

陽明山五色鳥(*Megalaima nuchalis*)繁殖生物學

葛兆年¹，羅英元²，許詩涵¹，鄭惟仁¹，黃尹宣¹，黃文伯^{3,4}

¹林業試驗所森林保護組；²特有生物研究保育中心動物組；³國立臺南大學生態科學與技術學系；

⁴通訊作者 E-mail: wenbehwang@mail.nutn.edu.tw

[摘要] 本研究於 2011 年調查陽明山五色鳥(*Megalaima nuchalis*)的繁殖生物學，共記錄 13 對五色鳥的繁殖表現。五色鳥繁殖期始自 5 月初，於 9 月末結束，繁殖開始日略為延後可能與 1 月及 3 月的低溫有關。每對平均窩次數為 1.5 次，窩卵數 3.7 顆，孵化期 13.9 天，孵化率 83.9%，育雛期 30.6 天，離巢率 40.4%。被掠食為卵孵化及幼鳥離巢之失敗主因，蛇類應為主要掠食者，幼鳥被掠食比卵多(26:8)。親鳥餵食在巢幼鳥頻率為每小時 4.2 次，餵食以昆蟲及果實為主，所佔餵食比例各為 61.3%及 36.4%，且不論育雛前或後期，昆蟲皆多於果實，直翅目、竹節蟲目及半翅目佔所有昆蟲之 50%，以竹節蟲類最多。

關鍵字：五色鳥、繁殖生物學、掠食、幼鳥食物、陽明山

Breeding Biology of the Taiwan Barbet (*Megalaima nuchalis*) in Yang-Ming Mountain

Chao-Nien Koh¹, Ying-Yuan Luo², Shih-Han Hsu¹, Wen-Jen Cheng¹, Yin-Hsiang Huang¹ and Wenbe Hwang^{3,4}

¹Department of Forest Protection, Taiwan Forestry Research Institute, Taipei; ²Division of Zoology, Endemic Species Research Institute, Nantou; ³Department of Ecoscience and Ecotechnology, National University of Tainan; ⁴Corresponding author E-mail: wenbehwang@mail.nutn.edu.tw

ABSTRACT We studied the breeding biology of the Taiwan barbet (*Megalaima nuchalis*) in Yang-Ming Mountain and recorded the breeding performances of thirteen pairs during the 2011 breeding season. The breeding season of Taiwan barbet began in early May and ended in late September. The late start compared to other years could be attributed to the lower temperatures in January and March of 2011. The breeding pairs produced a mean of 1.5 broods and had a mean clutch size of 3.7 eggs. The mean incubation period was 13.9 days and the nestling period was 30.6 days. The rate of egg hatching success and fledgling success were 83.9% and 40.4%, respectively. Predation was the major reason for failures of egg-hatching and fledgling mortality, and snakes are suspected to be the main predator. More fledglings than eggs (26:8) were supposed to be predated. The mean food provision rate was 4.2 times per hour. Insects and fruits were the major food items for the nestlings, and each accounted for 61.3% and 36.4% of the entire food, respectively. The parents fed more insects than fruits to their nestlings in both of the first and the last halves of the nestling period. Half of the insects provided to the nestlings were Orthoptera, Phasmida and Hemiptera. Stick insects were the most common food.

Keywords: Taiwan barbet, breeding biology, predation, nestling food, Yang-Ming Mountain

前言

五色鳥屬於鬚鴛科(Capitonidae)、擬鴛屬(*Megalaima*)，是臺灣特有種(Feinstain *et al.* 2008)，廣泛分布於全臺中、低海拔，常見於闊葉林及都市綠地之樹冠層(Koh and Lu 2009, Lin *et al.* 2010)。體色為翠綠色具有良好的保護色，當靜立於茂密枝葉間時，很難被發現。公母鳥外貌無明顯差異，其喙大而有力，有兩隻腳趾向後，可以攀附在樹上打洞做巢，為臺灣少數的一級巢洞者(primary cavity nester)。枯立木及生立木上的枯枝是五色鳥最常做巢的部位，樹木的乾枯部位可能影響五色鳥對巢洞位置的選擇(Koh and Lu 2009)。但都市綠地常因景觀美化及病蟲害等問題將枯木清除，造成五色鳥賴以棲息及繁殖的枯立木及枯枝日益消失(Short and Horne 2001)；而寵物市場對五色鳥的需求(Lin *et al.* 2010)亦會影響其野外族群量，故五色鳥族群及其繁殖確實受到人為干擾。

