

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

School of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

栗喉蜂虎幫手對親鳥在餵食幼鳥時期之影響

Effects of Helpers on Blue-tailed Bee-eater (*Merops philippinus*) Breeders during the Provisioning Period



Feng-Wei Chen

指導教授：袁孝維 博士

Advisor: Hsiao-Wei Yuan, Ph.D.

中華民國 99 年 6 月

June, 2010

誌謝

總算可以寫謝誌了！爽！這應該是論文裡面大家最能專心看的部份吧！在這裡我要盡情享受使用贅字、怪文法、亂用標點、一大堆驚嘆號、以及不用 citation！

首先，我要誠摯感謝袁老師願意讓我到金門研究，在研究室手頭很緊的時候，仍然給予我足夠的金援，讓我在金門吃得飽、睡得好，實驗器材一樣也不少！同時還必須忍受我在論文寫作上的無知，不厭其煩的幫我修改論文，謝謝您！另外，我也要感謝丁老師在我完全不知道什麼叫 model 的時候，抽空幫我解答疑惑，以及在口試之前偷偷給我貼心小建議！同時，也感謝每個口委老師給予我十分寶貴的建議及指正。

這篇論文能完成，首推 ARASHI 的鼎力相助！如果不是妳在金門的協助，我應該早就自願請調回台了！感謝妳幫我處理了一切的大小事，小至做巢標，大至分生研究，如果可以，我也是願意把妳放在共同作者的！感謝妳忍受我在金門無聊時的臭臉；感謝妳總是很貼心的幫我設計好 schedule，感謝妳幫我的任何一切！要感謝妳的事實在太多了，我想使用丁老師常說的話：族繁不及備載。開玩笑啦！妳幫我的，我都會記下來，來日有恩必報！

接著我要感謝把我帶入 GLMM 領域的大師-凱中大大！謝謝你教我怎麼處理資料以及幫我寫出看起來非常讓人頭疼的語法！謝謝你教我怎麼穿衣服（雖然跟論文無關），小的學藝不精，仍然無法獨當一面，深感羞愧！謝謝平時看起來很慵懶的湘靜，勤勞的幫我使用 Cervus 處理親緣鑑定。謝謝惠冰幫我處理了口試的大小事，以及 2009 年來金門代班，還有讓我搭順風車去林場實習！感謝在地金門人黃婉如（還有妳媽）提供了我們在地金門烤肉的有趣經驗以及 2007 年陪我們挖了一巢歷時 5 小時的幼鳥。感謝小貓在 2007 年幫我處理了麻煩的公文以及偷偷告訴 ARASHI 我很帥！至於陳威廷，我本來想放在幫手區，一句話帶過，但

有鑒於大家都說我們長很像，我就把你列在這一段裡面，感謝你教我使用 SPSS 以及 2007 及 2008 年的野外支援。謝謝文宜幫我盧 QD 教我使用 SPAGEDi，QD 果然很愛妳！謝謝 QD 給予我 relatedness 方面的相關資料，謝謝你在連續上班 30 小時之後，還願意抽空教我 SPAGEDi！

謝謝把我帶入這個領域的阿梅，請原諒我無法再以一個普通滑板社社員的身分看待妳，因為妳在我心中，有如神般的強大！謝謝妳在 2008 年，我被安排第一個禮拜報 meeting，焦急的如熱鍋上的螞蟻時，告訴我：不要急！慢慢來，你可以先針對有結果的部分報。我才能把心定下來好好處理資料。謝謝把我帶到金門的佩妤，如果不是妳，我不會知道原來金門這麼美！原來蜂虎這麼笨（不要打我）！謝謝你跟明淵仔細的幫我理出一條通往畢業的路！如果不是你們 de-bug，我不知道會不會休學...。感謝明淵總是很有耐心的幫我處理電腦的大小事！謝謝聖峰跟愷愷在我 meeting 發生大漏洞之後幫我極力補救！

謝謝幫我寫推薦函的劉祥麟及呂光洋老師。謝謝所有來金門幫我的夥伴們：起祥、盈秀、大方、怡平（還有租我便宜的大房子）、煥彰、元均、威廷、文宜、怡良、橋茵。感謝金門國家公園裡的幫我很多的永州、邱課長、秀燕姐、書輝學長、淑靈姐、忠哥（不要叫我炮哥了，我承受不起啊！）。謝謝長髮飄逸但又帥氣十足的東哥提供我們金門豪宅，謝謝總是煮晚餐等我們吃飯的徐老師，謝謝人在金門就會給我建議的力平學長，謝謝把車借我開的育誠學長（對不起，我不是故意把你的車開爆的！）謝謝在金門帶給我歡樂的夥伴：喫茶小舖店長建元兄、偷偷給我們維他命的吳藥師、猛塞貢糖給我們的小葳姐、讓我們參觀金門民宿的賴姐、介紹美食給我們的壹咖啡店員（雖然我不知道妳叫什麼，但是你很正！）、陪我練舞的殺手、小麟、阿金、巧克力、基努。感謝所有給予我幫助的人！如果沒列上去，請原諒我記性太差！但是感恩的心不會偷工減料。

謝謝總是默默支持我的老媽！原諒兒子不孝，騙妳說要考高普考跑來念森林系現在又晃點妳要當補習班老師！謝謝三不五時打電話來關心我的老爸。謝謝乾

爹總是支持我的決定並鼓勵我朝目標前進！最後，將這篇論文獻給我最親愛的家人！我愛你們！



中文摘要

本論文分成兩章，第一章為文獻回顧，將形成合作生殖的原因、個體間的親緣關係以及群內個體可能獲得的利益（benefit）以及所需付出的代價（cost）做初步介紹；第二章為 2008 年於金門島進行栗喉蜂虎（*Merops philippinus*）合作生殖研究之探討。我們已知金門島栗喉蜂虎具合作生殖行為，又因其屬於群聚生殖的遷徙性鳥種，其合作生殖之形成與機制可能不同於其他具終年領域性的鳥種。因此為瞭解其幫手效應屬於附加性（additive）或補償性（compensatory），我記錄親鳥與幫手回巢餵食速率代表其投資程度，同時透過血液樣本確認親鳥與幫手之間的親緣關係，推測幫手可能獲得的利益。結果顯示食物資源不是影響蜂虎繁殖成功的主要因子，且無論有無幫手的親鳥在產卵數（ 4.94 ± 0.24 vs 4.75 ± 0.22 顆）、幼鳥停留巢內天數（ 27.06 ± 0.83 vs 28.58 ± 0.90 天）、幼鳥離巢率（ 0.87 ± 0.05 vs 0.86 ± 0.06 ）、幼鳥被捕食率（ 0.13 ± 0.05 vs 0.14 ± 0.06 ）、體重（ 39.67 ± 0.54 vs 39.46 ± 0.64 g）、跗蹠骨長（ 14.33 ± 0.22 vs 15.08 ± 1.13 mm）、尾羽長（ 88.97 ± 0.66 vs 89.46 ± 0.78 mm），或是全部（親鳥加幫手）餵食速率（次/單位時間）上皆無顯著差異，但無幫手的親鳥餵食速率卻顯著高於有幫手的親鳥（ $p=0.0144$ ）。同時親鳥最佳投資量模式的預測結果也指出親鳥在幫手協助時會減少餵食速率，上述結果皆支持栗喉蜂虎的幫手效應屬於補償性，親鳥節省的能量投資可能可以增加其存活率或未來繁殖機會。幫手中確認性別的有 9 隻公鳥及 3 隻母鳥，在親鳥親緣係數方面，僅一隻公幫手為其中一隻雄性親鳥的子代，同生殖群內幫手與親鳥（公鳥）之間的親緣相關係數（ $r=-0.035 \pm 0.063$ ）並沒有顯著高於群間（ $r=-0.067 \pm 0.019$ ）（ $p=0.474$ ），顯示栗喉蜂虎的幫手與親鳥間並沒有特別偏向具親緣關係。另外在線性混和效應模式（GLIMMIX）中，顯示影響親鳥餵食速率的主要因子包括幫手有無、時段、幼鳥年紀以及天氣，幫手可以減輕親鳥的負擔；親鳥餵食速率以 0600-0800 時最低，0800-1000 時最高；幼鳥羽鞘

脫落後，親鳥餵食速率較之前高；而雨天時親鳥的餵食速率最低、晴時多雲時最高。

【關鍵字】：栗喉蜂虎、幫手制、親代照顧、補償效益、親緣係數

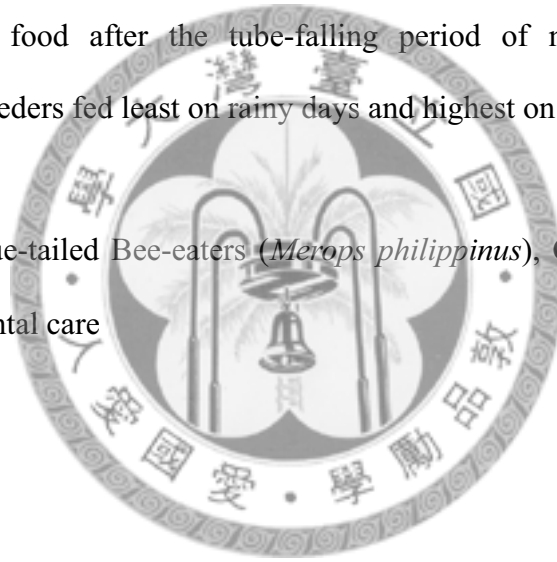


Abstract

This thesis includes two chapters: the first one is the literature review of the causation of cooperative breeding, as well as the relatedness between each group members, and the benefits and costs of group members; the second one is the study of cooperative breeding of Blue-tailed Bee-eaters (*Merops philippinus*) conducted in Kinmen in 2008. This population of Blue-tailed Bee-eaters in Kinmen exhibit cooperative breeding as well as colonial breeding and migratory behavior. The reason for their cooperative breeding behavior might be different from other territorial bird species. Therefore, in order to understand whether the effects of helper were additive or compensatory, I recorded the provision rates of breeders and helpers to determine the degree of investment. To clarify the relatedness between breeders and helpers, and to deduce the possible benefits to the helpers, the blood samples were analyzed. The results suggested that the food resource was not an important factor for their reproductive success. Between the nests with and without helpers, there were no significant differences in clutch size (4.94 ± 0.24 vs 4.75 ± 0.22), nestling period (27.06 ± 0.83 vs 28.58 ± 0.90 days), fledging success (0.87 ± 0.05 vs 0.86 ± 0.06), predation rate of nestlings (0.13 ± 0.05 vs 0.14 ± 0.06), weight (39.67 ± 0.54 vs 39.46 ± 0.64 g), tarsus length (14.33 ± 0.22 vs 15.08 ± 1.13 mm), tail length (88.97 ± 0.66 vs 89.46 ± 0.78 mm), and provision rate of breeders and helpers combined together; the provision rate of un-helped breeders was significantly higher than helped breeders ($p=0.0144$). The prediction of the optimal breeder investment model suggested that the provision rates of the breeders were decreased in the nests with helpers. It was suggested that the effects of helpers is compensatory, and the energy saved by breeders might enhance their survival rate or the opportunity of

future reproduction. There were 9 male and 3 female helpers, and only one helper was the son of the male breeder. Besides, the relatedness (-0.035 ± 0.063) between males within the same group were not significantly different from random expectation of relatedness between all males (-0.067 ± 0.019) ($p=0.474$). It implied that the breeders and helpers were not relatives. The result of the generalized linear mixed model suggested that the presence of helper, time-period of a day, offspring age, and weather were the important factors to the provision rate of the breeders. The presence of the helpers probably reduced the workload of breeders. The lowest provision rate of the breeders occurred during 0600-0800 and the highest occurred during 0800-1000. The breeders fed more food after the tube-falling period of nestlings than before tube-falling. The breeders fed least on rainy days and highest on mostly clear days.

【key words】 : Blue-tailed Bee-eaters (*Merops philippinus*), Cooperative breeding, Compensatory, Parental care



目錄

口試委員審定書	I
誌謝.....	II
中文摘要	V
英文摘要	VII
目錄.....	1
文獻回顧	2
前言.....	9
研究方法	13
結果.....	20
討論.....	23
結論.....	29
引用文獻	30
表.....	39
圖.....	43



第一章

文獻回顧

1. 合作生殖 (cooperative breeding)

合作生殖是指超過 2 隻以上成年個體共同對子代提供生殖照顧(Brown 1987; Stacey & Koenig 1990)。合作生殖可以依據繁殖偏離以及群內成員的親緣關係來區分，繁殖偏離 (reproductive skew) 定義為生殖群內同性別個體真正參與繁殖的程度 (Reeve & Keller 2001)。當只有一對親鳥真正參與繁殖時，繁殖偏離程度高，稱為幫手制 (helper at the nest)，早期研究多著重於幫手制之合作生殖群，群內成員多具有親緣關係 (Brown 1987)；當不只一對親鳥參與繁殖時，繁殖偏離程度低，則稱為共用一巢制 (joint nesting)，群內成員多不具緊密的親緣關係 (Vehrencamp 2000 ;Yuan *et al.* 2004)。由於大多數合作生殖群體的形成機制是因子代延遲播遷 (delayed dispersal) 而停留於父母領域所形成 (Emlen 1982)，因此了解這些個體為何選擇留在親代領域而非尋求獨立繁殖的機會，可視為了解合作生殖的第一步。

2. 延遲播遷

延遲播遷定義為個體達性成熟後依然留在親代的領域內 (Ekman *et al.* 2004)。造成延遲播遷的原因據推測分別為環境因子限制 (ecological constraint) 以及留在原出生地有利 (benefits of philopatry) (Stacey & Ligon 1991)。環境因子限制意指當環境資源處於不利的條件，例如缺乏高品質的領域或配偶，個體向外播遷尋求獨立繁殖的成功機率偏低，因而選擇留在父母的領域內等待直到條件變好 (Emlen 1997)。橡實啄木鳥 (*Melanerpes formicivorus*) 的合作生殖群由 3 至 12 隻個體組成，高品質的領域相當缺乏，大多數的個體會留在出生地等待親鳥死亡後繼承或競爭此領域，即使周圍有品質較差的領域空缺，依舊會選擇留在

原棲地 (Stacey & Ligon 1987)。壯麗細尾鸚鵡 (*Malurus cyaneus*) 也是一例，該鳥種也因缺乏高品質領域以及雌性配偶而延遲播遷 (Rowley 1965)。而留在原出生地有利意指留在出生地本身即為有利的情況，此類利益包括提高存活率或是繼承領域等 (Zack 1990; Zack & Stutchbury 1992)。簡而言之，環境因子限制意指不利的外在環境因素促使個體不得不留於原棲地，而後者則是留下的本身即具有好處而自願延遲播遷。對親鳥而言，留下來的個體可以幫忙照顧自己的子代，提高幼鳥離巢率或是減輕親鳥負擔；對幫手而言，留在父母領域則享有較豐富的資源又可藉由協助生殖行為提高自己的整體適存度 (inclusive fitness) (Koenig & Mumme 1987; Emlen & Wrege 1991; Clutton-Brock 2002; Baglione 2003;)。

3. 家族 (family) 形成以及幫手利益 (benefit)

