

國立台灣師範大學生命科學系碩士論文

關原地區青背山雀 (*Parus monticolus*) 親
鳥育雛食物分配之探討

**Study on the food allocation of the parental
Green-backed tit (*Parus monticolus*) during
fledging period at Guan-Yuan**

研究生：蕭明堂

Ming-Tang Shiao

指導教授：王穎博士

Ying Wang

中華民國九十五年七月

致 謝

承蒙王穎老師在研究期間的指導與鼓勵，讓我有機會在遠離塵囂的山林之間，一窺鳥類繁殖的奧秘，並熱心的在颱風天中運送鐵梯到山上，以及師大野生動物實驗室在研究經費上的支助；感謝趙榮台老師和袁孝維老師願意撥空擔任口試委員，對於論文的細心指正，在口試時給予諸多寶貴的意見；同時也感謝系上許鈺鸚老師給予統計上的指導與建議；遺傳多樣性實驗室的李壽先老師以及王玫婷、羅文穗同學願意幫忙進行性別鑑定及親緣關係鑑定之工作；並同時感謝太魯閣國家公園管理處提供這個研究的機會以及經費補助。

感謝野生動物實驗室的賴慶昌學長於研究初期在思考的邏輯與嚴謹上給予指正，並提供錄影監視器材的資訊以及在論文初稿上的建議，讓原本對這方面完全外行的我，體會到偷窺的樂趣；方志仁學長讓對研究一無所知的我瞭解了野外鳥類的捕捉和無線電追蹤等工作，以及小心謹慎的工作態度；吳幸如、郭正彥、蔡佳淳學長姐在研究期間的鼓勵與建議；黃書彥、林玉珮、潘玉潔、陳相伶、鄭天勻、許詩涵、顏士清、張雅婷等學弟妹在研究期間的關心以及口試事宜的幫忙；黃興炎助理幫忙運送器材上山；吳錦銘同學在研究初期幫忙新巢箱的設置及探路；張子鴻學弟於繁殖季高峰人手不足時，上山幫忙；助理王佳琪在行政上的協助；大學部學弟妹李承叡、蔡惠如、翁岱鈺、陳慧欣、許瀟月在研究初期幫忙巢箱之設置與資料初步分析，在此致上由衷的謝意。

在野外工作上，感謝救國團觀雲山莊的工作人員：俊明、阿圖、小王、惠如、彭叔、阿正等在生活上的照顧與包容，使得野外研究能有個類似工作站的地方，讓錄影器材充電、整理及寄放堆積如山的器材，而得以持續進行，同時也讓我有另一個家的感覺，於每天疲累工作後，可以享受豐盛的晚餐和溫暖的被窩，也感謝關原加油站站長老王、太管處警察隊合歡小隊同仁在生活上的照顧與關心，並讓我常可以搭便車上下山。另外，感謝太管處鄒月娥小姐、閔思源先生時常給予食物補給及精神上的慰問，並提供行政上的協助。

在研究器材上，感謝陳尚欽大哥幫忙尋找製作巢箱的人手與上漆之工作；友翔科技張老闆提供錄影監視器方面的專業資訊，並給予器材上的贊助；好友李慧玲、呂明欣在錄影帶資料的轉檔與擷取上幫忙張羅；王季新大哥在研究初期教導如何進行鳥類繫放之工作，並建立應有的正確對待動物之態度，皆在此一併致謝。

另外要特別感謝研究伙伴，同時也是女友的莊美真小姐在這三年研究期間的陪伴與生活上的照顧，不論是在野外巢箱監測、鳥類繫放、錄影資料收集以及面對堆積如山的錄影帶資料分析至最後論文的寫作，都感謝她的幫忙，並時常可以互相討論研究上所面臨的問題及解決方法，也學習如何彼此包容、溝通及合作。另外感謝美真的家人莊伯母和美善姐在研究及生活上的關心與包容，以及莊伯伯辛苦地開車 12 個小時，環島半圈來幫忙運送器材上山與下山。

感謝陪伴我兩年野外研究生活的小小青背山雀，接受我無理的偷窺與騷擾，讓我可以經歷你們的生活點滴，在看到雛鳥由蛋孵出、變成小肉球、一眠大一吋到最後展開雙翼離巢時，體會到生命成長的喜悅；在看到蛇或哺乳動物將雛鳥吃掉，而親鳥仍頻頻銜食物回巢探望時，體會到親鳥的心有不捨以及大自然的定律；在看到煤山雀去偷青背山雀巢材，被青背山雀雌鳥發現而追出巢外時，感受到鳥類世界中的你爭我奪，這一幕幕說不完的精采與興奮，卻在兩年的野外研究中，無時無刻地發生在我的周遭，讓喜歡自然與鳥類的我，又更加的熱愛。感謝神讓我有這樣的機會來體驗他所造的萬物，更保守我在研究過程中所遇到的各樣難處能順利度過。

最後謝謝我的家人，讓我任性地去作喜歡的研究，除了在經濟上無條件的支助外，更給予精神上的關心與支持，僅將這篇研究獻給愛我的家人。

目 錄

中文摘要.....	I
英文摘要.....	II
前言.....	1
假說預期.....	7
研究對象.....	8
研究地點.....	9
研究方法.....	11
結果.....	20
A. 個體形值.....	20
B. 雛鳥乞食行為.....	23
C. 親鳥餵食行為.....	25
D. 親鳥食物分配.....	26
討論.....	30
A. 個體形值.....	30
B. 雛鳥乞食行為.....	32
C. 親鳥餵食行為.....	34
D. 親鳥食物分配.....	36
參考文獻.....	43
表目.....	53
圖目.....	67
附錄目.....	75

關原地區青背山雀 (*Parus monticolus*) 親鳥育雛食物分配之探討

摘要

本研究藉由架設在關原地區所設置之巢箱中的小型錄影機記錄青背山雀 (*Parus monticolus*) 親鳥的餵食行為和雛鳥的乞食行為。結果顯示於青背山雀中，第一隻孵出雛鳥與最後一隻孵出雛鳥之孵出間隔相差 0.963 ± 0.372 天 ($N=5$)，雛鳥體重顯著受到孵化順序所影響 ($P < 0.001$)，越早孵出之雛鳥體重越重，然孵化順序對體重的影響則隨著育雛天數的增加而逐漸減少 ($P = 0.038$)；於育雛期間，雛鳥體重隨著育雛天數的增加而逐漸上升 ($P < 0.001$)，然體重增加率隨著育雛天數逐漸減少 ($P < 0.001$)；不同性別、親緣關係之雛鳥在體重和孵化順序上皆無顯著差異 ($P > 0.05$)。當親鳥啣食物回巢時，不同體重的雛鳥於乞食時，和親鳥間距離、乞食高度及張嘴乞食比例上皆無顯著差異，但在雌鳥進巢時，體重較輕的雛鳥較早張嘴乞食 ($P = 0.006$)。在親鳥餵食方面，雄鳥餵食頻率與餵食量皆高於雌鳥 ($P < 0.05$)，且在育雛天數、雛數、雛鳥性別比及原生子代比例不同的巢中，雄鳥佔餵食趟數 (或餵食量) 之百分比皆無顯著差異 ($P > 0.05$)。兩性親鳥於進巢後位置與餵食前位置皆具高度的可預測性，然而於 11 巢中，僅有 3 巢之兩性親鳥在餵食前位置有顯著差異，且夾角大於 60° 。當親鳥啣食物回巢時，和親鳥間距離較近、乞食高度較高及張嘴乞食比例較高的雛鳥其獲食百分比 (或獲食量) 較高 ($P < 0.05$)，且在雄鳥進巢時，較早張嘴乞食的雛鳥獲食百分比 (或獲食量) 較高 ($P < 0.05$)，但在雌鳥進巢時則否。親鳥除了依據雛鳥乞食進行餵食分配外，兩性親鳥本身亦有選擇性餵食之行為，當雄鳥進巢時，體重較重的雛鳥獲食百分比 (或獲食量) 較高 ($P < 0.05$)，雌鳥進巢時，體重較輕的雛鳥相對獲食百分比 (或獲食量) 較高，但在統計上未到達顯著 ($P > 0.05$)，然就雛鳥的總獲食次數或總獲食量而言，不同體重的雛鳥間無顯著差異 ($P > 0.05$)。在育雛天數、雛數、雛鳥性別比、原生子代比例及雄鳥佔餵食趟數 (或餵食量) 之百分比不同的巢中，雄鳥佔不同體重排名雛鳥之獲食次數 (或獲食量) 之百分比在程度上並無顯著差異 ($P > 0.05$)。對於兩性親鳥在不同體重之雛鳥餵食分配上差異之原因，生活史取捨假說較能給予適當的解釋，推測兩性親鳥存活率之差異造成其對於現在與未來繁殖在投資的量上並不一致，雄鳥傾向投資較多資源於未來繁殖上，雌鳥則傾向投資較多於現在繁殖上，因而造成兩性親鳥對雛鳥食物分配上之差異。

關鍵字：青背山雀、食物分配、親鳥餵食、乞食行為、生活史取捨假說

**Study on the food allocation of the parental Green-backed tit (*Parus monticolus*)
during fledging period at Guan-Yuan**

Abstract

Parental feeding and nestling begging behavior of Green-backed tit (*Parus monticolus*) were studied via video cameras set up in the nest boxes at Guan-yuan in Taroko National Park. The result showed that for Green-backed tit, the hatching spread between the first and the last nestling was 0.963 ± 0.372 day ($N = 5$). Nestling's weight was affected by hatching order ($P < 0.001$). The earlier the nestling was hatched, the heavier it was. However, the influence of hatching order lessened as the age of brood increased ($P = 0.038$). During the fledging period, the nestlings gained weight by the days ($P < 0.001$), though the increasing rate declined with the age of the brood. Nestlings of different sexes or paternity have shown no significant differences on weight and hatching order ($P > 0.05$). No matter male or female parent entered nest, there were no significant differences among the distance from parents, begging height, and begging percentage between nestlings of different weight, but when female parent entered nest, lighter nestling beg for food earlier ($P = 0.006$). On parental feeding of nestling, male had higher feeding rates and brought back more food than that of female. The percentage of male to the whole nest in feeding trips or loading quantity has shown no significant differences in nests of different ages of brooding, brood size, nestling sex ratio and paternity ($P > 0.05$). The positions of parents after entering the nest and the positions before feeding were highly predictable. However, among 11 nests only 3 nests of sexual parents had significant differences in the position before feeding and the included angle greater than 60° . When parents entered nest, nestlings that were closer to the parents or extended their necks higher or begged more often had higher chance of being fed or acquiring more amount of food ($P < 0.05$), and when male parent entered nest, nestlings that open mouths earlier to beg had higher chance of being fed or acquiring more amount of food ($P < 0.05$). However, there were no difference when the female parent entered nest. Aside from allocating food based upon the begging behavior of nestlings, sexual parents have selective feeding. Male parent fed more food to heavier nestlings ($P < 0.05$), while female parents fed more food to lighter nestlings ($P > 0.05$), and the total times of being fed or the amount of food received of the nestlings have no significant differences between nestlings of different weight ($P > 0.05$). In nests of different age of brooding, brood size, nestling sex ratio, paternity and the percentage of male parent to the whole nest in feeding trips or loading quantity, male parent showed no significant differences in the percentage of times of being fed or the amount of food

received of the nestlings of different weight. The life history trade-off hypothesis could better explain for the reason that sexual parents make different food allocations among nestlings of different weight. It was suggested that the difference of the sexual survival rate leads to the difference of food allocations on current reproduction by female parent and future reproduction by male parent. And it also made the sexual parents have different food allocations among nestlings.

Keyword: Green-backed tit, *Parus monticolus*, food allocation, parental provisioning, begging behavior, the history trade-off hypothesis

前 言

在許多動物中，親代需要投資能量照顧子代，在親子衝突理論 (parent-offspring conflict theory, Trivers 1974) 中假設：親代投資和子代需求的量上並不一致，親代為了使子代所回饋的適存值 (fitness) 達到最大，會依據子代的生殖價值來決定投資的資源或照顧的多寡，但子代希望從親代那得到更多的資源來提高它們的適存值，違背了親代的最佳資源分配，因而會減少親代的適存值，消耗未來的生殖潛力，在可利用的資源不穩定時，這衝突會更明顯 (Trivers 1974; Godfray 1995a)。除了在不同的生殖期，親鳥在雛鳥上的相對投資可能有所不同外，在同一個巢中，親鳥對於每隻雛鳥個體的投資也可能會有不同。在晚熟型的鳥種中，當親鳥啣食物回巢後，雛鳥會展現多種乞食行為，包括：競爭巢中的位置、姿勢、張嘴、聲音等，這些行為主要依據雛鳥的飢餓程度 (Gottlander 1987; Smith & Montgomerie 1991; Kacelnik et al. 1995; Kilner 1995; Kilner & Johnstone 1997; Kölliker et al. 1998, 2000; Kölliker & Richner 2004)。雛鳥乞食行為被認為是告知親鳥營養需求的一種方法 (Ryden & Bengtsson 1980; Hussell 1988)，親鳥可能依據雛鳥所傳遞的各種訊息來決定資源的分配。有很多研究證明：親鳥會依據雛鳥的乞食強度餵食 (Stamps et al. 1985; Gottlander 1987; Godfray 1991, 1995a, b; Smith & Montgomerie 1991; Teather 1992; Kilner & Johnstone 1997)；親鳥也會選擇餵食給最早乞食的雛鳥 (Smith & Montgomerie 1991; Leonard & Horn 1996; Whittingam et al. 2003)。不過，乞食行為雖可使雛鳥獲得親鳥餵食而帶來利益 (Benefit)，但激烈的乞食需要耗費雛鳥很高的代價 (Cost)，原因有兩點：(1) 乞食行為可能會吸引捕食者 (Redonodo & Castro 1992; Leech & Leonard 1997)；(2) 乞食行為本身也可能是非常耗能的 (Leech & Leonard 1996; McCarty 1996)。

另外，若親鳥回到巢中的位置容易被雛鳥所預測，而親鳥偏好餵食巢中某個位置的雛鳥，雛鳥便會彼此競爭巢中較受偏好的位置，或是較接近親鳥的位置，利用親鳥的行為來獲得更多的食物 (Ryden & Bengtsson 1980; Bengtsson & Ryden

1981; Gottlander 1897; Smith & Montgomerie 1991; McRae et al. 1993; Ostreiher 1997, 2001)。特別是在築洞穴巢 (cavity-nesting) 的鳥類中，由於親鳥被迫從洞口餵食雛鳥，使得親鳥餵食的位置更容易被雛鳥所預測，造成雛鳥可能會競爭最靠近洞口的位置 (Kacelinik et al. 1995; Whittingam et al. 2003)；但 Kölliker et al. (1998) 及 Kölliker & Richner (2004) 研究發現大山雀 (*Parus major*) 親鳥會進到巢中，由巢的後方來餵食雛鳥而擺脫這樣的限制，但親鳥仍舊是使用可被預測的位置來餵食雛鳥。

若親鳥是依據雛鳥競爭結果來做食物的分配，當雛鳥孵出時間不相同時，較早孵出的雛鳥體型較大，那麼食物的分配就可能有利較早孵出、體型較大的雛鳥 (Bengtsson & Ryden 1983; Mock 1984, 1985; Mock & Ploger 1987; Osorno & Drummond 1995; Price & Ydenberg 1995; Ostreiher 1997, 2001)。當資源缺乏時，因為雛鳥競爭能力不均勻，最小的雛鳥最先飢餓，這種食物分配方式可以有效率地促進巢中雛數的減少 (Lack 1947; Hahn 1981)，親鳥不需要主動地去操作食物分配。但在某些情況下，雛鳥孵出時間的不相同對親鳥而言，可能是較耗能的 (Slagsvold et al. 1995)，因為體型較大的雛鳥可能會獨占較多的食物，而不符合親鳥的最佳食物分配 (Parker et al. 1989)。即便在資源充足的情況下，最晚孵出的雛鳥其成長率和存活率依然較差 (Bryant 1978; Werschkul 1979; Slagsvold 1982; Stoleson & Beissinger 1997)。因此親鳥可能作主動的食物分配，使雛鳥間競爭所造成的損失達到最小，例如：主動地去餵食較晚孵出、較弱小的雛鳥，來達到食物分配的均勻，或是主動地去餵食較早孵出、體型較大的雛鳥來加速巢中雛數的篩選。

當親鳥選擇性地去餵食體型較大的雛鳥時，可能很難論斷是雛鳥競爭或是親鳥選擇的結果，但在某些種類，親鳥會明顯地偏好餵食較早孵出的雛鳥，因為親鳥回應較早孵出雛鳥的次數較多 (Bengtsson & Ryden 1981, 1983; Braunt & Hunt 1983; Price & Ydenberg 1995)。但當親鳥選擇性餵食體型較小的雛鳥時，則提供了強烈的證據指出親鳥的主動食物分配。於野外環境資源充裕時，雌鳥可能會提

供額外的資源給一些體型較小的雛鳥，使得這些原本可能因為雛鳥間競爭而死亡的個體得以存活（Gottlander 1987; Leonard & Horn 1996; Krebs et al. 1999; Krebs & Magrath 2000），於實驗室飼養下的虎皮鸚鵡（*Melopsittacus undulatus*）也有相同之趨勢（Stamps et al. 1985）。

當兩性親鳥對巢中每隻雛鳥生殖價值之判斷有所不同時，兩性親鳥在巢中的食物分配模式可能也就會有所差異，例如：在雙色樹燕（*Tachycineta bicolor*）中，雌鳥偏好餵食體型較小的雛鳥，雄鳥偏好餵食體型大的雛鳥（Leonard & Lorn 1996）；在虎皮鸚鵡、斑姬鵲（*Ficedula hypoleuca*）及紅玫瑰鸚鵡（*Platycercus elegans*）中，雌鳥雖然也有相同的傾向，偏好餵食體型較小的雛鳥，但雄鳥對於不同體型之雛鳥的餵食率則相同（Stamps et al. 1985, 1989; Gottlander 1987; Krebs et al. 1999; Krebs & Magrath 2000）；就不同的育雛階段而言，在大山雀中，於育雛期末期，雌鳥偏好餵食較年幼的雛鳥，雄鳥偏好餵食較年長的雛鳥（Bengtsson & Ryden 1981），在大山雀和藍山雀中發現雄鳥偏好去餵食體型較大的離巢雛鳥，雌鳥偏好去餵食體型較小的離巢雛鳥（Sasvari 1990; Slagsvold et al. 1994）。然而目前未有較明確的研究去證實兩性親鳥食物分配之差異的原因為何，Slagsvold（1997）回顧並整理前人對於兩性親鳥對雛鳥之食物分配差異之假說：

a. 子代性別假說（The offspring sex hypothesis）

在許多鳥類中，雄性子代通常比雌性子代擴散距離較近，包括在山雀科鳥類（Smith et al. 1989），為了避免地區上尋找配偶的競爭，雄鳥投資在雌性雛鳥上所獲得的利益比投資在雄性雛鳥上的利益來得高（Harper 1985）。在許多鳥種中，雄性子代的體型大於雌性子代，且在育雛期就已經十分明顯，因此親鳥可能透過雛鳥的形值特徵（例如：羽色、體型），或是雛鳥的行為（例如：乞食行為的強弱），來辨識雛鳥的性別，並依此進行食物之分配。

b. 戴綠帽假說 (The cuckoldry hypothesis)

