

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

Department of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

冠羽畫眉雛鳥競爭機制

**The Mechanisms of Nestling Competition in Taiwan**

***Yuhinas (Yuhina Brunneiceps)***

The seal of National Taiwan University is a circular emblem. It features a central bell (the 'University Bell') flanked by two vertical pillars. The Chinese characters '國立臺灣大學' (National Taiwan University) are inscribed around the top inner edge, and '人學' (Humanity) and '品教' (Quality Education) are on the left and right sides respectively. The name '廖文宜' (Liao Wen-yi) is printed in the center of the seal.

廖文宜

Wen-Yi Liao

指導教授：袁孝維 博士

沈聖峰 博士

Advisor: Hsiao-Wei Yuan, Ph.D.

Sheng-Feng Shen, Ph.D.

中華民國 100 年 5 月

May, 2011

## 誌謝

人生中的第一本著作誕生了！在觀摩過許多學長姊的口試後，終於也輪到我迎接這個時刻。回想這些年，那些在梅峰出野外的日子，在 308 讀書寫論文的日子，帶著筆電奔波台大與中研院的日子，一路走來有好多人的幫忙與陪伴，今天才能順利完成這本論文。

首先，感謝我的兩位指導老師袁孝維老師及沈聖峰老師，感謝袁老師很尊重學生的想法，給我很自由的思考空間，並適時提點我忽略的小細節，而老師總是和顏悅色待人處事的態度也是值得我學習的模範。沈老師(現在叫起來還是覺得很拗口，比較習慣以學長稱呼 XD)從帶領野外工作到最後論文撰寫架構，始終秉持認真嚴謹的態度審視每個環節，尤其在資料分析期間，時常上演好不容易要把結果確定下來，隔天又再度翻案重新分析的戲碼，感謝學長對分析方法的指導與堅持才能讓最終結果撥雲見日。另外，也感謝擔任口委的劉小如老師、王穎老師、謝寶森老師對我的論文給予指正與建議，在此謝謝您們的用心。

回想起大一寒假幫忙斐悅看了 33 個小時的冠羽寶貝家庭錄影帶，深深地被這群光禿禿的小異形吸引，沒想到這份工讀竟是讓我一腳踏進冠羽研究團隊的開端，謝謝斐悅當年錄用我讓我有機會接觸到這麼可愛的冠羽畫眉。同年暑假初次到梅峰當野外小幫手，自此就開始了每逢暑假必上梅峰(順便避暑)的行程，在梅峰出野外是我研究生涯難以忘懷的美好回憶，蔚藍的天空，蒼翠的樹海，靈巧的飛羽精靈，夜晚令人驚豔的流星雨，不絕於耳的「吐米酒」，(雖然有時候想休息時很想忽略這個叫聲)，還有各式各樣可愛的人們。從肯亞遠道而來繫放技術無敵精湛的史特龍，凡事愛碎念不時又會忍不住露一手廚藝的愷愷，說話霹靂快但是騎車技術一流的棒棒，觀察冠羽之餘教我認識其他鳥種的穎慧，做事總是十分仔細謹慎的逸凡，力大無窮看起來就很有肩膀的袁子能，認真鑽研學術有條有理的大利，一起早起換片下午 download 的好夥伴雪怪，一開始裝害羞後來發現鬼點子超多的凱中，看起來慵懶但總是會默默達成目標的湘靜，很愛偷偷放冷箭的曉秋，曾經在山上相遇的田婕、劉鎮、尚慧、靖淳、舜雲、宗佑、彥甫、許皓，常常噓寒問暖送我們水果的阿文夫婦，還有也會幫忙注意冠羽動向的解說員以及處理我們生活起居的梅峰員工，謝謝你們讓野外工作更加順利，也增添許多生活樂趣。

再來就是不同時期會朝夕相處的野生動物研究室的夥伴們，思考縝密的緊張大師佩好，謝謝你即時電話連線解救我 SPSS 的作圖疑惑，總是忙出差忙打工忙英檢的球(恭喜你通過了)，謝謝你在我有困難時總是義不容辭陪我一起處理，熱愛跑酷的阿炮，當兵休假時上線還一直被我抓著問 SAS 的指令，衝勁十足的婉如，一定不會忘記你露齒而笑的爽朗模樣，愛鳥人士惠冰，在山上也和你度過了許多

日子，同時也是 308 無人能取代的團購天后，不嗆你就覺得對不起自己的威廷，雖然如此還是很感謝你分享口試的經驗及小建議，電腦達人永旭，遇到關於電腦的問題勞煩你甚多，對學術研究充滿熱忱的偉平，從野動助教到林場實習多謝你的協助，很瘦很熱心的喬巴，同樣也感謝你在林場實習的協助以及偶爾相見的閒聊，兩位沉著穩重的助理，中衍學長及崇航學長，每次實驗室咪挺感謝你們提出寶貴的意見，謝謝仕凡學長在統計分析上給予協助，並且不厭其煩的把原理講解給我聽。也謝謝 401 的佩蓉、田婕、阿霞、可言、Devil，還有國王、安琪、小隻、小叮嚀、小狼、豌豆…等等許多 94 級同學們，不論是已經畢業或是還在為論文所苦的，很高興能與你們一同分享研究過程的苦與樂，給彼此互相加油打氣，是讓我繼續向前的動力。感謝一直陪伴我的 QD，週末即使刮風下雨還是會來研究室陪我寫論文，(雖然你都在旁邊打電動…)，思緒打結一團亂時，多謝有你的開導讓所有困惑都能迎刃而解。感謝熱情活潑的遠雄影印店老闆及老闆娘，為了要趕上送論文初稿給口委的時間，特地延長營業時間幫我印完才下班。

最最要感謝的是我親愛的爸媽，在求學階段不論是生活還是課業方面，都無怨無悔的給予全面的協助與支持，每個夏天總會抽空來梅峰關心我，瞭解我的野外生活，還有爸爸每天晚上不分晴雨的溫馨接送，謝謝你們願意讓我選擇我感興趣的森林系，研究我所著迷的冠羽畫眉，讓我能按照自己設定的目標順利完成研究所學業，我愛你們。

最後，僅以此篇論文獻給我最愛的冠羽畫眉，若世界上沒有你們的存在，就不會有這篇論文，願你們在這片天空下永遠自在飛翔。

2011.07.04

## 摘要

競爭是動物群體間無可避免的現象，對晚熟性雛鳥而言，親鳥所能提供的食物資源有限，加上鳥巢空間狹小，導致雛鳥之間常會發生激烈的競爭。冠羽畫眉 (*Yuhina brunneiceps*) 具特殊之參與式合作生殖行為，由多對無親緣關係的成鳥共用一巢哺育雛鳥。由於巢中雛鳥間的親緣關係較低，因而雛鳥之間產生利益衝突的可能性更高。本研究目的為探討冠羽畫眉雛鳥競爭的機制，並測試搶奪競爭模式 (scramble competition model) 或誠實訊息模式 (honest signalling model) 在雛鳥乞食行為的應用。搶奪競爭模式的預測：(1) 雛鳥為了獲得足夠的食物，在競爭個體數越多的環境中，乞食表現會越激烈，因此當巢中雛鳥數越多，隨著競爭個體數增加，乞食時間越久；(2) 當孵化順序不同步時，巢中雛鳥競爭能力差距較大，所以整體的乞食時間較同步孵化時短，且乞食時間差距在巢中雛鳥數增加時更大；(3) 當孵化順序不同步時，較早孵化的個體體型較大且體力較佳，在乞食競爭上比晚孵化者占優勢，乞食時間較短，獲得食物比較多；(4) 為提高乞食的投資報酬率，早孵化雛鳥會占據離親鳥回巢餵食最近的區域，以在短時間內獲取較多的食物量，減少體力的消耗。誠實訊息模式的預測：(1) 雛鳥乞食表現受到飢餓程度的影響，獲得食物的時間間隔越長，雛鳥處於越飢餓的狀態，因此多由時間間隔較長的雛鳥獲得食物；(2) 雛鳥乞食表現受到飢餓程度的影響，飢餓雛鳥往親鳥餵食方向靠近，非由體型大的雛鳥獨占。本研究資料來自 2005-2007 年每年 3-8 月冠羽畫眉繁殖季，於巢邊架設錄影設備，從影片中記錄雛鳥的乞食持續時間、獲得食物的間隔、每小時獲得食物次數及乞食距離作為雛鳥競爭程度的指標。依巢中雛鳥數分為小(2-3 隻)及大(5-6 隻)兩組，從影片中監測雛鳥孵化同步性為同步或不同步(12 小時以內孵化者為同步)，並將育雛時期分為前期(1-6 天)及後期(7-12 天)。研究樣本共計 22 巢，約 5549 筆紀錄，考量資料來源為 22 巢觀測值中重複取樣進行量化，因此採用廣義線性混合模式法 (generalized linear mixed models, GLMM) 進行分析。分析結

果發現：雛鳥的乞食時間會隨巢中雛鳥數增加而增加，且不同步孵化的雛鳥其整體乞食時間較短。加入孵化同步性後，同步孵化的雛鳥其乞食時間會隨巢中雛鳥數增加而增加；不同步孵化的雛鳥雖然在大組的乞食時間也有增加的趨勢，但增加幅度較小。將雛鳥依孵化順序分為早孵化及晚孵化組，早孵化雛鳥的乞食時間顯著較短，獲得食物間隔較短，每小時獲得食物的次數較多，乞食距離也較近。本研究結果支持搶奪競爭模式假說下的四項預測，顯示不同步孵化是影響冠羽畫眉子代競爭能力的重要機制，而早孵化雛鳥有獨占食物的生存優勢。

關鍵字：冠羽畫眉、合作生殖、搶奪競爭、雛鳥乞食、不同步孵化



## Abstract

Competition is widespread in animals. In altricial birds, nestlings highly rely on parent provision food. When food is limited and the nest is a narrow environment, it may cause the nestling competition. Taiwan yuhina (*Yuhina brunneiceps*) is an endemic species in Taiwan. They use join-nesting cooperative breeding system, almost formed non-kin group. Because the low relatedness between nestlings, it is more possible to induce the competitive conflicts of benefits. The object in this research is to investigate the mechanisms of nestling competition in Taiwan Yuhina and test between scramble competition model and honest signaling model. Under the scramble competition model, I predict that (1) to get more food, when brood size enlarges; the begging duration may get longer. (2) When asynchronous hatching, the competitive abilities would be large difference between nestlings, so that the whole begging duration would be shorter than synchronous hatching brood. (3) When asynchronous hatching, the early-hatched chicks have the dominance than late-hatched chicks such as obtaining more food and the shorter begging duration because the larger body and the better competitive ability. (4) To increase the rewards of begging, early-hatched chicks would jockey the nearest position. Under the honest signaling model, I predict that begging behavior reflects nestlings' true need which is influenced by the hungry level so that (1) there is no difference between early-hatched and late-hatched chicks in eating interval. (2) When nestling become hungry, they would get closer to the feeding position of parents. It is equal for all nestlings to occupy this 'good' begging position. Data were collected in breeding season from March to August in 2005 to 2007. I used the micro infrared camera recoding the begging duration, eating interval, food obtained times and begging distance to indicate the level of nestling competition. The brood size was divided in small (2-3 nestlings) and large (5-6 nestlings) and monitored the hatching pattern (if all

nestlings born in 12 hours I defined it as hatching synchrony). The nestling stage was divided in early stage (1-6 days) and later stage (7-12 days). All data was came from 22 nests about 5549 records and analyzed with generalized linear mixed models (GLMM). According to the results, the begging duration increase with brood size increase and it decrease in asynchronous brood. To consider the hatching pattern and the brood size, I found that the begging duration extent of asynchronous brood is smaller than synchronous one. Also the early-hatched chicks have shorter begging duration and eating interval, obtain more food per hour and have nearer begging distance. I suggest that asynchronous hatching play an important role in nestling competition in Taiwan Yuhina and early-hatched nestlings have dominance in food monopoly. It provides clear evidences to fit the scramble competition model.

Key words: Taiwan Yuhina, cooperative breeding, begging, scramble competition, asynchronous hatching



# 目 錄

誌謝.....	I
摘要.....	III
Abstract.....	V
第一章 文獻回顧.....	1
第二章 冠羽畫眉雛鳥競爭機制.....	6
前言.....	6
研究方法.....	10
研究地點.....	10
研究對象.....	10
研究方法及步驟.....	11
統計分析.....	14
結果.....	16
討論.....	19
參考文獻.....	24



## 表目錄

表一、冠羽畫眉雛鳥在搶奪競爭模式下的乞食行為預測表 .....	30
表二、冠羽畫眉雛鳥在誠實訊息模式下的乞食行為預測表 .....	31
表三、對冠羽畫眉雛鳥乞食時間有顯著影響的因子 .....	32
表四、對冠羽畫眉雛鳥每小時獲得食物次數可能有影響的因子 .....	33
表五、對冠羽畫眉雛鳥乞食距離可能有影響的因子 .....	34
表六、對冠羽畫眉雛鳥獲得食物的間隔有顯著影響的因子 .....	35
表七、對冠羽畫眉體重可能有影響的因子 .....	36

## 圖目錄

圖一、梅峰地區冠羽畫眉巢中雛鳥數對雛鳥乞食時間的影響 .....	37
圖二、孵化順序對梅峰地區冠羽畫眉雛鳥乞食時間的影響 .....	38
圖三、不同孵化順序下巢中雛鳥數多寡對冠羽畫眉雛鳥乞食時間的影響 .....	39
圖四、不同步孵化順序下，早孵化雛鳥和晚孵化雛鳥的乞食時間比較 .....	40
圖五、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化情形下每小時獲得食物次數的比較 .....	41
圖六、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化同步性下的乞食距離比較 .....	42
圖七、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化時早孵化雛鳥與晚孵化雛鳥的乞食距離比較 ....	43
圖八、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化情形下的獲得食物的時間間隔比較 .....	44
圖九、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化情形下各日齡的體重比較 .....	45
圖十、冠羽畫眉雛鳥第二天及第八天的體重比較 .....	46

