熟，相關研究較以往精確(Wong et al. 1986)。由於相關研究日益增加，也發現了許多鳥類產下的卵當中偶外基因的出現比例相當高，以紅翅黑鸚(*Agelaius phoeniceus*)為例就有超過 20%左右的機率，為配偶外交配行為下產生的子代(Gibbs et al. 1990)。對於雄性鳥類而言，偶外交配行為可以增加後代的數量與子代存在於不同巢的機會，進而提高自身之生殖成功率，同時在非配偶巢中受精的子代，雄鳥不必負擔子代的餵食與照顧，這些益處皆為雄鳥採取偶外交配策略的可能原因(Fishman et al. 2003)。然而雌性鳥類採取偶外交配行為的優點可分成兩方面，包含雌性與雄性之間基因不協調與增加子代基因歧異度(Hoi and HoiLeitner 1997)。Burt(2002)在泰國對栗喉蜂虎所做的短時間觀察，也曾經發現有偶外交配的行為。

同步繁殖行為發生在許多集體繁殖的鳥類上(Emlen and Demong 1975)。與栗喉蜂虎同樣在土洞中築巢且集體生殖的岸沙燕(*Riparia riparia*)，同一族群內具有明顯同步繁殖的行為，6 天內有 67%的幼鳥孵化(Emlen and Demong 1975)。鳥類採用同步生殖行為，主要原因之一是同時間產生大量的個體，如果遇天敵來襲，可以產生稀釋效應，增加族群中幼鳥的存活率(Emlen and Demong 1975)。以紅翅黑鸚採用同步生殖策略而言，其優點則是採取集體驅敵行為降低掠食性鳥類對於幼雛攻擊的成功率(Weatherhead and Sommerer 2001)。此外同步生殖由於同時間所有親鳥皆忙於育雛，因此也可以減少配偶發生偶外交配行為的機會。以家鷓鴣(*Troglodytes aedon*)之研究為例，同步生殖的巢中出現非該巢雄性子代之雛鳥，明顯比非同步生殖巢之機率低，即雌鳥偶外交配的機率降低，雄鳥可確保自身基因的延續(Johnson et al. 2001)。

過去對於栗喉蜂虎一直未有深入的研究，而在其分布的東南亞鄰近各國也未曾有詳盡的研究報告，僅有分布情形、形態(Fry 1992)與簡短之合作生殖、偶外交配觀察之描述(Burt 2002)，至於繁殖生物學尚未有系統性之資料收集。本研究針對栗喉蜂虎之繁殖行為，同時進行產卵、孵化與雛鳥離巢後親鳥的餵食行為等之觀察，以了解栗喉蜂虎合作繁殖、同步繁殖、偶外交配行為與繁殖生物學之相關資訊。

二、方 法

(一) 研究地點

金門島位於東經 118°8-21”，北緯 24°22-34”，亞洲大陸東南側之大陸島，本島面積約 13,425 ha(蕭清芬 1996)。研究區域在全金門島尋找，比較該年度或過去曾經使用的營巢地進行觀察與調查，主要地點包括大地海濱、田埔水庫、青年農莊、山西海濱、昔果山、環保公園及夏墅海岸等地區發現之營巢地(圖 1)，由於栗喉蜂虎的營巢地常受到人為干擾(工程挖掘)或放棄使用(以往曾經使用)，因此營巢地不一定是經常性存在或使用，具有相當的變動性。各個研究樣區環境狀況概略敘述如下：

1. 田埔水庫

位於金門島東部，為人工建設的淡水儲存設施，位置非常接近海岸(< 800m)。除了水域之外，主要地景包括農作地與木麻黃林，本區域營巢地均為挖掘水池後形成，營巢地成因歸類為人工型營巢地。本區域共有 4 個營巢地，營巢區編號分別為田埔 00(KF)、田埔 01(KF1)、田埔 02(TP)與田埔海濱(TPS)。在 2000 年至 2002 年連續 3 年，選擇其中 3 個營巢區(KF、KF1、TP)進行觀察。

2. 青年農莊

位於金門島東半部，附近地景主要為農作地、軍營、荒地與水塘，在 2000 年至 2002 年連續 3 年皆有營巢，由於地表土壤受到挖掘的影響，3 年的位置均不同，但都在同一個大池塘周邊。因為築巢的裸露土壁均為人工挖掘後形成，營巢地成因歸類為人工型營巢地。營巢區編號分別為青年農莊 00(YF)、青年農莊 01(YF1)與青年農莊 02(YF2)。

3. 大地海濱

位於金門島東部海濱，地景類型為海岸及海岸防風林，栗喉蜂虎營巢地為海侵蝕崖，此營巢地成因歸類為自然型營巢地。僅 2002 年進行覓食行為觀察與營巢地坡面裸露情形研究，營巢區編號為大地(DD)。