在偶外交配 (extra-pair fertilization, EPF) 發生頻率高的地方，雄鳥可能會餵食到無親緣關係的偶外交配子代 (extra-pair offspring, EPO)，為了減少這樣的損失，選擇性的投資對雄鳥比較有利。雖然雄鳥不能分辨子代的遺傳基因，直接地在投資的資源上有所偏好 (Whittingham & Dunn 2001)，但在某些鳥類中，雛鳥的親緣關係 (paternity) 是可預測的，例如：在毛腳燕 (*Delichon urbica*)，偶外交配子代多出現於較晚孵出雛鳥中 (Riley et al. 1995)；在雪雁 (*Chen caerulescens*) 和家麻雀 (*Passer domesticus*)，偶外交配子代則多半較早孵出 (Cordero et al. 1999; Dunn et al. 1999)，因此雄鳥可能利用和親源關係相關的因子 (例如：雛鳥體型大小) 來作為餵食偏好的依據，使得投資到自己子代的資源的比例增高 (Westneat & Sherman 1993)。

c. 最佳瞭解假說 (The best knowledge hypothesis)

當兩性親鳥對於分辨雛鳥的能力上有所不同時，可能會增加某一性別親鳥在選擇性餵食上所花費之代價。在某些鳥類中，只有雌鳥具完全發育的孵卵斑，並負責孵雛和替雛鳥保暖之工作，雌鳥在巢中所待的時間較久，有機會去偵測雛鳥實際的營養狀態，對於雛鳥資訊的了解勝過雄鳥，所以雌鳥比較可能依據雛鳥長期存活的遠見來作食物的分配 (Gottlander 1987; Krebs & Magrath 2000)，並給予體型較小的雛鳥較多的照顧。

d. 手足競爭假說 (The sibling rivalry hypothesis) 與親鳥接近假說 (The parental approaching hypothesis)

Slagsvold (1997) 提出手足競爭假說和親鳥接近假說來解釋兩性親鳥在巢中食物分配模式之差異，前者認為兩性親鳥對於不同體重雛鳥之選擇性並沒有差異，在食物分配上的差異是因為雛鳥的行為所造成。兩性親鳥在巢中的餵食位置會有所不同，體重較重的雛鳥會去競爭並依賴餵食頻率較高，較有價值之親鳥之

餵食位置，來獲得較多的餵食；後者則認為親鳥控制巢中食物的分配，採用接近雛鳥的行為（approaching behavior）來抵銷自私的子代需求，並依據食物的可獲得性來調整這個行為。當食物資源充足時，兩性親鳥可能使用固定的位置餵食，因為雛鳥可能會依據他們的需求程度而不停地變換位置（Reed 1981; Haftorn 1986），不同體重之雛鳥獲得兩性親鳥的餵食量上並無顯著差異。當食物資源適度缺乏時，兩性親鳥可能會由反方向或不同方向進巢，提供較多資源貢獻的親鳥會負責照顧體重最重、最有價值的雛鳥。當食物缺乏時，大部分雛鳥都是飢餓的，兩性親鳥都偏好去餵食最具有價值的雛鳥。

在兩個假說中，兩性親鳥對於巢中不同體重雛鳥在食物分配上有所不同之前提為：(1) 於食物資源缺乏之環境，巢中雛鳥競爭激烈；(2) 不論是雄鳥或雌鳥進巢，和親鳥距離較近的雛鳥獲得到餵食之機率皆較高；(3) 對雛鳥而言，兩性親鳥位置為具有不同價值之餵食區塊（feeding patch）；(4) 親鳥餵食位置為可預期的，且兩性親鳥在位置有顯著不同；(5) 雛鳥依據理想自由分佈（ideal free distribution）佔據巢中的不同位置，面對著不同的競爭者來使自己獲得的資源到達最大。

e. 生活史取捨假說（The life history trade-off hypothesis）

當某性別之親鳥比它配偶投資更多資源在現在的繁殖上，那麼該親鳥可能相對地會花費更多的努力在照顧最後孵出的雛鳥身上，雖然它們通常存活的可能性是較低的（Slagsvold et al 1995）。在很多鳥類中（Breitwisch 1989; Krebs & Magrath 2000），包括山雀科鳥類（Dhondt 1986; Kempenaers et al. 1992），雄鳥比雌鳥有較長的年齡（annual survival），因此兩性親鳥在現在繁殖與未來繁殖上的優先考量可能會有所不同，雄鳥傾向投資較多資源於未來繁殖上，雌鳥傾向投資較多於現在繁殖上，因此雄鳥傾向去餵食體重較重的雛鳥，但雌鳥傾向去餵食體重較輕的雛鳥。

青背山雀屬山雀科 (Family *Paridae*) 山雀屬 (genus *Parus*)，為台灣特有亞種 (Harrap & Quinn 1996)，前人研究發現青背山雀在育雛中期後，兩性親鳥一起擔任餵食的工作 (黃正龍 1996)；在奧萬大森林遊樂區之研究中，亦指出青背山雀有偶外交配之行為 (王政婷 2005)；另外，於吾人先期觀察 (蕭明堂及王穎 2005) 中，亦發現雛鳥孵出時間並不一致，在體型上有些差異，兩性親鳥對不同體重雛鳥之食物分配模式也有所不同，因此青背山雀為很好的模式作為親鳥餵食分配上的研究。由於野外的天然巢不易尋找和操作，樣本也不易集中，藉由設置巢箱可以使減少這方面的麻煩，因此吾人選擇王穎等 (1994)、黃正龍 (1996) 及林康酋 (1999) 於太魯閣國家公園境內關原地區作為研究樣區。

本研究以青背山雀為例，擬檢測：

1. 雛鳥形值特徵與體重之關連，包括：雛鳥孵化順序、育雛天數與體重之關係；雛鳥性別、親緣關係與體重、孵化順序之關係。
2. 不同體重的雛鳥在乞食行為上之差異。
3. 兩性親鳥在餵食頻率、餵食量及在巢中餵食雛鳥的位置之差異。
4. 親鳥對雛鳥食物分配是受到雛鳥乞食行為所影響 (雛鳥在巢中位置、乞食高度、乞食順序、乞食百分比)？還是雛鳥形值特徵所影響 (體重、性別、親緣關係)？並依據 Slagsvold (1997) 所提出的 6 個假說進行檢測，探討在青背山雀中，兩性親鳥對雛鳥食物分配模式差異之原因為何？

假說預期

吾人依據 Slagsvold (1997) 所提出的 6 個假說，整理假說的前提，並提出預期（表一），將假說之預期結果分為巢內（intra-nest）兩性親鳥為雛鳥食物分配之差異，以及不同巢間（inter-nest）親鳥餵食頻率（或餵食量）之差異和親鳥對雛鳥食物分配在程度上之差異，分別進行探討。其中親鳥餵食頻率（或餵食量）之差異以雄鳥佔餵食頻率（或餵食量）之百分比來表示；親鳥對雛鳥食物分配在程度上之差異，以雄鳥佔雛鳥獲食次數（或獲食量）之百分比來表示。依據假說前提與預期來進行本研究之檢測。

在子代性別假說中預期：(1) 雄鳥傾向給予雌性雛鳥較多的餵食；(2) 在雌性子代較少的巢中，雄鳥的餵食頻率（或餵食量）會相對地較低，因此雄鳥佔餵食趟數（或餵食量）之百分比比較低；(3) 在雌性子代較少的巢中，雄鳥對於雌性雛鳥之餵食偏好程度較高，因此雌性雛鳥之獲食次數（或獲食量）中，雄鳥所佔的百分比會較高。

在戴綠帽假說中預期：(1) 偶外交配子代可能為較晚孵出、體重較輕的雛鳥，因此雄鳥可能傾向去餵食體重較重的雛鳥；(2) 在偶外交配子代較多的巢中，雄鳥會減少餵食頻率（或餵食量），因此雄鳥佔餵食趟數（或餵食量）之百分比比較低；(3) 在偶外交配子代較多的巢中，雄鳥對於原生子代之餵食偏好程度較高，因此原生子代之獲食次數（或獲食量）中，雄鳥所佔的百分比會較高。

在最佳瞭解假說中，僅預期在巢內親鳥餵食分配中，雌鳥會給予體重較輕之雛鳥較多的餵食。在手足競爭假說和親鳥接近假說中，則僅預期在不同巢間親鳥對雛鳥食物分配在程度上之差異，在雄鳥佔餵食頻率（餵食量）之百分比比較高的巢中，體重較重之雛鳥對雄鳥餵食區塊之依賴程度會增加，因此體重較重之雛鳥其獲食次數（獲食量）中，雄鳥所佔的百分比也較高。在生活史取捨假說中，則僅預期在巢內親鳥餵食分配中，雄鳥傾向餵食體重較重之雛鳥，雌鳥傾向餵食體重較輕之雛鳥。

研究對象

王穎等 (1994) 觀察於關原地區使用巢箱的鳥種有青背山雀、煤山雀 (*Parus ater*)、茶腹鴉 (*Sitta europaea*) 及棕面鶯 (*Abroscopus albogularis*)，此四種鳥同屬雀形目 (Order Passeriformes)，其中青背山雀屬山雀科山雀屬，因地理隔離之因素而被定義為台灣特有亞種 (Harrap & Quinn 1996)，其形值特徵與育雛行為敘述如下：

青背山雀

頭部到頸部為亮麗之黑藍色，兩頰有白色斑塊，背部為青綠色，腹面兩側為黃色，中間有明顯的黑色縱帶延伸到尾部，翼有兩條白色翼帶。雄雌同色，但雌鳥腹部的黑色縱帶較短且窄 (顏重威等 1996)，亞成鳥的體色較淡。在分類群中，青背山雀和大山雀屬同一群，為台灣特有亞種 (Harrap & Quinn 1996; 顏重威等 1996)。

青背山雀棲地分佈廣，分佈於中海拔闊葉林、針葉林、混合林上層都可見到其蹤跡，冬季會降遷到低海拔的地區。主要繁殖季於 3-7 月，但台灣也有全年繁殖的記錄 (Harrap & Quinn 1996)。

在繁殖生物學方面，青背山雀之孵卵期為 18~19 天，育雛期為 21~23 天，平均窩卵數為 6.3 ± 0.71 枚/巢，平均雛數為 6.1 ± 0.60 隻/巢，雛鳥孵化率為 96.5%，離巢率為 96.5%，巢材組成以苔蘚類 (66.80%) 和獸毛 (33.20%) 為主 (王穎等 1994)。在育雛期早期主要由雄鳥擔任餵食的工作，雌鳥則以孵雛和保暖之工作為主，在育雛期中期後，則由兩性親鳥共同擔任餵食之工作。親鳥每趟餵食只帶一項食物回巢 (single loading species)，通常每趟啣回巢的食物只餵食給一隻雛鳥 (蕭明堂及王穎 2005)。食物種類以蠕蟲和毛蟲 (72-90.4%) 為主 (王穎等 1994; 莊美真 2006)，在育雛期早期，親鳥餵食雛鳥的食物較其他育雛階段中親鳥所餵食的食物來的小 (黃正龍 1996)。

研究地點

樣區及巢箱設置

研究地點位於太魯閣國家公園境內之關原地區（圖一），全區位於東經 $121^{\circ}19'45''\sim 121^{\circ}20'15''$ 及北緯 $24^{\circ}11'00''\sim 24^{\circ}11'30''$ 之間，介於畢祿山南麓與立霧溪上游之塔次基里溪之間，海拔 2300~2400 公尺，本研究沿用王穎等（1994）、黃正龍（1996）及林康酋（1999）於關原地區所設置之樣區，位於省 8 號公路（中部橫貫公路）116K 上下坡之 4 塊各約 1.5 公頃面積之林地（樣區 I、II、III、IV），每一樣區中設置 30 個巢箱，共計有 120 個巢箱，巢箱離地約 3 公尺，其間之距離約為 20~25 公尺，洞口皆朝南，巢箱規格為 14 x 15 x 20 公分，巢箱頂蓋可掀開，以便於觀察。由於前人所設置的巢箱部分已老舊腐壞，因此吾人在 2004 年 1 月於樣區中，原來 120 個巢箱之正下方重新設置 120 個新巢箱，新巢箱洞口依舊朝南，但新巢箱高度（ 274.5 ± 22.5 公分）比舊巢箱（ 312.1 ± 22.5 公分）略低，同一編號之新舊巢箱以“(n)”或“(o)”區別，例如：巢#116_(n)表編號第 116 號之新巢箱，巢#116_(o)表編號第 116 號之舊巢箱；另外在關原加油站對面的森林步道沿路設置 10 個新巢箱（樣區 A），在觀雲山莊周圍設置 17 個巢箱（樣區 B）。有效之舊巢箱數共計有 72 個，有效之新巢箱數共計有 147 個。

實驗地描述

樣區設置地點屬林務局木瓜林區管理處之經濟造林地，為立霧溪事業區之第 66 林斑地，樣區中主要樹種為樹齡已超過 30 年之台灣二葉松（*Pinus taiwanensis*），造林密度為 1965 株/公頃，平均覆蓋度為 $57\% \pm 7.1\%$ ，樹徑為 21.5 ± 5.0 公分（王穎等 1994），林中有少量之台灣紅榨槭（*Acer morrisonense*）、高山槭（*Quercus spinosa*）、褐毛柳（*Salix fulvopubescens*）及大葉溲疏（*Deutzia pulchra*）等灌喬木，林下則以五節芒（*Miscanthus sinensis*）和玉山箭竹（*Yushania niitakayamensis*）為主，夾雜零星之紅毛杜鵑（*Rhododendron rubropilosum*）、高

山薔薇 (*Rosa transmorrisonensis*) 及咬人貓 (*Urtica thunbergiana*)。另外，於觀雲山莊周圍與關原加油站對面之森林步道之林相亦為二葉松人造林。

研究期間於樣區中曾聽見或目擊之哺乳動物為台灣小鼯鼠 (*Belomys pearsoni kaleensis*)、條紋松鼠 (*Tamias swinhoi formosanus*)、赤腹松鼠 (*Callosciurus erythraeus roberti*)、山羌 (*Muntiacus reevesii micrurus*)、台灣獼猴 (*Macaca cyclopis*) 及台灣黑熊 (*Selenarctos thibetanus formosanus*)。在太魯閣國家公園高山地區動物資源基礎調查 (吳海英等 2004) 中，於鄰近之合歡山區亦記錄到黃喉貂 (*Martes flavigula chrysospila*)、華南鼬鼠 (*Mustela sibirica davidiana*) 及鼬獾 (*Melogale moschata subaurantiaca*) 等小型食肉目動物，雖然吾人在研究期間並未目擊到上述動物，然而在巢箱監測中，曾發現巢箱內有疑似華南鼬鼠 (*Mustela sibirica davidiana*) 之排遺及小型食蟲目哺乳動物之屍體。另外，於研究期間在樣區中亦目擊到高砂蛇 (*Elaphe mandarina takasago*)、臭青公 (*Elaphe carinata*) 及台灣赤煉蛇 (*Rhabophis tigrinus formosanus*) 等蛇類。

研究方法

繁殖概況及利用情形

吾人分別於 2004 年 2 月和 2005 年 1 月巡視樣區，將前年被鳥類使用繁殖的巢箱中之巢材清除，以便日後監測。鳥巢箱監測於在非繁殖季期間，每個月定時巡視樣區，檢查巢箱中是否有巢材或新鮮的鳥排遺出現，以確定是否有鳥即將利用巢箱進行繁殖。在繁殖季期間，每星期至少巡視一次樣區，檢查巢箱，檢查時以折疊式鋁梯爬至該處觀察，於表格（附錄一）中記錄親鳥築巢、產卵及雛鳥孵化、離巢日期，每巢窩卵數、雛數及成功離巢雛數，輔以數位相機拍照。並計算巢中第一隻孵出雛鳥和最後一隻孵出雛鳥之孵化間隔（Hatching spread, HS）。

錄影器材架設及資料收集

黃正龍(1996)將青背山雀雛鳥於育雛期中，日齡與其重要形值變化作整理：

以第一隻雛鳥孵出之當天的日齡記為第 0 天，雛鳥在日齡 5~6 天時翅之羽鞘 (shaft) 突出，7~8 日齡時尾羽之羽鞘突出且眼部之縫開始裂開，9~10 日齡時翅羽之毛開始自羽鞘突出，且眼睛已可張開，11~12 日齡時尾羽之毛自羽鞘突出，15~16 日齡時飛羽發育近完成。

由於本研究主要針對親鳥食物分配和雛鳥間之競爭作探討，因此著重在雛鳥日齡第 10 天之後到雛鳥離巢這段時間。本研究使用錄影機記錄雛鳥的乞食行為和親鳥的餵食行為。將小型監視器用魔鬼氈黏附在巢箱蓋內側，電線延伸連接至手提式 D8 (SONY TRV 340、TRV 740) 或 DV (SONY DCR-HC32) 錄影機，使用汽車電瓶作為電源，錄影機和電池放置在離巢箱 10 公尺以上的整理箱中，監視器和錄影機之架設多在親鳥開始孵卵後至育雛期早期 (~Day = 7) 這段時間中進行，使親鳥有足夠的時間適應小型監視器的存在，當親鳥已開始孵卵後，沒有一巢親鳥因為架設錄影器材而棄巢的。

錄影資料的收集自雛鳥孵化後第 11 天到雛鳥離巢，每隔一天錄影一次 (Day

= 11、13、15、17、19)，每天 0500-1800 hr，記錄親鳥餵食和雛鳥乞食的行為，之後將所錄的影帶轉進電腦後，使用繪聲繪影軟體（Ulead VideoStudio 7，友立公司），每秒分割成 30 格畫格，來進行行為分析。

親鳥和雛鳥的標記辨識

成鳥在雛鳥孵出後進行捕捉，捕捉方法為研究者在巢箱附近等待，待親鳥進巢後，以手抄網蓋住巢箱洞口後捕捉，捕獲個體以電子秤（JASEVER，單位為 g，有效數字至小數點以下一位）和電子游標尺（Mitutoyo，單位為 mm）測量體重（weight）、喙長（bill length）、全頭長（head length）、跗趾長（taesus length）、自然翼長（natural wing length）、尾長（tail length）、全身長（body length）、兩頰白斑的長寬（White spot）及腹部黑色縱帶寬度（Black belt），檢視是否有無孵卵斑發育。用鋁環、色環上標，並塗抹白色壓克力顏料在頭部，以便在巢箱中辨識親鳥性別，另外抽取 50ul 的血液以 DNA 作親緣關係鑑定。

雛鳥於孵化後第 7 至 9 天時，給予上 1~2 個色環，以不同顏色色環之組合作為錄影帶分析中雛鳥個體辨識的依據，並以電子秤予以秤重，之後於 Day = 11、13、15、17、19 時，再次秤重，於 Day = 11~13 時，給予雛鳥上鋁環，並拔雛鳥的羽鞘以進行 DNA 性別及親緣關係鑑定。

性別鑑定是藉由雄鳥和雌鳥性染色體之差異來進行判別，雄鳥為 ZZ，雌鳥為 ZW，利用膠體電泳所得的片段來判斷其性別（附錄二）；親緣關係鑑定則是比對親鳥和雛鳥的微衛星體基因座（polymorphic microsatellite loci）來判斷巢中是否有偶外交配子代（Wang et al. 2005; 王玫婷 2005, 附錄三）；兩者皆是由國立台灣師範大學 生命科學所 遺傳多樣性實驗室的王玫婷及羅文穗進行分析。

