

行政院農業發展委員會林務局研究計畫期終報告

計畫中文題目:水雉生殖策略對族群的影響及保育應用

計畫編號：108林發-9.1-保-36

執行期間：108年4月1日至108年12月31日

執行機構及系所：國立成功大學生命科學系

計畫主持人：李亞夫 教授

計畫參與人員：

國立成功大學生命科學系：江彥瑩、莊秉元、戴翊翎、郭育任、郭硯敏

水雉生態教育園區：李文珍

Department of Limnology, University of Pannonia, Hungary：Prof. András Liker, Dr.
Nolwenn Fresneau

中華民國 108 年 12 月 31 日

一、前言

水雉 (*Hydrophasianus chirurgus*, Pheasant-tailed Jacana) 為鴉形目 (Charadriiformes) 水雉科 (Jacanidae) 水雉屬 (*Hydrophasianus*) 內的唯一物種，主要分布於巴基斯坦到菲律賓東部島嶼間的印度馬來亞熱帶-亞熱帶地區，而台灣是牠們終年居留的北界 (劉等，2010)。由於分布區域廣大，雖然缺乏整體族群趨勢資料，水雉的保育地位在全球暫列屬不需特別關照的鳥種。然而在台灣，西部低海拔平原濕地自 1970 年代起受都市化與土地開發的需求，棲地大量喪失，加上長期慣行農業的農藥毒害，導致水雉幾乎發生區域性滅絕，因此在 1989 年被列入野生動物保育法第二級珍貴稀有的保育類動物。具體保育行動於 2000 年展開，將台南官田的 15 公頃甘蔗田營造為濕地，建立「水雉生態教育園區」並展開復育計畫。19 年間，「水雉生態教育園區」的一線工作人員無私奉獻，在政府主管機關、民間保育組織、在地農民、與志工的共同努力之下創造奇蹟，從 2000 年的 4 隻增加到 2008 年超過 200 隻 (劉等，2010)。如今園區外許多適合的水塘和菱角田也成為水雉的可能生殖棲地，大台南地區 2019 年冬季普查族群數量估計已經超過 1700 隻，並已有向外擴散到高雄、屏東、嘉義、與宜蘭等地的紀錄 (水雉生態教育園區數據，個人通訊)。水雉從面臨絕跡危機而力圖生存，如今，在官田濕地為台灣生態保育豎起一面大旗，但並不保證未來的安全。如果不是因為身型與羽色的令人驚豔留下深刻印象，水雉可能就會如其他許多較不顯眼的動、植物一般悄悄謝幕消逝，為人類不願善待土地而付出代價。另一方面，牠們獨特的生活史與行為作為大自然珍貴的演化遺產，更驗證了生物多樣性保育的重要價值。

絕大部分鳥類由雄鳥建立領域，雌、雄鳥會共同孵卵育雛，但多半雌鳥負擔較多；含水雉在內的部分涉禽與濱鳥類鳥種 (如鸕科 Scolopacidae) 卻是由雄鳥孵卵育雛 (Clutton-Brock 1988, Clutton-Brock 1991)。以水雉為例，雌鳥在四、五月間互相競爭建立生殖領域，再引導不只一隻雄鳥依序進入建立各自的活動範圍。配對成功後，雌鳥在浮水的葉子上產卵 (窩卵數約 3.7 ± 0.7 顆, 陳 2008)，此後便由雄鳥負責孵卵，約歷時 27-30 天；幼雛屬早熟型，孵化後即可行走、覓食，至 7-8 周就能飛行 (翁與王 1999)。一隻雌鳥在一個生殖季中會與多隻雄鳥配對，可能產下高達 8 巢的卵；雄鳥則可能在照顧幼雛時與原先的雌鳥再交配進行孵育下一窩，或離開原本的領域與其他雌鳥配對 (水雉生態教育園區數據，個人通訊)。

水雉展現的生物界少見的典型一妻多夫 (polyandry) 交配系統 (mating system)、雄性單獨照顧子代、及性別角色翻轉 (sex role reversal) 特性，提供演化生態上針對交配系統、性擇 (sexual selection)、與親代照顧 (parental care) 等學說發展的特例與挑戰 (Darwin 1871, Trivers 1973, Jenni 1974, Maynard Smith 1977, Clutton-Brock and Vincent 1991, Valle 1994, Owens 2002, Reding 2014)。然而，這些特性及促成這些特殊生殖模式的

生活史、生態、與社會因子及其限制 (Schamel et al. 2004)，在小族群與環境變遷下，卻可能成為影響其生存的保育關鍵 (Liker et al. 2013)。迄今，學術界尚未能完全解釋出現在這占約 1% 鳥類物種數身上的獨特生殖模式 (Ligon 1993, Emlen and Oring 1997)，而其演化機制與行為生態上的複雜展現蘊含了驗證理論的潛力。水雉科鳥類的生殖模式位於演化上雄性擔負育雛責任最重的端點，探討其演化機制更是深具挑戰的課題 (Clutton-Brock 1991)。台南官田的水雉提供了絕佳研究的機會，無可避免地引起了國際學者的關注，同時也是國內學者應積極投入研究，更深入探求我們的本土物種，以貢獻於世界的學術發展無可拖延的時刻。

二、研究目的

本研究期望瞭解促使水雉導向一妻多夫生殖系統演化的生活史、生態、與社會因子，進而探討其在水雉甚至其他以一妻多夫方式生殖的鳥類之保育關聯。本研究將針對水雉的生殖行為與個體差異，聚焦於五個主要的行為與演化問題：(1) 水雉的成鳥性別比 (adult sex ratio; ASR) 與真正參與生殖的雌-雄性別比 (operational sex ratio; OSR) 之差異程度 (Owens and Thompsons 1994)；(2) 雌-雄性別比的偏離主要發生於哪個階段、受何因子影響？(3) 影響生殖成功的因子為何、主要作用於哪個性別？(4) 雛鳥行為表現與雄鳥照顧雛鳥的性別差異；(5) 雌-雄水雉的壽命差異及影響因子；並探討(6) 這些結果在水雉乃至及其他行「一妻多夫」生殖的涉禽與濱鳥類鳥種保育上的影響及應用。針對這些問題，本研究將紀錄並監測包括雌鳥與不同雄鳥的配對頻率、雄鳥在子代照顧行為上的投入程度差異、估算個體的生殖成功率，以及收集族群的基本動態資料，例如子代與親代的性別比差異、子代與親代的死亡率及其在性別間差異、雌雄的性成熟年齡等。所得的資料將對生殖系統演化的探討有重要的貢獻，並直接有助於探討水雉的保育策略。第一年計畫主要項目為：棲地及空間特徵與生殖的關係、生殖監測、雄鳥育雛行為的追蹤觀察、與性別判定與性別比。野外工作主要由成功大學研究團隊與水雉生態教育園區協同執行，匈牙利方面亦派一名博士後研究學者 Dr. Nolwenn Fresneau 參與，詳細方法如下述。

三、材料與方法

A. 研究樣地

樣地位在台灣台南的官田水雉生態教育園區 (23°11'N, 120°19'E)，全園區總面積 15 公頃，園內水池總面積 8.79 公頃，園區的土地被嘉南大圳麻豆支線分成一期、二期兩個區塊，區域內有 11 個大小不等水池 (一期：1-4，二期：7-11)，水源來自嘉南大圳麻豆支線。池中具有多種浮葉性植物，常見的有菱角 (*Trapa Bicornis*)、白花水龍 (*Ludwigia adscendens*)、芡實 (*Euryale ferox*)、齒葉夜睡蓮 (*Nymphaea lotu*)、印度荖菜 (*Nymphoides indica*)、茭白筍 (*Zizania latifolia*)，而水池邊也有茂密植被 (水龍為主) 可