人工綠地如公園、校園等常見五色鳥，故以往研究五色鳥在人工綠地較多(Koh and Lu 2009, Lin *et al.* 2010, 張心怡 2010)，對生活於大面積森林中五色鳥的研究反而比較少(何玉蟬 1990)。Lin 等(2010)曾發現臺北植物園的五色鳥在繁殖期有偏低的卵孵化率及幼鳥離巢率，這可能與都市鳥類的繁殖受遊客餵食、棲地結構、疾病、寄生蟲、污染、人工光源等影響而有異於自然環境下的表現(Chamberlain *et al.* 2009)有關。而且臺北植物園的五色鳥與同屬其他擬啄木鳥相較，育雛期較短，可能與繁殖成功率較低、窩次數較多，以及幼鳥有穩定的昆蟲食物有關(Lin *et al.* 2010)，為了進一步探究其可能原因，有必要在較少人類干擾的環境中，研究取得較基礎的繁殖生物學資料。

何玉蟬(1990)在陽明山之童軍陽明山活動中心及二子坪調查五色鳥的生殖行為，在兩區各記錄 146 及 137 隻次，並發現 14 個巢，以童軍中心密度較高，每公頃 1.6 個巢。陽明山

區五色鳥自 3 月底開始築巢，6 至 7 月為繁殖高峰，8 月下旬繁殖活動結束，育雛期自餵食起至幼鳥離巢約 32 天，推測 1 窩幼鳥約為 3-4 隻，並觀察到親鳥餵食螳螂、金龜子、竹節蟲、以及紅楠、山櫻花果實給巢內幼鳥；但有關繁殖成功率、繁殖失敗原因等並未調查及探討。除此之外，並沒有任何五色鳥的繁殖調查研究，因此目前確實缺乏這些地區五色鳥繁殖生物學的基礎資料。

本研究目的在於了解山區森林中(以陽明山為例)五色鳥族群的繁殖生物學，包括窩卵數、孵化率、幼鳥數、幼鳥離巢率、孵卵期、育雛期等繁殖特徵值，以及探討繁殖失敗原因，以建立五色鳥基礎繁殖生物學資料。

材料與方法

一、樣區設置

選定中華民國童軍陽明山活動中心(以下簡稱童軍中心)為調查樣區，因該區在陽明山區，環境自然，人類干擾少，地形平坦易於步行追蹤調查，且有穩定五色鳥族群棲息(何玉蟬 1990)。童軍中心在陽明山國家公園區內陽明山國家公園管理處以北(E121.54808333, N25.15825)，占地 6.03 公頃，海拔約 520 至 570m，區域內部分規劃為露營、住宿及戶外教學等活動用地。本區氣候屬濕潤型，降雨日數多，平均每月累積雨量約 365.8 mm，其中又以 9 月最多，達 717.4 mm；平均溫度約 18.6°C，最高溫出現在 7 月(24.8°C)，最低溫則出現在 1 月(11.8°C)(中央氣象局竹子湖測候站自 1981 至 2010 年資料統計)。區內主要樹種為相思樹及紅楠、青剛櫟等該區域之原生優勢物種，另外尚有柳杉、杜鵑及楓香等人工栽植樹種。

二、巢洞尋找及觀察記錄五色鳥繁殖表現

於 2 月接近五色鳥繁殖期開始，在樣區以步行方式尋找五色鳥個體及其巢洞。以望遠鏡觀察五色鳥求偶鳴叫、領域宣示、打洞等繁殖

行為，並以此為依據，尋找其巢洞位置。

尋獲巢洞後記錄位置並定期以連接於長桿上之針孔型內視鏡觀察巢洞內變化及五色鳥利用巢洞的情形；若有繁殖，則觀察並記錄產卵日數、窩卵數、幼鳥孵出日、幼鳥成長情形等，另外以監視器材輔助，追蹤五色鳥繁殖失敗的原因。幼鳥離巢日、離巢數及親鳥清理巢洞等行為則以望遠鏡在不干擾其活動之距離下觀察並記錄之。

三、捕捉繫放

為辨識不同個體之親鳥，於幼鳥離巢前 2 週，在巢附近等候親鳥回巢餵食後，在巢洞口架網捕捉飛出之親鳥，將捕獲個體繫上金屬環及色環、測量形質、抽血並拍照。

四、育雛期餵食觀察

於幼鳥孵出後，在不干擾五色鳥親鳥餵食的距離下，以雙筒及單筒望遠鏡進行餵食觀察，記錄親鳥每小時餵食幼鳥之次數、食物種類、餵食親鳥個體等，將育雛期以幼鳥 15 日齡為界線，分為餵食前期及後期分別記錄之。每次觀察 2 小時，約於早上 8:15-10:15 進行，此為五色鳥覓食活動頻繁時刻。

