

國立臺灣大學生命科學院生態學與演化生物學研究所



碩士論文

Institute of Ecology and Evolutionary Biology

College of Life Science

National Taiwan University

Master Thesis

灰頭織巢鳥群內繁殖衝突之研究

Within-group Conflict in the Cooperatively Breeding  
Grey-capped Social Weaver (*Pseudonigrita arnaudi*)

施怡伸

Yi-Sheng Shih

指導教授：沈聖峰 博士

Advisor: Sheng-Feng Shen, Ph.D.

中華民國 107 年 2 月

February 2018

## 謝誌

2014 年的暑假，原本都已經登上梅峰準備開始做實驗的我，竟然得到了能去肯亞作灰頭織巢鳥研究的消息。能夠前往非洲莽原研究鳥類行為，並見識當地的生態以及風土人情，真是非常難得。在野外工作每天都有趣事和驚喜發生，同時也非常的辛苦。但是從一開始經驗少常常被唸得慘兮兮，到後來能夠獨立處理機器架設，管理資料和樣本，最重要的是學會團隊運作的默契，和多思考來解決問題的態度，多虧研究夥伴們的幫忙，我才能有這樣的成長。

首先感謝沈聖峰老師，讓我有去肯亞作實驗的機會，一路上給了我很多研究上的教導和分析上的建議，沒有老師的提點，這一切都無法完成。也感謝口試委員黃文山老師、林思民老師和王慧瑜老師，點出我在論文中很多需要加強或寫的不清楚的地方，提供精闢的意見和一些研究的新方向。

感謝在肯亞一起打拼的夥伴們，在野外教了我很多心得和小技巧的蕙如，超級能幹細心，幫了我很多忙的靖淳，有很多好點子又是修理器材強人的宗佑，指點我很多又可靠的敬富，第二年超苦勞電池山丘 QD，分享了很多經驗給我，也帶來很多歡笑，還有人超 nice 又厲害的嘉宏，一起 LLOD 巡視、夜晚 safari 非常的開心。另外也謝謝史特龍強大的繫放教學。非常謝謝大家，讓我在肯亞的研究能夠順利充實，學到很多東西，有好多難忘的回憶。

在分生實驗的部分，感謝方淑老師提供實驗室和設備讓我能完成分生實驗，提供實驗上的建議，還常常邀我一起聚餐。謝謝彭璿在我剛進去的時候帶我作分生，也很謝謝美儀學姐替織巢鳥的分生建立超強的基礎，教我如何處理社會網絡和分生的資料。我也要謝謝光庭，幫我處理很多大小事，還不斷鼓勵我，B301 真的是讓我覺得非常溫暖的地方。

謝謝彥廷學長，從一開始在分生上教我的小技巧，到開始分析時給了我很多很棒的想法，在寫論文時也幫忙給了很多意見。我也要感謝仕凡，在我分析上遇到各種難關的時候成為超強力的支援，花了好多的時間幫我看結果、寫 code、一


起討論各種分析方法，最後寫論文和準備 PPT 時也給了好多方向和建議。我也要再次感謝靖淳和蕙如，在我逼近死線的時候替我檢查和修改論文，幫我加油打氣。真心謝謝你們，我的論文才能順利的完成。



同時我也要感謝研究室的大家，謝謝子能學長從我剛進研究室去梅峰時就分享給我很多野外工作和待人處事的經驗，幫忙準備野外實驗器材，還在我口試前聽我預講和給我鼓勵，這幾年麻煩你的照顧了。以及謝謝宗佑、彥成、祥瑜、芸嘉、劉銘和婷竹在口試前的大力幫忙，謝謝譯心和悅生經常的關心，也謝謝所有其他研究室的成員。

謝謝靜如，在我低落的時候陪伴我幫我打氣，還有謝謝建瑄，借我書又在百忙中抽空當我的主持人，也謝謝淳瑩身處遙遠的義大利仍然的關心鼓勵。最後感謝我的家人，對一出門就在遙遠的野外待上三個月，回台灣後也時常晚歸的我非常的包容，謝謝你們在這幾年中默默的支持我，因為你們對我的百分百信心，我才能不斷努力堅持下去，完成我的目標。感謝這幾年來所有幫助和支持過我的人！

## 摘要



動物會形成群體，藉由成員之間的合作得到利益，但同時也會因利益分配而產生衝突。了解社會動物如何解決衝突以維持群體的穩定，是了解動物社會行為演化的關鍵。親屬選擇理論 (kin selection theory) 預測個體會與傾向與親戚合作，然而許多研究發現衝突反而也會發生在親戚之間。相對於非親戚，親戚間是否因衝突後可獲得較高的直接利益或代價較低，因而能解釋親戚間衝突的存在，仍需進一步探討。灰頭織巢鳥 (*Pseudonigrita arnaudi*) 為行合作生殖的鳥類，母鳥擴散而形成父系的階層式社會，其中踢蛋行為 (conflict egg-tossing) 是成員間衝突的重要形式。我們於 2012 - 2017 年記錄織巢鳥繁殖、踢蛋事件和社會網絡資料，比較踢蛋後的繁殖狀態作為判斷衝突獲得的繁殖利益，並檢視群內親緣關係對群內衝突程度的影響。結果顯示群內親緣關係越高，群內平均衝突程度 (平均踢蛋次數) 越高。踢蛋者在踢蛋後繁殖的比例較高，親戚間的社會互動關係不受踢蛋事件影響，個體平均子代數也不變。反之，踢蛋發生在非親戚間時，個體互動頻率降低，平均個體子代數降低，顯示與親戚衝突的代價較小。進一步利用假巢放置假蛋以觀察踢蛋行為，公鳥親緣關係高的群，踢蛋者比例亦較高，支持自然巢的結果。本研究發現在親屬選擇理論的架構下，若衝突的利益和代價隨著衝突雙方的親緣關係改變，在衝突的直接利益高或代價較低的情形下，親戚間的衝突便仍會發生。

**關鍵字：**社會衝突、親屬選擇理論、合作生殖、灰頭織巢鳥、踢蛋

## Abstracts



While living in groups has benefits for animals, conflict could arise over the share of resources among group members. Understanding the mechanism of conflict resolution is key to explaining evolution of sociality. Kin selection theory predicts that individuals would prefer to cooperate with kin for acquiring indirect benefits. However, conflict among kin is still common and awaits more detailed examination. Conflict among kin may occur when direct benefits are high and incurred costs are insignificant. We studied grey-capped social weavers (*pseudonigrita arnaudi*) to investigate the costs and benefits associated with conflict behavior (i.e., egg tossing). Grey-capped social weavers are cooperatively breeding birds where females disperse and males stay and form kin-based groups. We collected data on breeding, egg tossing and social networks from 2012 to 2017 in order to understand reproductive benefits and social interactions after conflict tossing. We found that the conflict level (per capita tossing events) is higher in groups with higher relatedness among males. The proportion of breeding attempts after tossing is higher in the egg tossers than in the non-tossers in the groups, which suggests a direct benefit of tossing. In addition, social interactions remained at the same level after tossing in the groups with high relatedness among males, which suggests the inherent cost in conflict is low for kin. In contrast, social interactions and per capita productivity decreased after tossing in the groups with low relatedness among males. We further

tested the consequences of tossing by inducing tossing events with fake eggs in fake nests. The groups with more related males also had higher proportions of tossers in the fake nest experiment. Our study suggests that though kin cooperation is well recognized, conflict among kin could still occur when cost is low and direct benefits are high.

**Keywords :** social conflict, kin selection theory, cooperatively breeding, grey-capped social weaver, egg tossing

## 目錄



謝誌 .....	I
摘要 .....	III
Abstracts .....	IV
目錄 .....	VI
圖目錄 .....	IX
前言 .....	1
材料與方法 .....	4
一、研究地點 .....	4
二、研究物種 .....	4
三、野外工作 .....	5
(一)巢樹和鳥巢編號及定位 .....	5
(二)繫放測量及採血樣 .....	6
(三)每日探巢及地面踢蛋樣本採集 .....	6
(四)織巢鳥社會網絡資料及繁殖期事件蒐集 .....	7
(五)假巢實驗 .....	8
四、分子生物分析 .....	8
(一)DNA 萃取 .....	8
(二)性別鑑定 .....	9
(三)親緣關係鑑定 .....	9
五、社會網絡資料處理及繁殖群分群 .....	10
(一)鳥進出巢資料處理 .....	10
(二)繁殖期社會網絡與繁殖群 .....	11
(三)定義繁殖對 .....	13
六、社群概況分析 .....	13



(一)計算族群性別比和平均親緣關係 .....	13
(二)計算白天及夜棲繁殖群的平均親緣關係 .....	14
七、自然巢衝突結果分析 .....	14
(一)定義自然巢衝突踢蛋事件 .....	14
(二)白天繁殖群內衝突程度的影響因子 .....	15
(三)比較自然巢踢蛋發生後的繁殖情形 .....	16
(四)比較踢蛋發生前後踢蛋者與群成員互動關係 .....	16
(五)分析群內衝突程度與親緣關係對個體平均子代數的影響 .....	17
八、假巢實驗結果分析 .....	17
(一)繁殖季雨量對假巢有發生踢蛋的比例的影響 .....	17
(二)白天繁殖群內踢蛋者比例的影響因子 .....	18
結果 .....	19
一、灰頭織巢鳥的社群概況 .....	19
(一) 族群概況與親緣關係 .....	19
(二) 繁殖群與親緣關係 .....	20
二、自然巢衝突踢蛋 .....	21
(一)踢蛋者特徵及與被踢蛋繁殖對關係 .....	21
(二)影響群內衝突發生的因子 .....	22
(三)衝突踢蛋後的繁殖情形 .....	22
(四)踢蛋發生前後踢蛋者與群成員互動關係 .....	23
(五)群內衝突程度與親緣關係對個體平均子代數的影響 .....	24
三、假巢實驗 .....	24
(一)繁殖季雨量影響發生踢蛋事件假巢之比例 .....	24
(二)影響繁殖群中踢蛋者比例的因子 .....	25
(三)假巢佔據行為 .....	25



討論 .....	26
參考文獻 .....	29



## 圖目錄

圖一、2012-2017 年 MSTO、SPRA、LLOD 樣區依不同天數間隔的分群數.....	33
圖二、繁殖期白天社會網絡示意圖.....	34
圖三、白天群內母鳥平均親緣關係對群內衝突的影響.....	35
圖四、白天群內公鳥平均親緣關係對群內衝突的影響.....	36
圖五、白天群成員數對群內衝突程度的影響.....	37
圖六、群內衝突事件中，踢蛋者與白天群成員中非踢蛋者於踢蛋事件發生後的 繁殖情形.....	38
圖七、踢蛋發生前後踢蛋者與同白天群成員的互動關係.....	39
圖八、踢蛋者與白天群其他群成員的親緣關係對踢蛋事件前後兩者互動程度變 化的影響.....	40
圖九、不同繁殖季雨量下，假巢發生踢蛋的實際比例.....	41
圖十、假巢實驗中白天群公鳥平均親緣關係影響群內踢蛋者比例.....	42
圖十一、假巢實驗中繁殖季雨量的高低影響群內踢蛋者比例.....	43

## 前言

許多動物會形成群體，藉由群成員間的合作得到利益，但同時也不可避免的會因為利益分配而產生群成員間的衝突 (Alexander, 1974)。因此了解社會動物如何解決衝突以維持群體的穩定關係，是解釋動物社會行為演化起源的關鍵。在解釋動物社會行為演化的理論中，群成員間的親緣關係往往被認為是一項重要的影響因子，而其中最重要的是 Hamilton (1964) 所提出的親屬選擇理論 (kin selection theory)。親屬選擇理論指出，個體除了可以藉著自己繁殖所生下的子代來得到直接適存度 (direct fitness) 外，由於親戚擁有和個體自身部分相同的基因，當個體做出利他行為 (altruism) 幫助親戚成功繁衍子代時，也能夠增加自身基因的傳播，得到間接適存度 (indirect fitness)。此種親戚之間的利他行為會因為個體的整體適存度 (inclusive fitness) 增加而被天擇留下。依據親屬選擇理論的預測，社會衝突應較容易發生在親緣關係較低的個體之間，若個體能分辨其他個體與自己親緣關係的高低時，較易對親緣關係較低的個體引發衝突，但對於親緣關係較高的個體則傾向降低衝突或表現出偏袒 (favouring) 的行為。雖然過去研究中有大量的研究證據支持親屬選擇理論 (Abbot *et al.*, 2011)，然而卻也有許多研究結果違背親屬選擇假說的預測，如家麻雀冬季的覓食群中，群內個體間衝突的強度不因親戚關係改變 (Tóth *et al.*, 2009)；橡實啄木鳥 (acorn woodpecker) 的繁殖群中，雌性的橡實啄木鳥會和姊妹共用一巢進行合作繁殖，橡實啄木鳥透過踢掉自己姊妹下的蛋來增加自己的蛋在孵卵期時於巢中所佔的比例 (Mumme *et al.*, 1983)；等指海葵 (beadlet anemone) 會螫刺 (sting) 競爭對手的機率隨著雙方的親緣關係上升而增加 (Foster & Briffa, 2014)。因此個體間的親緣關係究竟如何影響社會衝突的產生，仍是有待進一步研究的問題。


雖然親屬選擇理論似乎無法直接解釋個體選擇與親戚產生衝突的原因，但若考慮到與不同親緣關係個體產生衝突所付出的代價與利益時，仍可依整體適存度的架構，檢視其行為策略是否具有演化上的利益。過去研究結果顯示，動物會依



照其他個體對自身行為的反應調整自己的策略，因此，當親緣關係會影響到個體在遇到衝突行為所做出的選擇時，發起衝突的個體會預期對方的反應而選擇其策略，因而可能導致在親戚間出現較不合作的行為 (Thompson *et al.*, 2017)。

Thompson 等人於 2017 年的研究發現非洲獾 (banded mongoose) 在群內繁殖的母獾過多時，高位階的母獾會驅逐 (evict) 其他母獾。被驅逐的個體面對驅逐行為也會作出反抗，但若被驅逐者為高位階母獾的親戚，則較傾向容忍。因此，高位階母獾傾向驅趕親戚，因為驅趕親戚所付出的代價低於驅趕非親戚的個體。另一方面，Emlen 和 Wrege 於 1992 年白額蜂虎 (white-fronted bee-eater) 的研究，發現蜂虎在繁殖時，會騷擾 (harass) 打算開始繁殖或已在繁殖的親戚，尤其是自身的子代，藉此迫使親戚放棄繁殖而成為騷擾者繁殖的幫手。此種迫使其他個體放棄繁殖，轉而成為自己的幫手的行為稱作徵募幫手 (helper recruitment)。被騷擾的個體為親戚時，選擇幫忙育幼能得到較高的間接適存度，故相比於非親戚，放棄繁殖時轉為幫手的可能性較高。因此，透過騷擾親戚有較高的機會可以得到幫手，並藉此獲得較高的繁殖利益。歸納前述研究的例子，我們可以推論，個體間的親緣關係如何影響社會衝突的發生，取決於衝突的利益和代價是否隨著衝突雙方的親緣關係而改變。親屬選擇理論認為親戚間合作（不引發衝突）可有較高的間接適存度，進而提升整體適存度，因此會選擇與非親戚衝突。但若衝突的直接利益或代價也隨親緣關係而改變，則在對親戚引發衝突有較高直接利益或較低的代價時，可預測衝突就較容易發生在親戚之間。