一旦個體留於出生地並與父母繼續維持互動就形成家族。家族可以依照繁殖機會為專一的或是共享的來區分成簡單性 (simple) 或者是延伸性 (extended)；從另一觀點又可依照參與繁殖的雄性個體是否留下照顧子代區分成雙親的 (biparental) 或母系的 (matrilineal)；亦或是以繁殖個體是否因為某些原因如換配偶或死亡而被取代來區分成完整的 (intact) 或取代的 (replacement) (Emlen 1994)。家族並不是穩定的結構 (Emlen 1995)，在塞舌爾鸚鵡 (*Acrocephalus sechellensis*) 的研究中，家族的形成乃是因為缺乏高品質領域提供個體獨立繁殖的機會，因此藉由人為方式製造出空缺領域促使很多家族崩解 (Komdeur 1992)；同樣情況也發生在壯麗細尾鸚鵡中 (Pruett-Jones & Lewis 1990)。當部分個體留下形成家族之後，付出勞力的同時也帶給本身利益。個體可以透過直接生殖或是提高親戚的存活來增加自己的直接適存度 (direct fitness) 或整體適存度 (inclusive fitness) (Hamilton 1964)，由於留在出生地的個體與父母具有親緣關係，基於避免近親交配 (incest avoidance)，主要是整體適存度扮演著比較重要的角色 (Koenig *et al.* 1998)。以白額蜂虎 (*Merops bullockoides*) 為例，子代由於缺乏獨立繁殖的

機會而留下來當幫手，有幫手協助的巢與無幫手者比較，平均多了 0.5 隻的幼鳥離巢 (Emlen 1991)。在歐洲蜂虎的研究中也發現幫手與親鳥具有親緣關係，有幫手協助的巢具有較高的幼鳥存活率，同時較高的幼鳥存活率也是幫手整體適存度提高的表現 (Lessells *et al.* 1994)。藉由提供幫助增加整體適存度的例子還包括礦工鳥 (*Manorina melanophrys*)、加島嘲鶇 (*Nesomimus parvulus*) 以及白翅山鴉 (*Corcorax melanorhamphos*) (Clarke 1984; Curry 1988; Heinsohn 1991)。

4. 協助生殖是耗能行為的表現

照顧子代是極耗費能量的行為 (Ketterson & Nolan 1994; Gowaty 1996)。親鳥在提供子代照顧時，必須承受因生理狀況變差而導致存活率降低或是減少未來的繁殖機會，因此會根據自身狀況來調節付出程度以評估對子代的投資，同理幫手也應如此 (Pettifor *et al.* 1988)。紅喉蜂虎 (*Merops bullocki*) 的研究指出，幫手體重於繁殖季開始前最高，幼鳥離巢後明顯降低，且與繁殖公鳥有相同的變化趨勢 (Crick & Fry 1986)。在白翅山鴉的研究中發現群組成數較小時，幫手必須參與孵蛋，付出越多的幫手體重也越輕 (Heinsohn & Cockburn 1994)。而斑魚狗的幫手 (primary helper) 則因為提供幫助而降低存活率 (Reyer 1980)。

5. 非親緣個體組成之合作生殖群以及幫手的利益

隨著分子生物技術日益發展，越來越多證據顯示幫手跟親鳥之間不一定具有親緣性，表示即使協助生殖很耗費能量，非親緣性個體採取合作生殖依然可以獲得利益 (Reyer 1980; Heinsohn 1991; Bernasconi & Strassmann 1999; Vehrencamp & Quinn 2004; Yuan *et al.* 2004)。當幫手跟親鳥不具親緣性時，幫手的直接利益 (direct benefit) 可能就扮演著比較重要的角色，包括藉由提供幫助換取偶外交配 (extra pair copulation) 機會、留在高品質領域或群內、學習日後獨立繁殖的經驗 (experience acquisition) 或是展示自身能力 (honest signal) 進而使目前配

對分開或是下個繁殖季取代高位階者等 (Cockburn 1998)。在條背鷓鴣 (*Campylorhynchus nuchalis*) 中，母鳥被取代後，幫手對繼母會進行偶外交配 (Piper & Slater 1993)。在斑魚狗 (*Ceryle rudis*) 的研究中則發現對個體而言最大的利益是獨立繁殖，其次是幫忙，最次則是當遊盪者，提供幫助的非親緣性個體可以留在較高品質的領域內 (Reyer 1980)。在白翅山鴉中，由於環境條件嚴苛食物資源缺乏，該鳥種具很長的覓食技能發展期 (四年)，因此幫手透過幫助學習覓食技巧 (Heinsohn 1991)。

透過了解合作生殖的成因以及親鳥與幫手間的親緣關係，可推測合作生殖群內個體可能牽涉的利益。若將研究尺度縮小至探討群內個體間的投資量，也可發現個體間的投資量彼此互相影響，也牽涉個體的利益與負擔。由於不同物種之間幫手開始協助生殖的時間點可能不同，協助項目也會出現差異，如繁殖前期可能協助親鳥築巢 (Boland 2004)，孵卵期間則幫忙孵蛋 (Heinsohn & Cockburn 1994)，幼雛孵出後則參與餵食及禦敵 (Valencia *et al.* 2006)。在這些項目中，最容易觀察及量化的投資量參數為餵食速率 (次/單位時間) (Maede *et al.* 2010)，因此欲了解個體間的投資量如何相互影響，探討幫手協助餵食時親鳥於餵食投資量上的改變是較便利且具代表性 (Jamieson & Graig 1987; Jamieson 1989; Du Plessis 1991; Ligon & Stacey 1989, 1991)。

6. 幫手協助餵食之下的親鳥投資量變化

Hatchwell (1999) 將親鳥的利益以及負擔曲線 (benefit and cost curve) 結合幼鳥主要死因 (圖一) 探討幫手協助餵食時，親鳥在餵食投資上的改變。他將幫手帶來的利益區分為增加幼鳥離巢率以及減少親鳥投資量兩項參數做探討。當幼鳥的主要死因是飢餓時，即使幫手幫助餵食，親鳥依然會維持原來的餵食速率，此時幫手效應是附加性 (additive)，幫手可使幼鳥存活率上升，即幼鳥直接獲得

好處；若幼鳥的主要死因不是飢餓而是其他原因如天敵攻擊，親鳥會減少餵食速率，減少的部分由幫手遞補，幫手效應是補償性（compensatory），此時幼鳥離巢率並不會顯著提高，因此親鳥會選擇減少投資以節省能量支出。此理論在紅喉蜂虎（*Merops bullocki*）、白額蜂虎、紫青水雞（*Porphyrio martinica*）以及侏儒雀（*Sitta pygmaea*）的研究中均獲得證明（Dyer 1983; Crick & Fry 1986; Sydean *et al.* 1988; Hunter 1985, 1987; Emlen 1991）。

然而有時只採取幼鳥主要死因來判斷幫手出現時親鳥在餵食投資量的改變並非固定通則，以笑翠鳥（*Dacelo novaguineae*）為例，幼鳥主要死因是飢餓，但是幫手協助餵食後，親鳥減低其餵食速率，甚至在更多幫手加入之下，其他的幫手也隨之減少餵食速率，同樣情況也發生在白喉鵲鴉（*Calocitta formosa*）中（Innes & Johnston 1996; Langen & Vehrencamp 1998; Legge 2000）。表示僅用幼鳥是否因飢餓死亡來解釋親鳥在幫手出現時生殖投資量的改變也許不盡完善。

因此 Carranza 等（2008）認為幫手並非只貢獻在餵食，也可以是禦敵或共同防衛領域，不同類型的貢獻對親鳥利益與負擔曲線有不同的影響，藉由數學模式將幫手可能造成的效應都納入考量，或許能較合理地預測親鳥將如何針對幫手的貢獻改變其投資量。他們提出的預測模式（圖二）同樣是根據親鳥的利益與負擔曲線為基點，在無幫手的情況下，當親鳥生殖投資量大於某一臨界值時，親鳥淨利益（net benefit）的數學算式理論上為 $W(x) = k[1 - e^{-a(x-x_{\min})}] - c[e^{bx} - 1]$ ；當親鳥支出量大於零，但是支出量值又無法使其獲得正值利益時，該算式則變成 $W = -c[e^{bx} - 1]$ ，即親鳥不但無法得到任何利益甚至還必須承受照顧幼鳥時的能量損耗。參數 k 表示利益曲線的漸近線值，也就是親鳥如果能夠提供無限大的付出所對應的最大幼鳥離巢數量。參數 a 是影響利益曲線接近漸近線的幅度， a 值越大則越快接近漸近線。參數 $x_{\min}$ 表示親鳥欲獲得正值利益所必須付出的最小量值，即親鳥進入生殖週期後，至少有一隻幼鳥離巢時必須付出的投資量。參數 c 是負擔曲線的係數（proportionality constant）。參數 b 表示影響負擔曲線的遞增程

度。將上述親鳥的淨利益函數經過微分求極值之後，可得親鳥的最佳投資量與各參數 ($a, b, c, k, x_{\min}$) 之間的關係。在無幫手的情況下，親鳥的最佳投資量為

$$x_{opt} = \frac{1}{a+b} [ax_{\min} + Ln(\frac{ka}{cb})]。若將幫手的效應考慮進去之後，親鳥之淨利益方程$$

式改寫為 $W = kt \left[1 - e^{-a(x-x_{\min}+p)} \right] - c \left[e^{bx} - 1 \right]$ 。參數 p 是幫手在餵食的貢獻程度。

參數 t 是幫手在其他方面如禦敵或防衛領域的貢獻程度，當 t 值大於 1 表示幫手在禦敵或其他方面產生正向效應，當 t 值介於 0 至 1 之間表示幫手只貢獻在餵食。

將此算式微分後，可得有幫手時親鳥的最佳投資量與無幫手時的最佳投資量之間的關係式為 $x_{opt1} = x_{opt} + \frac{Ln(t)-ap}{a+b}$ 。因此，最終的預測算式為 $Ln(t)-ap$ ，若該算式

小於 0 則表示親鳥會減少餵食速率，若大於 0 則是增加餵食速率。

藉由將每個巢的離巢幼鳥數 (y) 以及親鳥餵食速率 (x) 輸入 Bertalanffy-type (i.e. $y = f(1 - e^{-ax})$) 進行函數模擬，可得離巢幼鳥隻數與親鳥餵食速率的關係模式，利用此模式可得 a 值，再將有幫手巢的幼鳥離巢率除以無幫手巢的幼鳥離巢率可得 t 值， p 值則直接計算每個巢幫手餵食速率 (visit/hour) 的平均值，最後即可利用 $Ln(t)-ap$ 進行親鳥餵食反應的預測。作者們 (Carranza *et al.* 2008) 將笑翠鳥以及白喉鵲鴉的資料套入模式後，預測結果指出親鳥會減少餵食速率。深入研究此兩鳥種後發現其手足競爭 (sibling competition) 相當嚴重，此類競爭關係導致利益曲線可能已趨近極值，亦即親鳥可獲得利益的邊際效應增加幅度不多，親鳥在幫手出現的情況下會減少餵食速率，節省下來的能量或許能增加未來的繁殖成功率 (Heinsohn 2004)。

7. 研究物種

栗喉蜂虎 (*Merops philippinus*) 為全世界 26 種蜂虎之一，在分類上屬佛法僧目 (Coraciiformes) 蜂虎科 (Meropidae) 蜂虎屬 (*Merops*)，為一群聚生殖 (colonial breeding) 且兼具遷徙性的鳥種，主要分布範圍在印度、新幾內亞、印尼以及菲

律賓等地，每年三月至九月到金門繁殖 (Fry & Fry 1992; 劉小如 1999; 袁孝維 2004)。採取一夫一妻制 (socially monogamous)，且部份配對族群採取合作生殖，行合作生殖比例在年間變動幅度大，2000 年行合作生殖比例為 10.5%，2001 年為 77%，2002 年為 21.6%，2004 年又降為 9.3% (Burt 2002; 王力平 2003; 王元均 2004)。

公鳥及母鳥無法直接以肉眼辨別，喉部皆為栗色、尾羽為藍色且公母鳥都擁有兩支較長的中央尾羽 (streamer) (Fry 1984)。但透過紫外光譜發現雄鳥體色較為鮮豔，中央尾羽較長且體型也較母鳥大 (Siefferman *et al.* 2007)。同其他蜂虎科的鳥種，牠們皆以空中飛蟲為主食並開挖巢穴育雛，偏好的棲地類型主要是新開挖或重新整理的池塘邊坡、砂石場的堆砂、傘兵坑或雨水沖蝕的邊坡石溝等 (周民雄 1990)。整體而言，牠們的營巢地需具備臨近水體、多樣性的地景以及豐富的昆蟲量等特色 (王怡平 2005; 王怡平 & 袁孝維 2006)。

開挖巢穴時通常伴隨求偶儀式，公鳥會啣蟲餵食母鳥，若母鳥接受後有時會伴隨著交配行為。在巢位選擇偏好上，基於較不易被天敵攻擊之因素，坡面的中央部份最早被使用 (王元均 2005; Yuan *et al.* 2006; Yuan *et al.* unpubl. data)，且在生殖成功的表現上，中央部份也較邊緣部份佳。母鳥平均產 3 至 6 顆蛋且公母鳥皆參與孵蛋 (Fry *et al.* 1992; 王力平 2003)。此外，生殖個體的前季生殖經驗顯著影響棲地忠實性 (site fidelity)，前一季繁殖成功較高的個體傾向回至上一季的營巢地生殖 (蔡佩妤 2007)。

第二章

栗喉蜂虎幫手對親鳥在餵食幼鳥時期之影響

前言

合作生殖的鳥種約佔全世界鳥種的 3%。其定義為超過 2 隻以上成年個體共同對子代提供照顧 (Brown 1987; Stacey & Koenig 1990)。合作生殖可依據繁殖偏離程度以及群內成員的親緣關係來區分，當只有一對親鳥真正參與繁殖時，繁殖偏離程度高，稱為幫手制 (helper at the nest)，早期研究多著重於幫手制之合作生殖群，群內成員多具有親緣關係 (Brown 1987)；當不只一對親鳥參與繁殖時，繁殖偏離程度低，則稱為共用一巢制 (joint nesting)，群內成員多不具緊密親緣關係 (Vehrencamp 2000; Yuan *et al.* 2004)。

有許多因素影響生殖個體是否形成合作生殖 (Hamilton 1964)，如缺乏較高品質的領域或配偶，而一旦合作生殖產生，群內成員彼此間依然存在著利害 (benefit & cost) 關係。對親鳥而言，採取合作生殖的好處包括：(1)提高子代數 (2)提高子代品質 (3)減輕自己的負擔，進而提高存活率甚至是未來的繁殖機會 (Heinsohn 2004)；相對地，其所必須承受的代價可能包括：(1)分享繁殖機會 (2)共享領域內資源 (3)踢蛋或托卵寄生 (Emlen 1982, 1984; Brown 1987)。對幫手而言，採取合作生殖的好處則可能是：(1)增加整體適存度 (inclusive fitness) 即幫手與親鳥具親緣關係 (2)換取留在較高品質領域或生殖群內的許可 (payment of rent) (3)換取交配的機會 (4)共同提升領域品質 (5)獲得繁殖技能 (6)提高位階進而取代高位階者 (Cockburn 1998)；而可能付出的代價則是：(1)生理狀況變差 (2)存活率下降導致未來繁殖機會減少 (Clutton-Brock 1991; Ketterson & Nolan 1994)。

了解群內成員間的親緣關係為探討幫手可能獲得利益的關鍵。非親緣關係個體組成的群體，幫手主要獲得直接利益 (direct benefit)，如取得交配機會或因群

組成數增加 (group augmentation) 進而提高領域品質 (Cockburn 1998; Dickinson & Hatchwell 2004); 若幫手與親鳥具親緣關係, 則可能是透過幫忙獲得間接利益 (indirect benefit), 例如直接增加親鳥的離巢子代數, 或是減輕親鳥負擔而提高其存活率, 進而提高親鳥未來的繁殖機會, 以上兩種方式均可提高幫手的整體適存度 (Brown 1978; Crick 1992; Heinsohn 2004)。

