



國立臺灣大學生命科學院生態學與演化生物學研究所

碩士論文

Graduate Institute of Ecology and Evolutionary Biology

College of Life Science

National Taiwan University

Master Thesis

同屬物種間的競爭抑制尼泊爾埋葬蟲的合作行為

Competition among congeners inhibit

cooperation of burying beetles,

Nicrophorus nepalensis

黃詩蘋

Shi-Ping Huang

指導教授：沈聖峰 博士

Advisor: Sheng-Feng Shen, Ph.D.

中華民國 111 年 8 月

August 2022

國立臺灣大學（碩）博士學位論文
口試委員會審定書



同屬物種間的競爭抑制尼泊爾埋葬蟲的合作行為

Competition among congeners inhibit cooperation of
burying beetles, *Nicrophorus nepalensis*

本論文係 黃詩蘋 君（學號R08B44005）在國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所完成之碩（博）士學位論文，於民國111年8月26日承下列考試委員審查通過及口試及格，特此證明

口試委員：

臺灣大學生態學與演化生物學研究所

沈聖峰 博士

Handwritten signature of Shen Shengfeng in blue ink.

臺灣師範大學生命科學系

李壽先 博士

Handwritten signature of Li Shouxi in blue ink.

臺灣大學海洋研究所

王慧瑜 博士

Handwritten signature of Wang Huiyu in blue ink.

中央研究院生物多樣性研究中心

洪志銘 博士

Handwritten signature of Hong Zhiming in blue ink.

所長

Handwritten signature of Huang Shilin in blue ink.

（簽名）

誌謝




首先謝謝擔任口試委員的教授們不吝嗇地給予指教以及鼓勵，讓我順利通過考試。其中很感謝口試好夥伴陳濤幫忙準備較為繁瑣的文書事務，以及宜軒、君咏張羅的豐盛茶點，有你們的幫忙才能讓我放心的準備口試。還有最感謝的仕凡，在最後時刻幫忙我修改論文的書寫以及統計。也謝謝每一位在口試前對我喊聲加油、前來聆聽的夥伴。

在四川出野外、做實驗的經歷絕對會是永生難忘的回憶。從第一年還是個大學生的我對於埋葬蟲、社會行為、基因等等都還是一知半解、甚至於是否要繼續進修碩士都還不很確定，在經歷過種種野外體驗後，終於下定決心正式加入聖峰老師的實驗團隊。謝謝學長姊在四川給予的照顧與知識的傳承，讓我很快上手，除了燒腦的研究外我們也一起度過了很多的快樂時光，像是打籃球、去市區採買日用品、泡只有出野外才會覺得好喝的即溶飲料、每周一起追的中國新說唱、出遊等等，也是不可或缺的愉快回憶。其中特別感謝彥廷無私的教學，讓我不僅能夠獨立作業外，還獲得了在困難路段開車的技能、以及怎麼在野外保護自己的能力，還有怎麼與當地居民相處的社交手腕等。第二年的四川更是讓我們都成了即興修車師傅、且必備換輪胎技能，而其中最後的天災更是讓人難忘，謝謝當時因為土石流一起被困在沒水沒電沒網路沒訊號只有撲克牌的夥伴們，我們一起度過了最原始的生活，有你們陪伴才不會過度恐慌及無聊，並用最平靜的心態去度過這段時光。謝謝夾金山的美麗，讓我每天出門都可以看到大景，每一天的疲憊感都會因為美景跟新鮮的空氣而煙消雲散，以及在野外偶遇小熊貓、小黑熊、熊掌印等等珍貴的畫面，還有當地友善的藏族朋友與放牧的調皮牛群、馬群、羊群、每一隻叫 murmur 的貓貓還有會吃肉串的狗狗，都是每一趟四川野外的標配。

感謝聖峰老師提供充足的資源，讓我們能夠放膽去做實驗。謝謝蟲室一起嘴砲還有出門玩耍聚餐唱歌喝酒攀岩走繩的宇恆、勳承、陳濤、王鵬、Alven、慈蔓、宸瑋、攀岩朋友們等等，讓我碩士班的生活多采多姿充滿笑聲，也謝謝每一位願意來幫忙蟲室粗活的夥伴們。還有在我情緒低落、寂寞病發作陪伴我、聽我發牢騷的阿毛、尚尚、卍卍、Waiting 以及每一位好朋友。最後感謝我的爸爸給予我最強力的科學建議與後援、還有媽媽、弟弟以及所有家人，在我不順利的時候聽我抱怨、幫我說話。有每一位的存在才能促成我的碩士學位，謝謝大家。

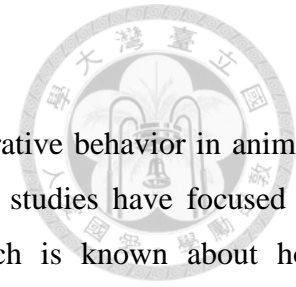
摘要



生態與社會因子如何影響動物合作行為的演化，一直是演化生物學家關心的核心課題。然而，多數的研究僅集中於了解親緣關係對社會生物的影響，但對於環境因子與種間競爭如何影響合作行為的演化，則著墨不多。本實驗利用擁有社會行為之物種—尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) 進行研究探討，我們藉由控制不同的群體大小以及不同的環境條件，例如：溫度、海拔、種間競爭等，觀察尼泊爾埋葬蟲面臨不同壓力時的社會行為表現。由此我們提出兩種假說：非生物因子調解假說與種間競爭型式假說。前者認為種間壓力的強度受非生物因子的調控，如：溫度、雨量等；後者則認為種間競爭的型式可促使合作行為，如何在不同的競爭者間獲得資源至為關鍵。例如：速佔型競爭、競賽型競爭。結果顯示：四川夾金山山區的尼泊爾埋葬蟲族群於中低海拔段與麗蠅具有速佔型競爭，且其群體較大、於資源上的總投資時間較高；中高海拔段則與同屬埋葬蟲衿覆葬甲 (*N. schawalleri*) 進行競賽型競爭，其群體較小、於資源上的總投資時間也比較低。本研究顯示，當種間競爭壓力超出合作行為所能獲得之利益時，社會動物將選擇不合作且不同的競爭型式所導致的利益使得尼泊爾埋葬蟲選擇改變其合作行為模式，支持了種間競爭型式假說。

關鍵字：尼泊爾埋葬蟲、合作行為、種間競爭、環境壓力、社會行為

Abstract



How ecological and social factors influence the evolution of cooperative behavior in animals has been a central concern for evolutionary biologists. However, most studies have focused on understanding the effects of kinship in social animals, but not much is known about how environmental factors and interspecific competition affect the evolution of cooperative behavior. In this experiment, we investigated the social behavior of *Nicrophorus nepalensis*, a burying beetle with social behavior. We controlled different group sizes and environmental conditions, such as temperature, altitude, and interspecific competition, to observe the social behavior of *N. nepalensis* under different stresses. Two hypotheses were proposed: the abiotic mediation hypothesis and the interspecific competition type hypothesis. The former hypothesis suggests that the intensity of interspecific pressure is regulated by abiotic factors, such as temperature and rainfall, while the latter hypothesis suggests that the type of interspecific competition can lead to cooperative behavior, and how to obtain resources among different competitors is the key, such as scramble and contest competition. The results showed that the *N. nepalensis* population in the Jiajin Mountains of Sichuan had a competitive pattern with the blowflies in the middle and low elevations, and its population size was larger, its total investment time spend on resources was higher, thus had cooperative behavior; while in the middle and high elevations, it competed with the another kind of burying beetles, *N. schawalleri*, its population size was smaller and total investment time spend on resources was lower, thus it was less cooperative. The benefits of different competition patterns are known to cause *N. nepalensis* to change its choice of cooperative behavior, therefor supporting the interspecific competition type hypothesis.

Keywords: burying beetles, cooperation, interspecific competition, environmental pressure, social behavior

目錄



口試委員會審定書	II
誌謝	III
摘要	IV
Abstract	V
目錄	VI
圖目錄	IX
表目錄	X
前言	1
材料與方法	4
(一) 實驗地點	4
1 野外實驗地點：	4
1.1 四川族群：	4
1.2 台灣族群：	4
2 實驗室實驗地點：	4
(二) 實驗物種	4
1. 尼泊爾埋葬蟲	4
2. 衿覆葬甲	5
(三) 實驗方法	5
1 採集實驗個體	5
1.1 野外實驗之個體收集：	5
1.2 室內實驗之個體收集：	6
2 實驗裝置	6
2.1 自然狀態調查之裝置：	6
2.2 野外操作實驗之裝置：	6



2.3 室內實驗之裝置：	7
3 環境資料收集	7
4 埋葬蟲之標記	7
(四) 尼泊爾埋葬蟲之自然狀態調查	7
(五) 種間競爭實驗架設	8
(六) 環境壓力實驗架設	8
1 野外實驗之環境壓力架設：	8
2 室內實驗之環境壓力架設	8
2.1 溫度壓力	8
2.2 競爭壓力	9
(七) 影片分析	9
1. 衝突行為	9
2. 投資行為	9
4. 蒼蠅數量	10
(八) 統計分析	10
結果	11
(一) 尼泊爾埋葬蟲之自然狀態調查結果	11
1. 繁殖表現	11
2. 群體大小	11
2.1 沿海拔梯度	11
2.2 種間競爭	11
(二) 野外的種間競爭操作實驗	12
1. 尼泊爾埋葬蟲群體大小的操作實驗	12
2. 衿覆葬甲的競爭操作實驗	13
(三) 實驗室內的操作實驗	13

參考文獻.....17



圖目錄



圖 一、四川夾金山山區實驗樣點與實驗架設示意圖.....	20
圖 二、實驗裝置器材.....	21
圖 三、埋葬蟲之實驗標記.....	22
圖 四、尼泊爾埋葬蟲與衿覆葬甲沿海拔及溫度梯度的繁殖成功率.....	23
圖 五、尼泊爾埋葬蟲群大小隨著海拔及溫度梯度的變化.....	24
圖 六、麗蠅競爭對尼泊爾埋葬蟲群大小的影響。.....	25
圖 七、衿覆葬甲對尼泊爾埋葬蟲群大小的影響.....	26
圖 八、自然繁殖實驗中影響夾金山區尼泊爾埋葬蟲群大小的因子間的結構方程式分析.....	27
圖 九、野外群大小操作實驗的結果.....	28
圖 十、野外衿覆葬甲競爭操作實驗的結果.....	29
圖 十一、衿覆葬甲競爭對尼泊爾埋葬蟲投資偏離指數的影響.....	30
圖 十二、實驗室操作實驗結果.....	31


表目錄



表 一、尼泊爾埋葬蟲與衿覆葬甲的繁殖成功率與海拔及溫度的 GLMM 分析結果	32
表 二、尼泊爾埋葬蟲群大小與海拔及溫度的 GLMM 分析結果	33
表 三、麗蠅與衿覆葬甲對四川尼泊爾埋葬蟲群大小的 GLMM 分析結果	34
表 四、麗蠅對台灣尼泊爾埋葬蟲群大小的 GLMM 分析結果	35
表 五、自然繁殖實驗中影響埋葬蟲群大小因子之結構方程試分析結果。	36
表 六、尼泊爾埋葬蟲群體大小操作對繁殖成功率的影響	37
表 七、四川尼泊爾埋葬蟲群體大小操作實驗中群體操作對總投資時間的影響之 GLMM 分析結果	38
表 八、四川尼泊爾埋葬蟲群體大小操作實驗中總投資時間、麗蠅數量與溫度對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率的影響	39
表 九、四川尼泊爾埋葬蟲群大小操作實驗中影響尼泊爾埋葬蟲繁殖成功的因子之結構方程式分析結果	40
表 十、衿覆葬甲競爭操作實驗中，衿覆葬甲對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功的影響。	41
表 十一、衿覆葬甲競爭操作實驗中，衿覆葬甲的出現對尼泊爾埋葬蟲總投資時間的影響	42
表 十二、衿覆葬甲競爭操作實驗中，尼泊爾埋葬蟲總投資時間對其繁殖成功的影響	43
表 十三、衿覆葬甲競爭操作實驗中，影響尼泊爾埋葬蟲繁殖成功的因子之結構方程式分析結果	44
表 十四、衿覆葬甲競爭及個體位階對尼泊爾埋葬蟲個體投資時間的影響	45
表 十五、影響尼泊爾埋葬蟲投資偏離指標的因子與其對投資時間的影響。	47
表 十六、麗蠅處理與溫度控制對四川尼泊爾埋葬蟲之群體大小以及投資時間	



前言



環境壓力如何形塑合作行為是社會生物學最重要的課題之一。近年來眾多的理論及實驗研究顯示，生態環境是合作行為演化的重要驅動因素(Arnold & Owens, 1999; Shen, Emlen, Koenig, & Rubenstein, 2017)；尤其對於那些基於集體利益 (collective action benefit) 而演化出合作行為的物種而言，當處在較高壓的環境中時，這些物種能藉由彼此合作而更有效地繁衍後代(Jetz & Rubenstein, 2011; Shen et al., 2012)，且更有效地適應環境，進而擴展其整體分布範圍(Lin, Chan, Rubenstein, Liu, & Shen, 2019; Majer, Holm, Lubin, & Bilde, 2018)、或沿著海拔梯度拓展其分布邊界(Sun et al., 2014)。過去許多研究環境壓力如何影響合作行為的演化多從非生物因子的角度出發，例如乾旱或變動的雨量會促使非洲椋鳥的合作(Rubenstein & Lovette, 2007)、寒冷多雨的天氣也會促使合作繁殖的冠羽畫眉 (*Yuhina brunneiceps*) 降低群內衝突(Shen et al., 2012)、高溫的環境會促使同巢工蟻多型性 (worker polymorphism) 的演化(La Richelière et al., 2022)等等。然而，研究發現種間的競爭壓力也是影響合作行為演化的重要因素之一(Murray Jr, 1971)。例如來自麗蠅的競爭壓力會促使台灣尼泊爾埋葬蟲合作行為表現(Liu, Chan, et al., 2020; Sun et al., 2014; Trumbo & Fiore, 1994)。各式各樣不同的種間競爭挑戰，是否都能促進社會生物的合作？抑或合作只能克服特定形式的挑戰，因而只在特定環境條件下才能促進社會生物的合作？這是探討在合作行為演化下能夠獲得好處且甚少被研究的問題(Liu, Chan, et al., 2020; Sun et al., 2014)。