# 第一章 文獻回顧

## 雛鳥乞食 Begging

乞食(begging behavior)是雛鳥向父母乞討食物資源的行為表現(Leonard *et al.* 2003)，也是最直接的雛鳥競爭方式(Godfray 1995, Kacelnik *et al.* 1995, Cotton *et al.* 1996)。雛鳥透過聽覺和視覺上不同的乞食行為，例如：叫聲、張嘴、伸長脖子及振翅等方式吸引親鳥注意，並占據距離親鳥餵食位置較近的區域以獲取最多的食物(Mock and Parker 1997)。乞食強度通常會隨雛鳥的飢餓程度、貧乏的環境條件及手足激烈爭食而增加(Budden and Wright 2001)。

晚熟性雛鳥的成長，高度依賴親鳥提供食物，雛鳥會因親鳥的餵食總量及食物資源的分配方式產生衝突(Trivers 1974)，進而促成雛鳥競爭(sibling rivalry)的發生。雛鳥競爭為雛鳥基於食物需求對親鳥發送的需求信號以及親鳥控制食物分配所造成的結果(Parker *et al.* 2002)，是一種親子衝突(parent-offspring conflict)的現象(Wright and Leonard 2002)。就目前對親子衝突的研究而言，雛鳥乞食行為除了是一種誠實信號以外，尚包含其他的意義，例如：透露雛鳥的身體健康狀況(body condition)，以提供親鳥更多資訊選擇合適的餵食對象(Godfray 1991, 1995, Budden and Wright 2001)。每隻雛鳥的乞食努力可能因當前生理需要，例如：對食物的需求(Price *et al.* 1996, Lotem 1998, Cotton *et al.* 1999)、雛鳥性別(Anderson *et al.* 1993, Price *et al.* 1996)及其他雛鳥乞食的激烈程度(Smith and Montgomerie 1991, Price and Ydenberg 1995, Price *et al.* 1996)等因素而有所差異。當巢中雛鳥數多於一隻以上時，演化的機制迫使雛鳥必須和手足兼容競爭與合作關係，而使乞食行為變得複雜；也影響親鳥的餵食總量以及分配食物的方式(Porkert and Špinka 2006)。

目前已發展出兩種數學模式來解釋雛鳥的乞食行為：第一種模式稱為搶奪競爭(scramble competition)，是一種不對稱的競爭方式，此模式假設親鳥不會主動掌控食物分配，是依據雛鳥自身競爭結果被動供給食物(Parker *et al.* 1989, Godfray

and Johnstone 2000)。在獲取相同食物量的前提下，體型較大的雛鳥乞食時只需耗費較少的能量便能達到目標，例如：體型大的雛鳥較容易占據親鳥的餵食區域(Rydén and Bengtsson 1980)；或是較早出生的雛鳥因其神經系統發育較完善，對於接收親鳥發出的信號能力較好，而能向親鳥做出適切的乞食反應(Khayutin and Dmitrieva 1977)，由於以上因素使得這些較強壯較具乞食優勢的雛鳥能獲取更多的食物(Parker *et al.* 1989)。在此模式下，雛鳥能否獲得大量的食物，取決於個體的乞食能力以及是否占據好的乞食位置(Kilner 1995, Ostreiher 1997, Kilner 2002)。

另一對立模式則主張乞食行為是一種誠實信號(honest signaling)，能真實反應雛鳥需求(Godfray 1991, 1995)。依據此模式理論，雛鳥有不同乞食層次的表現，是受到乞食所能獲得的利益驅使，而非受到乞食代價的影響。亦即當親鳥提供等量的食物下，對於飢餓雛鳥而言，能立即滿足雛鳥對食物的需求並大幅提昇其適存度(fitness)。因此，為了獲得這項利益，飢餓的雛鳥會願意比其他雛鳥投入更多的努力乞食，向親鳥表達需求的急迫性以獲取足夠的食物(Porkert and Špinka 2006)。

在諸多乞食行為的假設中，雛鳥在乞食上獲得利益的同時也必須付出相當的代價(Moreno-Rueda 2007)。這些代價包括：(1)提高被捕食率，雛鳥急促的乞食聲不僅會促使親鳥增加回巢餵食的頻率，同時會吸引天敵注意(Clark and Lee 1998, Price 1998, Kilner *et al.* 1999)；(2)用於代謝、細胞生長的能量消耗(Weathers *et al.* 1997)；(3)減少雛鳥睡眠時間，影響雛鳥的免疫能力(Roulin 2001a, Wells 2003)；(4)整體適存度(inclusive fitness)下降，當雛鳥間親緣關係緊密時，若食物讓少數雛鳥獨占，雖然獲得食物的雛鳥可增加自身適存度，卻相對削弱其他手足的適存度(McCarty 1997)；(5)子代數減少代價，瘦弱雛鳥易被寄生蟲寄生，當瘦弱者死亡時，其餘存活的雛鳥必須分攤被寄生蟲寄生的風險，因此雛鳥為了降低風險，會盡可能避免手足死亡(Christe *et al.* 1996)。另外，當巢中雛鳥數多時，較容易調節生理溫度，有助於維持巢內溫度的恆定(Dunn 1976, 1979)。關於這些雛鳥乞食代價的理論，有助於瞭解促成雛鳥乞食穩定演化的成因，以及親子衝突發生時可能的解決

之道。

### 不同步孵化 Hatching Asynchrony

鳥蛋胚胎需要親鳥持續維持穩定的溫度才能開始發育(Drent 1975)，因此母鳥可透過選擇在何時開始孵蛋控制雛鳥孵化的順序(Magrath 1992)。若母鳥在蛋未生完之前，就提早開始孵蛋，使部份雛鳥提前孵化，且有明顯的時間差異，稱為不同步孵化(hatching asynchrony; HA)，反之，則為同步孵化(hatching synchrony; HS)。對晚熟性鳥種而言，不同步孵化時，雛鳥會依孵化時間、體型自然形成階級(hierarchy)差異，進而影響雛鳥的競爭能力(Magrath 1990)。在不斷的演化適應的過程中，不同步孵化可能帶來的利益包括(1)減少親鳥餵食工作負擔(Hussell 1972)，(2)當食物資源短缺時，促進部份子代死亡(brood reduction)的淘汰機制(Lack 1947, 1954)，(3)減少雛鳥競爭(Hahn 1981)，(4)分散先出生雛鳥意外死亡的風險(Gargett 1977)，(5)允許母鳥增加公鳥的工作負荷量(Slagsvold and Lifjeld 1989)。

在不同步孵化中最晚孵化的雛鳥因為發育慢通常身體狀況最為虛弱，容易受外寄生蟲、食物短缺、同儕競爭等惡劣因素威脅，處於不利存活的劣勢(Cotton *et al.* 1999)。對於親鳥為何要撫養負擔能力所及以外的瘦弱雛鳥假說有二：(1)風險分散假說(insurance hypothesis)，先出生的雛鳥可能有意外死亡的風險，母鳥藉由額外孵化的雛鳥來確保最後有足夠子代延續基因傳遞(Dorward 1962, Gargett 1977)；(2)子代數減少假說(brood reduction hypothesis)，當親鳥無法預期繁殖後期的食物資源豐富度時，母鳥會在能力範圍內先生下最多的蛋，等雛鳥逐一孵化後，依當時食物資源狀況決定是否要餵養額外孵化的雛鳥，或犧牲此瘦弱個體以符合親鳥餵食負擔內可撫養的雛鳥數(Lack 1954)。此二項假說皆建立在如何達到最適巢中雛鳥數(optimum brood size)的觀點上。Nilsson(1995)的研究指出，不同步孵化時巢中雛鳥數多寡和親鳥餵食存在權衡的機制。當食物缺乏時，親鳥會允許巢中雛鳥誘發不對稱競爭(asymmetry competition)，讓強壯個體欺壓或殺害手足(siblicide)，自然淘

汰瘦弱雛鳥並確保品質較好的雛鳥能獲得足夠資源生長發育。但若親鳥的立場是想保全所有孵化的雛鳥不希望子代數減少的情形發生，則會增加餵食頻率或多餵食瘦弱雛鳥等方式介入雛鳥競爭，例如：大山雀(great tits; *Parus major*)的親鳥就傾向餵食較輕的雛鳥(Bengtsson and Rydén 1983)，但此舉可能會影響親鳥未來的生殖機會(Bryant and Tatner 1990, Godfray and Parker 1991)。

### 合作生殖 Cooperative breeding

在鳥類當中，合作生殖最早是泛指在群體中有非繁殖個體固定出現在部份或所有的巢中幫忙餵養雛鳥的情形(Brown 1987)。Emlen & Vehrencamp(1983)進一步定義為，除繁殖配對外有一隻以上的個體對不是自己的子代提供照顧的現象。目前已知有 308 種鳥種具有合作生殖的行為，約佔所有鳥種的 3.2%。大部分屬於繁殖偏離(reproductive skew)程度較高的幫手制(helper-at-the-nest system)，多由親戚組成，幫手通常為群體內延遲播遷的子代，僅特定個體具有繁殖機會，其餘成員則為幫手且無繁殖機會(Brown 1987)。另有少於 20 種的鳥種屬於繁殖偏離程度低的共用一巢制(joint-nesting system)，會有兩對以上的繁殖配對共同築巢、生蛋及餵養小孩，群成員間的親緣關係低，全部或大部分成員有參與繁殖的機會(Brown 1987, Vehrencamp 2000)。在多對共用一巢制中，公鳥會分擔母鳥的工作，某些非燕雀目鳥種的公鳥會負責 50% 以上的孵蛋工作，讓母鳥恢復生蛋時消耗的能量，但燕雀目鳥種在長期演化的過程中，主要由母鳥負責大部分的孵蛋工作，因此幾無公鳥孵蛋的情形(Vehrencamp 2000)。

在合作生殖當中，群成員間並不全然是合作關係，為了成功撫育自己的後代，時常有競爭與衝突發生。在多對共用一巢制中，圭拉杜鵑(guira cuckoo; *Guira Guira*)(Macedo 1992)、溝嘴犀鵑(groove-billed ani; *Crotophaga sulcirostris*)(Vehrencamp *et al.* 1986)、橡實啄木鳥(acorn woodpecker; *Melanerpes formicivorus*)(Koenig *et al.* 1995)、紅冠水雞(common moorhen; *Gallinua chloropus*)

(McRae 1996b)的研究中皆發現母鳥會有踢蛋(egg tossing)或毀蛋(egg destruction)的行為。特別是當母鳥未和其他成員同時下蛋時(太早或太晚下蛋)，會大幅提高其他母鳥去毀蛋的機率(Koenig *et al.* 1995, McRae 1996b)。而公鳥則會為了競爭交配權，發生打鬥、爭奪高位階、防衛配偶(mate-guarding)或甚至在育雛時有殺嬰(infanticide)等行為增加自己的利益。對雛鳥而言，為爭取自己未來更佳的生存機會，則可能使雛鳥競爭更為劇烈(Slagsvold 1997)。

冠羽畫眉(*Yuhina brunneiceps*)首次由 Yamashin(1938)在阿里山觀察到有共同築巢及育雛的特殊行為。自 1997 年起，本研究室對臺大梅峰山地農場場區內的冠羽畫眉持續追蹤研究，目前已累積相當程度的成果。冠羽畫眉 90% 以上為共用一巢制的合作生殖模式，遠高於橡實啄木鳥及溝嘴犀鶯的 76%，在燕雀目中會高度採用共用一巢制合作生殖模式的鳥種亦為少見。繁殖偏離程度低(平均繁殖偏離指數： $0.19 \pm 0.18$ )，大部分群成員皆有參與繁殖的機會(Yuan *et al.* 2004)。高位階母鳥負責大部分的孵蛋工作，亦發現有少數公鳥會參與日間孵蛋的工作。當群成員數增加時，低位階母鳥可減少高位階母鳥的總孵蛋時間，育雛時期低位階成員也會共同分擔育雛工作，對高位階者具有補償效應(compensate)(Yuan *et al.* 2004, 鄭凱中 2011)。又群內成員主要由非親戚個體組成，彼此親緣關係低，有別於大部分合作生殖的鳥種主要和親戚合作從中獲得基因傳遞利益，促使冠羽畫眉形成合作生殖的機制則在於群體生活所能帶來的利益(Zhong 2006)。另外，高位階母鳥擁有的子代數較多，子代性別又以雄性居多(Fu 2005)，且其子代離巢時，體重也顯著比低位階子代重(陳湘靜 2009)，顯示高位階親鳥在繁殖後代具有較好的優勢，可見在群體利益下，成員彼此的競爭和衝突依然存在。對於冠羽畫眉如此特殊的社會生活方式，不論是在群成員間、親子關係或子代競爭，仍有許多合作利益與衝突的平衡機制值得後續研究探討。

## 第二章 冠羽畫眉雛鳥競爭機制

### 前言

競爭是動物群體間無可避免的現象，對晚熟性雛鳥而言，親鳥所能提供的食物資源有限，加上鳥巢空間狹小，雛鳥對食物的需求以及親鳥分配食物資源的方式，導致雛鳥之間常會發生激烈的競爭(Parker *et al.* 2002)。雛鳥的飢餓程度會誘發不同等級的乞食表現，透過振翅、張嘴、伸長脖子或發出乞食聲等視覺與聽覺刺激來吸引親鳥的注意，並會占據距離親鳥回巢位置最近的區域，提高自身的食物攝取量(Mock and Parker 1997)。有時雛鳥會誇大乞食強度試圖獲得更多的食物，但親鳥的立場則是希望能養活最多的子代，因此會盡可能選擇餵食確實有急迫需求的雛鳥，避免食物資源被少數優勢者獨占 (Wright and Leonard 2002)。

目前已發展出兩種數學模式來解釋雛鳥的乞食行為：第一種模式稱為搶奪競爭(scramble competition)，是一種不對稱的競爭方式，此模式假設親鳥不會主動掌控食物分配，是依據雛鳥自身競爭結果被動供給食物(Parker *et al.* 1989, Godfray and Johnstone 2000)。在獲取相同食物量的前提下，體型較大的雛鳥乞食時只需耗費較少的能量便能達到目標，例如：體型大的雛鳥較容易占據親鳥的餵食區域(Rydén and Bengtsson 1980)；或是較早出生的雛鳥因其神經系統發育較完善，對於接收親鳥發出的信號能力較好，而能向親鳥做出適切的乞食反應(Khayutin and Dmitrieva 1977)，由於以上因素使得這些較強壯較具乞食優勢的雛鳥能獲取更多的食物(Parker *et al.* 1989)。在此模式下，雛鳥能否獲得大量的食物，取決於個體的乞食能力以及是否占據好的乞食位置(Kilner 1995, Ostreiher 1997, Kilner 2002)。