我們以分布於非洲東部的灰頭織巢鳥（以下簡稱織巢鳥，grey-capped social weaver, *Pseudonigrita arnaudi*）為研究對象測試上述假說。織巢鳥居住在莽原環境，繁殖期受雨季高度影響，為行合作生殖 (cooperative breeding) 的一夫一妻制 (social monogamy) 鳥類。合作生殖是指當群體中有一個或一個以上的個體會協助照顧非自己的後代，分擔築巢、孵卵和育幼等工作的情形 (Emlen & Vehrencamp, 1983)。通常織巢鳥雌性的子代會播遷，雄性子代會留在群內，形成以公鳥親戚為



主的社會 (Bennun, 1989)，其社會有著從居住在一起的巢樹群、繁殖群乃至繁殖對和幫手不同單位所形成的複雜結構。我們在野外發現織巢鳥有衝突踢蛋 (conflict egg-tossing) 的行為，織巢鳥會進入同棵或鄰近巢樹上其他鳥的繁殖巢，將巢中的蛋啄破丟棄使該巢繁殖失敗。在這裡我們研究織巢鳥衝突踢蛋的行為，透過收集織巢鳥繁殖季的雨量資料、繁殖記錄、踢蛋事件和鳥進出巢的社會網絡資料，來比較織巢鳥踢蛋後的繁殖情形，判斷衝突獲得的繁殖利益，檢視群內親緣關係對群內衝突程度的影響。同時因環境的好壞可能影響個體引起衝突的選擇，也檢視繁殖季雨量和群內衝突程度的關聯。最後我們分析在不同親緣關係高低的情形下，被踢蛋繁殖鳥與其他群成員在衝突發生後與踢蛋者社會關係的改變，以及個體得到的平均適存度受到的影響，來了解親緣關係如何影響織巢鳥踢蛋的利益和代價，以理解個體行為策略的選擇機制。

## 材料與方法



本研究野外工作於 2012 年 4 月至 6 月，以及 2013 至 2017 年的 3 月至 6 月進行。

### 一、研究地點

本研究進行的區域位於肯亞 Nanyuki 的 Mpala 研究中心 (0°19'N 36°52'E，海拔 1800m)，2012 年於 MSTO 樣區進行實驗，2013 年及 2014 年加入 SPRA 樣區，2015 年起至 2017 年再加入 LLOD 樣區。研究區域屬於半乾燥莽原氣候 (semi-arid savanna)，植群為以刺槐屬木本植物為主的疏林草原。全年平均雨量約為 650 mm，一年有兩個雨季。長雨季為 3 - 6 月，短雨季為 11 - 12 月。2012 - 2017 年長雨季的平均總雨量為 237.25 mm，最高溫約為 34°C，最低溫約為 9°C。

### 二、研究物種

灰頭織巢鳥 (grey-capped social weaver, *Pseudonigrita arnaudi*) 為小型的織布鳥科 (*Ploceidae*) (BirdLife International, 2017) 鳥類，分布於東非的乾燥莽原地區，以種子和昆蟲做為主要的食物來源 (Collias & Collias, 1980)。外型上雌雄相似，無法從外表特徵區分性別。灰頭織巢鳥為一夫一妻制的鳥類，會行合作生殖。一般而言繁殖對的雌性子代會播遷出去 (Bennun, 1989)，雄性的子代會留下和其配偶成為幫手，這些幫手通常也會自行繁殖 (McRae *et al.*, 2005)。繁殖的核心群體會由繁殖對和數名幫手所組成。數個不同群的織巢鳥會在同一棵或鄰近數棵刺槐上面築巢，形成一個組織鬆散的大群 (Bennun, 1989)。

本研究定義織巢鳥一起築巢生活的刺槐為「巢樹」 (colony tree)，一同居住在同棵巢樹上的織巢鳥為「巢樹群」 (colony, Collias & Collias, 1980)。住在同個巢樹的繁殖群通常會一同活動和覓食，當有外來的織巢鳥侵入巢樹上的巢時，會被該巢的織巢鳥或者鄰近巢的織巢鳥驅趕 (Collias & Collias, 1980)，但巢樹群間也會



有互相往來的行為 (Bennun, 1989)。

研究樣區中主要的刺槐屬植物有 3 種，分別為 *Acacia drepanolobium*、*Acacia mellifera* 及 *Acacia etibaica*，灰頭織巢鳥偏好在 *Acacia drepanolobium* 上築巢。巢為半球狀，於底部有兩個出入口，主要是由乾草編織而成，子代會協助親鳥築巢 (Collias & Collias, 1980)，一個巢可維持至少一年 (Bennun, 1994)，晚上時織巢鳥會進入巢中棲息，本研究透過錄影曾觀察到一個巢有六隻織巢鳥在巢內睡覺。

灰頭織巢鳥的繁殖季與雨季高度相關，一年主要的繁殖季有兩次，分別為每年的 3 - 6 月以及 11 - 12 月 (Collias & Collias, 1980)。當織巢鳥開始繁殖時，會將繁殖巢的其中一個出入口以乾草封起作為巢室，直到幼鳥離巢或繁殖失敗時才會再將出入口打開。一個巢通常只會由一對繁殖鳥下蛋 (研究期間僅觀察到兩起疑似兩隻母鳥共用一巢繁殖的情形)，母鳥每天早晨下一蛋，一窩能產 2 - 4 顆蛋，孵卵期約為 14 天，親鳥會輪流孵蛋，母鳥孵蛋的時間比公鳥長且頻繁 (Collias & Collias, 1980)。幼鳥於 16 - 21 天大時離巢 (Collias & Collias, 1980 ; Bennun, 1989)，幼鳥至一歲大時已跟成鳥外表沒有明顯區別。

### 三、野外工作

#### (一) 巢樹和鳥巢編號及定位

我們於樣區內的巢樹樹幹上以鐵絲線掛上標有巢樹號碼的鋁牌，每個巢基部的樹枝上也用鐵絲線和鋁牌標上每巢所屬巢號，若有新建的巢，會在該巢接近完工時掛上巢號鋁牌。

每棵巢樹皆以全球定位系統 (global positioning system, GPS) 定出並記錄座標，同時我們測量每棵樹的樹高以及每個巢的巢高、方位角和與主幹的水平距離，最後我們對巢樹進行拍照並於照片檔上記錄所有巢的巢號和位置。



## (二) 繫放測量及採血樣

在樣區的巢樹皆標誌過後，便會開始對織巢鳥的繫放捕捉。我們會於繫放的前一天先在巢樹四周架設霧網，於繫放當日在天亮前張開霧網，待鳥上網後，將鳥從網上解下裝入鳥袋中，再進行繫放。在霧網張開的期間，會定時巡視網上有無新捉到的鳥，以避免捕捉個體失溫或脫水。當一棵樹上僅有一巢或有住在一特定巢的織巢鳥需要捕捉時，會使用手撈網在天亮前罩住巢口來捕捉。

捕捉到新鳥時，我們會替鳥上一個金屬環和三個色環，色環閱讀順序為由右上右下至左上左下。不同樣區有特定的金屬環位置，MSTO 樣區的金屬環於右腳上位，SPRA 樣區的金屬環於右腳下位，LLOD 樣區的金屬環於左腳下位。

繫放時會記錄個體的金屬環環號、色環組合、巢樹編號及繫放人員代號，測量其全頭長、喙長、喙寬、自然翼長、最大翼長、跗蹠長、尾長和體重，並檢視年齡（成鳥、亞成鳥、未成熟鳥）、孵卵斑程度和有無蛋在體內，推斷其繁殖狀況。


形質測量後，我們會採織巢鳥的血樣以供日後性別和親緣關係鑑定，使用滅菌針頭 (27G) 和抗凝血毛細管在鳥的肱骨靜脈採血 (約 20 - 70  $\mu$ L)，血樣置入裝有 99% 酒精的離心管保存於  $-20^{\circ}\text{C}$  環境。

為了蒐集織巢鳥進出巢的資料，於鳥大腿內側至腹部的皮膜下注射植入式感應晶片 (Transponder, ID100B, Trovan)，晶片重量為 0.01g，約佔織巢鳥體重的 0.05%。植入晶片後，會以組織膠 (3M) 黏合傷口。每次繫放時，都會使用感應線圈檢查晶片有否掉落。

## (三) 每日探巢及地面踢蛋樣本採集

我們會巡視各巢的狀態，記錄每巢是否兩個出入口皆打開 (open)、一邊出入口半封閉 (partial sealed)、一邊出入口完全封閉但內部無蛋也無幼鳥 (empty)，而有蛋或幼鳥在內時，會記錄蛋或幼鳥的數量。每個巢巡視的空檔期為不超過兩日為原則。





由於當一邊出入口完全封閉時難以從巢外直接判斷巢內繁殖狀況，我們會使用直徑 5.5mm 的攝影鏡頭外接螢幕探入巢內查看。由於織巢鳥的蛋花紋變異大，自 2014 年起，當巢內有蛋時會藉由攝影鏡頭拍下巢蛋照片，便於日後查對該巢的蛋花紋和當日蛋數量。

若在探巢時發現巢中蛋有缺少的情形，我們會在巢樹下方和附近地面尋找掉在地上的完整蛋或蛋殼、蛇吸食完蛋液吐出的碎扁蛋殼 (egg pellet)。找到地面蛋樣本時，會記錄日期、發現時間、掉落位置，同時藉蛋液乾掉狀況來推測樣本新舊程度和拍攝樣本照片。我們會根據各巢少蛋的記錄、樣本掉落的位置及比對蛋花紋來推斷蛋樣本原本所屬的巢。

#### (四)織巢鳥社會網絡資料及繁殖期事件蒐集

繫放過後，我們會在巢樹每個有在使用的巢於巢口裝設直徑約 6 cm 的感應線圈 (antenna)，為了配合有兩個出口的巢，自 2013 年起我們使用雙線圈來感應兩個出口的鳥進出，若巢因繁殖有一端出口封起，會將雙線圈中巢室端的一頭自巢上拆下並以鋁箔片蓋住以防感應到錯誤資料。感應線圈接至地上的晶片記錄器 (data logger)，當身上植有晶片的鳥進出巢口時，會將進出日期時間和晶片號碼自動記錄下來。

當巢已封起，準備要開始繁殖或已經在繁殖時，我們會從巢頂插入紅外線攝影機，通過電纜將錄下的影片存至地面上的 DVR 監視錄放影機。我們可藉由影片記錄如下蛋、孵蛋、餵食幼鳥、捕食等繁殖相關事件，也藉此錄下衝突踢蛋事件。

將影片和鳥進出巢資料比對，能判斷錄影中出現個體的身分，我們會記下發生事件的種類、發生時間和個體。錄影的設定時間配合事件可能發生的時間而定，由於母鳥下蛋的時間通常為清晨六點至七點之間，繁殖鳥傍晚歸巢睡覺的時間約為晚上六點半至七點之間，食蛋蛇出沒吃蛋的時間約為晚上九點至半夜，因此若為下蛋和孵蛋期間，錄影的時間定為每日的清晨六點至隔日零時；若為幼鳥期間，

不需考慮蛋捕食事件，錄影的時間定為每日的清晨六點至晚上七點。



### (五)假巢實驗

由於自然情況下的衝突踢蛋較難記錄到，我們於 2014 至 2017 年進行假巢實驗，以觀察衝突踢蛋事件的發生，及踢蛋個體的資料。我們於各年分別選擇 4 - 17 棵目標巢樹進行實驗，觀察有不同群大小的巢樹之衝突踢蛋情形。在實驗開始前，我們在樣區內尋找被廢棄或掉落地上，但是形狀完整且足夠堅固的巢，將巢的一端出口使用乾草封牢，形成巢室，在未封的出口端裝設感應線圈，並從巢頂插入紅外線攝影機鏡頭，確認感應線圈和攝影機皆運作正常後，便完成假巢的製作。

於目標巢樹以鐵絲線和細綿繩在樹枝上裝上假巢，假巢盡可能選擇設置於活動性高的巢之間。在巢樹上架好假巢後，除了 2014 年有 5 個假巢內部放了真蛋進行實驗外，我們會在假巢的巢室中放入一顆以樹脂製成的假蛋，看錄影影像確認攝影鏡頭有清楚錄到整個巢室和假蛋後，將感應線圈以及紅外線攝影機和地面上的晶片記錄器和 DVR 監視錄放影機連接，以記錄出入假巢的個體身分及事件。

一個假巢架設三個晚上。若期間假蛋有因被鳥踢或其他意外掉出巢外的情形，則將假蛋放回假巢內，繼續錄影。若出現假巢被毀（被猛禽破壞）的情形，會在現場以乾草修補或在同一位置裝上備用的假巢，在觀察完三個晚上後將假巢拆下。

每個假巢都會記錄架設日期和撤下日期、量測假巢巢位、記錄鄰近自然巢巢號和拍攝照片，方便日後確認假巢和其他自然巢的相對位置。

## 四、分子生物分析

### (一)DNA 萃取

本研究使用 QIAGEN DNeasy® Blood & Tissue kit 從織巢鳥血液中萃取基因組 DNA (genomic DNA)。萃取的 DNA 使用 NanoDrop 機器量測 DNA 的濃度和品質 (吸收光在 A260/A280 的比值介於 1.8 - 2.0；A260/A230 的比值介於 2.0 - 2.2)。將



少量萃取出 DNA (約 40 $\mu$ L) 稀釋至濃度 20 - 50 ng/ $\mu$ L，用以後續性別鑒定和基因型鑒定使用，其餘未稀釋的 DNA 置入 -80 $^{\circ}$ C 冰箱保存。

## (二)性別鑒定

使用性別引子 sex1' 和 sex2 (Wang, 2010) 鑒定織巢鳥的性別。鑒定性別時會多加一組已知性別的個體做對照組 (positive control)，使用 iCycle<sup>®</sup> Thermal Cycle (BioRad) 機器進行聚合酶鏈鎖反應 (polymerase chain reaction, PCR)，反應溶液總體積 20 $\mu$ L。將 PCR 產物取 10 $\mu$ L 加入 2 $\mu$ L 6X DNA 染劑，經由 2% 含 SybrSafe 的瓊脂膠片以 100V 電壓進行電泳 25 分鐘後，將膠片照射紫外光並判讀條帶 (band)。目標產物 CHD-W 為 250bp，CHD-Z 為 200bp，母鳥為異型合子 (ZW)，可以看到雙條帶，公鳥為同型合子 (ZZ)，為單條帶，能夠清楚判定織巢鳥個體的性別。