回答上述問題最普遍的理論是非生物因子調節假說，意即非生物因子所導致的壓力會影響種間競爭的強度；例如，環境因子中之溫度或雨量(Cornwallis et al., 2017)；而本實驗則進一步探討其對於合作行為的調控。非生物因子所影響的競爭壓力之研究較為廣泛，如：棲息於河口的大型水生植物亦會因為水中的鹽度變化而造成其競爭壓力的增強，互花米草 (*Spartina alterniflora*) 與美洲鯉 (*Crinum americanum*) 則會因為需要佔領鹽度較高 (營養素較為豐富) 之區域而競爭，並由前者具有較高的競爭能力而多分布於鹽度高的河口下游區(Nunes, 2018)。而非生物因子最後導致其合作行為之變化較鮮少被發現與研究，如：台灣的尼泊爾埋葬蟲，在溫度較高的低海拔地區，會遭遇到較強烈與麗蠅科蠅蟲 (family

Calliphoridae) 的種間競爭，因為麗蠅的蛆在高溫下能較迅速取食動物屍體資源，導致尼泊爾埋葬蟲競爭失敗，故埋葬蟲在低海拔地區透過合作抵抗此一競爭壓力並能成功繁殖。然而在較為寒冷的中高海拔，由於麗蠅蛆的發育及取食屍體速度較慢，埋葬蟲並不因麗蠅的出現而更加合作(Chan, Shih, Chang, Shen, & Chen, 2019; Liu, Chan, et al., 2020; Sun et al., 2014)。

另一假說是種間競爭型式假說，意即競爭者競爭的方式差異可能影響社會生物是否能透過合作獲益，進而導致社會生物的合作行為。例如：當面臨採取速佔型競爭 (scramble competition) 的競爭者時，由於競爭成敗端賴爭取資源的效率，意即採取先搶先贏的戰略，共同合作找到資源之族群可優先於群內分配資源，這時社會生物則較有機會透過合作而獲利；而若競爭者採用競賽型競爭 (contest competition)，因兩競爭者資源具有高度重合，其資源會被單一競爭者獨佔，且競爭者會直接接觸 (如：打鬥) 搶奪資源，這時透過合作獲利的代價較大且較為困難(Snaith & Chapman, 2005)。例如：雪蘭多蠟螈 (*Plethodon shenandoah*) 與紅背蠟螈 (*P. cinereus*)，後者為競賽型競爭者並具有強烈的領域行為，會對共域的他種蠟螈進行啃咬與驅趕，而雪蘭多蠟螈則因競爭能力較差而造成其族群數下降而瀕臨滅絕(Griffis & Jaeger, 1998)。另外，(Courchamp, Grenfell, & Clutton-Brock, 2000)透過理論模式探討了不同類型的競爭型式 (包括捕食者或競爭者) 如何影響社會生物的族群動態，認為當遭遇到的競爭者是廣適者 (generalists) 時，社會生物因為遭遇競爭而滅絕的機會較低，如上述之速佔型競爭；然而當遭遇到的競爭者是使用完全重疊資源的狹適者 (specialists)，則社會生物因種間競爭而滅絕的機會較高，如上述之競賽型競爭。在眾多的競爭者型式研究中，科學家大多重視物種與物種間的動態交互作用，或是種內位階的關係，而較少提及因種間競爭型式所演化出的合作行為。例如雌性白絨毛絨猴 (*Callithrix jacchus*) 族群的研究顯示其資源的利用會藉競賽型競爭的結果由高位階的母猴掌握，但是在需要合作撫育子代時該競爭壓力則會轉換為速佔型競爭(De la Fuente et al., 2019)。

為了測試上述兩個假說，本研究利用四川夾金山區的尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) 作為實驗對象，透過野外及實驗室的操作實驗來探討

不同的環境及種間競爭壓力如何影響物種的合作行為。埋葬蟲為具社會行為之甲蟲，不具有親緣關係的成蟲會藉由合作行為提高自身繁殖表現。合作群體中高位階之雌蟲擁有較高的繁殖權限 (i.e., high reproductive skew)，但是當在較惡劣的環境狀況下其次位階的雌蟲之繁殖權限會提升 (i.e., low reproductive skew; 詹勳承, 2021)。相對應的在較惡劣的環境中次位階的雌蟲的投資也會升高(Liu, Chen, Rubenstein, & Shen, 2020)。過去針對台灣地區的尼泊爾埋葬蟲研究發現，來自麗蠅蛆的競爭壓力升高會促使埋葬蟲更為合作(Liu, Chan, et al., 2020; Sun et al., 2014)。然而四川地區的尼泊爾埋葬蟲的競爭者除了麗蠅之外，還有多種同屬的埋葬蟲，如衿覆葬甲 (*N. schawalleri*)；故可提供探討不同形式的種間競爭壓力如何影響合作行為的絕佳機會。因此，本研究擬透過操作不同的環境壓力（非生物與生物因子，如：溫度和不同的競爭者等），測試種間競爭是否會影響尼泊爾埋葬蟲的合作行為？並比較四川尼泊爾埋葬蟲族群與台灣族群在不同環境壓力中，所表現的社會行為之差異。

材料與方法



本實驗之尼泊爾埋葬蟲分為兩族群進行實驗：四川族群以及台灣族群。其中四川尼泊爾埋葬蟲為主要探討族群，並分別進行野外實驗與室內實驗，台灣族群則進行實驗室之室內實驗（詹勳承，2021）及本實驗室過去進行之野外實驗所收集之數據進行分析比較(Liu, Chan, et al., 2020)。

(一) 實驗地點

1 野外實驗地點：

1.1 四川族群：

選定於中國四川省硤磧鄉夾金山山區（30°66'N, 102°75'E）作為樣區，最高海拔上至 4930 公尺，屬於副熱帶季風型氣候。本實驗於該樣區之海拔段 1400 公尺—2700 公尺進行，並沿海拔梯度每 100 公尺設置實驗（圖一）。

1.2 台灣族群：

選定於台灣合歡山山區（24°08'N, 121°17'E）作為樣區，海拔橫跨 900 公尺至 2700 公尺並可上升至合歡山山區至海拔 3275 公尺，屬於溫帶型氣候。本實驗於該樣區之海拔段 1600 公尺—2900 公尺進行，並沿海拔梯度每 100 公尺設置實驗。

2 實驗室實驗地點：

室內實驗於台灣中央研究院進行，並以符合尼泊爾埋葬蟲棲息地之溫度設定進行飼養與繁殖。室內實驗藉由調整溫度與經過蛆處理之老鼠屍體模擬野外壓力條件，其中以定溫 17°C 為無環境壓力之溫度、定溫 14°C 則為模擬高海拔環境壓力。

(二) 實驗物種

1. 尼泊爾埋葬蟲

本實驗以尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) 作為主要研究物種，屬於鞘翅目 (Coleoptera)、埋葬蟲科 (Silphidae)、覆葬甲屬 (*Nicrophorus*)，分布於東南亞地區、偏好以林地作為棲息地。其在本實驗野外樣區夾金山山區中主要分布範圍約為海拔 700 公尺至 2900 公尺間（張崇凡，

2020); 台灣族群則分布於中低海拔山區，本實驗之台灣尼泊爾埋葬蟲取樣於合歡山山區並使用人工養育之個體進行實驗。覆葬甲屬具有社會行為與親代照護 (parental care) 的行為，藉由小型脊椎動物的屍體作為繁殖資源。尼泊爾埋葬蟲在尋獲合適的動物屍體後，會進行除毛、將屍體作成球狀、清除屍體腸道、塗抹防腐物質等步驟後，最後將其埋入土層中。雌蟲會於屍球周圍產卵，並於幼蟲孵化後進行餵養等親代照護行為，待幼蟲長至三齡並離巢各自構築蛹室後即完成此系列之撫育行為。而當遇到競爭者時，埋葬蟲則會以合作生殖的方式避免資源被掠奪 (Scott, 1998)。

2. 衿覆葬甲

衿覆葬甲 (*N. schawalleri*)，同屬於鞘翅目 (Coleoptera)、埋葬蟲科 (Silphidae)、覆葬甲屬 (Nicrophorus)，為上述尼泊爾埋葬蟲於四川夾金山山區高海拔區域之競爭物種。主要分布範圍約為海拔 1900 公尺至 3400 公尺間，與尼泊爾埋葬蟲分布之交界帶約為海拔 1900 公尺至 2900 公尺間 (張崇凡, 2020)。其繁殖與合作行為與尼泊爾埋葬蟲相似，且資源利用高度重疊，因此本實驗以衿覆葬甲作為尼泊爾埋葬蟲之同屬種間競爭壓力之競賽型競爭者。其中包含衿覆葬甲之實驗僅於四川野外進行，無室內實驗之數據。

(三) 實驗方法

1 採集實驗個體

1.1 野外實驗之個體收集：

本實驗以懸吊式陷阱提取樣本 (圖二 a)，於樣區之海拔段 1400 公尺 - 2800 公尺之每 100 公尺設置陷阱，並於離地 1 至 2 公尺處懸掛該陷阱。放置共四天後收集實驗個體尼泊爾埋葬蟲與衿覆葬甲，採集之個體須符合無受損之條件 (如：無斷肢、鞘翅無缺角等)，並於研究室個別獨立飼養四日後方可進行實驗。如圖二 a 所示，該陷阱以腐爛之 100 克豬絞肉置入塑膠罐中作為誘捕埋葬蟲之誘餌，其中之 70 克以細絹網包覆避免埋葬蟲因腐肉產出之泡沫與血水過多而遭淹沒死亡，上層之塑膠灰色平板為防止雨水進入塑膠罐之用，下層為幫助理葬蟲著陸並掉入陷阱之用。台灣尼泊爾埋葬蟲

族群採取以上相同方法提取，採集地為台灣合歡山山區海拔段 1600 公尺—2900 公尺。

1.2 室內實驗之個體收集：

室內實驗個體為野外提取回之個體進行繁殖後之子代，且皆於獨立空間進行飼養，並選取 70 天—100 天大之蟲齡進行實驗，確保其性成熟與排除個體蟲齡過大之實驗而產生偏差。

2 實驗裝置

2.1 自然狀態調查之裝置：

本實驗裝置之主體為一直徑約 20 公分之圓花盆，並於正中心放置一 $75\text{g} \pm 7.5\text{g}$ 之老鼠屍體為實驗觀測區，裝置主體旁設置之小型塑膠箱則裝取錄影器材與 DVR、電池（圖二 b）。花盆內裝取於研究室調配好之培養土至盆頂下兩公分處，且於該土高之盆壁周圍均勻挖鑿直徑約 1 公分之孔洞，以便觀測個體可自由進出，並避免埋葬蟲將老鼠屍體拖移出觀測區。花盆周圍以 $1.6\text{cm} * 1.6\text{cm}$ 方形網狀鐵網圍成之四角柱體包覆並以鐵鋁桿打入土中進行固定，保護該裝置並避免盆內老鼠屍體被其餘動物捕食。於盆上之鐵網架設攝影鏡頭，並以遮雨布做保護避免降雨影響觀測結果以及裝置之毀損（圖二 b）。

2.2 野外操作實驗之裝置：

本實驗裝置使用 $41\text{cm} * 30\text{cm} * 21.5\text{cm}$ 之塑膠透明箱作為主體，中間放置直徑約 20 公分之圓花盆與 $75\text{g} \pm 7.5\text{g}$ 之老鼠屍體為實驗觀測區，裝置主體旁設置之小型塑膠箱則裝取錄影器材與 DVR、電池（同自然狀態調查之裝置）（圖二 c）。花盆內裝取於研究室調配好之培養土至盆頂下兩公分處，其塑膠箱則以樣點之土壤填補至等高。且於該土高之盆壁周圍均勻挖鑿直徑約 1 公分之孔洞，以便實驗個體可自由進出，並避免埋葬蟲將老鼠屍體拖移出實驗觀測區。如圖二 c 所示，其頂部之塑膠水管為放置攝影鏡頭處，上蓋中間挖空並以鐵網與塑膠投影膠片覆蓋，使麗蠅可視線搜尋到裝置內之老鼠屍體。上蓋邊緣以及下蓋邊緣分別以長度 21cm 與 8.5cm 之塑膠投影片黏貼、並於膠片內外側塗抹凡士林，使上下膠片以非平行方

式創造可讓蒼蠅進入之缺口，且防止外來埋葬蟲之入侵。上蓋與下蓋間以 1.6cm * 1.6cm 之網狀鐵網架高，供實驗個體自行離開實驗裝置，並避免裝置內之老鼠屍體遭野生動物獵取或破壞。

2.3 室內實驗之裝置：

室內實驗裝置與以上野外實驗之裝置大致相同，但無上下投影蓋與中部挖空以利蒼蠅視線搜尋之上蓋、以及架高之鐵網的裝設，因不須注意野外入侵之埋葬蟲，且已經過蛆處理之老鼠屍體取代野外蒼蠅的競爭壓力、並需避免實驗個體離開實驗裝置（圖二 c）。