4. 山西海濱

位於金門島東北部海濱，地景類型為海岸及海岸防風林，營巢地為海岸沙丘，因此營巢地成因歸類為自然型營巢地。僅 2002 年進行覓食與育雛行為觀察，此區海岸共有 3 處營巢地，範圍約在 200 m 以內，營巢區編號為山西 1(SA1)、山西 2(SA2)與山西 3(SA3)。

5. 昔果山

位於金門島中央的南部，地景類型為山谷沖蝕溝，附近為木麻黃林、廢棄軍營與機場跑道。因為本區栗喉蜂虎營巢於沖蝕谷地之土壁上，且由於人為挖掘排水溝與開挖施工道路整理部分坡面，致使大量栗喉蜂虎族群聚集於此營巢繁殖，昔果山 1(CKS1)為目前金門族群數量最大的栗喉蜂虎營巢地，營巢地成因歸類為自然型營巢地。本區域 2000 年、2001 年與 2002 年連續 3 年皆有營巢，另外 2002 年施工形成的土堆也吸引數對栗喉蜂虎前來營巢，編號為昔果山 2(CKS2)，營巢地成因歸類為人工型營巢地。

6. 環保公園

位於金門島中央南部，原為出產瓷土的採礦場，現已經荒廢，經由人工方式建設成環保公園，目前仍然沒有開放。本區域的磁土產於金門層中，而栗喉蜂虎使用以往挖掘採礦過後形成之土壁挖築巢洞，目前放棄使用。營巢地成因歸類為人工型營巢地。2002 年環保公園 1(CP1)為未使用區域，環保公園 2(CP2)為曾經使用之營巢地。

7. 夏墅海岸

位於金門島西部金城鎮附近的浯江溪口。地景類型為海岸及海岸防風林，栗喉蜂虎營巢地為受海浪侵蝕的沙丘，因此營巢地成因歸類為自然型營巢地，於 2001 與 2002 進行築巢與育雛行為觀察，營巢地編號為夏墅(SS)。

(二) 工作項目

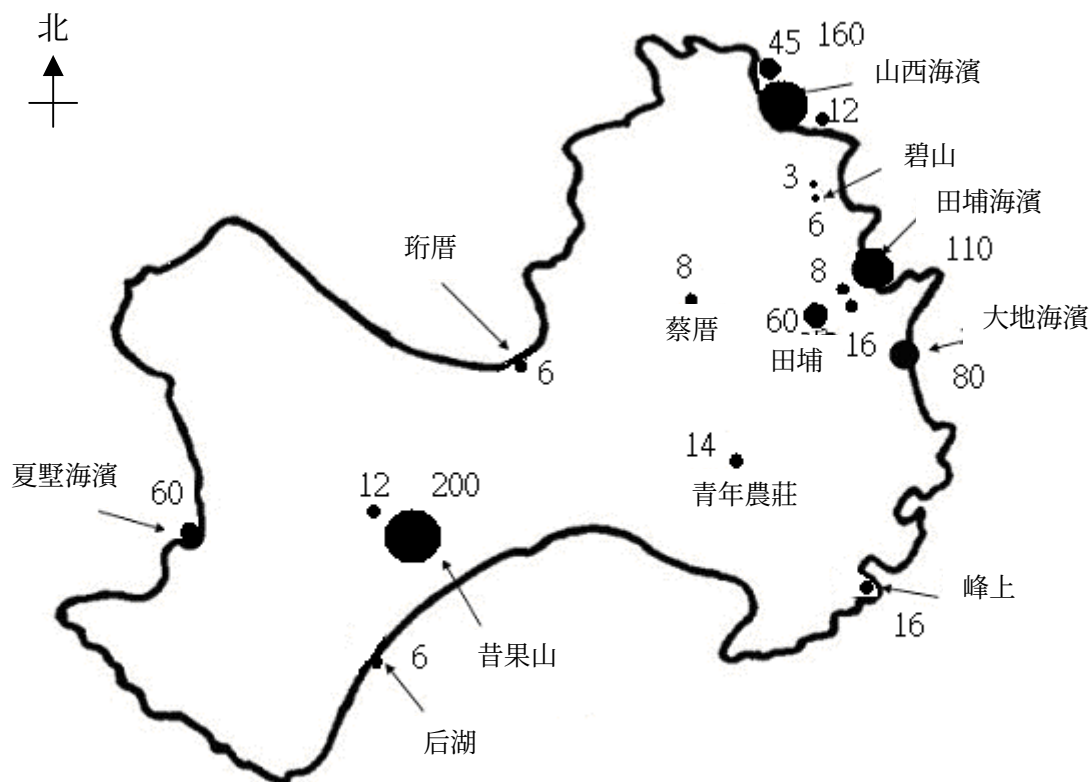
1. 繫放與上標：於栗喉蜂虎確定築巢之後，在營巢地附近栗喉蜂虎活動路徑上架設霧網或巢口網捕捉。我們以金屬號碼環與色標為栗喉蜂虎上標，色標是以油漆筆，在尾羽與嘴喙上，繪上 4 條色碼，作為行為觀察個體辨識之用。
2. 形值測量：以游標尺測量喙長與跗蹠長(精確至 0.1 mm)；以卡尺測量翼長、尾長與中央尾羽長(精確至 0.5 mm)；以 50 g 吊秤測量體重(精確至 0.5 g)。
3. 行為觀察：2000 - 2002 年 5 - 8 月，於 KF、KF1 與 TP3 個營巢地，以 10 倍雙筒望遠鏡與 20 - 60 倍高倍率單筒望遠鏡，於每個調查日的 0600 - 1000 時與 1400 - 1800 時之間進行行為觀察，以定焦方法記錄個體進入的巢洞標號、個體與個體之間的互動關係，包括