## (三)親緣關係鑒定

本研究參考 McRae 等人 (2005) 開發的引子，使用其中 14 組微衛星基因座 (GCSW4、GCSW8、GCSW10、GCSW13、GCSW15、GCSW18、GCSW20、GCSW31、GCSW35、GCSW47、GCSW51、GCSW55、GCSW57、GCSW58) 進行親緣分析。PCR 使用 iCycle<sup>®</sup> Thermal Cycle (BioRad) 機器進行，反應溶液總體積 20 $\mu$ L。PCR 產物取 5 $\mu$ L 並加入 1 $\mu$ L 6X DNA 染劑，經由 2% 含 SybrSafe 的瓊脂膠片以 100V 電壓進行電泳 25 分鐘後，將膠片照射紫外光確認 PCR 結果。之後將 PCR 產物送交明欣生物技術公司鑒定基因型，每次送樣時都會放入一隻之前送樣過的個體的 PCR 產物，避免每次的送樣的偏差。基因型的鑒定結果以 Peak Scanner 2 (ABI) 軟體分析。分析結果使用 SPAGeDi 軟體 v.1.5a. (Hardy & Vekemans, 2002) 中的 Queller & Goodnight (1989) 的方法計算個體間的親緣關係值，本方法將族群平均親緣關係值定為 0，得到的親緣關係值會介於 -1 至 1 之間，數值越高代表親緣關係越近。



## 五、社會網絡資料處理及繁殖群分群

Bennun (1989) 觀察到不同巢樹間的織巢鳥也會互動，而 Wu 於 2015 年的論文也發現以親緣關係鑑定出的織巢鳥家族可能會分散在不同的巢樹上，因此不宜直接以築巢在同棵樹上的鳥作為群的界線。本研究藉由架設晶片感應線圈得到的鳥進出巢記錄進行社會網絡分析，區分出在繁殖期時互動緊密的織巢鳥個體以定義繁殖群，以了解衝突踢蛋事件中踢蛋者和繁殖對的關係以及探討繁殖群大小對織巢鳥社會衝突的影響。

### (一) 鳥進出巢資料處理

鳥進出巢資料的蒐集期間為 2012 年 4 - 6 月，以及 2013 至 2017 年的 3 - 6 月。每年每個巢樹上使用中的巢會於同時段蒐集 1 - 4 次的進出巢資料，每次蒐集至少 2 個晚上。若樣區中有巢數較多的巢樹，將所有巢分屬 3 區，輪番架設其中某 2 區的巢，以每個巢都有和任一他巢至少同時蒐集線圈感應資料 2 日為原則。除了同巢樹的資料蒐集外，也會單獨蒐集繁殖巢的進出巢資料。

由於線圈感應力較強，鳥一次進出巢會同時感應到數筆資料，因此需要對原始感應資料做簡化。2012 年時於野外使用的是和巢口數和大小皆不合的單線圈，2013 年起才開始使用雙線圈。鑒於感應線圈的差異，2012 年資料以 10 min 為單位，2013 至 2017 年資料以 1 min 為單位，每單位時間中同一隻個體不論有多少筆進出記錄皆視為同 1 筆資料。另外依據日出日落時間，將鳥進出巢的資料分為白天和晚上兩個時段，由於晚上為織巢鳥歸巢棲息的時間，要判斷巢內夜棲個體只需計算回巢的那筆資料，因此每一日的夜晚時段內同隻鳥無論有多少記錄筆數皆簡化為 1 筆資料。

藉由每日探巢記錄，根據每個巢的繁殖日期將每巢的進出巢資料區分為繁殖期 (breeding, B, 巢中有蛋或幼雛) 資料和非繁殖期 (non-breeding, NB, 巢中沒有蛋或幼雛) 資料。



## (二)繁殖期社會網絡與繁殖群

本研究使用每巢繁殖期時成鳥進出巢的資料進行社會網絡分析，以評估個體之間的互動關係強弱，進一步判定所屬的群體。由於在織巢鳥的進出巢資料中，夜晚與白天資料分別有不同的生物意義，因此會對白天和夜晚分別進行分群。夜晚的資料為歸巢夜棲的資料，透過繁殖巢夜晚的進出資料得到會在同一巢棲息，關係緊密的夜棲繁殖群；白天的資料則進一步包括來自其他巢，但仍在日間會進出繁殖巢的個體，藉由白天進出資料得到會在白天與繁殖鳥互動、幫忙繁殖巢的白天繁殖群（以下簡稱白天群）。

我們利用不同鳥進出相同巢的資料估算鳥與鳥之間的互動程度，可做出以鳥為節點 (node)，互動程度為連線 (edge) 的社會網絡。由於每個繁殖巢次有設置晶片記錄器的日數不同，每隻個體記錄到的次數多寡各異，故以互動總次數作為互動強度可能會造成偏差。為了避免上述偏差，我們利用鳥對鳥的互動資料計算簡單比例指標 (simple ratio index; SRI)，其公式如下：

$$SRI_{AB} = \frac{x}{x + y_{AB} + y_A + y_B}$$

$SRI_{AB}$  為 A 與 B 兩個體間互動的比例，用來作為社會網絡中 A 與 B 個體間的連線強度， $x$  為 A 與 B 兩個體互動（於同一時間間隔內有進出同一巢）的次數， $y_{AB}$  為 A 與 B 兩個體在同個時間間隔中皆有出現但是未有互動（沒有進出同一巢）， $y_A$  為同一時間間隔中僅有 A 個體有記錄，而 B 個體未出現的次數， $y_B$  為同一時間間隔中僅有 B 個體有記錄，而 A 個體未出現的次數。此一指標將兩個體間互動次數轉化成兩個體的互動於兩個體所有互動記錄中所占的比例，得到 0 - 1 之間的數值，0 代表兩個體完全不互動，1 為兩個體於所有的記錄中都在互動 (Cairns & Schwager, 1987)。

在估算出 SRI 之後，我們可以利用個體與個體間的 SRI 值大小來進行分群。在選擇分群方法時，參照 Pimentel 於 2014 年提出的分群方法決策樹，來判斷適合本研究的分群法。由於織巢鳥的社會網絡屬於中型至小型的社會網絡，以及於本



研究中，判斷個體間互動程度差異的節點間連線強度重要性高，最主要的是有著於大群中包含小群體 (subcluster) 的社會結構，因此選擇階層式分群法 (hierarchical clustering algorithms) (Fortunato, 2010)。

根據 Coscia *et al.* 於 2011 年所發表針對不同需求的分群方法的文獻回顧，依照織巢鳥社會網絡無方向性 (undirected) 且具權重 (weighted, 指節點間連線有不同強度) 的特性，選擇適用權重社會網絡分群的 Fast greedy 分群法 (Fast greedy optimisation algorithm) (Clauset *et al.*, 2004)。Fast greedy 分群法為一種以達到最高模組化指數 (Q, modularity coefficient, 為介於 0 和 1 之間的數值，指數越高代表分群結果越清楚，群內個體的連線較緊密而群間連線少) 為目的的聚合階層式分群法 (agglomerate hierarchical method)。此分群法透過從一開始將點與點合併乃至較高階層時將小群與小群間合併時，皆採用所有合併可能性中使模組化指數增加最多的結果，而最終分群結果是由達到最高的模組化指數來決定。當社會網絡分群的模組化指數有 0.3 以上時，即認定該社會網絡有分群結構 (Csárdi & Tamás, 2006)。

但是在利用 SRI 所得出的社會網絡將個體進行分群時，由於取樣的時間間隔也會影響 SRI 值，進一步影響分群的結果。故在計算 SRI 需找出合理的時間間隔來定義個體互動。若時間間隔定得太短，會形成點間連線稀少、過於鬆散的社會網絡，有用的資訊過少；若時間間隔定得太長，社會網絡中則會出現過多互動程度很低或甚至隨機產生的連線，納入太多族群中的個體會流失有用的資訊 (Whitehead, 2008; Krings *et al.*, 2012)。

我們以下述方式來決定最適時間間隔：將繁殖期白天和夜晚進出巢資料分別以 1 日、2 日、4 日、6 日和 8 日的時間間隔轉化成鳥對鳥互動資料後，分別計算不同時間間隔下，社會網絡透過 Fast greedy 分群方法所獲得的分群數。在時間間隔過短時，個體間互動取樣不足，會影響社會網絡結構，使分群數會隨著時間間隔的增長有大幅度的改變。本研究定義分群數隨時間間隔增長而變化的幅度超過

5%時為不穩定的取樣結果，當分群數不再隨著時間間隔增長大幅改變而趨於穩定時，選擇有穩定分群結果的最短時間間隔，以避免時間間隔過長而納入隨機產生的連線。我們根據做圖結果，選出不同年份和樣區皆能適用的時間間隔。

本研究使用 R 軟體的 *asnipe* 程式 v.1.1.4 (Farine, 2017) 計算 SRI，並使用 *igraph* 程式 v.1.1.2 (Csárdi & Tamás, 2006) 以 Fast greedy 分群法得到分群結果。同時計算白天及夜棲繁殖群的群大小，以及群內公鳥及母鳥的平均親緣關係。

### (三) 定義繁殖對

定義一繁殖巢次的繁殖對時，使用 2012 年 10 mins 單位、2013 - 2017 年 1 min 單位且夜晚簡化為 1 筆記錄的資料。於該繁殖巢次繁殖期間、繁殖期前後七天內或繁殖期前後未改變，白天進出該巢最多的公鳥和母鳥，檢查兩鳥間親緣關係排除將子代幫手誤判為配偶的可能後，定義為該繁殖巢次的繁殖對。通常繁殖對和其他白天有進出同巢的鳥進出巢的總次數差距明顯，若遇到從總次數無法判定任一性別或兩隻繁殖鳥的情形，亦無法透過繫放資料或該繁殖對於其他擁有巢的進出巢總次數協助判斷時，便只定出其中一隻繁殖鳥或不定義該巢次的繁殖對。在定出繁殖對後，若該繁殖對不只繁殖一次，會檢查該巢的蛋的花紋是否前後一致來輔助判斷有無判定錯誤。

## 六、社群概況分析

### (一) 計算族群性別比和平均親緣關係

透過感應線圈和親緣關係資料計算 2012 年的 MSTO、2013 - 2014 年 MSTO 及 SPRA 和 2015 - 2016 年 MSTO、SPRA 及 LLOD 各樣區的族群大小、性別比（公鳥/母鳥）以及平均親緣關係。2017 年由於缺少部分親緣關係資料，僅計算 MSTO、SPRA 及 LLOD 的樣區族群大小。



## (二)計算白天及夜棲繁殖群的平均親緣關係

透過分群結果和親緣關係資料計算白天和夜棲繁殖群的群大小和群內公鳥與母鳥各自的平均親緣關係。並透過 R 軟體 lme4 程式的線性模型 (linear model, LM) 分析繁殖群大小和平均親緣關係的關聯。2017 年由於缺少部分親緣關係資料，僅計算繁殖群大小。

## 七、自然巢衝突結果分析

### (一)定義自然巢衝突踢蛋事件

檢查 2012 - 2017 年使用攝影機於繁殖巢錄影的影片，共找出 14 起衝突踢蛋事件。透過由感應線圈的鳥進出巢資料，判斷進巢踢蛋的個體，並藉由攝影機拍到的踢蛋鳥的色環對踢蛋者身分做二度確認。只要為非該巢蛋的親鳥進行的踢蛋動作，本研究便定義其為衝突踢蛋事件。

我透過 2012 - 2016 年的探巢記錄和地面踢蛋樣本記錄做比對來挑出未被錄影記錄的潛在衝突踢蛋事件。在巢樹下撿到掉落於地上的碎蛋殼樣本時，將探巢記錄、蛋掉落位置和巢蛋花紋照片作比對來推測樣本來自哪個繁殖巢。由於在所有的踢蛋事件中，捕食踢蛋 (織巢鳥的窩卵數因被捕食而減少時，親鳥常會將該巢最後一顆蛋踢掉，直接放棄該繁殖巢次；Cheng *et al.*, in prep) 和衝突踢蛋為兩大主要的踢蛋原因。在攝影機錄到的踢蛋事件中，有 54% 的捕食踢蛋和 21% 的衝突踢蛋事件，另外也有 3% 為巢中的蛋在意外掉出巢後親鳥將剩下的蛋踢掉的事件。我將有確認繁殖巢的踢蛋樣本中，只要該巢在踢蛋發生前並沒有錄到蛋被捕食的事件、撿到蛇吐出的碎扁蛋殼或因未知原因剩下最後一顆蛋，便判定該樣本為潛在衝突踢蛋的樣本。在較少數的例子中 (約占錄到踢蛋事件中的一成)，也有觀察到親鳥在孵蛋超過 15 日之後，或在有幼鳥孵出後，將未孵化的蛋踢掉的情形，其原因可能為蛋無法成功孵化或者減少需照顧的子代數。若該樣本為孵蛋 15 日以上或



幼鳥孵出後踢掉的蛋，也不計入潛在衝突踢蛋的樣本。另有約一成踢蛋事件為親鳥在沒有少蛋的情形下主動踢蛋放棄繁殖，推測可能原因為蛋未受精或者環境條件不利繁殖。經過篩選後，刪掉 5 起不確定繁殖鳥身分的事件，共得到 53 件潛在衝突踢蛋事件。

## (二) 白天繁殖群內衝突程度的影響因子

將 2012 - 2016 年 DVR 錄到的衝突踢蛋事件 (9 件) 和潛在衝突踢蛋事件 (53 件) 結合，得到共 62 起衝突踢蛋事件後，藉由出現踢蛋事件的繁殖巢來判斷踢蛋事件發生於哪個白天群，並對白天群內記錄到每繁殖巢次出現的踢蛋事件做加總，視為白天群內衝突程度。使用 R 軟體的 lme4 程式，以廣義線性模型 (generalized linear model, GLM) 分析白天群中於繁殖季衝突程度的影響因子。此處使用普瓦松分布的 GLM，連接函數為對數 (log)。固定變數為該年繁殖季雨量 (seasonal rainfall)、群內公鳥的平均親緣關係 (mean relatedness)、群成員數 (group size) 和群內繁殖比例 (breeder ratio) (繁殖季所有有繁殖的鳥佔群中的比例)，其中群內繁殖比例為控制的變因，並非主要想操作的因子，因可能影響到繁殖的強度而在分析中放入統計模型中。由於使用的是群內公鳥和母鳥各自的平均值，並不會納入群成員數為 2 的繁殖群 (此種群為公鳥母鳥各一隻)，且公母鳥間能用的樣本有些許不同。將群內母鳥的平均親緣關係做為固定變數與繁殖季雨量、群成員數和群內繁殖比例做 GLM 分析，看群內母鳥的平均親緣關係的影響。