3 環境資料收集

本實驗以 ibutton (Maxim Integrated Products, Sunnyvale CA USA) 測量環境資料，架設於樣點離地至少一公尺以上之高度，並以每 30 分鐘之頻率測量一次環境溫度（圖二 a）。如圖二 a 所示，該裝置以 T 型塑膠水管包裹，可避免陽光直射影響溫度之量測以及雨水沖刷造成裝置之遺失。

4 埋葬蟲之標記

本實驗以白色水性麥克筆於埋葬蟲之兩對翅鞘上做標記，以便紅外線鏡頭下可清晰觀測出實驗個體。我們會於放置實驗前一天進行標記作業與量取個體形質資訊（背板寬、重量），減少對實驗個體之干擾。如圖三所示，尼泊爾埋葬蟲之雄蟲以 H、xx、ss；雌蟲以 X、nn、O 做標記，衿覆葬甲之雄蟲以●●；雌蟲以==進行標記，以上標記之圖示以隨機的方式選擇塗標之個體，其標示不會對埋葬蟲之位階造成影響。

(四) 尼泊爾埋葬蟲之自然狀態調查

為調查自然狀態條件下埋葬蟲之繁殖表現與其他行為記錄，本實驗於四川地區沿海拔 800 公尺至 4000 公尺進行、於台灣地區沿海拔 1100 公尺至 2900 公尺進行，並依海拔梯度每 100 公尺架設觀測裝置，於觀測日當天下午兩點前架設裝置並開始錄影。開始錄影後每日收回記憶卡並觀測其進度與裝置狀態，至老鼠屍體被完全掩埋或遭麗蠅之幼蟲啃食完畢後重新架設裝置，如為前者則將裝置內之花盆以細網蓋蓋上等待埋葬蟲幼蟲成長至三齡並離巢，並收回錄影裝置觀測影片、記錄其使用該老鼠屍體之埋葬蟲種類以及數量、麗蠅數量等資訊。待 14 日後檢查花盆，如具三齡幼蟲且已離巢則帶回研究室量測幼蟲之重量並記為繁殖成功，反之則重新架設實驗。

(五) 種間競爭實驗架設

於四川夾金山樣點之尼泊爾埋葬蟲與衿覆葬甲的交界帶進行，即海拔 1900 公尺至 2900 公尺間（圖一）。本實驗依（張崇凡，2020）之研究結果選定海拔 2000 公尺至 2600 公尺間進行，並依海拔梯度每 100 公尺架設實驗。於每一樣點架設兩個相距 50 公尺以上之實驗裝置，其中一裝置放入三雄蟲與三雌蟲共六隻尼泊爾埋葬蟲做為群體，並加入一雄蟲一雌蟲之衿覆葬甲做為他種埋葬蟲之壓力。另外一裝置則做為控制組，僅置入三雄蟲與三雌蟲共六隻尼泊爾埋葬蟲做為群體而無他種埋葬蟲競爭壓力。每隻實驗個體皆於實驗前一天進行個體形質量測與標記，並於實驗當天下午兩點前置入裝置並開始實驗。本實驗於開始後每一日收回錄影機之記憶卡並觀測實驗進度與裝置狀態，至老鼠屍體被完全掩埋或遭麗蠅之幼蟲啃食完畢後重新架設實驗，如為前者則將實驗裝置以細網袋包裹防止箱內成蟲離開等待埋葬蟲幼蟲成長至三齡並離巢。待 14 日後檢查以細網袋包裹之裝置，如具三齡幼蟲且已離巢則帶回研究室準備基因萃取之存取程序並記為繁殖成功，反之則重新架設實驗裝置。

(六) 環境壓力實驗架設

1 野外實驗之環境壓力架設：

於四川夾金山樣點之尼泊爾埋葬蟲分布帶進行，即海拔 700 公尺至 2900 公尺。本實驗依（張崇凡，2020）之研究結果選定於海拔 1400 公尺至 2800 公尺間進行（溫度區間約為 15°C 至 19°C），其中以高於海拔 2400 公尺做為環境壓力實驗組（日溫度低於 14°C），並依海拔梯度每 100 公尺架設實驗。於每一樣點架設兩個相距 50 公尺以上之實驗裝置，其中一裝置入三雄蟲與三雌蟲共六隻尼泊爾埋葬蟲做為群體實驗。另外一裝置則做為控制組，僅置入一雄蟲與一雌蟲之尼泊爾埋葬蟲做為非群體控制。每隻實驗個體皆於實驗前一天進行個體形質量測與標記，並於實驗當天下午兩點前置入裝置並開始實驗。後續操作同上述他種壓力實驗架設。

2 室內實驗之環境壓力架設

2.1 溫度壓力

本實驗將四川族群放置於定溫 14°C、17°C 之生長箱中，其 14°C 模

仿棲地中之高海拔低溫壓力環境，17°C則為棲地中尼泊爾埋葬蟲繁殖的最適溫度。台灣族群則以 16°C之溫度環境進行試驗（最低溫 13°C；最高溫 19°C）。每隻實驗個體皆於實驗前進行個體形質量測與標記，並於實驗當天下午七點前置入裝置並開始實驗。其餘實驗架設同野外實驗之環境壓力架設，但僅置入大群體之尼泊爾埋葬蟲（三雄蟲與三雌蟲）。

2.2 競爭壓力

本實驗之競爭壓力為麗蠅科（family Calliphoridae）之幼蟲—蛆，使用之麗蠅為實驗室由 10 公克之蠅卵於定溫 26°C飼養至成蟲。於實驗開始前 50 小時，我們會將 75g ± 7.5g 之老鼠屍體置入麗蠅籠中，並置於定溫 26°C之生長箱供其麗蠅產卵，置滿 50 小時後取出具有蠅卵之老鼠屍體並放入實驗裝置中進行實驗(Chen et al., 2020)，且另外放置一組無蛆處理過之 75g ± 7.5g 之老鼠屍體為控制組。每隻實驗個體皆於實驗前進行個體形質量測與標記，並於實驗當天下午七點前置入裝置並開始實驗。其餘實驗架設同野外實驗之環境壓力架設，但僅置入大群體之尼泊爾埋葬蟲（三雄蟲與三雌蟲）。四川族群與台灣族群實驗之溫度設定同上述之溫度壓力實驗。

(七) 影片分析

本實驗使用影像分析軟體（Noldus ObserverXT）來分析上述實驗所錄製之影片，並量化埋葬蟲之間的互動行為。

1. 衝突行為

衝突行為包含：攻擊、追逐、扭打以及逃跑等，我們會記錄每隻個體之間行為的發動者與接受者以及次數，並於實驗開始第一晚（晚上七點至隔天早上五點，總共十小時）開始記錄。藉由衝突行為之量化可推測出該群體的高低位階，其中以發動攻擊、追逐、扭打之行為的次數越高則為高位階個體。

2. 投資行為

投資行為意指埋葬蟲處理老鼠屍體所花費的時間，包含除毛、拖動、埋葬屍體等，本實驗以待在老鼠屍體上之總時間做為量化依據。於實驗開

始第一晚（晚上七點至隔天早上五點，總共十小時）開始記錄，以每小時取樣 10 分鐘記錄實驗個體位於老鼠屍體上的時間並計算其總和。且與此同時記錄其群體大小，即為該時間段（每小時取樣之 10 分鐘）中同時進行投資行為之最高個體數，最後取其平均做為該實驗之群體大小。實驗室同仁研究中得知(詹勳承, 2021)，藉由投資行為可推測出該群體的高低位階，投資行為時間越高者為高位階個體；而群體大小越大者則為較合作之群體。

3. 自然狀況中之群體大小計算

於實驗開始第一晚（晚上七點至隔天早上五點，總共十小時）開始記錄，以每小時取樣 10 分鐘記錄埋葬蟲個體位於老鼠屍體上的數量並計算其總和。

4. 蒼蠅數量

於實驗開始後記錄，四川樣區之實驗為下午兩點開始、台灣樣區則為下午一點開始，並以每小時取樣一張錄影畫面記錄麗蠅於老鼠屍體上數量並計算其總和。

(八) 統計分析

本實驗以統計軟體 R version 4.0.2 進行分析，包含以下套件”lme4”、”lsmeans”、”piecewiseSEM”。並利用廣義線性模型 (Generalized Linear Model, GLM) 分析室內實驗之資料；廣義線性混和模型 (Generalized Linear Mixed effect Model, GLMM) 則分析野外實驗之資料，其中當應變數為二元資料 (binary data) 以二項分布之廣義線性混和模型進行分析，如：繁殖與否；為記數資料 (counted data) 以普瓦松分布之廣義線性混和模型進行分析，如：蒼蠅數量；為連續資料 (continuous data) 以高斯分布之廣義線性混和模型進行分析，如：群體大小、投資時間；為避免因實驗樣點重複性而造成統計上的誤差與不獨立性，以上分析之隨機因子 (random factor) 則設置為樣區。另外我們也建立了結構方程式 (pSEM) 以觀察不同因子之間對結果所造的因果關係 (Lefcheck, 2016; Shipley, 2009)，其模型之建立為先架設一假設之因果框架，並透過 d-sep 測試該框架之契合度 (Shipley, 2009)，最後測試該框架下之因子之間的關係，其中當因子為二元資料 (binary data)，如：繁殖與否，則按照 Menard (Menard, 2004) 提出之方法，以手動方式估計標準化係數。

結果



(一) 尼泊爾埋葬蟲之自然狀態調查結果

1. 繁殖表現

為了研究尼泊爾埋葬蟲於自然狀況下沿海拔梯度的繁殖表現，我們於 2017 年至 2019 年四川夾金山山區沿海拔的 95 個樣點，共進行了 320 組實驗。另外我們也取得過去於 2013 至 2015 年來自台灣合歡山山區的 44 個樣點，以相同方式進行的 401 組實驗結果，進行四川與台灣地區之間的比較。結果發現四川夾金山山區的尼泊爾埋葬蟲成功繁殖範圍約為海拔 1400 公尺—2500 公尺（日低溫 15°C — 18°C ）（圖四；表一 a & b），而衿覆葬甲繁殖範圍約為海拔 2300 公尺—3100 公尺（日低溫 7°C — 10°C ）（圖四；表一 c & d），兩者的繁殖成功交界帶約為海拔 2300 公尺—2500 公尺（圖四）。在台灣合歡山區尼泊爾埋葬蟲的繁殖範圍則為海拔 1300 公尺—2800 公尺（日低溫則為 10°C — 14°C ）（圖四；表一 e & f）。

2. 群體大小

2.1 沿海拔梯度

為了瞭解尼泊爾埋葬蟲群大小在自然狀況下沿著海拔的變化趨勢，我們分析了出現在屍體上的群體數量和海拔與溫度的關係，結果發現四川的尼泊爾埋葬蟲於老鼠屍體上的群體大小於海拔 2000 公尺至 2200 公尺（圖五 a；表二 a）、日低溫 14°C 至 16°C 最大（圖五 b；表二 b）；台灣尼泊爾埋葬蟲於大鼠屍體上的群體大小則於海拔 1900 公尺至 2100 公尺（圖五 c；表二 c）、日低溫 13°C 至 15°C 時最大（圖五 d；表二 d），皆呈單峰分布。

2.2 種間競爭

為了瞭解種間競爭對尼泊爾埋葬蟲群體大小的影響，我們分析出現在屍體上的麗蠅及衿覆葬甲數量對尼泊爾埋葬蟲群大小的影響，結果發現於四川夾金山麗蠅的增加並不顯著影響尼泊爾埋葬蟲的群體大小，僅在溫度較高的地區（ $T_{\min} > 15^{\circ}\text{C}$ ），麗蠅的增加會略微使尼泊爾

埋葬蟲的群體變大 (GLMM, Blowfly, $P > 0.05$; Blowfly* T_{min} , $P = 0.076$; 圖六 a-c; 表三 a & b)。然而在台灣合歡山區, 在各個海拔麗蠅的增加都會使尼泊爾埋葬蟲的群體變大 (GLMM, Blowfly*Elevation, $P = 0.24$; Blowfly, $P < 0.001$; 圖六 d & f; 表四 a), 僅在溫度較低時 ($T_{min} < 12^{\circ}\text{C}$) 麗蠅的效應較不明顯 (GLMM, Blowfly* T_{min} , $P = 0.002$; Blowfly, $P = 0.001$; 圖六 e; 表四 b)。然而, 在四川衿覆葬甲與尼泊爾埋葬蟲共域分布的中高海拔地區, 衿覆葬甲的出現及數量增加會使尼泊爾埋葬蟲的群大小顯著下降 (GLMM, NS, $P < 0.001$; 圖七; 表三 a & b)。上述結果顯示麗蠅競爭會促使尼泊爾埋葬蟲的合作, 但衿覆葬甲的競爭卻會抑制尼泊爾埋葬蟲的合作。我們也透過結構方程式分析 (piecewise SEM) 檢驗上述因子間的因果關係, 確認衿覆葬甲的出現顯著減小尼泊爾埋葬蟲的群體大小, 是影響尼泊爾埋葬蟲合作最重要的因子 (圖八; 表五)。