錄影帶資料取樣

研究初期針對一巢（巢#11_(n)）觀察親鳥整天餵食頻率，由雛鳥孵出後第 11

天至第 19 天，每隔一天進行一次全天的觀察 (Day = 11、13、15、17、19)，記錄雄鳥和雌鳥進巢餵食的頻率，然後比較全天觀察和每天只抽樣觀察 3 小時所記錄的餵食頻率是否有所差異。結果顯示：取樣所得到的雄鳥餵食頻率 (mean \pm 1 SE) 為 4.4 ± 0.36 (趟數/時)，雌鳥餵食頻率為 0.87 ± 0.36 (趟數/時)；實際全天觀察所得到的雄鳥餵食頻率為 4.03 ± 0.36 (趟數/時)，雌鳥餵食頻率為 0.77 ± 0.36 (趟數/時)，取樣和實際所觀察的餵食頻率之間沒有顯著差異 (ANOVA: $F = 0.417, P = 0.527$)，不同性別的親鳥餵食頻率有顯著差異 (ANOVA: $F = 88.474, P < 0.001$)，不同性別和不同資料來源之間沒有顯著交互作用 (ANOVA: $F = 0.142, P = 0.7117$)。

以上面初步的結果作為依據，之後的錄影帶資料分析採取從雛鳥孵出後第 11 天開始，至第 19 天，每隔一天抽樣 (Day = 11、13、15、17、19，共 5 天)，每天上午抽樣分析 1.5 小時，下午抽樣分析 1.5 小時，全天共 3 小時，抽樣的時段為逢機，避免只觀察到某些時段，而造成資料的偏差。

錄影帶資料分析

當親鳥餵食雛鳥時，往往不能一次成功，當親鳥餵入食物後，若雛鳥沒有即時將食物吞入，或是食物太大，雛鳥無法吞入，親鳥就會將食物取出，調整角度重新餵食，重新再餵食時，親鳥可能會餵食同一隻，或是不同隻雛鳥，以最後一次雛鳥確實吃到、吞入食物的該次餵食計為成功餵食，在成功餵食之前，親鳥嘗試的次數都算為嘗試餵食，影帶的資料分析都只針對成功餵食的那一次餵食進行分析。於每趟餵食事件中，記錄下面的變數至表格 (附錄四、五)：

親鳥：

- (1) 進出巢箱的時間。
- (2) 性別。
- (3) 親鳥進巢後位置：為親鳥進巢後踏到苔蘚巢材之位置。

- (4) 親鳥餵食前位置：為親鳥在巢杯邊緣靜止不動、要瞄準目標雛鳥，有餵食動作之前一畫格 (aiming phase)，親鳥所佔的位置 (Smith & Montgomerie 1991)。
- (5) 食物大小：以親鳥之喙長為度量單位，記錄親鳥啣回巢的食物相對於喙長之長及寬，再以長乘以寬代表食物大小。
- (6) 親鳥嘗試餵食次數。

雛鳥：

- (1) 餵食前雛鳥和親鳥間的距離 (Distance rank)：為親鳥餵食前，雛鳥與親鳥喙長間的距離，換算成相對距離之等級，最靠近親鳥的雛鳥記錄為”1”，依次下去為 2、3、...。
- (2) 乞食高度 (Height rank)：為雛鳥乞食時，個體間相對的高度，由 1=最高，依次下去為 2、3、...。
- (3) 乞食順序 (Start rank)：為雛鳥張嘴乞食之順序，由 1=最早，依次下去為 2、3、...。
- (4) 被餵食的雛鳥：為獲得食物的雛鳥個體。

雛鳥和親鳥間距離、乞食高度和乞食順序都皆為等級資料，只計算有乞食個體之等級 (如果有 4 隻雛鳥乞食，等級由 1-4；如果只有 3 隻雛鳥乞食，等級由 1-3)，若兩隻雛鳥的等級相同時 (如：同時張嘴乞食、和親鳥之距離相同或乞食時高度相當)，則取其平均數，兩隻皆記錄為”1.5”，之後的雛鳥則記錄為”3”，由於在每趟餵食中，張嘴乞食的雛數不同而很難做相互之比較，故將記錄到等級指標藉由公式 $rank' = (rank - 1) / (number\ that\ begged - 1)$ 標準化 (Smith & Montgomerie 1991; Teather 1992)，標準化後的等級 (rank') 介於 0~1 之間。並記錄雛鳥在親鳥餵食前的張嘴乞食次數，將雛鳥在每觀察時段中張嘴乞食的次數除以親鳥進巢的次數作為雛鳥的乞食百分比 (begging percentage)。

在親鳥位置分析上，將錄影機的螢幕劃分成 7 個區塊 (圖二)，中央為 1 個圓形巢杯，旁邊 6 個區塊 (方法類似 McRae et al. 1993; Kölliker et al. 1998)，每

個區域為 60°，將親鳥進巢的洞口之角度定為 0°，記錄每隻親鳥進巢後所站的區塊和餵食前時的區塊。

雛鳥體重排名 (Body size rank)

青背山雀雛鳥孵出的時間並不一致，因此雛鳥間的體重有相對的大小，為了檢測巢中雛鳥體重大小和乞食行為、獲得食物量上的關連，將每巢雛鳥依據當天的體重資料進行排名，1 為體重最重的個體，依次下去為 2、3...，若同時有兩隻雛鳥的體重相同，則取其等級的平均值，由於不同巢的雛數不同，無法互相比較，因此將體重排名等級由公式 $\text{rank}' = (\text{rank} - 1) / (\text{brood size} - 1)$ 標準化 (Smith & Montgomerie 1991; Teather 1992)，標準化後的等級 (rank') 介於 0~1 之間。

由於雛鳥體重在整個育雛期中為動態的變化，雛鳥間的體重排名並非持續穩定地維持至雛鳥離巢，因此在資料分析上以錄影當天所進行形值測量之體重轉換為該天錄影資料分析中的體重排名。在育雛期後期 (Day = 19)，巢中雛鳥可能因為人為的干擾而提早離巢，因此第 19 天的體重資料只有 2004 年的一巢有測量。另外，由於 2004 年為研究初期，雛鳥並非在錄影的當天都有秤重，因此在資料分析中，只去分析有進行秤重的天數。

雛鳥孵化順序 (Hatching order)

前期觀察 2 巢 (巢 #113_(o)、#116_(o)) 青背山雀雛鳥體重在育雛期中之變化，自雛鳥孵出後即給予雛鳥上標，發現雛鳥的孵化順序會反應在雛鳥的體重上，且這樣的差異至少可維持至雛鳥孵出後第 7~9 天 (圖三、圖四)，因此之後的分析中皆以雛鳥孵出後第 7~9 天的體重排名作為該巢雛鳥之孵化順序排名 (僅有一巢是以第 10 天的體重排名來作為孵化順序排名)，由於不同巢的雛數不同，因此將孵化順序排名同樣經由公式 $\text{rank}' = (\text{rank} - 1) / (\text{brood size} - 1)$ 標準化 (Smith & Montgomerie 1991; Teather 1992)，標準化後的等級 (rank') 介於 0~1 之間。

名詞定義

總餵食趟數 (trips): 於每觀察時段 (3hr) 中, 親鳥的總餵食趟數。

總餵食量 (quantity): 於每觀察時段 (3hr) 中, 親鳥啣回巢之總食物量。

親鳥對整巢餵食頻率 (trips/hr): 平均每小時親鳥進巢餵食之頻率。

親鳥對整巢餵食量 (quantity/hr) 平均每小時親鳥啣回巢之食物量。

親鳥對每隻雛鳥餵食頻率 (trips/hr*brood size): 平均每小時親鳥對每隻雛鳥的餵食頻率, 為親鳥對整巢餵食頻率除以巢中雛數

親鳥對每隻雛鳥餵食量 (quantity /hr*brood size): 平均每小時親鳥對每隻雛鳥之餵食食物量, 為親鳥對整巢餵食量除以巢中雛數。

雄鳥佔餵食趟數之百分比 (% of male trips): 雄鳥的總餵食趟數佔兩性親鳥總餵食趟數之百分比。

雄鳥佔餵食量之百分比 (% of male quantity): 雄鳥啣回巢之總食物量佔兩性親鳥啣回巢之總食物量之比例。

雛鳥總獲食次數 (fed times): 於每觀察時段 (3hr) 中, 雛鳥個體被親鳥餵食之總次數。

雛鳥總獲食量 (fed quantity): 於每觀察時段 (3hr) 中, 雛鳥個體獲得的總食物量。

雛鳥乞食成功百分比 (fed times/ begging times): 當雛鳥張嘴乞食時, 被親鳥餵食之機率, 為雛鳥總獲食次數除以雛鳥張嘴乞食次數。

雛鳥乞食獲食量 (fed quantity/ begging times): 當雛鳥張嘴乞食時, 平均可獲得之食物量, 為雛鳥總獲食量除以雛鳥張嘴乞食次數。

每趟雛鳥獲食百分比 (fed times/ trips): 當親鳥進巢時, 平均雛鳥被親鳥餵食之機率, 為雛鳥總獲食次數除以親鳥總餵食趟數。

每趟雛鳥獲食量 (fed quantity/ trips): 當親鳥進巢時, 平均雛鳥獲得之食物量, 為雛鳥總獲食量除以親鳥總餵食趟數。

食物大小 (fed quantity/ fed times)：平均雛鳥獲得親鳥餵食之食物大小，為雛鳥總獲食量除以雛鳥總獲食次數。

雄鳥佔雛鳥獲食次數之百分比 (% of male fed times)：為雛鳥個體所獲得到的餵食次數中，雄鳥所佔百分比，為雄鳥對該雛鳥餵食次數除以雛鳥總獲食次數。

雄鳥佔雛鳥獲食量之百分比 (% of male fed quantity)：為雛鳥個體所獲得到的食物量中，雄鳥所佔百分比，為雄鳥對該雛鳥餵食食物量除以雛鳥總獲食量。

資料分析

於每一分析項目中，先考慮每一個自變數 (X) 和應變數 (Y) 單獨的關係，作單回歸 (simple regression)，之後再同時考慮多個自變數和應變數的關係，作複回歸 (multiple regression)，並考慮因子之間的交互作用 (interaction)，當其不顯著時，將交互作用去除後，再進行一次分析。在同一巢中的雛鳥彼此之間並非互不關連，因此將巢加入回歸模式 (regression model) 中，以解釋不同巢之間的變異；在不同天中，資料的測量為同一個體，屬於重複測試之實驗設計 (repeated measure experimental design)，所以將每一雛鳥或親鳥個體亦放入回歸模式中，”個體”設置於 (Nested) ”巢”的下面。由於巢和雛鳥 (或親鳥) 個體之因子並非研究所要去進行探討的項目，為隨機因子 (random effect)，於每巢之雛數與每天中可進行分析之巢數亦不相同，資料並不均勻 (unbalance data)，故以 REML (Restricted Maximum Likelihood) 方法進行分析。得出之回歸模式後，再去檢測其殘差 (residual) 是否符合回歸的假設前提，若不符合則以 Box-Cox transformation 進行資料轉換，百分比的資料則先經 arcsin 轉換後才進行分析。內文之各項數值若為特別註明皆以平均值加減 1 個標準差 (mean \pm 1 SD) 表示。使用統計軟體 JMP 5.01 (SAS Institute Inc.) 進行運算分析。

在親鳥形值分析中，先檢測資料是否符合常態分佈，若符合常態分佈則使用 t-test 進行檢測，若不符合常態分佈，則使用 Mann-Whitney U test 檢測。

在檢測雛鳥性別和雛鳥體重間的關係時，只去分析同時有雄、雌性別雛鳥的巢，共 9 巢，其中包含 7 巢有進行錄影分析的巢和 2 巢有進行形值測量，但沒有分析錄影資料的巢（巢#56_(o)、91_(o)）。在檢測親緣關係和雛鳥體重間的關係時，則只去分析同時具有偶外交配子代和原生子代（within-pair offspring, WPO）且有形值測量資料的巢（共 4 巢）。因為研究中無法控制最早和最晚孵出雛鳥之性別和親緣關係，因此將雛鳥孵化順序放入回歸模式中控制住這個變因，再去看雛鳥性別或親緣關係對體重的影響程度。另外去檢測雛鳥性別（或親緣關係）和孵化順序間之關係，以雛鳥性別（或親緣關係）當作應變數，孵化順序作自變數，以邏輯回歸（logistic regression）進行分析。

在檢測育雛天數、孵化順序對雛鳥體重、雛鳥體重排名之影響的分析中，以得到較完整形值測量資料的 13 巢進行資料分析。其中包含有進行錄影的 11 巢和另外 2 巢有進行形值測量，但沒有分析錄影資料的巢（巢#56_(o)、91_(o)）。

在雛鳥乞食行為與親鳥餵食行為、親鳥餵食分配的資料分析，皆以有進行錄影觀察的 11 巢中，有秤重的天數來進行分析。在雛鳥乞食行為的分析中，以 4 個乞食行為指標（餵食前雛鳥和親鳥間距離、乞食高度、乞食順序、乞食百分比）當作應變數，考慮雛鳥體重排名、育雛天數、進巢之親鳥性別是否影響雛鳥乞食行為？由於每趟餵食之間會有所關連，故以每巢每天每隻雛鳥在該天觀察時段中乞食行為之平均值作為一個資料點進行資料分析，並以兩兩相關性檢測（pairwise correlation）去檢測四個雛鳥乞食行為指標間的相關性。

在親鳥餵食行為的分析上，以兩性親鳥每天總餵食趟數或總餵食量為一個資料點，親鳥性別、育雛天數、雛數作為自變數，去檢測不同性別的親鳥餵食頻率和餵食量是否有所不同？以及雄鳥佔餵食趟數（或餵食量）之百分比在育雛天數、雛數、雛鳥性別比、原生子代比例不同的巢中是否有所不同？其中，雛鳥性別比為巢中雄性雛數除以整巢雛數（% of male offspring = number of male offspring / brood size）；因為具有偶外交配子代的巢不多，為了計算上之方便，以原生子代相對於整巢雛數之比例來表示（% of WPO = number of WPO / brood

size)，當原生子代比例為 1，即代表巢中無偶外交配子代。

在親鳥的位置分析上，計算兩性親鳥進巢後位置和餵食前位置之平均角度及 95 %信賴區間 (confidence interval, CI)，並以 Rayleigh test 分別去檢測每一巢雄鳥和雌鳥進巢後位置和餵食前位置是否為固定的位置抑或是逢機地分佈於巢杯邊緣，再使用 Watson-William test 比較每一巢中親鳥進巢前的位置和餵食前的位置是否相同？雄鳥和雌鳥是否使用相同或不同的餵食位置？並去檢視兩位置之夾角是否大於 60° ，以得知兩位置間是否有足夠之差異可讓雛鳥進行巢中位置之選擇。

在親鳥餵食分配上，以每巢每天每隻雛鳥在該天觀察時段中的總獲食次數 (或總獲食量) 作為一個資料點，並將雄鳥和雌鳥分開分析，以雛鳥乞食行為指標、體重排名、育雛天數作為自變數，檢測在不同性別的親鳥進巢時，雛鳥的乞食行為是否會影響到親鳥的餵食與否？不同體重排名之雛鳥獲食次數 (或獲食量) 是否相同？平均每次獲得之食物大小是否相同？當應變數只考慮有張嘴乞食之雛鳥其獲食百分比 (或獲食量) 時，雛鳥乞食行為指標只去考慮餵食前雛鳥和親鳥間距離、乞食高度和乞食順序；當應變數是去考慮親鳥每趟進巢時，平均每隻雛鳥獲食百分比 (或獲食量) 時，因為雛鳥的乞食百分比會影響到獲食次數 (或獲食量) 的多寡，故將乞食百分比也加入回歸模式中。最後再將雛鳥獲得兩性親鳥之總獲食次數 (或總獲食量) 合計，去檢測不同體重之雛鳥在獲得餵食的總量上是否有所差異。

在雄鳥佔雛鳥獲食百分比之分析中，以雄鳥佔雛鳥獲食次數 (或獲食量) 之百分比作為應變數，以育雛天數、雛數、雛鳥性別比、原生子代比例及雄鳥佔餵食趟數 (或餵食量) 之百分比作為自變數，檢視不同體重排名的雛鳥獲得到的餵食中，雄鳥所佔百分比是否有所不同？以及在育雛天數、雛數、雛鳥性別比、原生子代比例以及雄鳥佔餵食趟數 (或餵食量) 之百分比不同的巢中，雄鳥佔不同體重排名雛鳥之獲食次數 (或獲食量) 之百分比是否有程度上的差異？

結 果

於 2004 年和 2005 年研究期間分別記錄到 7 巢和 11 巢青背山雀使用巢箱繁殖(表二)，其中有 4 對配偶重複使用巢箱繁殖，且有 2 對配偶在 2004 年至 2005 年都有使用巢箱繁殖之記錄，平均窩卵數為 5.722 ± 0.669 枚/巢，平均雛數為 4.667 ± 1.328 隻/巢。在 18 巢中，有 13 巢得到完整之秤重資料，用以進行形值資料之分析；有 11 巢進行了錄影資料收集，用於進行雛鳥乞食行為和親鳥食物分配之分析，由於有些巢在育雛過程為天敵所捕食，無法持續記錄，且於 2004 年研究期間，雛鳥並非都有持續性地秤重，因此僅以這 11 巢中有進行秤重的天數來進行分析，共 32 天(平均每巢分析 2.909 ± 1.375 天)，96 小時，1221 趟餵食，其中雄鳥 745 趟，雌鳥 476 趟。

A. 個體形值

a. 親鳥形值資料

2004~2005 年研究期間共捕獲 9 隻雄鳥，11 隻雌鳥，比較成鳥雄雌在形值上的差異(表三)，結果顯示除了在體長(male: 110.56 ± 4.67 公釐; female: 104.80 ± 5.10 公釐, $P = 0.020$)和黑帶寬(male: 21.33 ± 2.31 公釐; female: 18.68 ± 2.39 公釐, $P = 0.022$)這兩個項目中，雄鳥顯著高於雌鳥外，其餘形值特徵在不同性別的成鳥之間沒有顯著差異。在所捕獲到的雄鳥中，皆無孵卵斑發育，雌鳥則皆有發育完全之孵卵斑。

b. 雛鳥性別對雛鳥體重、孵化順序之影響

1. 雛鳥性別比

於 2004 年進行繁殖的 7 巢，28 隻雛鳥中，雄性雛鳥有 9 隻，雌性雛鳥有 19 隻，於 2005 年進行繁殖的 11 巢，56 隻雛鳥中，雄性雛鳥有 35 隻，雌性雛鳥有 21 隻，兩年合計雄性雛鳥為 44 隻，雌性雛鳥為 40 隻，雄雌比例近似 1:1。

2. 雛鳥體重與孵化順序

在同時有雄、雌性別雛鳥的巢中，雛鳥體重（表四）顯著受到育雛天數的影響，隨著育雛天數的增加，雛鳥體重逐漸上升（Day：coefficient = 0.292， $P < 0.001$ ），但隨著育雛天數的增加，雛鳥體重的增加率逐漸減小（Day*Day：coefficient = -0.067， $P < 0.001$ ）；雛鳥體重亦顯著受到雛鳥孵出順序的影響，越早孵出、排名等級越前的雛鳥體重越重（Hatching order：coefficient = -1.168， $P < 0.001$ ），以統計控制雛鳥孵出順序後，雛鳥性別對於體重無顯著影響（Offspring sex：coefficient = -0.030， $P = 0.827$ ）；在不同育雛天數中，雛鳥性別對體重之影響也沒有顯著差異（Offspring sex*Day：coefficient = 0.069， $P = 0.195$ ）。孵化順序和雛鳥性別間無顯著相關， $\ln(\text{Female} / \text{male}) = -0.768 + 1.554 * \text{Hatching order}$ （ $P = 0.123$ ）。

c. 雛鳥親緣關係對雛鳥體重、孵化順序之影響

1. 偶外交配子代比例

於 2004 年繁殖的 7 巢中（表五），有 3 巢（42.86 %）有偶外交配之行為，其中有兩巢皆為同一對雄雌配偶所繁殖，偶外交配子代佔總雛數的 10.71 %；於 2005 年繁殖的 11 巢中，有 2 巢（18.18 %）有偶外交配之行為，2 巢皆為同一對配偶所繁殖，偶外交配子代佔總雛數的 7.14 %。合併兩年的資料，於 18 巢中共有 5 巢（27.78 %）有偶外交配之行為，偶外交配子代佔總雛數的 8.33 %（圖五）。