供水雉覓食、活動與躲藏，一期園區為對外開放的生態教育園區，但有設置賞鳥亭阻隔水雉視野，降低干擾；二期園區則是核心區不對外開放。

本研究依據園區內既有的水池分布劃分為十一個大池子，其中 3、4、7、8、9 池又有細分小池，總計有二十四池。又 1、2 池是對外開放且無圍籬區隔，為防止吸引過多遊客圍觀干擾復育，因此並無對此二池作行為觀察紀錄。

B. 方法 (野外工作與水雉生態教育園區協同執行)

1. 捕捉標放 採用以下方法捕捉水雉個體：

- a. 霧網: 於清晨或黃昏以霧網架設於標的池四周的田埂上等待成鳥中網予以捕捉。
- b. 池中徒手捕捉: 根據農民經驗，尚無法飛行的幼鳥可以用徒手捕捉的方式捕獲，我們嘗試以此法捕捉 6 周以上的幼鳥。方法為 2 人於岸上以單筒望遠鏡鎖定目標並指揮池中研究人員 (2-3 人) 靠近目標。幼鳥遇危險時 會潛水游走或原地潛水躲於植被之下，幸運的話可以看見或找到幼鳥潛藏的位置而將其小心地撈起。
- c. 陷阱捕捉--- 以白茅草與竹子為材料編成約 120 公分× 70 公分的草片，再將草片圍成陷阱待水雉自行走入予以捕捉。
- d. 農民捕捉自自家水田送來園區飼養。
- e. 不擅飛行隻幼鳥掉落水溝或不適生存的地點被援救捕捉，或於冬季中毒中網個體，被救援存活，釋放前接受標記。

捕捉到的成鳥或幼鳥放置於布袋中休息緩和捕捉時的壓力後，研究人員測量其喙長、翼長、跗跖長、翼刺長、及體重等型值，然後以不同排列組合的色環加上刻印有永久號碼的鋁環套於雙腿膝關節以上作為標記，並採集微量血液 (約 50~75 μ l) 供遺傳分析用。完成後檢查個體有無其他健康狀況需要處理，如一切安好則原池或另尋適合棲地釋放。

2. 生殖監測 從 3 月生殖期開始到 10 月以每周 2 次的頻度觀察園區內雌雄配對情形，並搜尋、定位所有巢位，密集監測成鳥下蛋、孵蛋、育雛等行為的每日發展直到幼鳥獨立離巢。(此部分野外工作主要由水雉生態園區執行，成大團隊派員參與支援)。

3. 雄鳥育雛行為的追蹤觀察 研究人員發現巢中有蛋之後即開始對該巢的雄鳥行為展開觀察與紀錄，觀察時間為一個小時，將雄鳥行為劃分為三方面行為，紀錄與計算雄鳥行為的時間分配，包括維持自身所需的行為 (覓食、洗澡理羽、移動、休息、拔草)，生殖行為 (築巢、求偶、交配、攻擊與對峙)，與育雛/幼行為(孵卵/護幼、警戒；表一)。雄鳥覓食時取樣紀錄啄食率 (啄食次數/60 秒)與覓食地點植被，並於長距離移動時紀錄活動位置。觀察時間區分為早上 (06:00-10:00)、中午 (10:00-14:00)、與下午 (14:00-18:00)，對同一隻雄鳥觀察時間必須在 3 時段之內均衡分配。每巢最好每天有一次觀察，當生殖

進入高峰而人手無法增加時，每巢最少在 3 天之內必須被觀察一次。觀察直到本年生殖季所有巢全部結束。

表一、行為和定義對照表

行為	行為描述
覓食	觀察個體視線低於水平面一邊行走一邊四下尋找食物，找到食物時會啄食。
警戒	頸部伸長，抬頭左右張望，有幼鳥時會發出單音拉長的警戒聲。
理毛	以喙部梳理羽毛，包含潑水洗澡。
休息	原地不動非警戒非覓食，大多時間會只以一腳站立。
移動	包含在浮水植物上以雙腳移動，和張翅飛行。
攻擊	張翅併用雙腳襲擊（會對水雉也會對其他物種），還包含兩隻水雉彼此張望對峙。
求偶	公水雉低頭平視，並翹起尾羽抖動，發短促連續叫聲。
交配	公水雉騎上母水雉背上，輕啄母鳥頸部並左右踩踏，直至生殖器結合、分開
築巢	以巢位鄰近巢材穩固巢的結構。
孵蛋	供水雉蹲坐在巢上，並將卵抱在翅膀下，中午時段會改成站在巢上為卵遮陽。另外包含雛鳥孵化後將雛鳥夾在雙翅下進行保護。
鳴叫	發出叫聲，常見的叫聲有：啞鳴、喵、啊。只記錄次數不列入時間佔比。
拔草	一邊行進一邊用喙將沿線植被拔起丟掉，非覓食非築巢，目的功能不清。

4. 棲地及空間特徵與生殖巢位的關係 自 6 月到 10 月於每月第一個星期紀錄園區內池中植被的分布狀況，與巢位生成與分布的資料配合，解析水雉築巢的空間需求與生態影響因子。

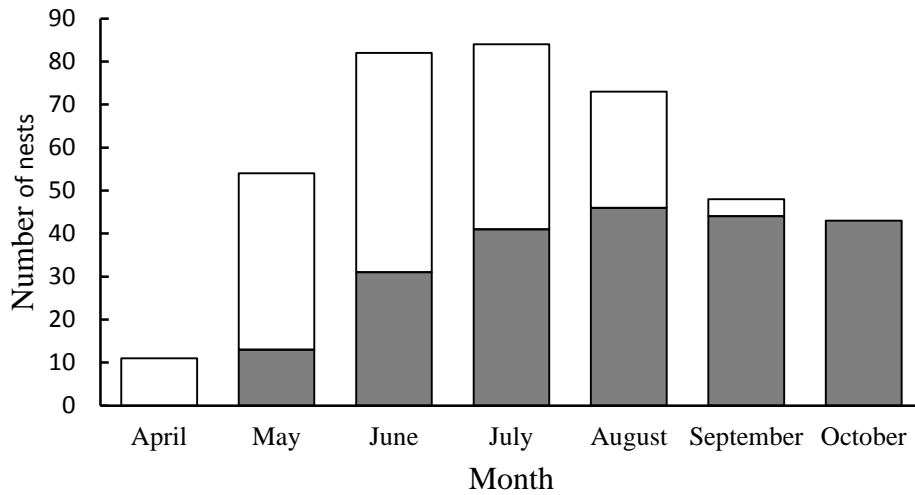
5. 族群性別比 巡視樣區尋找與紀錄水雉的活動，紀錄雌、雄鳥的數量與空間分布、領域的建立、及與環境因子的互動。納入觀察的水池將持續監測到生殖季結束。

結果

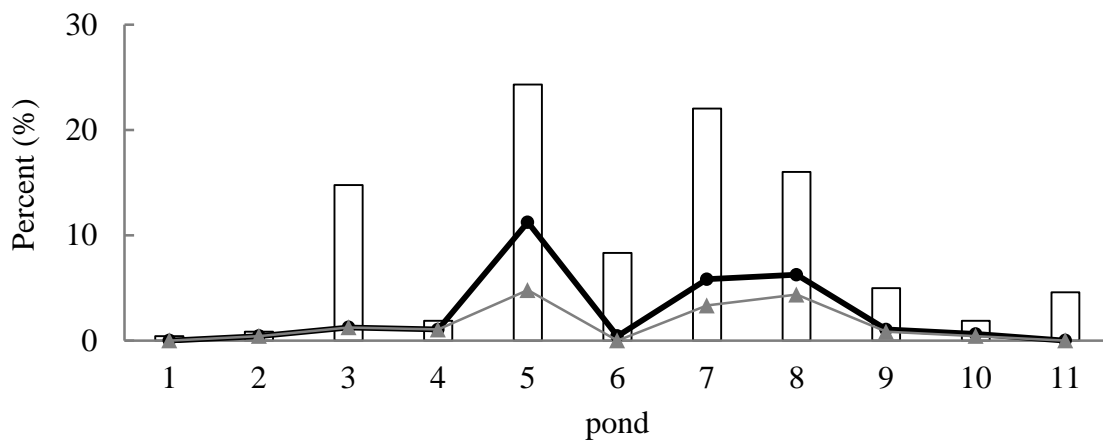
1. 捕捉標放 到 12 月 24 日為止共標放 20 隻水雉，其中 19 隻標上鋁環，1 隻因為還太小只上色環即野放。20 隻中以霧網捕捉 2 隻，徒手撈捕 3 隻，救援 15 隻。