五、資料分析

取得資料皆由 Microsoft Excel 建檔後再進行統計分析。將親鳥餵食食物種類分為昆蟲、果實及無法辨識物等 3 類，昆蟲、果實及無法辨識物之餵食比例由各類食物之餵食次數佔總次數得之。以 Mann-Whitney U test 比較上述不同食物類別之餵食頻率及比例之差異。所有測量值以平均值±標準偏差表示。

結果

一、繁殖期、窩次數、窩卵數

自 2011 年 2 月開始在童軍中心觀察，2-3 月極少聽到五色鳥鳴叫，3 月 31 日首次發現五色鳥在啄樹洞，4 月鳴叫聲增多。至 5 月 5

日發現產下第 1 顆卵，有 1 巢雖未觀察到產卵，但其 4 顆卵在 5 月 18 日破殼，推估其產卵日約為 5 月 4 日，至 9 月 24 日為最後 1 隻幼鳥離巢，故此處之繁殖季約 144 日。期間共有 13 對五色鳥配對繁殖，其中 8 對產 1 窩，4 對產 2 窩，1 對產 3 窩，共有 19 窩繁殖記錄，平均每對窩次數為 1.5 ± 0.7 窩(1-3 窩，表 1)，但僅有 1 對鳥有兩窩幼鳥成功離巢。總計產卵數共 69 顆，平均窩卵數為 3.7 ± 0.4 顆(2-4 顆)。

表 1. 2011 年陽明山五色鳥各項繁殖表現統計值

	n	平均值±標準偏差	最小值-最大值
窩次	13	1.5 ± 0.7	1-3
窩卵數	13	3.7 ± 0.4	2-4
孵化率(%)	13	83.9 ± 27.2	11.1-100
幼鳥數	13	3.2 ± 1.1	0-4
離巢幼鳥數	13	1.3 ± 1.6	0-4
卵離巢率(%)	13	36.5 ± 44.0	0-100
幼鳥離巢率(%)	13	40.4 ± 47.4	0-100
孵卵期	9	13.9 ± 0.6	13-15
育雛期	5	30.6 ± 2.6	28-34

二、孵化幼鳥數、孵化率、孵卵日及卵孵化失敗原因

童軍中心總計有 53 隻幼鳥孵化成功、每窩平均幼鳥數 3.2 ± 1.1 隻(0-4 隻)、平均孵化率為 $83.9 \pm 27.2\%$ (表 1)。平均孵卵期為 13.9 ± 0.6 天(13-15 天)。共記錄到 16 顆卵孵化失敗，原因包括被捕食(50%)、未孵化(31%)、不明(13%)及氣候因素(6%)。

三、離巢幼鳥數、離巢率、育雛期及幼鳥離巢失敗原因

童軍中心有 7 窩五色鳥繁殖成功、12 窩繁殖失敗，總計有 23 隻幼鳥成功離巢，平均每窩離巢幼鳥數為 1.3 ± 1.6 隻、平均幼鳥離巢率為 $40.4 \pm 47.4\%$ (表 1)。平均育雛期 30.6 ± 2.6 天(28-34 天)。共記錄到 30 隻幼鳥離巢失敗，原因包括被捕食(87%)和不明(13%)。

四、育雛期餵食記錄

在童軍中心觀察了 6 對五色鳥的餵食情形，總計觀察 30 小時，包括餵食前期 8 小時、餵食後期 22 小時。結果顯示五色鳥親鳥在全期之平均餵食頻率為每小時 4.2 ± 0.7 次、前期時平均餵食頻率為每小時 2.9 ± 1.3 次、後期時平均餵食頻率為每小時 4.4 ± 0.5 次，後期顯著大於前期 ($p=0.05$, 表 2)。不論全期、前期或後期，昆蟲餵食頻率皆大於果實，且全期達到顯著差異 ($p < 0.05$)。就餵食食物組成比例而言，全期除了 2.3% 無法辨識外，昆蟲及果實各佔 61.3% 及 36.4%，不論前或後期的食物組成皆以昆蟲較多 (表 2)。昆蟲包括直翅目 (23.5%)、竹節蟲目 (14.7%)、半翅目 (11.8%)、鞘翅目 (8.8%)、螳螂目 (5.9%)、鱗翅目 (5.9%) 及膜翅目 (2.9%)，其他為無法辨識者 (26.5%)。可以辨識者中以竹節蟲 (14.7%)、蟬 (11.8%)、蝗蟲 (10.3%) 及螽蟴 (10.3%) 為主要昆蟲種類。