2. 雛鳥體重與孵化順序

在有偶外交配子代的巢中，雛鳥體重（表六）顯著受到育雛天數的影響，隨著育雛天數的增加，雛鳥體重也逐漸上升（Day：coefficient = 0.503， $P < 0.001$ ），但隨著育雛天數的增加，雛鳥體重的增加率逐漸減小（Day*Day：coefficient = -0.078， $P < 0.001$ ）；雛鳥體重亦顯著受到雛鳥孵出順序的影響，越早孵出、排名等級越前的雛鳥體重越重（Hatching order：coefficient = -1.156， $P < 0.001$ ），以

統計控制雛鳥孵出順序後，親緣關係對於體重無顯著影響（Paternity：coefficient = -0.228， $P = 0.353$ ）；在不同育雛天數中，親緣關係對雛鳥體重之影響也無顯著差異（Paternity*Day：coefficient = -0.020， $P = 0.808$ ）。偶外交配子代並未顯著地較晚孵化， $\text{Ln}(\text{EPO} / \text{WPO}) = -3.214 + 3.075 * \text{Hatching order}$ ($P = 0.133$)。

因為雛鳥性別和親緣關係對於雛鳥體重無顯著影響，所以將同時有雄雌性別雛鳥的巢和單一性別雛鳥的巢合併，也將有偶外交配子代的巢和整巢皆為原生子代的巢合併分析。

d. 孵化順序、育雛天數對雛鳥體重之影響

1. 雛鳥孵化間隔

由於並非每巢都能觀察到第一隻孵出雛鳥和最後一隻孵出雛鳥其孵出時間，因此於此項分析中樣本數只有 5 巢，其中最早孵出雛鳥和最晚孵出雛鳥孵出時間相差 0.963 ± 0.372 天。

2. 雛鳥體重

雛鳥體重（表七）顯著受到不同育雛天數所影響，隨著育雛天數的增加，雛鳥體重也成逐漸上升（Day：coefficient = 0.274， $P < 0.001$ ），但育雛天數對於雛鳥體重的增加並非線性的，隨著育雛天數的增加，雛鳥體重的增加率逐漸減小（ Day^2 ：coefficient = -0.071， $P < 0.001$ ）；雛鳥體重亦顯著受到孵化順序所影響，越早孵出、排名等級越前的雛鳥體重顯著越重（Hatching order：coefficient = -1.038， $P < 0.001$ ），且在不同育雛天數中，孵化順序對體重的影響程度有所不同，越接近育雛後期，體重受到孵化順序的影響越小（Hatching order*Day：coefficient = 0.118， $P = 0.038$ ），Day = 11 時，孵化順序對體重影響的係數為 -1.379，Day = 19 時，孵化順序對體重影響的係數為 -0.435。

雛鳥體重於育雛期之變化如圖六，比較在巢中體重最重和最輕雛鳥於體重上

之差異（圖七），發現在不同育雛天數中，體重最重和最輕的個體相差約 1~2 公克，然而最重和最輕雛鳥體重之差距相對最輕雛鳥體重之比例，隨著育雛天數的增加而呈現逐漸減小之趨勢（圖八）。

3. 雛鳥體重排名

雛鳥體重排名（表七）為等級資料，經過標準化的動作，因此育雛天數對其無任何影響（Day、Day²： $P > 0.5$ ），但雛鳥體重排名仍顯著受到孵化順序所影響，越早孵出的雛鳥其體重排名通常也較前面（Hatching order：coefficient = 0.577， $P < 0.001$ ），且在不同育雛天數中，孵化順序對雛鳥體重排名的影響程度有所不同，越接近育雛後期，雛鳥體重排名受到孵化順序的影響越小（Hatching order*Day：coefficient = -0.072， $P < 0.001$ ），Day = 11 時，孵化順序對體重影響的係數為 0.785，Day = 19 時，孵化順序對體重影響的係數為 0.209。

B. 雛鳥乞食行為

a. 乞食行為指標間的相關性

檢測四個雛鳥乞食行為指標的兩兩相關性（表八），結果顯示雖然在乞食順序和乞食高度（ $r = 0.174$ ， $P = 0.001$ ）以及乞食順序和乞食百分比（ $r = -0.107$ ， $P = 0.05$ ）上到達顯著水準，但兩兩指標間之相關係數 r 值皆不高，表示四個雛鳥乞食行為指標在解釋雛鳥行為上未有很高的重疊程度，各有各的解釋能力。

b. 餵食前雛鳥和親鳥間距離

餵食前雛鳥和親鳥間距離（表九）不受育雛天數、進巢的親鳥性別、乞食雛鳥的體重排名所影響（Day, Parental sex, Body size rank： $P > 0.05$ ）；不同性別的親鳥進巢時，不同體重排名的雛鳥和親鳥間之距離無顯著差異（Parental sex*Body size rank：coefficient = -0.075， $P = 0.188$ ）；在不同育雛天數中，不同體重排名的

雛鳥之反應也無顯著差異 (Body size rank*Day : coefficient = -0.004 , $P = 0.767$)。

c. 乞食高度

雛鳥乞食時的高度 (表九) 不受育雛天數、進巢的親鳥性別、乞食雛鳥的體重排名所影響 (Day, Parental sex, Body size rank : $P > 0.05$) ; 不同性別的親鳥進巢時, 不同體重排名的雛鳥之乞食高度也無顯著差異 (Parental sex*Body size rank : coefficient = -0.049 , $P = 0.169$) ; 在不同育雛天數中, 不同體重排名的雛鳥之反應也無顯著差異 (Body size rank*Day : coefficient = 0.010 , $P = 0.218$)。

d. 乞食順序

雛鳥張嘴乞食順序 (表九) 不受育雛天數、進巢的親鳥性別所影響 (Day, Parental sex : $P > 0.05$) ; 但不同體重排名的雛鳥在乞食順序上有所不同, 體重較輕、排名較後的雛鳥較早張嘴乞食 (Body size rank : coefficient = -0.066 , $P = 0.016$) , 且不同性別的親鳥進巢時, 雛鳥體重排名對乞食順序的影響程度有顯著差異 (Parental sex*Body size rank : coefficient = -0.119 , $P = 0.006$) , 當雄鳥進巢時, 雛鳥體重排名對乞食順序的影響係數為-0.0065, 當雌鳥進巢時, 雛鳥體重排名對乞食順序的影響係數為-0.1255, 即表示在雌鳥進巢時, 體重較輕、排名較後的雛鳥會比體重較重、排名較前的雛鳥更早張嘴乞食; 在不同育雛天數中, 不同體重排名的雛鳥之乞食順序則無顯著差異 (Body size rank*Day : coefficient = 0.004 , $P = 0.687$)。

e. 乞食百分比

親鳥進巢時, 雛鳥張嘴乞食的比例 (表九) 不受育雛天數、進巢的親鳥性別、乞食雛鳥的體重排名所影響 (Day, Parental sex, Body size rank : $P > 0.05$) ; 不同性別的親鳥進巢時, 不同體重排名的雛鳥之張嘴乞食比例也無顯著差異 (Parental sex*Body size rank : coefficient = -0.088 , $P = 0.979$) ; 在不同育雛天數中, 不同

體重排名的雛鳥之反應也無顯著差異 (Body size rank*Day : coefficient = -0.548 , $P = 0.467$)。

C. 親鳥餵食行為

a. 嘗試餵食次數

隨著育雛天數之增加，親鳥於每趟進巢餵食時，嘗試餵食次數呈現逐漸減少之趨勢 (圖九)，且兩性親鳥皆呈現一致之趨勢。

b. 親鳥餵食頻率與餵食量

不論是在觀察時段中，親鳥的總餵食趟數、總餵食量、親鳥對整巢餵食頻率、親鳥對整巢餵食量都顯著受到親鳥性別和巢中雛數的影響 (表十、十一)，雄鳥的餵食頻率和餵食量皆顯著高於雌鳥 (Parental sex : coefficient < 0 , $P < 0.05$)，在雛數越多的巢中，親鳥餵食頻率也越高 (Brood size : coefficient > 0 , $P < 0.01$)。但將餵食頻率或餵食量除以整巢雛數後，親鳥對每隻雛鳥餵食頻率、親鳥對每隻雛鳥餵食量則只受到親鳥性別所影響 (表十、十一)，雄鳥的餵食頻率和餵食量仍顯著高於雌鳥 (Parental sex : coefficient < 0 , $P < 0.05$)，但在不同雛數的巢中則無顯著差異 (Brood size : $P > 0.05$)，在不同育雛天數中亦無顯著差異 (Day : $P > 0.05$)；在不同育雛天數中，兩性親鳥之反應也無顯著差異 (Parental*Day : $P > 0.05$)。

c. 雄鳥佔餵食趟數 (或餵食量) 之百分比

雄鳥佔餵食趟數之百分比 (表十二) 和雄鳥佔餵食量之百分比 (表十三) 在育雛天數、雛數、雛鳥性別比、原生子代比例不同的巢中皆無顯著差異 (Day、Brood size、% of male Offspring、% of WPO : $P > 0.05$)。

d. 親鳥餵食位置

檢視進行錄影觀察的 11 巢，不論是在雄鳥或雌鳥，其進巢後位置和餵食前位置多位於巢杯之左右兩側（圖十、十一），且為固定的位置（表十四），並非隨機分佈在巢杯邊緣（Rayleigh test, all $P < 0.001$ ），95 %信賴區間皆小於 60° 。當親鳥進巢後位置位於巢杯右側時（angle: 0° - 180° ），親鳥餵食前位置之角度皆大於或等於進巢後位置之角度（male: 9/9, female: 7/7），當親鳥進巢後位置位於巢杯左側時（angle: 180° - 360° ），親鳥進巢後位置之角度多小於餵食前位置之角度（male: 1/2, female: 4/4），表示親鳥進巢後多會略往巢內移動，才進行餵食。

檢視親鳥進巢後位置和餵食前位置是否有顯著差異（表十五），結果顯示，在雄鳥中，有 5/11 的巢有顯著差異（Watson-Williams test: $P < 0.05$ ），但在這 5 巢中，兩位置平均角度之夾角皆小於 60° ；在雌鳥中，有 9/11 的巢有顯著差異（Watson-Williams test: $P < 0.05$ ），但其中只有 2 巢的兩位置平均角度之夾角大於 60° （#116_(o)、#66_(o)），因此，雖然親鳥進巢後位置和餵食前位置會有所差異，但兩位置之夾角多小於 60° 。

檢視兩性親鳥在巢中之位置是否相同（表十五），結果顯示，在 9/11 巢中，雄鳥和雌鳥進巢後位置有顯著差異（Watson-Williams test: $P < 0.05$ ），但其中只有 2 巢（#113_(o)、#97_(o)）的兩位置平均角度之夾角大於 60° ；在 6/11 巢中，雄鳥和雌鳥餵食前為置有顯著差異（Watson-Williams test: $P < 0.05$ ），但其中只有 3 巢的兩位置平均角度之夾角大於 60° （#113_(o)、#97_(o)、#116_(n)）。

D. 親鳥餵食分配

a. 雛鳥乞食成功百分比與每趟雛鳥獲食百分比

不論是在雛鳥乞食成功百分比或每趟雛鳥獲食百分比（表十六）中，當雄鳥進巢時，和親鳥間的距離較近、乞食高度較高、較早張嘴乞食的雛鳥，被親鳥餵食之百分比比較高（Distance rank、Height rank、Start rank: coefficient < 0 , $P < 0.05$ ），

且在每趟雛鳥獲食百分比中，乞食百分比高之雛鳥被雄鳥餵食之百分比高（Begging percentage：coefficient = 0.23， $P < 0.001$ ）。不同體重排名的雛鳥被雄鳥餵食之百分比有顯著差異（Body size rank：coefficient < 0 ， $P < 0.05$ ），體重較重、排名等級較前的雛鳥被雄鳥餵食之百分比高，體重較輕、排名等級較後的雛鳥被雄鳥餵食之百分比低。育雛天數對雛鳥獲食百分比無顯著影響（Day： $P > 0.05$ ）；在不同育雛天數中，不同體重排名的雛鳥其獲食百分比也無顯著差異（Body size rank*Day： $P > 0.05$ ）。

當雌鳥進巢時，和親鳥間距離較近、乞食高度較高的雛鳥，被雌鳥餵食之百分比高（Distance rank、Height rank：coefficient < 0 ， $P < 0.05$ ），且在每趟雛鳥獲食百分比中，乞食百分比越高之雛鳥被雌鳥餵食之百分比越高（Begging percentage：coefficient = 0.3， $P < 0.001$ ），但雛鳥張嘴乞食之順序對於雛鳥被餵食與否無顯著影響（Start rank： $P > 0.05$ ）。相較於雄鳥而言，雌鳥傾向餵食體重較輕、排名等級較後的雛鳥，雖然在統計上未達到顯著（Body size rank：coefficient > 0 ， $P > 0.05$ ）。育雛天數對雛鳥獲食百分比無顯著影響（Day： $P > 0.05$ ）；在不同育雛天數中，不同體重排名的雛鳥其獲食百分比也無顯著差異（Body size rank*Day： $P > 0.05$ ）。

b. 雛鳥乞食獲食量與每趟雛鳥獲食量

雛鳥乞食獲食量和每趟雛鳥獲食量（表十六）皆經過 Box-Cox transformation $Y' = Y^{-2}$ ，所以係數之正負號在解釋上和一般解釋方向相反。不論是在雛鳥乞食獲食量或每趟雛鳥獲食量中，當雄鳥進巢時，和親鳥距離較近、乞食高度較高、較早張嘴乞食的雛鳥獲食量較高（Distance rank、Height rank、Start rank：coefficient > 0 ， $P < 0.05$ ），雖然在每趟雛鳥獲食量中，雛鳥張嘴乞食之順序在統計上未到達顯著（Start rank： $P = 0.104$ ）。雄鳥對於不同體重排名之雛鳥在食物分配上有所不同，體重較重、排名等級較前的雛鳥獲食量較高（Body size rank：coefficient > 0 ， $P < 0.01$ ）。育雛天數對雛鳥獲食量則無顯著影響（Day： $P > 0.05$ ）；在不同

育雛天數中，不同體重排名的雛鳥其獲食量也無顯著差異 (Body size rank*Day : $P > 0.05$)。

當雌鳥進巢時，和親鳥距離較近、乞食高度較高的雛鳥獲食量較高 (Distance rank、Height rank : coefficient > 0 , $P < 0.05$)，但雛鳥乞食順序對獲食量則無顯著影響 (Start rank : $P > 0.05$)。相較於雄鳥而言，雌鳥傾向給予體重較輕、排名等級較後之雛鳥較多的餵食，雖然在統計上未到達顯著 (Body size rank : coefficient < 0 , $P > 0.05$)。育雛天數對雛鳥獲食量則無顯著影響 (Day : $P > 0.05$)；在不同育雛天數中，不同體重排名的雛鳥其獲食量也無顯著差異 (Body size rank*Day : $P > 0.05$)。

c. 食物大小

不論是雄鳥或雌鳥進巢，不同體重排名之雛鳥在平均獲得到的食物大小上 (表十七) 皆無顯著差異 (Body size rank : $P > 0.05$)，表示兩性親鳥並不會將特別大或小的食物餵食給某一體重排名的雛鳥；育雛天數對於雛鳥獲得的食物大小無顯著影響 (Day : $P > 0.05$)；在不同育雛天數中，不同體重排名的雛鳥其獲得到的食物大小也無顯著差異 (Body size rank*Day : $P > 0.05$)。

d. 雛鳥總獲食次數與總獲食量

不論是在雛鳥總獲食次數或總獲食量上 (表十八)，雄鳥皆給予體重較重、排名等級較前的雛鳥較多的餵食 (Body size rank : coefficient < 0 , $P < 0.05$)，而雌鳥則傾向給予體重較輕、排名等級較後之雛鳥較多的餵食，雖然在統計上未到達顯著 (Body size rank : coefficient > 0 , $P > 0.05$)，但就雛鳥獲得兩性親鳥之總獲食次數或是總獲食量 (male + female) 而言，不同體重排名之雛鳥間並無顯著差異 (Body size rank : coefficient < 0 , $P > 0.05$)。

e. 雄鳥佔雛鳥獲食次數（或獲食量）之百分比

不論是在雄鳥佔雛鳥獲食次數之百分比（表十九）或雄鳥佔雛鳥獲食量之百分比（表二十）上，皆顯著受到雛鳥體重排名和雄鳥佔餵食趟數（或餵食量）之百分比的影響，體重較重、排名等級較前的雛鳥其獲食次數（或獲食量）中，雄鳥所佔的百分比顯著較高（Body size rank : coefficient < 0 , $P < 0.05$ ）；當雄鳥佔整巢的餵食趟數（或餵食量）之百分比較高時，雄鳥佔巢中雛鳥獲食次數（或獲食量）之百分比也顯著較高（% of male trips : coefficient = 1.097, $P < 0.001$; % of male quantity : coefficient = 1.052, $P < 0.001$ ）；育雛天數、雛數、雛鳥性別比、原生子代比例則無顯著影響（Day、Brood size、% of male offspring、% of WPO : $P > 0.05$ ）。在育雛天數、雛數、雛鳥性別比、原生子代比例、雄鳥佔餵食趟數（或餵食量）之百分比不同的巢中，雄鳥佔不同體重排名雛鳥之獲食次數（或獲食量）之百分比在程度上並無顯著差異（Body size rank*Day、Body size rank*Brood size、Body size rank*% of male offspring、Body size rank*% of WPO、Body size rank*% of male trips、Body size rank*% of male quantity : $P > 0.05$ ），亦即表示在育雛天數、雛數、雛鳥性別比、原生子代比例、雄鳥佔餵食趟數（或餵食量）之百分比不同的巢中，體重較大的雛鳥其獲食次數（或獲食量）中，雄鳥所佔的百分比都較高。

討 論

A. 個體形值

a. 雛鳥體重與孵化順序

許多雀型目的鳥類中，雌鳥多在產下最後一顆卵前就開始孵卵，雖然提早孵卵可以帶給親鳥一些利益，例如：提高孵化成功率，因為雌鳥若不進行孵卵，卵的發育能力會隨著時間而逐漸的下降（egg viability hypothesis, Arnold et al. 1987; Veiga 1992）；亦可使部分的雛鳥能提早離巢，減少停留在巢中被天敵捕食之風險（nest failure or predation hypothesis, Husseel 1985）。然而雛鳥孵化的不同步會造成雛鳥體重上有所差異，於大山雀和藍山雀（*Parus caeruleus*）中，最早和最晚孵出雛鳥平均約相差 1~2 天（Slagsvold et al. 1995; Amundsen & Slagsvold 1998; Oddie 2000），於本研究之青背山雀中，亦有相同之趨勢，最早和最晚孵出雛鳥平均相差 0.963 ± 0.372 天，雛鳥孵化順序會反應在雛鳥的體重上，越早孵出的雛鳥體重越重，但是孵化順序對體重之影響隨著育雛天數的增加而減少（表七）。於育雛期中，雛鳥體重之變化亦呈現相同趨勢，體重雖會隨著育雛天數的增加而逐漸增加，但體重增加率卻隨著育雛天數的增加而逐漸減少（表七）。黃正龍（1996）亦發現青背山雀雛鳥體重在雛鳥孵出後第 12~13 天到達高峰，之後體重變化趨於緩和，並伴隨著飛羽、尾羽之發育。因此推測於育雛中期後，雛鳥所獲得的能量不再著重於體重之增加，而在於羽毛之發育。