另一對立模式則主張乞食行為是一種誠實信號(honest signaling)，能真實反應雛鳥需求(Godfray 1991, 1995)。依據此模式理論，雛鳥有不同乞食層次的表現，是受到乞食所能獲得的利益驅使，而非受到乞食代價的影響。亦即當親鳥提供等量

的食物下，對於飢餓雛鳥而言，能立即滿足雛鳥對食物的需求並大幅提昇其適存度(fitness)。因此，為了獲得這項利益，飢餓的雛鳥會願意比其他雛鳥投入更多的努力乞食，向親鳥表達需求的急迫性以獲取足夠的食物(Porkert and Špinka 2006)。許多研究透過改變巢中雛鳥數、雛鳥飢餓狀況、交換兩巢不同大小的雛鳥或回播乞食聲音等方式以驗證此兩個模式理論(Muller and Smith 1978, Redondo and Castro 1992, Cotton *et al.* 1999)。但此兩種模式並非完全互斥，即使是同一種鳥種也會因為育雛當下的食物資源及環境因子（例如：氣溫、雨量）等條件影響雛鳥採用何種乞食競爭策略(Royle *et al.* 2002)。

群體生活在動物界是廣泛發生的現象(Jens Krause 2002)。群體生活並不會自動產生利益(automatic benefit)，但一定會伴隨代價(automatic cost)的發生，例如：增加資源競爭強度(包括配偶)、增加疾病或寄生蟲的傳染力，其他損害像是曝光率增加會提高被捕食率等。當個體生活於群體的利益超過這些自動附加的代價時，社會生活才會被天擇所偏好(Alexander 1974)。合作生殖是一種特殊的群體生活方式，是指在社會群體中有一個以上的個體，對不是自己的子代提供照顧，共同分擔築巢、孵蛋、育雛等工作(Emlen and Vehrencamp 1983)。目前有合作生殖紀錄的308種鳥種中(Arnold and Owens 1998)，大部分屬於繁殖偏離較高的幫手制(Brown 1987)。另有少於20種的鳥種則屬於繁殖偏離較低的共用一巢制，即群內大多數或全部成員有機會參與生殖，會有一隻以上雌鳥在共同築的巢內下蛋(Vehrencamp 2000)，例如溝嘴犀鶯 (Koford *et al.*, 1990)，椴實啄木鳥(Joste *et al.* 1985)。共用一巢制可能存在利益衝突及平衡機制，像是溝嘴犀鶯(Vehrencamp *et al.* 1986)和圭拉杜鶯(Macedo 1992)生殖個體間的踢蛋行為，可能可以增進自身利益。在育雛階段，雛鳥間則會發生激烈的手足競爭，以爭取自己未來最佳的存活機會(Slagsvold 1997)。

目前已有相當研究揭示冠羽畫眉合作生殖群成員數目增加時對親鳥的益處(Yuan *et al.* 2005)，在過去冠羽畫眉的研究中發現，在大的親鳥群中(4隻以上)，個

體的存活率顯著高於其他較小群的個體，另外我們也發現越大群平均每一對鳥在孵蛋與育雛的工作量也較低(Yuan *et al.* 2005)。此外，在繁殖速度方面，較大的繁殖群，築巢速度與繁殖失敗後再度嘗試的速度，也比單對繁殖鳥快；並且占有較大的領域與較好的巢位、食物資源與樹木掩蔽(Shen 2002)。然而損害的產生是由於群內個體為獲得自身利益所帶來的代價(Alexander 1974)。當家庭突然由沒有親緣關係個體（如：繼父繼母）加入繁殖群，或手足體型相近者共同競爭，則會加深家庭內部衝突。而在冠羽畫眉的多對共用一巢制中，巢中雛鳥大都來自於沒有親緣關係的多對父母(Zhong 2006)，當巢中雛鳥同時來自多個父母，彼此間親緣關係降低時，雛鳥競爭可能更為劇烈(Parker 1985)。此外，前人研究中已知冠羽畫眉繁殖群的親鳥不會偏好餵食自己子代的雛鳥，但會偏好餵食體重較重的雛鳥，顯示冠羽畫眉的子代競爭對親鳥選擇餵食對象的影響較大(黃斐悅 2006)。冠羽畫眉雛鳥的孵化同步性和孵蛋時期的降雨量顯著相關，當降雨量多時高位階母鳥傾向採取同步孵化策略，以產出較重但較少的子代度過惡劣環境；反之，當降雨量少時，高位階母鳥產完蛋後會及早開始夜孵，使自己的子代能提前孵化，擁有較好的競爭優勢(陳湘靜 2009)。

現階段關於雛鳥競爭的研究主要以雙親照顧(biparental care)的鳥種居多，且多數以人工實驗操作進行相關研究，較缺乏自然狀態下的觀察資料。而鮮少著墨於共用一巢制中的雛鳥競爭情形。採用共用一巢制的冠羽畫眉擁有累積多年的野外觀察資料，有助於了解不同社會體制下的雛鳥競爭情形。本研究的目的是在於探討合作生殖下冠羽畫眉雛鳥競爭的機制，並做出以下假設及預測：

假說一：冠羽畫眉雛鳥乞食行為符合搶奪競爭模式：

1. 雛鳥為了獲得足夠的食物，在競爭個體數越多的環境中，乞食表現會越激烈，因此當巢中雛鳥數越多，隨著競爭個體數增加，乞食時間越久
2. 當孵化順序不同步時，巢中雛鳥競爭能力差距較大，所以獲得食物的個體其乞食時間較同步孵化時短，且乞食時間差距在巢中雛鳥數增加時更大

3. 當孵化順序不同步時，較早孵化的個體體型較大且體力較佳，在乞食競爭上比晚孵化者佔優勢，乞食時間及獲得食物的間隔較短，獲得食物次數比較多
4. 為提高乞食的投資報酬率，早孵化雛鳥會占據離親鳥回巢餵食最近的區域，以在短時間內獲取較多的食物量，減少體力的消耗

假說二：冠羽畫眉雛鳥乞食行為符合誠實訊息模式：

1. 雛鳥乞食表現受到飢餓程度的影響，獲得食物的時間間隔越長，雛鳥處於越飢餓的狀態，因此多由時間間隔較長的雛鳥獲得食物
2. 雛鳥乞食表現受到飢餓程度的影響，飢餓雛鳥往親鳥餵食方向靠近，非由體型大的雛鳥獨占



## 研究方法

### 研究地點

本研究地點位於南投縣仁愛鄉的國立臺灣大學農學院附設山地實驗農場梅峰本場(24°09'N, 121°17'E)，海拔 2100 公尺，年均溫 13.7°C，七月平均最高溫為 25.3°C，最低溫為 12.5°C，一月平均最高溫為 13.0°C，最低溫為 2.5°C，年平均降水量近 3,200mm，年平均降水日數約 100 天，屬溫帶型氣候，四季鮮明。本區原始闊葉林主要由樟科(Lauraceae)與殼斗科(Fagaceae)所組成，另有開闢成果園及農場的坡地，栽植水蜜桃、蘋果等落葉型果樹。主要人工栽植木有日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)、白楊(*Populus fremontii*)、赤楊(*Alnus formosana*)、山櫻花(*Prunus campanulata*)，林木下層則間雜水麻(*Debregeasia orientalis*)、山胡椒(*Litsea cubeba*)、五節芒(*Miscanthus floridolu*)等陽性植物，場區道路系統發達，景觀呈破碎化分布。

### 研究對象

冠羽畫眉是台灣特有種鳥類，廣泛分布於海拔 800-3000 公尺的山區，冬季會短距離遷移至較低海拔度冬。棲地類型廣泛，包括天然林、次生林、人工林及果園都可見其活動蹤影，喜於森林中層或較低矮的樹冠層成群活動。食性廣泛，昆蟲為其主要食物來源(Lee *et al.* 2005)，亦會取食花蜜、花粉及果實。繁殖季於每年三月底開始，至九月初結束，配對方式為一夫一妻制，並採多對共用一巢的合作生殖模式。親鳥群組成數介於 2-7 隻，其中以 4 隻成群最為常見(袁子能 2010)。同一繁殖群在一個繁殖季最多可嘗試 9 巢(Yuan *et al.* 2004)，築巢期約 3 天，生蛋期 3 至 4 天，母鳥於每日凌晨下蛋，一隻母鳥一天僅能下一顆蛋，極少數案例有踢蛋行為發生(3/34)。孵蛋期約 12 天，窩卵數約 2-6 顆(Yuan *et al.* 2006)，孵化同步性可分為同步孵化及不同步孵化。雛鳥孵化後親鳥馬上開始餵食，主要以毛蟲、蜘蛛及蛾類等無脊椎動物育雛。育雛期約 12 天，巢內所有雛鳥會在同一天離巢，

離巢後 12 天內親鳥會繼續餵哺離巢雛鳥，子代延遲播遷的情形極低，僅 6% 的子代離巢後會留存在原出生地(Yuan *et al.* 2004)。

## 研究方法及步驟

### 群成員捕捉與採血繫放

在梅峰園區內，於冠羽畫眉頻繁活動的地點架設霧網(mist net)捕捉成鳥，於其腳上套上色環及金屬環，以供日後觀察時做個體辨識。上環後測量其頭長寬、冠長寬、喙長寬、自然及最大翼長、尾長、跗蹠骨長、體重等基本資料，並檢視孵卵斑(incubating patch)等特徵。以針頭及毛細管採血(20-70 $\mu$ l)，血樣保存於-20 $^{\circ}$ C 環境下的裂解液(lysis buffer)(Seutin *et al.* 1991)中，以供性別及親緣關係鑑定。並於大腿皮膜處注射植入式晶片(ID100A, Trovan)，每個晶片重0.01克，約為冠羽畫眉體重(約12克)之0.08%左右。

### 成員及位階觀察

每年三月底至九月初繁殖季期間，各繁殖群已有固定的活動領域，每日 0500-1000 以雙筒望遠鏡(Canon 15\*50)觀察並記錄各繁殖群的群成員組成、出沒地點及個體行為，包括：鳴唱、覓食、理羽、交配、追逐、打鬥、銜巢材等，以了解各群的繁殖階段。由於冠羽畫眉高位階雄鳥鳴唱「吐米酒」次數頻繁，且高位階者會有追逐低位階者的行為，尤其在築巢前的情況更為明顯(洪心怡 2003)，因此可從鳴唱次數及追逐行為判別群成員間的位階關係，雌鳥位階則與配對雄鳥相同(Yuan *et al.* 2004)。

### 錄影器材及晶片記錄器架設

透過日間行為觀察找到巢位後，為降低對冠羽畫眉在繁殖期間的干擾避免牠們棄巢，本研究選擇在其築巢完畢至開始下蛋前的夜晚進行錄影器材架設。在巢

上方架設紅外線針孔攝影機(micro infrared camera)，將直徑10公分之晶片感應線圈(antenna)固定於鳥巢口邊緣以布繩固定在枝條上，並將針孔攝影機及晶片感應線圈與地面設置的錄放影機及晶片紀錄器(data logger)相連，進行資料收集的工作。當有被注射植入式晶片的個體通過感應線圈時，晶片紀錄器會自動記錄其進巢時間及晶片條碼，日後用於比對錄影畫面中的進巢個體，由此達到個體辨識的目的。另外，也可透過錄影畫面即時監測巢內狀況，確認蛋或雛鳥是否存活，育雛階段的錄影時間為每日0430-1800。

### 雛鳥標記及採血秤重

雛鳥孵化後以環保無毒壓克力黑色顏料(Painters, Elmer's Products Inc.)在鳥喙、頭頂及跗蹠畫上識別標記(Kölliker *et al.* 1998)，在雛鳥第2、4、6、8天大時進行形質測量，記錄翼長、跗蹠骨長及體重。雛鳥第4天大時，以針頭及毛細管採取血樣保存，以供親緣鑑定使用，並於第6天大時，在其腳上套上金屬環及色環以便雛鳥離巢後做個體辨識。

### 親緣關係鑑定

使用微衛星DNA(microsatellite DNA)作為基因標記(genetic marker)，利用自動定序儀(MegaBACE 500)測試採到的樣本，將微衛星DNA以電腦軟體(MegaBACE Genetic Profiler 2.0)轉換後，可得到每隻個體在不同基因座(loci)的對偶基因大小(allele size)。以電腦軟體Cervus 3.0計算同巢成鳥與雛鳥間的基因座符合程度以排除錯誤雙親(false parent)(Slate *et al.* 2000)，根據野外觀察紀錄，母方候選者為同一繁殖群中的所有雌鳥，父方候選者的來源亦同，當親鳥候選者與雛鳥間有超過一個以上的基因座彼此未能吻合，就會排除該候選者為親生父母。以本實驗使用之引子(primer)數量與族群個體各基因座對偶基因分布情形判釋親緣關係時，母鳥候選者的排除率為0.965，公鳥候選者的排除率為0.995。

## 從影片收集資料

### (1) 雛鳥乞食行為

用壓克力顏料在雛鳥嘴喙塗上不同的標示，有助於在影片中清楚辨識巢內每隻雛鳥個體。從影片中記錄(a)雛鳥的乞食持續時間(begging duration)，這段時間定義為雛鳥開始張嘴乞食到進食後閉嘴瞬間的時間，以秒數為計算單位；(b)雛鳥獲得食物的間隔(eating interval)，這段時間定義為雛鳥此次張嘴乞食到下次張嘴乞食的時間，以分鐘為計算單位；(c)雛鳥獲得食物的次數，在錄影時間內以小時為單位，計算雛鳥每時段獲得食物的總次數；(d)雛鳥乞食位置，將鳥巢劃分為九宮格，記錄雛鳥乞食時所在的位置，之後參照親鳥餵食位置轉換成近(N)、中(M)、遠(F)三個距離，再將三個距離予以給分(N=0, M=0.5, F=1)。

### (2) 親鳥餵食行為

對照晶片紀錄及時間，便可分辨影片中進巢親鳥身分。從影片中記錄親鳥(a)餵食間隔(feeding interval)，此次親鳥回巢至下次有親鳥回巢餵食的時間間隔，以分鐘為計算單位；(b)巢中停留時間，親鳥進巢至離巢的時間；(c)親鳥餵食位置，將巢分割成九宮格，記錄親鳥餵食時所在的位置。