針對幫手提供的生殖協助, 多數研究均著重在餵食行為 (Jamieson & Graig 1987; Jamieson 1989; Du Plessis 1991; Ligon & Stacey 1989, 1991)。由於不同物種之間幫手開始協助生殖的時間點可能不同, 協助項目也會出現差異, 如繁殖前期可能協助親鳥築巢 (Boland 2004), 孵卵期間幫忙孵蛋 (Heinsohn & Cockburn 1994), 幼雛孵出後則參與餵食及防禦天敵 (Valencia *et al.* 2006)。在這些項目中, 最容易觀察及量化的投資量參數為餵食速率 (次/單位時間) (Maede *et al.* 2010)。

親鳥獲得的直接利益可由量化幼鳥離巢率得知, 因此欲了解幫手加入生殖後對於親鳥生殖投資量之影響, 可由探討幼鳥的主要死亡原因與親鳥餵食速率改變的關係得知。幼鳥死亡原因可區分為環境因子, 如食物資源不豐富, 導致飢餓而死; 或是生物因子, 如遭受天敵捕食。兩種因子皆會影響親鳥與幫手在餵食速率上採取的反應 (Emlen & Wrege 1991)。

Hatchwell (1999) 依據此論點以及親鳥的利益與負擔曲線 (benefit & cost curve), 提出解釋親鳥會如何改變餵食量的模式。當幼鳥的主要死亡原因是飢餓, 親鳥的利益曲線處於遞增幅度較大的階段, 此時親鳥不會減少餵食速率, 因為幫手參與餵食可使幼鳥免於餓死而提高離巢率; 若幼鳥的主要死因不是飢餓而是其他原因如天敵捕食, 此時親鳥的利益曲線已趨近極值, 處於遞增幅度有限的階段, 幫手參與餵食之後, 親鳥會減少餵食速率 (Woofenden & Fitzpatrick 1990; Emlen & Wrege 1991; Hatchwell & Russell 1996)。

不同物種之間幫手在餵食上的貢獻有著變異 (Heinsohn 2004), 因此親鳥的反應決定著幫手產生的效應。

- a. 當幫手參與餵食後，親鳥並沒有減少餵食速率，幼鳥因獲得更多食物資源而增加離巢機會，幫手效應為附加性 (additive)。
- b. 若幫手出現後，親鳥減少餵食速率，減少的部份由幫手補充，則稱其效應為補償性 (compensatory)，此時親鳥可能因減輕負擔而提高存活率 (Hatchwell 1999)。

親鳥能夠調整付出程度以獲得最大利益 (Carranza *et al.* 2008)。高品質的配偶、蛋或巢皆可提高親鳥投資的意願 (De Lope & Moller 1993; Soler *et al.* 2001; De Neve & Soler 2002; Moreno & Osorno 2003; Moreno *et al.* 2004)；而幼鳥的高被捕食率以及較嚴苛的環境狀況則會使親鳥減少付出 (Bruce 1960; Haig 1990; Hakkarainen & Korpimäki 1994)。同時，幫手的貢獻也不一定侷限在餵食，也可能是防禦天敵或其他方式，此兩類貢獻對親鳥利益曲線有不同影響，將親鳥的利益與負擔曲線透過數學運算，可預測幫手出現後，親鳥於餵食速率上的改變 (Carranza *et al.* 2008)。

在全世界 26 種蜂虎中，只有 6 種針對合作生殖進行較詳細的研究 (Crick & Fry 1986; Lessells 1990; Emlen & Wrege 1991; Jones 1991; Lessells *et al.* 1994; Burt 2002; Boland 2004)，其中僅三種探討幫手在餵食速率上產生的效應，白額蜂虎以及紅喉蜂虎的幫手效應為附加性，歐洲蜂虎則只有對公鳥而言是補償性 (Crick & Fry 1986; Lessells 1990; Emlen & Wrege 1991)。過去的研究中觀察到金門島栗喉蜂虎具合作生殖行為且繁殖配對採取合作生殖的比例於年間變動幅度大，2000 年行合作生殖比例為 10.5%，2001 年為 77%，2002 年為 21.6%，2004 年又降為 9.3% (王力平 2003, 王元均 2004)，但至今尚未針對此行為進行深入研究；同時栗喉蜂虎為群聚生殖兼俱遷徙性之鳥種，不具明顯的領域性行為可能使他們的合作生殖背景不同於一般具領域性鳥種 (如透過幫助可留在較高品質的領域內) (Rowley 1965; Rowley & Russell 1990; Stacey & Ligon 1987)。

因此本研究的目的在於：

1. 探討幫手參與餵食行為中，對親鳥產生的效應是附加性或補償性及其可能之原因。
2. 將量化後的資料套入最佳投資量模式（Carranza et al. 2008）運算，預測蜂虎親鳥於幫手出現後餵食速率的改變。
3. 建立影響親鳥及幫手餵食速率的模式，測試的因子包括幫手有無、天氣、時段、幼鳥年紀以及巢內幼鳥數。
4. 確認幫手性別以及親鳥與幫手間的親緣關係。



研究方法

1. 研究樣區

本研究於 2008 年在金門島進行。金門島由 12 個大小島嶼組成，總面積約 150.45 平方公里，地處福建省東南沿岸外海約五公里處，所在位置為東經 188 度 24-28 分，北緯 24 度 27 分。金門屬於亞熱帶海洋性氣候，乾溼季分明，年平均溫度約為 20.9°C ，年平均雨量約 1049.4 公釐，降雨主要集中在四月至九月。其地景組成包含了許多不同類型的植群，包括農田、草地、疏原、灌木叢、水生植群以及由原生木本植物以及防風林木麻黃所組成的喬木林（郭城孟、陳尊賢 2002）。

由於絕大多數蜂虎於東半島營巢，且各營巢地已持續監測多年，因此主要於東半島選取兩個取樣地點進行觀察。以下是針對兩個樣區地點的簡介（圖三）：

(1). 田埔水庫（TP）

田埔水庫鄰近海岸，周邊地景區塊包含以高粱、小麥為主的農耕地以及農家灌溉用自填式池塘、軍營以及木麻黃組成的小塊喬木林。本研究選取水庫旁一處農家前的土坡（TPO）作為研究樣區。

(2). 青年農莊（YF）

青年農莊位於田埔及建華兩村落的主要道路上，周圍地景除了有多數水域分布還包含了農耕地、木麻黃林、軍營以及畜牧場草地。本研究選取馬路旁一處大水塘兩側的坡面（YFE、YFL）作為研究樣區。

2. 整地

由於栗喉蜂虎的生殖偏向不使用具有舊巢洞以及佈滿植被的坡面（Wang *et al.* 2009），因此在三月中旬便開始進行整地作業，包括利用挖土機以及怪手將前

季生殖個體使用過的坡面削整、壓實以及人工除草的方式將坡面表面清除乾淨，以提供營巢區足夠的生殖空間（Wang *et al.* 2009）。

3. 野外工作

(1). 繫放

為了減少干擾及避免蜂虎棄巢，直到蜂虎已產四顆卵以上才進行繫放。在孵卵期間，只要發現巢內有未繫放的成鳥即架設巢口網捕捉；而在育雛期間因成鳥幾乎不會在巢洞內久留，所以只要透過望遠鏡發現有尚未繫放過的成鳥進洞即立刻架設巢口網捕捉。在幼鳥繫放方面，由於栗喉蜂虎的巢洞由一通道以及腔室組成，通道長度 109.0 ± 24.8 cm ($n=126$)，腔室深度 21cm，高度約 15cm，寬度約 19cm（王力平 2003），透過自製長尺先估計出巢洞內腔室的約略位置，再透過圓鋤等工具從腔室的後方挖出一個可供單手伸入的小洞將幼鳥取出繫放，待繫放完畢再將幼鳥從洞口放回，並取厚紙板封住以補強腔室後方的小洞，並以土回填。

所有被捕捉到的個體均在右腳跗蹠骨繫上中華野鳥學會編碼的金屬腳環，左腳跗蹠骨則繫上不同顏色的色環以代表第一次捕捉出現的營巢地。個體形值測量包括全頭長、嘴喙長、自然翼長、尾羽長、中央尾羽長以及體重，最後再抽血約 80 微升做為日後性別及親緣分析，抽取的血液樣本儲存於 250 微升的 Queen's lysis 保存液（Seutin *et al.* 1991）或 99% 酒精中並置於 -20°C 冰箱中。為了日後能直接以望遠鏡辨認已繫放個體，故分別於尾羽以及嘴喙塗上以無毒色筆組成三個顏色的編碼，以利日後行為觀察。

(2). 監測生殖成功

自五月中下旬蜂虎進入生殖週期後，使用自製的探洞攝影機，由一支約 1.5 公尺長的彈性細木棒，在頂端接上針孔攝影機鏡頭及 LED 光源，再由電線以及電池組成，鏡頭連接到 DV 螢幕，每兩天為一循環進行巢洞內的生殖監測，為了

避免親鳥棄巢，每個巢洞干擾不超過 30 秒 (Boland & Phillips 2004)，分別記錄下產卵日、巢內卵數、幼鳥孵化日、孵出幼鳥數以及幼鳥離巢日。栗喉蜂虎幼鳥離巢後便不再回到巢洞內 (王力平 2003)，加上野外不易觀察到幼鳥離巢瞬間，因此難以判斷幼鳥是否成功離巢。栗喉蜂虎的幼鳥孵化後至離巢約需 20-24 天，且幼鳥出生超過 20 天後很少出現巢內幼鳥數減少 (brood reduction) 的現象 (Boland 2004)，故存活至 20 天的幼鳥則可視為成功離巢 (王元均 2006)。

蜂虎的天敵主要是蛇及老鼠，這兩種天敵攻擊的區別可由觀察幼雛屍體狀況來判定。老鼠通常在巢洞內直接啃食幼鳥並留下殘骸，蛇則是直接吞食蛋或幼鳥，因此巢洞內無屍體殘骸。在生殖監測期間常發現到巢內幼鳥在離巢前突然消失，關於這點有兩種可能的推測：(1) 幼鳥餓死在巢洞中並由親鳥移除 (2) 幼鳥被蛇吃掉或帶走。我初步排除 (1) 的可能性乃因至今尚未在野外監測中發現此現象，同時根據文獻也指出蜂虎科鳥種沒有移除幼鳥屍體的習性 (Fry 1984)；然而根據王元均 (2006) 觀察則曾經發現有蛇叨著一隻幼雛離開巢洞。因此，我將這些還未達到離巢日就消失的幼雛視為被蛇補食 (Coulter 2003)。

最後，根據野外收集的資料計算出以下三種參數：(1) 幼鳥離巢率，定義為成功離巢幼鳥數／孵出幼鳥數；(2) 幼鳥被捕食率，定義為損失的幼鳥數／孵出幼鳥數 (王元均 2006)；(3) 幼鳥停留巢內天數，定義為第一隻幼鳥孵出至最後一隻幼鳥離巢之天數。

(3).行為觀察、進洞餵食速率紀錄

進入育雛期之後，我使用 20-60x 單筒望遠鏡以及 8x 雙筒望遠鏡進行行為觀察。行為觀察的目標鎖定於已繫放上標兩隻親鳥的巢洞，一旦有尚未繫放過的成鳥啣蟲進入巢洞內餵食，則推論該巢具有幫手。由於觀察時無法同時記錄整個營巢地的狀況，因此將坡面分成數個小區塊，每個小區塊分配 10 分鐘記錄親鳥 (已上標) 與幫手 (未上標) 的進洞餵食次數，每個營巢地一天監測兩小時，分成

0600-0800、0800-1000 以及 1600-1800 三個時段，每個營巢地均有兩筆各時段資料。一次有效的餵食定義為成鳥啣蟲進入巢洞或被清楚地看到把蟲放在洞口。記錄餵食速率的資料均來自 2008 年，共 30 巢，18 巢有幫手，12 巢無幫手。

4. 性別及親緣鑑定

將具有幫手的 8 個巢，共 27 隻個體進行分子生物親緣及性別鑑定，這 8 個巢中有 5 巢的資料來自 2008 年，其餘 3 巢分別來自 2004、2005 及 2006 年。性別鑑定是利用 Yeastern biotech Genomic DNA Extraction Kits 從血液中萃取出 Genomic DNA (Gemmell & Akiyama 1996) 檢驗其 CHD 基因，雌性個體之電泳圖會呈現兩條黑帶而雄性個體只呈現一條黑帶 (Griffith *et al.* 1998)。CHD 片段由 2550F 以及 2718R 引子 (Fridolfsson & Ellegren 1999) 進行聚合酵素連鎖反應 polymerase chain reaction (PCR) 複製並放大其性別基因片段，連鎖反應的反應環境條件是設定在兩分鐘的 94°C ，接著是 30 個 94°C 30 秒的循環，60 秒鐘的 47.9°C 以及 30 秒的 72°C ，最後在五分鐘的 72°C 下完成。聚合酵素連鎖反應下所複製的產物可在 2.0 百分比的電泳膠片呈像以判斷個體性別。

親緣分析中使用了六個多型性微衛星體 (polymorphic microsatellite loci) (表)，分別為 MOR10、MOR12、MOR15、BE19.2、BE2.31 以及 BE3.9 (Dasmahapatra *et al.* 2004)。PCR 總反應體積為十微升，包含 10ng 的 genomic DNA、0.4U Taq DNA (Amersham)、每對引子中的一條 5'端用螢光染劑標記 (FAM、HEX、TARMA)。反應條件是設定在五分鐘的 94°C ，接著是 30 個 94°C 60 秒的循環，60 秒的 58°C 以及兩分鐘的 72°C ，最後在十分鐘的 72°C 下完成。PCR 的產物經 Applied Biotechnologies (ABI) 3100XL 自動定序儀進行膠體電泳，使用 Genetic Profiler 2.0 軟體進行資料分析。再利用 Cervus 3.0 程式計算排除假的雙親 (Marshall *et al.* 1998)，當親鳥與子代有超過一個不符合的基因座 (locus)，該親鳥就會被排除為真的親鳥，第一位親鳥 (first parent) 排除率為

0.965，第二位親鳥（second parent）排除率為 0.995。

為了檢驗幫手跟親鳥的親緣相關係數（relatedness coefficient），我使用 SPAGEDi（Hardy & Vekeman 2002）軟體計算所有同性成鳥兩兩之間的親緣相關係數，首先將族群內個體間兩兩親緣相關係數之平均值定義為零，當族群樣本數夠多時，背景值可信程度提高，任兩個體間的親緣相關係數值相對也較準確。若兩個體之間的親緣關係比族群的平均值還近，係數值為正；若兩個體之間的親緣關係比族群的平均值遠，係數值為負（Queller & Goodnight 1989）。接著再比較同一群內兩兩個體之間的親緣相關係數是否顯著高於群間的。

5. 驗證親鳥最佳投資量模式（Carranza *et al.* 2008）

在無幫手的情況下，當親鳥生殖投資量大於某一臨界值時，親鳥淨利益（net benefit）的數學算式理論上為 $W(x) = k[1 - e^{-a(x-x_{\min})}] - c[e^{bx} - 1]$ ；當親鳥支出量大於零，但是支出量值又無法使其獲得正值利益時，該算式變成 $W = -c[e^{bx} - 1]$ ，即親鳥不但無法得到任何利益甚至還必須承受照顧幼鳥時的能量損耗。參數 k 表示利益曲線的漸近線值，也就是親鳥如果能夠提供無限大的付出所對應的最大幼鳥離巢數量。參數 a 是影響利益曲線接近漸近線的幅度， a 值越大則越快接近漸近線。參數 $x_{\min}$ 表示親鳥欲獲得正值利益所必須付出的最小量值，即親鳥進入生殖週期後，至少有一隻幼鳥離巢時必須付出的投資量。參數 c 是負擔曲線的係數（proportionality constant）。參數 b 表示影響負擔曲線的遞增程度。將上述親鳥的淨利益函數經過微分求極值之後，可得親鳥的最佳投資量與各參數（ $a, b, c, k, x_{\min}$ ）之間的關係。在無幫手的情況下，親鳥的最佳投資量為