2. 生殖監測 2019 年第一巢第一顆下蛋日為 4 月 18 日，最後一巢結束為 9 月 11 日公鳥放棄孵育，幼鳥最晚離巢的日期是 10 月 18 日最後看見已長出飛羽。園區內記錄到的總巢數 153 巢，153 巢中 52 巢成功孵出至少 1 隻雛鳥，43 巢至少有 1 隻雛鳥成功存活到換羽長成幼鳥。各月份累積的巢數在 6-7 月達到最高峰，到了 8 月之後育雛的巢數就不升反降，顯示生殖後期的成功巢數不再累積（圖一）。成鳥方面共有 41 隻母鳥，71 隻公鳥參與今年的生殖（公:母性別比 = 1.732:1）。因為雄鳥甚至雌鳥在開始孵卵之前有將蛋丟棄的行為，因此母鳥總生蛋數無法估算，以產蛋後實際進入孵巢記錄為 487 顆蛋，

平均每隻母鳥產下 11.73 顆蛋，其中成功孵化出 135 隻雛鳥（孵化率 27.7%），79 隻成功轉為幼鳥離巢（雛鳥存活率 58.5%），2019 年水雉每產下 1 顆蛋可以存活到幼鳥的機率為 0.16。平均 1 隻母鳥產生 1.93 ± 0.317 隻幼鳥，一隻公鳥產生 1.113 ± 0.162 隻幼鳥。最成功的母鳥有 7 隻幼鳥離巢獨立生活，最成功的公鳥則有 6 隻幼鳥存活。



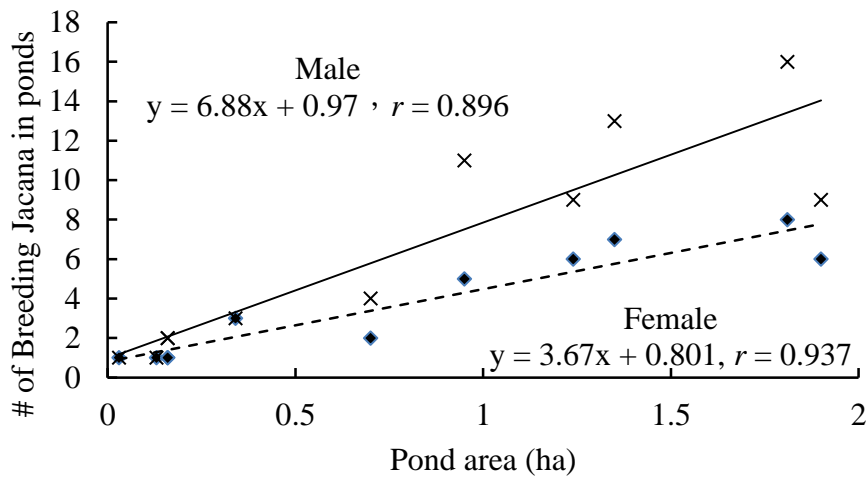
圖一、全園區各月份的累積巢數。白色柱代表孵卵的巢數，灰色柱代表育雛的巢數。



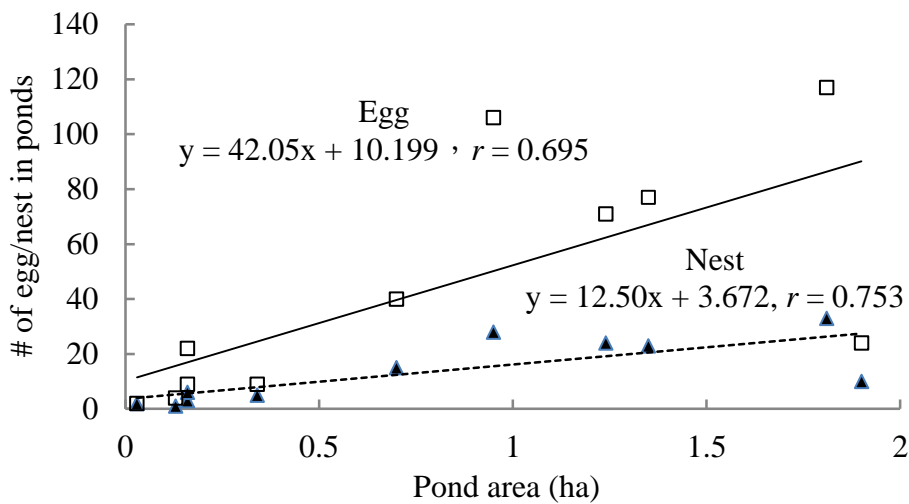
圖二、2019 年水雉生態園區內 11 個水池個別生殖狀況。長條圖：產蛋數占全部蛋數百分比；黑粗線：孵化雛鳥數百分比；灰細線：幼鳥數百分比

以園區 11 個水池分別分析其占全季生殖蛋數、雛鳥、及幼鳥比例（圖二），顯示今年生殖的主力在 5、7、與 8 池，3 個池面積占全部池面積 46.8%，產生 61.6% 的蛋數；82.96% 的雛鳥；與 75.95% 的幼鳥。分析水池面積與水雉的生殖關係發現，就如同預期的，水池愈大能容納的生殖雌鳥、生殖公鳥、產生的窩數、蛋數、雛鳥數、與幼鳥數愈多，由圖三、圖四、與圖五可見各種生殖數量與水池面積的相關係數與生殖的階段的相

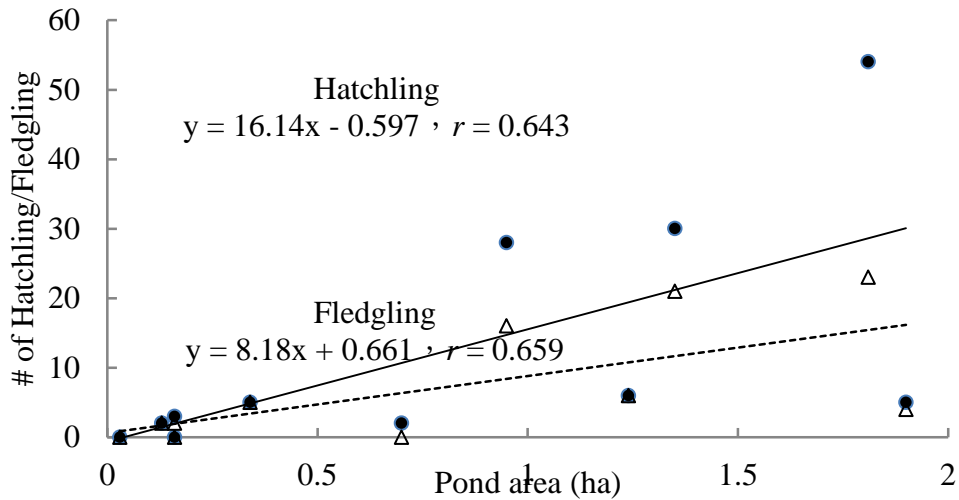
關性有下降的趨勢。以每單位面積（公頃）的各個水池能產生幾隻雛鳥與幼鳥代表水池的生殖成功密度發現，水池的面積大小與生殖密度相關性並不高，雖是正相關但在面積愈大的一端已經有下降的趨勢（圖六）。可見影響水雉生殖成功的因子在環境條件方面，水池面積只有低度的相關，水池需具某種程度的大小才能支持水雉生殖活動，但水池面積增大只能線性增加數量，對每單位面積能產生幼鳥的密度並無助益。