### (3) 繁殖情形

從影片中記錄每日巢中雛鳥數(brood size)、雛鳥成長狀況(蛋、雛鳥日齡、何時離巢)、雛鳥孵化順序(以12小時為基準，整巢雛鳥皆於12小時內出生判定該巢為同步孵化，若有一隻以上的雛鳥超過12小時出生則為不同步孵化)，並計算每隻親鳥平均負擔的子代數比例(capita)。另外透過親緣鑑定的結果可得知雛鳥是高位階或低位階母鳥的子代。

## 統計分析

### 雛鳥乞食及親鳥餵食

本研究使用 2005、2006、2007 三年的野外錄影做數據分析，共計可用資料 22 巢，71 隻雛鳥，5549 筆的雛鳥乞食紀錄。考量資料來源為 22 巢觀測值中重複取樣進行量化，因此採用廣義線性混合模式法 (generalized linear mixed models, GLMM) 進行分析。本研究共設定四個依變項，分別為雛鳥乞食時間、雛鳥獲得食物的次數、雛鳥乞食距離、雛鳥獲得食物的間隔。自變項則分成隨機因子 (random factor) 及固定因子 (fixed factor)，隨機因子設置的意義在於控制樣本間的不獨立性對分析結果的影響，本研究將取樣的雛鳥設為隨機因子；各依變項全模式中設定的固定因子於下方分別詳述：

- (1) 雛鳥乞食時間：可能影響雛鳥乞食時間的固定因子，包括：巢中雛鳥數 (S：小群 2-3 隻、L：大群 5-6 隻)、親鳥群隻數、平均親鳥照顧子代數、孵化同步性 (HS：同步、HA：不同步)、育雛時期 (Early：前期，孵化後 1-6 天、Late：後期，孵化 7 天以上)、餵食時段 (AM：上午、PM：下午)、不同步孵化雛鳥的孵化順序 (HA-E：早孵化、HA-L：晚孵化)、母鳥位階、親鳥餵食間隔、親鳥回巢次數。
- (2) 各隻雛鳥每小時獲得食物的次數：可能影響雛鳥獲得食物次數的固定因子，包括：親鳥群隻數、巢中雛鳥數、不同步孵化雛鳥的孵化順序、孵化同步性、雛鳥日齡、餵食時段、育雛期雨量、不同步孵化雛鳥的孵化順序與雛鳥日齡交感作用、孵化同步性與雛鳥日齡交感作用。
- (3) 雛鳥乞食距離：可能影響雛鳥乞食距離的固定因子，包括：不同步孵化時的雛鳥孵化順序、孵化同步性、雛鳥日齡、親鳥群隻數、巢中雛鳥數、餵食時段、不同步孵化雛鳥的孵化順序與雛鳥日齡交感作用、孵化同步性與雛鳥日

齡交感作用。

- (4) 雛鳥獲得食物的間隔：可能影響雛鳥獲得食物的間隔的固定因子，包括：巢中雛鳥數、親鳥群隻數、孵化同步性、餵食時段、雛鳥日齡。

以上四個依變項在使用 GLMM 分析時皆使用反向排除法(backward selection)將自變項自全模式中逐一去除，直至建構出最佳模式。若檢測的自變項達到顯著差異( $p < 0.05$ )，則以最小平方法(Least Squares Means)進行兩兩比較；並使用殘差分析(residual analysis)，協助判斷回歸模式中假設的適切程度，並利用樣本觀測值，推論自變項與依變項之間的關係，應用  $t$  值和  $F$  值檢定以驗證自變項和依變項的關係是存在的，以更明確了解該自變項對依變項造成的影響。

#### 不同孵化順序的雛鳥體重比較

雛鳥體重分同步孵化(HS)及不同步孵化(HA)兩組，其中不同步孵化的雛鳥再依孵化時間區分成早孵化組(HA-E：12 小時內出生)與晚孵化組(HA-L：12 小時後出生)，同樣採用廣義線性混合模式法進行分析。雛鳥體重設為依變項，取樣的雛鳥設為隨機因子，在全模式中設定的固定因子包含：雛鳥日齡、不同步孵化雛鳥的體重分級、孵化同步性、雛鳥日齡和不同步孵化雛鳥的體重分級交感、雛鳥日齡和雛鳥孵化同步性交感作用。本研究使用的統計分析軟體為 R 2.13.0、SAS 9.1 及 SPSS 17.0。

## 結果

### 雛鳥競爭情形

從 GLMM 建構出的最佳模式中得知，巢中雛鳥數、親鳥群隻數、餵食時段、親鳥餵食間隔、孵化同步性、孵化同步性與巢中雛鳥數交感作用對於雛鳥的乞食時間有顯著影響( $n = 3325$ , GLMM,  $p < 0.05$ )(表三)。比較巢中雛鳥數對雛鳥乞食時間的影響，當巢中雛鳥數少時，雛鳥的乞食時間顯著少於巢中雛鳥數多的雛鳥( $n_s = 2449$ ,  $n_L = 888$ , Least Squares Means,  $F = 75.77$ ,  $p < 0.0001$ )(圖一)；在孵化順序上，不同步孵化的雛鳥其乞食時間顯著少於同步孵化的雛鳥( $n_{HA} = 1621$ ,  $n_{HS} = 1715$ , Least Squares Means,  $F = 42.94$ ,  $p < 0.0001$ )(圖二)；進一步分別比較不同孵化同步性下巢中雛鳥數多寡對乞食時間的影響，發現當孵化同步時，巢中雛鳥數越多，雛鳥乞食時間越長，而當孵化不同步時，雖然巢中雛鳥數多的組，雛鳥乞食時間顯著長於巢中雛鳥數少的組( $n_{HS-S} = 1343$ ,  $n_{HS-L} = 372$ ,  $n_{HA-S} = 1105$ ,  $n_{HA-L} = 516$ , Least Squares Means,  $F = 65.88$ ,  $p < 0.0001$ )(圖三)，但兩者之間的差異不若同步孵化時明顯。為了解造成此差異的原因，比較不同步孵化時，早孵化雛鳥與晚孵化雛鳥乞食時間的差異，得知在不同步孵化下早孵化雛鳥其乞食時間顯著少於晚孵化雛鳥( $n_{HA-early} = 1261$ ,  $n_{HA-late} = 360$ , Least Squares Means,  $F = 7.12$ ,  $p = 0.0077$ )(圖四)，因而使不同步孵化時獲得食物的雛鳥其乞食時間較短。

在雛鳥獲得食物次數方面，從 GLMM 建構出的最佳模式中得知，親鳥群隻數、巢中雛鳥數、不同步孵化雛鳥的孵化順序、孵化同步性、雛鳥日齡、餵食時段、不同步孵化雛鳥的孵化順序與雛鳥日齡交感作用、孵化同步性與雛鳥日齡交感作用對於雛鳥獲得食物的次數有顯著影響( $n = 1030$ , GLMM,  $p < 0.05$ )(表四)。早孵化雛鳥在整個育雛期間皆比晚孵化雛鳥顯著獲得較多次食物( $n_{HA-E} = 168$ ,  $n_{HA-L} = 144$ , Least Squares Means,  $F = 3.89$ ,  $p = 0.0206$ )(圖五)。

在雛鳥乞食距離方面，從 GLMM 建構出的最佳模式中得知，不同步孵化雛鳥

的孵化順序、孵化同步性、雛鳥日齡、餵食時段、不同步孵化雛鳥的孵化順序與雛鳥日齡交感作用、孵化同步性與雛鳥日齡交感作用對於雛鳥乞食距離有顯著影響( $n = 5549$ , GLMM,  $p < 0.05$ )(表五)。隨著雛鳥年紀增長，不論同步或不同步孵化的雛鳥都有縮短乞食距離的趨勢( $n=5549$ , GLMM,  $F = 4.99$ ,  $p = 0.0256$ )(圖六)；特別當雛鳥為不同步孵化時，早孵化雛鳥於育雛前期在較遠的乞食距離依然能獲得食物，晚孵化雛鳥則在較近的乞食距離獲得食物，但在育雛後期時，早孵化及晚孵化雛鳥則皆在乞食距離較近處獲得食物( $n = 5549$ , GLMM,  $F=34.15$ ,  $p < 0.0001$ )(圖七)。

雛鳥獲得食物的間隔方面，從 GLMM 建構出的最佳模式中得知，巢中雛鳥數、雛鳥孵化順序、育雛階段、雛鳥乞食時間對於雛鳥乞食距離有顯著影響( $n = 3115$ , GLMM,  $p < 0.05$ )(表六)。早孵化雛鳥獲得食物的間隔顯著短於晚孵化雛鳥( $n_{HA-E} = 627$ ,  $n_{HA-L} = 517$ , Least Squares Means,  $F = 5.16$ ,  $p = 0.0058$ )(圖八)。

另外，比較 22 巢不同孵化順序下雛鳥離巢天數的差異，不同步孵化雛鳥平均離巢天數為  $12.25 \pm 1.38$  天，同步孵化雛鳥平均離巢天數為  $11.36 \pm 1.03$  天，兩者無顯著差異(compare means,  $F=2.573$ ,  $p=0.127$ )。

### 雛鳥體重

在雛鳥體重的分析，從 GLMM 建構出的最佳模式中得知，雛鳥日齡、不同步孵化雛鳥的孵化順序、孵化同步性、雛鳥日齡和不同步孵化雛鳥的孵化順序交感作用、雛鳥日齡和雛鳥孵化同步性交感作用對於雛鳥體重有顯著影響( $n = 93$ , GLMM,  $p < 0.05$ )(表七)。從結果可知早孵化雛鳥在前期占有體型優勢(圖九)，當雛鳥第二天大時，同步孵化的雛鳥體重( $2.34 \pm 0.21$  g)和不同步孵化時的晚孵化雛鳥體重( $2.33 \pm 0.21$  g)無顯著差異，不同步孵化時的早孵化雛鳥體重( $3.33 \pm 0.28$  g)則顯著重於此兩組雛鳥( $n = 17$ , GLMM,  $F = 8.72$ ,  $p = 0.0025$ )(圖十)；雛鳥第八天大時，不同步孵化的早孵化雛鳥( $10.35 \pm 0.57$  g)與晚孵化雛鳥體重( $9.61 \pm 0.61$  g)無顯著差異，而

同步孵化的雛鳥體重( $11.55 \pm 0.53$  g)則顯著重於此兩組雛鳥( $n = 25$ , GLMM,  $F = 6.24$ ,  $p = 0.0063$ ) (圖十)。



## 討論

本研究結果在雛鳥乞食時間、雛鳥獲得食物的間隔、雛鳥每小時獲得食物次數及雛鳥乞食距離四個檢測項目皆有明確證據支持冠羽畫眉雛鳥競爭機制符合搶奪競爭模式。以雛鳥乞食時間來看，當冠羽畫眉巢中雛鳥數越多時，雛鳥的乞食時間越長，顯示巢中雛鳥數越多，雛鳥要花費更多時間獲得食物。但當雛鳥為不同步孵化時，巢中雛鳥數越多，其整體乞食時間增加的幅度卻不如同步孵化時明顯，且不同步孵化時，早孵化雛鳥的乞食時間顯著較短，顯示早孵化雛鳥的乞食效率較佳。當雛鳥為同步孵化時，最早孵化者和最晚孵化者在競爭能力上的差異非常微小，導致雛鳥競爭強度隨巢中雛鳥數增加顯著增強；而不同步孵化則容易造成不對稱競爭的現象，強壯的雛鳥會盡量讓自己獲得最理想的食物量，並讓損害降到最低(Nilsson 1995)，因此即使巢中雛鳥數增加，早孵化的雛鳥毋需與晚孵化的雛鳥爭食，雛鳥乞食競爭強度的增加幅度有限，使不同步孵化時獲得食物的雛鳥其乞食時間較短。此外，本研究也發現早孵化雛鳥獲得食物的間隔顯著較短，且每小時獲得食物次數顯著多於晚孵化雛鳥，顯示早孵化雛鳥有占據大部分食物的優勢。符合搶奪競爭模式的前三項預測。

從雛鳥乞食距離的結果發現冠羽畫眉雛鳥隨著年紀增長，乞食距離有趨近親鳥餵食位置的趨勢，進而將不同步孵化雛鳥依孵化順序分組比較，則發現早孵化雛鳥在育雛前期的乞食距離較晚孵化雛鳥遠，但到育雛後期時，早孵化雛鳥的乞食距離顯著比晚孵化雛鳥近，推測是早孵化雛鳥的體型優勢使其在前期的乞食表現較為突出，親鳥回巢時會優先選擇餵食，不必特別爭取較近的乞食距離，但晚孵化雛鳥則需要在離親鳥較近的乞食位置等待，以提高親鳥注意力，並能節省自身體力消耗增加食物獲取量；而育雛後期雛鳥的乞食效率提昇，乞食競爭更為激烈，其他的乞食表現，如：張嘴時機、伸長脖子等，可能已不足以吸引親鳥優先選擇餵食，使早孵化雛鳥也需要爭取較近的乞食距離，此結果部份符合搶奪模式

的第四項預測。由上述結果可知冠羽畫眉早孵化雛鳥在育雛前期具有獲得較多食物的優勢，他們不必刻意爭奪較近的乞食位置又能以較短的乞食時間獲取食物，有效減少體力的消耗，能把省下的能量用於發育完善的體型，為離巢做準備並增加離巢後的存活機會。