討論

2011 年陽明山五色鳥繁殖季的起始日與以往觀察相比，有延後的現象：2010 年我們在陽明山進行五色鳥繁殖的預備試驗，發現最早的卵破殼在 4 月底，故推估其產卵日約在 4 月中旬，再者，何玉蟬 (1990) 在陽明山觀察五

色鳥繁殖活動，幼鳥離巢之最早日期為 6 月 4 日，以此推估最早產卵日約為 4 月 20 日。大多數研究發現暖冬與春天氣溫之提早回升有助於鳥類提早產卵 (Crick and Sparks 1999, Dunn and Winkler 1999, Dunn 2004)，因為溫度可能為鳥類繁殖之限制因子 (Wingfield and Farner, 1993)，或為其判斷食物資源高峰的近因 (Wingfield, 1983)，反過來說，寒冷的冬及春天可能會延後鳥類產卵時間。2011 年冬天 1-3 月之氣溫較 2010 年低 (中央氣象局陽明山竹子湖測候站資料)，其中 1 月及 3 月分別低了 3.3°C 及 4.1°C ，與過去 30 年 (1980-2010) 相比，亦分別低了 2.6°C 及 3.2°C ，故 2011 年冬天確實較為寒冷，推測這段時間的低溫可能影響了五色鳥的產卵起始時間。此外，五色鳥鳴叫在 4 月之前鮮少聽到，整個繁殖活動的啟動極可能因低溫而延後，但零星數年的觀察記錄並不足以說明五色鳥的繁殖起始時間是否與氣溫有關，我們需要繼續監測方可能印證兩者間的關係。

繁殖期間陽明山五色鳥平均每對繁殖 1.5 窩次，而 *Megalaima* 屬中 7 個鳥種有生產兩窩的記錄 (Short and Horne 2001)，雖然文獻中未敘明這些紀錄是否包含第 1 窩失敗後續產第 2 窩 (supplementary brood) 的情形，仍可推測生產

表 2. 2011 年陽明山五色鳥親鳥餵食頻率 (次/小時)、比例之平均值 (\pm 標準偏差) 及差異檢定值

餵食項目	前期 (n=3, <15 日齡)		後期 (n=6, >15 日齡)		全期 (n=6)		前期 vs. 後期之 顯著水準 p 值*	
	頻率	比例 (%)	頻率	比例 (%)	頻率	比例 (%)	頻率	比例 (%)
果實	1.3 ± 1.1	34.6 ± 30.0	1.5 ± 1.1	34.4 ± 25.3	1.5 ± 0.7	36.4 ± 15.6	0.90	0.70
昆蟲	1.7 ± 0.3	65.4 ± 30.0	2.7 ± 1.1	62.8 ± 27.7	2.5 ± 0.7	61.3 ± 17.1	0.11	0.70
未知	0	0	0.1 ± 0.2	2.7 ± 4.5	0.1 ± 0.2	2.3 ± 3.9		
全部	2.9 ± 1.3		4.4 ± 0.5		4.2 ± 0.7		0.05	
果實 vs. 昆蟲之顯著水準 p 值*	1.00	0.66	0.13	0.15	0.04	0.17		

*Mann-Whitney U test

兩窩的生活史在 *Megalaima* 屬中應非少見。陽明山五色鳥繁殖窩次數低於臺北植物園的 1.8 次(n=13, Lin *et al.* 2010), 前者以築窩 1 次居多(佔 61.5%), 築窩 1 次以上之 5 對親鳥中僅有 2 對為第 1 窩成功再續築者, 而後者築窩 1 及 2 次者分佔 38.5 及 46.2%, 且築窩 1 次以上之 8 對親鳥中有 6 對為第 1 窩成功再續築第 2 窩的情形, 因此臺北植物園有生產較多窩的傾向。再者, 陽明山五色鳥繁殖育雛期長於臺北植物園的 27.5 天(n=6), 窩卵數卻多於臺北植物園的 3.0 顆(n=11, Lin *et al.* 2010), 若陽明山所得到的資料代表五色鳥在自然環境中的繁殖表現, 則臺北植物園五色鳥生產的窩卵數似乎低於應有數值, 而較多窩次數、較短育雛期可能與較低的窩卵數有關, 為了提高其在繁殖期的繁殖潛力(Martin 1987, 1995)。