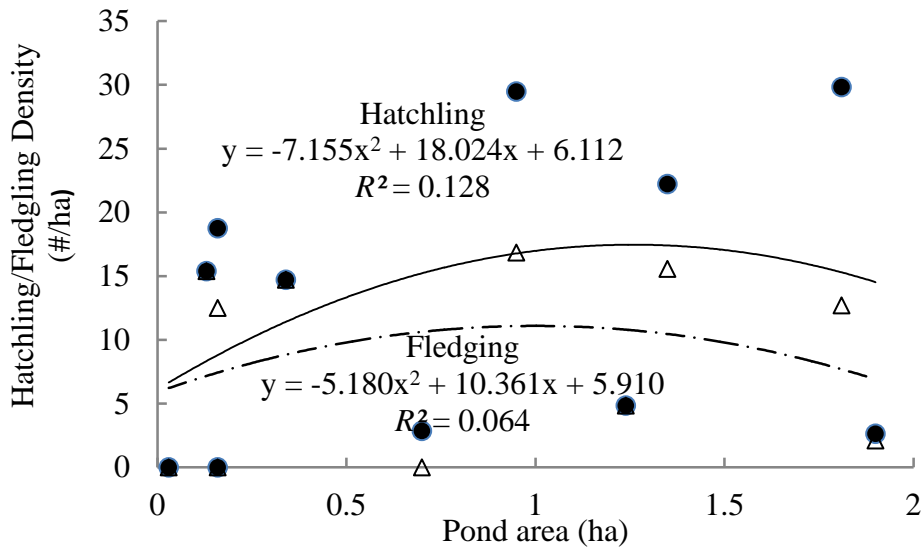
圖三、水池面積與生殖水雉數量的相關性。叉號為公鳥；菱形為雌鳥。



圖四、水池面積與容納巢數與產蛋數的相關性。空心四邊形為蛋數；三角形為巢數。

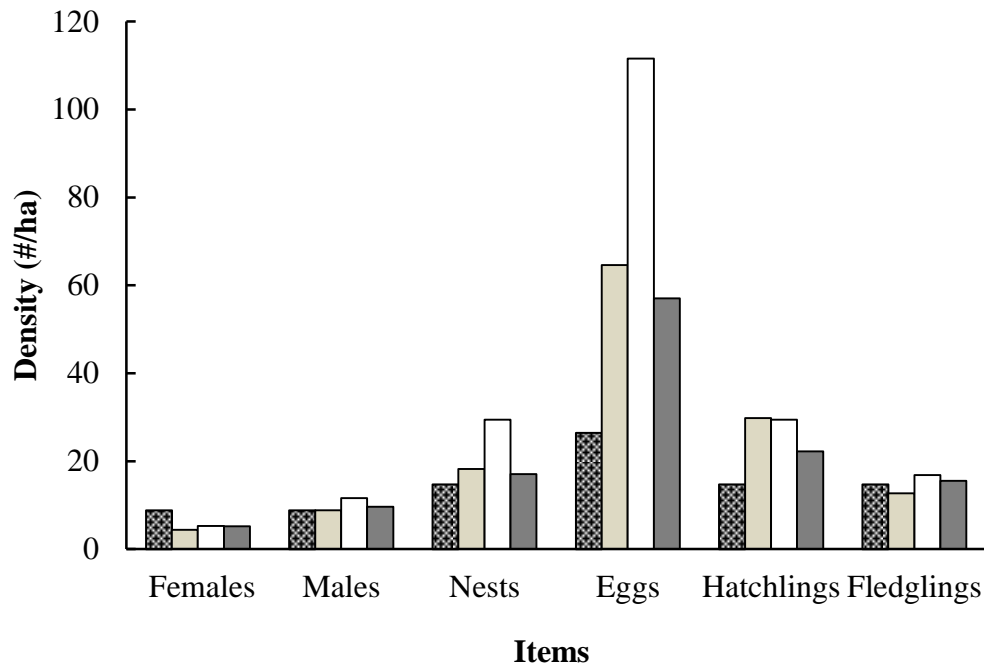


圖五、水池面積與孵化雛鳥數及出巢幼鳥數的相關性。圓形為雛鳥；三角形為幼鳥。



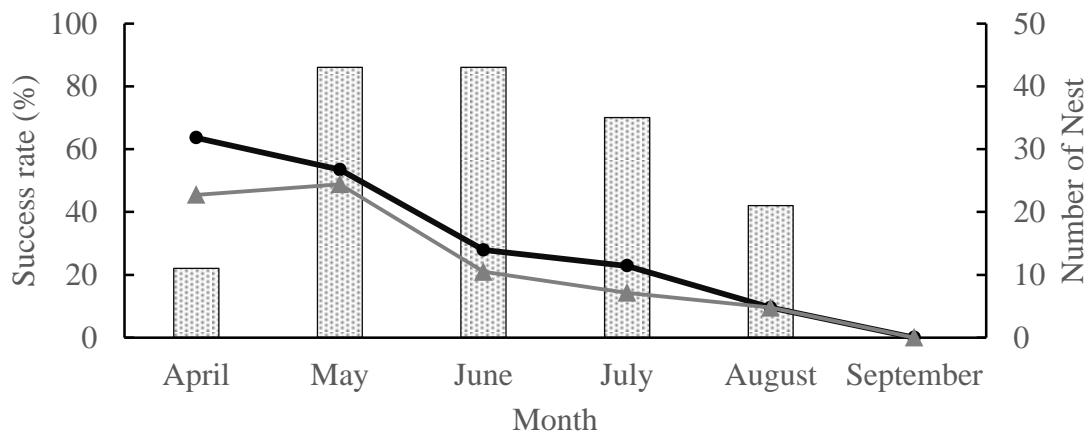
圖六、水池面積與雛鳥及幼鳥密度的關係。圓形為雛鳥；三角形為幼鳥。

因為水池大大小小面積不同很難以數字來比較，我們選擇今年較為成功的第四、第五、第七、及第八巢，將其生殖資料除以面積標準化後以密度來比較各項生殖資料顯示容納最多巢、最終產生最多幼鳥的五池經除以面積標準化之後並非最成功的水池，七池才是，七池有 5 項數據超越五池，只有雛鳥密度與五池相當。四池因面積小但卻容納了 3 隻雌鳥，為雌鳥密度最高的水池且每公頃產生的幼鳥數甚至超越五池（圖七）

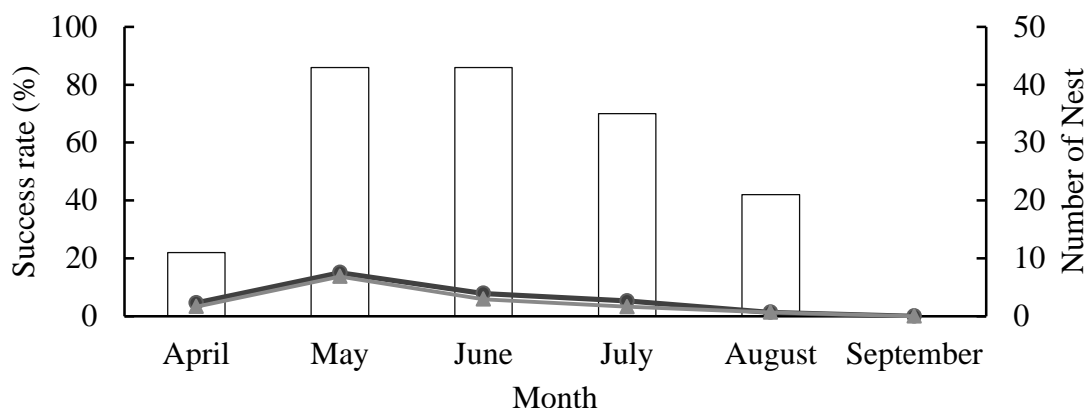


圖七、四個水池各項生殖資料的比較(每公頃容納的數量)。網底：四池；淺灰：五池；白色：七池；深灰：八池。

以月份來分析發現：5月與6月為巢起始的高峰，而越早開始的巢在孵出雛鳥及長成幼鳥的成功比例都較高，且隨著季節延遞而一路下滑，即使是6月就開始的巢成功的機率就只剩2成了(圖八)，5月因起始的巢數多又成功率高對整個生殖季有最顯著的貢獻(圖九)，數據顯示季節是影響生殖成功的重要因子。