追逐、求偶餵食、挖掘巢洞、交配、偶外交配、合作生殖、餵食幼鳥與幼鳥離巢後親鳥是否繼續提供食物等行為。於研究期間內，總計共進行 250 小時以上之行為觀察。同時從產卵期至幼鳥孵化期間，每天傍晚栗喉蜂虎活動減少時，以針孔攝影機接上監視器，使用伸縮金屬棒，伸入栗喉蜂虎巢中觀察產卵與卵孵化情形，監測其繁殖成功。

三、結 果

(一) 營巢地分布

2002 年調查結果發現 12 個地區共有大小數量不等的營巢地 18 個，在金門島上進行繁殖的栗喉蜂虎成鳥之最小族群量估算約為 822 隻(表 1)。其中約 532 隻個體(64.6%)分布於金門島東部的 14 個營巢地，另外約有 210 隻(25.6%)個體分布於島中央的 2 個營巢地，剩餘的族群約 80 隻(9.8%)則分部於島西部的 2 個營巢地(圖一)。



圖一 2002 年栗喉蜂虎在金門島上營巢地分布與繁殖族群數量。

其中自然型營巢地共 9 個，使用個體佔 84%；人工型營巢地 9 個，使用個體佔 16%。由此可知自然型營巢地為金門島栗喉蜂虎主要的營巢地類型，而其中又以昔果山 1(CKS1)為最大聚集地。而所發現的 18 個營巢地中，僅有 2 個為放射型營巢地，另外的 16 個皆為單面型營巢地，

其中自然形成的營巢地，全部均為單面型營巢地；放射型營巢地均為人工堆置砂堆而形成。以栗喉蜂虎之族群量比較，使用放射型僅佔 8%，單面型佔 92% (表一)。

表一 2002 年金門島栗喉蜂虎營巢地位置、該營巢地最小族群量、營巢地外型與營巢地成因。

local	Minimum population	Colony type	
		Form	Made by
SS(夏墅)	60	one-sided open	natural
KF(田埔 1)	8	one-sided open	artificial
KF1(田埔 2)	16	one-sided open	artificial
TP(田埔 3)	60	radial-sided open	artificial
TPS(田埔海濱)	110	one-sided open	natural
DD(大地海濱)	80	one-sided open	natural
PS1(碧山 1)	3	one-sided open	artificial
PS2(碧山 2)	6	one-sided open	artificial
TS(蔡厝)	8	radial-sided open	artificial
YF2(青年農莊)	14	one-sided open	artificial
SA1(山西 1)	12	one-sided open	natural
SA2(山西 2)	160	one-sided open	natural
SA3(山西 3)	45	one-sided open	natural
CKS1(昔果山 1)	200	one-sided open	natural
CJS2(昔果山 2)	12	one-sided open	artificial
HH(后湖海濱)	6	one-sided open	natural
FS(峰上海濱)	16	one-sided open	natural
ST(珩厝)	6	one-sided open	artificial
總 計	822		

(二) 外部形值

2000 與 2001 年總共繫放 144 隻栗喉蜂虎，每一隻個體測量形值包含喙長、跗蹠長、最大翼長、尾羽長、中央尾羽長與體重。將可確認的栗喉蜂虎雄性與雌性個體，進行各種測量值比較，體重、跗蹠長度、最大翼長度、全頭長度與尾羽長度，都未達顯著差異，僅有喙喙與中央尾羽此二項測量值中雄鳥皆顯著大於雌鳥(Mann-Whitney U test = 15.00, 48.00； p = 0.026,

0.001)(表二)。於田埔(KF)連續兩年均進行繫放，2000 年共繫放 65 隻栗喉蜂虎，在 2001 年捕捉到的 59 隻個體中，回收前一年繫放個體 12 隻，回收率估算為 18.5%，代表本種對於營巢地位置可能具有忠實性。

表二 栗喉蜂虎雌雄形態測量數值，雄鳥的喙長及中央尾羽長皆顯著大於雌鳥。

Variable	Male (n = 11)		Female (n = 26)		p value ¹
	Average	S.D.	Average	S.D.	
Weight (g)	43.0	3.7	44.5	4.3	
Bill length (mm)	41.3	1.8	38.8	2.2	*
Tarsus (mm)	15.1	0.6	14.6	0.6	
Wing (mm)	135.2	3.5	131.7	4.1	
Tail (mm)	88.1	2.8	87.0	2.7	
Streamer (mm)	137.4	5.7	126.4	6.7	*