在搶奪競爭模式假說中，特別著重於食物分配和乞食代價受到強壯或早孵化個體優越的乞食能力影響，使雛鳥間競爭條件不對等，造成此差異的原因和雛鳥不同步孵化呈高度正相關(Mock and Parker 1997)。雛鳥依據不同孵化時間點會有明顯的體型差異，通常較早孵化的雛鳥體重較晚孵化者重，進而造成雛鳥乞食競爭能力的差異(Cotton *et al.* 1999)。在冠羽畫眉研究中因未對鳥蛋作記號標示，僅能從影片紀錄中看出同天孵化的雛鳥數量，無法確切得知個別雛鳥的孵化順序，但由於不同步孵化下的雛鳥可明顯區分出較重及較輕的個體，可以用雛鳥第二天體重回推孵化順序。比較冠羽畫眉雛鳥體重變化時發現，當雛鳥第二天大時，不同步孵化的早孵化雛鳥顯著重於晚孵化雛鳥，但在第八天大時，兩者的體重並無顯著差異，推測可能是特別瘦弱的個體無法存活至後期，而能存活至後期的晚孵化雛鳥已具備一定的生存優勢，與早孵化雛鳥在體重上的差距減少，導致第八天時早孵化和晚孵化雛鳥的體重無顯著差異。此外，本研究結果也發現，冠羽畫眉不論該巢雛鳥為同步孵化或不同步孵化，雛鳥的平均離巢天數皆為 12 天，我們取樣的 22 巢中僅一巢不同步孵化的雛鳥未同時離巢，但其前後雛鳥離巢時間僅相隔 12 小時未滿一天，顯示親鳥並不會因為有晚孵化的雛鳥延長育雛時間，因此早孵化雛鳥的優勢之一在於可足日離巢，但並不代表晚孵化的雛鳥僅能在劣勢生存。在沼澤山雀(marsh tits; *Parus palustris*)的研究中指出，不同步孵化下晚孵化的雛鳥其翅膀長度的發育速率比早孵化的雛鳥快，以便能在較早的時間和早孵化的雛鳥同時離巢(Nilsson and Svensson 1996)，此結果與前述冠羽畫眉晚孵化雛鳥體重會逐漸趕上早孵化雛鳥體重的趨勢相似。此外，母鳥對蛋的荷爾蒙投資量也和雛鳥孵化後的發育生長狀況有關，同樣使用共用一巢制的滑嘴犀鶯(smooth-billed ani;

*Crotophaga ani*)母鳥對越晚生下的蛋，投資的睪固酮(testosterone)濃度越高(Schmaltz *et al.* 2008)，在紅翅黑鳥(red-winged blackbirds; *Agelaius phoeniceus*)的研究中也發現睪固酮濃度增加，有助於晚孵化雛鳥背部肌肉發展，增加雛鳥乞食時脖子的伸展度，減少競爭能力的差距(Lipar and Ketterson 2000)。由此可見，母鳥生蛋時提高荷爾蒙濃度的投資方式能有效提升晚孵化雛鳥的存活率。

目前已有許多操作實驗控制雛鳥的飢餓程度及親鳥的餵食方式驗證此兩個模式，在大山雀(great tit, *Parus major*)的研究中指出當親鳥維持相同的餵食頻率時，雛鳥的乞食頻率會隨著巢中雛鳥數增加而增加(Neuenschwander *et al.* 2003)，支持搶奪競爭模式中雛鳥乞食頻率與巢中雛鳥數相關性的預測(Godfray 1995)。但在此研究結果之前，Kölliker (1998)的研究主張大山雀雛鳥的乞食強度和其飢餓程度高度相關，吻合誠實訊息模式的預測(Godfray and Parker 1991)，對此 Neuenschwander 等人認為單以雛鳥對食物需求為主要考量時，大山雀雛鳥乞食行為確實符合誠實訊息，但隨巢中雛鳥數增加，雛鳥競爭程度會大於雛鳥飢餓程度對雛鳥乞食行為的影響，使雛鳥採取不同的乞食策略，因而當巢中雛鳥數增加時，大山雀雛鳥會偏向搶奪競爭模式。在阿拉伯鶉(Arabian babbler; *Turdoides squamiceps*)雛鳥乞食位置的研究中將雛鳥進行飢餓處理後，飢餓雛鳥的確會往距離親鳥最近的位置移動，但其中又以早孵化雛鳥獲得食物的比例最高，符合搶奪競爭模式(Ostreiher 2001)。Pokert & Špinka(2006)以歐亞紅尾鶉(common redstart, *Phoenicurus phoenicurus*)野外育雛情形進行分析，結果顯示飢餓雛鳥確實會往巢洞前方的位置移動，但雛鳥被餵食的機會並無顯著增加，此結果僅部份支持誠實訊息模式。而在雛鳥張嘴的分析中，飢餓雛鳥的張嘴時間較早，且持續時間也較長，這兩項策略皆有助於飢餓雛鳥獲取足夠的食物量。同時作者也發現雛鳥的體型大小並非競爭的關鍵點，較重的雛鳥沒有占據巢前方位的優勢，雛鳥飢餓程度才是致使雛鳥競爭乞食位置的原因，顯示歐亞紅尾鶉的雛鳥競爭較符合誠實訊息模式。當巢中雛鳥數越多，且由兩隻以上的親鳥提供照顧時，由雛鳥決定食物資源如何分配

的比重越高，降低親鳥分配食物的主導權，特別當食物資源短缺時，雛鳥之間的競爭衝突增加，使雛鳥乞食較符合搶奪競爭模式；而當親鳥能完全掌控食物資源分配時，例如：單一親鳥照顧單隻雛鳥，或親鳥有足夠食物資源供應每隻雛鳥的食物需求時，親子間的衝突降低，此時雛鳥乞食行為則會符合誠實訊息模式(Royle *et al.* 2002)。然而搶奪競爭模式下可能也包含雛鳥的誠實訊號，兩者並非完全互斥，在野外觀察情形下並不容易切割，雛鳥乞食信號與搶奪競爭之間的轉換仍需要建立適合的模式。

在多對共用一巢制的生殖模式當中，難以避免合作與利益關係的衝突。以冠羽畫眉為例，高位階母鳥在孵蛋期間會以激烈打鬥阻止低位階母鳥生蛋的機會並控制夜孵時間點(陳湘靜 2009)，使自己的雛鳥搶得孵化先機，贏在起跑點上。雖然夜孵時間點決定雛鳥的先天優勢，然雛鳥競爭還需加上雛鳥出生後乞食的努力程度，子代競爭對雛鳥獲得食物的影響依然相當重要。本研究的結果符合我對冠羽畫眉雛鳥競爭機制搶奪競爭模式中的預測。由上述結果可知冠羽畫眉雛鳥獲得食物與否確實受到雛鳥競爭的影響，而孵化同步性則是影響冠羽畫眉雛鳥競爭激烈程度的關鍵，進而影響雛鳥存亡與否，陳湘靜(2009)提到冠羽畫眉雛鳥在不同步孵化時，受到晚孵化雛鳥高死亡率的影響，雛鳥離巢成功率為 85.5% 顯著低於同步孵化時的 97.8%，本研究也指出當不同步孵化時，早孵化雛鳥可以用較少的乞食時間獲得足夠的食物，孵化前期也不用費力爭取較近的乞食距離，能有效提昇其生存優勢，但較不利於晚孵化雛鳥存活；同步孵化時，每隻雛鳥體型相當，不論是高位階或低位階的子代生存機會較為平等。過去研究指出冠羽畫眉親鳥在不同步孵化時偏好餵食體重較重的雛鳥(黃斐悅 2006)，從本研究結果已知通常較重的個體亦為早孵化的雛鳥，乞食行為較為明顯，親鳥被動接受雛鳥競爭後的表現選擇餵食對象。在合作生殖模式下，冠羽畫眉親鳥的群體合作利益之一，在於低位階成員能減輕高位階成員的工作量，帶來補償型的效益，食物供應總量並未增加(鄭凱中 2011)，雛鳥數越多平均每隻雛鳥可獲得食物越少，且雛鳥間的親緣關係較低，

每隻雛鳥都要獲得最佳適存度時，更容易使雛鳥競爭情形加劇(Royle *et al.* 1999)。綜觀來說，冠羽畫眉雛鳥獲得食物與否受到子代競爭的影響較大，且早孵化雛鳥有獨占食物資源的傾向，符合雛鳥乞食行為理論中的搶奪競爭模式。

本研究僅就獲得食物的雛鳥乞食表現探討其競爭狀況，但其餘未獲得食物的雛鳥表現亦有可能影響雛鳥競爭，未來可將此納入分析考量，並對雛鳥的各種乞食展示（例如：張嘴大小、乞食高度、振翅與否）適當分級，作為雛鳥乞食強度依據。另外，親鳥的餵食偏好也是影響雛鳥乞食行為的重要因子，例如：是否低位階親鳥會偏好餵食瘦弱雛鳥來確保自己的子代有較大優勢，亦有待後續研究驗證，並可進行操作實驗，以期能更進一步了解冠羽畫眉雛鳥競爭機制。



## 參考文獻

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:325-383.
- Anderson, D. J., C. Budde, V. Apanius, J. E. M. Gomez, D. M. Bird, and W. W. Weathers. 1993. Prey size influences female competitive dominance in nestling American kestrels (*Falco sparverius*). *Ecology* **74**:367-376.
- Arnold, K. E., and I. P. F. Owens. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**:739-745.
- Bengtsson, H., and O. Rydén. 1983. Parental Feeding Rate in Relation to Begging Behavior in Asynchronously Hatched Broods of the Great Tit Parus-Major - an Experimental-Study. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **12**:243-251.
- Brown, J. L. 1987. Helping and communal breeding in birds Princeton University Press: Princeton, New Jersey, USA. Illus.
- Bryant, D. M., and P. Tatner. 1990. Hatching Asynchrony, Sibling Competition and Siblicide in Nestling Birds - Studies of Swiftlets and Bee-Eaters. *Animal Behaviour* **39**:657-671.
- Budden, A. E., and J. Wright. 2001. Begging in nestling birds. *Current Ornithology*, Vol 16 **16**:83-118.
- Christe, P., H. Richner, and A. Oppliger. 1996. Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behavioral Ecology* **7**:127-131.
- Clark, A. B., and W. H. Lee. 1998. Red-winged blackbird females fail to increase feeding in response to begging call playbacks. *Animal Behaviour* **56**:563-570.
- Cotton, P. A., A. Kacelnik, and J. Wright. 1996. Chick begging as a signal: Are nestlings honest? *Behavioral Ecology* **7**:178-182.
- Cotton, P. A., J. Wright, and A. Kacelnik. 1999. Chick begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony. *American Naturalist* **153**:412-420.
- Dorward, E. F. 1962. Comparative biology of the white booby and brown booby *Sula* spp. at Ascension. *Ibis* **103**:174-220.
- Drent, R. H. 1975. Incubation. in D. S. a. K. J. R. Farner, editor. *Avian Biology*. Academic Press, New York.
- Dunn, E. H. 1976. Relationship between Brood Size and Age of Effective Homeothermy in Nestling House Wrens. *Wilson Bulletin* **88**:478-482.

- Dunn, E. H. 1979. Age of Effective Homeothermy in Nestling Tree Swallows According to Brood Size. *Wilson Bulletin* **91**:455-457.
- Emlen, S. T., and S. L. Vehrencamp. 1983. Cooperative breeding strategies among birds. Pages 93-120 in A. H. Brush and G. A. Clark, editors. *Perspective in Ornithology*. Cambridge University press, Cambridge, London. UK.
- Fu, S.-W. 2005. Nestling sex allocation of a joint-nesting *Yuhina brunneiceps* population at Meifeng. National Taiwan University, Taipei.
- Gargett, V. 1977. A 13-year study of the black eagles in the Matopos, Rhodesia, 1964-1976. *Ostrich* **48**:17-27.
- Godfray, H. C. J. 1991. Signaling of need by offspring to their parents. *Nature* **352**:328-330.
- Godfray, H. C. J. 1995. Signaling of need between parents and young-parent-offspring conflict and sibling rivalry. *American Naturalist* **146**:1-24.
- Godfray, H. C. J., and R. A. Johnstone. 2000. Begging and bleating: the evolution of parent-offspring signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **355**:1581-1591.
- Godfray, H. C. J., and G. A. Parker. 1991. Clutch Size, Fecundity and Parent Offspring Conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **332**:67-79.
- Hahn, D. C. 1981. Asynchronous Hatching in the Laughing Gull - Cutting Losses and Reducing Rivalry. *Animal Behaviour* **29**:421-427.
- Hussell, D. J. T. 1972. Factors Affecting Clutch Size in Arctic Passerines. *Ecological Monographs* **42**:317-&.
- Jens Krause, G. D. R. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press New York.
- Joste, N., J. D. Ligon, and P. B. Stacey. 1985. Shared paternity in the acorn woodpecker (*melanerpes-formicivorus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**:39-41.
- Kölliker, M., H. Richner, I. Werner, and P. Heeb. 1998. Begging signals and biparental care: Nestling choice between parental feeding locations. *Animal Behaviour* **55**:215-222.
- Kacelnik, A., P. A. Cotton, L. Stirling, and J. Wright. 1995. Food allocation among nestling starlings - sibling competition and the scope of parental choice. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **259**:259-263.
- Khayutin, S. N., and L. P. Dmitrieva. 1977. Behavioural mechanisms synchronizing development of nestlings in same clutch under their non-simultaneous hatching. *Zoologicheskyy Zhurnal* **56**:1195-1206.

- Kilner, R. 1995. When do canary parents respond to nestling signals of need. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **260**:343-348.
- Kilner, R. M. 2002. Sex differences in canary (*Serinus canaria*) provisioning rules. *Behavioral Ecology and Sociobiology*:400—407.
- Kilner, R. M., D. G. Noble, and N. B. Davies. 1999. Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo. *Nature* **397**:667-672.
- Koenig, W. D., R. L. Mumme, M. T. Stanback, and F. A. Pitelka. 1995. Patterns and Consequences of Egg Destruction among Joint-Nesting Acorn Woodpeckers. *Animal Behaviour* **50**:607-621.
- Lack, D. 1947. The Significance of Clutch-Size. *Ibis* **89**:302-352.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon Press.
- Lee, P. F., S. F. Shen, T. S. Ding, C. R. Chiou, and H. W. Yuan. 2005. Habitat selection of the cooperative breeding Taiwan Yuhina (*Yuhina brunneiceps*) in a fragmented forest habitat. *Zoological Studies* **44**:497-504.
- Leonard, M. L., A. G. Horn, and E. Parks. 2003. The role of posturing and calling in the begging display of nestling birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**:188-193.
- Lipar, J. L., and E. D. Ketterson. 2000. Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**:2005-2010.
- Lotem, A. 1998. Differences in begging behaviour between barn swallow, *Hirundo rustica*, nestlings. *Animal Behaviour* **55**:809-818.
- Macedo, R. H. 1992. Reproductive patterns and social organization of the communal Guira cuckoo (*Guira guira*) in central Brazil. *Auk* **109**:786-799.
- Magrath, R. D. 1990. Hatching Asynchrony in Altricial Birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **65**:587-622.
- Magrath, R. D. 1992. Roles of Egg Mass and Incubation Patter in Establishment of Hatching Hierarchies in the Blackbird (*Turdus-Merula*). *Auk* **109**:474-487.
- McCarty, J. P. 1997. The role of energetic costs in the evolution of begging behavior of nestling passerines. *Auk* **114**:135-137.
- McRae, S. B. 1996b. Family values: Costs and benefits of communal nesting in the moorhen. *Animal Behaviour* **52**:225-245.
- Mock, D. W., and G. A. Parker. 1997. The evolution of sibling rivalry. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.