(二) 野外的種間競爭操作實驗

1. 尼泊爾埋葬蟲群體大小的操作實驗

為了瞭解夾金山區尼泊爾埋葬蟲的合作利益隨著海拔梯度的變化, 我們進行了野外群體大小的操作實驗。結果發現, 在低溫的中高海拔地區, 大群體的尼泊爾埋葬蟲比小群體的埋葬蟲有更高的繁殖成功率 (GLMM, Group Size, $P = 0.047$; T_{min} *Group Size, $P = 0.044$; Post-hoc test, $P = 0.008$; 圖九 a-c; 表六), 然而在高溫的低海拔的地區大群體卻沒有繁殖上的優勢 (Post-hoc test, $P = 0.40$; 圖九 d)。這結果與過去在台灣族群發現的不同。大群體的主要優勢是提高總投資時間 (GLMM, Group Size, $P < 0.001$; 圖九 e; 表七), 而愈高的總投資時間能提高群體的繁殖成功率 (GLMM, Total investment time, $P = 0.01$; 圖九 f; 表八)。我們利用結構方程式分析各因子之間的因果關係, 可以發現, 麗蠅的競爭會降低埋葬蟲的繁殖成功, 但埋葬蟲也為因應麗蠅的增加而增加投資時間, 然而即便如此, 尼泊爾埋葬蟲在高溫的地區投資仍然較少 (圖九 g; 表九)。上述結果顯示, 雖然四川的尼泊爾埋葬蟲也能透過合作提高繁殖成功率, 也會因應麗蠅競爭略微提高合作投資程度, 但卻不足以應付高溫環境下麗蠅的種間競爭壓力, 這點與台灣的

尼泊爾埋葬蟲非常不同。

2. 衿覆葬甲的競爭操作實驗

為了瞭解衿覆葬甲的競爭如何影響尼泊爾埋葬蟲的合作利益，我們進行了野外衿覆葬甲的操作實驗。結果發現原本適合大群體的尼泊爾埋葬蟲繁殖的溫度和海拔範圍，若加入一對衿覆葬甲，則會使繁殖成功率大幅下降（GLMM，Elevation*NS presence， $P=0.056$ ； T_{min} *NS presence， $P=0.030$ ；Post-hoc test， $P=0.008$ ；圖十 a-c；表十 a-c），但在較熱的地區則無明顯影響（Post-hoc test， $P=0.58$ ；圖十 d；表十 c）。衿覆葬甲的加入會大幅減少尼泊爾埋葬蟲的群體總投資時間（GLMM，NS presence， $P<0.001$ ；圖十 e；表十一），進而導致繁殖失敗（GLMM，Total investment time， $P=0.014$ ；圖十 f，表十二）。我們同樣利用結構方程式分析各因子之間的因果關係發現，衿覆葬甲的競爭最主要就是透過降低尼泊爾埋葬蟲的總投資時間，進而降低其繁殖成功率（圖十 g；表十三）。最後，我們分析了衿覆葬甲出現或不出現的狀況下，尼泊爾埋葬蟲群內個體各自的投資時間（圖十一），結果發現當衿覆葬甲出現時，較高位階的尼泊爾埋葬蟲雌蟲的投資時間會顯著增加，較低位階的尼泊爾埋葬蟲雌蟲的投資時間會減少但不顯著（GLMM，NS presence*Rank， $P=0.016$ ；Post-hoc test， $P=0.035$ ；圖十一 a；表十四 a & b），雄蟲則差異較不明顯（GLMM，NS presence*Rank， $P=0.051$ ；Post-hoc test， $P=0.058$ ；圖十一 b；表十四 c & d），因為投資不平均（GLMM，NS presence， $P=0.037$ ；圖十一 c；表十五 a），進而導致總投資時間下降（GLMM，skew index， $P<0.001$ ；圖十一 d；表十五 b）。

（三）實驗室內的操作實驗

為了進一步了解溫度與麗蠅競爭如何影響四川尼泊爾埋葬蟲的合作行為，我們進行了實驗室的操作實驗。結果發現，四川尼泊爾埋葬蟲的群體大小在 17°C 時 ($N=40$) 顯著高於 14°C ($N=34$) ($P=0.041$ ；圖十二 c)。但麗蠅蛆的處理雖然略為使尼泊爾埋葬蟲的群大小增大，但並不顯著（圖十二 a；表 16 a）。我們並於實驗第一晚之錄影紀錄中發現四川的尼泊爾埋葬蟲在有麗蠅蛆處理的實驗中，會提早開始處理老鼠屍體，但

是總投資時間與隨時間變化的投資時間之趨勢並沒有差別 (N=25 ; P=0.1, 圖十二 f ; 表 16 b)。




討論



我們的研究結果顯示若從群體大小及群體投資時間的角度來觀察，發現四川夾金山山區尼泊爾埋葬蟲族群的合作程度較台灣族群為低。雖然在自然狀況下，低海拔的麗蠅競爭似乎會讓尼泊爾埋葬蟲的群體大小略微增大，然而操作實驗的結果卻顯示大群體在低海拔並沒有明顯的合作優勢，僅在高海拔地區會顯著提高繁殖成功的機會。然而高海拔同屬的衿覆葬甲出現，卻又會破壞尼泊爾埋葬蟲的合作，導致投資集中於高位階個體，並降低群體總投資時間，使其繁殖失敗。上述研究結果顯示，來自同屬衿覆葬甲高強度的競爭壓力，明顯地降低了尼泊爾埋葬蟲的合作利益，使得四川夾金山的尼泊爾埋葬蟲無法透過合作獲益。由於衿覆葬甲與尼泊爾埋葬蟲使用的資源高度重疊，都採取獨占競爭資源的競賽型競爭，不同於麗蠅採行的速佔型競爭，且四川尼泊爾埋葬蟲族群會因衿覆葬甲帶來的高強度種間競爭壓力而影響其合作行為，故我們的研究結果較支持種間競爭形式假說，即競爭者競爭的方式差異會影響社會生物是否能透過合作獲益，進而影響該社會生物的合作行為。

我們的研究顯示，雖然過去針對台灣尼泊爾埋葬蟲族群的研究顯示他們會透過合作來克服麗蠅的競爭壓力(Liu, Chan, et al., 2020; Sun et al., 2014)，但四川族群並非如此，也就是說並不是所有的種間競爭都能靠合作來克服。以面對麗蠅的競爭為例，由於麗蠅並不會獨佔屍體，埋葬蟲透過合作加速清除屍體上的蠅卵及蠅蛆、並盡速把屍體埋入土內，就是一種有效的競爭手段(Chan et al., 2019)。然而，在面臨像衿覆葬甲這樣會獨佔屍體的競爭者時，尼泊爾埋葬蟲便無法單純倚賴合作增加工作效率取勝，而是需要靠武力驅趕，但這並非不可能靠合作達成的任務，只是比起對抗麗蠅來說卻更加困難。近期研究中亦指出，四川尼泊爾埋葬蟲的群體大小需遠高於衿覆葬甲的群大小，才可能在打鬥中獲勝，且成功率並不高(張景雅，2022)。綜上所述，不同類型的競爭可能會大幅影響社會生物的合作利益。



此外，過去的實驗結果顯示台灣的尼泊爾埋葬蟲在面對麗蠅的壓力時群體大小顯著較高（詹勳承，2021），但是我們針對夾金山族群所進行的實驗室內操作實驗結果卻顯示，夾金山的埋葬蟲在面臨蛆的競爭時並沒有更加合作。然而，為何即便在沒有衿覆葬甲的低海拔區段，夾金山的尼泊爾埋葬蟲也無法像台灣族群一樣合作克服麗蠅的競爭呢？近年有關合作演化的理論研究顯示，雖然種間競爭與變動的環境通常為促使社會動物行合作的條件之一(Cornwallis et al., 2017)，然而當合作的投資已遠高於不合作所獲得利益時，則應以個體之利益為考量。前人理論模式顯示，當組成合作群體的條件狀況過差，如持續選擇合作則會導致該群體無法負荷而崩壞(Paul E. Smaldino, 2013)。另外，在越惡劣的環境中，具有合作行為的物種雖然可以更快速地擴張其範圍，但其群體的組成結構往往比較脆弱(Smaldino, 2013)。以四川地區的尼泊爾埋葬蟲而言，即便在物理環境條件相對較溫和的中海拔地區，都因為衿覆葬甲高強度的競爭而無法透過合作獲利，因此合作個體在整體族群中並不佔優勢，所以衿覆葬甲的競爭可能也限制了夾金山地區尼泊爾埋葬蟲合作行為的演化。

綜上所述，我們的研究顯示，種間競爭對合作行為的演化可能不是只有單一因子所影響的，有可能可以促進合作行為的表現，但也有可能會抑制合作行為的演化。因此，探討種間競爭對社會生物的影響時，必須考慮合作行為能多有效地應對競爭者帶來的挑戰。我們的研究結果也顯示，即使是同種的社會生物，不同的族群間也可能因為遭遇不同的競爭者而導致合作行為的地區性適應化，進而影響不同族群透過合作來克服環境壓力的能力。這也可能導致不同族群在面臨環境變遷時的脆弱性（vulnerability）。例如在四川的尼泊爾埋葬蟲族群，海拔分布範圍便較台灣族群為窄，在氣候暖化下也更有可能是因為耐熱的麗蠅競爭導致其分布範圍縮減。因此，我們的研究也為社會行為的生態結果提供重要的啟示，與更進一步的理解。

參考文獻



- Arnold, K. E., & Owens, I. P. (1999). Cooperative breeding in birds: the role of ecology. *Behavioral Ecology*, *10*(5), 465-471.
- Chan, S. F., Shih, W. K., Chang, A. Y., Shen, S. F., & Chen, I. C. (2019). Contrasting forms of competition set elevational range limits of species. *Ecology Letters*, *22*(10), 1668-1679.
- Chen, B. F., Liu, M., Rubenstein, D. R., Sun, S. J., Liu, J. N., Lin, Y. H., & Shen, S. F. (2020). A chemically triggered transition from conflict to cooperation in burying beetles. *Ecology Letters*, *23*(3), 467-475.
- Cornwallis, C. K., Botero, C. A., Rubenstein, D. R., Downing, P. A., West, S. A., & Griffin, A. S. (2017). Cooperation facilitates the colonization of harsh environments. *Nature Ecology & Evolution*, *1*(3), 1-10.
- Courchamp, F., Grenfell, B., & Clutton-Brock, T. (2000). Impact of natural enemies on obligately cooperative breeders. *Oikos*, *91*(2), 311-322.
- De la Fuente, M. F., Schiel, N., Bicca-Marques, J. C., Caselli, C. B., Souto, A., & Garber, P. A. (2019). Balancing contest competition, scramble competition, and social tolerance at feeding sites in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, *81*(4), e22964.
- Griffis, M. R., & Jaeger, R. G. (1998). Competition leads to an extinction-prone species of salamander: interspecific territoriality in a metapopulation. *Ecology*, *79*(7), 2494-2502.
- Jetz, W., & Rubenstein, D. R. (2011). Environmental uncertainty and the global biogeography of cooperative breeding in birds. *Current Biology*, *21*(1), 72-78.
- La Richelière, F., Muñoz, G., Guénard, B., Dunn, R. R., Economo, E. P., Powell, S., . . . Lessard, J.-P. (2022). Warm and arid regions of the world are hotspots of superorganism complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *289*(1968), 20211899. doi:10.1098/rspb.2021.1899
- Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(5), 573-579.
- Lin, Y.-H., Chan, S.-F., Rubenstein, D. R., Liu, M., & Shen, S.-F. (2019). Resolving the Paradox of Environmental Quality and Sociality: The Ecological Causes

- and Consequences of Cooperative Breeding in Two Lineages of Birds. *The American Naturalist*, 194(2), 207-216. doi:10.1086/704090
- Liu, M., Chan, S.-F., Rubenstein, D. R., Sun, S.-J., Chen, B.-F., & Shen, S.-F. (2020). Ecological transitions in grouping benefits explain the paradox of environmental quality and sociality. *The American Naturalist*, 195(5), 818-832.
- Liu, M., Chen, B.-F., Rubenstein, D. R., & Shen, S.-F. (2020). Social rank modulates how environmental quality influences cooperation and conflict within animal societies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1935), 20201720. doi:10.1098/rspb.2020.1720
- Majer, M., Holm, C., Lubin, Y., & Bilde, T. (2018). Cooperative foraging expands dietary niche but does not offset intra-group competition for resources in social spiders. *Scientific Reports*, 8(1), 1-13.
- Menard, S. (2004). Six approaches to calculating standardized logistic regression coefficients. *The American Statistician*, 58(3), 218-223.
- Murray Jr, B. G. (1971). The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology*, 52(3), 414-423.
- Nunes, L. S. C., Camargo, A.F.M. (2018). Do interspecific competition and salinity explain plant zonation in a tropical estuary? *Hydrobiologia*, 812, 67–77.
- Paul E. Smaldino, J. C. S., and Richard McElreath, Associate Editor: Thomas N. Sherratt, and Editor: Troy Day. (2013). Increased Costs of Cooperation Help Cooperators in the Long Run. *the American naturalist*, vol. 181, no. 4, 451-463.
- Rubenstein, D. R., & Lovette, I. J. (2007). Temporal environmental variability drives the evolution of cooperative breeding in birds. *Current Biology*, 17(16), 1414-1419.
- Scott, M. P. (1998). The ecology and behavior of burying beetles. *Annual review of entomology*, 43(1), 595-618.
- Shen, S.-F., Emlen, S. T., Koenig, W. D., & Rubenstein, D. R. (2017). The ecology of cooperative breeding behaviour. *Ecology Letters*, 20(6), 708-720. doi:https://doi.org/10.1111/ele.12774
- Shen, S.-F., Vehrencamp, S. L., Johnstone, R. A., Chen, H.-C., Chan, S.-F., Liao, W.-Y., . . . Yuan, H.-W. (2012). Unfavourable environment limits social conflict in *Yuhina brunneiceps*. *Nature Communications*, 3(1), 1-7.

Shiple, B. (2009). Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology*, 90(2), 363-368.