¹* : Mann-Whitney U test, $P < 0.05$

(三) 繁殖過程

每年 3 或 4 月栗喉蜂虎抵達金門，雌雄鳥已經配對完成。此時雄鳥時常會捕捉食物，餵養雌鳥以得到雌鳥交配的機會。在所有觀察的 37 對個體中栗喉蜂虎的配對模式皆為一夫一妻制，但是根據連續兩年的觀察紀錄，曾發現栗喉蜂虎有 2 次偶外交配行為(2 隻上標個體雄鳥與配偶外的雌鳥發生交配行為)；另外曾有 1 次記錄，1 隻雄性成鳥同時餵食給 2 隻不同的雌鳥，該個體曾經與其中 1 隻雌鳥進行交配，推測該個體也可能具有配偶外交配行為。

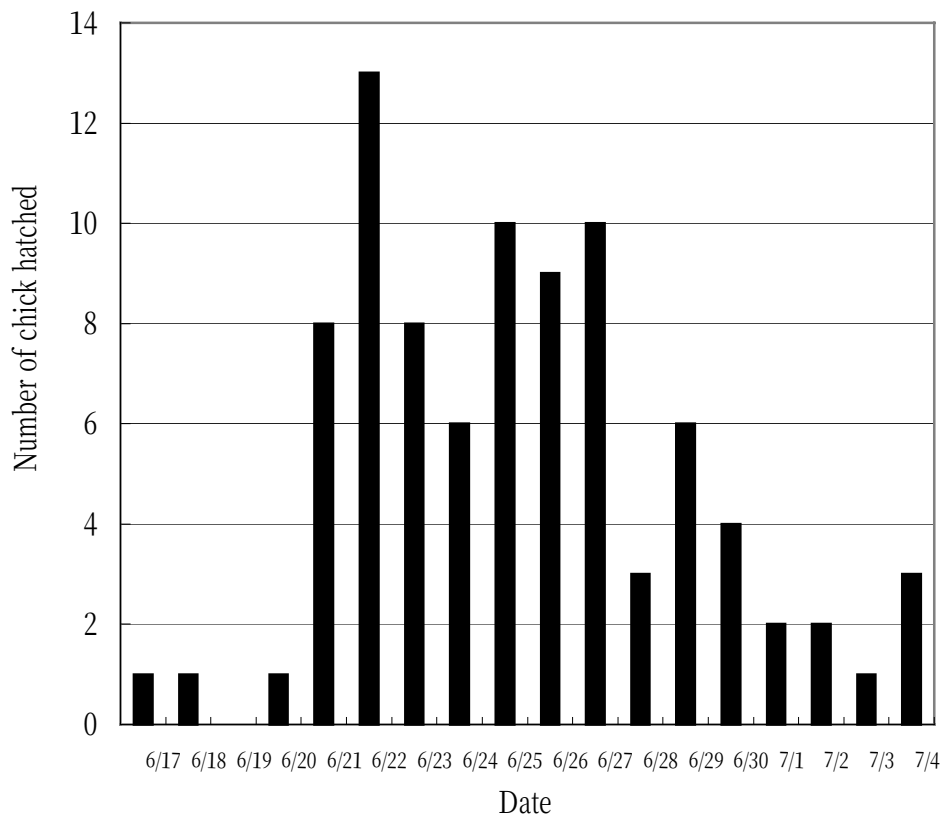
栗喉蜂虎在繁殖季初期，由雌雄鳥輪流進行挖掘巢洞的工作，僅靠著尖長微微下彎的嘴喙挖掘，再用腳將挖掘下的沙子逐漸向外面踢，最後撥出巢洞外，約需 10 - 20 天才能完成巢洞的挖掘工作。巢洞深達 1 - 2 m，末端具有橢圓形較寬闊的巢室，以提供親鳥下蛋、孵卵與育雛的空間。在 2000 - 2002 連續 3 年營巢地的觀察中，所有栗喉蜂虎都未曾使用舊巢洞。2002 年野外觀察 99% 以上栗喉蜂虎行集體繁殖，在 822 隻繁殖個體中僅有 1 巢在碧山為獨居繁殖，最大的營巢地則有超過 100 對以上的蜂虎築巢。