- Moreno-Rueda, G. 2007. Is there empirical evidence for the cost of begging? *Journal of Ethology* **25**:215-222.
- Muller, R. E., and D. G. Smith. 1978. Parent-offspring interactions in zebra finches. *Auk* **95**:485-495.
- Neuenschwander, S., M. W. G. Brinkhof, M. Kolliker, and H. Richner. 2003. Brood size, sibling competition, and the cost of begging in great tits (*Parus major*). *Behavioral Ecology* **14**:457-462.
- Nilsson, J. A. 1995. Parent-Offspring Interaction over Brood Size - Cooperation or Conflict. *Journal of Avian Biology* **26**:255-259.
- Nilsson, J. A., and M. Svensson. 1996. Sibling competition affects nestling growth strategies in marsh tits. *Journal of Animal Ecology* **65**:825-836.
- Ostreiher, R. 1997. Food division in the Arabian babbler nest: Adult choice or nestling competition? *Behavioral Ecology* **8**:233-238.
- Ostreiher, R. 2001. The importance of nestling location for obtaining food in open cup-nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**:340-347.
- Parker, G. A. 1985. Models of parent-offspring conflict .5. effects of the behavior of the two parents. *Animal Behaviour* **33**:519-533.
- Parker, G. A., D. W. Mock, and T. C. Lamey. 1989. How selfish should stronger sibs be? *American Naturalist*:846—848.
- Parker, G. A., N. J. Royle, and I. R. Hartley. 2002. Begging scrambles with unequal chicks: interactions between need and competitive ability. *Ecology Letters* **5**:206-215.
- Porkert, J., and M. Špinka. 2006. Begging in common redstart nestlings: Scramble competition or signalling of need? *Ethology* **112**:398-410.
- Price, K. 1998. Benefits of begging for yellow-headed blackbird nestlings. *Animal Behaviour* **56**:571-577.
- Price, K., H. Harvey, and R. Ydenberg. 1996. Begging tactics of nestling yellow-headed blackbirds, *Xanthocephalus xanthocephalus*, in relation to need. *Animal Behaviour* **51**:421-435.
- Price, K., and R. Ydenberg. 1995. Begging and provisioning in broods of asynchronously-hatched yellow-headed blackbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**:201-208.
- Redondo, T., and F. Castro. 1992. Signaling of nutritional need by magpie nestlings. *Ethology* **92**:193-204.
- Roulin, A. 2001a. On the cost of begging vocalization: implications of vigilance. *Behavioral Ecology* **12**:506-511.
- Royle, N. J., I. R. Hartley, I. P. F. Owens, and G. A. Parker. 1999. Sibling competition and the evolution of growth rates in birds. *Proceedings of the*

- Royal Society of London Series B-Biological Sciences **266**:923-932.
- Royle, N. J., I. R. Hartley, and G. A. Parker. 2002. Begging for control: when are offspring solicitation behaviours honest? *Trends in Ecology & Evolution* **17**:434-440.
- Rydén, O., and H. Bengtsson. 1980. Differential begging and locomotory behavior by early and late hatched nestlings affecting the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* **53**:209-224.
- Schmaltz, G., J. S. Quinn, and S. J. Schoech. 2008. Do group size and laying order influence maternal deposition of testosterone in smooth-billed ani eggs? *Hormones and Behavior* **53**:82-89.
- Seutin, G., B. N. White, and P. T. Boag. 1991. Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **69**:82-90.
- Shen, S.-F. 2002. The Ecology of Cooperative Breeding Taiwan Yuhinas (*Yuhina brunneiceps*) in Mayfeng Areas. National Taiwan University, Taiwan.
- Slagsvold, T. 1997. Brood division in birds in relation to offspring size: sibling rivalry and parental control. *Animal Behaviour* **54**:1357-1368.
- Slagsvold, T., and J. T. Lifjeld. 1989. Hatching Asynchrony in Birds - the Hypothesis of Sexual Conflict over Parental Investment. *American Naturalist* **134**:239-253.
- Slate, J., T. Marshall, and J. Pemberton. 2000. A retrospective assessment of the accuracy of the paternity inference program CERVUS. *Molecular Ecology* **9**:801-808.
- Smith, H. G., and R. Montgomerie. 1991. Nestling American Robins compete with siblings by begging. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**:307-312.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* **14**:249-264.
- Vehrencamp, S. L. 2000. Evolutionary routes to joint-female nesting in birds. *Behavioral Ecology* **11**:334-344.
- Vehrencamp, S. L., B. S. Bowen, and R. R. Koford. 1986. Breeding Roles and Pairing Patterns within Communal Groups of Groove-Billed Anis. *Animal Behaviour* **34**:347-366.
- Weathers, W. W., P. J. Hodum, and D. J. Anderson. 1997. Is the energy cost of begging by nestling passerines surprisingly low? *Auk* **114**:133-133.
- Wells, J. C. K. 2003. Parent-offspring conflict theory, signaling of need, and weight gain in early life. *Quarterly Review of Biology* **78**:169-202.
- Wright, J., and M. L. Leonard. 2002. The evolution of begging: competition, cooperation and communication. Kluwer Academic, Dordrecht, Boston,

London.

- Yamashina, M. 1938. A sociable breeding habit among timaliine birds. *Proceedings of the International Ornithological Congress* **9**:453-456.
- Yuan, H. W., M. Liu, and S. F. Shen. 2004. Joint nesting in Taiwan Yuhinas: A rare passerine case. *Condor* **106**:862-872.
- Yuan, H. W., S. F. Shen, and H. Y. Hung. 2006. Sexual dimorphism, dispersal patterns, and breeding biology of the Taiwan Yuhina: a joint-nesting passerine. *Wilson Journal of Ornithology* **118**:558-562.
- Yuan, H. W., S. F. Shen, K. Y. Lin, and P. F. Lee. 2005. Group-size effects and parental investment strategies during incubation in joint-nesting Taiwan Yuhinas (*Yuhina brunneiceps*). *Wilson Bulletin* **117**:306-312.
- Zhong, Q. D. 2006. Genetic structure and relatedness in the joint-nesting Taiwan Yuhina (*Yuhina brunneiceps*). Master thesis. National Taiwan University, Taiwan.
- 洪心怡。2003。以 DNA 微隨體技術探討梅峰地區冠羽畫眉群內親子關係。國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系。
- 袁子能。2010。冠羽畫眉之群成員數與群穩定度。國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系。
- 陳湘靜。2009。冠羽畫眉生蛋期競爭策略。國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系。
- 黃斐悅。2006。冠羽畫眉共用一巢合作生殖親鳥餵食策略研究。94 年國科會大專生研究計畫。
- 鄭凱中。2011。冠羽畫眉在不同群組成數對幼鳥的投資策略。國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系。

表一、冠羽畫眉雛鳥在搶奪競爭模式下的乞食行為預測表

檢測因子		乞食時間	乞食距離
巢中雛鳥數	多	較長	-
	少	較短	-
孵化同步性	同步	較長	-
	不同步	較短	-
孵化順序	早孵化	較短	較近
	晚孵化	較長	較遠



表二、冠羽畫眉雛鳥在誠實訊息模式下的乞食行為預測表

檢測因子	獲得食物間隔	乞食距離
早孵化雛鳥	飢餓的個體(前次獲得食物間隔較久), 有較高機會獲得食物	飢餓的個體較容易取得據
晚孵化雛鳥		親鳥近的乞食位置



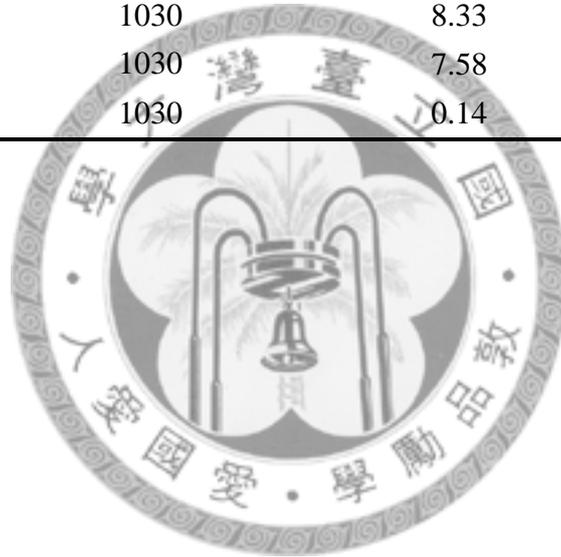
表三、對冠羽畫眉雛鳥乞食時間有顯著影響的因子(Brood size:巢中雛鳥數、Group size:親鳥群隻數、AMPM:餵食時段(上午或下午)、Feeding ITV:親鳥餵食間隔、HAHS:孵化同步性(同步或不同步)、Brood size\*HAHS:巢中雛鳥數與孵化同步性交感作用)。

<b>Effect</b>	<b>DF</b>	<b>F Value</b>	<b>p Value</b>
Brood size	1	75.77	<.0001
Group size	3	25.16	<.0001
AMPM	1	33.01	<.0001
Feeding ITV	1	52.90	<.0001
HAHS	1	42.94	<.0001
Brood size*HAHS	1	65.88	<.0001



表四、對冠羽畫眉雛鳥每小時獲得食物次數可能有影響的因子(Group size:親鳥群隻數、Brood size 巢中雛鳥數、HA order:不同步孵化雛鳥的孵化順序(早孵化或晚孵化)、HAHS:孵化同步性(同步或不同步)、Age:雛鳥日齡、AMPM:餵食時段(上午或下午)、HA order \*Age:不同步孵化雛鳥的孵化順序與雛鳥日齡交感作用、HAHS \*Age:孵化同步性與雛鳥日齡交感作用)。

<b>Effect</b>	<b>DF</b>	<b>F Value</b>	<b>p Value</b>
(Intercept)	1030	654.60	0.0000
Group size	90	6.83	0.0105
Brood size	1030	10.77	0.0011
HA order	90	0.84	0.3611
HAHS	90	1.41	0.2376
Age	1030	212.13	0.0000
AMPM	1030	8.33	0.0040
HA order *Age	1030	7.58	0.0060
HAHS *Age	1030	0.14	0.7096



表五、對冠羽畫眉雛鳥乞食距離可能有影響的因子(HA order:不同步孵化雛鳥的孵化順序(早孵化或晚孵化)、HAHS:孵化同步性(同步或不同步)、Age:雛鳥日齡、AMPM:餵食時段(上午或下午)、HA order \*Age:不同步孵化雛鳥的孵化順序與雛鳥日齡交互作用、HAHS \*Age:孵化同步性與雛鳥日齡交互作用)。

<b>Effect</b>	<b>DF</b>	<b>F Value</b>	<b>p Value</b>
(Intercept)	5549	265.76	0.0000
HA order	142	1.78	0.1845
HAHS	142	15.85	0.0001
Age	5549	389.86	0.0000
AMPM	5549	23.55	0.0000
HA order *Age	5549	34.15	0.0000
HAHS *Age	5549	4.99	0.0256



表六、對冠羽畫眉雛鳥獲得食物的間隔有顯著影響的因子(Brood size:巢中雛鳥數、HA order:不同步孵化雛鳥的孵化順序(早孵化或晚孵化)、Period:育雛階段(前期或後期)、Begging duration:雛鳥乞食時間)。

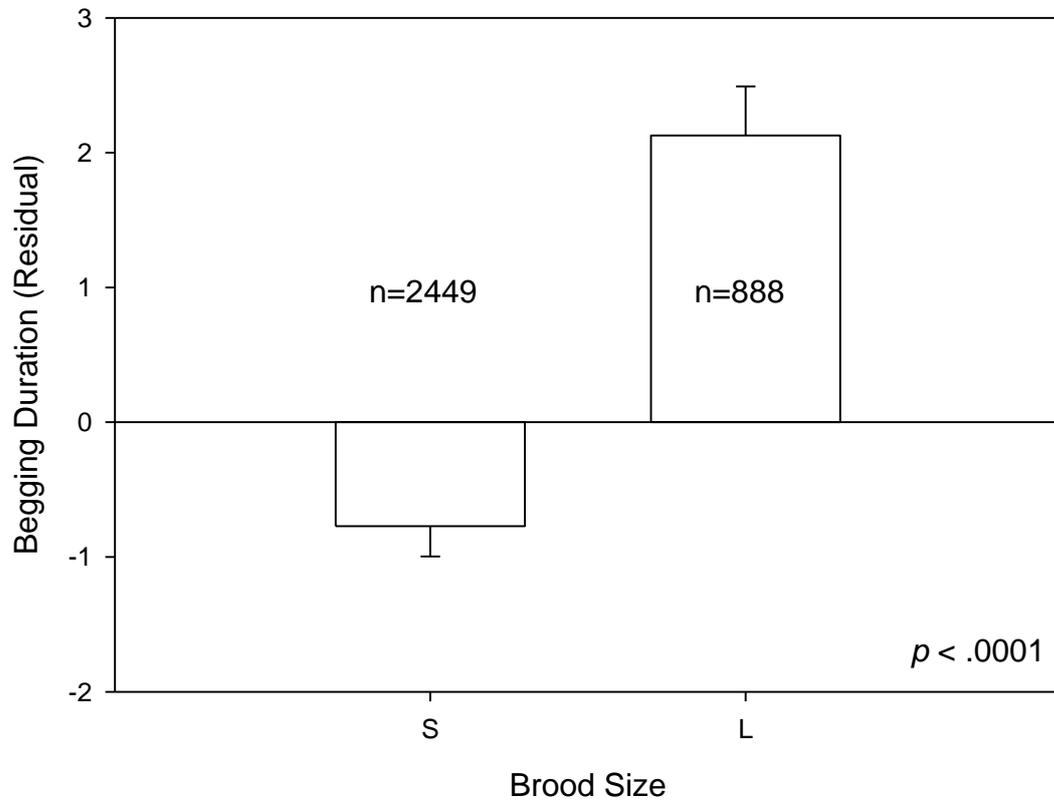
<b>Effect</b>	<b>DF</b>	<b>F Value</b>	<b>p Value</b>
Brood size	4	3.27	0.0110
HA order	2	5.16	0.0058
Period	1	163.36	<.0001
Begging duration	1	4.08	0.0435