在所觀察記錄到的巢中（ $N=18$ ），除了遭遇劇烈環境之變化外（例如：2004 年 6 月 28 至 7 月 3 日敏督利颱風來襲，巢#103_(o)親鳥棄巢以致雛鳥死亡），未有雛鳥因為飢餓而死亡（brood reduction），且在不同雛數的巢中，親鳥每小時對每隻雛鳥餵食頻率和餵食量上皆無顯著差異（表十、十一），因此推測於研究期間環境資源充裕，親鳥可以去反應且滿足巢中雛鳥之乞食行為（莊美真 2006）。於本研究中，巢中體重最重和最輕之雛鳥在體重上之差距於不同育雛天數中介於 1~2 公克（圖七），然而這樣的差距相對於體重最輕雛鳥之比例則隨著育雛天數

的增加而逐漸減少（圖八），因此推測較晚孵出雛鳥之體重逐漸趕上較早孵出雛鳥之體重。在許多研究皆顯示：雛鳥離巢前之體重反應出離巢後之存活率（Magrath 1991），包括大山雀之研究（Perrins 1965; Garnett 1981; Smith et al. 1989; Tinbergen & Boerlijst 1990），因此推測於本研究之青背山雀族群中，不同步孵化之雛鳥於離巢前體重逐漸接近，使得雛鳥離巢後之存活率亦也相當。

b. 性別

雖然在青背山雀相近種之大山雀研究中指出（Lessells et al. 1998; Oddie 2000），大山雀成鳥體重為 18 公克，雄雌在體重上有明顯之性別二型性，雄鳥體重比雌鳥略重 5~7%，雄鳥之跗趾長和翼長比雌鳥略長 3.5~4%，不同性別雛鳥在體重上的差異於孵出第 5 天後即可偵測出，且雛鳥體重二型性在食物資源競爭激烈的環境中更為顯著（Oddie 2000）。然而本研究之青背山雀在體重上小於大山雀，成鳥體重約 12~13 公克，比較成鳥雄雌之形值特徵（表三）發現，雄鳥之平均體長和腹部的黑帶寬度顯著高於雌鳥（顏重威等 1996）；在平均體重上，雖然雄鳥高於雌鳥，但未到達顯著差異。不同性別之雛鳥在育雛期中無明顯之外部特徵，於體重上亦無顯著差異（表四），且雛鳥性別和孵化順序間也無顯著關連，並不會有某一性別雛鳥較早孵出，因此在本研究之青背山雀中，不論成鳥或雛鳥，在體重上皆無顯著的性別二型性存在。

c. 親緣關係

很多研究皆指出在山雀屬鳥類中普遍存在偶外交配之行為（附錄六）。大山雀偶外交配之比例介於 27.8~44.2%（Krokene et al. 1998; Lubjuhn et al. 1999a）；藍山雀偶外交配之比例介於 31~68%（Kempnaers et al. 1992; Krokene et al. 1998; Charmantier & Blondel 2003; Charmantier et al. 2004）；煤山雀偶外交配之比例介於 67~83.6%（Lubjuhn et al. 1999b; Dietrich 2004）。在本研究之青背山雀中，在 2004 研究期間所記錄到的 7 個巢中有 3 個巢有偶外交配之情形（42.86%），於

2005 年記錄到的 11 個巢中有 2 巢有偶外交配之情形 (18.18%)，合併兩年的資料，有偶外交配的巢佔總繁殖巢之 27.78%，和 大山雀偶外交配比例相近，略高於王玫婷 (2005) 於奧萬大森林遊樂區三年間所記錄到該地區青背山雀偶外交配之比例 (0 至 25%，平均為 18%)。

雖然在某些鳥種中，雛鳥之親緣關係是可預測的 (Riley et al. 1995; Cordero et al. 1999; Dunn et al. 1999)，但在某些鳥種中則無明顯趨勢，在大山雀和藍山雀之雛鳥中，原生子代和偶外交配子代在體重、跗趾長、生長速率和存活率上皆無顯著差異 (Krokene et al. 1998)。於本研究亦呈現相同結果，偶外交配子代並沒有顯著地較晚孵化，在體重上亦無顯著差異 (表六)。

B. 雛鳥乞食行為

晚熟型雛鳥獲得餵食的相對成功率決定於雛鳥將飢餓訊息傳達給親鳥的能力，以及雛鳥是否能和巢中其他雛鳥競爭接近親鳥所帶回巢的食物，近年來的研究認為：乞食行為可能是演化出具有這兩種功能 (Harper 1986; Smith & Montgomerie 1991)，激烈的乞食行為包含了視覺和聽覺方面，乞食的時間長短、先後順序、頻率、雛鳥在巢中的位置、高度等都有可能影響雛鳥獲得餵食與否。

多數研究皆認為雛鳥的乞食行為 (Ryden & Bengtsson 1980; Stamps et al. 1985, 1989; Ploger & Mock 1986; Smith & Montgomerie 1991; Teather 1992; Kölliker et al. 1998) 和在巢中相對於親鳥的位置會影響雛鳥獲得餵食的機率，較好的位置有利於雛鳥接近親鳥，雛鳥在巢中不同的位置會接受到不同數量的食物，並且雛鳥會去競爭巢中較好的位置 (Muller & Smith 1978; Ryden & Bengtsson 1980; Bengtsson & Ryden 1981; Gottlander 1987; Smith & Montgomerie 1991; McRae et al. 1993; Kacelnik et al. 1995; Kilner 1995; Cotton et al. 1996; Leonard & Horn 1996; Ostreiher 1997, 2001; Kölliker et al. 1998; Kölliker & Richner 2004)。本研究的結果顯示：當青背山雀親鳥啣食物回巢時，和親鳥距離較近、乞食時，脖

子伸得較高、張嘴乞食比例較高的雛鳥有較高的機率獲得餵食（表十六），這樣的結果和多數研究皆相似。但在雄鳥進巢時，較早張嘴乞食的雛鳥有較高的機率獲得餵食，在雌鳥進巢時，雛鳥的張嘴乞食順序則對於獲得餵食與否則無顯著影響。對於兩性親鳥在雛鳥乞食順序上之不同反應，可用親鳥在育雛期中時間分配來解釋，在青背山雀中，雄鳥的餵食頻率和餵食量皆高於雌鳥，雌鳥對巢中餵食的貢獻較低，但相對地會花費時間在巢中孵雛或整理巢材（黃正龍 1996），因此相較於雌鳥而言，雄鳥處於較“忙碌”的狀態，當雄鳥進巢時，會直接去選擇較早張嘴乞食之雛鳥，當雌鳥進巢時，雌鳥則可能有較多的時間去進行評估，故雛鳥張嘴乞食之順序並非影響雛鳥獲得餵食與否的重要因子。

一般而言，影響雛鳥乞食行為和在巢中位置最重要的形值特徵就是雛鳥在巢中的相對體型大小，體型大的雛鳥在競爭上通常可能會具有下面幾個優勢：（1）在乞食時能達到較高的高度；（2）一般而言，體型較大的雛鳥嘴巴張開寬度也相對較大，能提供親鳥一個較大的目標去餵食；（3）體型較大的雛鳥較容易獨占巢中親鳥所偏好的餵食位置來獲得較多的食物。但也有一些研究指出，體重較輕、較晚孵出的雛鳥會更激烈地乞食（Ryden & Bengtsson 1980, Bengtsson & Ryden 1981; Reed 1981; Fujioka 1985; Drummond et al. 1986; Gottlander 1987; Price & Ydenbeng 1995），來增加自己被餵食的機率，雖然最後它們的獲食量可能還是比體重較重的雛鳥低。本研究結果顯示：不同體重排名之雛鳥在餵食前和親鳥間距離、乞食高度、乞食百分比上並無顯著差異（表九），因此推測在青背山雀中在不同體重排名之雛鳥在體重上差異（1~2 公克）並不會造成雛鳥在位置競爭或高度展現能力上之差異，體重較重的雛鳥並不會去獨佔和親鳥距離較近的位置來獲得餵食，在乞食時也不會展現較高的高度。

在一些研究中指出，雛鳥的乞食行為會受到經驗之影響。Kölliker et al. (1998) 於大山雀之研究中，兩性親鳥的餵食頻率相似，所啣回巢的食物大小也相當，但雄鳥在餵食雛鳥前所花費在評估餵給哪一隻雛鳥的時間較長，被雄鳥所餵食的雛鳥通常也比被雌鳥所餵食的雛鳥有更高的乞食強度，因此認為雄鳥對雛鳥而言是

較昂貴的食物來源，需要花費較高的乞食代價才能獲得餵食，實驗操作造成雛鳥的不同的飢飽程度後，禁食雛鳥（food-deprived）會去接近雌鳥，以人為餵食予以餵飽的雛鳥（fed）則後退或被別的雛鳥取代，但禁食雛鳥卻不會接近雄鳥。本研究中，雖然沒有進行雛鳥飢餓程度的實驗操作，但在親鳥對整巢餵食頻率和餵食量上皆是雄鳥高於雌鳥（表十、十一），平均親鳥所啣回巢之食物大小亦是雄鳥大於雌鳥（莊美真 2006），在分析中以統計控制住雛鳥乞食行為之影響後，雄鳥給予體重較重的雛鳥較多的餵食，雌鳥相對地給予體重較輕的雛鳥較多的餵食，雖然於統計上未到顯著（表十六），因此推測兩性親鳥對於不同體重雛鳥可能有選擇性餵食之行為，而其可能也造成雛鳥在乞食行為之獲益和代價間的取捨（trade-off），對體重較重的雛鳥而言，雄鳥可能是較佳的食物來源，雌鳥則是較差的食物來源，然對體重較輕的雛鳥而言，兩性親鳥可能皆是較佳的食物來源（雖然雄鳥並不偏好餵食較小的雛鳥，但雄鳥的餵食頻率和食物大小亦使其也是一個很好的食物來源），個人觀察雄鳥在進巢前，多會伴隨著小聲的叫聲，然而雌鳥進巢前則較少有叫聲，因此推測雛鳥可能可藉由親鳥進巢前的行為來判斷是雄鳥或雌鳥進巢，當雄鳥進巢時，不同體重之雛鳥可能皆會努力乞食以期望獲得餵食，但當雌鳥進巢時，體重較輕的雛鳥可能會相對地比體重較重的雛鳥更早張嘴乞食以期望獲得餵食，儘管在雌鳥進巢時，雛鳥乞食順序並不會影響到食物的獲得與否。

C. 親鳥餵食行為

當親鳥進巢後，親鳥要將食物成功餵入雛鳥嘴中所需的餵食次數，隨著育雛天數的增加而逐漸遞減，且雄鳥和雌鳥都有相同的趨勢（圖九）。這樣結果和 Bengtsson & Ryden（1981）於大山雀和黑鶇（*Turdus merula*）之研究中所觀察到的行為相似，推測是受到雛鳥感官發育所影響。於本研究中，隨著育雛天數的增加，雛鳥的眼睛逐漸可以完全張開，對於外界訊息的刺激越來越敏銳，於實際觀

察中，在雛鳥孵出第 13 天後，當親鳥餵食時，若喙在親鳥嘴中的食物接近乞食中雛鳥的嘴巴時，雛鳥會主動去咬住食物的一端，而非完全被動地等待依賴親鳥將食物餵入嘴中；在育雛第 15 天後，出現有非被餵食雛鳥主動去咬住已獲得餵食雛鳥嘴中的食物，進行搶奪行為，但搶奪行為和實際搶奪成功之情形的出現頻度都不高。另外，雛鳥對於巢外訊息刺激也越來敏感，個人觀察於在育雛第 14 天後，親鳥未進巢前，雛鳥可由親鳥進巢前，親鳥（通常多是雄鳥）進巢前的叫聲或樹枝的振動來得知親鳥已在巢附近，並且在親鳥進巢前就已開始乞食；巢 #11_(n)和巢 #116_(n)在育雛第 17~19 天時，雛鳥甚至會跳出巢杯外，直接在洞口入口處乞食，而親鳥（多半是雄鳥）則直接在洞口餵食，之後再跳入巢中看雛鳥是否有排糞囊或是餵食完後直接出巢。在大山雀和歐洲八哥（*Sturnus vulgaris*）之研究中（Bengtsson & Ryden 1981; Kacelnik et al.1995）亦發現：於雛鳥離巢前的最後階段中，雛鳥間競爭會更惡化，巢中的某一雛鳥會將它的頭擋住洞口或跳到洞口（通常為體重較重之雛鳥），等候等後親鳥回巢，所以巢中其他雛鳥的乞食行為對於獲得餵食與否就沒有直接之影響，親鳥只能有極少的選擇，不過親鳥還是去餵食給那唯一從巢中伸出的嘴巴，而使得親鳥可能違背了對整巢雛鳥的最適選擇，然於本研究之青背山雀中，並未觀察到這樣極端行為之出現。

在大山雀的研究中（Kölliker et al. 1998; Kölliker & Richner 2004）發現大山雀親鳥會進到巢中，由巢的後方來餵食雛鳥，且兩性親鳥會使用不同但可預測的位置來進行餵食，並會互相調整其餵食位置。於本研究之青背山雀中，兩性親鳥進巢後位置與餵食前位置雖具高度可預測性（表十四），親鳥進巢後亦會略往巢箱內移動後才進行餵食，然而親鳥餵食前位置多位在巢杯的左右兩側而非在巢杯的後方（圖十、十一）。於所觀察的 11 巢中，僅有 2 巢（#113_(o)、#97_(o)）其兩性親鳥進巢後位置有顯著差異且夾角大於 60°，僅有 3 巢其兩性親鳥餵食前位置有顯著差異且夾角大於 60°，而在這 3 巢中，有 2 巢（#113_(o)、#97_(o)）為同一對雄雌配偶所繁殖。個人觀察該對雄雌配偶於 2004-2005 年研究期間所繁殖的另外兩巢（2004：#103_(o)；2005：#91_(o)）中，兩性親鳥餵食前位置亦多相似。因此推測

在青背山雀中，親鳥進巢後位置和餵食前位置可能和該親鳥之習性、築巢時，巢杯位於巢箱中之相對位置及巢箱前之樹枝空間分佈有關，然兩性親鳥並不會刻意選擇使用不同的位置來餵食雛鳥。

D. 親鳥餵食分配

不論是對雄鳥或雌鳥而言，選擇性地餵食需要耗費時間尋找某一雛鳥個體 (Stamps et al. 1985; Krebs et al. 1999)，因而和尋找食物或耗費在其他活動上有所取捨 (Wittenberger 1982)。另外，去判斷雛鳥的營養狀態並正確地將食物均勻地分配是耗能的，特別是雛鳥可能會拒絕給予正確的資訊或扭曲資訊。在雀形目之小型鳥類中，由於親鳥的體型和鳥喙大小限制了每次可啣回巢的食物大小，因此相較於一次可啣回大量多個食物的鳥種而言，小型鳥需要以高餵食頻率來滿足雛鳥的需求，若親鳥在餵食時要去辨識雛鳥，則會耗費更多時間，因此親鳥多採取妥協的方式 (Park & Macnair 1979; Parker 1985) 去餵食距離最近、乞食強度最強的雛鳥，而大多數的研究亦是支持這種自由放任 (*laissez-faire*) 的模式 (Lockie 1955; Ryden & Bengtsson 1980; Bengtsson & Ryden 1981, 1983; Reed 1981; Horsfall 1984; McRae et al. 1993; Osomo & Drummond 1995; Price & Ydenberg 1995)。然而自由放任的方式可能會造成雛鳥間食物分配的不均，較年長、體型較大的雛鳥比體型較小的雛鳥獲得多食物，且成長率也較高。

然而在一些鳥種中，亦發現親鳥有主動選擇餵食之行為 (Stamps et al. 1985, 1989; Gottlander 1987; Leonard & Lorn 1996; Krebs et al. 1999; Krebs & Magrath 2000)，包括在山雀科鳥類 (Bengtsson & Ryden 1981; Sasvari 1990; Slagsvold et al. 1994)。在本研究中，不同體重之雛鳥在乞食時，和親鳥間距離、乞食高度及乞食百分比上皆無顯著差異 (表八)，雖然體重較輕的雛鳥在雌鳥進巢時會較早張嘴乞食，但雛鳥張嘴乞食的順序並不影響雌鳥的餵食選擇，因此預期在不同性別的親鳥進巢時，不同體重之雛鳥其獲食次數和獲食量應該相同，但

結果顯示不論是在雛鳥乞食成功百分比、雛鳥乞食獲食量、每趟雛鳥獲食百分比、每趟雛鳥獲食量(表十六)中：當雄鳥進巢時，體重較重的雛鳥獲食次數(或獲食量)較高，當雌鳥進巢時，體重較輕的雛鳥被親鳥獲食次數(或獲食量)較高，但未到達顯著差異；兩性親鳥皆不會選擇性地將某一特定大小之食物餵食給特定體重的雛鳥；但就雛鳥總獲食次數(或總獲食量)而言(表十八)，不同體重之雛鳥間無顯著差異。因此推測青背山雀親鳥除了依據雛鳥乞食行為之強弱來進行食物分配外，親鳥可能有選擇性餵食之行為，且兩性親鳥對不同體重之雛鳥的餵食選擇不同，雄鳥傾向餵食給體重較重之雛鳥，雌鳥則相對地傾向餵食給體重較輕之雛鳥。對於兩性親鳥對雛鳥食物分配之差異，吾人依據 Slagsvold(1997)所提出的各假說(表一)進行討論：

a. 子代性別假說 (The offspring sex hypothesis)

雖然在大山雀中，雄性子代的擴散距離確實較雌性子代的擴散距離來得近 (Smith et al. 1989)，且在一些鳥種中，例如：紅翅黑鸚 (*Agelaius phoeniceus*)，雄性子代的體型大於雌性子代，而雄鳥會比雌鳥給予體重較輕的雛鳥更多的照顧 (Westnest et al. 1995)，支持這個假說。然而於本研究之青背山雀中，不同性別雛鳥並無明顯的外部特徵，在體重上亦無顯著的雌雄二型性存在，並不符合假說之前提，且若以體重平均值來看，雄性雛鳥的體重高於雌性雛鳥，依據假說之推測雄鳥應會給予體重較輕的雛鳥較多的照顧，但研究結果顯示：雄鳥較常餵食體重較重的雛鳥(表十六、十八)，和假說之預期(1)相反；且在不同雛鳥性別比例的巢中，雄鳥佔不同體重雛鳥之獲食次數(或獲食量)之百分比在程度上並無顯著差異(表十九、二十)，不符合假說之預期(3)。

Lessells et al. (1998) 以人為操作方式改變大山雀巢中雛鳥之性別比，檢視親鳥對雛鳥的餵食頻率，結果顯示在不同性別比例的巢中，雄鳥對整巢的餵食頻率和佔整巢的餵食趟數之百分比皆無顯著差異，且皆顯著高於雌鳥。本研究亦得到相似的結果，不論是在觀察時段中親鳥的總餵食次數、總餵食量、親鳥對整巢