我們實際測量 126 個栗喉蜂虎曾經使用的巢洞，巢洞深度 109.0 ± 24.8 cm (範圍 72 - 187 cm)，巢洞口直徑 5.5 ± 1.2 cm，巢洞通道直徑 4.5 ± 0.7 cm。在挖開的二個巢洞中，巢室的深度約 21 cm，寬度約 19 cm，高度則約 15 cm。根據 2000、2001 年夏季之繁殖行為觀察中，栗喉蜂虎的雄鳥與雌鳥均會進入巢洞中孵卵，每一窩產下 3 - 6 枚乳白色的卵，而且每一個繁殖季僅產卵一窩，平均產卵數為 4.8 ± 0.6 個($n = 21$)。為減少對栗喉蜂虎干擾，僅由被踢出巢洞外的 4 枚卵與挖掘 2 個巢洞的 8 枚卵，總共 12 枚卵進行長度與寬度測量，結果卵長度為 25.0 ± 0.1 mm，寬度為 20.0 ± 0.1 mm。

2001 年以迷你攝影機進入巢洞觀察栗喉蜂虎產卵情形，卵孵化時間為 22 - 26 天(24.5 ± 1.6 , $n = 6$)，單一巢洞中所有卵孵化的間隔大約是 4 - 7 天(5.1 ± 0.9 天, $n = 15$)。觀察 21 個栗喉蜂虎巢洞共 106 枚卵，卵的孵化率為 100%，由於雛鳥孵化後在巢洞中移動，以針孔攝影機無法確定實際雛鳥的數量，但確定無任何雛鳥死亡於巢洞中，因而幼鳥離巢率推測為 100%。

觀察 2 個營巢地 21 個栗喉蜂虎巢洞，從 2001 年 6 月 17 日第一枚卵孵化至 7 月 4 日最後一枚卵孵化，總共間隔 18 天，其中 88% 的卵孵化集中在 6 月 21 日至 6 月 29 日 8 天的時間內，因此栗喉蜂虎同步生殖的情形相當明顯(圖二)。

從卵孵化到幼鳥離巢，大約需要 20 - 24 天。栗喉蜂虎雄鳥與雌鳥均負擔餵食幼鳥的責任，此期間親鳥或是幫手大多數時間用於捕捉昆蟲餵養幼鳥。大約在離巢前一週，栗喉蜂虎幼鳥會離開巢室至洞口附近索食，等待親鳥回巢餵食。栗喉蜂虎的幼鳥離巢後仍與親鳥一起活動與覓食，由親鳥或是幫手協助提供食物。根據 2002 年野外 34 筆觀察紀錄，此一階段的栗喉蜂虎通常成小群活動，群多由 1 - 3 隻的成鳥(2.0 ± 0.7 隻)與 2 - 5 隻的幼鳥(3.5 ± 0.9 隻)組成。曾經見過 3 隻成鳥皆有餵食幼鳥的紀錄，佔總觀察之 21.6% ($n = 9$)，此項觀察也證明栗喉蜂虎具有合作生殖的行為。



圖二 2001 年田埔 01 營巢地栗喉蜂虎同步孵化情形。

(四) 合作生殖與集體驅敵

栗喉蜂虎行為觀察中，發現部分栗喉蜂虎巢洞具有超過 2 隻以上的個體進入巢洞中餵食雛鳥，由此可判斷栗喉蜂虎具有合作生殖行為。曾經觀察到一個最多個體照顧幼鳥的巢，為 5 隻

具有標示之成鳥個體進入巢洞餵養幼鳥，推測其中 3 隻個體應為幫手。在 2000 年所觀察的 18 巢中，發現至少有 14 個巢具有合作生殖行為，佔觀察族群之 77%；而在 2001 年觀察的 19 個巢中，僅有 2 個合作生殖的個案，僅佔觀察族群之 10.5%，兩年度差異很大。

2002 年觀察過程中，曾經記錄 5 次蛇類與 1 次鼠類接近營巢地而遭受栗喉蜂虎集體以嘴喙攻擊與驅離，結果栗喉蜂虎群皆驅趕成功，天敵皆無法接近營巢地。2000 年夏季另有一次黑翅鳶(*Elanus caeruleus*)停棲於距離栗喉蜂虎營巢地約 20 m 外的電線上，與栗喉蜂虎共同停棲，但栗喉蜂虎未曾有任何驅敵行為或反應，推測黑翅鳶應該不是栗喉蜂虎的天敵。

四、討 論

全世界的鳥類大約有 90% 為一夫一妻制(至少在該繁殖季節內)，而且配偶鍵通常相當穩固(Lack 1968)。鳥類採取一夫一妻制且雙親多半是為了能共同提供對雛鳥的照顧。本研究發現，採行集體繁殖的栗喉蜂虎曾有 2 筆偶外交配行為觀察記錄，另有 1 筆紀錄為 1 隻雄性栗喉蜂虎先後餵食 2 隻栗喉蜂虎雌鳥，可能與配偶外交配行為有關。對雄鳥而言，採取偶外交配行為，本身也必須付出相當大的代價，因為在追求非配偶個體雌鳥時，無法同時兼顧自身配偶與其他雄性個體的接觸。但雄鳥必須藉其他雌性個體交配，平衡自己巢中卵可能非自身後代的可能性，而且可以增加自身後代繁殖成功的機率(Kempnaers et al. 1992)，與栗喉蜂虎同屬的白額蜂虎就具有相當類似的情形(Emlen and Wrege 1986)