$x_{opt} = \frac{1}{a+b} [ax_{\min} + \ln(\frac{ka}{cb})]$ 。若將幫手的效應考慮進去之後，親鳥之淨利益方程式改寫為 $W = kt[1 - e^{-a(x-x_{\min}+p)}] - c[e^{bx} - 1]$ 。參數 p 是幫手在餵食的貢獻程度。參數 t 是幫手在其他方面如禦敵或防衛領域的貢獻程度，當 t 值大於 1 表示幫手

在禦敵或其他方面產生正向效應，當 t 值介於 0 至 1 之間表示幫手只貢獻在餵食。將此算式微分後，可得有幫手時親鳥的最佳投資量與無幫手時的最佳投資量之間的關係式為 $x_{opt1} = x_{opt} + \frac{Ln(t)-ap}{a+b}$ 。因此，最終的預測算式為 $Ln(t)-ap$ ，若該算式小於 0 則表示親鳥會減少餵食速率，若大於 0 則是增加餵食速率。

藉由將每個巢的離巢幼鳥數 (y) 以及親鳥餵食速率 (x) 輸入 Bertalanffy-type (i.e. $y = f(1 - e^{-ax})$) 進行函數模擬，可取得離巢幼鳥隻數與親鳥餵食速率的關係模式，利用此模式可得 a 值，再將有幫手巢的幼鳥離巢率除以無幫手巢的幼鳥離巢率可得 t 值， p 值則直接計算每個巢幫手餵食速率 (visit/hour) 的平均值，最後即可利用 $Ln(t)-ap$ 進行親鳥反應的預測。

6. 統計分析

在建立影響個體回巢餵食速率的模式中，由於對同一個巢重複記錄成鳥進洞餵食次數，因此樣本資料間不是彼此獨立，但為增加有效樣本數，故使用線性混和效應模式 (GLIMMIX) 來控制樣本間不獨立造成的影響。每筆放入 GLIMMIX 的餵食資料均為每 10 分鐘內個體之餵食速率。將取樣的巢洞以及觀察日期設為隨機因子 (random factor)，將可能影響個體回巢餵食的因子設為固定因子 (fixed factor)。測試因子包括時段 (0600-0800、0800-1000、1600-1800)、幫手有無、天氣 (晴天、晴時多雲、雨天)、幼鳥年紀 (分為羽鞘脫落前，約出生後 2 個禮拜；羽鞘脫落後，出生 2 個禮拜後至離巢前) 以及巢內幼鳥數，模式的建構採取逐步選擇法 (stepwise selection)。

以親鳥產卵數、幼鳥停留巢內天數、幼鳥離巢率以及幼鳥被捕食率作為比較有幫手巢與無幫手巢的整體生殖表現參數，各參數的比較以有幫手巢、無幫手巢進行比較 (有幫手 vs 沒幫手)。資料若符合常態分布則採取 t-test，若不符合常態分布則採用 Mann-Whitney U test。

在比較有、無幫手親鳥的形值方面，因個體無法直接以肉眼辨認公母，故直

接將公、母鳥的各項形值紀錄混合一起比較，親鳥形值紀錄包含體重、嘴喙長、跗蹠骨長、翼長、尾羽長以及中央尾羽長，根據 Siefferman *et al.*(2007)，公、母鳥僅於體重、跗蹠骨長以及尾羽長沒有顯著差異，故僅將這些資料進行比較。

所有的統計分析均採用以下軟體進行：SAS 9.1、SPSS 15.0 以及 Microsoft Office Excel。



結果

1. 有、無幫手巢間的比較

(1) 整體生殖表現

在 2008 年選取觀察的 30 個巢內有 18 個巢採取合作生殖 (60%)，總共監測的 318 隻幼鳥中有 253 隻成功離巢、64 隻被捕食、1 隻餓死於巢洞內，且在幼鳥餓死的巢中，所有幼鳥離巢後屍體依然留在巢洞內。3 個營巢地的平均幼鳥離巢率為 0.80 ± 0.03 、平均幼鳥被捕食率為 0.20 ± 0.03 、平均幼鳥餓死率為 0.003 ± 0.003 ，造成生殖失敗的因子當中，有 98% 為天敵捕食而僅有 2% 為飢餓引起。

以親鳥產卵數、幼鳥停留巢內天數、幼鳥離巢率以及幼鳥被捕食率作為比較有幫手巢跟無幫手巢的整體生殖表現，各參數的比較以 (有幫手 vs 無幫手) 表示之。無論是親鳥產卵數 (4.94 ± 0.24 vs 4.75 ± 0.22 顆)、幼鳥停留巢內天數 (27.06 ± 0.83 vs 28.58 ± 0.90 天)、幼鳥離巢率 (0.87 ± 0.05 vs 0.86 ± 0.06) 或是幼鳥被捕食率 (0.13 ± 0.05 vs 0.14 ± 0.06)，結果顯示各參數之比較均無顯著差異 (Mann-Whitney U test test, $p > 0.05$) (表一)。

(2) 親鳥形值

形值紀錄包含體重、跗蹠骨長以及尾羽長，除了尾羽長符合常態分布使用 t -test 外，其餘參數皆採用無母數分析。有幫手親鳥、無幫手親鳥在體重 (39.67 ± 0.54 vs 39.46 ± 0.64 g)、跗蹠骨長 (14.33 ± 0.22 vs 15.08 ± 1.13 mm)、尾羽長 (88.97 ± 0.66 vs 89.46 ± 0.78 mm) 之比較均無顯著差異 (Mann-Whitney U test, $p > 0.05$) (表二)。

2. 餵食速率模式

(1)全部（親鳥加幫手）餵食速率

影響全部餵食速率的因子分別為時段 ($F=43.00, p<0.0001$)、天氣 ($F=8.25, p=0.0003$) 以及幼鳥年紀 ($F=5.66, p=0.0176$) (表三)。

將達顯著影響的因子進行雪菲 (Scheffe's) 兩兩比較。在時段因子方面只有 0600-0800 跟 1600-1800 之間沒有顯著差異 ($p=0.9328$)，又以 0800-1000 整體餵食速率最高 (圖四)。在天氣因子方面，只有晴天及晴時多雲沒有顯著差異 ($p=0.3582$)，又以雨天的餵食速率最低 (圖五)。幼鳥年紀方面則是羽鞘脫落後顯著高於羽鞘脫落前 ($p=0.0176$) (圖六)。

(2)親鳥餵食速率

影響親鳥餵食速率的因子分別為幫手有無 ($F=6.02, p=0.0144$)、時段 ($F=32.51, p<0.0001$)、天氣 ($F=7.11, p=0.0009$) 以及幼鳥年紀 ($F=9.58, p=0.0020$) (表四)。

將達顯著影響的因子進行雪菲兩兩比較。在幫手有無方面，無幫手的親鳥餵食速率顯著高於有幫手的親鳥 ($p=0.0144$) (圖七)。在時段因子方面，只有 0600-0800 跟 1600-1800 間沒有顯著差異 ($p=0.8534$)，又以 0800-1000 親鳥餵食速率最高 (圖八)。在天氣因子方面，只有晴天及晴時多雲沒有顯著差異 ($p=0.4450$)，又以雨天的餵食速率最低 (圖九)。幼鳥年紀方面則是羽鞘脫落後顯著高於羽鞘脫落前 ($p=0.0020$) (圖十)。

(3)幫手餵食速率

在影響幫手餵食速率的模式建立方面，只有時段對其產生顯著影響 ($F=16.59, p<0.0001$)。在天氣因子方面，因不是每巢都有雨天的資料 (總巢數=18，6 巢無資料)，造成建立迴歸式時 GLIMMIX 矩陣無法收斂，故無法測試該因子對幫手餵食速率的影響。

將時段因子進行雪菲兩兩比較，只有 0600-0800 跟 1600-1800 之間沒有顯著差異 ($p=0.7849$)，又以 0800-1000 幫手餵食速率最高 (圖十一)。

3. 驗證親鳥餵食反應模式

將 30 個巢的量化資料套入 Bertalanffy-type (i.e. $y = f(1 - e^{-ax})$) 曲線進行數值估計，得到 $a=1.23 \pm 0.69$ (visit/hour) $^{-1}$ ， $f=3.40 \pm 0.28$ 隻幼鳥 (mean $\pm$ S.E.)；根據幫手的平均餵食速率得 $p=0.81$ (visit/hour)；將有幫手巢的平均幼鳥離巢率除以沒幫手巢的平均幼鳥離巢率可得 $t=0.99$ 。將上述數值套入最後預估算式 $\ln(t)-ap$ ，可得結果為 $-1.01 < 0$ ，表示親鳥在有幫手的情況下會減少餵食速率，此預測結果也符合 GLIMMIX 之檢定結果。

4. 幫手性別及親緣鑑定

性別鑑定來自 8 個巢的 27 隻個體，其中 17 隻個體為公鳥。排除親鳥個體後，幫手的性別分別是 9 隻為公鳥，3 隻為母鳥，顯示幫手性別有傾向公鳥的趨勢。27 隻個體中只有 23 隻具有完整親緣分析 (限於 4 隻個體因 DNA 取樣不足而無法分析)。將這些個體透過 Cervus 3.0 建立族譜，發現只有一隻幫手為其中一隻雄性親鳥的兒子，表示栗喉蜂虎幫手不一定為親鳥子代。將同一個合作生殖群內，同性別個體間進行親緣相關係數檢定，對公鳥而言，群內個體間的親緣關係 ($r=-0.035 \pm 0.063$) 並未顯著高於群間個體 ($r=-0.067 \pm 0.019$) (Mann-whitney U test, $U: 741.50, p=0.474$)，親緣相關係數值為負值表示兩個體之親緣相關程度低於族群平均值。而母鳥因為樣本數太少 ($n=2$) 無法進行分析。

討論

1. 幫手對親鳥產生效應

根據研究結果發現無論是有幫手或無幫手的親鳥在整體生殖表現、形值量化參數以及整體餵食速率皆無顯著差異，然而親鳥的餵食速率則具有顯著差異。幫手確實可使親鳥減輕餵食負擔，但是對於幼鳥而言卻無法增加更多食物資源，表示幫手在餵食上對親鳥而言屬於補償性效應。親鳥餵食反應模式（Carranza et al. 2008）預測結果也指出親鳥在幫手協助時會減少餵食速率。

親鳥在根據自身利益與投資所必須承受的負擔互相權衡（trade-off）之下，會採取對自身最有利的決定（Carranza et al. 2008）。Carranza 等（2008）認為透過數學計算親鳥的利益與負擔曲線，可針對幫手出現時親鳥該採取何種反應做出預測。他們認為幫手並非只貢獻在餵食，也可以是禦敵或共同防衛領域等，不同類型的貢獻對於親鳥利益與負擔曲線有不同的影響，藉由數學模式將幫手可能造成的效應皆納入考量，或許能較合理地預測親鳥將如何針對幫手的出現改變其投資量，即親鳥考量自身利益之後會採取最佳投資量（optimal expenditure）（Innes & Johnston 1996; Langen & Vehrencamp 1998; Legge 2000; Valencia et al. 2006）。為了驗證此模式，將原始資料計算後帶入該模式，預測結果顯示親鳥在幫手出現時應減少餵食速率，表示栗喉蜂虎親鳥在權衡自身利益及幫手帶來的貢獻後決定採取對自己最有利的方​​式，即減少餵食速率。這樣的決定也許能給親鳥帶來某些好處，例如：增加存活率進而提高適存度（fitness）（Ricklefs 1975; Woolfenden 1975; Brown & Brown 1981）。

一般而言直接牽涉到親鳥本身的繁殖利益應該是幼鳥適存度。增加離巢幼鳥數、提高幼鳥品質或是增加幼鳥離巢後存活率，均是直接對親鳥繁殖利益的回饋（Brown 1975）。因此 Emlen & Wrege（1991）根據幼鳥主要死因為何解釋親鳥在有幫手時會採取何種反應，當幼鳥主要死因是飢餓，親鳥在有幫手的情況下不

會減少餵食速率，以白額蜂虎為例，環境的大幅度變動導致幼鳥餓死，當幫手提供食物時，親鳥並不會減少餵食速率，且離巢幼鳥數也隨幫手數量的增加而提高 (Emlen & Wrege 1991)；當幼鳥主要死因不是飢餓，親鳥在幫手參與餵食後會減少餵食速率，以灰冠嘴鵙 (*Pomatostomus temporalis*) 為例，親鳥的餵食速率隨著群組成數的增加而減少，因此子代得到的總食物量跟幫手數量無關，親鳥減少的部份由幫手補充 (Brown *et al.* 1978)。

Hatchwell (1999)根據以上論點及親鳥的利益與負擔曲線，提出解釋親鳥餵食改變量的模式，若飢餓為幼鳥主要死因，幫手可使幼鳥獲得更多食物資源，避免餓死，此時親鳥的利益曲線邊際效應增加幅度較負擔曲線的邊際效應明顯，因此，該模式指出當幼鳥的主要死因為飢餓時，幫手的貢獻不會影響親鳥的餵食速率，即幫手效應為附加性；當幼鳥主要死因不是飢餓而是其他因子，例如天敵捕食，幫手即使幫忙餵食也無法使更多幼鳥離巢，親鳥的利益曲線趨近極值，幫手效應為補償性。

在本研究中發現，有幫手的巢並沒有因為幫手提供食物而使幼鳥離巢率增加，表示限制金門島栗喉蜂虎幼鳥離巢的因子並非飢餓 (Hatchwell 1991)。另外，大多數鳥種幼鳥發展期是固定的，食物資源不足雖然會導致離巢幼鳥體重較輕，但是離巢時間、形態或是生理發展依然正常進行 (Lack 1968; Ricklefs 1968, 1983; O'Connor 1984)。然而，空中取食昆蟲的鳥種，如歐洲雨燕 (*Apus apus*) (Koshimies 1948; Lack & Lack 1951)、家燕 (*Delichon urbica*) (Bryant 1975) 以及紅樹燕 (*Tachycineta albilinea*) (Ricklefs 1976) 因短期食物資源變動幅度大，幼鳥生長速率呈現相當大的變化空間，暫時的食物資源短缺導致幼鳥減緩生理發展速率，但一旦食物量回復充足，幼鳥的生理發展又恢復正常 (Ricklefs 1976; O'Connor 1977)。以白額蜂虎為例，食物資源受限於嚴苛的天氣，多數幼鳥會死於飢餓 (48%)，但是存活下來的幼鳥，其離巢時間有很大的變動，且沒有幫手巢的幼鳥較晚離巢 (Emlen 1991)，同樣是食物資源不穩定的彩虹蜂虎 (*Merops ornatus*)

也具有此現象 (Boland 2004)。但是紅喉蜂虎 (*Merops bulocki*) 以及歐洲蜂虎 (*Merops apiaster*) 因為覓食環境較為穩定則無此現象。

在本研究中不論親鳥是否有幫手，於幼鳥停留巢內天數方面均無顯著差異，表示幼鳥沒有因飢餓而發展延遲。此外，根據探洞紀錄，發現只有一隻幼鳥餓死於巢洞內，損失的幼鳥中有 98% 為天敵造成，幼鳥主要死亡原因應是來自天敵捕食壓力 (Coulter 2003; 王元均 2005)。另外在彩虹蜂虎研究中指出約有 88% 的巢內幼鳥孵化不同步 (0-3 天)，因此約有 88% 餓死於巢洞內的幼鳥是年紀最小者 (Boland 2004)。根據前人研究指出，栗喉蜂虎同一巢內也具不同步孵化現象 (5.1 ± 0.9 天) (王力平 2003)，但是卻很少發現幼鳥餓死巢洞內，表示手足競爭程度低，食物量足夠。同時從文獻佐證可推測金門島蜂虎的食物資源可能是較豐富的 (董景生等 2008)，飢餓對蜂虎幼鳥的死亡影響不大，將上述原因以 Hatchwell (1999) 的模式解釋，可推測親鳥利益可能處於接近曲線的極值處，幫手能帶來的邊際效應有限，因此親鳥會減少餵食速率來減輕自己的負擔。另外，在灰喜鵲 (*Cyanopica cyanus*) 研究中指出，當幫手於禦敵方面貢獻高時，親鳥會投資更多能量在餵食 (Valencia et al. 2006)。然而本研究發現不論是否有幫手，幼鳥被天敵捕食率均不具顯著差異，顯示幫手於禦敵方面貢獻不明顯，親鳥無法從中得到好處，因此較可能以減少餵食的方式來減輕自身能量支出。