Smaldino, P. E. (2013). Cooperation in harsh environments and the emergence of spatial patterns. *Chaos, Solitons & Fractals*, 56, 6-12.

Snaith, T. V., & Chapman, C. A. (2005). Towards an ecological solution to the folivore paradox: patch depletion as an indicator of within-group scramble competition in red colobus monkeys (*Piliocolobus tephrosceles*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(2), 185-190.

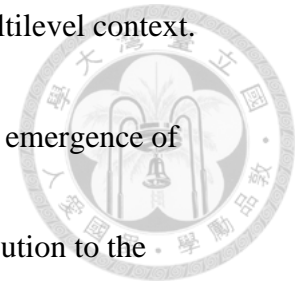
Sun, S.-J., Rubenstein, D. R., Chen, B.-F., Chan, S.-F., Liu, J.-N., Liu, M., . . . Shen, S.-F. (2014). Climate-mediated cooperation promotes niche expansion in burying beetles. *Elife*, 3, e02440.

Trumbo, S. T., & Fiore, A. J. (1994). Interspecific competition and the evolution of communal breeding in burying beetles. *American Midland Naturalist*, 169-174.

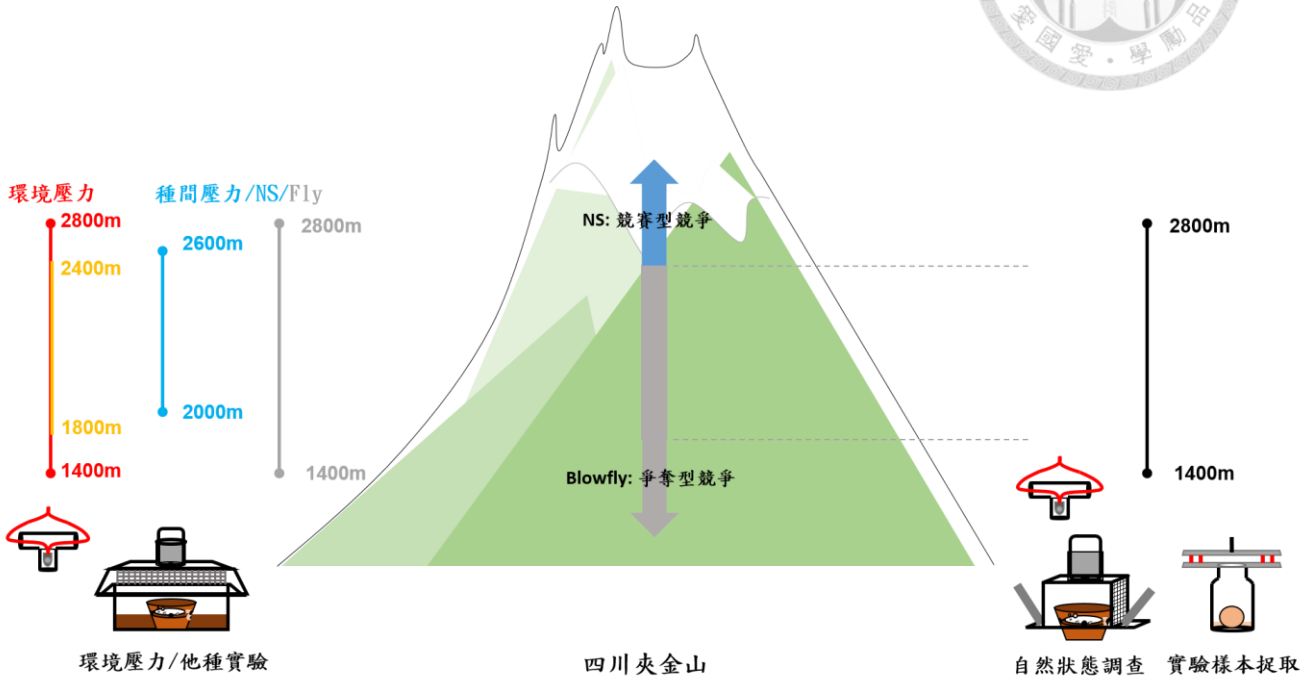
張景雅(2022)。森林破碎化如何影響尼泊爾埋葬蟲與衿覆葬甲的海拔分布界線。國立台灣大學生物資源暨農學院昆蟲學系。

張崇凡(2020)。社會行為如何影響兩相鄰同屬物種的競爭與分布。國立台灣大學生態學與演化生物學研究所。

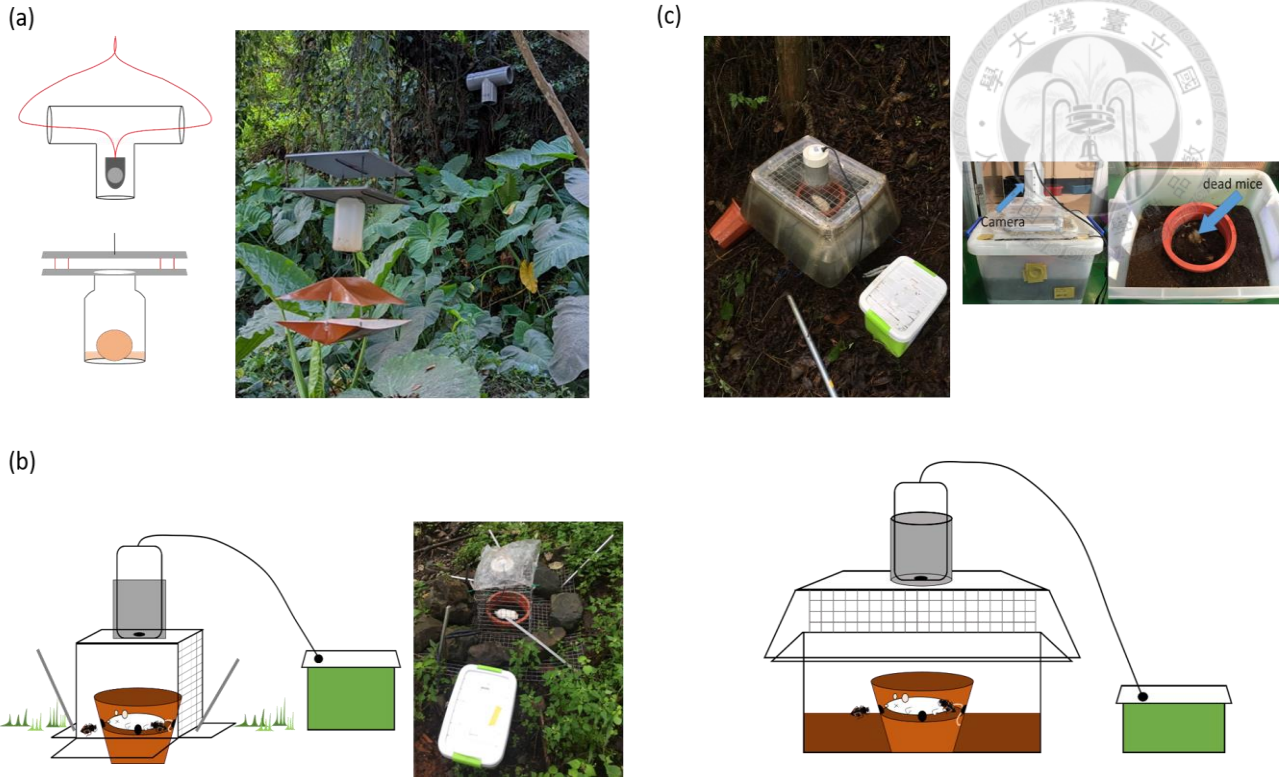
詹勳承(2021)。種間競爭壓力對尼泊爾埋葬蟲繁殖偏離的影響。國立台灣大學氣候變遷與永續發展國際學位學程。



附錄



圖一、四川夾金山山區實驗樣點與實驗架設示意圖。左側之裝置為操控性實驗（如：群體大小控制、種間競爭壓力），其放置海拔範圍如上方海拔段，依顏色區分其壓力控制（如：灰色為麗蠅、藍色為衿覆葬甲（NS）之種間壓力組）。右側為自然狀態調查以及實驗樣本提取裝置，沿海拔梯度設置。

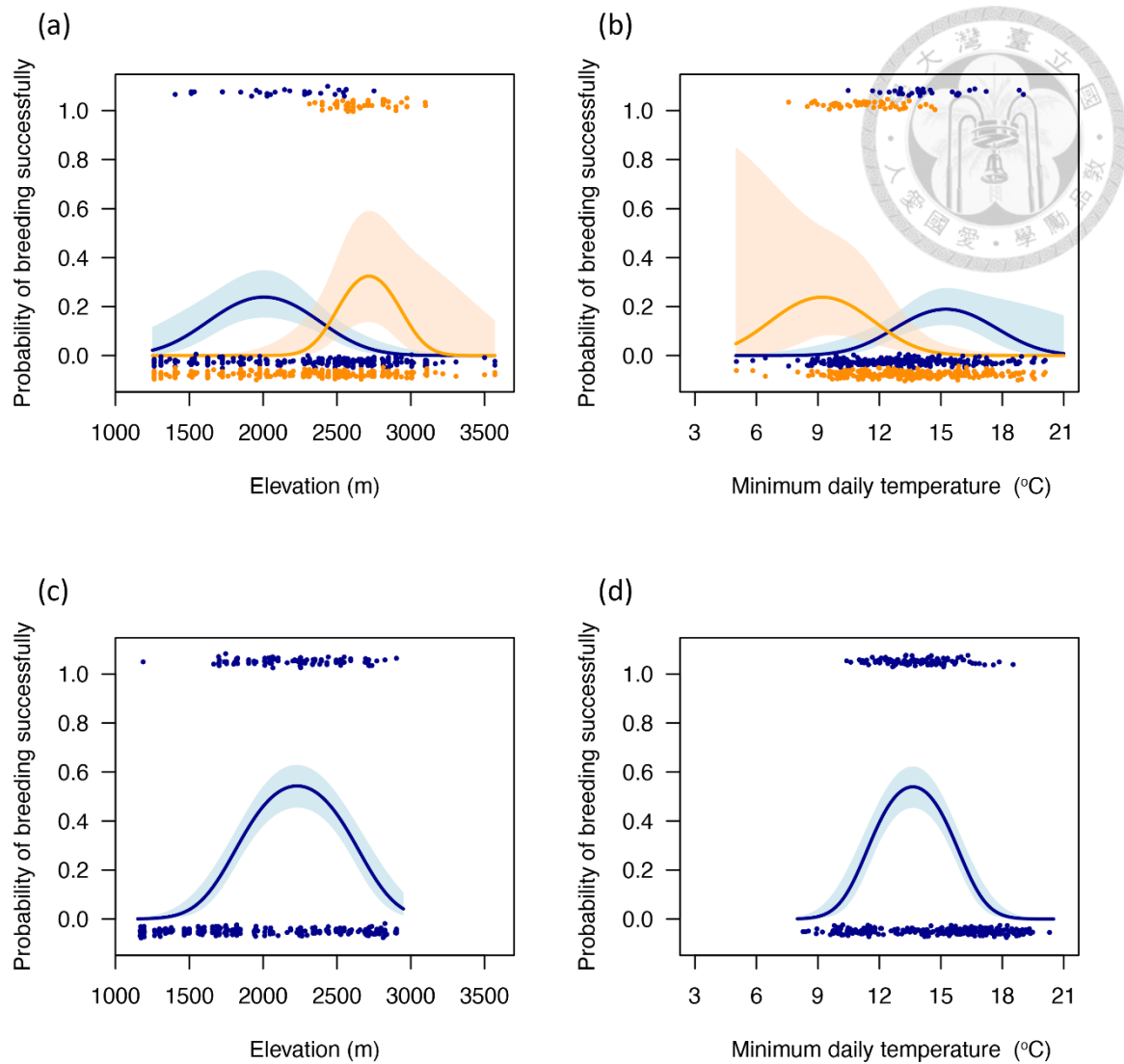


圖二、實驗裝置器材。

(a)採集實驗個體裝置，粉色球體為腐爛豬絞肉。T形水管裝置為記錄環境資料之ibutton。(b)自然狀態調查裝置。(c)操控性實驗裝置。左上方為野外組；右上方為室內實驗組。