有些鳥類的雌鳥會積極的拒絕其他雄鳥的求偶行為，但是有些雌鳥可能會接受 2 隻雄鳥甚至更多雄鳥的交配，而且雌鳥會讓其中部分的卵授精。對雌鳥而言，偶外交配行為產生優點有兩種假說，一種是多雄性配偶基因優點假說(Genetic benefits polyandry hypothesis)，包含卵能獲得健康狀況較佳的精子、基因較佳的精子與變異性歧異度較高的精子；另一種是多雄性配偶物質優點假說(Material benefits polyandry hypothesis)，包含子代基因來源資源的增加、增加親鳥的照顧、減少覓食的競爭者(Hoogland 1998)。家燕屬(*Hirundo*)的兩種鳥類，家燕(*Hirundo rustica*)與赤腰燕(*Hirundo daurica*)，兩種鳥類的配對行為具有明顯的差異(Birkhead et al. 1995)。由於家燕屬於集體繁殖的鳥類，每一個巢的距離相當接近，產生偶外交配行為的頻率相對提高，而且在一個繁殖週期中，集體繁殖的家燕交配次數是獨居繁殖赤腰燕的三倍，雄鳥不僅必須花費較多的能量用於配偶的護衛，而且必須釋放更多的精子增加自己精子競爭成功的機會，同時降低其他雄鳥的精子讓雌鳥授精的機會，以確保自身基因的延續。Birkhead et al. (1995)認為，集體繁殖的鳥類，為適應精子競爭的情況，因此採用較高的交尾頻率以降低雌性配偶外交配風險。

蜂虎科的成員有許多種類都具有合作生殖行為，其中紅喉蜂虎具有合作生殖的巢，幼鳥平均存活隻數為 2.7 隻，而無合作生殖行為的巢，幼鳥存活率僅有 2.3 隻(Fry 1972)；白額蜂虎無幫手協助育雛的巢，平均幼雛存活率僅有 0.44 隻/窩，由具有 1 隻幫手的巢，平均幼雛存活率提高至約 0.8 隻/窩，2 隻幫手的巢，平均幼雛存活率提高至 1.25 隻/窩，4 隻幫手的巢，平均幼雛存活率提高到約 1.7 隻/窩，超過 4 隻以上幫手的巢，平均幼雛存活率則超過 2.5 隻/窩；幫手越多的巢，餵食幼鳥的頻率也越高(Emlen and Stacey 1990)。由此可知，有幫手協助的育雛行為，由於提供食物的成鳥數量較多，幼鳥獲得餵食的機率提高，對於繁殖成功率具有重大影響。

由於 2000 年 18 巢栗喉蜂虎中有 14 巢具有幫手，2001 年 19 巢中僅有 2 巢有幫手參與繁殖，此兩年間合作生殖的比例差異相當大。根據小綠蜂虎的研究，顯示在繁殖期降雨量較低的年份，幫手出現的比例較高，可能是因為食物資源昆蟲受到降雨量減少而減少，因此需要較多的個體協助覓食餵養雛鳥的緣故(Sridhar and Karanth 1993)，至於金門的栗喉蜂虎是否為相似原因有待進一步的釐清。

由於蜂虎屬於在空中捕捉飛行昆蟲的鳥類，因此覓食技巧需要較長時間的學習與訓練(Emlen and Stacey 1990)，蜂虎屬的鳥類如白額蜂虎(Emlen and Stacey 1990)與紅喉蜂虎都具有家族性，所以除了親鳥與幫手之外，同家族成員也持續協助餵養離巢後的幼鳥(Fry 1972)。根據 2002 年的觀察，繁殖季結束後的栗喉蜂虎成小群活動，多由 1-3 隻成鳥與 2-4 隻幼鳥組成，此時期成鳥仍然提供食物餵養幼鳥，並在這段時間內讓幼鳥學習覓食技巧。但觀察資料中僅有 1 筆記錄，3 隻成鳥都有餵食幼鳥行為，代表至少有 1 隻個體為幫手，就是除親鳥以外其他的同家族個體，也參與離巢後餵養幼鳥的工作，這也是栗喉蜂虎合作生殖行為的表現之一。

同步繁殖可能與氣候變化具相關性，因為氣候(如降雨量、氣溫)的因素影響食物資源的豐富度與否，此因子對於鳥類繁殖成功率具有重要影響，因此部分鳥類同步繁殖是為了在食物資源最豐富時進入育雛階段，以提升幼鳥的存活率(Manuela 2000)。此外同步繁殖也可以降低偶外交配的機率(Johnson et al. 2001)，尤其對於集體繁殖鳥類而言，偶外交配的機會可能較高(Birkhead et al. 1995)，因此同步繁殖也可能是栗喉蜂虎雄性，減少出現非自己基因子代之風險。由於本研究發現栗喉蜂虎集中於六月底蜻蜓數量最高的時候孵化，且亦發現有偶外交配行為發生，因此栗喉蜂虎採行同步繁殖策略之原因與提升幼鳥存活率及降低偶外交配機率之關聯性，仍有待進一步研究探討。