除了以親鳥的利益與負擔曲線及幼鳥主要死因來解釋幫手效應之外，過去的研究指出親鳥會因高品質的配偶、巢以及蛋 (或母鳥產更多的蛋) (De Lope & Moller 1993; Smith & Hardling 2000; Soler et al. 2001; De Neve & Soler 2002; Moreno & Osorno 2003; Moreno et al. 2004) 而增加投資量，或因為高幼鳥被捕食率、高殺嬰率以及較嚴苛的環境狀況而減少投資量 (Bruce 1960; Haig 1990; Hakkarainen & Korpimäki 1994)。然而在本研究中有幫手的親鳥跟無幫手的親鳥在形值以及產卵數均不具顯著差異，顯示兩比較群組間親鳥在品質上可能差異不大，因此幫手提供幫助時，親鳥也許會減少餵食以減輕自己能量支出。

幫手的效應不論是附加性或補償性均能反應在親鳥適存度。幫手效應為附加性進而提高離巢幼鳥數的例子包括白額蜂虎(Emlen 1991)、紅喉蜂虎(Dyer 1983; Crick & Fry 1986)、西方知更鳥(*Sialia mexicana*) (Dickinson *et al.* 1996) 以及加島嘲鸛(*Nesomimus parvulus*) (Curry & Grant 1990) 等；而幫手效應為補償性且反應在親鳥存活率的例子包括佛羅里達灌叢鴉(*Aphelocoma coerulescens*) (Woolfenden & Fitzpatrick 1984)、歐洲蜂虎(Jones *et al.* 1991)、紅冠啄木鳥(*Picoides borealis*) (Khan & Walter 2002)、以及銀喉長尾山雀(*Aegithalos caudatus*) (Maede *et al.* 2010) 等。不論是增加離巢幼鳥數或是提高親鳥存活率甚至是提高幼鳥離巢後存活率，均為提高親鳥直接或間接適存度的表現(Emlen 1991; Jones *et al.* 1991; Lessells *et al.* 1994)。

不同鳥種因生活環境及生活史的差異而有不同的表現，金門地區栗喉蜂虎親鳥採取補償性策略也許是因應當時情況所需。昆蟲量或是外在環境穩定程度等因素都可能會在不同年間或地點對親鳥產生不同影響，進而使親鳥採取不同策略。以棕短嘴旋木雀(*Climacteris rufa*) 為例，親鳥在地景破碎化的棲地並不會因為幫手加入而減少餵食速率，因為破碎化的地景可能代表食物資源較不易取得，而在地景非破碎化的棲地，親鳥則因為幫手加入而減少餵食速率，兩種策略在同一鳥種中均被採用(Luck 2002)。以金門島栗喉蜂虎而言，主要食物來源為昆蟲，其中又以蜻蛉目為最大宗，蜻蜓之卵及幼蟲均在水中成長(汪良仲 2000)，因此水域是提供蜂虎食物資源的重要環境(王力平 2003)。根據金門氣象站雨量紀錄，自2004年至2010年，每年降雨均集中於5、6月，7月則主要是蜂虎幼鳥孵出時間，因此推測年間金門島栗喉蜂虎的食物來源穩定，幫手於餵食上為補償性效應應該為常態。另外，親鳥的存活率也需進行長期監測，方可確認採取補償性策略與適存度之關係，未來也許透過更長時間監測及更多人力投入將可使這方面研究更臻完善。

2. 幫手跟親鳥的親緣關係

就目前為止，本研究發現幫手的性別趨勢傾向公鳥，除了一隻幫手為其中一隻公鳥的兒子之外，同生殖群內幫手跟親鳥（公鳥）之間的親緣相關係數並沒有顯著高於群間，表示栗喉蜂虎的幫手跟親鳥在關係上並沒有特別偏向與自己有親緣性者。然而，由於進行親緣相關係數分析之公鳥個體數僅 16 隻，缺乏大量的樣本數當作族群背景值，可能降低目前結果的可信度，因此，關於採取合作生殖之栗喉蜂虎個體間的親緣關係則有賴於更多樣本數方可證實。

基於研究時間尺度不夠長，目前尚無直接證據可解釋為何栗喉蜂虎幫手主要是公鳥，但是在許多鳥種中均發現幫手有性別偏向（sex-biased）之趨勢，且多是偏向公鳥（male-biased），這可能與性別偏向的播遷（sex-biased dispersal）有關（Emlen 1986; Heinsohn *et al.* 1990; Walters 1990; Koenig & Walters 1999; Arnold *et al.* 2001）。由於公鳥傾向採取防衛領域來吸引配偶，常使母鳥基於避免近親交配（incest avoidance）而播遷（Greenwood 1980）。而在群聚生殖且具遷徙性的歐洲蜂虎中幫手也以公鳥居多（93%）（Lessells *et al.* 1994）。

從幫手跟親鳥的親緣關係可推測幫手透過幫忙可能獲得哪些好處，若幫手與親鳥具親緣關係，推測增加幫手的整體適存度（inclusive fitness）可能是其願意提供勞力的主因（Hamilton 1964; Lessells 1990; Emlen 1991），反之若幫手與親鳥不具親緣關係，則推測幫手的直接利益可能扮演較關鍵的角色，例如：增加偶外交配（extra-pair paternity）的機會、學習經驗（experience acquisition）、展示自身能力（honest signal）進而使母鳥在下個生殖季換配偶、換取留在較好的領域或群內的許可（Cockburn 1998），由於栗喉蜂虎不具領域性，因此排除不可能的選項後，推測幫手獲得的好處可能是增加偶外交配機會、學習經驗、展示自身能力進而使母鳥在下個生殖季換配偶，但確切原因為何尚需進行更長期的監測方能得知。

3. 影響親鳥及幫手餵食速率的因子

影響親鳥餵食速率的主要因子包括幫手有無、時段、幼鳥年紀以及天氣，關於幫手有無的部份已在前面做過討論，現將討論其他因子的影響。在時段及天氣部份，親鳥的餵食速率可能受到昆蟲日活動週期影響，根據文獻顯示蜂虎的主食（蜻蛉目、鱗翅目、雙翅目等）日活動週期均是在清晨及黃昏較不頻繁，且黃昏的活動頻率又高於清晨（May 1985; Herrera 1990）。而在幼鳥年紀方面，不同年紀的幼鳥所需要的照顧也不盡相同，在繁殖前期幼鳥尚未長出羽毛，親鳥必須花費較多的時間使幼鳥免於受到惡烈的天氣狀況危害，同時親鳥也會投注較多精力禦敵（Xirouchakis 2007）。笑翠鳥的研究中指出親鳥的餵食量隨著幼鳥年紀增加而變大，且在幼鳥成長最快速的時期達到最高峰（Legge 2000）。禿鷹（*Gyps fulvus*）的研究中也發現在育雛前期，親鳥會投注較多精力保護幼鳥免於受到陽光直接曝曬、大雨危害以及掠食者攻擊（Xirouchakis 2003, 2005）。

在幫手餵食速率的模式中則指出只有時段為影響因子，在時段方面合理的解釋原因可能與親鳥類似（May 1985; Herrera 1990）。而天氣因子則因資料量本身不足的關係造成矩陣無法收斂，故無法測試該因子對幫手餵食速率的影響，欲檢視該因子的影響力則有待日後補齊更詳盡的資料量方可得知。

結論

本研究發現栗喉蜂虎幫手對親鳥的餵食影響是補償效應，且幫手主要性別為公鳥，同時親鳥與幫手間並不傾向具親緣關係。幫手效應透過親鳥本身的利益與負擔曲線以及幼鳥主要死因可獲得合理解釋，但是幫手性別以及親鳥與幫手親緣性方面則缺乏直接證據可解釋，未來透過研究時間尺度的拉長將可獲得較完整的親鳥存活率資料，同時透過繫放更多幼鳥以期能夠解釋幫手可能獲得之利益。往後的研究方向將可以朝向探討受到幫助的親鳥於下個繁殖季是否產下更多子代、幫手對不同性別親鳥在餵食方面的效應、幫手數量跟離巢幼鳥數的關係、幫手之間在餵食反應上的關係等，使栗喉蜂虎合作生殖研究更臻完備。



引用文獻

- 王力平. 2003. 金門島栗喉蜂虎 (*Merops philippinus*) 營巢地選擇與繁殖生物學研究 碩士論文, 國立台灣大學森林學研究所.
- 王元均. 2005. 金門島栗喉蜂虎單獨與集體營巢之生殖策略分析 碩士論文, 國立台灣大學森林暨資源學系研究所.
- 王怡平. 2005. 金門島栗喉蜂虎 (*Merops philippinus*) 營巢棲地復育效應與棲地選擇模式 碩士論文, 國立台灣大學森林暨資源學系研究所.
- 王怡平 & 袁孝維. 2006. 金門栗喉蜂虎營巢地及生殖族群變遷監測. *國家公園學報*.
- 汪澤宏. 2000. *台灣的蜻蛉*. 台北: 人人股份有限公司.
- 周民雄. 1990. *夏日的精靈-栗喉蜂虎*: 內政部營建署金門國家公園管理處.
- 袁孝維. 2004. 金門栗喉蜂虎營巢地復育及生殖生態學研究. 內政部營建署金門國家公園管理處委託研究報告.
- 郭城孟 & 陳尊賢. 2002. 金門國家公園土壤調查分析及植生適應性研究. 金門國家公園管理處.
- 董景生. 2007. 金門國家公園物種監測方法及調查技術之評析與建議. 金門國家公園管理處.
- 劉小如. 1999. 金門國家公園鳥類生態記錄研究. 金門國家公園管理處.
- 蔡佩妤. 2007. 金門島栗喉蜂虎生殖經驗對於繁殖棲地忠實性之影響 碩士論文, 國立台灣大學生命科學院生態學與演化生物學所.
- Arnold, K. E., Griffith, S. C. & Goldizen, A. W. 2001. Sex-biased hatching sequences in the cooperatively breeding Noisy Miner. *Journal of Avian Biology*, 32, 219-223.
- Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J. M. & Ekman, J. 2003. Kin selection in cooperative alliances of carrion crows. *Science*, 300, 1947-1949.
- Bernasconi, G. & Strassmann, J. E. 1999. Cooperation among unrelated individuals: the ant foundress case. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 477-482.
- Boland, C. R. J. 2004. Breeding biology of rainbow bee-eaters (*Merops ornatus*): a migratory, colonial, cooperative bird. *Auk*, 121, 811-823.
- Boland, C. R. J. & Phillips, R. M. 2004. A small, lightweight and inexpensive "burrowscope" for viewing nest contents of burrow-nesting birds: Design and assessment. *Journal of Field Ornithology*.
- Brown, J. 1975. *The evolution of behavior*: WW Norton New York.
- Brown, J. & Brown, E. 1981. Kin selection and individual selection in babblers. *Natural selection and social behavior*, 244-256.

- Brown, J. L.** 1978. Avian communal breeding systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9, 123-155.
- Brown, J. L.** 1987. *Helping and communal breeding in birds*: Princeton University. Princeton.
- Bruce, H. M.** 1960. A block to pregnancy in the mouse caused by proximity of strange males. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1, 96-103.
- Bryant, D. M.** 1975. Breeding biology of House martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis*, 117, 180-214.
- Carranza, J., Polo, V., Valencia, J., Mateos, C. & de la Cruz, C.** 2008. How should breeders react when aided by helpers? *Animal Behaviour*, 75, 1535-1542.
- Clarke, M.** 1984. Co-operative breeding by the Australian bell miner *Manorina melanophrys* Latham: a test of kin selection theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14, 137-146.
- Clutton-Brock, T.** 1991. *The evolution of parental care*: Princeton Univ Pr.
- Clutton-Brock, T.** 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296, 69.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E.** 1988. Reproductive success in male and female red deer. *Reproductive success*, 325-343.
- Cockburn, A.** 1998. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 141-177.
- Coulter, P. F.** 2003. Parental effort and individual quality in Blue-tailed Bee-eaters (*Merops philippinus*). M.Sc. thesis, Stephen F. Austin State University, Nacagdoches, TX.
- Crick, H. Q. P.** 1992. Load-lightening in cooperatively breeding birds and the cost of reproduction. *Ibis*, 134, 56-61.
- Crick, H. Q. P. & Fry, C. H.** 1986. Effects of helpers on parental condition in red-throated bee-eaters (*Merops bullocki*). *Journal of Animal Ecology*, 55, 893-905.
- Curry, R. & Grant, P.** 1990. Galapagos mockingbirds: territorial cooperative breeding in a climatically variable environment. *Cooperative Breeding in Birds: Long-term Studies of Ecology and Behavior*, 291-331.
- Curry, R. L.** 1988. Influence of kinship on helping-behavior in Galapagos mockingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22, 141-152.
- Dasmahapatra, K. K., Lessells, C. M., Mateman, A. C. & Amos, W.** 2004. Microsatellite loci in the European bee-eater, *Merops apiaster*. *Molecular Ecology Notes*, 4, 500-502.
- De Neve, L. & Soler, J. J.** 2002. Nest-building activity and laying date influence female reproductive investment in magpies: an experimental study. *Animal*

- Behaviour*, 63, 975-980.
- Delope, F. & Moller, A. P.** 1993. Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution*, 47, 1152-1160.
- Dickinson, J. & Hatchwell, B.** 2004. Fitness consequences of helping. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*, 48–66.
- Dickinson, J., Koenig, W. & Pitelka, F.** 1996. Fitness consequences of helping behavior in the Western Bluebird. *Behavioral Ecology*, 7, 168.
- Duplessis, M. A.** 1991. The role of helpers in feeding chicks in cooperatively breeding Green (Red-billed) Woodhoopoes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 291-295.
- Dyer, M.** 1983. Effect of nest helpers on growth of red-throated bee-eaters. *Ostrich*, 54, 43-46.
- Emlen, S.** 1991. Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. *Behavior ecology*, 301-337.
- Emlen, S.** 1994. Benefits, constraints and the evolution of the family. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 282-285.
- Emlen, S.** 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. *Behavioral Ecology*, 228.
- Emlen, S. & Wrege, P.** 1991. Breeding biology of white-fronted bee-eaters at Nakuru: the influence of helpers on breeder fitness. *The Journal of Animal Ecology*, 60, 309-326.
- Emlen, S. T.** 1982. The evolution of helping .1. an ecological constraints model. *American Naturalist*, 119, 29-39.
- Emlen, S. T.** 1984. Cooperative breeding in birds and mammals. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*, 305-335.
- Emlen, S. T.** 1990. The White-fronted Bee-eater: Helping in a colonially nesting species. *Cooperative Breeding in Birds: Longterm Studies of Ecology and Behavior*, 489-526.
- Emlen, S. T.** 1995. An evolutionary-theory of the family. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 8092-8099.
- Emlen, S. T., Emlen, J. M. & Levin, S. A.** 1986. Sex-ratio selection in species with helpers-at-the-nest. *American Naturalist*, 127, 1-8.
- Fridolfsson, A. K. & Ellegren, H.** 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology*, 30, 116-121.
- Fry, C.** 1984. *The Bee-eaters*: T. & AD Poyser.
- Fry, C., Fry, K. & Harris, A.** 1992. *Kingfishers, Bee-Eaters, & Rollers: A Handbook*: Princeton University Press.
- Gemmell, N. J. & Akiyama, S.** 1996. An efficient method for the extraction of DNA