餵食頻率、親鳥對整巢餵食量、親鳥對每隻雛鳥餵食頻率及親鳥對每隻雛鳥餵食量皆為雄鳥高於雌鳥（表十、十一），且在不同雛鳥性別比的巢中，雄鳥佔餵食趟數（或餵食量）之百分比亦無顯著差異（表十二、十三），而這樣的結果也不符合假說之預期（2）。

b. 戴綠帽假說（The cuckoldry hypothesis）

在偶外交配發生頻率高的地區中，雄鳥可能採取兩種方式來避免投資在無親緣關係的子代，當雄鳥對巢中雛鳥之親緣關係有所存疑時，（1）雄鳥可能會減少對整巢的餵食頻率或餵食量；（2）偶外交配子代可能為較晚孵出、體重較輕的雛鳥，因此雄鳥可能傾向去餵食體重較重的雛鳥（Westneat & Sherman 1993）。目前大部分研究多著重於前者之探討，並有一些研究支持這樣的理論，Wright & Cotton（1994）在歐洲八哥之研究中，以人為方式把已受精的雌鳥關在另一隻雄鳥旁，並讓它的配偶雄鳥看見這一幕，之後它的配偶雄鳥會減少餵食頻率，並增加鳴唱的次數以吸引別的雌鳥；在另外兩種鳥種：東藍鸚（*Sialia sialis*）和雙色樹燕之研究（Kempnaers et al. 1998）中，於產卵期早晨，人為移除受精之雌鳥，當雌鳥再次出現於雄鳥面前時，雄鳥會增加和雌鳥的交配次數，但雄鳥對整巢的餵食頻率則不會減少。但另有研究顯示雄鳥佔整巢的餵食趟數之百分比和巢中偶外交配子代比例無顯著相關，亦即在有偶外交配子代的巢中，雄鳥佔整巢的餵食趟數之百分比並未顯著較低（Peterson et al. 2001），在本研究中，亦也得到相似的結果（表十二、十三），不符合假說之預期（2）。

較少研究著重於後者，於本研究中，偶外交配子代並未顯著地較晚孵化，在體重上也未顯著地較輕（表六），和假說之前提並不符合。另外，在不同原生子代比例的巢中，雄鳥佔不同體重雛鳥之獲食次數（或獲食量）之百分比在程度上並無顯著差異（表十九、二十），即便在整巢皆為原生子代的巢中，體重較重的雛鳥其獲食次數（或獲食量）上，雄鳥所佔的百分比都較高，不符合假說之預期（3）。在目前已有的其他研究中，也都不支持這個假說（Westneat et al. 1995；

Peterson 2001; Wittingham et al. 2003)。因此，推測在實際野外環境中，雄鳥或許無法和人為操作實驗一般，可透過雌鳥的行為或活動來瞭解巢中是否有偶外交配的子代，且原生子代和偶外交配子代在體重上並無顯著差異，因此雄鳥無法藉由雌鳥體重去偵測並且避免餵食到和自己在遺傳上不相關之子代。

c. 最佳瞭解假說 (The best knowledge hypothesis)

在許多鳥種中，孵卵和孵雛之工作皆是由雌鳥來進行的，在青背山雀中亦是如此。野外捕捉成鳥後，發現只有雌鳥身上有發育完全的孵卵斑；在本研究之錄影觀察中，雄鳥除了啣食物進巢餵食外，並不會特別在巢中停留；黃正龍 (1996) 研究中亦指出：在不同育雛期中，雌鳥待在巢中的時間皆遠高於雄鳥。雖然本研究主要針對孵出第 11 天以後的雛鳥進行觀察，在這段時間中，雛鳥已長出羽鞘，羽鞘之毛亦開始突出，已有基本的保暖能力，不需完全仰賴雌鳥來保暖，因此雌鳥待在巢中的時間越來越短，個人觀察於雛鳥孵出第 15 天後，於白天中雌鳥幾乎不太會進行孵雛之工作，往往是啣食物進巢餵食雛鳥後就直接出巢，抑或整理一下巢材就出巢，很少長時間待在巢中，但於夜間雌鳥仍會回巢替雛鳥保暖，在有些巢中甚至會持續至第 19 天。因此推測於本研究之青背山雀中，雌鳥確實比雄鳥有較多的時間待在巢中以瞭解雛鳥實際的狀況，然而此假說雖可以解釋為何雌鳥相較於雄鳥下，對體重較輕的雛鳥有較多的照顧，但卻無法說明為何雄鳥會選擇性地去餵食體重較重的雛鳥？

d. 手足競爭假說 (The sibling rivalry hypothesis) 與親鳥接近假說 (The parental approaching hypothesis)

Slagsvold (1997) 提出手足競爭假說和親鳥接近假說來解釋不同種間及同種不同巢中，兩性親鳥食物分配模式之變異，認為兩性親鳥對雛鳥食物分配之差異為親鳥在巢中餵食位置之差異及雛鳥間競爭所造成的，當兩性親鳥在巢中所佔的位置、餵食頻率 (或餵食量) 以及環境資源的多寡改變時，兩性親鳥對雛鳥之食

物分配模式也會有所不同。於本研究中，當雄雌鳥進巢時，和親鳥距離較近的雛鳥獲食百分比和獲食量皆顯著較高（表十六），符合假說之前提（2）；且雄鳥在餵食頻率和餵食量上皆顯著高於雌鳥（表十、十一），因此對雛鳥而言，雄鳥應是較有價值之食物來源，符合假說之前提（3）；然而雄雌鳥進巢後位置和餵食前位置雖具高度的可預測性（表十四），但於 11 巢中僅有 3 巢之兩性親鳥餵食前位置有顯著差異，且夾角大於 60° （表十五），僅部分符合假說之前提（4）；不同體重雛鳥在乞食時和親鳥間的距離並無顯著差異，且不同性別的親鳥進巢時，不同體重雛鳥之反應也無顯著差異（表九），不符合假說之前提（5）。

兩個假說皆預期當雄鳥佔整巢的餵食趟數（或餵食量）之百分比比較高時，體重較重的雛鳥對雄鳥之依賴程度也會較高，因此在雄鳥佔整巢餵食趟數（或餵食量）之百分比不同的巢中，雄鳥佔不同體重雛鳥之獲食趟數（或獲食量）之百分比也會有所不同。然而在本研究中，雄鳥佔不同體重雛鳥之獲食次數（或獲食量）之百分比並不隨著雄鳥佔餵食趟數（或餵食量）之百分比而有程度上之差異（表十九、二十），不符合假說預期。

e. 生活史取捨假說（The life history trade-off hypothesis）

在許多雀型目的鳥類中（Breitwisch 1989），包括山雀科鳥類（Dhondt 1986; Kempenaers et al. 1992），雄鳥比雌鳥有較長的年齡，因此預期相較於雄鳥而言，雌鳥可能會傾向投資於現在的繁殖中，給予體重較輕的雛鳥較多的餵食，而雄鳥則傾向投資於未來的繁殖中，給予體重較重的雛鳥較多的餵食。本研究結果顯示：當雄鳥進巢時，體重較重的雛鳥其獲食百分比（或獲食量）較高，當雌鳥進巢時，體重較輕的雛鳥其或食百分比（或獲食量）較高，雖然在統計上未到達顯著（表十六、十八），與假說之預期相符合。

於一些山雀科鳥類之研究亦支持此假說，在藍山雀中，雄鳥較常去餵食體重較重的雛鳥，雌鳥較常去餵食體重較輕的雛鳥（Slagsvold et al. 1994），因此推測雄鳥負責去照顧體重較重的雛鳥，雌鳥則負責照顧體重較輕的雛鳥，以人為操作

藍山雀巢中雛鳥之孵化 (Slagsvold et al. 1994)，產生相較於自然狀況 (HS = 1~2 Days) 下，同步孵化 (synchronous) 的巢 (HS < 1 Days) 和不同步孵化 (asynchronous) 的巢 (HS > 2 Days)，在不同步孵化的巢中，體重最重之雛鳥之體重顯著高於同步孵化之巢中最重雛鳥之體重，因此在不同步孵化的巢中，於雛鳥離巢後，雄鳥所需要再給予雛鳥的投資較少，雄鳥隔年之存活率顯著較高，且雄鳥隔年之存活率和離巢前最重雛鳥之體重呈顯著正相關；相反的，雌鳥則傾向去增加它的投資以保住最後孵出之雛鳥，而這往往會減低雌鳥之存活率，因此在不同步孵化之巢中，雌鳥隔年之存活率顯著較低於同步孵化之巢，且當雛鳥的死亡率越高時，雌鳥之隔年存活率也越低。

Slagsvold & Lifjeld (1990) 以人為方式分別將 3 種山雀 (大山雀、藍山雀和煤山雀) 之雄鳥或雌鳥於孵卵期時去除部分尾羽和飛羽 (handicap)，造成飛行上之不便。相較於對照組，去羽的雌鳥於雛鳥離巢時體重顯著減少，並無換羽現象，去羽的雄鳥於雛鳥離巢時體重並無顯著減少，並會提早換羽；另外，當它們的配偶被去羽時，兩性親鳥都只些微增加其繁殖投資。由於換羽是一個耗能的過程，和繁殖投資能量上有所衝突 (Orell & Ojanen 1980)，因此推測去羽的雄鳥會傾向提早換羽並減少對現在繁殖之投資，去羽的雌鳥則會傾向增加對現在繁殖之投資而造成體重減少，體重的減少亦會造成雌鳥隔年之存活率降低 (Nur 1984)，當兩性親鳥被去羽時，對於現在繁殖之投資意願會有所不同，這樣的結果亦支持此假說。

於本研究中，兩性親鳥對不同體重之雛鳥餵食分配差異之原因，生活史取捨假說能給予較適當之解釋，雖然本研究並未實際地去檢測青背山雀兩性親鳥之存活年齡與存活率，為後續研究所需努力之處，然而在巢箱的調查監測中，曾發現在進行孵卵之青背山雀雌鳥於巢箱中被天敵捕食之殘骸，另外在研究錄影期間，亦也記錄到 1 次小型食肉目動物及 2 次臭青公進到巢中捕食雛鳥之畫面，因此推測於孵卵和孵雛之工作可能增加雌鳥被天敵所捕食之風險，而導致存活率較低。而生活史取捨假說亦可去解釋在同樣區之煤山雀巢中，當部分雛鳥離巢後，為何

雌鳥負責巢中剩下雛鳥之餵食，而雄鳥則不再進巢餵食（附錄七）。另外，雖然於本研究中，巢中最重和最輕雛鳥體重之差距相對於體重最輕雛鳥之比例隨著育雛期的增加而逐漸減小（圖八），然而體重較重之雛鳥其羽毛之發育亦較完整，叫聲或許也有所不同，因此親鳥可能依然可依據雛鳥形值作餵食上之選擇。

於本研究之青背山雀中，親鳥除了依據雛鳥的乞食行為來進行食物之分配外，兩性親鳥對於不同體重之雛鳥亦有所選擇，親鳥採取兩者兼具之方式，一方面可將資源投資於乞食強度較強、較飢餓的雛鳥上；另一方面，兩性親鳥本身亦對現在繁殖與未來繁殖上而有不同的考量。另外，兩性親鳥於育雛期後期對於不同體重雛鳥之餵食選擇亦可能是當雛鳥離巢後，分巢（brood division）的開始，在大山雀和藍山雀之研究中亦支持這樣的推測（Bengtsson & Ryden 1981; Slagsvold et al. 1995）。

參考文獻

- Amundsen, T. & Slagsvold, T.** 1998. Hatching asynchrony in great tits: a bet-hedging strategy? *Ecology*, **79**, 295-304.
- Arnold, T. W., Rohwer, F. C. & Armstrong, T.** 1987. Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. *American Naturalist*, **130**, 643-653.
- Bengtsson, H. & Ryden, O.** 1981. Development of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **56**, 255-272.
- Bengtsson, H. & Ryden, O.** 1983. Parental feeding rate in relation to begging behaviour in asynchronously hatched broods of the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **12**, 243-251.
- Braun, B. M. & Hunt, G. L. Jr.** 1983. Brood reduction in Black-Legged Kittiwakes. *Auk*, **100**, 469-476.
- Breitwisch, R.** 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology*, **6**, 1-50.
- Bryant, D. M.** 1978. Establishment of weight hierarchies in the broods of house martins *Delichon urbica*. *Ibis*, **120**, 16-26.
- Charmantier, A. & Blondel, J.** 2003. A contrast in extra-pair paternity levels on mainland and island populations of Mediterranean blue tits. *Ethology*, **109**, 351-363.
- Charmantier, A. & Blondel, J., Perret, P. & Lambrechts, M. M.** 2004. Do extra-pair paternities provide genetic benefits for female blue tits *Parus caeruleus*? *Journal of Avian Biology*, **35**, 524-532.
- Cordero, P. J., Wetton, J. H. & Parjijn, D. T.** 1999. Within-clutch patterns of egg

- viability and paternity in the house sparrows. *Journal of Avian Biology*, **30**, 103-107.
- Cotton, P., Kacelink, A. & Weight, J.** 1996. Chick begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony. *American Naturalist*, **153**, 412-420.
- Dietrich, V., Schmoll, T., Winkel, W., Epplen, J. T. & Lubjuhn, T.** 2004. Pair identity: an important factor concerning variation in extra-pair paternity in the coal tit (*Parus ater*). *Behaviour*, **141**, 817-835.
- Dhondt, A. A.** 1986. Reproduction and survival of polygynous and monogamous Blue Tit *Parus caeruleus*. *Ibis*, **129**, 327-334.
- Drummond, H., Gonzalez, E. & Osorno, J. L.** 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 365-372.
- Dunn, P. O., Afton, A. D. & Allisaukas, R. T.** 1999. Forced copulation results in few extrapair fertilizations in Ross's and lesser snow geese. *Animal Behaviour*, **57**, 1071-1081.
- 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.
- Fujioka, M.** 1985. Sibling competition and siblicide in asynchronously-hatching broods of the cattle egret *Bubulcus ibis*. *Animal Behaviour*, **33**, 1218-1242.
- Garnett, M. C.** 1981. Body size, its heritability and influence on juvenile survival among Great Tits, *Parus major*. *Ibis*, **123**, 31-41.
- Godfray, H. C. J.** 1991. Signalling of need by offspring to their parents. *Nature, Lond.*, **352**, 328-330.
- Godfray, H. C. J.** 1995a. Evolutionary theory of parental-offspring conflict. *Nature, Lond.*, **376**, 133-138.
- Godfray, H. C. J.** 1995b. Signalling of need between parents and young:

- parent-offspring conflict and sibling rivalry. *American Naturalist*, **146**, 1-24.
- Gottalnder, K.** 1987. Parental feeding behaviour and sibling competition in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Orins Scandinavica*, **18**, 269-276.
- Haftorn, S.** 1986. Clutch size, intraclutch egg size variation, and breeding strategy in the goldcrest *Regulus regulus*. *Journal of Ornithology*, **127**, 291-301.
- Hahn, D. C.** 1981. Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing rivalry. *Animal Behaviour*, **29**, 421-427.
- Harper, A. B.** 1986. The evolution of begging: sibling competition and parent-offspring conflict. *American Naturalist*, **128**, 99-114.
- Harper, D. G. C.** 1985. Brood division in robins. *Animal Behaviour*, **33**, 466-480.
- Harrap, S. & Quinn, D.** 1996. Tits, Nuthatches and Treecreepers, Christopher Helm Ltd. *A & C Black Ltd. Lond.*464.
- Horsfall, J. A.** 1984. Brood reduction and brood division in Coots. *Animal Behaviour*, **33**, 466-480.
- Hussell, D. J. T.** 1985. On the adaptive basis for hatching asynchrony: Brood reduction, nest failure and asynchronous hatching in snow buntings. *Orins Scandinavica*, **16**, 205-212.
- Hussell, D. J. T.** 1988. Supply and demand in tree swallow broods: a model of parent-offspring food-provisioning interactions in birds. *American Naturalist*, **131**, 175-202.
- Kacelnik, A., Cotton, P. A., Stirling, L. & Wright, J.** 1995. Food allocation among nestling starlings: sibling competition and the scope of parental choice. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, **259**, 259-263.
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R., Broeck, M. V. D., Burke, T., Broeckhoven, C. V. & Dhondt, A. A.** 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high quality males in the blue tits. *Nature*, **357**, 494-496.

- Kempnaers, B., Lanctot, R. B. & Roberstson, R. J.** 1998. Certainty of paternity and paternal investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal Behaviour*, **55**, 845-850.
- Kilner, R.** 1995. When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, **260**, 343-348.
- Kilner, R. & Johnstone, R.** 1997. Begging the question: are offspring solicitation behaviour signals of need? *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 11-15.
- Kölliker, M., Richner, H., Werner, I. & Heeb P.** 1998. Begging signals and biparental care: nestling choice between parental feeding locations. *Animal Behaviour*, **55**, 215-222.
- Kölliker, M., Brinkhof, M. W. G., Heeb, P., Fitze, P. S. & Richner, H.** 2000. The quantitative genetic basis of offspring solicitation and parental response in a passerine bird with biparental care. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, **267**, 2127-2132.
- Kölliker, M. & Richner, H.** 2004. Navigation in a cup: chick positioning in great tit, *Parus major*, nests. *Animal Behaviour*, **68**, 941-948.
- Krebs, E. A., Cunningham, R. B. & Donnelly, C. F.** 1999. Complex patterns of food allocation in asynchronously hatching broods of crimson rosellas. *Animal behaviour*, **57**, 753-763.
- Krebs, E. A. & Magrath, R. D.** 2000. Food allocation in crimson rosella broods: parents differ in their responses to chick hunger. *Animal Behaviour*, **59**, 739-751.
- Krokene, C., Rigstad, J., Dale, M. & Lifjeld, J. T.** 1998. The function of extrapair paternity in blue tits and great tits: good genes or fertility insurance? *Behavioral Ecology*, **9**, 649-656.
- Lack, D.** 1947. The Significance of clutch size. *Ibis*, **89**, 302-352.
- Leech, S. M. & Leonard, M. L.** 1996. Is there an energetic cost to begging in

- nestling tree swallows (*Tachycineta bicolor*)? *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, **263**, 983-987.
- Leech, S. M. & Leonard, M. L.** 1997. Begging and the risk of predation in nesting birds. *Behavioral Ecology*, **8**, 644-646.
- Leonard, M. & Horn, A.** 1996. Provisioning rules in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **38**, 341-347.
- Lessells, C. M., Oddie, K. R. & Mateman, A. C.** 1998. Parental behavior is unrelated to experimentally manipulated great tit brood sex ratio. *Animal behaviour*, **56**, 395-393.
- Lockie, J. D.** 1955. The breeding and feeding of Jackdaws and Rooks with notes on Carrion Crows and other Corvidae. *Ibis*, **97**, 341-367.
- Lubjuhn, T., Strohbach, S., Brun, J., Gerken, T. & Epplen, J. T.** 1999a. Extra-pair paternity in great tit (*Parus major*)-a long term study. *Behaviour*, **136**, 1157-1172.
- Lubjuhn, T., Gerken, T., Brun, J. & Epplen, J. T.** 1999b. High frequency of extra-pair paternity in the Coal tit. *Journal of Avian Biology*. **30**, 229-233.
- Magrath, R. D.** 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus Merula*. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 335-351.
- Marshall, T. C., Slate, J., Kruuk, L. E. B. & Pemberton, J. M.** 1998. Statistical confidence for likelihood-base paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, **7**, 639-655.
- McCarty, J. P.** 1996. The energetic cost of begging in nestling passerines. *Auk*, **113**, 178-188.
- McRae, S., Weatherhead, P. J. & Montgomerie, R.** 1993. American robin nestlings compete by jockeying for position. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **33**, 101-106.
- Mock, D. W.** 1984. Siblicidal aggression and resource monopolization in birds.