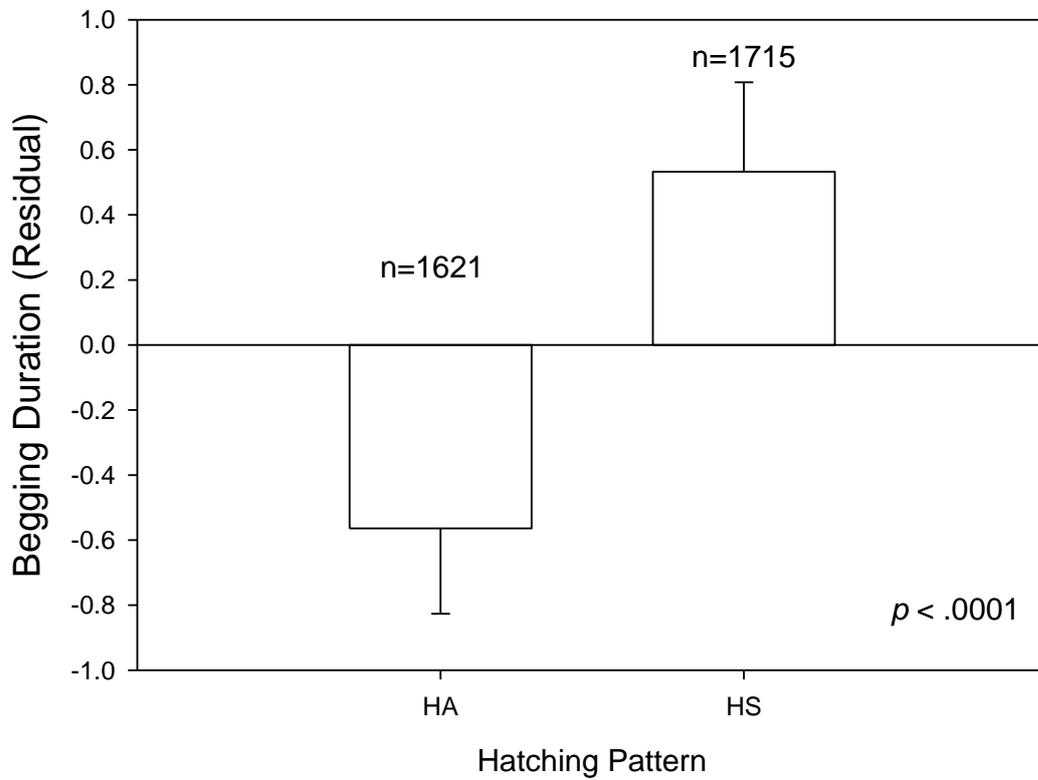
表七、對冠羽畫眉體重可能有影響的因子(Age:雛鳥日齡、HA order:不同步孵化雛鳥的孵化順序(早孵化或晚孵化)、HAHS:孵化同步性(同步或不同步)、Age\* HA order:雛鳥日齡和不同步孵化雛鳥的孵化順序交感作用、Age\* HAHS:雛鳥日齡和雛鳥孵化同步性交感作用)。

<b>Effect</b>	<b>DF</b>	<b>F Value</b>	<b>p Value</b>
(Intercept)	93	1806.78	0.0000
Age	93	973.67	0.0000
HA order	38	7.38	0.0099
HAHS	38	2.77	0.1043
Age* HA order	93	0.16	0.6894
Age* HAHS	93	5.85	0.0175



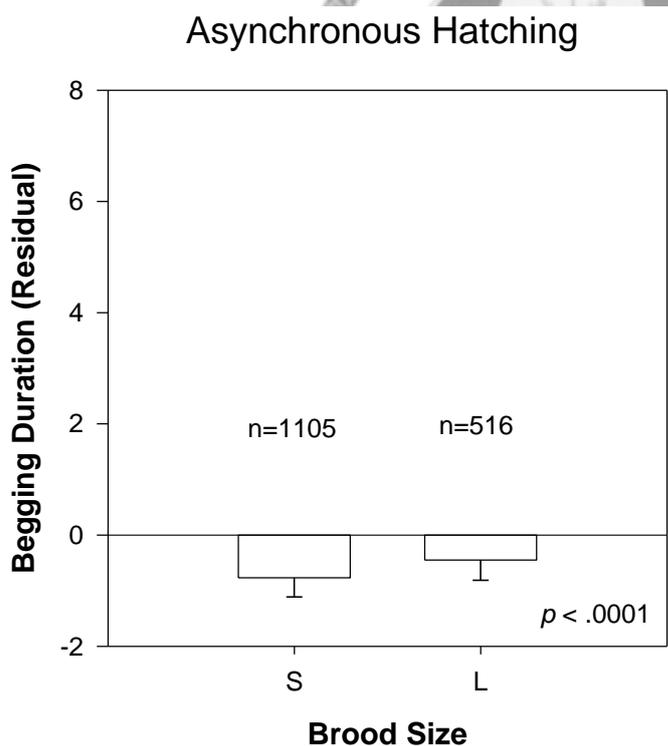
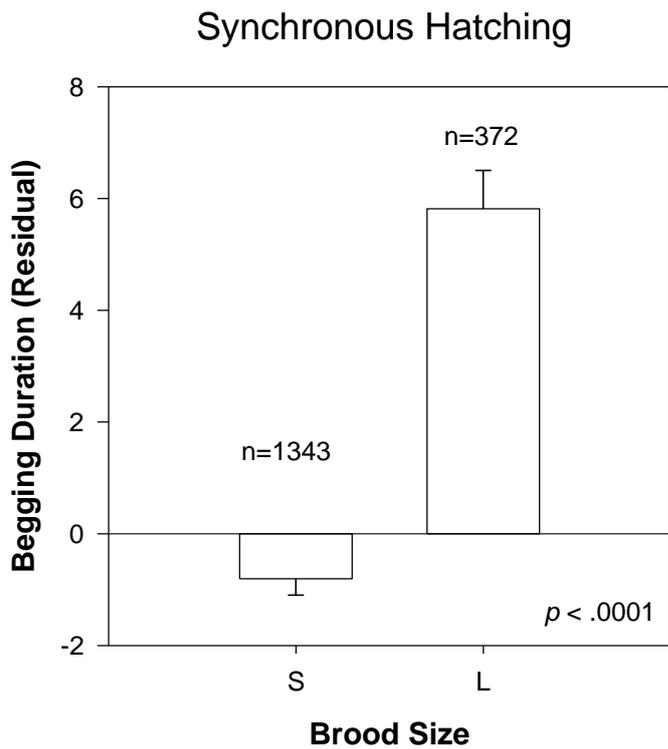


圖一、梅峰地區冠羽畫眉巢中雛鳥數對雛鳥乞食時間的影響，雛鳥數多(L: 5-6 隻)的組雛鳥乞食時間顯著比雛鳥數少(S: 2-3 隻)的組長( $F = 75.77, p < 0.0001$ )。

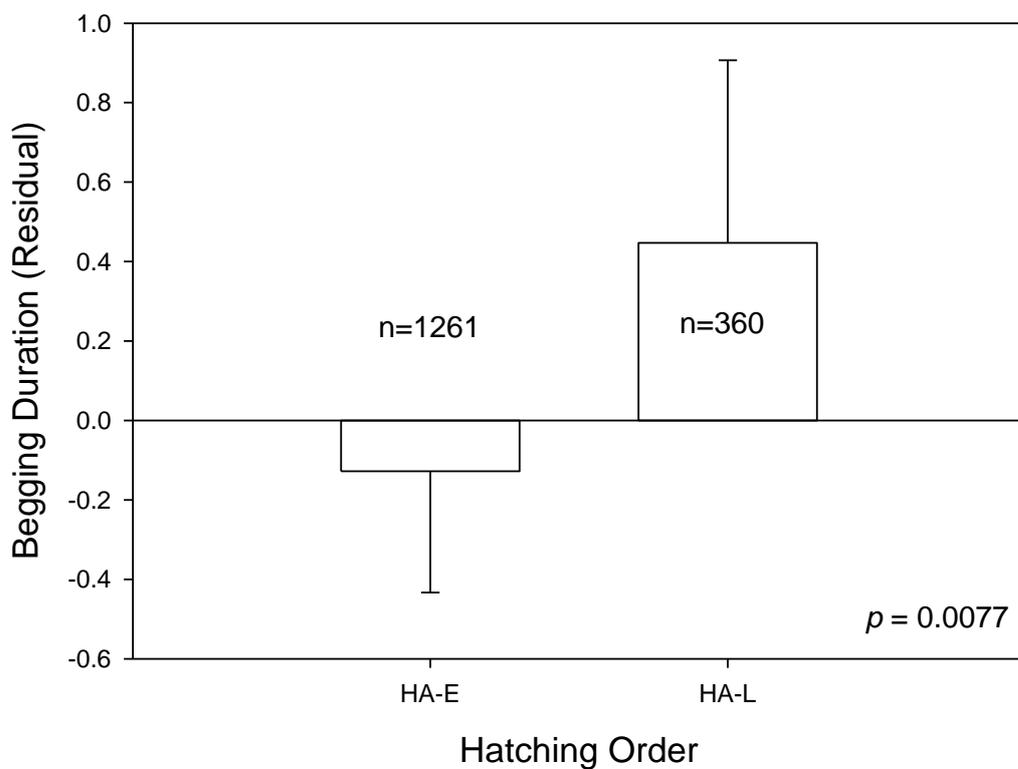


圖二、孵化順序對梅峰地區冠羽畫眉雛鳥乞食時間的影響，不同步孵化的雛鳥乞食時間顯著較短(HA:不同步孵化, HS:同步孵化,  $F = 42.94$ ,  $p < 0.0001$ )。

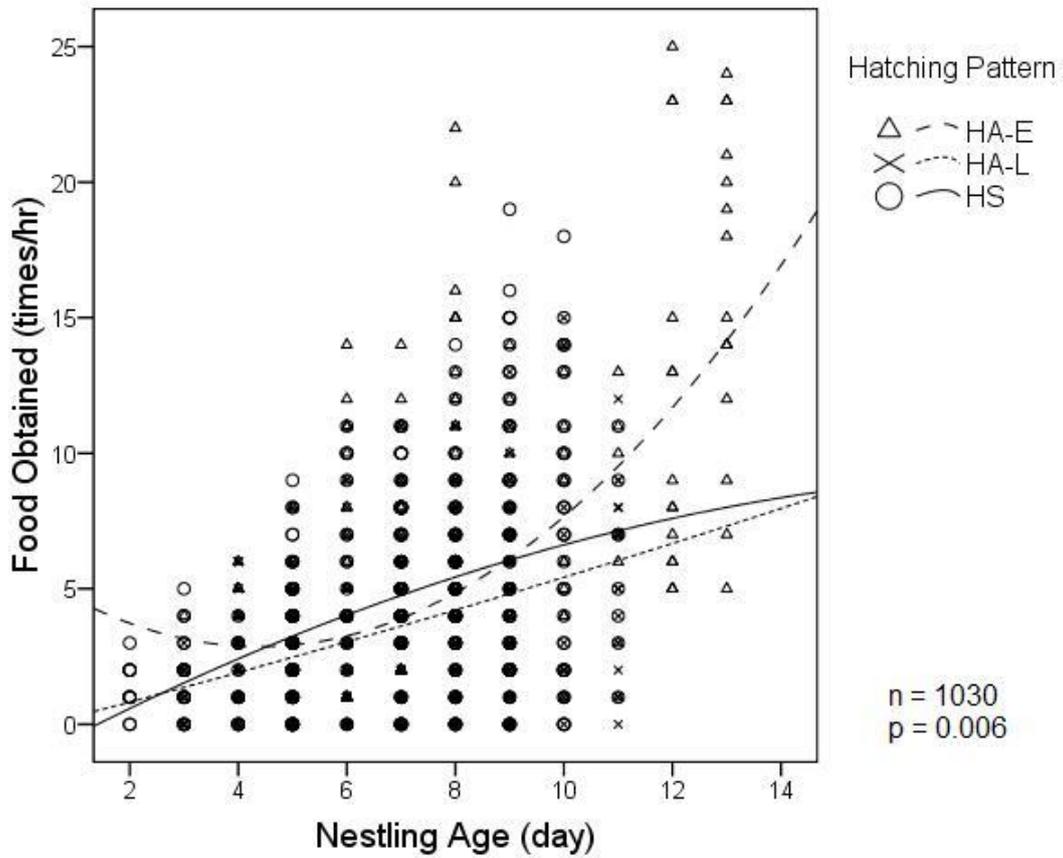




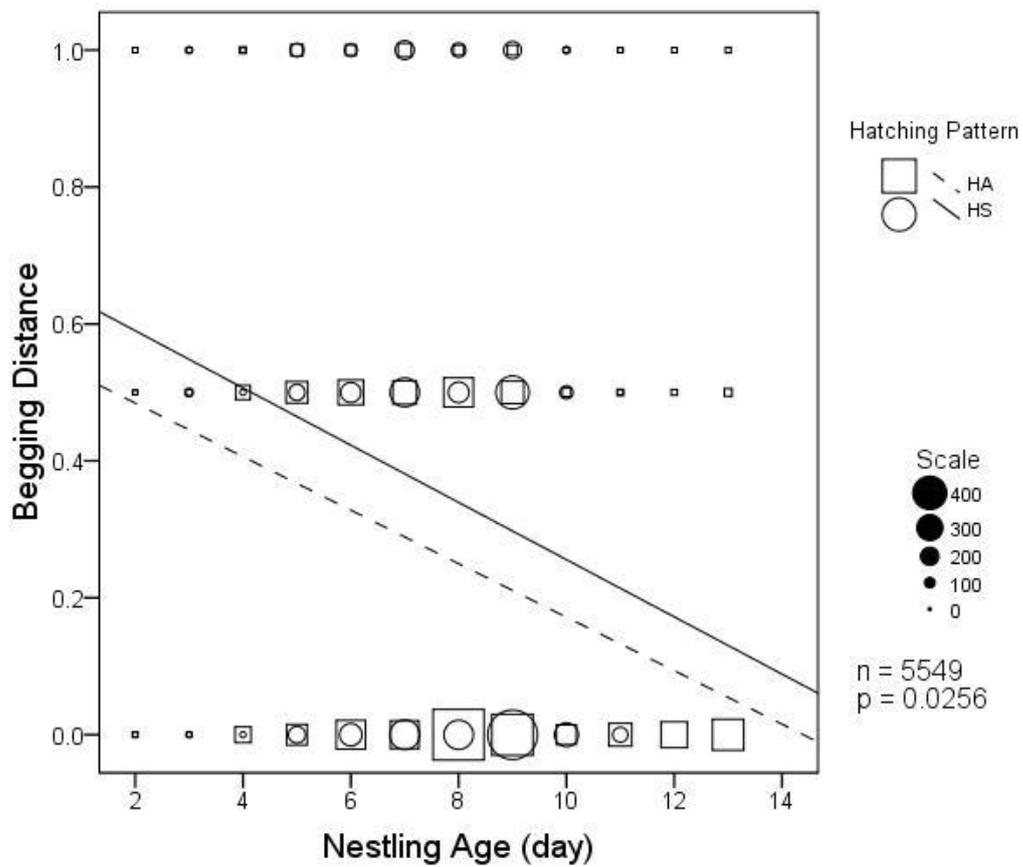
圖三、不同孵化順序下巢中雛鳥數多寡對冠羽畫眉雛鳥乞食時間的影響。當同步孵化時，雛鳥乞食時間會隨巢中雛鳥數增加而增加；在不同步孵化時，雛鳥乞食時間雖然也會隨巢中雛鳥數增加而增加，但增加幅度不若同步孵化明顯( $F = 65.88, p < 0.0001$ )。