- from vertebrate tissues. *Trends in Genetics*, 12, 338-339.
- Gowaty, P.** 1996. Field studies of parental care in birds: new data focus questions on variation among females. *Advances in the Study of Behaviour*, 25, 477-532.
- Greenwood, P. J.** 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28, 1140-1162.
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K. & Dawson, R. J. G.** 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7, 1071-1075.
- Haig, D.** 1990. Brood reduction and optimal parental investment when offspring differ in quality. *American Naturalist*, 136, 550-556.
- Hakkarainen, H. & Korpimäki, E.** 1994. Does feeding effort of Tengmalm's owls reflect offspring survival prospects in cyclic food conditions? *Oecologia*, 97, 209-214.
- Hamilton, W.** 1964. The genetical evolution of social behaviour. II* 1. *Journal of theoretical biology*, 7, 17-52.
- Hardy, O. J. & Vekemans, X.** 2002. SPAGEDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, 2, 618-620.
- Hatchwell, B. J.** 1991. An experimental study of the effects of timing of breeding on the reproductive success of Common Guillemots (*Uria aalge*). *Journal of Animal Ecology*, 60, 721-736.
- Hatchwell, B. J.** 1999. Investment strategies of breeders in avian cooperative breeding systems. *American Naturalist*, 154, 205-219.
- Hatchwell, B. J. & Russell, A. F.** 1996. Provisioning rules in cooperatively breeding long-tailed tits *Aegithalos caudatus*: an experimental study. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 263, 83-88.
- Heinsohn, R.** 1991a. Evolution of obligate cooperative breeding in white-winged choughs: a statistical approach. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, 3, 1309-1316.
- Heinsohn, R.** 1991b. Slow learning of foraging skills and extended parental care in cooperatively breeding white-winged choughs. *American Naturalist*, 864-881.
- Heinsohn, R.** 2004. Parental care, load-lightening, and costs. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*, 67.
- Heinsohn, R. & Cockburn, A.** 1994. Helping is costly to young birds in cooperatively breeding white-winged choughs. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 256, 293-298.
- Heinsohn, R. G.** 1991c. Kidnapping and reciprocity in cooperatively breeding white-winged choughs. *Animal Behaviour*, 41, 1097-1100.
- Heinsohn, R. G., Cockburn, A. & Mulder, R. A.** 1990. Avian cooperative breeding -

- old hypotheses and new directions. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 403-407.
- Herrera, C. M.** 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering mediterranean shrub. *Oikos*, 58, 277-288.
- Hunter, L. A.** 1985. The effects of helpers in cooperatively breeding purple gallinules. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18, 147-153.
- Hunter, L. A.** 1987. Cooperative breeding in purple gallinules - the role of helpers in feeding chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, 171-177.
- Innes, K. & Johnston, R.** 1996. Cooperative breeding in the White-throated Magpie-jay. How do auxiliaries influence nesting success? *Animal Behaviour*, 51, 519-533.
- Jamieson, I.** 1989. Behavioral heterochrony and the evolution of birds' helping at the nest: an unselected consequences of communal breeding? *American Naturalist*, 133, 394-406.
- Jamieson, I. & Craig, J.** 1987. Critique of helping behaviour in birds: a departure from functional explanations. *Perspectives in ethology*, 7, 79-98.
- Jones, C., Lessells, C. & Krebs, J.** 1991. Helpers-at-the-nest in European bee-eaters (*Merops apiaster*): a genetic analysis. *Experientia. Supplementum*, 169-192.
- Keller, L. & Reeve, H. K.** 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 98-102.
- Ketterson, E. & Nolan Jr, V.** 1994. Male parental behavior in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 601-628.
- Khan, M. & Walters, J.** 2002. Effects of helpers on breeder survival in the red-cockaded woodpecker (*Picoides borealis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 336-344.
- Koenig, W. & Dickinson, J.** 2004. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*: Cambridge Univ Pr.
- Koenig, W. & Mumme, R.** 1987. *Population ecology of the cooperatively breeding acorn woodpecker*: Princeton Univ Pr.
- Koenig, W. D., Haydock, J. & Stanback, M. T.** 1998. Reproductive roles in the cooperatively breeding acorn woodpecker: Incest avoidance versus reproductive competition. *American Naturalist*, 151, 243-255.
- Koenig, W. D. & Walters, J. R.** 1999. Sex-ratio selection in species with helpers at the nest: The repayment model revisited. *American Naturalist*, 153, 124-130.
- Komdeur, J.** 1992. Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler. *Nature*, 358, 493-495.
- Lack, D.** 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*: Methuen.

- Lack, D. & Lack, E.** 1951. The breeding biology of the Swift *Apus apus*. *Ibis*, 93, 544-546.
- Langen, T. A. & Vehrencamp, S. L.** 1998. Ecological factors affecting group and territory size in White-throated Magpie-Jays. *Auk*, 115, 327-339.
- Legge, S.** 2000a. The effect of helpers on reproductive success in the laughing kookaburra. *Journal of Animal Ecology*, 69, 714-724.
- Legge, S.** 2000b. Helper contributions in the cooperatively breeding laughing kookaburra: feeding young is no laughing matter. *Animal Behaviour*, 59, 1009-1018.
- Lessells, C.** 1990. Helping at the nest in European bee-eaters: who helps and why. *Population Biology of Passerine Birds, an Integrated Approach*, 357-368.
- Lessells, C. M., Avery, M. I. & Krebs, J. R.** 1994. Nonrandom dispersal of kin - why do European bee-eater (*Merops apiaster*) brothers nest close together. *Behavioral Ecology*, 5, 105-113.
- Ligon, J. D. & Stacey, P. B.** 1989. On the significance of helping-behavior in birds. *Auk*, 106, 700-705.
- Ligon, J. D. & Stacey, P. B.** 1991. The origin and maintenance of helping-behavior in birds. *American Naturalist*, 138, 254-258.
- Luck, G. W.** 2002. The parental investment strategy of an avian cooperative breeder differs between a fragmented and an unfragmented landscape. *American Naturalist*, 160, 809-814.
- Marshall, T. C., Slate, J., Kruuk, L. E. B. & Pemberton, J. M.** 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, 7, 639-655.
- May, P.** 1985. Nectar uptake rates and optimal nectar concentrations of two butterfly species. *Oecologia*, 66, 381-386.
- Meade, J., Nam, K. B., Beckerman, A. P. & Hatchwell, B. J.** 2010. Consequences of 'load-lightening' for future indirect fitness gains by helpers in a cooperatively breeding bird. *Journal of Animal Ecology*, 79, 529-537.
- Moreno, J. & Osorno, J.** 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology letters*, 6, 803-806.
- Moreno, J., Osorno, J. L., Morales, J., Merino, S. & Tomas, G.** 2004. Egg colouration and male parental effort in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, 35, 300-304.
- O'Connor, R.** 1978. Growth strategies in nestling passerines. *Living Bird*, 16, 209-238.
- O'Connor, R.** 1984. *The growth and development of birds*: John Wiley & Sons Inc.

- Pettifor, R. A., Perrins, C. M. & McCleery, R. H.** 1988. Individual optimization of clutch size in great tits. *Nature*, 336, 160-162.
- Piper, W. & Slater, G.** 1993. Polyandry and incest avoidance in the cooperative stripe-backed wren of Venezuela. *Behaviour*, 124, 227-247.
- Pruettjones, S. G. & Lewis, M. J.** 1990. Sex-ratio and habitat limitation promote delayed dispersal in superb fairy-wrens. *Nature*, 348, 541-542.
- Queller, D. C. & Goodnight, K. F.** 1989. Estimating relatedness using genetic-markers. *Evolution*, 43, 258-275.
- Reyer, H. U.** 1980. Flexible helper structure as an ecological adaptation in the Pied Kingfisher (*Ceryle rudis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6, 219-227.
- Ricklefs, R. E.** 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis*, 110, 419-&.
- Ricklefs, R. E.** 1975. Evolution of cooperative breeding in birds. *Ibis*, 117, 531-534.
- Ricklefs, R. E.** 1976. Growth-rates of birds in humid New World tropics. *Ibis*, 118, 179-207.
- Ricklefs, R. E.** 1983. Avian postnatal development. *Avian biology*, 7, 1-83.
- Rowley, I. & Russell, E.** 1990. Splendid fairy-wrens: demonstrating the importance of longevity. *Cooperative Breeding in Birds: Long-term Studies of Ecology and Behavior*, 1-30.
- Rowley, I. C. R.** 1964. The life history of the superb blue wren, *Malurus cyaneus*. *Emu*, 64, 251-297.
- Russell, A. F., Brotherton, P. N. M., McIlrath, G. M., Sharpe, L. L. & Clutton-Brock, T. H.** 2003. Breeding success in cooperative meerkats: effects of helper number and maternal state. *Behavioral Ecology*, 14, 486-492.
- Siefferman, L., Wang, Y.-J., Wang, Y.-P., & Yuan, H.-W.** 2007. Sexual dichromatism, dimorphism, and condition-dependent coloration in Blue-tailed Bee-eaters. *Condor*, 109, 577-584.
- Smith, H. G. & Hardling, R.** 2000. Clutch size evolution under sexual conflict enhances the stability of mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 267, 2163-2170.
- Soler, J. J., de Neve, L., Martinez, J. G. & Soler, M.** 2001. Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study. *Behavioral Ecology*, 12, 301-307.
- Stacey, P. & Koenig, W.** 1990. *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior*: Cambridge Univ Pr.
- Stacey, P. B. & Ligon, J. D.** 1987. Territory quality and dispersal options in the acorn woodpecker, and a challenge to the habitat-saturation model of cooperative breeding. *American Naturalist*, 130, 654-676.
- Stacey, P. B. & Ligon, J. D.** 1991. The benefits-of-philopatry hypothesis for the

- evolution of cooperative breeding - variation in territory quality and group-size effects. *American Naturalist*, 137, 831-846.
- Suetin, G., White, B. & Boag, P.** 1990. Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analysis. *Canadian journal of Zoology*, 69, 82-90.
- Sydeman, W. J., Guntert, M. & Balda, R. P.** 1988. Annual reproductive yield in the cooperative pygmy nuthatch (*Sitta pygmaea*). *Auk*, 105, 70-77.
- Valencia, J., De la Cruz, C., Carranza, J. & Mateos, C.** 2006. Parents increase their parental effort when aided by helpers in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour*, 71, 1021-1028.
- Vehrencamp, S. & Quinn, J.** 2004. The evolution of joint-nesting systems: mutual cooperation or conspecific brood parasitism. *Cooperative Breeding in Birds: Recent Research and New Theory*, 177-196.
- Vehrencamp, S. L.** 2000. Evolutionary routes to joint-female nesting in birds. *Behavioral Ecology*, 11, 334-344.
- Walters, J.** 1990. Red-cockaded woodpeckers: a 'primitive' cooperative breeder. *Cooperative Breeding in Birds: Long-term Studies of Ecology and Behavior*, 67-101.
- Wang, Y.-P., Siefferman, L., Wang, Y.-J., Ding, T.-S., Chiou, C.-R., Shieh, B.-S., Hsu, F.-S. & Yuan, H.-W.** 2009. Nest site restoration increases the breeding density of blue-tailed bee-eaters. *Biological Conservation*, 142, 1748-1753.
- Woolfenden, G. & Fitzpatrick, J.** 1984. *The Florida scrub jay: demography of a cooperative-breeding bird*: Princeton Univ Pr.
- Woolfenden, G. E.** 1975. Florida scrub jay helpers at nest. *Auk*, 92, 1-15.
- Xirouchakis, S.** 2005. The diet of the Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) in Crete. *Journal of Raptor Research*, 39, 179-181.
- Xirouchakis, S. M.** 2003. The ecology of the Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) on the island of Crete. Ph.D. Thesis, University of Crete, Heraklion.
- Xirouchakis, S. M. & Mylonas, M.** 2007. Breeding behaviour and parental care in the Griffon vulture *Gyps fulvus* on the island of Crete (Greece). *Ethology Ecology & Evolution*, 19, 1-26.
- Yuan, H., Liu, M. & Shen, S.** 2004. Joint nesting in Taiwan Yuhinas: a rare passerine case. *Condor*, 106, 862-872.
- Yuan, H. W., Burt, D. B., Wang, L. P., Chang, W. L., Wang, M. K., Chiou, C. R. & Ding, T. S.** 2006. Colony site choice of blue-tailed bee-eaters: influences of soil, vegetation, and water quality. *Journal of Natural History*, 40, 485-493.
- Yuan, H. W., Wang, M. K., Chang, W. L., Wang, L. P., Chen, Y. M. & Chiou, C. R.** 2006. Soil composition affects the nesting behavior of blue-tailed bee-eaters (*Merops philippinus*) on Kinmen Island. *Ecological Research*, 21,

510-512.

Zack, S. 1990. Coupling delayed breeding with short-distance dispersal in cooperatively breeding birds. *Ethology*, 86, 265-286.

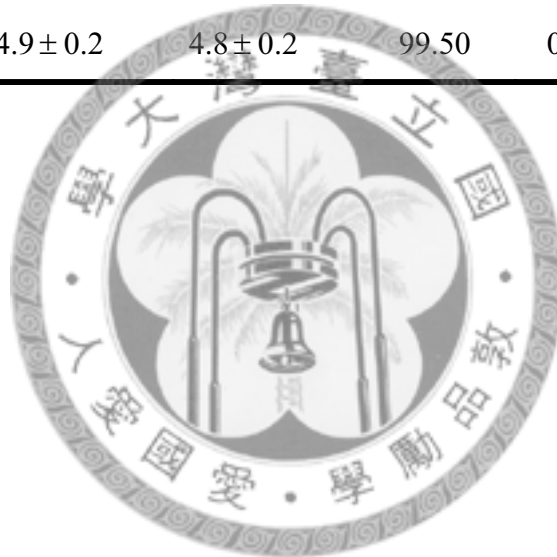
Zack, S. & Stutchbury, B. 1992. Delayed breeding in avian social systems: the role of territory quality and "floater" tactics. *Behaviour*, 123, 194-219.

Zahavi, A., Stacey, P. & Koenig, W. 1990. Cooperative breeding in birds. Cambridge University Press, Cambridge.