本研究顯示果實為幼鳥在巢成長階段的主要食物之一, 相對其他食物來說, 果實有量多而容易取得的優點, 亦符合五色鳥以果實為主之食性(張心怡 2010)。但較為特別的是, 陽明山區五色鳥於育雛期餵養幼鳥的昆蟲多於果實, 而且不論前或後期之昆蟲餵食比例皆佔近 2/3, 表示昆蟲在育雛全期皆為幼鳥重要食物, 此結果不同於 *Megalaima viridis* 及 *M. rubricapilla* 幼鳥, 昆蟲僅在其成長前期較為重要, 出生 5 天之後昆蟲比例皆大幅降低(Yahya 1988)。2010 年我們觀察及記錄臺北植物園 6 對五色鳥共 122 小時之餵食幼鳥頻率及餵食內容, 得到每對親鳥平均餵食幼鳥 3.3 ± 0.3 次/小時; 餵食食物除了 8.5% 為無法辨識, 其他為果實 63.3% 及昆蟲 28.2%; 在整個育雛期中, 果實比例皆多於昆蟲(未發表資料 葛兆年)。

相對臺北植物園而言, 陽明山五色鳥親鳥餵食幼鳥的頻率較高, 而且餵食昆蟲的比例較高。水份除外, 昆蟲以蛋白質所含比例最高, 而果實則富含脂肪及碳水化合物(Morton 1973), 初步判斷此區幼鳥所得到的蛋白質量應優於臺北植物園, 而蛋白質較有益幼鳥成長(Johnson 1960, 1993), 故推測昆蟲應能讓五色

鳥幼鳥較快速成長, 未來若取得在巢幼鳥成長資料, 可以比較昆蟲及果實等不同食物對幼鳥成長的影響。環境可提供之食物資源量通常會限制鳥類繁殖之窩卵數(Martin 1987), 食物資源不夠, 親鳥將無法供應幼鳥所需(Chamberlain *et al.* 2009)。陽明山五色鳥親鳥餵食幼鳥的頻率比臺北植物園高, 其繁殖窩卵數亦明顯較多, 故我們提出從環境取得自然食物資源量較多時, 五色鳥有較多窩卵數的假說, 未來將操作人工提供自然食物實驗以檢驗此假說。

陽明山五色鳥與其他同屬鳥類 *M. viridis* 及 *M. rubricapilla* 的卵孵化率相比(分別為 71.1% 及 80.0%, Yahya 1988), 稍高但差別不大, 表示這樣的卵孵化率應屬正常, 但 Lin 等(2010)在 2008-2009 年調查臺北植物園五色鳥的卵孵化率為 $44.0 \pm 12.5\%$ (n=9), 比陽明山低了許多。此外, 孵化失敗原因在兩地也不同, 陽明山以被捕食(佔 50%)為失敗主因, 而臺北植物園則以未孵化佔 40% 最多(Lin *et al.* 2010)。其次, 陽明山五色鳥的幼鳥離巢率比 *M. viridis* 及 *M. rubricapilla* 低(分別為 75.7% 及 75.0%, Yahya 1988), 被捕食是失敗主因(佔 87%), 表示陽明山區的掠食者對五色鳥的繁殖成功率有很大影響, 而蛇類應是主要的掠食者。我們在陽明山童軍中心曾數次目擊蛇類在五色鳥繁殖巢洞附近活動, 包括眼鏡蛇(*Naja atra*)、青蛇(*Cyclophiops major*)、過山刀(*Zaocys dhumnades*)、紅斑蛇(*Dinodon rufozonatum*)及臭青公(*Elaphe carinata*), 監視器亦拍攝到臭青公進入五色鳥巢洞捕食幼鳥, 應可以確定整窩卵或幼鳥的消失是被蛇吃掉; 但臺北植物園從未目擊蛇類出現, 可能因為臺北植物園位於都市, 遊客眾多而蛇類稀少, 故天敵捕食因子對繁殖的影響力在兩地有很大差別。雖然以往研究對於鳥類在非都市地區的被捕食壓力究竟是大或小於都市地區沒有一致結果(Chamberlain *et al.* 2009), 但我們可以肯定五色鳥在陽明山區面臨蛇類造成的捕食壓力大於市區的臺北植物園, 並進一步預測都市地區