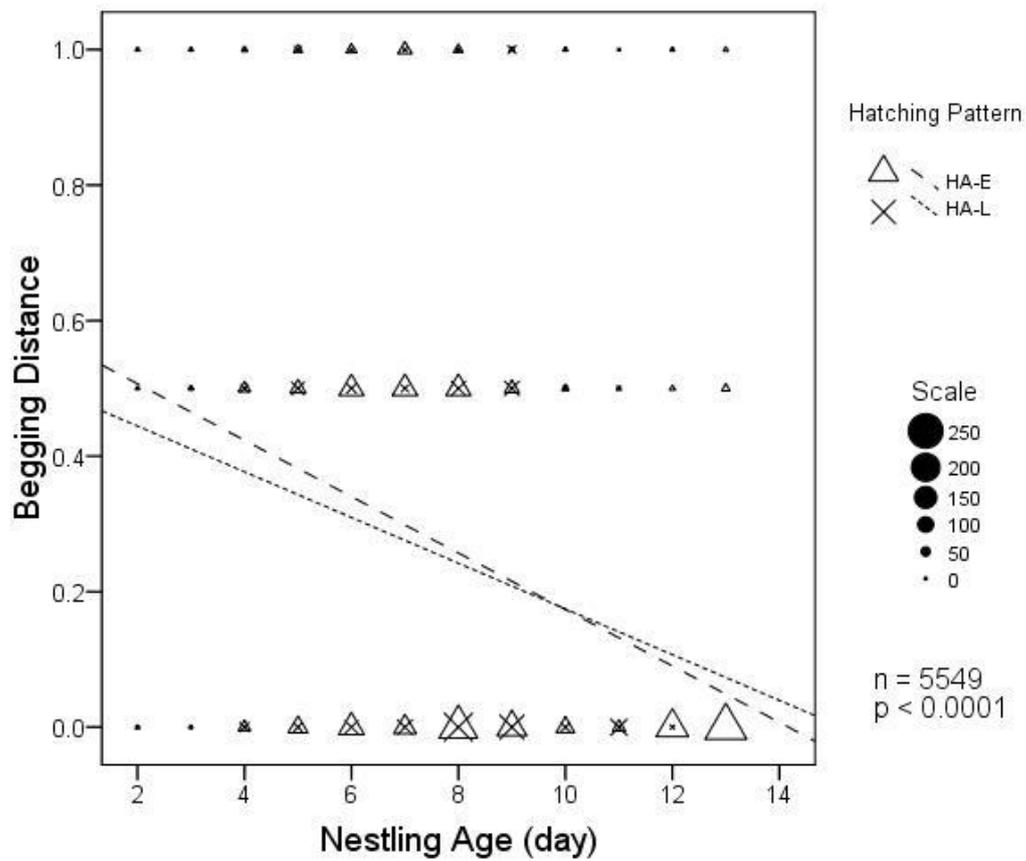
圖四、不同步孵化順序下，早孵化雛鳥和晚孵化雛鳥的乞食時間比較，早孵化雛鳥的乞食時間顯著較短( $F = 7.12, p = 0.0077$ )。



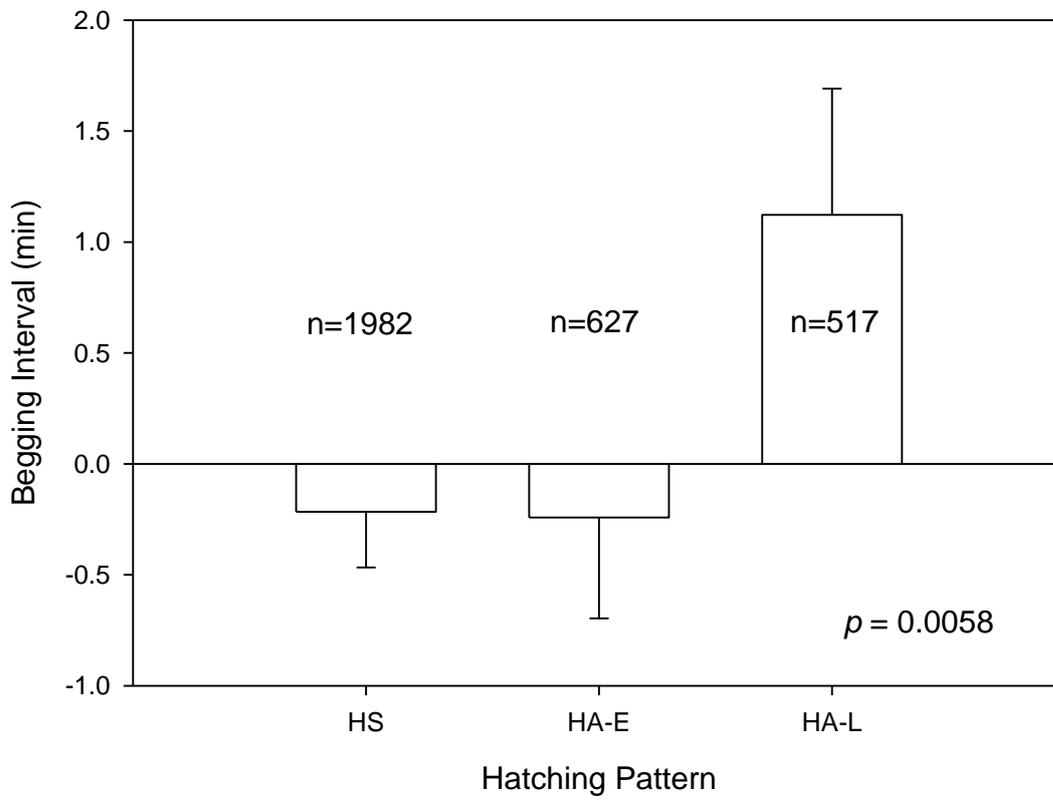
圖五、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化情形下每小時獲得食物次數的比較。早孵化雛鳥獲得食物的次數顯著較多(HA-E:早孵化雛鳥, HA-L:晚孵化雛鳥, HS:同步孵化雛鳥;  $F=7.58, p=0.0060$ )。



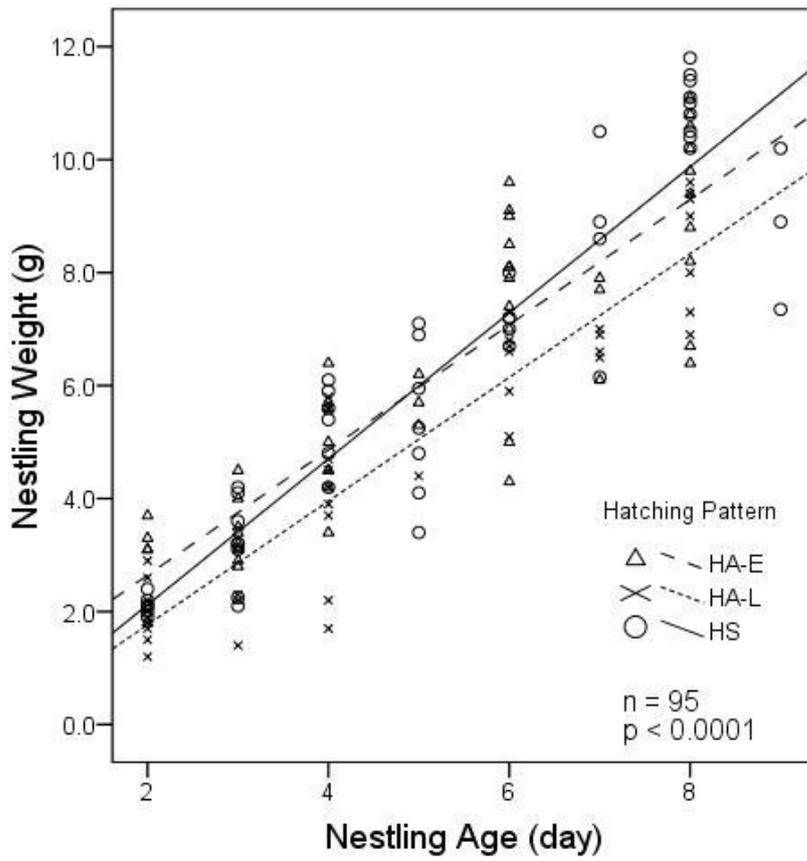
圖六、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化同步性下的乞食距離比較。不同步孵化時雛鳥乞食距離較近(HA:不同步孵化, HS:同步孵化;  $F=4.99, p=0.0256$ )。



圖七、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化時早孵化雛鳥與晚孵化雛鳥的乞食距離比較。前期時早孵化的雛鳥乞食距離較遠(HA-E:早孵化雛鳥, HA-L:晚孵化雛鳥;  $F=34.15, p < 0.0001$ )。

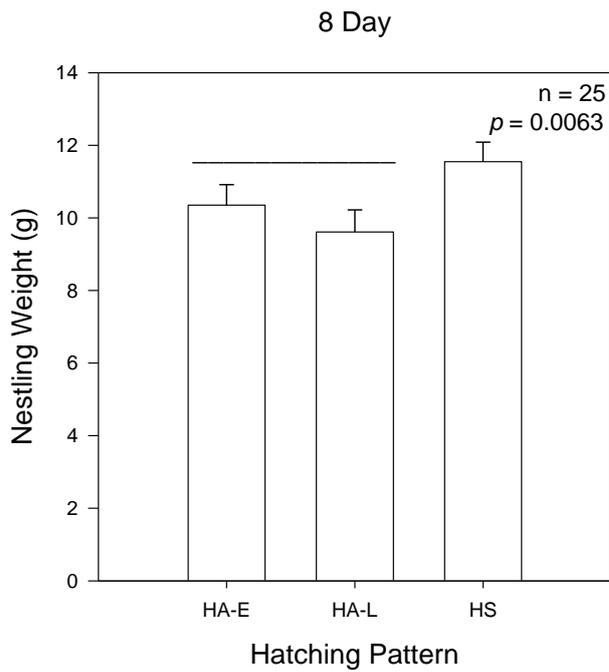
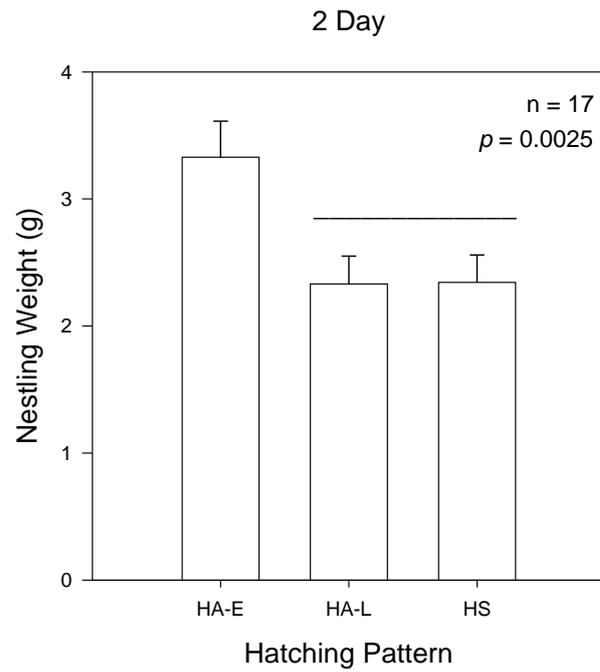


圖八、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化情形下的獲得食物的時間間隔比較。晚孵化雛鳥的獲得食物的時間間隔較長(HA-E:早孵化雛鳥, HA-L:晚孵化雛鳥, HS:同步孵化雛鳥;  $F = 5.16, p = 0.0058$ )。



圖九、冠羽畫眉雛鳥在不同孵化情形下各日齡的體重比較(HA-E:早孵化雛鳥, HA-L: 晚孵化雛鳥, HA: 同步孵化雛鳥;  $F=973.67, p < 0.0001$ )。





圖十、冠羽畫眉雛鳥第二天及第八天的體重比較。第二天時，HA-E 的雛鳥體重顯著比 HS 及 HA-W 的雛鳥重；第八天時，HS 雛鳥的體重顯著比 HA-W 及 HA-E 的雛鳥重(HA-E: 早孵化雛鳥, HA-L: 晚孵化雛鳥, HA: 同步孵化雛鳥, GLMM, Day 2,  $F = 8.72$ ,  $p = 0.0025$ ; Day 8,  $F = 6.24$ ,  $p = 0.0063$ )。