表一 2008 年金門島栗喉蜂虎親鳥採取合作生殖與否，在整體繁殖狀況之表現差異。有幫手與沒幫手的親鳥在整體生殖表現均無顯著差異。(有幫手巢 $n=18$ ，沒幫手巢 $n=12$ ，Mann-Whitney U test)。

	Helped $\bar{X} \pm S.E.$	Un-helped $\bar{X} \pm S.E.$	U	p
Nestling Period	27.1 ± 0.8	28.6 ± 0.9	79.00	0.232
Fledging Success	0.86 ± 0.06	0.87 ± 0.05	103.50	0.851
Predation Rate	0.14 ± 0.06	0.13 ± 0.05	103.50	0.851
Clutch Size	4.9 ± 0.2	4.8 ± 0.2	99.50	0.723



表二 2008 年金門島栗喉蜂虎採取合作生殖與否於親鳥形值上的差異。有幫手與沒幫手的親鳥在形值上均無顯著差異。(有幫手個體 $n=36$ ，沒幫手個體 $n=24$ ，Mann-Whitney U test for Weight and Tarsus; t-test for Tail)。

	Helped	Un-helped	$U(t)$	p
	$\bar{X} \pm S.E.$	$\bar{X} \pm S.E.$		
Weight (g)	39.67 ± 0.54	39.46 ± 0.64	1696.00	0.863
Tarsus (mm)	14.33 ± 0.22	15.08 ± 1.13	1548.00	0.334
Tail (mm)	88.97 ± 0.66	89.46 ± 0.78	0.680	0.501



表三 經逐步模式選擇後，影響金門島栗喉蜂虎全部（親鳥加幫手）餵食速率的因子分別為時段（0600-0800、0800-1000、1600-1800）；天氣（晴天、晴時多雲、雨天）；幼鳥年紀（羽鞘脫落前，約出生後2個禮拜；羽鞘脫落後，出生2個禮拜後至離巢前）（GLIMMIX; 隨機因子為巢、日期）

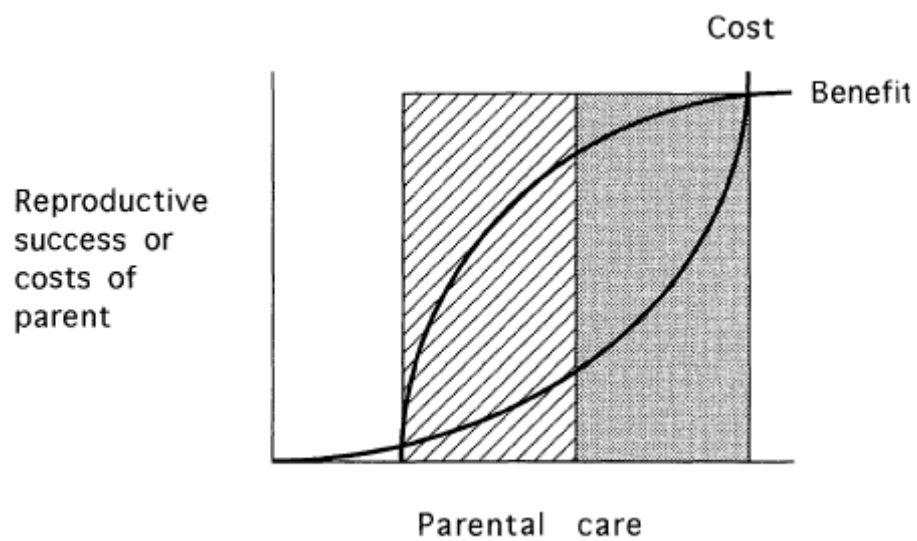
Effect	df	F-value	p-value
Time	2	43.00	<0.0001**
Weather	2	8.25	0.0003**
Offspring-age	1	5.66	0.0176*



表四 經逐步模式選擇後，影響金門島栗喉蜂虎親鳥餵食速率的因子分別為幫手有無；時段（0600-0800、0800-1000、1600-1800）；天氣（晴天、晴時多雲、雨天）；幼鳥年紀（羽鞘脫落前，約出生後2個禮拜；羽鞘脫落後，出生2個禮拜後至離巢前）（GLIMMIX; 隨機因子為巢、日期）

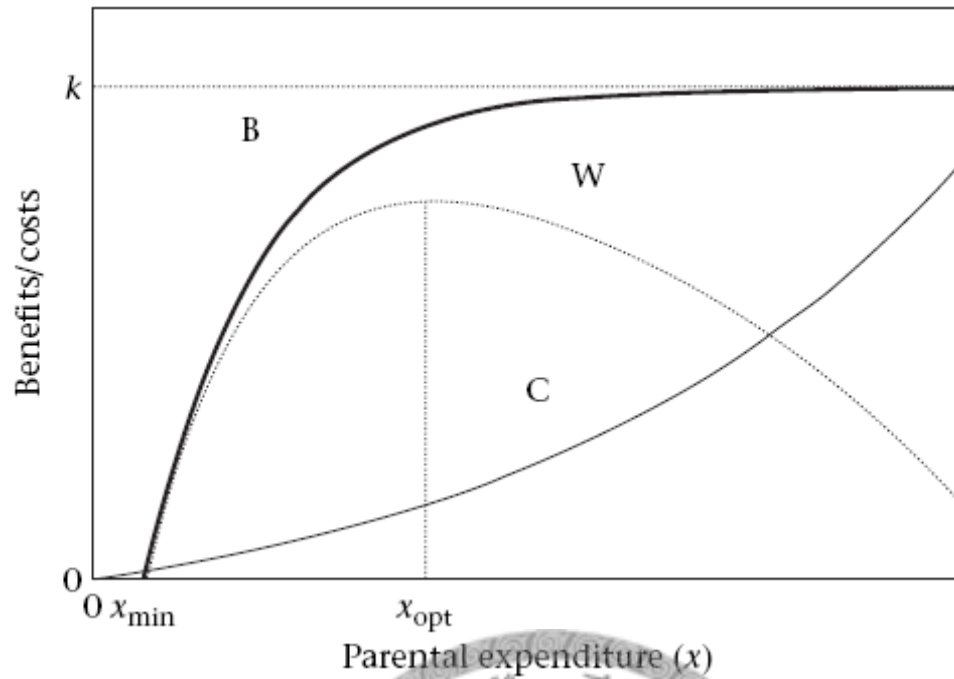
Effect	df	F-value	p-value
Help	1	6.02	0.0144*
Time	2	32.51	<0.0001**
Weather	2	7.11	0.0009**
Offspring-age	1	9.58	0.0020**



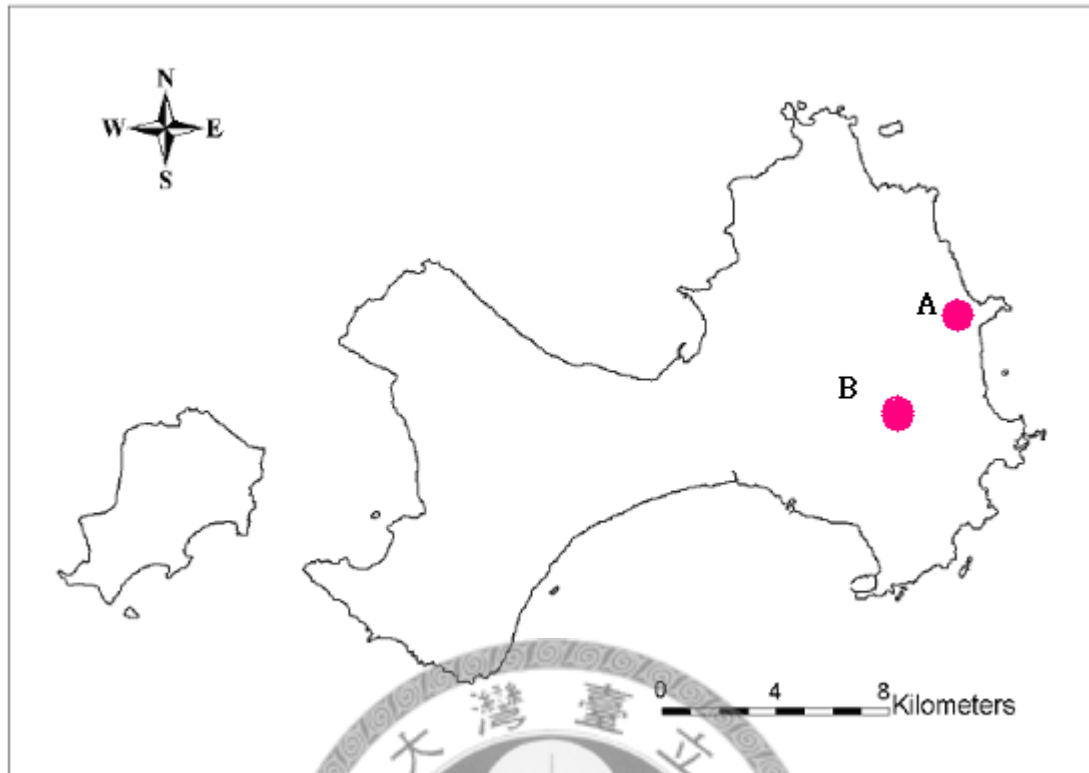


圖一 親鳥投資量對應到繁殖成功或所需承受負擔，當親鳥的利益曲線位於圖形中右半部（深色區塊），幫手協助餵食產生的效應為補償性，親鳥可以減輕餵食負擔；當親鳥的利益曲線位於圖形左半部（斜線區塊），幫手協助餵食產生的效應為附加性，離巢幼鳥數會隨之增加（Hatchwell 1999）。

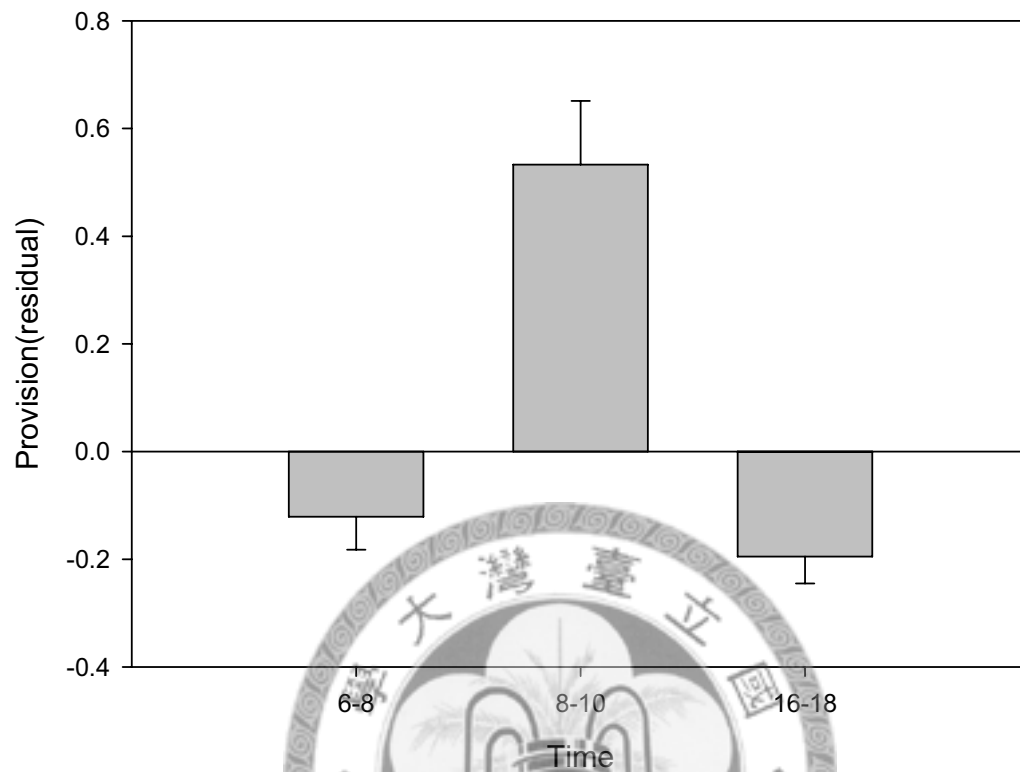




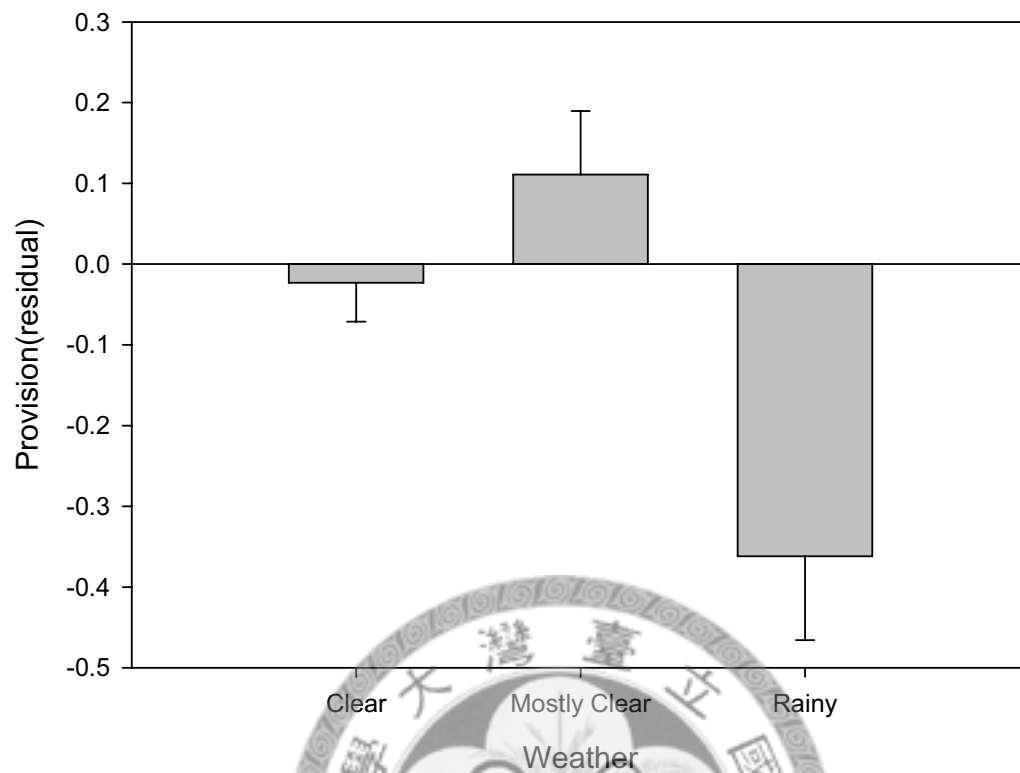
圖二 親鳥投資量對應所得利益（負擔）圖。 B 表示親鳥的利益曲線，當親鳥投資量無限增加時，利益會趨近一極值（ k ）； C 表示親鳥的負擔曲線，隨著親鳥投資量增加呈現指數型遞增； W 為親鳥可得的淨利益，參數 $x_{\min}$ 表示親鳥欲獲得正向利益所必須付出的最小量值，即親鳥進入生殖週期後，至少有一隻幼鳥離巢時所必須付出的投資量。 x_{opt} 為親鳥為獲得最大淨利益所採取的投資量（Carranza et al. 2008）。



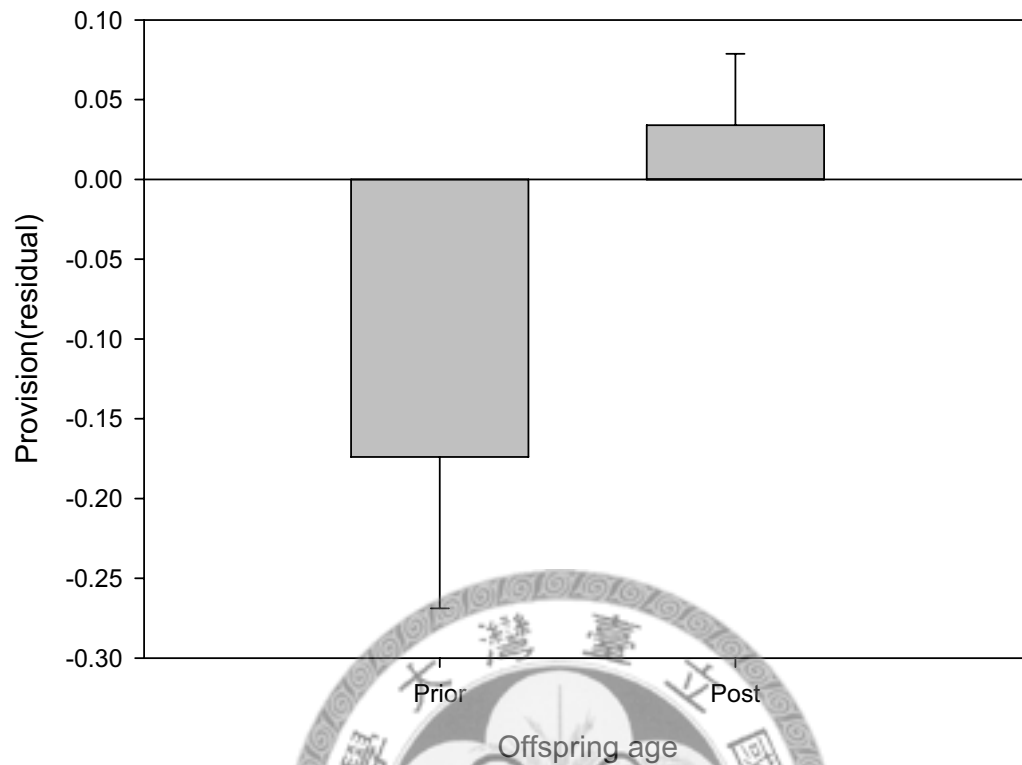
圖三 金門島栗喉蜂虎於2008年的監測研究樣區。A區為田埔（TP）集體營巢樣區，B區為青年農莊集體營巢樣區（YF）。