圖八、2019年4月到9月當月起始的水雉巢數(長條圖)與其後續成功的百分比(黑線:至少一隻孵化的巢數占當月巢數百分比;灰線:至少一隻長成幼鳥的巢數占當月巢數百分比)。



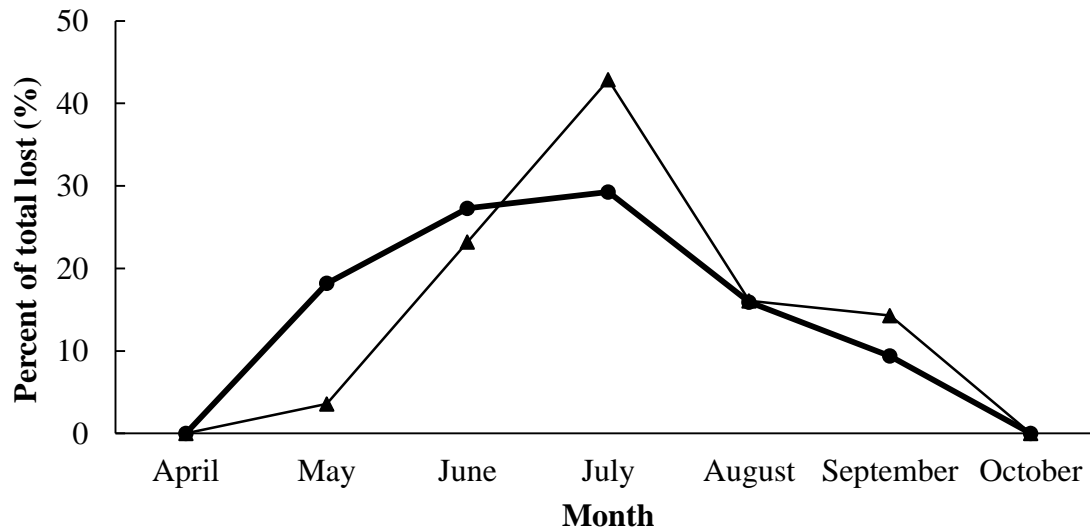
圖九、2019年4月到9月當月起始的水雉巢數(長條圖)與其後續成功占全生殖季巢數的百分比(黑線:至少一隻孵化的巢數/153巢;灰線:至少一隻長成幼鳥的巢數/153巢)。

根據每週追蹤巢數與狀況，統計出2019年園區的153巢中，只有5巢從蛋到幼鳥完全成功出巢，失蛋與失雛鳥發生在其中的148巢，共408顆蛋(87.78%)失敗無法長成幼鳥。綜合目擊事件與環境推測的因素，以總計408顆蛋未成功孵化或離巢的原因予以歸納，發現淹沒事件發生造成最大的損失，因此再細分月份做事件的統計，以及將蛋與雛鳥損失的事件分開，看影響兩種時期的原因各為何。

表二. 352顆蛋+56隻雛鳥沒有長成幼鳥的原因及其百分比

原因	定義\描述	(%)
掠食	掠食者以捕獲獵物作為食源為目的。	8.82
蛇	蛇類。	4.41
魚	池中的雜食魚類，鱧魚、土虱。	3.43
其他	無法判斷掠食者，可能是鳥類，園區可見黑翅鳶與鳳頭蒼鷹。	0.98
被破壞	蛋或雛鳥的存在安全被破壞。	44.12
親鳥	公鳥因行為直接造成蛋的失去(ex.移巢、丟蛋)。	8.58
淹水	與水有關之天候因素直接或生物因素間接改變所造成的影響。	26.23
下雨	雨水造成巢位與水位的變化或植被變動。	18.63
龜類	龜類等攀附植物而上的行為使巢沒入水中。	3.68
其他	其他影響因素，包含雛鳥活動時溺斃的狀況。	3.92
競爭	生物間的競爭互動造成結果。	9.31
種內	水雉間的競爭。	8.33
種間	與非水雉但同樣棲息環境的鳥類的領域競爭。	0.98
棄巢	公鳥對蛋放棄孵育，包括到達或未達應孵化日期。	18.14