為了消除群大小對於衝突發生機率的影響，將群內衝突總次數除去群成員數，得到群內平均衝突數，以群內公鳥平均親緣關係和繁殖季雨量作為固定變數進行 GLM 分析。同時也再次檢視群內母鳥的平均親緣關係對群內平均衝突數的影響，以群內母鳥平均親緣關係和繁殖季雨量作為固定變數進行 GLM 分析。



### (三)比較自然巢踢蛋發生後的繁殖情形

於 14 起 DVR 錄影記錄到的衝突踢蛋事件中，挑出為白天群內衝突的事件。由於所有踢蛋者皆為非繁殖鳥，故比較在踢蛋事件發生時，群中未繁殖的鳥（其中刪去一隻踢蛋事件發生時尚未加入群的個體）中，選擇去踢蛋跟未去踢蛋的織巢鳥在踢蛋事件發生之後嘗試繁殖的比例。本研究將於同一白天群發生但為不同踢蛋者和被踢蛋繁殖鳥的事件視為兩個不同的獨立事件，並將一對配偶中和踢蛋者同一性別的織巢鳥視為一個樣本單位，若有織巢鳥為沒有配偶的狀況，則將該隻織巢鳥不分性別皆單獨視為一個樣本單位。使用 Fisher exact test 對踢蛋者和非踢蛋者的踢蛋事件後繁殖比例進行比較。

### (四)比較踢蛋發生前後踢蛋者與群成員互動關係

本研究的互動程度 (level of association) 定義為繁殖季中，一對鳥在同一天出現在同一巢的機率。從感應線圈得到的資料中選出踢蛋者於該繁殖季中所有進出巢的資料，並檢視被踢蛋的繁殖鳥以及和踢蛋者同白天群的其他所有個體有和踢蛋者於同一天（夜晚或白天）出現在同一巢的，便視作一次互動，沒有出現於同一巢的，便視作沒有互動。檢查繫放記錄，若個體與踢蛋者沒有互動是因為尚未施打感應晶片或晶片有掉落情形，則不納入分析樣本中。分別使用踢蛋者和被踢蛋繁殖鳥的互動資料和兩者間的親緣關係值，以及踢蛋者和其他群成員的互動資料和彼此的親緣關係值，由於資料有重複取樣，使用 R 軟體的 lme4 程式，以二項分布的廣義線性混合模型 (generalized linear mixed model, GLMM) 分析踢蛋者與被踢蛋繁殖鳥、踢蛋者和其他群成員在踢蛋後互動程度的影響因子。以踢蛋當天日期作為分界，踢蛋發生前的所有的日期的資料歸類為踢蛋前 (before tossing)，踢蛋發生後的所有日期的資料歸類為踢蛋後 (after tossing)。將踢蛋前後以及親緣關係值做為固定變數，將衝突踢蛋事件的事件編號做為隨機變數，並檢視踢蛋前後和親緣關係值間的交互作用。另外也單獨分析大群時 (群成員數大於平均值 10)，踢

蛋後互動程度的影響因子，將踢蛋前後、親緣關係值和群成員數做為固定變數，其中群成員數由於已分出大群，非主要想操作的因子，因可能影響到分析放入統計模型中。將衝突踢蛋事件的事件編號做為隨機變數，並檢視踢蛋前後和親緣關係值間的交互作用。

#### (五)分析群內衝突程度與親緣關係對個體平均子代數的影響

將 2012 - 2016 年白天群內衝突次數和白天群中總幼鳥數 (total brood size) 資料結合，將總幼鳥數除以群內母鳥數得到群內個體平均子代數 (per capita brood size)。此處使用普瓦松分布的 GLM 分析影響群內個體平均子代數的因子，連接函數為對數 (log)，固定變數為該年繁殖季總雨量、群內公鳥平均親緣關係和群內衝突次數，並分析群內公鳥平均親緣關係和群內衝突程度的交互作用。

### 八、假巢實驗結果分析

從各假巢的錄影中，找出織巢鳥進假巢踢蛋的事件，藉由假巢感應線圈記錄的進出巢資料，判斷踢蛋者個體的身分。由於假蛋為樹脂材質無法被啄破，以織巢鳥有做出明顯用力啄蛋的動作來判定踢蛋事件。若有錄到織巢鳥個體在巢中睡覺，或在晚上七點至隔日清晨六點間沒有錄影的時段，感應線圈有讀到個體的進出資料時，便視該個體有在當天佔據假巢睡覺的行為。

#### (一)繁殖季雨量對假巢有發生踢蛋的比例的影響

將高於平均繁殖季總雨量值的年份視為環境好，低於平均繁殖季總雨量值的年份視為環境差，以 GLMM 分析環境好壞對假巢是否會發生踢蛋事件 (僅定義該假巢有發生踢蛋或無發生踢蛋) 的影響，以二項分布的 GLMM 分析，連接函數為 logit，固定變數為環境好壞，隨機變數為設置假巢的巢樹編號。



## (二) 白天繁殖群內踢蛋者比例的影響因子

透過巢位測量的資料，計算所有踢蛋者居住巢和假巢的直線距離，得出有 90.8% 的踢蛋者居住巢與假巢直線距離為 1.5m 以內的鳥，距離最遠為 3.2m，因此將假巢所架設的巢樹的所有巢樹群成員中居住巢距離假巢直線距離 3.5m 以內的織巢鳥所屬的白天群定為潛在引發踢蛋的白天群。

計算在同一假巢中，所有潛在踢蛋白天群中有進假巢踢蛋的鳥占群中的比例。此處使用普瓦松分布的 GLMM 分析影響繁殖群中踢蛋者占群內比例的因素，連接函數為對數 (log)，固定變數為群內公鳥平均親緣關係和繁殖季總雨量，隨機變數為假巢編號。

## 結果

本篇先呈現織巢鳥各年樣區族群及繁殖群的概況，接著檢視和分析自然巢衝突踢蛋事件，找出踢蛋者的特徵和踢蛋的原因，以及影響衝突發生的社會因子，再結合群內互動資料了解衝突背後的機制，最後透過假巢實驗進一步測試自然巢衝突踢蛋的結果和了解環境因子對衝突發生的影響。

### 一、灰頭織巢鳥的社群概況

在 2012 - 2017 年間，我們共觀察三個樣區中 128 棵巢樹和 791 個巢，一共觀察了 862 個繁殖巢次，有 logger 記錄的共有 541 個繁殖巢次；在繫放中，共記錄 825 隻織巢鳥和 354 隻研究期間孵化的幼鳥。

分子生物分析中，由於 2017 年新捉到的織巢鳥尚未進行分析，僅計算在 2012 - 2016 年有上環的個體。本研究共鑑定出 889 隻灰頭織巢鳥的性別，分別為 391 隻公鳥及 498 隻母鳥，各占了族群中的 44.0% 及 56.0%；透過基因型鑑定得到 757 隻鳥的親緣關係，其中包含 2012、2013 及 2015 年的 38 隻幼鳥。

#### (一) 族群概況與親緣關係

依據感應線圈的資料，計算 MSTO、SPRA、LLOD 三個樣區於研究期間的平均族群大小，並依據分子生物分析結果計算 2012 - 2016 年樣區內族群的成鳥性別比（公鳥/母鳥）與平均親緣關係。2012 - 2016 年間 MSTO 樣區的織巢鳥族群數最大為 138 隻，最小為 16 隻，平均族群數為 67.7 隻，平均性別比為 0.880；2013 - 2016 年間 SPRA 樣區的織巢鳥族群數最大為 154 隻，最小為 82 隻，平均族群數為 115.8 隻，平均性別比為 0.858；2015 - 2016 年間 LLOD 樣區的織巢鳥族群數最大為 112 隻，最小為 80 隻，平均族群數為 96.0 隻，平均性別比為 0.759。族群的平均親緣關係為  $0.0051 \pm 0.013$ ，無論是公鳥或母鳥在族群中的平均親緣關係皆接近 0。



## (二)繁殖群與親緣關係

將每年度各樣區中繁殖巢夜晚鳥進出巢的資料以不同時間間隔轉化成鳥對鳥的互動資料形成的社會網絡，透過 Fast greedy 分群方法以樣區為單位分別進行分群。根據分群結果數隨不同時間間隔的變化來選定適當的時間間隔長度，當分群數隨時間間隔增長的變動幅度小於 5% 時，我們將其定義為穩定的社會網絡結構，結果如圖一所示。由於 2016 年 SPRA 樣區在時間間隔 1 日到 2 日時的變動幅度為 6.67%，至 2 日之後才趨於穩定，而其他的樣區於時間間隔 1 日到 2 日時的分群結果的變化皆小於 5%，因此取歷年各樣區皆適用的最短時間，以 2 日為時間間隔。得到個體每 2 日間隔內進出繁殖巢的白天及夜晚資料 (2012 - 2017 年白天 2 日內進出巢資料共 6015 筆，晚上 2 日內夜棲資料共 3906 筆) 後，2 日間隔內有進出同一巢的兩隻鳥計為有 1 次互動，以 SRI 計算成個體之間的互動比例後，以 SRI 值做為網絡中的連線強度分別進行分群。

在刪除成員數僅有 1 的繁殖群結果後，2012 - 2017 年共有 150 個白天群，最大群為 21 隻，最小群為 2 隻 (modularity 範圍為 0.35 - 0.80)，平均群成員數為  $6.72 \pm 4.601$  (mean  $\pm$  SE)；夜棲群則有 254 個，最大群為 14 隻，最小群為 2 隻 (modularity 範圍為 0.37 - 0.96)，平均群成員數為  $2.98 \pm 1.733$  (mean  $\pm$  SE)。由於每年度皆會單獨分一次群，所有的繁殖群皆不會於不同的繁殖季重複出現。93.1% 的繁殖夜棲群成員與屬於同一白天群之下 (若夜棲群中含不同白天群的鳥，以有最大數量成員的白天群為主體，其他個體視作屬不同群) (圖二)。同白天群成員可能來自同一巢樹或鄰近的不同巢樹，白天群內的性別比為  $1.08 \pm 0.491$  (mean  $\pm$  SE)，於繁殖季中有繁殖的鳥在群中的平均比例為 76.3%。

2012 - 2016 的白天群中，平均親緣關係為  $0.064 \pm 0.122$  (mean  $\pm$  SE)，公鳥間平均親緣關係為  $0.237 \pm 0.215$  (mean  $\pm$  SE)，母鳥間平均親緣關係為  $0.025 \pm 0.118$  (mean  $\pm$  SE)，公鳥親緣關係高於母鳥。夜棲群中，平均親緣關係為  $0.073 \pm 0.182$  (mean  $\pm$  SE)，公鳥間平均親緣關係為  $0.354 \pm 0.215$  (mean  $\pm$  SE)，母鳥間

平均親緣關係為  $0.097 \pm 0.183$  (mean  $\pm$  SE)，公鳥親緣關係高於母鳥。夜棲群的平均親緣關係高於白天繁殖群。

用 LM 分析白天群成員數與群內平均親緣關係的關聯，結果顯示群成員數和公鳥平均親緣關係呈負相關 ( $n = 88$ , coeff =  $-0.5473$ ,  $P = 0.0126$ ,  $R^2 = 0.070$ )，和母鳥平均親緣關係無顯著相關 ( $n = 91$ , coeff =  $-0.1547$ ,  $P = 0.463$ ,  $R^2 = 0.006$ )。

## 二、自然巢衝突踢蛋

2012 - 2017 年巢內攝影中，共成功記錄 14 隻衝突踢蛋者，以此檢視踢蛋者身分、繁殖狀態以及踢蛋後的效應。2012 - 2016 年由收集地面踢蛋樣本配合每日探巢記錄進行篩選得到潛在衝突踢蛋事件，加入巢內攝影的衝突踢蛋記錄，以單個繁殖巢次為單位，得出 62 起衝突踢蛋事件，以分析衝突對在群層次的影響。

### (一) 踢蛋者特徵及與被踢蛋繁殖對關係

14 隻踢蛋者在踢蛋發生時皆為非繁殖鳥，其中除 3 隻鳥處於有巢且久未繁殖的狀態外，有 6 隻為前 7 天內繁殖剛失敗，5 隻在踢蛋時沒有可用來繁殖的巢。

在目前 12 隻性別和親緣關係鑑定已完成的踢蛋者中，有 10 隻母鳥，2 隻公鳥；有 9 隻踢蛋者為被踢蛋繁殖對的親戚 ( $r$  值高於 0.125)，佔踢蛋者中的 75.0%，其中又有 6 隻為  $r$  值約為 0.5 的近親。踢蛋者中有 10 隻 (71.4%， $n = 14$ ) 和被踢蛋繁殖對屬同一白天群，但僅有 3 隻來自同夜棲群的成員 (3 隻中有 2 隻亦和被踢蛋繁殖對屬同一白天群) (21.4%， $n = 14$ )，另外有 3 隻為白天群和夜棲群皆與被踢蛋繁殖對不同的個體 (21.4%， $n = 14$ )。

踢蛋事件發生後，僅有 1 起事件中的被踢蛋巢有繼續繁殖，其他巢皆繁殖失敗。同時發現有 3 起踢蛋後，踢蛋者佔據該巢，成為該巢擁有者的事件。



## (二)影響群內衝突發生的因子

以白天繁殖群中有發生衝突踢蛋的繁殖巢次的總數，計算群內衝突程度，分析群內衝突與群內親緣關係、群成員數和繁殖季雨量之關係。以 GLM 分析影響群內衝突高低的因子，分析 2012 - 2016 年的結果。結果顯示群內母鳥平均親緣關係和衝突程度無關 ( $n = 91$ ,  $\text{coeff} = 0.0317$ ,  $X^2 = 0.0435$ ,  $P = 0.8348$ ) (圖三)；群內公鳥平均親緣關係越高時，群內衝突程度越高 ( $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.3550$ ,  $X^2 = 4.9242$ ,  $P = 0.0265$ ) (圖四)。群成員數越多時，群內衝突程度越高 ( $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.8763$ ,  $X^2 = 6.7542$ ,  $P = 0.0094$ ) (圖五)；繁殖季雨量對衝突程度沒有影響 ( $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.3029$ ,  $X^2 = 2.6755$ ,  $P = 0.1019$ )。

為了除去群成員數多時使得發生衝突機率變高的影響，同時測試影響群內個體平均衝突程度的影響因子，分析顯示群內母鳥平均親緣關係和群內個體平均衝突程度無關 ( $n = 91$ ,  $\text{coeff} = 0.091$ ,  $X^2 = 0.2980$ ,  $P = 0.5851$ ) (圖三)；群內公鳥平均親緣關係越高時，群內個體平均衝突程度越高 ( $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.3846$ ,  $X^2 = 6.9402$ ,  $P = 0.0084$ ) (圖四)；繁殖季雨量不影響群內個體平均衝突程度 ( $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.2899$ ,  $X^2 = 2.5482$ ,  $P = 0.1104$ )。