- Science*, **225**, 731-733.
- Mock, D. W.** 1985. Siblicidal brood reduction: the prey-size hypothesis. *American Naturalist*, **125**, 327-343.
- Mock, D. W. & Ploger, B. J.** 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets, an experimental study. *Animal Behaviour*, **35**, 150-160.
- Muller, R. E. & Smith, D. G.** 1978. Parent-offspring interaction in zebra finches. *Auk*, **95**, 485-495.
- Nur, N.** 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits. I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 479-496.
- Oddie, K. R.** 2000. Size matters: competition between male and female great tit offspring. *Journal of animal Ecology*, **69**, 903-912.
- Orell, M. & Ojanen, M.** 1980. Overlap between breeding and moulting in the great tit *Parus major* and willow tit *P. montanus* in northern Finland. *Ornis Scandinavica*, **11**, 43-49.
- Osorno, J. L. & Drummond, H.** 1995. The function of hatching asynchrony in the blue-footed booby. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **37**, 265-273.
- Ostreiher, R.** 1997. Food division in the Arabian babbler nest, adult choice or nestling competition. *Behavioral Ecology*, **8**, 233-238.
- Ostreiher, R.** 2001. The importance of nestling location for obtaining food in open cup-nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 340-347.
- Parker, G. A.** 1985. Models of parent-offspring conflict. V. Effects of the behaviour of the two parents. *Animal Behaviour*, **33**, 519-533.
- Parker, G. A. & Macnair, M. R.** 1979. Models of parent-offspring conflict. IV. Suppression of evolutionary retaliation by the parents. *Animal Behaviour*, **27**, 1210-1235.

- Parker, G. A., Mock, D. W. & Lamey, T. C.** 1989. How selfish should stronger sib be? *American Naturalist*, **133**, 846-868.
- Perrins, C. M.** 1965. Population fluctuations and clutch size in the Great tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology*, **34**, 601-947.
- Peterson, K. A., Thusius, K. J., Whittingham, L. A. & Dunn, P. O.** 2001. Allocation of male parental care in relation to paternity within and among broods of the common yellowthroat (*Geothlypis trichas*). *Ethology*, **107**, 573-586.
- Ploger, B. J. & Mock, D. W.** 1986. Role of sibling aggression in food distribution to nestling cattle egrets (*Bubulcus ibis*). *Auk*, **103**, 768-776.
- Prick, K. & Ydenberg, R.** 1995. Begging and provisioning in broods of asynchronously-hatched yellow-headed blackbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **37**, 201-208.
- Redondo, T. & Castro, F.** 1992. The increase in risk of predation with begging activity in broods of magpies *Pica pica*. *Ibis*, **134**, 180-187.
- Reed, J. R.** 1981. Song sparrow "rules" for feeding nestlings. *Auk*, **98**, 828-831.
- Riley, H. T., Bryant, D. M., Carter, R. E. & Patkin, D. T.** 1995. Extra-pair fertilizations and paternity defense in house martin, *Delichon urbica*. *Animal Behaviour*, **49**, 495-509.
- Ryden O. & Bengtsson, H.** 1980. Differential begging and locomotory behaviour by early and late hatched nestling affecting the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **53**, 209-224.
- Sasvari, L.** 1990. Feeding response of mated and widowed bird parents to fledglings: an experimental study. *Ornis Scandinavica*, **21**, 287-292.
- Slagsvold, T.** 1982. Clutch size variation in passerine birds, the nest predation hypothesis. *Oecologia*, **54**, 159-169.
- Slagsvold, T.** 1997. Brood division in birds in relative to offspring size: sibling rivalry

- and parental control. *Animal Behaviour*, **54**, 1357-1368.
- Slagsvold, T., Amundsen, T. & Dale, S.** 1994. Selection by sexual conflict for evenly spaced offspring in blue tits. *Nature*, **370**, 136-138.
- Slagsvold, T., Amundsen, T. & Dale, S.** 1995. Costs and benefits of asynchronous hatching in blue tits *Parus caeruleus*. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 563-578.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T.** 1990. Influence of male and female quality in clutch size in tits (*Parus* Spp.) *Ecology*, **71**, 1258-1266.
- Smith, H. G., Kallander, H. & Nilsson, J.-A.** 1989. The trade-off between offspring number and quality in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, **58**, 383-401.
- Smith, H. G. & Montgomerie, R.** 1991. Nestling American robins compete with siblings by begging. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **29**, 307-312.
- Stamps, J., Clark, A. B., Arrowood, P. & Kus, B.** 1985. Parent-offspring conflict in budgerigars. *Behaviour*, **94**, 1-40.
- Stamp, J., Clark, A., Arrowood, P. & Kus, B.** 1989. Begging behavior in budgerigar. *Ethology*, **81**, 177-192.
- Stoleson, S. H. & Beissinger, S. R.** 1997. Hatching asynchrony, brood reduction, and food limitation in a neotropical parrot. *Ecological Monographs*, **67**, 131-154.
- Teather, K. L.** 1992. An experimental study of competition for food between male and female nestlings of the redwinged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 81-87.
- Tinbergen, J. M. & Boerlijst, M. C.** 1990. Nestling weight and survival in individual Great Tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology*, **59**, 1113-1128.
- Triver, R. L.** 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, **14**, 249-264.
- Veiga, J. P.** 1992. Hatching asynchrony in the house sparrow: a test of the egg-viability hypothesis. *American Naturalist*, **139**, 669-675.

- Wang, M. T. , Hsu, C. T. & Li, S. H.** 2005. Isolation and characterization of 12 tetranucleotide repeat microsatellite loci from the green-backed tit (*Parus monticolus*). *Molecular Ecology Notes*, **5**, 439-442.
- Werschkul, D. F.** 1979. Nestling mortality and the adaptive significance of early locomotion in the little blue heron. *Auk*, **96**, 116-130.
- Westneat, D. F., Clark, A. B. & Rambo, K. C.** 1995. Within-broods patterns of paternity and paternal behaviour in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **37**, 349-356.
- Westneat, D. F. & Sherman, P. W.** 1993. Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology*, **4**, 66-77.
- Whittingham, L. A. & Dunn, P. O.** 2001. Male parental care and paternity. *Current Ornithology*, **16**, 257-298.
- Whittingham, L. A., Dunn, P. O. & Clotfelter, E. D.** 2003. Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Animal Behaviour*, **65**, 1203-1210.
- Wittenberger, J. E.** 1982. Factors affecting how male and female Bobolinks apportion parental investment. *Condor*, **84**, 22-39.
- Wright, J. & Cotton, P. A.** 1994. Experimental induced sex differences in parental care: an effect of certainty of paternity? *Animal Behaviour*, **47**, 1311-1322.
- 王玫婷。2005。青背山雀的遺傳異型交配。碩士論文。國立台灣師範大學。
- 王穎、劉良力、鄒月娥、賴美麗、孫元勳、陳怡君、黃正龍。1994。太魯閣國家公園神秘谷、白楊步道餌食站及巢箱之規劃。太魯閣國家公園管理處。
- 林康酋。1999。太魯閣國家公園關原地區三種共域鳥種之巢箱位置選擇及其生殖表現。碩士論文。國立台灣師範大學。
- 吳海音、吳世鴻、吳煜慧。2004。太魯閣國家公園高山地區動物資源基礎調查。太魯閣國家公園管理處委託研究報告。

- 莊美真。2006。青背山雀雛鳥乞食行為之探討。碩士論文。國立台灣師範大學。
- 黃正龍。1996。太魯閣國家公園關原地區利用巢箱鳥類生殖生物學。碩士論文。
國立台灣師範大學。
- 蕭明堂、王穎。2005。太魯閣國家公園關原地區青背山雀 (*Parus monticolus*) 育
雛行為之探討。太魯閣國家公園管理處 93 年度研究計畫成果發表研討會論文
集。太魯閣國家公園管理處。頁 328-338。
- 顏重威、趙正階、鄭光美、許維樞、譚耀匡。1996。中國野鳥圖鑑。翠鳥文化事
業有限公司。台北市。

表 目

表一 兩性親鳥對雛鳥食物分配差異在各假說中之預期.....	54
表二 2004-2005 關原地區青背山雀繁殖資料概況.....	55
表三 關原地區青背山雀成鳥各項形值之測量值.....	56
表四 關原地區青背山雀在同時有雄雌性別雛鳥的巢中，雛鳥體重受各因子 之影響程度.....	56
表五 2004-2005 關原地區青背山雀偶外交配與巢中偶外交配子代之比例一覽..	57
表六 關原地區青背山雀在同時有原生子代與和偶外交配子代的巢中，雛鳥 體重受各因子之影響程度.....	57
表七 關原地區青背山雀巢中雛鳥體重受各因子之影響程度.....	57
表八 雛鳥乞食行為指標間的相關性.....	58
表九 關原地區青背山雀雛鳥乞食行為受各因子之影響程度.....	58
表十 關原地區青背山雀親鳥餵食頻率受各因子之影響程度.....	59
表十一 關原地區青背山雀親鳥餵食量受各因子之影響程度.....	59
表十二 關原地區青背山雀雄鳥佔餵食趟數之百分比受各因子之影響程度.....	60
表十三 關原地區青背山雀雄鳥佔餵食量之百分比受各因子之影響程度.....	60
表十四 2004-2005 關原地區青背山雀於錄影觀察之各巢中，親鳥進巢後位置 與餵食前位置.....	61
表十五 2004-2005 關原地區青背山雀於錄影觀察之各巢中，親鳥位置之比較...	62
表十六 關原地區青背山雀雛鳥獲食百分比及獲食量受各因子之影響程度.....	63
表十七 關原地區青背山雀雛鳥平均每趟餵食獲得食物大小受各因子之影響 程度.....	64
表十八 關原地區青背山雀雛鳥總獲食次數及總獲食量受各因子之影響程度...	64
表十九 關原地區青背山雀雄鳥佔雛鳥獲食次數之百分比受各因子之影響程 度.....	65
表二十 關原地區青背山雀雄鳥佔雛鳥獲食量之百分比受各因子之影響程度...	66

表一 兩性親鳥對雛鳥食物分配差異在各假說中之預期

假說類別	假說前提	假說預期			
		巢內 (intra-nest)		巢間 (inter-nest)	
		雄鳥餵食 選擇	雌鳥餵食 選擇	雄鳥佔餵食趟數 (或 餵食量) 之百分比	雌鳥佔雛鳥獲食次數 (或獲食量) 之百分比
子代性別假說	雄性子代和雌性子代有明顯之性別二型性 (羽色、體重...)	雌性子代	-	在雌性子代較少的巢中，雄鳥所佔的百分比比較低	在雌性子代較少的巢中，雌性雛鳥之獲食次數 (或獲食量) 中，雄鳥所佔的百分比比較高
戴綠帽假說	偶外交配子代與原生子代在體重上所差異	原生子代	-	在偶外交配子代較多的巢中，雄鳥所佔的百分比比較低	在偶外交配子代較多的巢中，原生子代之獲食次數 (或獲食量) 中，雄鳥所佔的百分比比較高
最佳瞭解假說	只有雌鳥具完全發育的孵卵斑，並負責孵雛和替雛鳥保暖之工作，待在巢中的時間較久	-	體重較輕之雛鳥	-	-
手足競爭假說與親鳥接近假說	1.食物資源缺乏，巢中雛鳥競爭激烈 2.不論是雄鳥或雌鳥進巢，和親鳥距離較近的雛鳥獲得到餵食之機率皆較高 3.對雛鳥而言，兩性親鳥位置為具有不同價值之餵食區塊 4.親鳥餵食位置為可預期的，且兩性親鳥在位置有顯著不同 5.雛鳥依理想自由分佈佔據巢中的不同位置，面對著不同的競爭者來使自己獲得的資源到達最大	-	-	-	當雄鳥佔餵食頻率 (餵食量) 之百分比越高時，體重較重之雛鳥其獲食次數 (獲食量) 中，雄鳥所佔的百分比比較高
生活史取捨假說	雄鳥比雌鳥有較長的年齡或存活率	體重較重之雛鳥	體重較輕之雛鳥	-	-

表二 2004-2005 關原地區青背山雀繁殖資料概況

Year	Nest No.	Clutch size	Brood size	Fledging	male Offspring	female Offspring	EPO	sex	Data collection	Annotation
2004	#3 _(o) ^a	6	6	5	1	5	1	F	◎	5 chicks fledged, 1chick dead by artificial carelessness (Day 14)
2004	#11 _(n) ^a	5	4	4	1	3	0	-	◎	All chicks fledged
2004	#66 _(o)	6	6	0	3	3	0	-		Day 16, all chicks disappear
2004	#89 _(o) ^b	4	4	4	0	4	1	F	◎	All chicks fledged
2004	#113 _(o) ^c	6	3	3	0	3	0	-	◎	All chicks fledged
2004	#116 _(o) ^b	6	4	0	3	1	1	M	◎	Day 13, all chicks were eaten by snake
2004	#103 _(o) ^c	5	1	0	1	0	0	-		Day 14, parents abandoned, the only chick dead
2005	#9 _(o)	6	6	6	2	4	0	-	◎	All chicks fledged
2005	#25 _(o) ^e	6	6	6	6	0	0	-	◎	All chicks fledged
2005	#56 _(o) ^a	6	4	0	3	1	0	-	★	Day 12-13, all chicks were eaten by mammal
2005	#66 _(o)	5	5	0	2	3	0	-	◎	Day 12, all chicks were eaten by snake
2005	#85 _(o)	6	6	6	3	3	0	-	◎	All chicks fledged
2005	#91 _(o) ^c	7	4	4	3	1	0	-	★	All chicks fledged
2005	#97 _(o) ^c	5	5	5	3	2	0	-	◎	All chicks fledged
2005	#103 _(o) ^d	6	5	5	2	3	3	1M2F		Chicks were adopted by #A3, all fledged
2005	#116 _(n) ^d	6	6	6	6	0	1	M	◎	All chicks fledged
2005	#A3 _(n)	6	4	4	3	1	0			All chicks fledged
2005	#A9 _(n)	6	5	4	2	3	0			4 chicks fledged, 1abnormal chick dead (Day 14)

a~d 表進行繁殖的雄雌鳥為同一對配偶，e 表繁殖的雄鳥為新的個體，雌鳥為 2004 年繁殖巢#3_(o)、11_(n)，2005 年繁殖巢#56_(o)的個體
◎有秤重，進行錄影帶分析的巢；★只有進行秤重、採血的巢，未標示者為僅進行採血或羽鞘進行 DNA 分析的巢

表三 關原地區青背山雀成鳥各項形值之測量值

	Male (N = 9)		Female (N = 11)		P value	Significance
	Mean	SD	Mean	SD		
Bill length (mm)	9.24	0.56	9.17	0.54	0.801	NS
Head length (mm)	27.66	0.48	27.53	0.32	0.502	NS
Tarus length (mm)	18.10	0.55	18.02	0.90	0.832	NS
N wing length (mm)	63.33	1.94	61.64	2.73	0.135	NS
Tail length (mm)	54.44	2.46	52.82	3.19	0.226	NS
Body length (mm)	110.56	4.67	104.80	5.10	0.020	*
White spot ¹ (mm)	16.36	0.97	15.87	0.91	0.253	NS
White spot ² (mm)	8.49	0.81	8.42	0.94	0.856	NS
Black belt (mm)	21.33	2.31	18.68	2.39	0.022	*
Weight (g)	12.67	0.51	12.29	0.52	0.122	NS

White spot¹：青背山雀頭部兩頰白斑之長度

White spot²：青背山雀頭部兩頰白斑之寬度

Black belt：青背山雀腹部黑帶之寬度

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表四 關原地區青背山雀在同時有雄雌性別雛鳥的巢中，雛鳥體重受各因子之影響程度

Variable	Body weight	
	Coefficient	Significance
Constant	9.426	***
Day	0.292	***
(Day-13.744)*(Day-13.744)	-0.067	***
Hatching order	-1.168	***
Offspring sex	-0.030	NS
(Day-13.744)*(Offspring sex -0.512)	0.069	NS

Nest = 9, Data point = 129; Offspring sex: male = 0, female = 1

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表五 2004-2005 關原地區青背山雀偶外交配與巢中偶外交配子代之比例一覽

Year	No. of Brood	No. of brood with EPO	% of brood with EPO	No. of nestling	No. of EPO	% of EPO
2004	7	3	42.86	28	3	10.71
2005	11	2	18.18	56	4	7.14
total	18	5	27.78	84	7	8.33

表六 關原地區青背山雀在同時有原生子代與和偶外交配子代的巢中，雛鳥體重受各因子之影響程度

Variable	Body weight	
	Coefficient	Significance
Constant	7.274	***
Day	0.503	***
(Day-13.381)*(Day-13.381)	-0.078	***
Hatching order	-1.176	***
Paternity	-0.228	NS
(Day -13.381)*(Paternity -0.190)	-0.020	NS

Nest = 4, Data point = 42; Paternity: WPO = 0, EPO = 1

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表七 關原地區青背山雀巢中雛鳥體重受各因子之影響程度

Variable	Body weight		Body size rank	
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	9.867	***	0.209	*
Day	0.274	***	0.0002	NS
(Day -13.888)*(Day -13.888)	-0.071	***	0.00002	NS
Hatching order	-1.038	***	0.577	***
(Hatching order -0.5)*(Day -13.888)	0.118	*	-0.072	***

Nest = 13, Data point = 196 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表八 雛鳥乞食行為指標間之相關性

	Distance rank		Height rank		Start rank	
	Correlation	P-value	Correlation	P-value	Correlation	P-value
Height rank	-0.076	0.168				
Start rank	0.092	0.092	0.174	0.001		
Begging percentage	0.077	0.160	0.063	0.248	-0.107	0.050

Pair-wise correlation, $N = 336$

表九 關原地區青背山雀雛鳥乞食行為受各因子之影響程度

Variable	Distance rank		Height rank		Start rank		Begging percentage	
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	0.506	***	0.518	***	0.529	***	58.207	***
Parental sex	0.007	NS	-0.002	NS	-0.003	NS	-1.608	NS
Body size rank	-0.009	NS	-0.019	NS	-0.066	*	1.915	NS
Day	-0.0006	NS	-0.0006	NS	0.0009	NS	-0.323	NS
(Parental sex -0.5)*					-0.119	**		
(Body size rank -0.5)								

Nest = 11, Data point = 336; Parental sex: male = 0, female = 1

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表十 關原地區青背山雀親鳥餵食頻率受各因子之影響程度

Variable	Ln(trips)		Ln(trips/hr)		Ln(trips/hr*brood size)	
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	1.128	NS	-0.009	NS	-0.525	NS
Parental sex	-0.473	*	-0.473	*	-0.473	*
Day	0.009	NS	0.008	NS	0.008	NS
Brood size	0.347	***	0.346	***	0.133	NS

Nest = 11, Data point = 66; Parental sex: male = 0, female = 1 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表十一 關原地區青背山雀親鳥餵食量受各因子之影響程度

Variable	Quantity		Quantity/ hr		Quantity/ hr*brood size	
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	1.321	*	0.186	NS	-0.344	NS
Parental sex	-0.552	**	-0.552	**	-0.552	**
Day	0.012	NS	0.012	NS	0.012	NS
Brood size	0.276	**	0.275	**	0.064	NS

Nest = 11, Data point = 66; Parental sex: male = 0, female = 1 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表十二 關原地區青背山雀雄鳥佔餵食趟數之百分比受各因子之影響程度

Variable	% of male trips					
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	42.588	***	40.429	*	47.946	**
Day	0.271	NS	0.257	NS	0.261	NS
Brood size	-0.070	NS				
% of male offspring			0.113	NS		
% of WPO					0.090	NS

Nest = 11, Data point = 33 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表十三 關原地區青背山雀雄鳥佔餵食量之百分比受各因子之影響程度