由圖十可見蛋與雛鳥的損失皆以7月為發生的高峰，而7月的降雨天數高達20天，可推斷天氣帶來的雨水對巢位的安全性有相當程度的破壞。

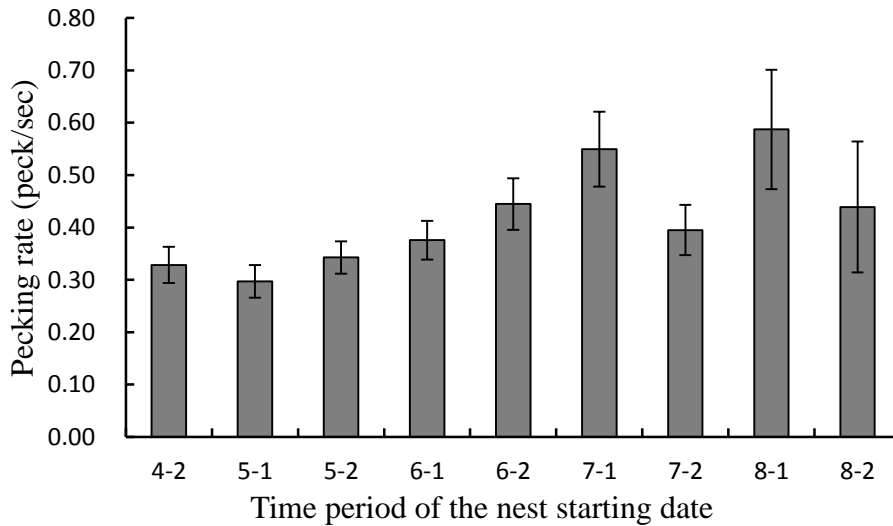


圖十、2019年園區各月份蛋與雛鳥失去佔比。黑色圓型標點為失去的352顆蛋各月分發生比例，灰色三角形標點為失去的56隻雛鳥各月分發生比例。

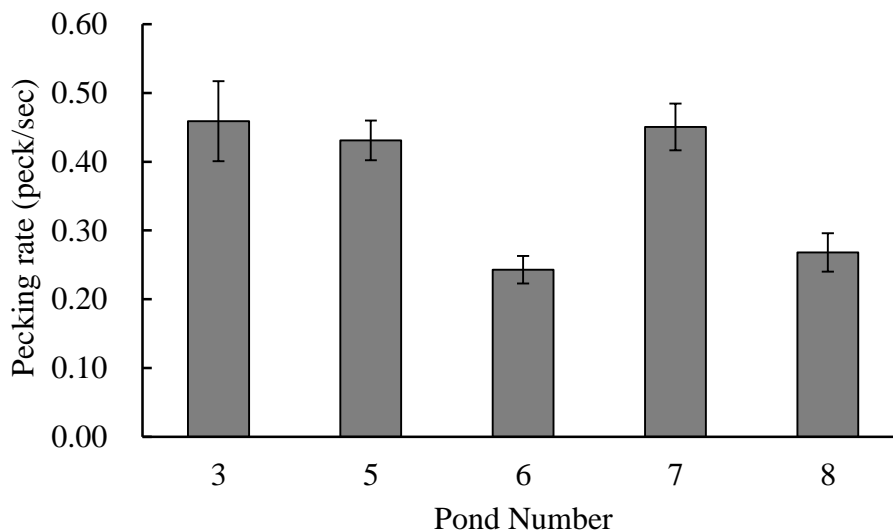
3. 雄鳥育雛行為的追蹤觀察

研究人員於親鳥配對後即開始密切注意雌鳥產蛋的日子及後續雄鳥的孵卵育雛行為，我們盡量觀察收集樣本，有些築於濃密蓮花叢中的巢不易確實觀察，迫使我們必須放棄，排除無法觀察的巢，我們共累積776筆1小時觀察紀錄，共觀察105巢水雉孵育過程，這105巢分屬於52隻雄鳥31隻雌鳥。初步分析以巢為單位，將雄鳥的孵卵育雛行為分為3個階段，分開計算：1. 孵窩前—各巢在4顆蛋（或蛋數不再增加）下滿之前，2. 孵窩期間—4顆蛋產下之日到雛鳥全部孵出之日，以及3. 育雛期—追蹤雛鳥到4個星期長出飛羽。由於人手不足，觀察以孵窩期為主，1及3期的樣本數較少。以GLMM分析覓食率及11種行為中佔據時間較多的覓食、警戒、理羽和休息（合併計算）、和孵卵（或雛鳥）等4類行為所占比例是否受巢起始的日期（雌鳥在該窩下第一顆蛋的日期，自4月後半到8月底，每15天分為1組）、巢所在的水池（5個水池納入分析，水池為隨機因素）、和巢的階段的影響，以及雄鳥的行為表現是否在成功和失敗的巢間顯出差異（分為3組；0：蛋失去或沒有孵出，1：孵出雛鳥蛋雛鳥沒有成功離巢，2：成功離巢）。結果發現：雄鳥的啄食率受巢的起始日（ $F = 3.18, p = 0.002$ ）、巢所在的水池（ $F = 2.48, p = 0.002$ ）、與巢的階段的影響（ $F = 3.67, p = 0.03$ ），但3組不同成功狀態的巢之間雄鳥的啄

食率沒有差異 ($F = 1.88, p = 0.16$)。Tucky test 進一步分析顯示：帶雛鳥的雄鳥啄食率 ($0.3 \pm 0.02, N = 25$) 顯著低於孵卵前期 ($0.43 \pm 0.04, N = 49$) 與孵卵中 ($0.42 \pm 0.03, N = 91$) 的雄鳥 ($p < 0.05$)；較早起始巢的雄鳥啄食率有低於後期的趨勢(4月後期到5月後期顯著低於七月與8月前期，圖十一)。



圖十一、雄鳥孵卵育雛期間平均啄食率與巢起始日期的關係。4-2 代表 4 月的後半月；5-1 代表 5 月前半月，依此類推。Tucky test 顯示雄鳥於季節早期 (4-2 到 5-2) 開始孵卵者啄食率顯著 ($p < 0.05$) 低於後期 (7-1 與 8-1)。

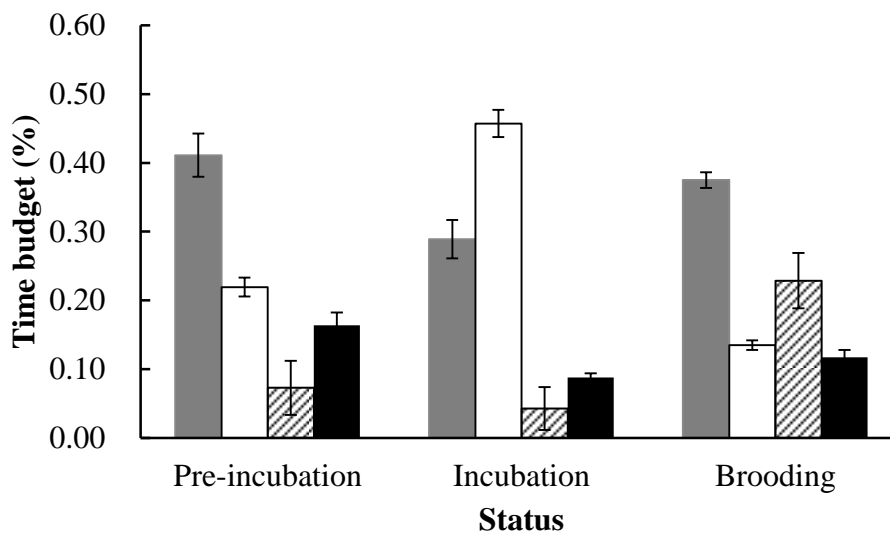


圖十二、雄鳥在不同水池的啄食率。

每個水池有不同的大小與植被，詳細比較築巢地點(池子)是否影響雄鳥啄食率發現，

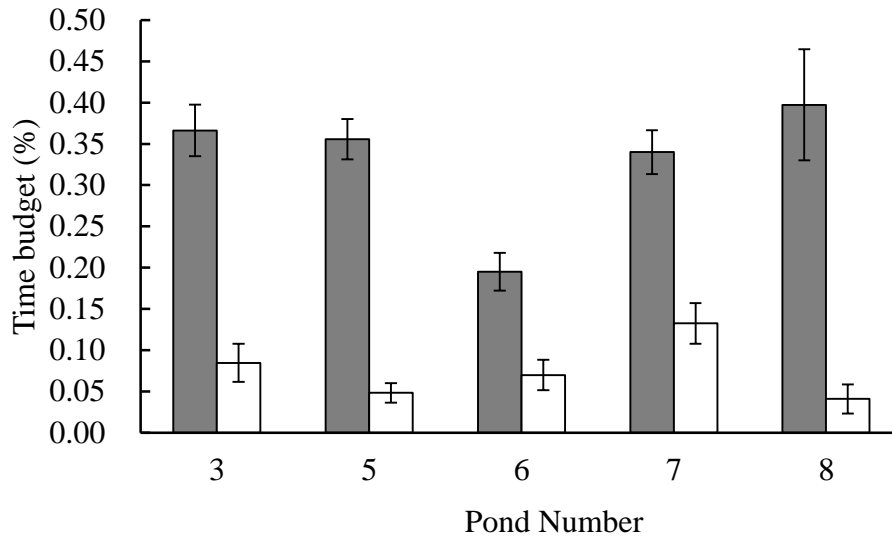
6 池雄鳥的啄食率顯著 (Tucky test, $p < 0.05$) 低於 3、5、和 7 池。其中我們將 4、10、和 11 池數據剔除，因這 3 池各只有 1 隻雄鳥築巢提供數據，雄鳥在其他 5 個池子啄食率見圖十二。

雄鳥花在前述 4 類行為的時間平均達總時間的 86.1%，初步分析的結果證實雄鳥在不同的育雛階段會有相對的改變，孵卵期雄鳥花超過 45% 的時間待在巢中孵卵 ($F = 58.27$, $p < 0.001$)，在其他 2 個階段則花大部分時間覓食 ($F = 12.71$, $p < 0.001$)，警戒行為則是在帶雛鳥階段顯著地增加 ($F = 36.95$, $p < 0.001$)，理羽與休息則在窩卵數還未達到之前較高 ($F = 12.06$, $p < 0.001$)；圖十三)。行為時間分配與巢的起始時間無關除了 5 月後半開始孵卵的雄鳥顯著花了較 6 月後期的雄鳥叫多間覓食，但整體在季節上沒有趨勢。