## (三)衝突踢蛋後的繁殖情形

由於衝突事件主要發生於群內成員之間，且全由非繁殖狀態的鳥所引起，本研究挑出 10 起屬群內衝突的踢蛋事件，比較群內於踢蛋事件當日的非繁殖鳥中踢蛋者和非踢蛋者在踢蛋之後的繁殖情形，來看織巢鳥是否可能透過衝突踢蛋行為來獲得繁殖利益。分析結果顯示踢蛋者於踢蛋後有繁殖的比例顯著高於非踢蛋者 (Fisher exact test,  $n = 26$ ,  $P = 0.0141$ ) (圖六)，在所有非繁殖群成員中，僅有踢蛋者和其配偶有在踢蛋事件之後有嘗試繁殖，其他非踢蛋者則完全沒有繁殖。

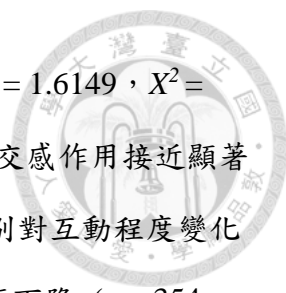




#### (四) 踢蛋發生前後踢蛋者與群成員互動關係

為了解親緣關係對衝突後踢蛋者與被踢蛋繁殖對和群內其他個體互動程度上影響，將鳥進出巢資料中，被踢蛋繁殖鳥和其他白天群成員有多少次和踢蛋者於同一日進出同一巢視為和踢蛋者的互動程度，以 GLMM 分析踢蛋時間前後以及個體與踢蛋者親緣關係如何影響兩者互動程度的變化。14 起踢蛋事件總和共有 19 隻被踢蛋繁殖鳥和 34 隻其他群成員。在踢蛋者與被踢蛋繁殖鳥的互動程度改變的分析中，親緣關係與踢蛋事件前後兩者互動程度的交互作用顯著 ( $n = 450$ ,  $P = 0.0171$ )。將踢蛋者與所有被踢蛋繁殖鳥間的親緣關係值取平均值，當踢蛋者與被踢蛋繁殖鳥間的親緣關係高於此平均值時，視為親緣關係高，親緣關係低於此平均值時，視為親緣關係低。當踢蛋者與被踢蛋繁殖鳥兩者間親緣關係高時，互動程度在踢蛋事件後僅微幅降低 ( $n = 151$ ,  $\text{coeff} = -0.4822$ ,  $X^2 = 3.0671$ ,  $P = 0.0799$ )；兩者間親緣關係低時，互動程度於踢蛋事件後顯著降低 ( $n = 299$ ,  $\text{coeff} = -1.5762$ ,  $X^2 = 29.6590$ ,  $P < 0.001$ ) (圖七)。而在踢蛋者與其他白天群成員的互動程度改變的分析中，親緣關係與踢蛋事件前後兩方互動程度的交互作用不顯著 ( $n = 1371$ ,  $P = 0.2754$ )，踢蛋事件後其他群成員與踢蛋者的互動關係有微幅的下降但不顯著 ( $\text{coeff} = -0.2650$ ,  $X^2 = 2.9633$ ,  $P = 0.0852$ )。將踢蛋者與所有其他群成員的親緣關係值取平均值，當踢蛋者與其他群成員的親緣關係高於此平均值時，視為親緣關係高，反之則視為親緣關係低。踢蛋者與其他群成員的親緣關係高時，互動程度皆較親緣關係低者高 ( $\text{coeff} = 1.3908$ ,  $X^2 = 104.2456$ ,  $P < 0.001$ ) (圖七)。

由於白天群群成員數與群內公鳥平均親緣關係呈負相關，但兩者皆與群內衝突程度成正相關，故單獨檢視大群 (此處取成員數大於平均值 10 的群) 中踢蛋者與其他白天群成員的互動程度於衝突發生前後的變化。分析結果顯示，踢蛋事件不影響其他群成員與踢蛋者整體的互動關係 ( $n = 1013$ ,  $\text{coeff} = 0.1080$ ,  $X^2 = 0.2413$ ,  $P = 0.6232$ )，將大群之中，踢蛋者與所有其他群成員的親緣關係值取平均值，當踢蛋者與其他群成員的親緣關係高於此平均值時，視為親緣關係高，反之則視為親



緣關係低。親緣關係高時，互動程度整體較高 ( $n = 1013$ ,  $\text{coeff} = 1.6149$ ,  $X^2 = 45.8892$ ,  $P < 0.001$ )。親緣關係與踢蛋事件前後兩方互動程度的交感作用接近顯著關係 ( $n = 1013$ ,  $P = 0.0660$ )，因此進一步分析親緣關係高低分別對互動程度變化的影響。踢蛋者與群成員親緣關係高時，衝突後互動程度會微幅下降 ( $n = 354$ ,  $\text{coeff} = -0.2796$ ,  $X^2 = 3.3644$ ,  $P = 0.0666$ )，親緣關係低時，衝突並不影響互動程度 ( $n = 659$ ,  $\text{coeff} = 0.0940$ ,  $X^2 = 0.0974$ ,  $P = 0.7549$ ) (圖七)。

#### (五)群內衝突程度與親緣關係對個體平均子代數的影響

以 GLM 分析群內公鳥平均親緣關係和衝突程度，如何影響群內個體平均子代數。分析結果顯示，群內公鳥平均親緣關係和衝突程度的交感作用顯著 ( $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.1562$ ,  $X^2 = 5.6056$ ,  $P = 0.0179$ )，因此進一步分析群內公鳥平均親緣關係高低的差異。將樣本中所有白天群的公鳥平均親緣關係值取平均，將公鳥平均親緣關係高於此平均值的白天群視為群內公鳥平均親緣關係高的群，反之則視為群內公鳥平均親緣關係低的群。結果顯示當群內公鳥平均親緣關係高時，群內衝突程度對於平均個體子代數沒有影響 ( $n = 38$ ,  $\text{coeff} = 0.0770$ ,  $X^2 = 0.4845$ ,  $P = 0.4864$ )；而當群內公鳥平均親緣關係低時，群內衝突程度越高，平均個體子代數越低 ( $n = 50$ ,  $\text{coeff} = -0.1519$ ,  $X^2 = 4.0678$ ,  $P = 0.0437$ ) (圖八)。

### 三、假巢實驗

本實驗於 2014 - 2017 年進行，以人為控制於條件不同的繁殖群和巢樹設置放有假蛋的假巢以觀察踢蛋事件，取得踢蛋者的身分來驗證自然巢衝突踢蛋的結果。

#### (一)繁殖季雨量影響發生踢蛋事件假巢之比例

在進行假巢實驗的 2014 - 2017 年間，各年架設在野外的假巢有發生踢蛋的比

例不同。將繁殖季總雨量高於繁殖季平均總雨量的年份視為雨量高的年，低於繁殖季平均總雨量的年份視為雨量低的年。在繁殖季雨量高的年設置的假巢有發生踢蛋事件的比例為 86.0%，繁殖季雨量低的年設置的假巢有發生踢蛋事件的比例為 45.4% (圖九)。繁殖季雨量高時假巢被踢比例顯著高於繁殖季雨量低時的假巢 ( $n = 76$ , GLMM,  $X^2 = 12.7$ ,  $P < 0.001$ )。


### (二)影響繁殖群中踢蛋者比例的因子

假巢踢蛋者主要為居住巢距離假巢直線距離 1.5m 以內的鳥，占踢蛋者中的 90.8%，距離最遠為 3.2m，因此將假巢所架設的巢樹的所有巢樹群成員中，居住巢距離假巢直線距離 3.5m 以內的個體視為潛在踢蛋者，定義潛在踢蛋者所屬的白天群為潛在引發踢蛋的白天群。檢視 2012 - 2016 年 69 個假巢中的潛在引發踢蛋的白天群，以 GLMM 分析影響白天群中踢蛋者占群內比例的因素，結果顯示白天繁殖群內公鳥平均親緣關係和繁殖季雨量高低為重要影響因子。群內公鳥平均親緣關係愈高，群內踢蛋者比例愈高 ( $n = 169$ ,  $\text{coeff} = 0.3267$ ,  $X^2 = 6.8141$ ,  $P = 0.0090$ ) (圖十)；繁殖季雨量愈高，群內踢蛋者比例愈高 ( $n = 169$ ,  $\text{coeff} = 0.5481$ ,  $X^2 = 9.6705$ ,  $P = 0.0019$ ) (圖十一)。

### (三)假巢佔據行為


在 76 個假巢中，有 15 個假巢記錄到有織巢鳥於夜晚佔據假巢睡覺的行為，約佔其中的兩成。有佔巢睡覺行為的共有 23 隻織巢鳥，去掉 1 隻身分未知的織巢鳥，餘下 22 隻織巢鳥中有 19 隻為假巢踢蛋者，同時該 22 隻織巢鳥中有 18 隻為非繁殖鳥，其中 6 隻鳥未擁有自己的巢。

## 討論



我們研究灰頭織巢鳥群體內親緣關係對踢蛋行為的影響，以及親緣關係如何改變踢蛋行為帶來的利益和代價，藉此了解親緣關係如何影響社會衝突。我們發現踢蛋者藉由踢蛋行為打斷其他鳥的繁殖，相較於未踢蛋的個體有較多嘗試繁殖的機會，故可透過踢蛋行為得到額外的繁殖利益。然而和傳統親屬選擇理論的預測不同，在織巢鳥群體中，踢蛋事件主要發生在親戚之間，群內發生踢蛋的次數也會隨著群內的公鳥平均親緣關係越高而增加。假巢實驗也驗證了自然巢的分析結果，當繁殖群內的親戚較多時，會到假巢踢蛋的個體也隨之增加。分析個體間的互動關係可發現，若踢蛋者和被踢蛋者之間親緣關係低，則踢蛋事件發生後，兩者的互動程度會下降；但若兩者間親緣關係高時，互動程度則較不受踢蛋事件的影響。另一方面，群內親緣關係較高的成員之間的互動也較頻繁，且互動的頻度在踢蛋發生後只微幅下降。過去研究結果顯示，織巢鳥在有幫手的情形下，窩卵和幼鳥的存活比例皆會提高，繁殖對能在幼鳥離巢後於同一季再次繁殖的機會也較高 (Bennun, 1989; Bennun, 1994)。因此若因為踢蛋行為導致被踢蛋者或其他群成員與踢蛋者之間互動顯著下降，可能代表的是來自幫手的協助減少。而高親緣關係會減緩踢蛋後互動減少的程度，其原因可能是親戚間彼此容忍的程度較高。我們也檢視踢蛋行為對踢蛋者的繁殖利益是否造成損失：在公鳥親緣關係高的群中，群內衝突程度對個體平均子代數沒有影響，但在公鳥親緣關係低的群中，群內衝突會顯著減少個體的平均子代數。因此，對於踢蛋者而言，親戚之間的踢蛋行為代價明顯地較非親戚之間的踢蛋行為來得小。上述的結果符合本研究提出的假說：個體間的親緣關係如何影響社會衝突的發生，取決於衝突的直接利益和代價如何隨著衝突雙方的親緣關係而改變。若接受衝突行為的個體會根據雙方親緣關係做出不同反應，導致引發衝突的個體得到的直接利益或代價有所改變，則當在與親戚衝突有較高直接利益或較低的代價時，衝突就較容易發生在親戚之間。


過去應用親屬選擇理論來探討動物社會衝突的研究中，多半只考慮到引發衝



突的間接適存度隨著親緣關係變化的改變，卻沒有考慮到引發衝突的直接利益或代價也可能會隨親緣關係而改變。然而，從賽局理論的角度來思考，引發衝突行為所導致的利益或代價會受到接受衝突者的反應所影響。若接受衝突者的反應（選擇報復，容忍，或忽視）也會隨著親緣關係不同而改變（以最大化其整體適存度），則引發衝突者的直接利益或代價也必然會隨著親緣關係產生變化。因此，要了解親緣關係如何影響衝突行為，不僅需量化個體引發衝突行為導致的繁殖利益及損失，也需要量化衝突行為發生後，不同親緣關係的接受衝突者和其他群成員的行為反應，才能解釋衝突最終所得到的直接利益和代價如何受親緣關係影響。因此，在我們的研究中，就同時檢視衝突踢蛋行為發生後，與踢蛋者的不同親緣關係高低下，被踢蛋者以及繁殖群內其他個體的行为反應的改變程度，以及這些反應上的不同如何影響踢蛋者的繁殖表現。而結果也顯示，被踢蛋者及群內其他成員的反應，的確會隨著親緣關係而改變，也進而影響個體平均適存度，因此影響踢蛋者的行為決策。

上述理論架構能解釋像織巢鳥一樣，衝突較常發生在親戚間的狀況。在非洲獾的例子中，母獾會因為驅逐親戚時因親戚的反抗度低而付出較低的代價，會選擇與親戚衝突；而在白喉蜂虎的例子中，蜂虎因為在騷擾親戚獲得幫手時，得到的直接利益超過原本能透過讓親戚繁殖得到的間接適存度，選擇與親戚衝突。另一方面，除了親戚間衝突的情形外，此一理論架構也能解釋常見的情形中，個體選擇和非親戚衝突的案例。只要親緣關係不影響個體引發衝突獲得的直接利益和直接代價，例如衝突的直接代價很小，或親戚與非親戚間的代價沒有區別時，便會回歸原本傳統親屬選擇理論所預測，引發衝突的個體會考慮到親緣關係帶來的間接適存度而選擇與非親戚衝突。

由於環境的好壞也可能影響群內衝突代價：在好的環境中，生蛋的成本比較低，故踢蛋造成的損失也比較低。故本研究除了親緣關係外，也分析了環境因子對社會衝突發生的影響。由於在織巢鳥生活的莽原生態系統中，繁殖季總雨量的



高低是環境好壞的重要指標，故我們將繁殖季總雨量納入實驗分析。結果發現雨量並不影響自然巢衝突踢蛋的發生。然而在假巢實驗中，繁殖季雨量高時發生踢蛋的比例顯著較高，且踢蛋者佔群內比例也較高。我們推測在自然狀態下，天敵捕食可能會使得部分的繁殖巢在發生衝突踢蛋之前，就會因為捕食而繁殖失敗，導致在自然巢看不到雨量對衝突的影響。但是在假巢實驗中，實驗使用的樹脂製假蛋並不會被捕食，故假巢實驗能夠去除捕食的影響，呈現出雨量的實際效應，亦即在雨量高、環境好的狀況中發生較多衝突。然而，在織巢鳥此種繁殖巢的捕食壓力高的物種中，捕食壓力也可被視為一種生物環境條件。在捕食壓力強的情形下，鳥生的蛋的代價相對較高，故可能會影響衝突踢蛋的發生，因此捕食壓力如何影響織巢鳥的社會衝突也是在未來的研究中值得進一步探討的問題。

綜合上面所述，透過對灰頭織巢鳥的研究，我們發現當親緣關係會提升衝突的利益或降低衝突的代價時，社會衝突就有可能較容易發生在親戚之間。而親屬選擇理論在群體合作和衝突的應用上，可能有著比原先所了解的更多不同角度的解釋和更複雜的機制。除此之外，我們所使用的理論架構也可用於探討外在環境(物理環境或生物環境)的變動如何影響社會衝突，故將有助於探討社會行為的演化以及其生態結果。

## 參考文獻



- Abbot, P., Abe, J., Alcock, J., Alizon, S., Alpedrinha, J. A. C., Andersson, M., ...Zink, A. (2011). Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature*, 471(7339), 1057–1062.
- Alexander, R. D. (1974). The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325–383.
- Bennun, L. A. (1989). *Communal breeding in grey-capped social weavers (Pseudonigrita arnaudi)*. (Unpublished Ph.D. thesis). Oxford University.
- Bennun, L. A. (1994). The contribution of helpers to feed nestlings in grey-capped social weavers, *Pseudonigrita arnaudi*. *Animal Behaviour*, 47(5), 1047–1056.
- BirdLife International (2017). Species factsheet: *Pseudonigrita arnaudi*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 02/01/2018.
- Cairns, S. J., & Schwager, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35(5), 1454–1469.
- Cheng, Y. R. *et al.*(2017). Why kill your own eggs? An anti-predation strategy in grey-capped social weaver. (In prep)
- Clauset, A., Newman, M. E. J., & Moore, C. (2004). Finding community structure in very large networks. *Physical Review E*, 70(6).
- Collias, N. E., & Collias, E. C. (1980). Behavior of the Grey-Capped Social Weaver (*Pseudonigrita arnaudi*) in Kenya. *Source: The Auk*, 97(2), 213–226.