栗喉蜂虎巢穴深入土壤中的優點在於溫溼度的穩定，而且除了人類及蛇、鼠以外，幾乎沒有天敵，在巢洞裡面進行撫育幼雛的工作，具有相當良好的安全性(Fry 2001, Emlen and Stacey 1990)。2001 年的卵孵化率與幼鳥離巢率皆高達 100%，是這一年剛好沒有天敵掠食或親鳥棄巢的特例，在 2003 年的繁殖成功追蹤上，巢失敗的比例相當高，主要是蛇與鼠類等天敵的入侵(Yuan et al. unpubl. data)。白額蜂虎每年重新挖掘巢洞，並不重複使用舊巢洞，因巢洞中的幼鳥排泄物與食繭，不僅吸引螞蟥前來覓食且可能導致病菌的感染(Emlen and Stacey 1990)。栗喉蜂虎不重複使用舊巢洞，推測原因可能相同。

由於白額蜂虎(Emlen and Stacey 1990)與栗喉蜂虎不重複使用舊巢洞，因此營巢地坡面將會因使用而減少，而金門島適合栗喉蜂虎營巢的海岸沙壁與金門層沖蝕山谷，可依靠海浪與風等自然力沖蝕或使崖壁崩落形成新的可築巢坡面，但是在人工直接或間接形成的營巢地，則無法利用自然力更新環境。金門在 1993 年解除戰地政務之後，自然環境面臨極大的開發壓力及觀光客所帶來的人為干擾，許多栗喉蜂虎過去曾經使用過的營巢地，也因而遭受到破壞甚至消失殆盡，加上自然環境逐漸減少，未來栗喉蜂虎可使用營巢環境可能逐年減少。因此加緊對栗喉蜂虎生殖生物史之研究與追蹤其在不同棲地之生殖成功，對後續提供蜂虎棲地營造或經營管理上之建議是十分迫切而重要的。

五、結 論

金門島上每年出現的夏候鳥栗喉蜂虎體色鮮豔吸引人，並擁有集體營巢、合作生殖、及偶外交配等特殊而有趣的生殖行為。然而因為人為的土地開發利用，許多蜂虎的營巢區都面臨不穩定與不確定性，因而有迫切的必要在金門國家公園的範圍內，營造一個固定的營巢區，如此才能進行長程棲地經營管理的計畫且確保棲地的品質。同時栗喉蜂虎有趣豐富的自然史也是解說教育最好的題材，後續的研究工作應持續進行。

六、誌 謝

本研究得以順利進行要特別感謝金門國家公園李前處長養盛和現任許處長文龍之鼓勵與支持，保育課蘇課長承基、陳技正玉成、莊鎮忠先生、解說課黃課長子娟、李佳沛先生等在研究期間所給予的各種協助。周民雄先生和廖東坤先生提供野外資料，台大森林系的學生們在野外工作上的協助，以及台大李玲玲老師對此論文的細心斧正，僅在此一併致謝。

本研究之部分經費來源為金門國家公園九十一年度之保育研究計畫。

七、引用文獻

- 劉小如，1999。金門國家公園鳥類生態紀錄研究，金門國家公園管理處。
- 蕭清芬，1996。金門國家公園自然及人文資源，內政部營建署。
- Birkhead, T. R., J. P. Veiga and F. Fletcher. 1995. Sperm competition and unhatched eggs in the house sparrow. *Journal of Avian Biology*. 26: 343-345.
- Burt, D. B. 2002. Social and breeding biology of bee-eater in Thailand: *Wilson Bulletin* 114: 275-279.
- Darolova, A., H. Hoi, J. Kristofik and C. Hoi. 2001. Horizontal and vertical ectoparasite transmission of three species of malophaga, and individual variation in European bee-eaters (*Merops apiaster*). *Journal of Parasitology* 87: 256-262.
- Emlen, S. T. and N. J. Demong. 1975. Adaptive significance of synchronized breeding in colonial bird: a new hypothesis. *Science* 188: 1902-1931.
- Emlen, S. T. and P. B. Stacey. 1990. Cooperative breeding in birds: long-term studies ecology and behavior. Cambridge University Press, New York.
- Emlen, S. T. and P. H. Wrege. 1986. Forced copulation and intra-specific parasitism : two cost of social living in the white-fronted bee-eater. *Z. Tierpsy* 71: 2-29.
- Fishman, M .A. , L. Stone and A. Lotem. 2003. Fertility assurance through extrapair