圖十三、雄鳥在 3 個子代照顧的階段的時間分配。灰長條=覓食，空心長條=孵卵，斜紋長條=警戒，黑長條=理羽加休息。

雄鳥的時間分配在各池間只有覓食 ($F = 2.27$, $p = 0.03$) 與警戒 ($F = 3.88$, $p < 0.001$) 顯出差異，其他 2 類行為沒有差異。Tucky-test 兩兩比較結果發現 6 池雄鳥的覓食率顯著低於其他 4 池 ($p < 0.05$)，5 池的警戒時間少於 7 池 ($p < 0.05$)；圖十四)。



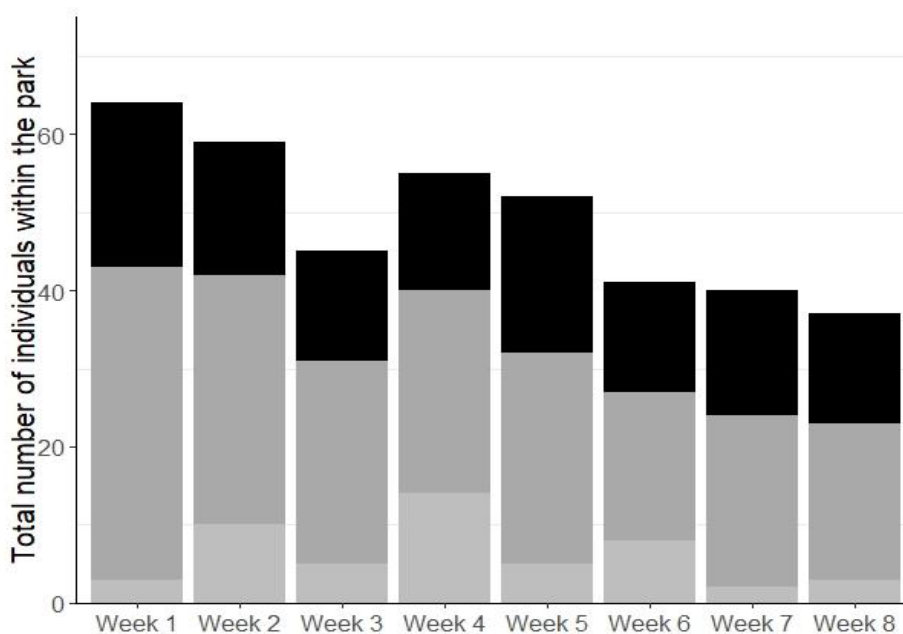
圖十四、雄鳥的覓食(灰長條)與警戒(空長條)時間分配在各池之間的差異。

4. 棲地及空間特徵與生殖巢位的關係

此部分的數據包含大量圖像資料尚無法於短時間之內處理與分析完成。

5. 族群性別比

自7月16日到9月中調查園區內水雉族群性別數量如(圖十五)，數量隨季節演遞有下降的趨勢，計算族群性別比為雌/雄鳥 = 0.63 [0.60, 0.66] (CI, 95%)。



圖十五、園區內水雉族群自7月後半到9月前半8周內數量變化。(淺灰色為無法分辨性別個體；深灰為雄鳥；黑色為雌鳥。

討論

繫放是計畫第一年度最重要的工作，結果經過多次的努力發現是最困難的一環。霧網在四周空曠的水域之上沒有視覺掩蔽，視力與飛行能力俱佳的鳥類幾乎不會中網。針對幼鳥的直接捕撈方法耗費大量人力，雖漸漸能夠掌握訣竅，為了保護雛鳥的安全往往必須在限定時間內放棄，以免給予雛鳥過大過久的壓力，效率依然過低。因此，今年成功繫放的水雉大多因救援而獲得。這項難題是後續計畫必須積極克服的重點。

我們以空間與時間 2 個軸線來探討水雉的生殖策略。2019 年生殖季園區內大大小小的水池都有水雉嘗試在其間生殖，最小的 1 號池 (0.03 公頃) 吸引 1 公 1 母，共築了 2 個巢，生了 2 個蛋，但都失敗了。往年也都有水雉做此嘗試，也都失敗，無法確認失敗的原因，但是可以確認是如此大小的水池已經通過水雉的選擇巢位的標準，只是其他的條件仍使 1 號池無法支持後續的發展。次小面積相仿的水池有 2 號 (0.13 公頃)、10 號 (0.16 公頃)、和 11 號 (0.16 公頃)，已各能容納 1 雌 2 雄生殖，2 號與 11 號已有幼鳥出巢，可見先不細究其他因子的影響，約莫 0.15 公頃大小的水池面積已經可以支持水雉生殖並展現一妻多夫的行為。更大的水池可以容納更多的成鳥建立領域，全園區平均每一隻雌鳥佔據 0.19 ± 0.03 公頃水池面積；雄鳥則佔據 0.11 ± 0.01 公頃面積。

由圖七可知，以水池面積為考慮，七池的生殖產能有最高的效率。比較七池與五池的差異，最明顯的是五池為一接近方型的大水池；七池整體呈長方形，且以小土堤分割成 4 個小水池，4 個小水池只有 7-1 池容納 2 隻雌鳥，其餘 3 池各有一隻雌鳥生殖。五池將近 2 倍的面積，但並沒有因為未分割可以因領域部分重疊而容納更多的成鳥進入生殖，密度反而降低，雌鳥與雄鳥的平均領域面積皆高於七池的成鳥。在七池生殖的水雉有最高的產蛋密度，但在雛鳥孵化時降到與五池的雛鳥密度相近，顯示七池孵化率低，我們推測應與人為干擾程度有關，五池因位於一期園區內，賞鳥牆的設置將人為干擾擋於牆外，七池雖位於二期沒有遊客，但因工作與研究人員的進出仍不可避免地受到干擾，這項推論可由七池的雄鳥明顯花更多的時間警戒得到支持。但最終七池的幼鳥出巢密度仍稍高於五池，應與水池的形狀有關。

七池長方形且有分割使得水岸邊對比池面積的比例較高，池邊往往長有較高的植被可供雛鳥躲藏，這點可由觀察雛或幼鳥常常在池邊活動得到支持。在五池較中央位置孵化的雛鳥如要靠到水邊可能必須經過其他公鳥的領域，多年來針對水雉的行為觀察可以證實雌鳥建立大的生殖領域以掌握生殖資源 (Tarboton 1995)，而雄鳥在其間建立各自的育雛領域。比鄰的雄鳥與幼雛都不能跨越彼此的界線，否則會受到強烈的攻擊 (李文珍個人通訊)，但是領域中如果沒有較高的植被則又容易成為掠食者的目標，可能造成五池的雛鳥死亡率較高。四池與八池的幼鳥出巢密度都較五池高可能有賴於水池形狀 (四池為長條型) 與植被高度 (八池多莖白筍與荷花) 所提供的益處。因此理想的水池要有

適當的分隔，相同的面積經適當的分割反而可以容納更多生殖成鳥，創造出較長的岸邊或適當栽植可供幼鳥躲藏的植被可以提高幼鳥長大出巢的機率，當然盡量減少生殖期的人為干擾是絕對該努力的。

在生殖時間方面，結果很清楚地顯示盡早生殖是非常重要的生殖策略，四月五月下第1顆蛋的巢有超過百分之四十的機率至少有1隻幼鳥出巢，到了六月只剩二十的機率，以後每下愈況。原因可能肇因於天氣，七月共20天的大雨使成鳥與雛鳥的能量供應與巢中卵的保溫都成為艱困的挑戰，越早孵出的雛鳥越能儲存夠多的能量支撐過去。拉長的雨日可能也造成預期中第二波的生殖高峰沒有出現，雌鳥如果在關鍵時刻沒有得到足夠的能量補充，可能無法繼續產卵或產下質量夠好的蛋，造成蛋無法孵化或雛鳥孵化時體重過輕，更降低雛鳥存活的機率。但是，從雌鳥的能量供應來考慮，即使生蛋期間雌鳥能及時補充能量，母鳥生的蛋也仍然可能隨時間越晚已經消耗越多而越輕，雛鳥的存活受得到母鳥供應於蛋中的營養和能量影響而可能原本就會有下降的趨勢，天氣因子也只是加重了晚期開始生殖的失敗機率。