Coscia, M., Giannotti, F., & Pedreschi, D. (2011). A classification for community discovery methods in complex networks. *Statistical Analysis and Data Mining*, 4(5), 512–546.

Csárdi, G., & Tamás, N. (2006). The igraph software package for complex network research, InterJournal, Complex Systems 1695. <http://igraph.org>

Emlen, S. T., & Vehrencamp, S. (1983). Cooperative breeding strategies among birds. *Perspectives in ornithology*. Cambridge : Cambridge University Press, 93-120.

Emlen, S. T., & Wrege, P. H. (1992). Parent–offspring conflict and the recruitment of helpers among bee-eaters. *Nature*, 356(6367), 331–333.

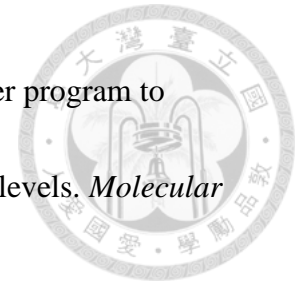
Farine, D. R. (2017). asnipe: Animal Social Network Inference and Permutations for Ecologists. R package version 1.1.4. [https://CRAN.R-project.org/package = asnipe](https://CRAN.R-project.org/package=asnipe)

Fortunato, S. (2010). Community detection in graphs. *Physics Reports*, 486(3–5), 75–174.

Foster, N. L., & Briffa, M. (2014). Familial strife on the seashore: Aggression increases with relatedness in the sea anemone *Actinia equina*. *Behavioural Processes*, 103, 243–245.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I, II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1–52.





- 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(4), 618–620.
- Krings, G., Karsai, M., Bernhardsson, S., Blondel, V. D., & Saramäki, J. (2012). Effects of time window size and placement on the structure of an aggregated communication network. *EPJ Data Science*, 1(4), 1-16.
- McRae, S. B., Emlen, S. T., Rubenstein, D. R., & Bogdanowicz, S. M. (2005). Polymorphic microsatellite loci in a plural breeder, the grey-capped social weaver (*Pseudonigrita arnaudi*), isolated with an improved enrichment protocol using fragment size-selection. *Molecular Ecology Notes*, 5(1), 16–20.
- Mumme, R. L., Koenig, W. D., & Pitelka, F. A. (1983). Reproductive competition in the communal acorn woodpecker: sisters destroy each other's eggs. *Nature*. 306, 583–584.
- Pimentel, S. D. (2014). Choosing a clustering: An a posteriori method for social networks. *Journal of Social Structure*, 15, 1–21.
- Queller, D. C., & Goodnight, K. F. (1989). Estimating Relatedness Using Genetic Markers. *Evolution*, 43(2), 258–275.
- Thompson, F. J., Cant, M. A., Marshall, H. H., Vitikainen, E. I., Sanderson, J. L., Nichols, H. J., ... Johnstone, R. A. (2017). Explaining negative kin discrimination



in a cooperative mammal society. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(20), 5207–5212.

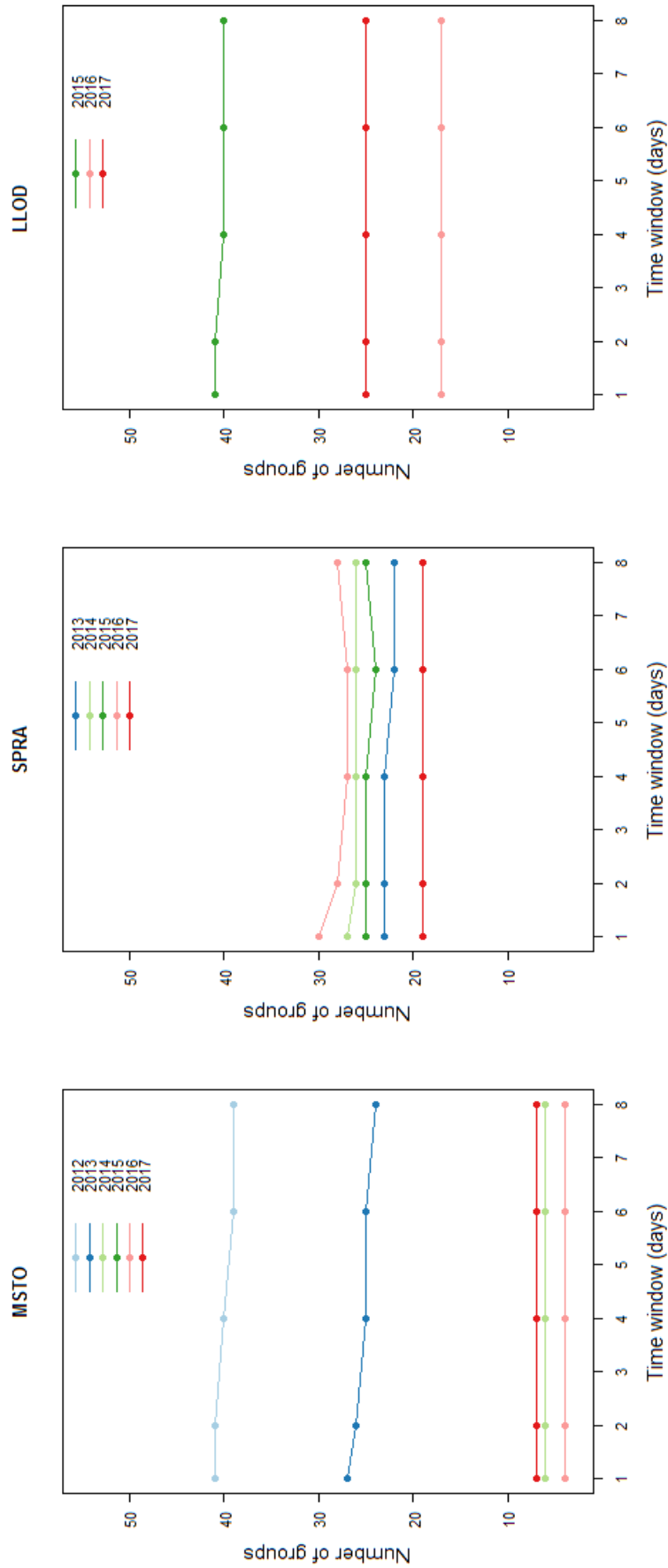
Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á. Z., Szabó, K., Péntes, Z., & Liker, A. (2009). Kinship and aggression: Do house sparrows spare their relatives? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(8), 1189–1196.

Whitehead, H. (2008). *Analyzing Animal Societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis*. Chicago : University of Chicago Press.

Wang, N., Li, J., Liu, Y., & Zhang, Z. (2010). Improvement on molecular sex identification primers for Passeriform bird species. *Chinese Birds*, 1(1), 65–69.

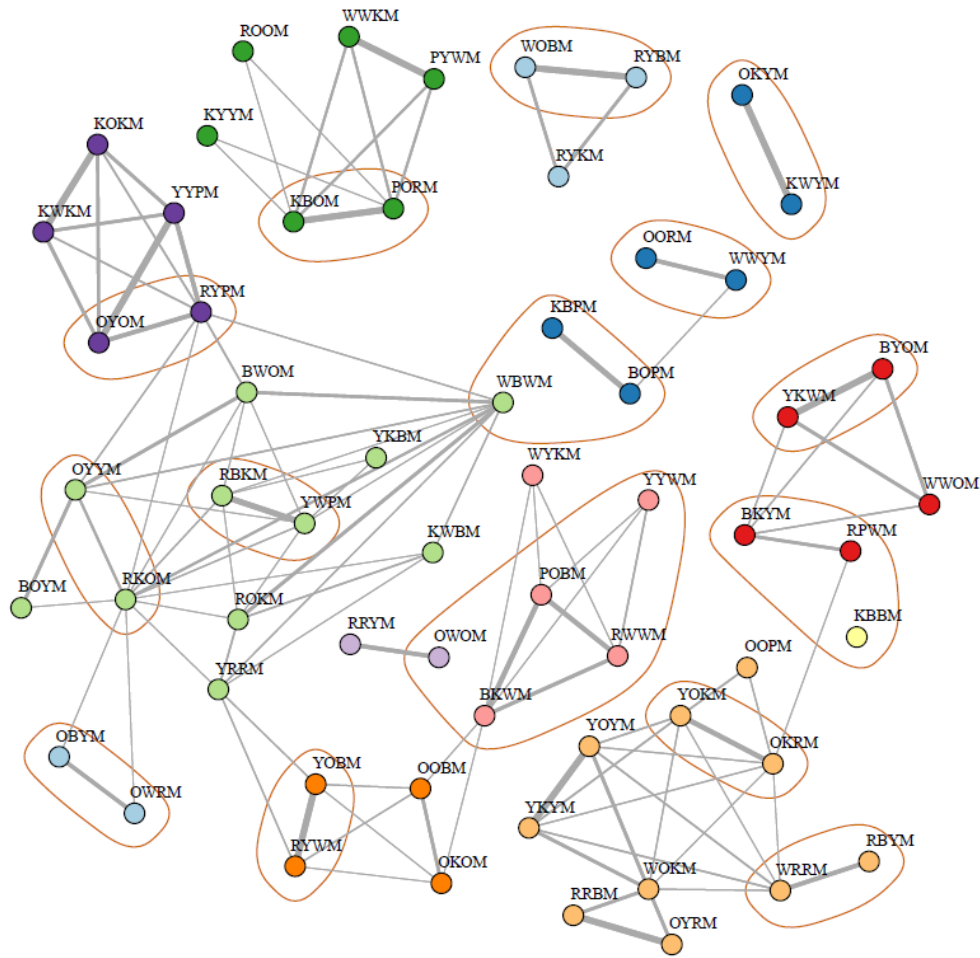
Wu, M. I. (2015). *Cooperative Breeding and Social Networks in the Grey-capped Social Weaver ( Pseudonigrita arnaudi )*. (Unpublished master's thesis). National Taiwan University.

圖

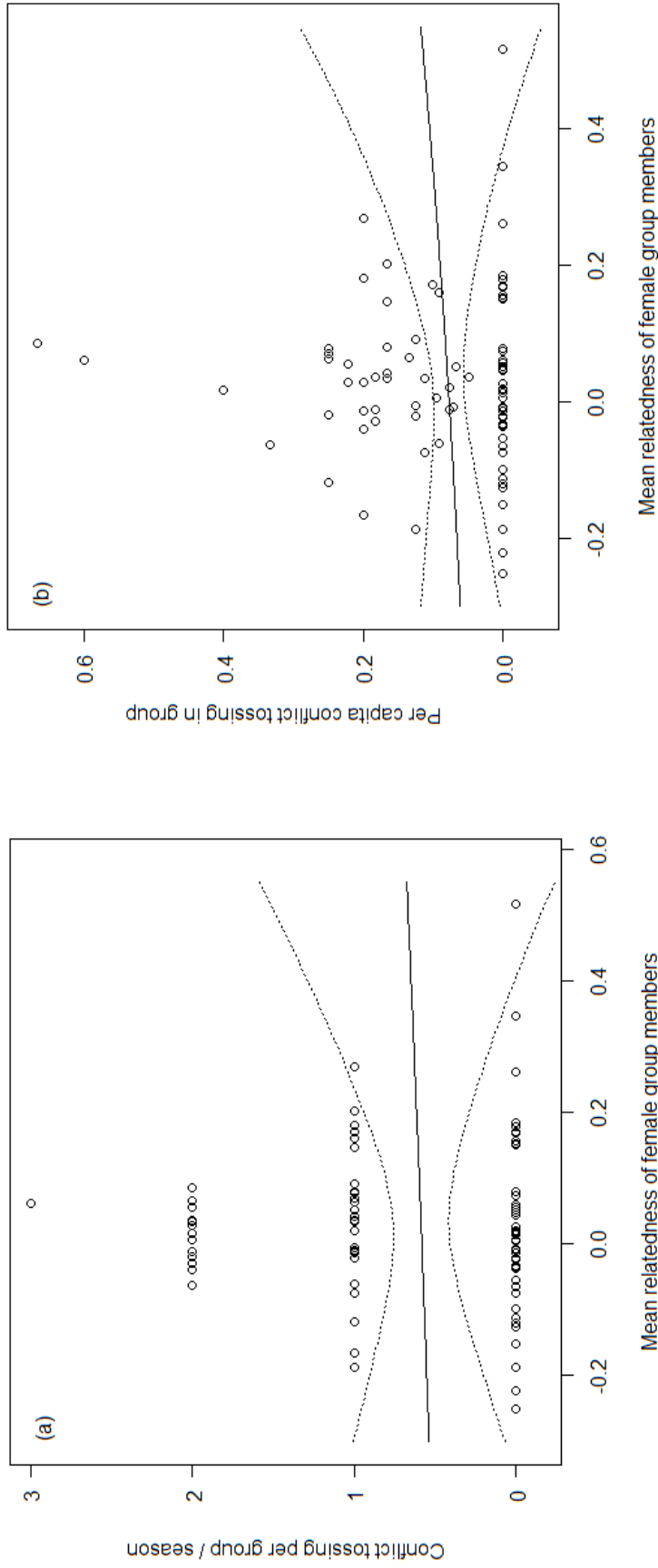


圖一、2012 - 2017 年 MSTO、SPRA、LLOD 樣區依不同天數間隔的分群數。其中 2016 年 SPRA 樣區中 1 日至 2 日時間間隔的分群數變化大於 5%。