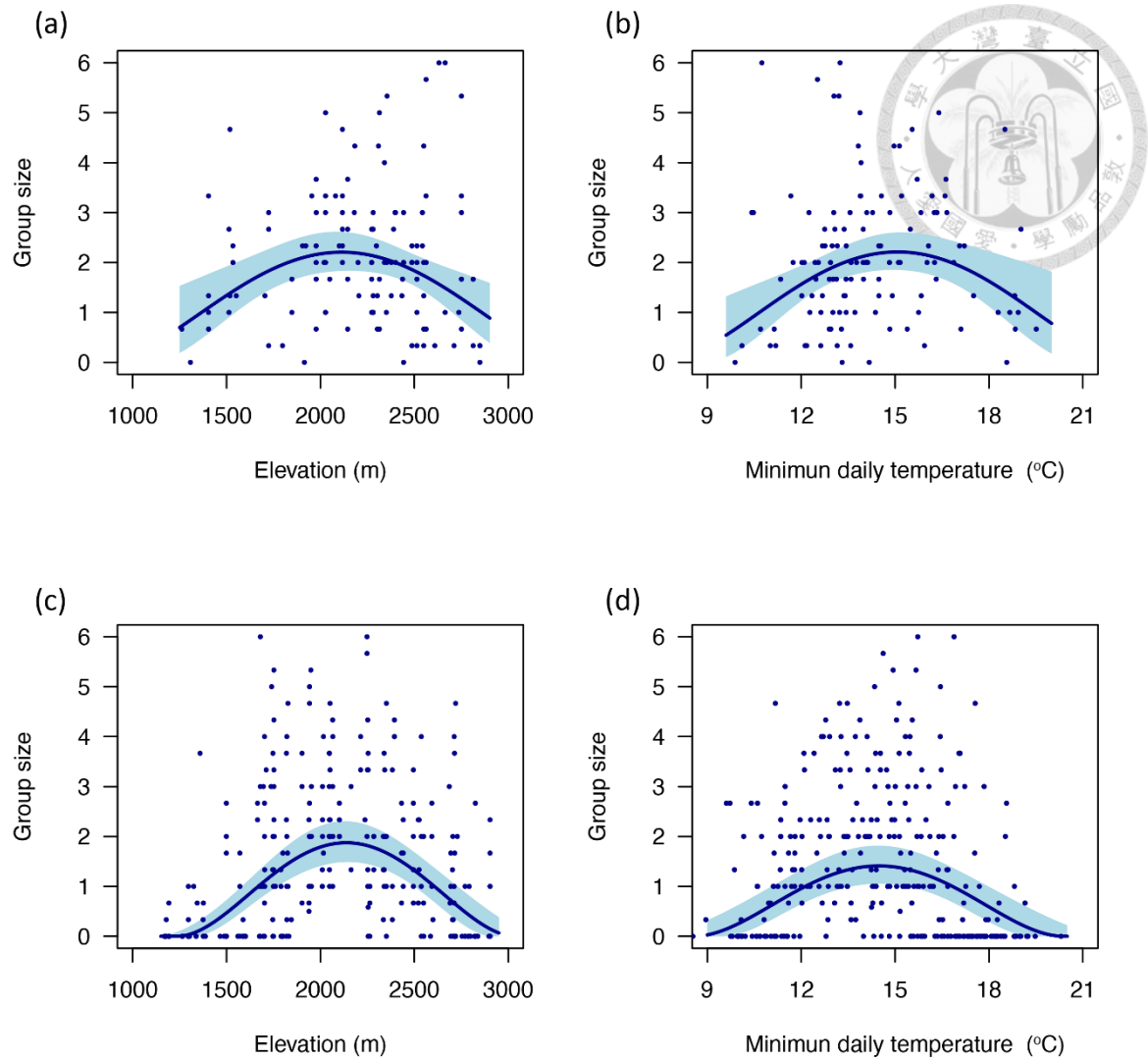


圖三、埋葬蟲之實驗標記。上圖為尼泊爾埋葬蟲雄蟲之標記，中間為尼泊爾埋葬蟲雌蟲，下圖為錄影觀察畫面，衿覆葬甲依同樣方法進行標記，此處無特別顯示。



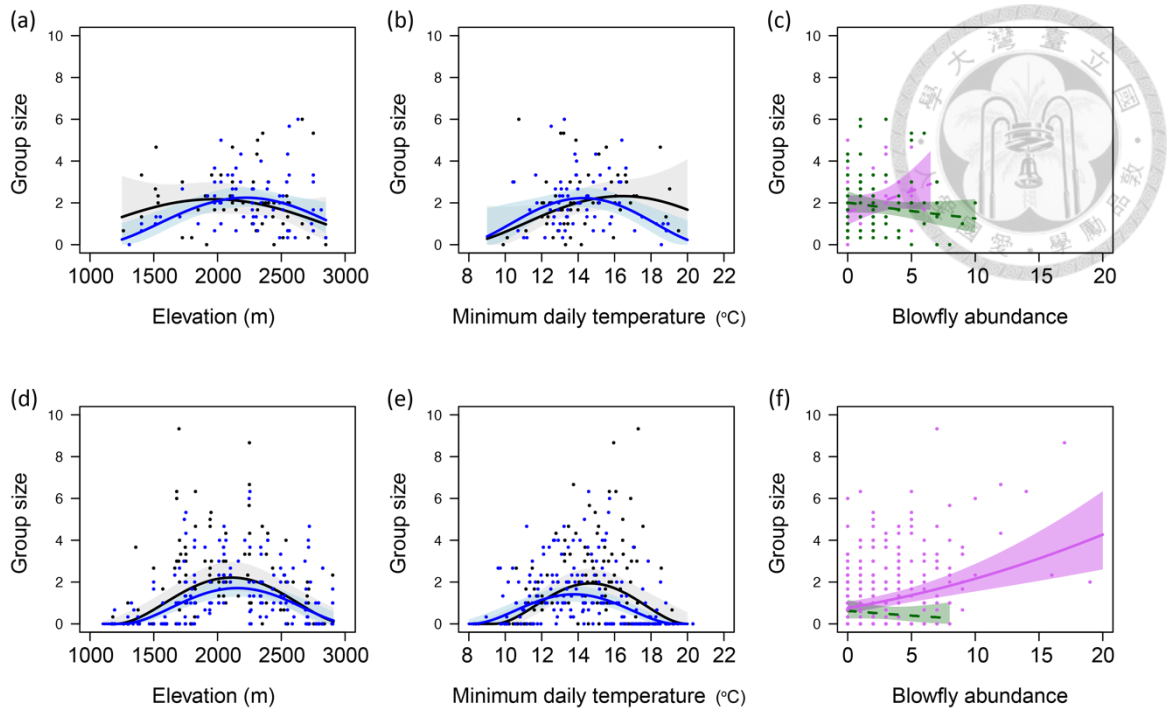
圖四、尼泊爾埋葬蟲與衿覆葬甲沿海拔及溫度梯度的繁殖成功率。

(a & b) 四川地區兩種埋葬蟲繁殖成功率隨海拔(a; N=320)與每日最低溫(b; N=306)梯度的變化;(c & d) 台灣地區尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率隨海拔(c; N=392)與每日最低溫(d; N=384)梯度的變化。每個點代表一次實驗的結果，趨勢線及信賴區間（淡色陰影）是 GLMM 統計的結果。藍色的點、線、信賴區間代表尼泊爾埋葬蟲的結果，橘色則代表衿覆葬甲。



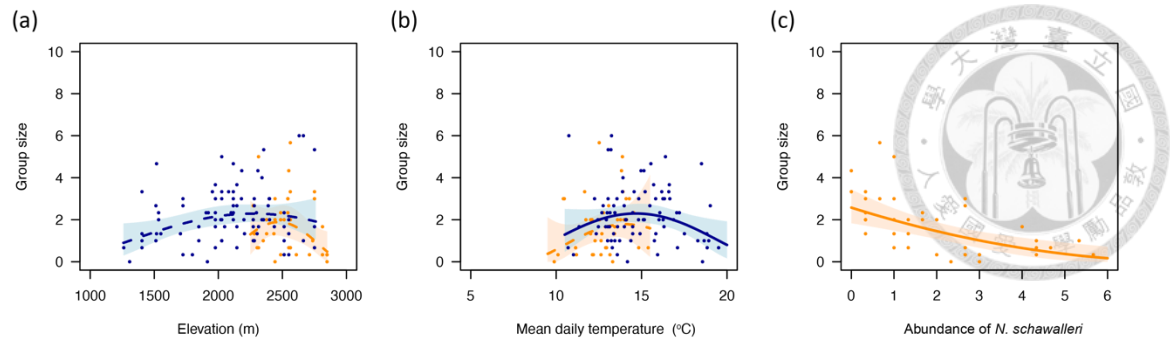
圖五、尼泊爾埋葬蟲群大小隨著海拔及溫度梯度的變化。

(a & b) 四川地區尼泊爾埋葬蟲群大小隨海拔(a; N=126)與每日最低溫(b; N=123)梯度的變化；(c & d) 台灣地區尼泊爾埋葬蟲群大小隨海拔(c; N=294)與每日最低溫(d; N=293)梯度的變化。每個點代表一次實驗的結果，趨勢線及信賴區間(淡色陰影)是 GLMM 估計的結果。



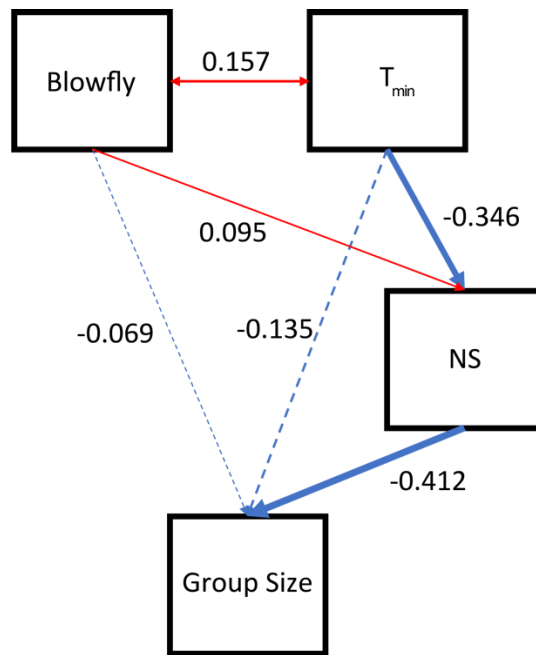
圖六、麗蠅競爭對尼泊爾埋葬蟲群大小的影響。

(a-b) 四川地區尼泊爾埋葬蟲在不同麗蠅數量時的群大小隨海拔(a)與每日最低溫(b)的變化趨勢；(c)不同溫度下麗蠅數量對四川埋葬蟲群大小的影響；(d-e) 台灣地區尼泊爾埋葬蟲在不同麗蠅數量時的群大小隨海拔(d)與每日最低溫(e)的變化趨勢；(f)不同溫度下麗蠅數量對台灣埋葬蟲群大小的影響。在(a-b & d-e)中，藍色的點、趨勢線、及信賴區間代表麗蠅數量低於平均時；黑色的點、趨勢線、及灰色信賴區間代表麗蠅數量高於平均時的情況。在(c & f)中，綠色的點、趨勢線、及信賴區間代表溫度低時（四川 $T_{\min} < 15^{\circ}\text{C}$ 、台灣 $T_{\min} < 12^{\circ}\text{C}$ ，以 b & e 中兩線交叉點決定）；紫色的點、趨勢線、及信賴區間代表溫度高時的情況。趨勢線及信賴區間是 GLMM 估計的結果，虛線代表不顯著 ($P > 0.05$)。

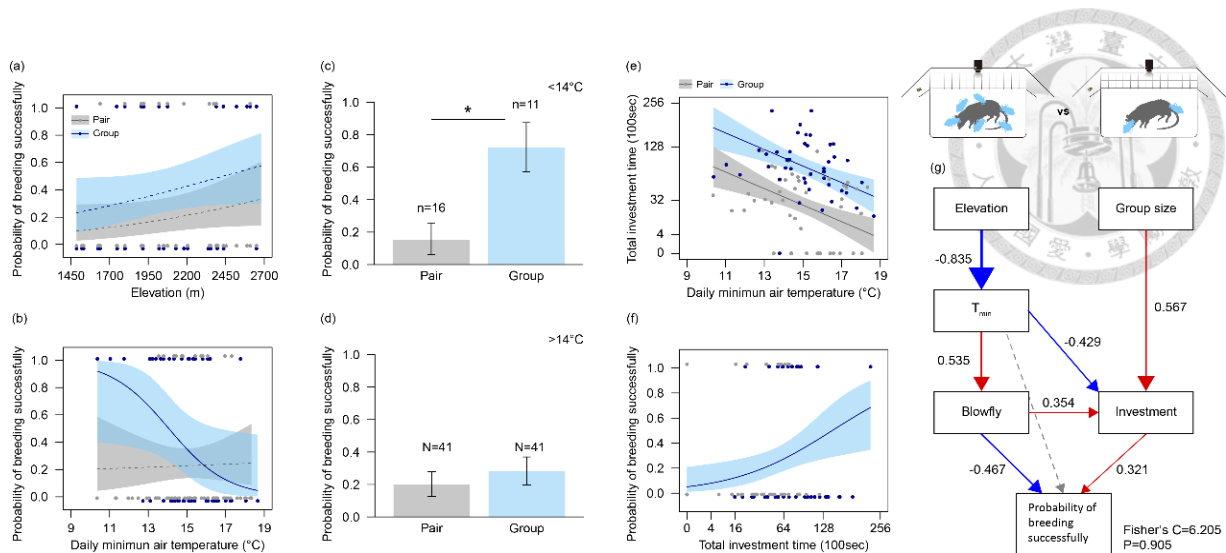


圖七、衿覆葬甲對尼泊爾埋葬蟲群大小的影響。

(a & b)四川地區尼泊爾埋葬蟲在衿覆葬甲出現（橘色）或不出現（藍色）時，群大小隨著海拔(a)與每低溫(b)的變化趨勢；(c)衿覆葬甲的數量對尼泊爾埋葬蟲群大小的影響。趨勢線及信賴區間是 GLMM 估計的結果，虛線代表不顯著 ($P>0.05$)。