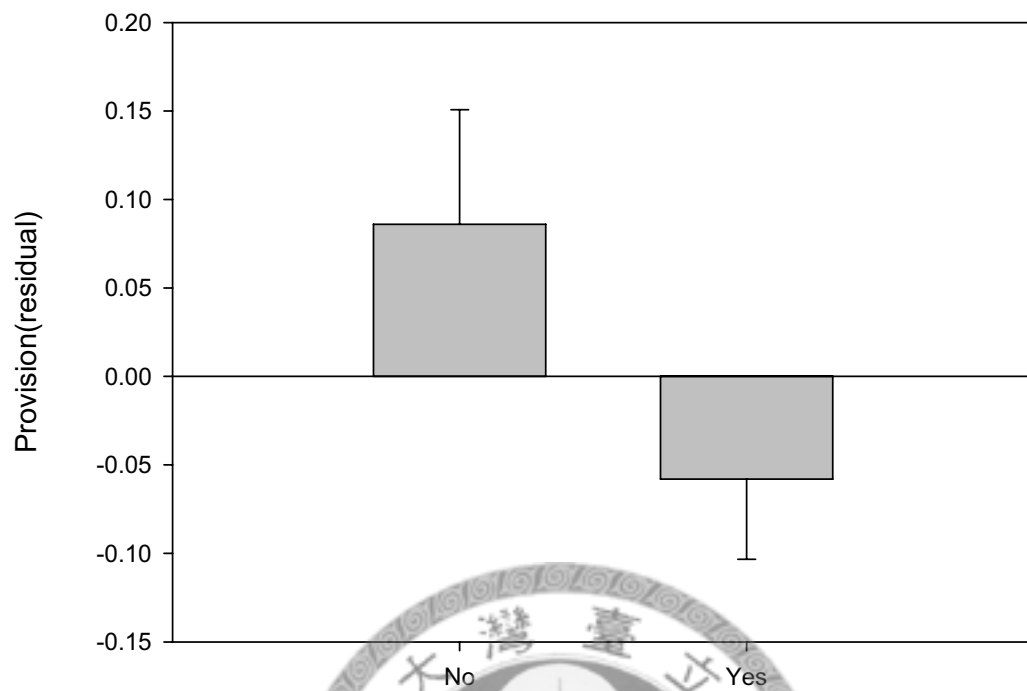
圖四 金門島栗喉蜂虎全部（親鳥加幫手）回巢速率在時段的分類上具有顯著差異（ $F=43.00, p<0.0001$ ），以 0800-1000 期間餵食速率最高，且跟 0600-0800（ $p<0.0001$ ）以及 1600-1800（ $p<0.0001$ ）具有顯著差異（有幫手巢 $n=18$ ，沒幫手巢 $n=12$ ）。



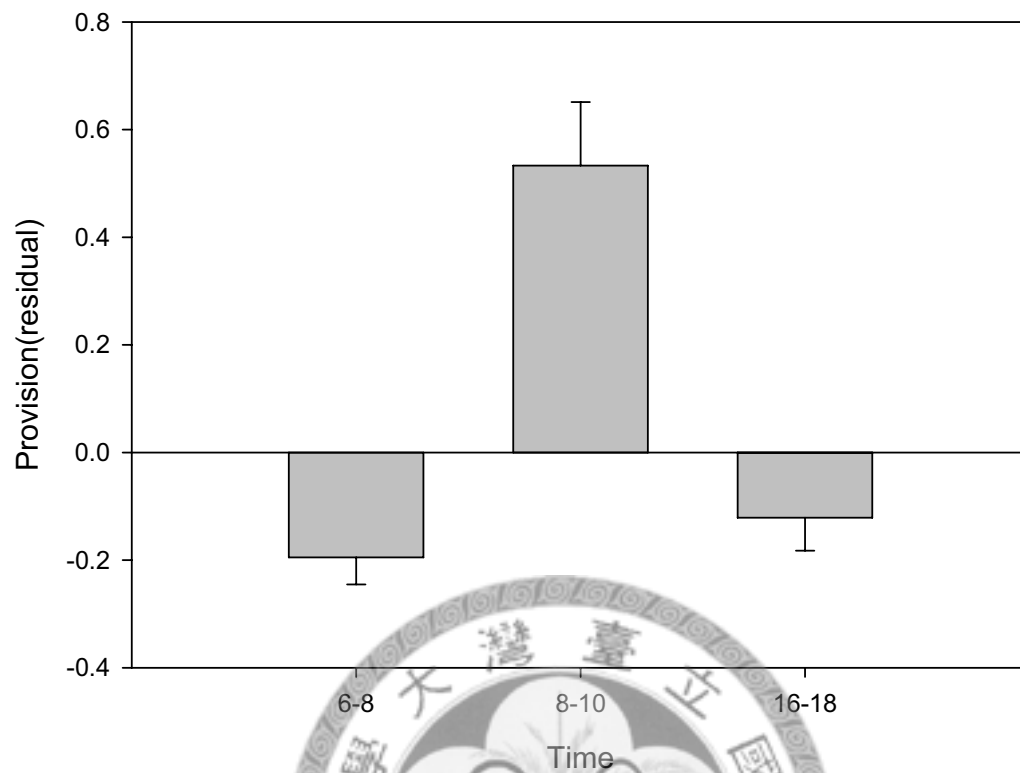
圖五 金門島栗喉蜂虎全部（親鳥加幫手）回巢速率在天氣類型比較上具有顯著差異（ $F=8.25, p=0.0003$ ），以雨天餵食速率最低，且與晴天（ $p=0.0122$ ）以及晴時多雲（ $p=0.0005$ ）具有顯著差異（有幫手巢 $n=18$ ，沒幫手巢 $n=12$ ）。



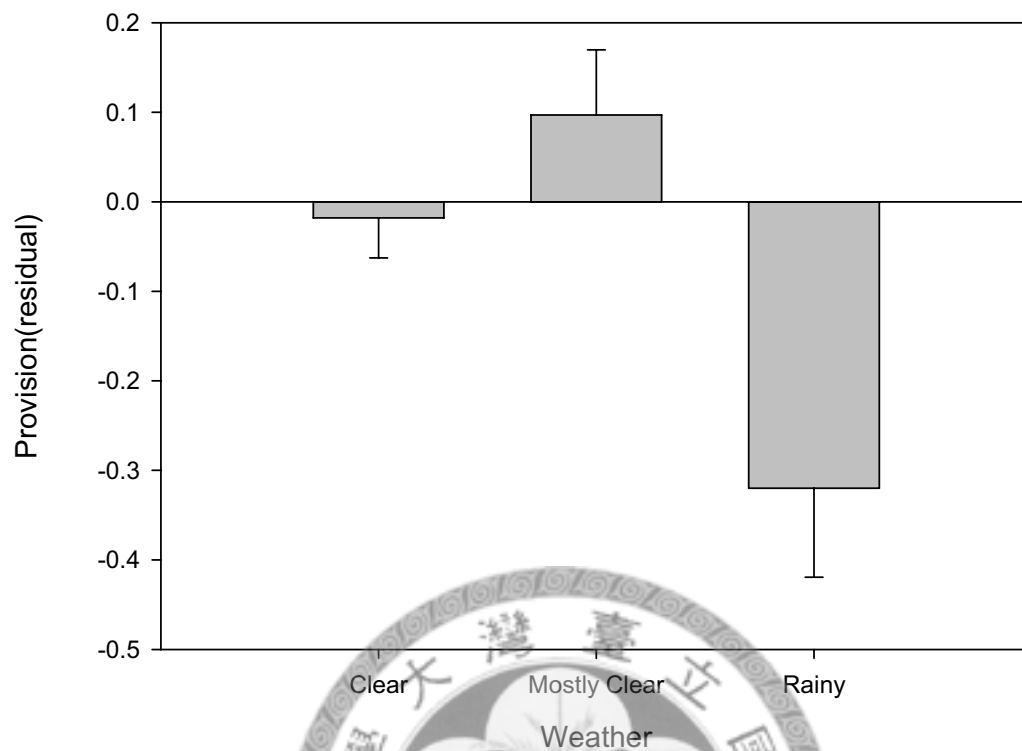
圖六 金門島栗喉蜂虎全部（親鳥加幫手）餵食速率在幼鳥年紀比較上具有顯著差異，以羽鞘脫落後（Post）顯著高於羽鞘脫落前（Prior）（ $p=0.0176$ ）（有幫手巢 $n=18$ ，沒幫手巢 $n=12$ ）。



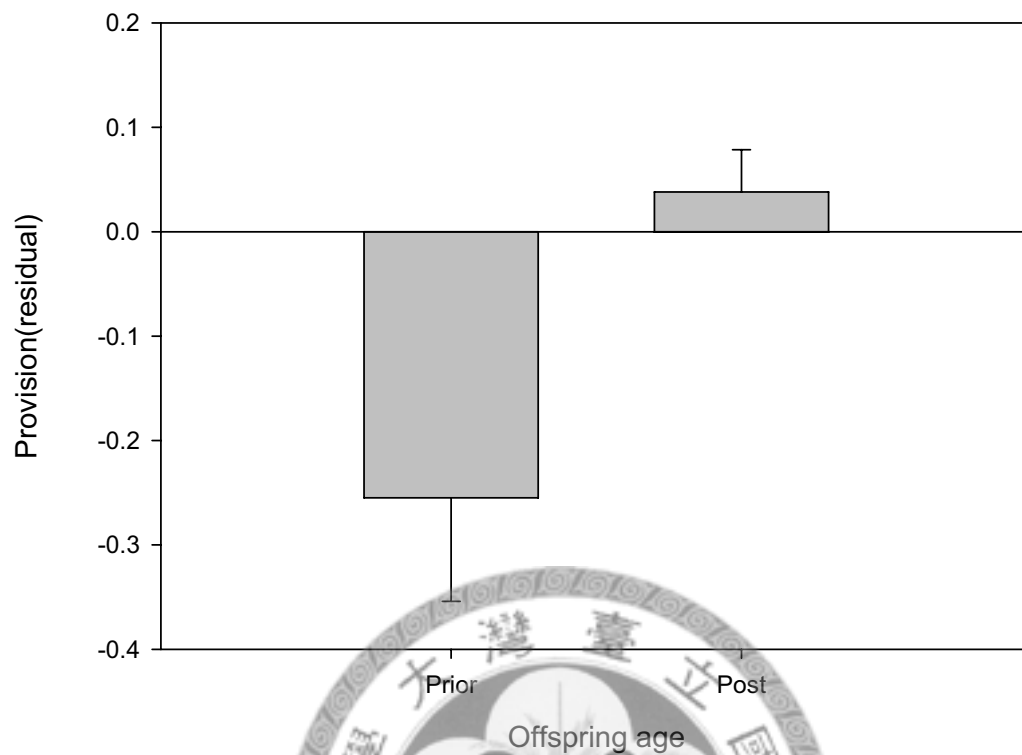
圖七 金門島栗喉蜂虎親鳥餵食速率在有無幫手的影響下具有顯著差異，沒有幫手的親鳥餵食速率顯著高於有幫手的親鳥 ($p=0.0144$) (有幫手巢 $n=18$ ，沒幫手巢 $n=12$)。



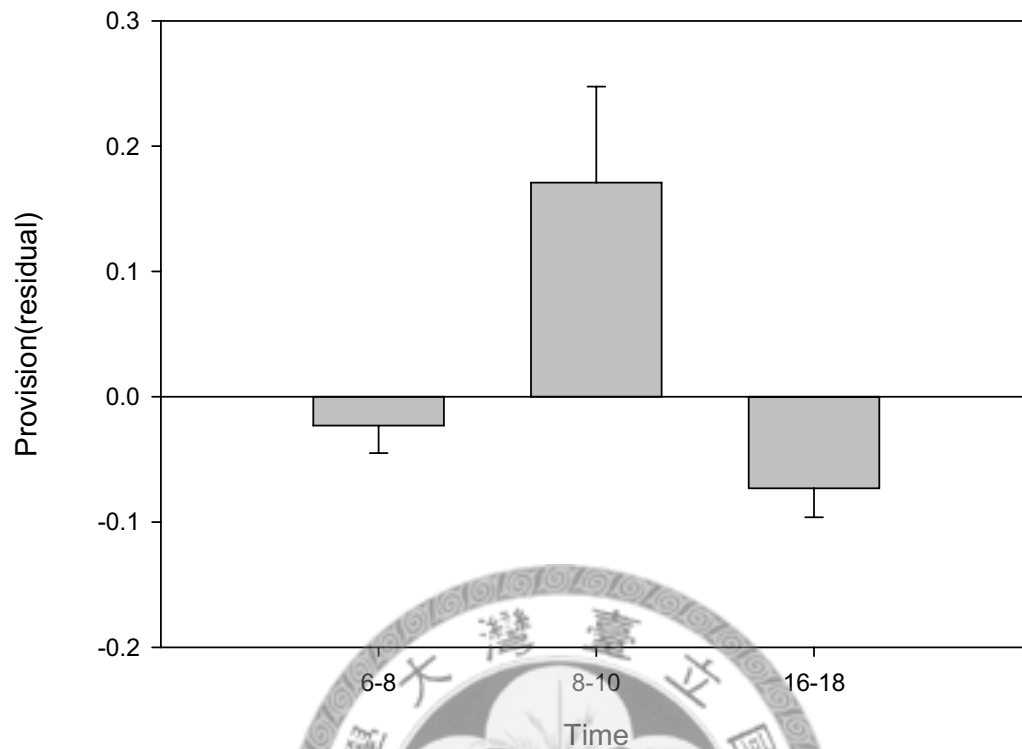
圖八 金門島栗喉蜂虎親鳥餵食速率在時段比較上具有顯著差異 ($F=32.51$, $p<0.0001$)，以 0800-1000 期間餵食速率最頻繁，且跟 0600-0800 ($p<0.0001$)以及 1600-1800 ($p<0.0001$)具有顯著差異 (有幫手巢 $n=18$ ，沒幫手巢 $n=12$)。



圖九 金門島栗喉蜂虎親鳥餵食速率在天氣類型比較上具有顯著差異 ($F=7.11$, $p=0.0009$), 以雨天餵食速率最低, 且與晴天 ($p=0.0217$) 以及晴時多雲 ($p=0.0014$) 具有顯著差異 (有幫手巢 $n=18$, 沒幫手巢 $n=12$)。



圖十 金門島栗喉蜂虎親鳥餵食速率在幼鳥年紀比較上具有顯著差異，以羽鞘脫落後（Post）顯著高於羽鞘脫落前（Prior）（ $p=0.0020$ ）（有幫手巢 $n=18$ ，沒幫手巢 $n=12$ ）。



圖十一 金門島栗喉蜂虎幫手餵食速率在時段比較上具有顯著差異 ($F=16.59$, $p<0.0001$)，以 0800-1000 期間餵食速率最頻繁，且跟 0600-0800 ($p=0.0455$)以及 1600-1800 ($p<0.0001$)具有顯著差異 (有幫手巢 $n=18$)。