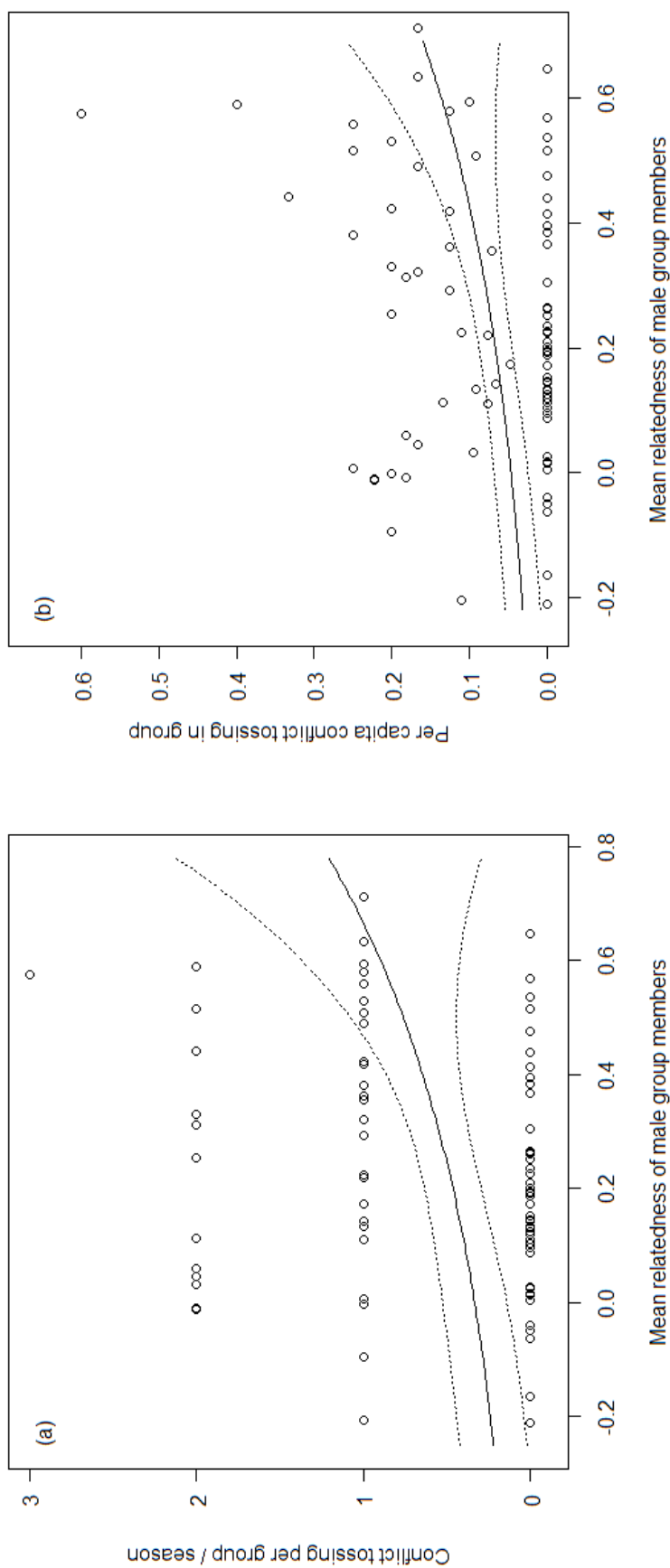


圖二、繁殖期白天社會網絡示意圖(本圖為 2016 年 LLOD 樣區社會網絡)。圓點為織巢鳥個體，圓點間的灰色連線為個體間的互動關係，連線愈粗表示個體間互動程度越強(本圖省略  $SRI < 0.1$  的連線)；同一顏色的圓點代表屬於同一白天繁殖群的個體，被同一橘色線圈住的個體則屬於同一晚上繁殖群。



圖三、白天群內母鳥平均親緣關係對群內衝突的影響。(a) 群內母鳥平均親緣關係對群內衝突程度的影響：橫軸為群內母鳥親緣關係平均值，縱軸為群中發生衝突踢蛋的繁殖巢次總數。母鳥平均親緣關係對群內衝突程度沒有顯著影響 (GLM,  $n = 91$ ,  $\text{coeff} = 0.0317$ ,  $X^2 = 0.0435$ ,  $P = 0.8348$ )。 (b) 群內母鳥平均親緣關係對群內個體平均衝突程度的影響：橫軸為群內母鳥親緣關係平均值，縱軸為群中個體平均衝突程度。母鳥平均親緣關係對個體平均衝突程度無顯著影響 (GLM,  $n = 91$ ,  $\text{coeff} = 0.091$ ,  $X^2 = 0.2980$ ,  $P = 0.5851$ )。

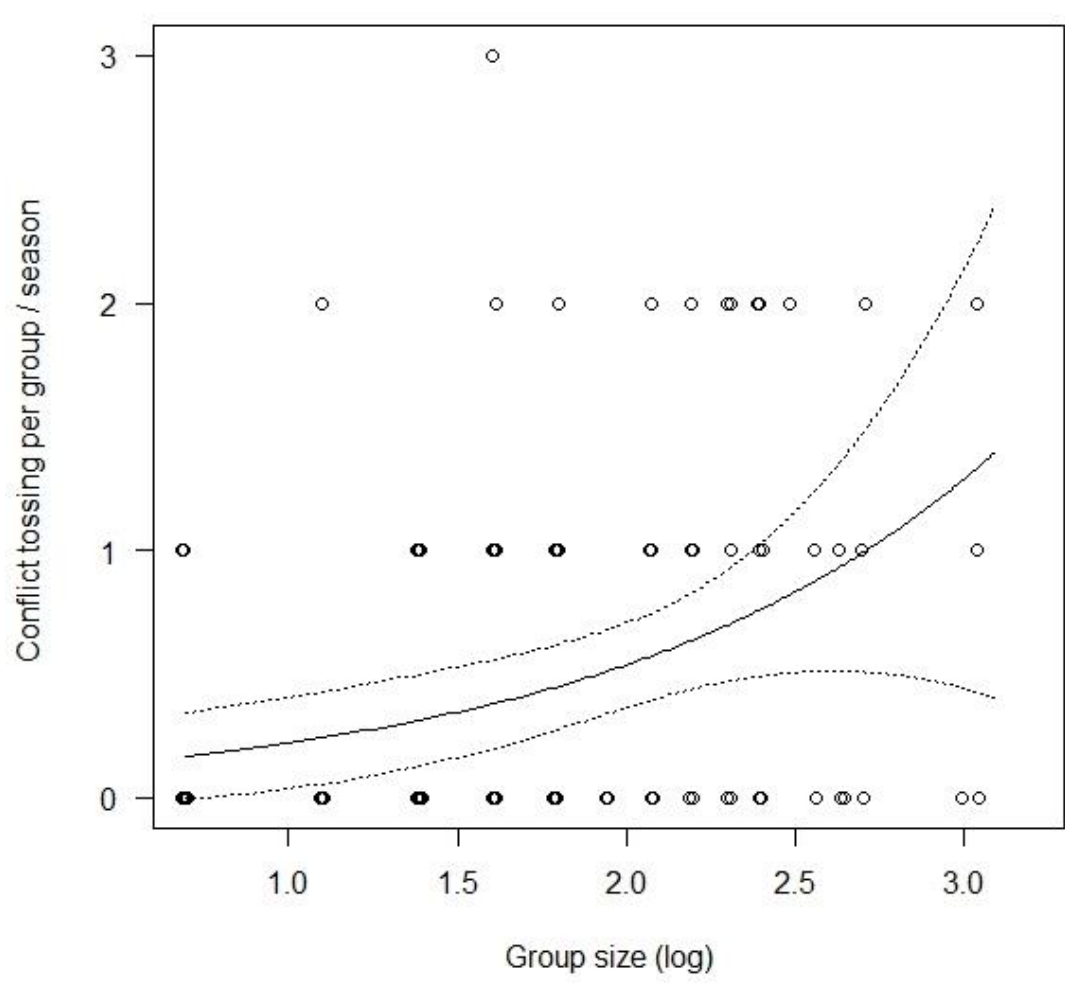
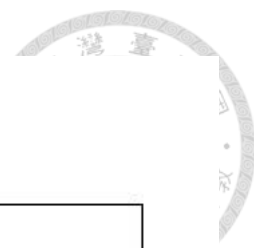




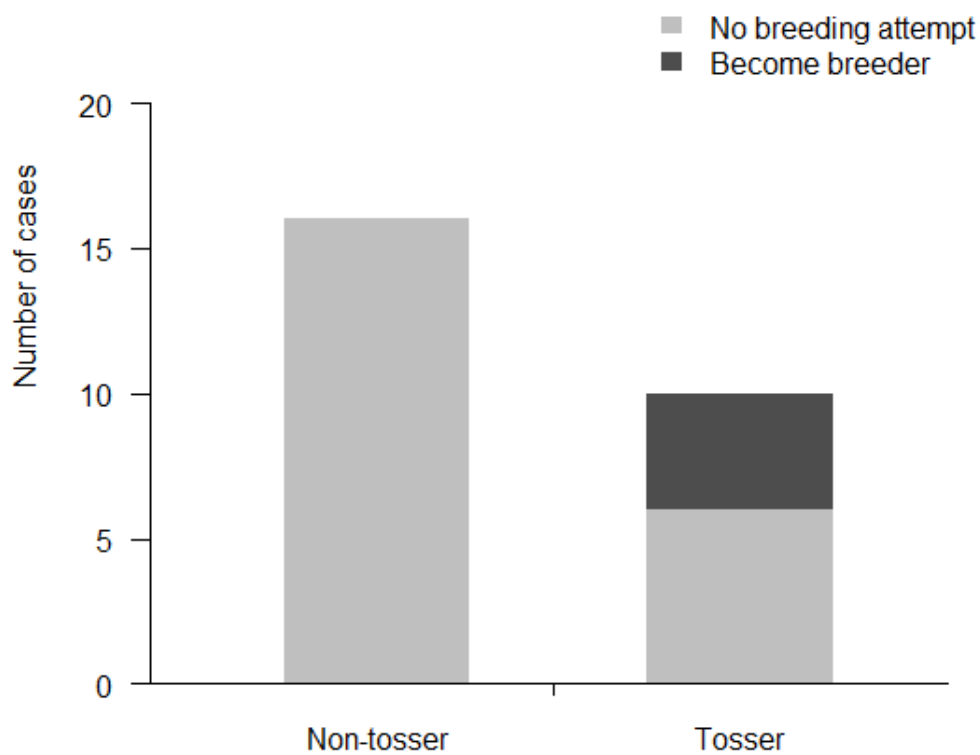
36

圖四、白天群內公鳥平均親緣關係對群內衝突程度的影響。(a) 群內公鳥平均親緣關係對群內衝突程度的影響：橫軸為群內公鳥親緣關係平均值，縱軸為群中發生衝突踢蛋的繁殖巢次總數。公鳥平均親緣關係與群內衝突程度呈正相關 (GLM,  $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.3550$ ,  $X^2 = 4.9242$ ,  $P = 0.0265$ )。 (b) 群內公鳥平均親緣關係對群內個體平均衝突程度的影響：橫軸為群內公鳥親緣關係平均值，縱軸為群內個體平均衝突程度。公鳥平均親緣關係與群內個體平均衝突程度呈正相關 (GLM,  $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.3846$ ,  $X^2 = 6.9402$ ,  $P = 0.0084$ )。



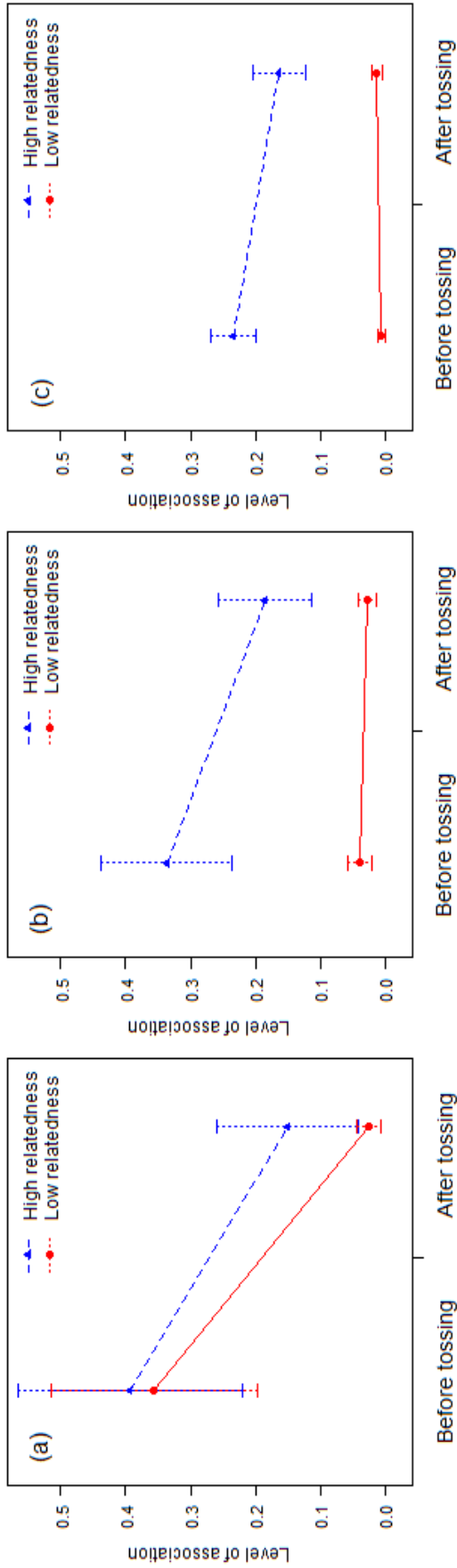


圖五、白天群群成員數對群內衝突程度的影響。橫軸為群成員數 (log)，縱軸為群中發生衝突踢蛋的繁殖巢次總數。群成員數與群內衝突程度呈正相關 (GLM,  $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.8763$ ,  $X^2 = 6.7542$ ,  $P = 0.0094$ )。