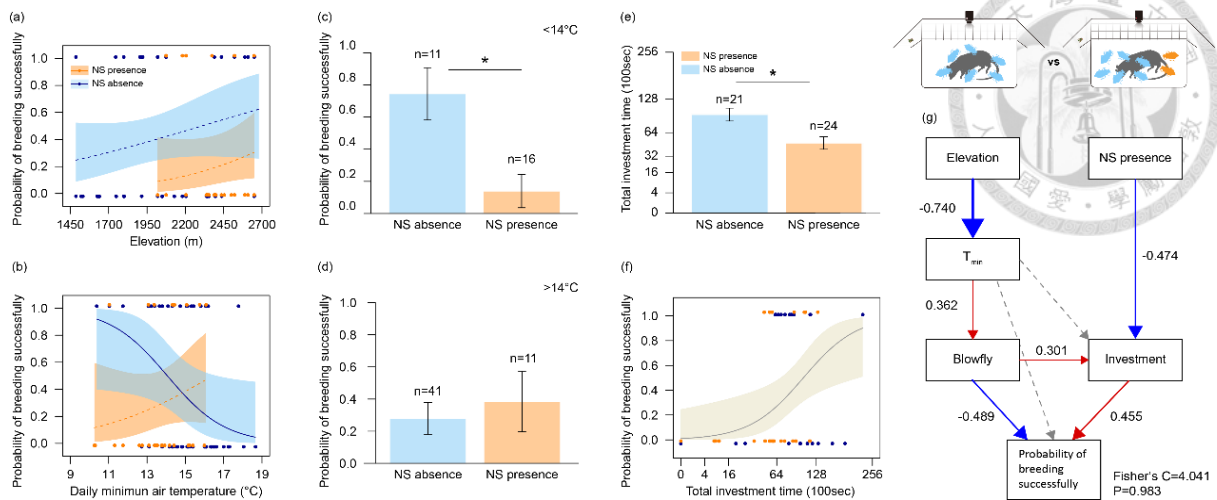


圖八、自然繁殖實驗中，影響夾金山區尼泊爾埋葬蟲群大小的因子間的結構方程式分析。因子間的單向箭頭表示因果關係，雙向箭頭則表示相關。箭頭粗細代表相關性強度，箭頭顏色則表示方向性：紅色為正向關係、藍色則為負向關係。虛線代表關係不顯著（ $P>0.05$ ），箭頭旁的數字則代表標準化後的係數。NS 代表衿覆葬甲出現與否（出現用 1、沒出現用 0 代表）。



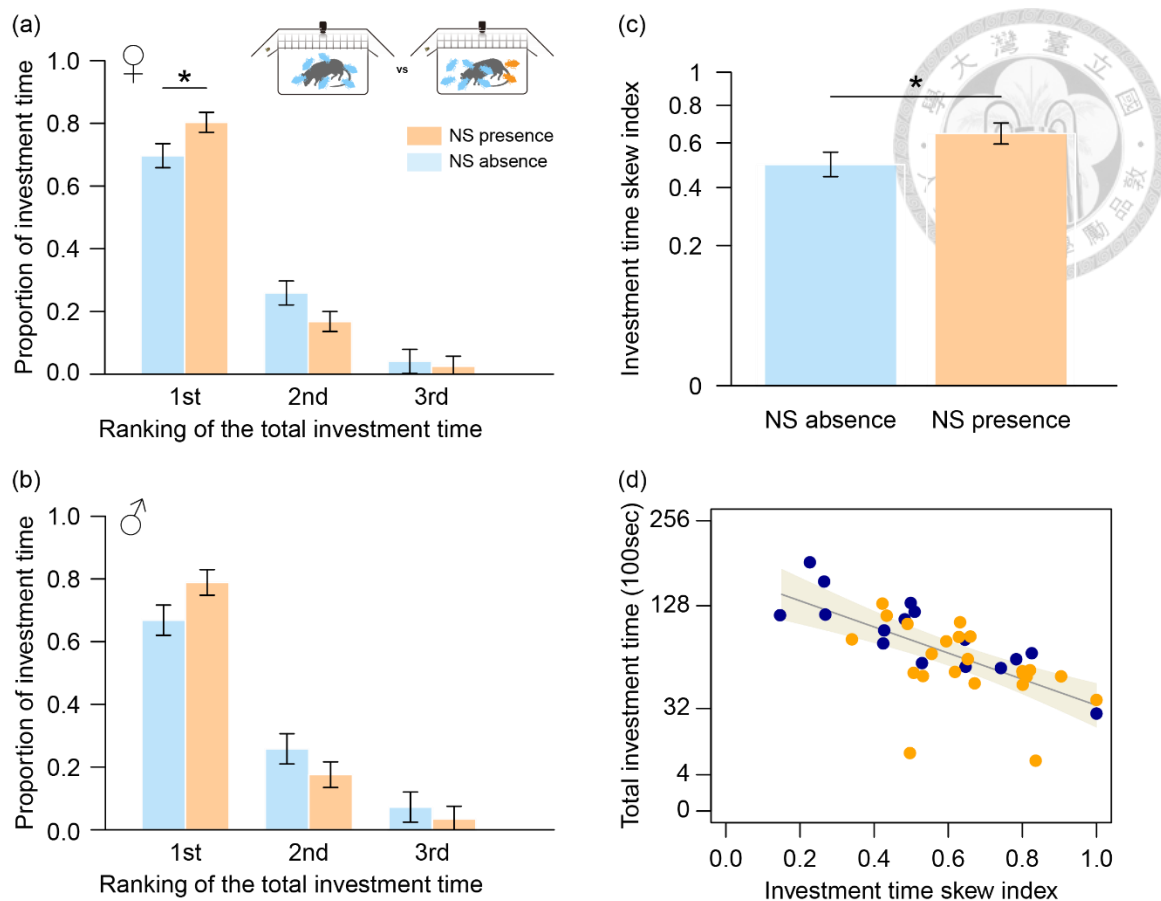
圖九、野外群大小操作實驗的結果。

(a)大群（6隻）或小群（2隻）的尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率沿海拔變化趨勢的差異（Group: N=52, Pair: N=57）；(b)大群或小群的尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率沿每日最低溫梯度變化趨勢的差異（Group: N=52, Pair: N=57）；(c)大群與小群的尼泊爾埋葬蟲在低溫（ $T_{min}<14^{\circ}\text{C}$ ）環境下繁殖成功率的差異；(d)大群與小群的尼泊爾埋葬蟲在高溫（ $T_{min}>14^{\circ}\text{C}$ ）環境下繁殖成功率的差異；(e)群大小對總投資時間的影響（Group: N=41, Pair: N=44）；(f)總投資時間與麗蠅數量對繁殖成功率的影響（Group: N=41, Pair: N=44）；(g)結構方程式的分析結果（N=85）。在（a, b, e & f）中，每個點代表一個實驗樣本，線和陰影則代表 GLMM 估算出的趨勢線與信賴區間，虛線代表趨勢不顯著（ $P>0.05$ ）。在（c & d），柱長和誤差條為 GLMM 估計之期望值與標準誤（SE），*post hoc test $P<0.05$ 。在(g)中，因子間的箭頭表示因果關係。箭頭粗細代表相關性強度，箭頭顏色則表示方向性：紅色為正向關係、藍色則為負向關係。虛線代表關係不顯著（ $P>0.05$ ），箭頭旁的數字則代表標準化後的係數。



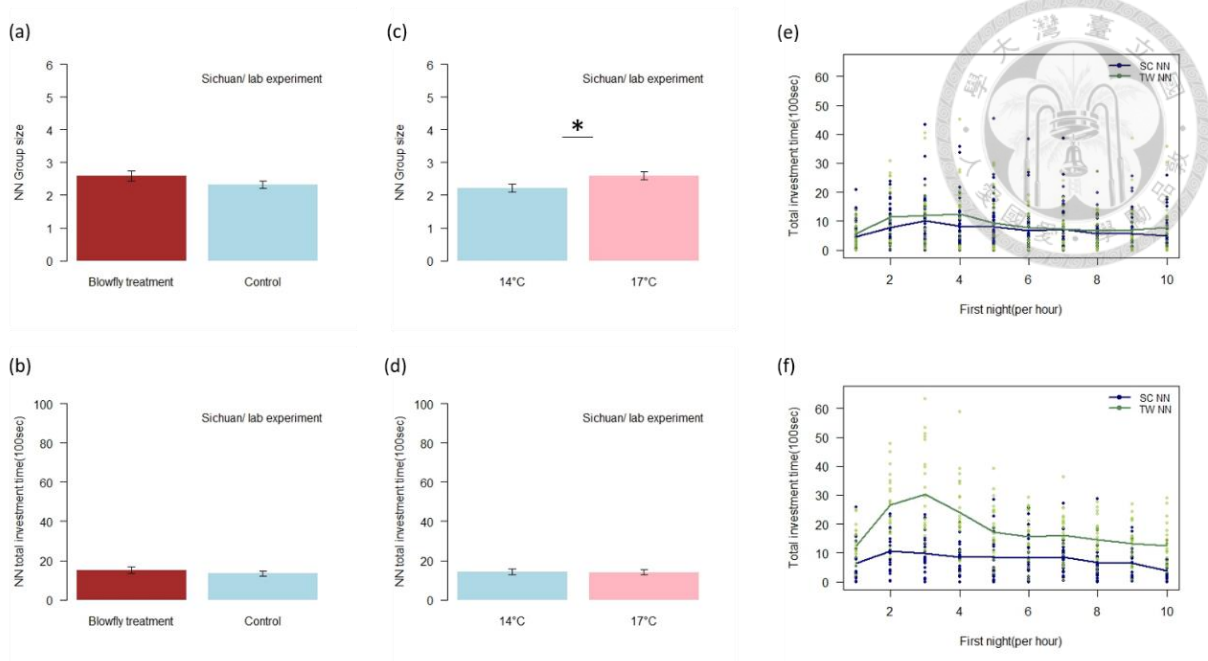
圖十、野外衿覆葬甲競爭操作實驗的結果。

(a)有無衿覆葬甲下的尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率沿海拔變化趨勢的差異 (NS absence: N=52, NS presence: N=27) ; (b)有無衿覆葬甲下的尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率沿每日最低溫梯度變化趨勢的差異 (NS absence: N=52, NS presence: N=27) ; (c)有無衿覆葬甲下的尼泊爾埋葬蟲在低溫 ($T_{min}<14^{\circ}\text{C}$) 環境下繁殖成功率的差異 ; (d)有無衿覆葬甲下的尼泊爾埋葬蟲在高溫 ($T_{min}>14^{\circ}\text{C}$) 環境下繁殖成功率的差異 ; (e)有無衿覆葬甲對尼泊爾埋葬蟲總投資時間的影響 (NS absence: N=21, NS presence: N=24) ; (f)總投資時間對繁殖成功率的影響 (NS absence: N=21, NS presence: N=24) ; (g)結構方程式的分析結果 (N=45)。在(a, b, & f)中，每個點代表一個實驗樣本，線和陰影則代表 GLMM 估算出的趨勢線與信賴區間，虛線代表趨勢不顯著 ($P>0.05$)。在 (c, d & e)，柱長和誤差條為 GLMM 估計之期望值與標準誤 (SE)，*post hoc test $P<0.05$ 。在(g)中，因子間的箭頭表示因果關係。箭頭粗細代表相關性強度，箭頭顏色則表示方向性：紅色為正向關係、藍色則為負向關係。虛線代表關係不顯著 ($P>0.05$)，箭頭旁的數字則代表標準化後的係數。



圖十一、衿覆葬甲競爭對尼泊爾埋葬蟲投資偏離指數的影響。

(a)不同位階的尼泊爾埋葬蟲雌蟲在衿覆葬甲出現或不出現的狀況下個體投資時間的比例差異 (NS absence: N=15, NS presence: N=22) ; (b)不同位階的尼泊爾埋葬蟲雄蟲在衿覆葬甲出現或不出現的狀況下個體投資時間的比例差異 (NS absence: N=15, NS presence: N=22) ; (c)衿覆葬甲出現或不出現的狀況下投資時間偏離指標的差異 (NS absence: N=15, NS presence: N=22) ; (d)投資時間偏離指標與總投資時間的關係 (NS absence: N=15, NS presence: N=22) , NS 代表衿覆葬甲。在 (a, b & c) 中, 柱長和誤差條代表平均值與標準誤差 (SE), *post hoc test $P < 0.05$ 。在(d)中, 每個點代表一個實驗樣本 (橘色點代表有衿覆葬甲出現, 藍色點則無), 趨勢線與 95%信賴區間則透過 GLMM 估算。



圖十二、實驗室操作實驗結果。

(a)四川尼泊爾埋葬蟲族群對於麗蠅處理操作之群大小差別；(b)四川尼泊爾埋葬蟲族群對於麗蠅處理操作之總投資時間差別（Blowfly treatment: N=26; Control: N=48）；(c)四川尼泊爾埋葬蟲族群對於溫度控制操作之群大小差別；(d)四川尼泊爾埋葬蟲族群對於溫度控制操作之總投資時間差別（14°C: N=34; 17°C: N=40, P=0.041）；(e)四川與台灣尼泊爾埋葬蟲族群於麗蠅處理中控制組的第一晚每小時總投資時間；(f)四川與台灣尼泊爾埋葬蟲族群於麗蠅處理組的第一晚每小時總投資時間（N=25）。在(a-d)柱長和誤差條代表平均值與標準誤差（SE）。

表一、尼泊爾埋葬蟲與衿覆葬甲的繁殖成功率與海拔及溫度的 GLMM 分析結果。(a)四川尼泊爾埋葬蟲與海拔；(b)四川尼泊爾埋葬蟲與溫度；(c)四川衿覆葬甲與海拔；(d)四川衿覆葬甲與溫度；(e)台灣尼泊爾埋葬蟲與海拔；(f)台灣尼泊爾埋葬蟲與溫度。



(a)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-1.65	0.24	-6.84	<0.001
Elevation	-1.55	0.43	-3.57	<0.001
Elevation ²	-1.22	0.35	-3.50	<0.001

(b)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-1.84	0.24	-7.75	<0.001
T _{min}	1.09	0.38	2.90	0.004
T _{min} ²	-0.77	0.29	-2.66	0.008

(c)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-3.04	0.82	-3.73	<0.001
Elevation	6.19	2.36	2.62	0.008
Elevation ²	-4.15	1.71	-2.43	0.015