的五色鳥應該較不易受蛇類影響繁殖成功率，但是在非都市環境中的五色鳥則必須面對蛇類為主掠食者的威脅。

由於被蛇捕食的巢洞最高有位於 8 m 的高處，無法避免蛇類攀樹枝向上至巢洞捕食，巢洞高度應不至影響蛇類捕食幼鳥與否。但我們發現被蛇類捕食的巢洞位置皆位於遊客活動頻度偏低的區域，故猜測遊客越多，蛇類越少，越有利於五色鳥的繁殖，此一現象可能支持巢靠近人類活動，會使部份掠食者不來此地覓食，因而保護了鳥巢的假說(Collias and Collias 1984)，未來將蒐集五色鳥巢與遊客活動距離、蛇密度等資料來檢驗此人類活動效應假說。掠食中有 76% (26/34)發生於育雛期，表示五色鳥子代在雛期的被捕食壓力大於卵期，這可能是因為育雛期親鳥活動如餵食、驅趕入侵者等頻繁，引來蛇類而導致繁殖失敗(Thompson *et al.* 1999, Martin *et al.* 2000, Stake *et al.* 2005)。無論如何，蛇類是五色鳥卵及在巢幼鳥的主要掠食者，控制了五色鳥在森林中的族群量。

誌謝

本研究承蒙行政院農業委員會農業科技計畫補助(計畫編號：100 農科-8.2.1-森-G8)，財團法人中華民國童軍陽明山活動中心提供研究樣區及電力等後勤支援；特此一併感謝。

引用文獻

- 何玉蟬。1990。陽明山國家公園五色鳥之生物學研究。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文，58 頁。
- 張心怡。2010。五色鳥食物資源利用及其對種子傳播的影響。國立成功大學生命科學研究所碩士論文，99 頁。

Collias NE and EC Collias. 1984. Nest building and bird behavior. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

- Chamberlain DE, AR Cannon, MP Toms and DI Leech. 2009. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis* 151:1-18.
- Crick HQP and TH Sparks. 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399:423-424.
- Dunn PO. 2004. Breeding dates and reproductive performance. *Advanced Ecological Research* 35:69-87.
- Dunn PO and DW Winkler. 1999. Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266:2487-2490.
- Feinstein J, X Yang and S -H Li. 2008. Molecular systematics and historical biogeography of the Black-browed Barbet species complex (*Megalaima oorti*). *Ibis* 150:40-49.
- Johnson RD. 1960. Effects of levels of dietary protein on Wood Duck growth. *Journal of Wildlife Management* 35:798-802.
- Johnson RD. 1993. Effects of diet quality on the nestling growth of a wild insectivorous passerine, the House Martin *Delichon urbica*. *Functional Ecology* 7:255-266.
- Koh C-N. and F -C Lu. 2009. Preliminary investigation on nest-tree and nest-cavity characteristics of the Taiwan Barbet (*Megalaima nuchalis*) in Taipei Botanical Garden. *Taiwan Journal of Forest Science* 24:213-219.
- Lin S-Y, F-C Lu, F-H Shan, S-P Liao, J-L Weng, W-J Cheng and C-N Koh. 2010. Breeding biology of the Taiwan Barbet (*Megalaima nuchalis*) in Taipei Botanical Garden. *The Wilson Journal of Ornithology* 122:681-688.
- Martin TE. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453-487.
- Martin TE 1995. Avian life-history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 71:101-127.
- Martin TE, J Scott and C Menge. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:2287-2293.
- Morton ES. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *American Naturalists* 107:8-22.
- Short LL and JFM Horne. 2001. Toucans, barbets, and honeyguides. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Stake MM, FR, III Thompson, J Faaborg and DE Burhans. 2005. Patterns of snake predation at songbird nests in Missouri and Texas. *Journal of Herpetology* 39:215-222.
- Thompson FR, III, W Dijk and D E Burhans. 1999. Video identification of predators at songbird nests in old fields. *Auk* 116:259-264.
- Wingfield JC. 1983. Environmental and endocrine control of reproduction: an ecological approach, p. 205-288. In Mikami SI and M Wada (eds), *Avian endocrinology: environmental and ecological aspects*. Japanese Scientific Society

Press, Tokyo, and Springer-Verlag, Berlin.
Wingfield JC and DS Farner. 1993. Endocrinology of reproduction in wild species. *Avian Biology* 9:163-327.

Yahya HSA. 1988. Breeding biology of barbets, *Megalaima* spp. (Capitonidae: Piciformes) at Periyar Tiger Reserve, Kerala. *Journal of the Bombay Natural History Society* 85:493-511.