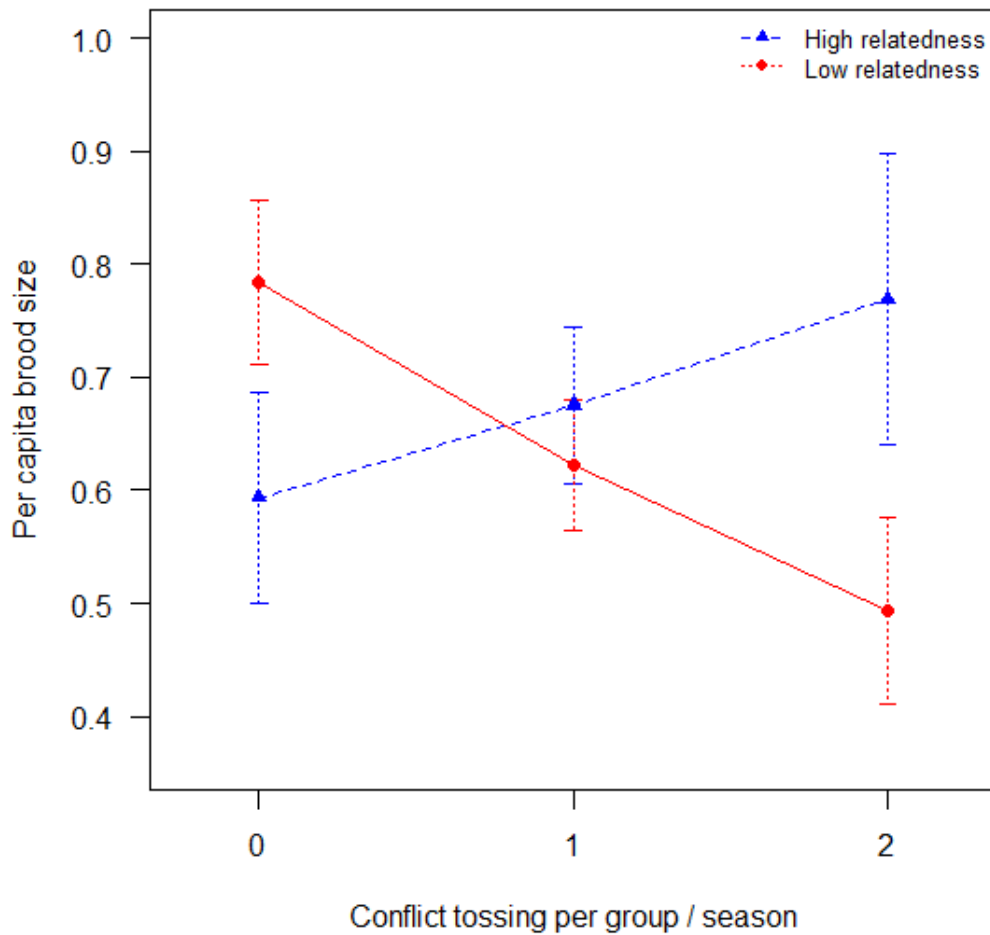


圖六、群內衝突事件中，踢蛋者與白天群成員中非踢蛋者於踢蛋事件發生後的繁殖情形。踢蛋者嘗試繁殖的比例顯著高於非踢蛋者 (Fisher exact test,  $n = 26$ ,  $P = 0.0141$ )。

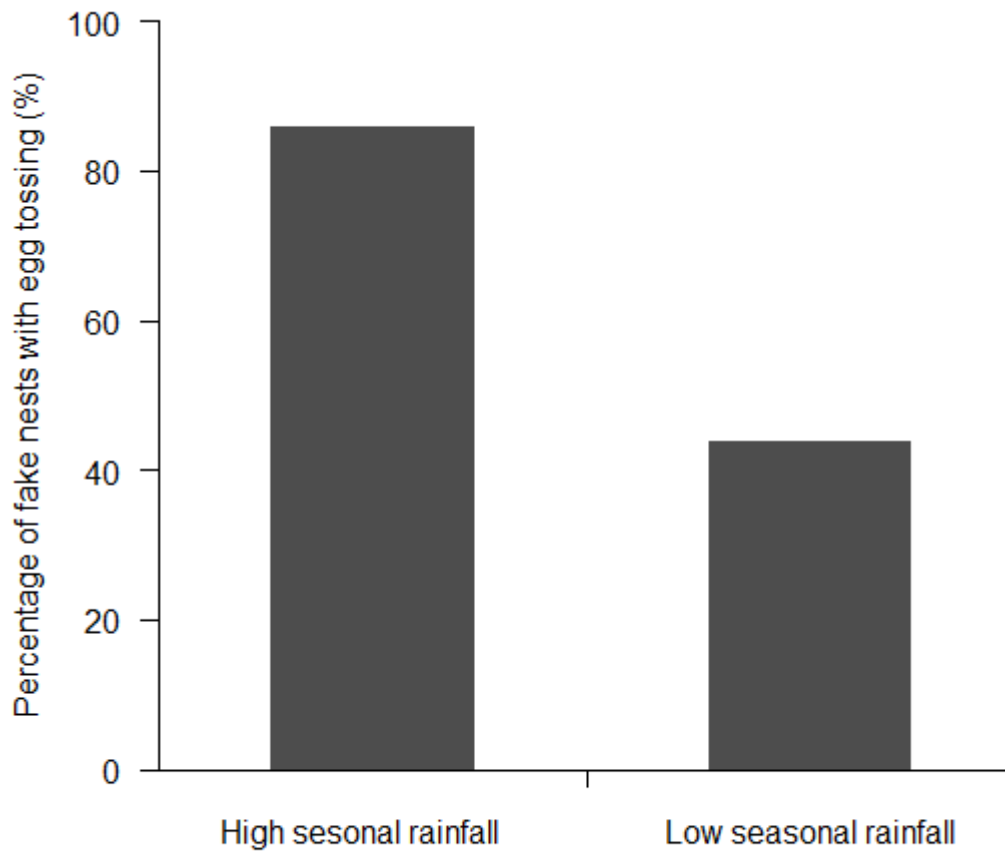




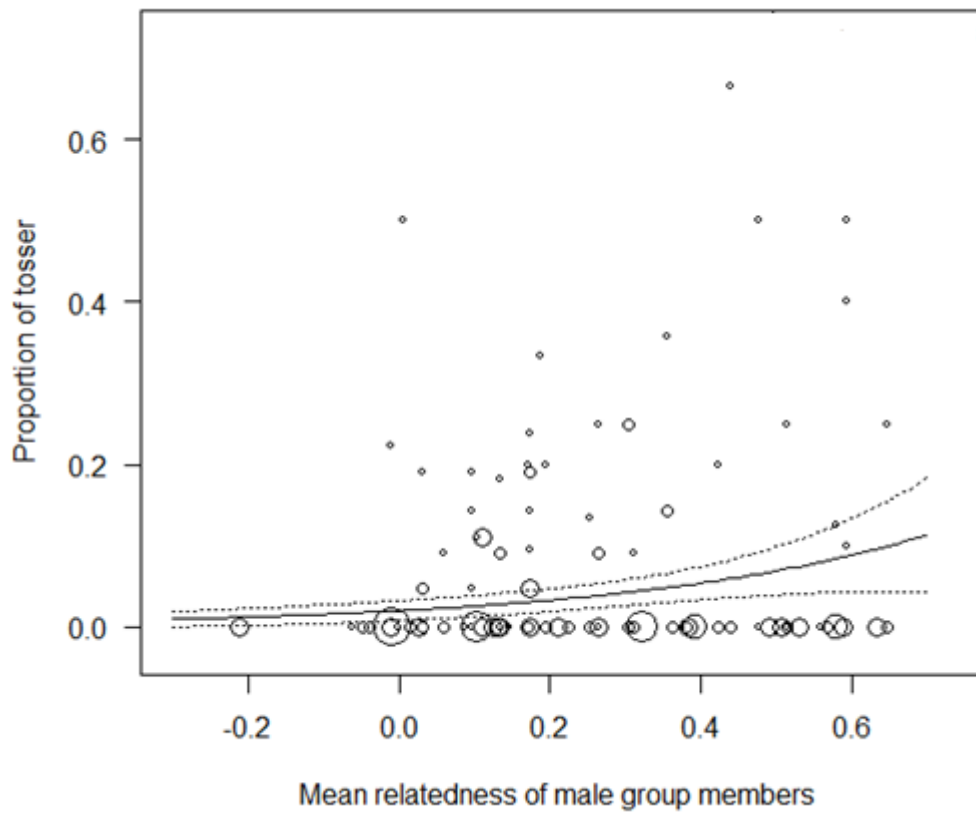
圖七、踢蛋發生前後踢蛋者與同白天群成員的互動關係。橫軸為踢蛋發生前後，縱軸為互動程度，藍點表示和踢蛋者的親緣關係值高於平均值的個體，紅點表示和踢蛋者的親緣關係值低於平均值的個體。(a) 踢蛋者與被踢蛋繁殖鳥的親緣關係對踢蛋前後兩者互動程度變化的影響：親緣關係與踢蛋前後的交互作用顯著 (GLMM,  $n = 450$ ,  $P = 0.0171$ )。兩者間親緣關係高時，互動程度在踢蛋後僅微幅降低 ( $n=151$ ,  $\text{coeff}=-0.4822$ ,  $X^2=3.0671$ ,  $P=0.0799$ )；兩者間親緣關係低時，互動程度於踢蛋後顯著降低 ( $n=299$ ,  $\text{coeff}=-1.5762$ ,  $X^2=29.6590$ ,  $P<0.001$ )。(b) 踢蛋者與其他群成員的親緣關係對踢蛋前後兩者互動程度變化的影響：兩者親緣關係高時，互動程度皆較高 (GLMM,  $n = 1371$ ,  $\text{coeff} = 1.3908$ ,  $X^2 = 104.2456$ ,  $P < 0.001$ )，踢蛋後兩者互動關係微幅下降 ( $\text{coeff} = -0.2650$ ,  $X^2 = 2.9633$ ,  $P = 0.0852$ )。(c) 大群時 (群成員數大於平均值 10 的群) 踢蛋者與其他群成員的親緣關係對踢蛋前後兩者互動程度變化的影響：親緣關係與踢蛋事件前後的交互作用近顯著關係 (GLMM,  $n = 1013$ ,  $P = 0.0660$ )。



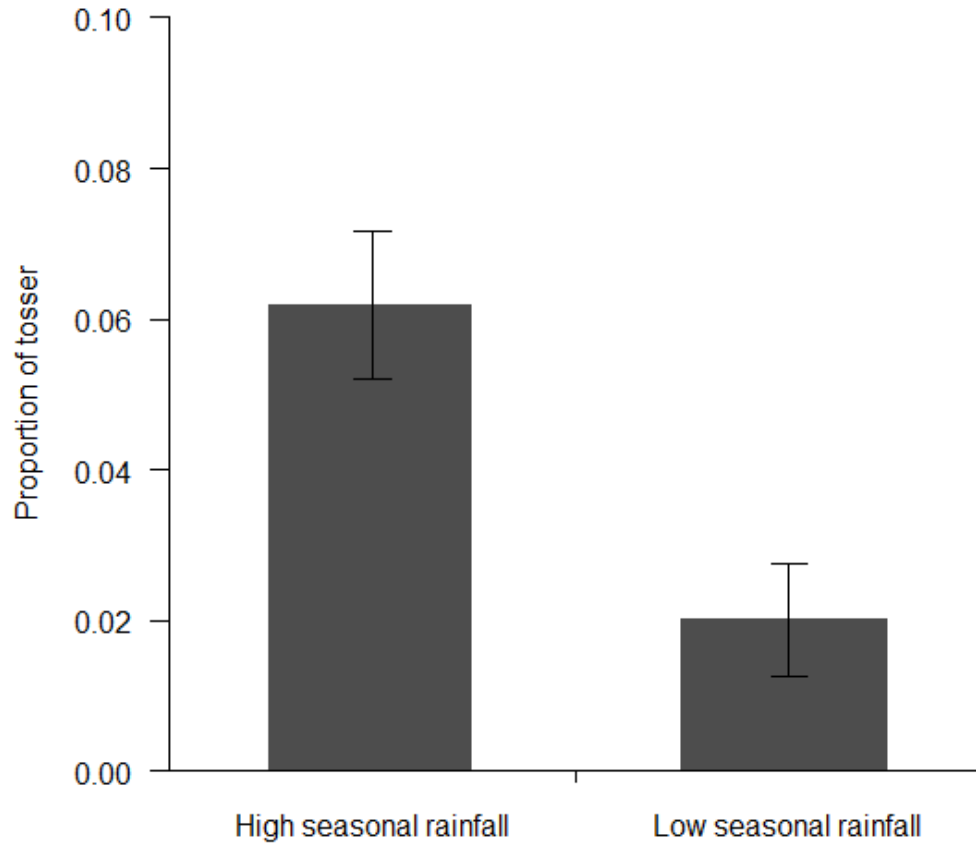
圖八、白天群內公鳥平均親緣關係與群內衝突程度對群成員平均子代數 (per capita brood size) 的影響。橫軸為群中發生衝突踢蛋的繁殖巢次總數 (此處拿去一筆衝突總巢次數為 3 次的樣本, 只呈現 0 - 2 次的結果), 縱軸為群成員平均子代數, 藍點和虛線為平均親緣關係高於平均值的群, 紅點和虛線為平均親緣關係低於平均值的群。群內公鳥平均親緣關係和衝突程度的交互作用顯著 (GLM,  $n = 88$ ,  $\text{coeff} = 0.1562$ ,  $X^2 = 5.6056$ ,  $P = 0.0179$ )。群內公鳥平均親緣關係高時, 群內衝突程度對於平均個體子代數沒有影響 ( $n = 38$ ,  $\text{coeff} = 0.0770$ ,  $X^2 = 0.4845$ ,  $P = 0.4864$ ); 而當群內公鳥平均親緣關係低時, 群內衝突程度越高, 平均個體子代數越低 ( $n = 50$ ,  $\text{coeff} = -0.1519$ ,  $X^2 = 4.0678$ ,  $P = 0.0437$ )。



圖九、不同繁殖季雨量下，假巢發生踢蛋的實際比例 (n = 76)。在繁殖季雨量高的年設置的假巢有發生踢蛋事件的比例為 86.0%，繁殖季雨量低的年設置的假巢有發生踢蛋事件的比例為 45.4%。



圖十、假巢實驗中白天群公鳥平均親緣關係影響群內踢蛋者比例。橫軸為群內平均公鳥親緣關係值，縱軸為踢蛋者數佔群中的比例，樣點大小代表樣本數。公鳥平均親緣關係和群內踢蛋者比例呈正相關(GLMM,  $n = 169$ ,  $\text{coeff} = 0.3267$ ,  $X^2 = 6.8141$ ,  $P = 0.0090$ )。



圖十一、假巢實驗中繁殖季雨量的高低影響群內踢蛋者比例。橫軸為繁殖季雨量，縱軸為踢蛋者數佔群中的比例。繁殖季雨量愈高，群內踢蛋者比例愈高(GLMM,  $n = 169$ ,  $\text{coeff} = 0.5481$ ,  $X^2 = 9.6705$ ,  $P = 0.0019$ )。