- fertilizations and male paternity defense. *Journal of Theoretical Biology* 221: 103-114.
- Fry, C. H. 1972. The social organization of bee-eaters (Meropidae) and cooperative breeding in hot climate bird. *Ibis* 114: 1-14.
- Fry, C. H. and K. Fry. 1992. Kingfishers, bee-eaters and rollers: a handbook. Princeton University Press, Princeton.
- Fry, C. H. 2001. Meropidae(bee-eaters). p:286-325. in J. D. Hoyo, A. Elliot & J. Sargatal., editors. *Handbook of the birds of the world*, Vol.6. Lynx Edicions, Barcelona.
- Gibbs, H. L., P. J. Weatherhead, P. T. Bosg, B.N. White, L. M. Tabak and D. J. Hoysak. 1990. Realized reproductive success of polygynous red-wing blackbirds revealed by DNA markers. *Science* 250: 1394-1397.
- Hoogland, J. L. 1998. Why do female Gunnison's prairie dogs copulate with more than one male? *Animal Behavior* 55: 351-359.
- Hoi, H. and M. HoiLeitner. 1997. An alternative route to coloniality in the bearded tit: Females pursue extra-pair fertilizations. *Behavioral Ecology* 8:113-119.
- Hoi, H., C. Hou, J. Kristofik and A. Darolova. 2002. Reproductive success decreases with colony size in the European bee-eater. *Ethology, Ecology and Evolution* 14: 99-110.
- Inglis, M., P. Galeotti and A.V. Taglianti. 1993. The diet of a coastal population of European Bee-eaters(*Merops apiaster*) compared to prey availability (Tuscany, Central Italy). *Bollettino di Zoologia* 60: 307-310.
- Johnson, L. S., J. E. Leyhe and C. Werner. 2001. The shape of eggs in different-sized clutches of the house wren (*Troglodytes aedon*). *Canadian Journal of Zoology* 79: 1527-1531.
- Kempnaers, B, G. R. Verheyen, M. von der Broeck, T. Burke, C. von Broeckhoven and A. A. Dehondt. 1992. Extra-pair paternity results from female preferences for high quality males in the blue Tit. *Nature* 357: 494-496.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Mougeot, F. and V. Bretagnolle. 2000. Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour* 60: 647-656.
- Manuela, N. 2000. New data on the Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii*) breeding biology in the Desertas Islands. *Arquipelago Life and Marine Sciences Supplement*, Azores.
- Rolland, C., E. Danchin and M. de Fraipont. 1998. The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: A comparative analysis. *American Naturalist* 151: 514-529.
- Sridhar, S. and K. P. Karanth. 1993. Helps in cooperatively breeding small green Bee-eater (*Merops orientalis*). *Current Science* 65: 489-490.
- Tella, J. L. 2002. The evolutionary transition to coloniality promotes higher blood parasitism in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 32-41.

- Tella, J. L, M. G. Forero, M. Bertellotti, J. A. Donazar, G. Blanco and O. Ceballos. 2001. Offspring body condition and immunocompetence are negatively affected by high breeding densities in a colonial seabird: a multiscale approach. *Proceedings of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268: 1455-1461.
- Weatherhead, P. J. and S. J. Sommerer. 2001. Breeding synchrony and nest predation in red-winged blackbirds. *Ecology* 82: 1632-1641.
- Wong, Z., V. Wilson, A. J. Jeffreys and S. L. Thein. 1986. Cloning a selected fragment from a human DNA “fingerprint” : Isolation of an extremely polymorphic minisatellite. *Nucleic Acids Research* 14: 4605-4616.
- Vaclav, R. 2000. Forms and variation of helping in the European Bee-eater (*Merops apiaster*). *Biologica* 55: 563-570.

Breeding Biology of Blue-tailed Bee-eaters (*Merops philipennus*) on Kinmen Island

Hsiao-Wei Yuan¹, Lee-Ping Wang² and Tzung-Su Ding³

(Manuscript received 18 February 2003 ; accepted 29 September 2003)

ABSTRACT : We studied the breeding biology of summer migrant Blue-tailed Bee-eaters (*Merops philipennus*) on Kinmen Island. Blue-tailed Bee-eaters started to arrive in Kinmen in March or April. Most of the breeding colonies were distributed on the east side of the island. Males had significant longer bill and streamer than females. Blue-tailed Bee-eaters formed monogamous pairs, some with helper(s). However, we observed a few cases of extra-pair copulation. The percentage of cooperative breeding nests varied a lot in different years. The average clutch size was 4 - 5. It took about 22 - 26 days to hatch and 20 - 24 days to fledge. Eighty three percent of the chicks hatched within 9 days indicating a synchronized breeding. Fledglings would stay with their parents to learn how to forage for a while before their fall migration.

KEYWORDS : Blue-tailed Bee-eaters, breeding biology, colonial Breeding, cooperative breeding, synchronized breeding

1. Associate Professor of Department of Forestry, National Taiwan University

2. Department of Forestry, National Taiwan University ; Corresponding author

3. Assistant Professor of Department of Forestry, National Taiwan University