蛋的大小與存活率也可能是造成性別比偏離的原因，例如雌海鷗能在一季中產下相當數量的蛋以補充蛋的損失，研究發現，海鷗的蛋越生越小，性別也越偏雌性 (Nager et al. 1999)。雖然雌鳥如何調整蛋的性別的生理機制還是個謎，有許多研究結果支持天擇偏好生體狀況較佳的雌鳥產生雖需較大投資但有較高生殖成功的性別之後代 (maternal condition advantage, Trivers and Willard 1973)。以上述的例子來看，需要投資較大的性別為雄性。但在性別角色翻轉的水雉來說，生產女兒比兒子能產生更多的第三代，雌水雉是否在季節初身體能量較佳時調整蛋的性別偏向雌性；季節末身體能量低時偏向體型小須能較少的雄性 (Howe 1977)? 或者，雌鳥不能控制蛋的性別，期初產下的蛋因質量高不論雌雄都有高的存活率，後期較小的蛋不足以提供較大的雌雛生長所需，加上沒有足夠的時間長到一定的大小，使得雌性雛鳥的存活率較低，也可能造成性別比的偏離 (West and Sheldon 2002)。

無可否認的，漫長雨季與颱風季確實明顯地關連到蛋 (29.3%) 與雛鳥 (42.8%) 死亡的高峰，與水有關的死亡因子也造成最嚴重的後果 (全季死亡數 26.23%)，甚至連龜類也因而成為無心的破壞者。其次蛋或巢本身的問題，包括蛋被放棄繼續孵 (可能是已死亡)、雄鳥主動丟蛋(無法確認親權)、或移巢 (巢位變得不適宜) 所損失的蛋就高達 26.72%，再加上競爭與掠食的損失，使得1顆蛋被產出能存活的機率只有 0.16，對雌鳥來說要產下7顆蛋才有機會獲得一隻幼鳥。本季產蛋最多的雌鳥 (7B) 共產下31顆蛋 (孵化8隻雛鳥長成4隻幼鳥)，以平均1顆蛋 11.7 ± 1 克，雌鳥體重 190-250 克計算，20顆蛋約莫相當體重，7B 產下自己體重的 1.5 倍重量的蛋，在能量獲得與轉換上是巨大挑戰。41隻雌鳥中有7隻產蛋超過20顆，平均 11.73 顆。看來閒閒沒事站在池邊的母鳥，

其實正進行不凡的生理反應過程，一妻多夫的代價對雌鳥來說是非常沉重的。

這損失的蛋中有至少 13% (46 顆) 歸因於雄鳥把蛋直接丟棄，或與其他公鳥競爭巢位而被破壞掉落水中，這些行為顯示性別之間的衝突，配偶中雌鳥的生殖利益與雄鳥的生殖利益並不完全一致 (Darwin 1871, Hamilton 1990, Clutton-Brock and Vincent 1991)，雄鳥為確保所孵的蛋為自己的基因或爭奪地盤而被演化所選擇的行為，卻是以雌鳥的能量損失為代價。但是丟蛋僅能防止孵育別隻雄鳥的後代卻無法獲得生殖成功，必須獲得自己的蛋才是生殖成功的起點，雌-雄之間如何平衡利益衝突，雄鳥丟蛋與不丟蛋之間如何抉擇，雄鳥是否依循某種線索作為行為準則，則是未來探討一妻多夫演化機制重要的一環。

雄鳥在孵卵期相對於前後 2 個階段的確減少覓食時間坐在巢上孵卵，而警戒時間在雛鳥開始探索世界時相對地增加了，整體來看，雄鳥對子代直接投注的時間(孵蛋或護雛加上警戒)在孵卵時最高，平均約 46%。休息與理羽的行為在孵卵期雖明顯低於前期，但是雄鳥仍有時間打理儀容並小憩片刻顯示覓食時間的降低應該不會造成能量上的緊迫。因此，即使是獨立孵巢，對雄鳥不致造成能量上的壓力。我們的數據也顯示雄鳥用在孵巢所花時間的差異與雛鳥能否成功孵化並無影響，證實水雉在卵與雛鳥階段並不需高程度的親代照顧，使得雌鳥卸下育雛工作成為可能。但是，雄鳥的努力程度與子代的存活間的關係需要更多的數據與更仔細的分析來證實。

水雉諸多獨特的行為與生殖模式吸引大眾目光及演化生態學家廣泛的興趣。一牆之隔外的水雉大方地展現行為，看似唾手可得，卻帶給研究者很大的困難。本年度 8 個月的工作我們對有利於水雉生殖的棲地條件提供初步的數據結果，對死亡事件有深入的歸納分析，對雄鳥的親代照顧行為有詳細的紀錄與初步的結果分析。數據仍需更深入的分析，更多資料的累積與發掘新的假說為未來努力的方向。

七、引用文獻

- Clutton-Brock, T.H. 1988. Reproductive success. The Univ. Chicago Press, Illinois.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. The evolution of parental care. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- Clutton-Brock, T.H., and Vincent, A.C.J. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351:58-60.
- Darwin, C. 1871. The decent of man and selection in relation to sex. London.
- Emlen, S.T. and Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Hamilton, W.D. 1990. Mate choice near or far. *Am. Zool.* 30:341-352.
- Howe, H.F. 1977. Sex-ratio adjustment in the Common grackle. *Science* 198:744-746.

- Jenni, D.A. 1974. The evolution of avian polyandry. *Am. Zool.* 14:129-144.
- Ligon, J.D. 1993. The role of phylogenetic history in the evolution of contemporary avian mating and parental care systems. *Current Ornithol.* 10:1-46.
- Liker, A., Freckleton, R.P., and Székely, T. 2013. The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. *Nature Communications* 4:1587.
- Maynard Smith, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.* 25:1-9.
- Nager, R.G., Monaghan, P., Griffiths, R., Houston, D.C., and Dawson, R. 1999. Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *PNAS* 96:570-573.
- Owens, I.P.F. and Thompson, D.B.A. 1994. Sex differences, sex ratios and sex roles. *Proc. Roy. Soc. B*258: 93-99.
- Owens, I. P. F. 2002. Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philo. Trans. Roy. Soc. Lond. B*357:283-293.
- Reding, L. 2014. Increased hatching success as a direct benefit of polyandry in birds. *Evolution* 69:264-270.
- Schamel, D., Tracy, D.M., and Lank, D.B. 2004. Male mate choice, male availability and egg production as limitations on polyandry in the red-necked phalarope. *Anim. Behav.* 67:847-853.
- Tarboton, W.R. 1995. Polyandry in the African jacana: the roles of male dominance and rate of clutch loss. *Ostrich* 60:49-60.
- Trivers, R.L. and Willard, D.E. 1973. Natural selection of Parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90-92.
- Valle, C.A. 1994. Parental Role-reversed polyandry and Paternity. *Auk* 111:476-478.
- West, S.A. and Sheldon, B.C. 2002. Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science* 295: 1685-1688.
- 陳德治 · 2008 · 台灣水雉的生殖生物學 · 國立台灣大學博士論文。
- 翁榮炫、王建平 · 1999 · 水雉的生殖生物學研究 · 第二屆鳥類研討會論文集 · 中華民國野鳥學會 · 台北。
- 劉小如、丁宗蘇、方偉宏、林文宏、蔡牧起、顏重威 · 2010 · 台灣鳥類誌 · 行政院農業委員會林務局 · 台北。