(d)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-2.85	0.62	-4.57	<0.001
T _{min}	-2.30	0.65	-3.56	<0.001
T _{min} ²	-0.78	0.42	-1.87	0.06

(e)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-0.07	0.17	-0.40	0.69
Elevation	1.24	0.24	5.14	<0.001
Elevation ²	-1.58	0.25	-6.33	<0.001

(f)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	0.02	0.17	0.11	0.92
T _{min}	-0.94	0.22	-4.33	<0.001
T _{min} ²	-1.56	0.24	-6.43	<0.001

表二、尼泊爾埋葬蟲群大小與海拔及溫度的 GLMM 分析結果。(a)四川群大小與海拔；(b) 四川群大小與溫度；(c)台灣群大小與海拔；(d)台灣群大小與海拔。

(a)

	Estimate	SE	T	P
Intercept	1.44	0.05	26.95	<0.001
Elevation	-0.20	0.09	-2.30	0.02
Elevation ²	-0.23	0.07	-3.32	0.001

(b)

	Estimate	SE	T	P
Intercept	1.41	0.05	26.53	<0.001
T _{min}	0.25	0.09	2.86	0.005
T _{min} ²	-0.19	0.06	-3.13	0.002

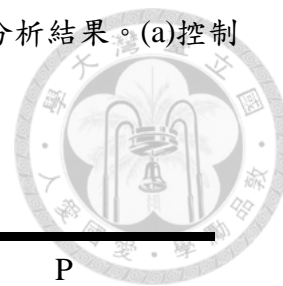
(c)

	Estimate	SE	T	P
(Intercept)	1.35	0.07	18.27	<0.001
Elevation	0.17	0.06	3.12	0.004
Elevation ²	-0.42	0.06	-7.41	<0.001

(d)

	Estimate	SE	T	P
(Intercept)	1.19	0.08	14.93	<0.001
T _{min}	0.01	0.06	0.16	0.87
T _{min} ²	-0.24	0.05	-5.17	<0.001

表三、麗蠅與衿覆葬甲對四川尼泊爾埋葬蟲群大小的 GLMM 分析結果。(a)控制海拔；(b)控制溫度。



(a)

	Estimate	SE	T	P
Intercept	1.40	0.05	26.64	<0.001
NS presence	-0.22	0.06	-3.93	<0.001
Blowfly	-0.04	0.04	-0.95	0.35
Blowfly*Elevation	-0.09	0.07	-1.27	0.21
Elevation	0.04	0.10	0.38	0.71
Elevation ²	-0.13	0.07	-1.90	0.06

(b)

	Estimate	SE	T	P
(Intercept)	1.41	0.05	27.46	<0.001
NS presence	-0.19	0.05	-3.59	<0.001
Blowfly	-0.06	0.05	-1.35	0.18
Blowfly* T _{min}	0.11	0.06	1.79	0.076
T _{min}	0.11	0.09	1.17	0.25
T _{min} ²	-0.16	0.06	-2.71	0.008

表四、麗蠅對台灣尼泊爾埋葬蟲群大小的 GLMM 分析結果。(a)控制海拔；(b)控制溫度。



(a)

	Estimate	SE	T	P
(Intercept)	1.20	0.08	14.73	<0.001
Blowfly	0.04	0.01	3.67	<0.001
Blowfly*Elevation	-0.02	0.02	-1.17	0.24
Elevation	0.21	0.06	3.31	0.002
Elevation ²	-0.39	0.05	-7.27	<0.001

(b)

	Estimate	SE	T	P
(Intercept)	1.10	0.08	13.36	<0.001
Blowfly	0.04	0.01	3.22	0.001
Blowfly* T _{min}	0.05	0.02	3.17	0.002
T _{min}	-0.17	0.07	-2.45	0.016
T _{min} ²	-0.27	0.04	-5.99	<0.001

表五、自然繁殖實驗中影響埋葬蟲群大小因子之結構方程式分析結果。

Response	Predictor	Std.Estimate	P
Group Size	NS	-0.41	<0.001
Group Size	T _{min}	-0.14	0.29
Group Size	Blowfly	-0.07	0.43
NS	T _{min}	-0.35	<0.001
NS	Blowfly	0.09	0.035
Blowfly	T _{min}	0.16	0.01



表六、尼泊爾埋葬蟲群大小操作對繁殖成功率的影響。(a)分析沿海拔梯度差異的 GLMM 回歸表；(b)分析沿溫度梯度差異的 GLMM 回歸表；(c)區分不同溫度範圍的事後檢定結果。



(a)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-1.44	0.41	-3.48	<0.001
Elevation	0.13	0.37	0.35	0.72
Group size	0.92	0.46	1.98	0.047
Elevation*Group size	0.54	0.47	1.15	0.25

N=109 (Group: 52; Pair: 57)

(b)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-1.46	0.43	-3.41	<0.001
T _{min}	0.05	0.35	0.15	0.88
Group size	0.91	0.47	1.92	0.055
T _{min} *Group size	-1.05	0.52	-2.02	0.044

N=109 (Group: 52; Pair: 57)

(c)


Contrast	Odds ratio	SE	Z	P
T _{min} >14°C				
Pair/Group	0.64	0.34	-0.84	0.40
T _{min} <14°C				
Pair/Group	0.07	0.07	-2.64	0.008

表七、四川尼泊爾埋葬蟲群大小操作實驗中，群體操作對總投資時間的影響的 GLMM 分析結果。分析中同時考慮溫度和麗蠅數量的影響。

	Estimate	SE	df	T	P
Intercept	50.44	4.24	52.14	11.89	<0.001
T _{min}	-15.85	3.70	45.04	-4.28	<0.001
Group size	41.62	5.97	69.34	6.98	<0.001
Blowfly abundance	13.05	3.66	74.85	3.57	<0.001

N=85 (Group: 41; Pair: 44)

表八、四川尼泊爾埋葬蟲群大小操作實驗中總投資時間、麗蠅數量與溫度對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率的影響。



	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-1.20	0.30	-4.01	<0.001
Total investment time	0.88	0.34	2.59	0.010
Blowfly abundance	-1.28	0.39	-3.26	0.001
T _{min}	0.48	0.38	1.28	0.20

N=85 (Group: 41; Pair: 44)

表九、四川尼泊爾埋葬蟲群大小操作實驗中影響尼泊爾埋葬蟲繁殖成功的因子之結構方程式分析結果。

Response	Predictor	Standardized estimate	Standard error	P
T _{min}	Elevation	-0.84	0.08	<0.001
Fly abundance	T _{min}	0.54	0.11	<0.001
Total investment time	Blowfly abundance	0.35	0.10	0.001
Total investment time	T _{min}	-0.43	0.10	0.001
Total investment time	Group size	0.57	0.08	<0.001
Success	T _{min}	0.18	0.38	0.20
Success	Blowfly abundance	-0.47	0.39	0.001
Success	Total investment time	0.32	0.34	0.01

N=85

表十、 衿覆葬甲競爭操作實驗中，衿覆葬甲對尼泊爾埋葬蟲繁殖成功的影響。

(a)分析沿海拔梯度差異的 GLMM 迴歸表；(b)分析沿溫度梯度差異的 GLMM 迴歸表；(c)區分不同溫度範圍的事後檢定結果。



(a)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-0.26	0.35	-0.75	0.46
Elevation	0.65	0.34	1.92	0.054
NS presence	-0.10	0.79	-0.13	0.90
Elevation* NS presence	-1.78	0.93	-1.91	0.056

N=79 (NS absence: 52; NS presence: 27)

(b)

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-0.23	0.37	-0.62	0.53
T _{min}	-0.99	0.42	-2.33	0.020
NS presence	-0.59	0.64	-0.92	0.36
T _{min} * NS presence	1.52	0.70	2.17	0.030

N=79 (NS absence: 52; NS presence: 27)

(c)

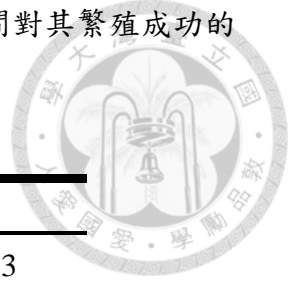
Contrast	Odds ratio	SE	Z ratio	P
T _{min} >14°C				
NS absence /NS presence	0.65	0.51	-0.55	0.58
T _{min} <14°C				
NS absence /NS presence	15.18	15.61	2.64	0.008

表十一、 衿覆葬甲競爭操作實驗中，衿覆葬甲的出現對尼泊爾埋葬蟲總投資時間的影響。分析中同時控制溫度與麗蠅數量的影響。

	Estimate	SE	df	T	P
Intercept	97.93	6.44	28.08	15.22	<0.001
T _{min}	-3.81	4.63	38.36	-0.82	0.42
Blowfly abundance	9.07	4.19	40.16	2.16	0.037
NS presence	-28.33	7.05	30.43	-4.02	<0.001

N=45 (NS absence: 21; NS presence: 24)

表十二、 衿覆葬甲競爭操作實驗中，尼泊爾埋葬蟲總投資時間對其繁殖成功的影響。分析中同時控制溫度與麗蠅數量的影響。



	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-0.69	0.41	-1.68	0.093
T _{min}	0.11	0.42	0.27	0.79
Blowfly abundance	-1.45	0.48	-3.04	0.002
Total investment time	1.35	0.55	2.46	0.014

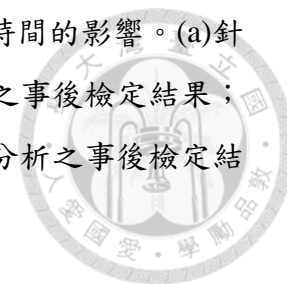
N=45 (NS absence: 21; NS presence: 24)

表十三、 衿覆葬甲競爭操作實驗中，影響尼泊爾埋葬蟲繁殖成功的因子之結構方程式分析結果。

Response	Predictor	Standardized estimate	Standard error	P
T _{min}	Elevation	-0.74	0.16	0.003
Fly abundance	T _{min}	0.36	0.15	0.024
Total investment time	Blowfly abundance	0.30	0.14	0.037
Total investment time	T _{min}	-0.13	0.15	0.42
Total investment time	NS presence	-0.47	0.12	<0.001
Success	T _{min}	0.04	0.42	0.79
Success	Blowfly abundance	-0.49	0.48	0.002
Success	Total investment time	0.46	0.55	0.014

N=45

表十四、 衿覆葬甲競爭及個體位階對尼泊爾埋葬蟲個體投資時間的影響。(a)針對雌蟲的 GLMM 分析之 ANOVA 表；(b)雌蟲的 GLMM 分析之事後檢定結果；(c)針對雄蟲的 GLMM 分析之 ANOVA 表；(d)雄蟲的 GLMM 分析之事後檢定結果。



(a)

	X ²	df	P
Intercept	337.42	1	<0.001
T _{min}	0.00	1	1.00
Blowfly abundance	0.00	1	1.00
NS presence	4.68	1	0.031
Rank	155.29	2	<0.001
NS presence* Rank	8.29	2	0.016

N=37 (NS absence: 15; NS presence: 22)

(b)

	Estimate	SE	df	T	P
Female rank=1 st					
NS absence /NS presence	-0.11	0.05	100	-2.14	0.035
Female rank=2 nd					
NS absence /NS presence	0.09	0.05	100	1.83	0.070
Female rank=3 rd					
NS absence /NS presence	0.02	0.05	100	0.31	0.76

N=37 (NS absence: 15; NS presence: 22)

(c)

	X ²	df	P
Intercept	197.27	1	<0.001
T _{min}	0.00	1	1.00
Blowfly abundance	0.00	1	1.00
NS presence	3.75	1	0.053
Rank	82.45	2	<0.001
NS presence* Rank	5.94	2	0.051

N=37 (NS absence: 15; NS presence: 22)

(d)

	Estimate	SE	df	T	P
Male rank=1 st					
NS absence /NS presence	-0.12	0.06	91.5	-1.92	0.058
Male rank=2 nd					
NS absence /NS presence	0.08	0.06	91.5	1.31	0.19
Male rank=3 rd					
NS absence /NS presence	0.04	0.06	91.5	0.60	0.55

N=37 (NS absence: 15; NS presence: 22)



表十五、影響尼泊爾埋葬蟲投資偏離指標(skew index)的因子與其對投資時間的影響。(a)影響投資偏離指標的因子；(b)投資偏離指標對總投資時間的影響。

(a)

	Estimate	SE	df	T	P
Intercept	0.71	0.04	24.38	18.60	<0.001
T _{min}	-0.01	0.03	21.07	-0.48	0.64
Blowfly abundance	-0.03	0.03	31.30	-1.28	0.21
NS presence	0.10	0.04	22.23	2.22	0.037

N=37 (NS absence: 15; NS presence: 22)

(b)

	Estimate	SE	df	T	P
Intercept	87.30	3.19	11.34	27.36	<0.001
Skew index	-15.33	2.80	34.29	-5.48	<0.001

N=37 (NS absence: 15; NS presence: 22)

表十六、麗蠅處理與溫度控制對四川尼泊爾埋葬蟲之群體大小以及投資時間之影響。(a)操作因子對於群體大小的影響；(b)操作因子對於投資時間的影響。



(a)

	Estimate	SE	T	P
Intercept	0.72	0.94	0.77	0.44
Treatment	-0.25	0.18	-1.33	0.19
Temperature	0.11	0.06	2.02	0.046

N = 74 (Blowfly control: 26, Control: 48)

(b)

	Estimate	SE	T	P
Intercept	15.66	10.82	1.45	0.15
Treatment	-0.03	0.68	-0.05	0.96
Temperature	-1.67	2.13	-0.79	0.43

N = 75 (14°C: 35, 17°C: 40)