Variable	% of male quantity					
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	46.229	***	45.401	*	60.059	***
Day	0.115	NS	0.096	NS	0.068	NS
Brood size	-1.777	NS				
% of male offspring			0.101	NS		
% of WPO					0.068	NS

Nest = 11, Data point = 33 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表十四 2004-2005 關原地區青背山雀於錄影觀察之各巢中，親鳥進巢後位置與餵食前位置

Nest	Male								Female							
	Enter nest location				Before feeding location				Enter nest location				Before feeding location			
	Mean	CI	<i>N</i>	Significance	Mean	CI	<i>N</i>	Significance	Mean	CI	<i>N</i>	Significance	Mean	CI	<i>N</i>	Significance
#3 _(o) ^a	62.11	10.51	188	***	70.55	10.41	188	***	69.83	19.17	61	***	84.7	12.7	61	***
#11 _(n) ^a	86.46	9.59	66	***	100.30	18.99	66	***	90	0	12	***	114.50	58.61	12	***
#113 _(o) ^c	38.95	11.04	72	***	43.79	16.9	72	***	323.77	10.49	59	***	318.26	19.49	59	***
#89 _(o) ^b	90	0	47	***	90	0	47	***	64.03	16.20	82	***	86.24	6.88	82	***
#116 _(o) ^b	95.21	27.66	21	***	109.11	35.35	21	***	43.00	33.41	17	***	110.36	41.62	17	***
#9 _(o)	271.62	3.23	156	***	270	5.16	156	***	292.62	11.79	147	***	270.69	4.43	147	***
#25 _(o) ^d	73.73	13.66	104	***	100.77	14.87	104	***	90.93	7.58	55	***	123.67	20.80	55	***
#66 _(o)	84.40	15.72	28	***	93.81	19.12	28	***	40.89	27.12	20	***	123.30	37.75	20	***
#85 _(o)	79.67	10.78	84	***	86.88	8.47	84	***	86.37	6.62	85	***	88.82	3.83	85	***
#97 _(o) ^c	31.80	4.75	84	***	43.17	14.92	84	***	314.70	17.31	66	***	277.34	11.93	66	***
#116 _(n)	308.70	19.00	191	***	310.26	22.30	191	***	271.87	8.78	55	***	238.78	20.87	55	***

Rayleigh test, *N* 為觀察到之餵食趟數 **P* < 0.05, ***P* < 0.01, ****P* < 0.001, NS *P* > 0.05

a~c 表進行繁殖的雄雌鳥為同一對配偶，d 表繁殖的雄鳥為新的個體，雌鳥為 2004 年繁殖巢#3_(o)、11_(n)的個體

表十五 2004-2005 關原地區青背山雀於錄影觀察之各巢中，親鳥位置之比較

Nest	Enter nest location vs. Before feeding location						Male vs. Female					
	Male			Female			Enter nest location			Before feeding location		
	Included			Included			Included			Included		
<i>N</i>	angle	Significance	<i>N</i>	angle	Significance	<i>N</i>	angle	Significance	<i>N</i>	angle	Significance	
#3 _(o) ^a	376	8.44	*	122	14.87	**	249	7.72	NS	249	14.15	**
#11 _(n) ^a	132	13.84	**	24	24.5	*	78	3.54	NS	78	14.2	NS
#113 _(o) ^c	144	4.84	NS	118	5.51	NS	131	75.18	***	131	85.53	***
#89 _(o) ^b	94	0	NS	164	22.21	***	129	25.97	***	129	3.76	NS
#116 _(o) ^b	42	13.9	NS	34	67.36	***	38	52.21	***	38	1.25	NS
#9 _(o)	312	1.62	NS	294	21.93	***	303	21	***	303	0.69	NS
#25 _(o) ^d	208	27.04	***	110	32.74	***	159	17.2	***	159	22.9	***
#66 _(o)	56	9.41	NS	40	82.41	***	48	43.51	***	48	29.49	***
#85 _(o)	168	7.21	*	170	2.45	NS	169	6.7	*	169	1.94	NS
#97 _(o) ^c	168	11.37	***	132	37.36	***	150	77.1	***	150	125.83	***
#116 _(n)	382	1.56	NS	110	33.09	***	246	36.83	***	246	71.48	***

Watson-Williams test, *N* 為觀察到之餵食趟數 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

a~c 表進行繁殖的雄雌鳥為同一對配偶，d 表繁殖的雄鳥為新的個體，雌鳥為 2004 年繁殖巢#3_(o)、11_(n)的個體

表十六 關原地區青背山雀雛鳥獲食百分比及獲食量受各因子之影響程度

Variable	Fed times/ begging times				Fed times/ trips				(Fed quantity/ begging times) ⁻²				(Fed quantity /trips) ⁻²			
	Male		Female		Male		Female		Male		Female		Male		Female	
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	60.535	***	66.010	***	27.581	***	25.146	***	0.356	***	0.418	***	0.659	***	0.744	***
Distance rank	-15.767	***	-17.473	***	-6.723	*	-7.964	*	0.182	**	0.128	*	0.104	*	0.096	*
Height rank	-18.050	**	-48.915	***	-13.848	***	-29.623	***	0.254	**	0.509	***	0.197	**	0.344	***
Start rank	-22.602	***	-0.537	NS	-8.355	*	5.013	NS	0.151	*	-0.063	NS	0.091	NS	-0.066	NS
Begging percentage					0.230	***	0.300	***					-0.002	**	-0.003	***
Body size rank	-4.068	*	2.773	NS	-2.967	*	1.698	NS	0.082	**	-0.045	NS	0.065	**	-0.038	NS
Day	0.301	NS	0.137	NS	0.139	NS	-0.007	NS	-0.004	NS	-0.004	NS	-0.002	NS	-0.002	NS

Nest = 11, Data point = 168 **P* < 0.05, ***P* < 0.01, ****P* < 0.001, NS *P* > 0.05

表十七 關原地區青背山雀雛鳥平均每趟餵食獲得食物大小受各因子之影響程度

Variable	Fed quantity/ fed times			
	Male		Female	
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	0.881	***	0.640	**
Body size rank	0.004	NS	0.072	NS
Day	-0.080	NS	0.010	NS

Nest = 11, Data point = 168 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表十八 關原地區青背山雀雛鳥總獲食次數及總獲食量受各因子之影響

Variable	Ln(fed times)						Ln(fed quantity)					
	Male		Female		Male+Female		Male		Female		Male+Female	
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	1.616	***	1.235	***	1.979	***	1.509	***	1.061	***	1.707	***
Body size rank	-0.184	*	0.148	NS	-0.049	NS	-0.277	**	0.160	NS	-0.126	NS
Day	0.004	NS	-0.006	NS	-0.004	NS	0.007	NS	-0.004	NS	0.008	NS

Nest=11, Data point = 168 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

表十九 關原地區青背山雀雄鳥佔雛鳥獲食次數之百分比受各因子之影響程度

Variable	% of male fed times									
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	51.107	***	45.389	**	44.820	***	31.660	NS	-0.906	NS
Body size rank	-6.297	*	-6.208	*	-6.481	*	-6.244	*	-6.294	*
Day	0.263	NS	0.274	NS	0.290	NS	0.135	NS	-0.003	NS
(Body size rank -0.5)*(Day -13.988)	1.701	NS								
Brood size			1.100	NS						
(Body size rank -0.5)*(Brood size -5.333)			0.477	NS						
% of male offspring					0.136	NS				
(Body size rank -0.5)*					-0.099	NS				
(% of male offspring -50.405)										
% of WPO							0.258	NS		
(Body size rank -0.5)*(% of WPO -83.555)							0.245	NS		
% of male trips									1.097	***
(Body size rank -0.5)*									-0.368	NS
(% of male trips -51.349)										

Nest = 11, Data point = 168 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

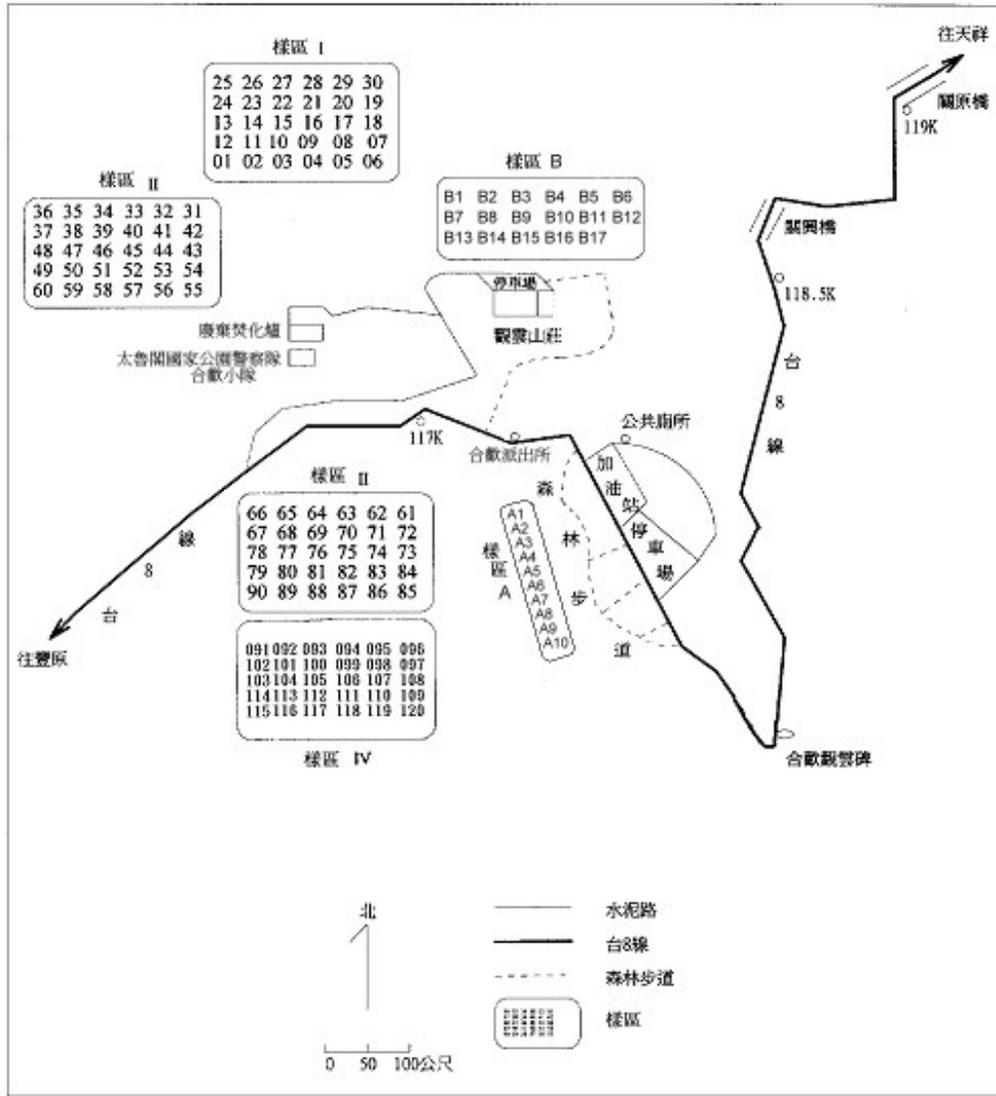
表二十 關原地區青背山雀雄鳥佔雛鳥獲食量之百分比受各因子之影響程度

Variable	% of male fed quantity									
	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance	Coefficient	Significance
Constant	53.450	***	51.864	**	48.106	***	27.476	NS	0.517	NS
Body size rank	-7.633	*	-7.562	*	-7.749	*	-7.552	*	-7.611	*
Day	0.196	NS	0.184	NS	0.226	NS	-0.007	NS	0.083	NS
(Body size rank -0.5)*(Day -13.988)	2.255	NS								
Brood size			0.336	NS						
(Body size rank -0.5)*(Brood size -5.333)			0.241	NS						
% of male offspring					0.111	NS				
(Body size rank -0.5)*					-0.072	NS				
(% of male offspring-50.405)										
% of WPO							0.350	NS		
(Body size rank -0.5)*(% of WPO -83.555)							0.437	NS		
% of male quantity									1.052	***
(Body size rank -0.5)*									-0.604	NS
(% of male quantity -52.253)										

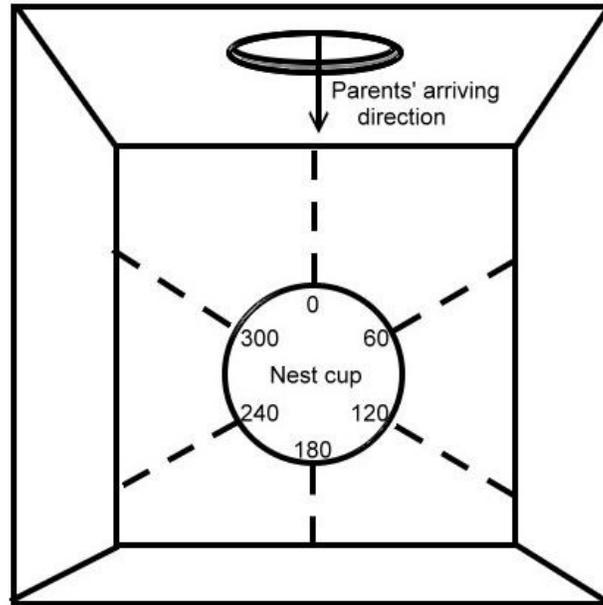
Nest = 11, Data point = 168 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS $P > 0.05$

圖 目

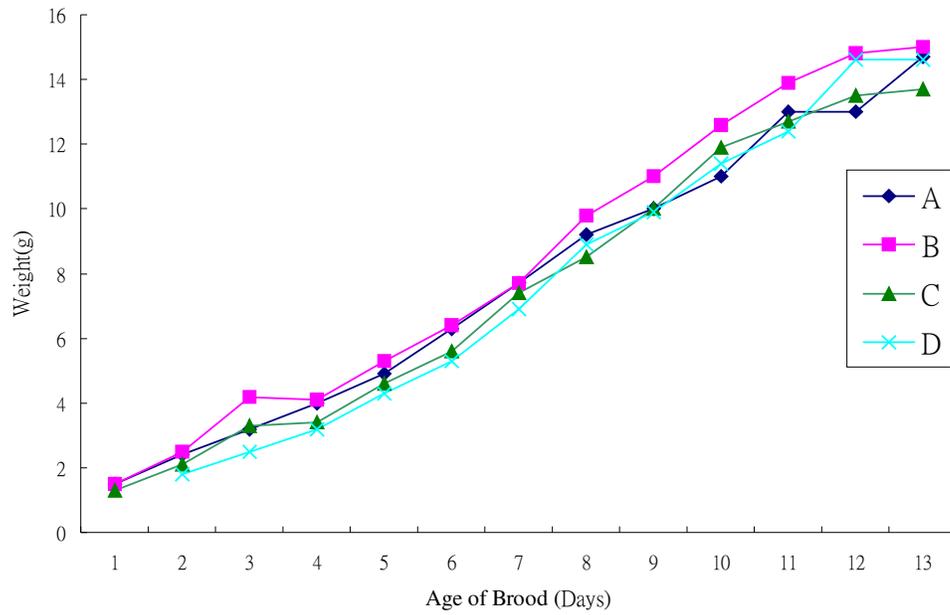
圖一 關原地區巢箱配置分佈.....	68
圖二 親鳥位置示意圖.....	69
圖三 巢#116 _(o) 青背山雀雛鳥體重於育雛期之變化.....	70
圖四 巢#113 _(o) 青背山雀雛鳥體重於育雛期之變化.....	70
圖五 2004-2005 關原地區青背山雀偶外交配子代於繁殖巢中之分佈.....	71
圖六 關原地區青背山雀雛鳥體重於育雛期之變化.....	71
圖七 關原地區青背山雀巢中最重雛鳥與最輕雛鳥體重差距於育雛期之變化..	72
圖八 關原地區青背山雀巢中最重雛鳥與最輕雛鳥體重之差距相對於最輕雛 鳥體重之比例於育雛期之變化.....	72
圖九 關原地區青背山雀平均每趟進巢餵食中，親鳥餵食次數於育雛期之變 化.....	73
圖十 關原地區青背山雀於錄影觀察紀錄之巢中，雄鳥於巢中之位置.....	74
圖十一 關原地區青背山雀於錄影觀察紀錄之巢中，雌鳥於巢中之位置.....	74



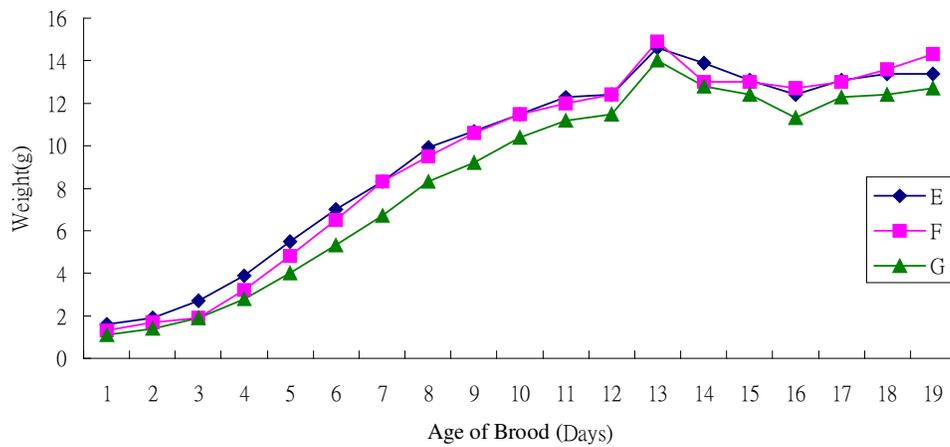
圖一 關原地區巢箱配置分佈 (僅代表相對位置、無比例大小關係)



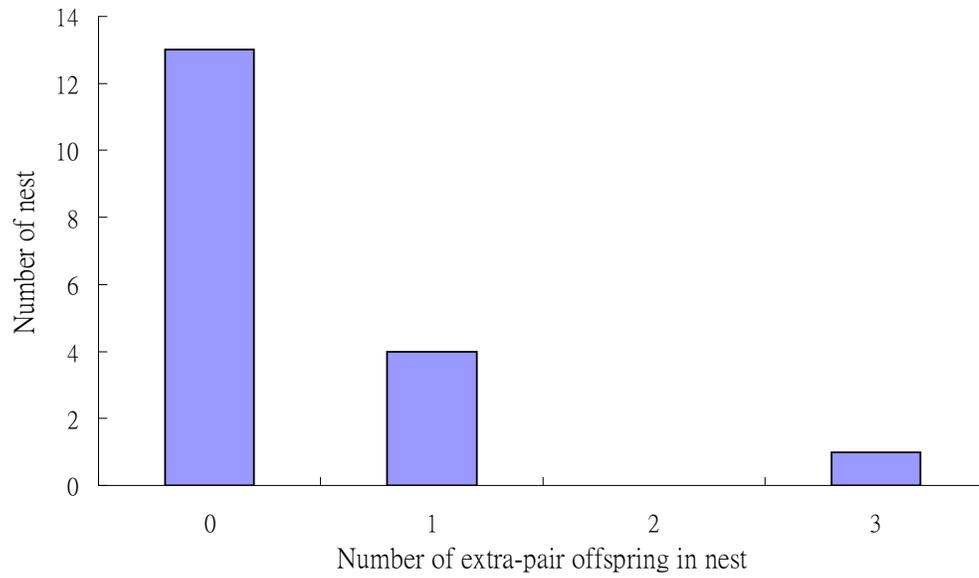
圖二 親鳥位置示意圖（於實際繁殖之巢中，巢杯位置未必會在巢箱之正中央）



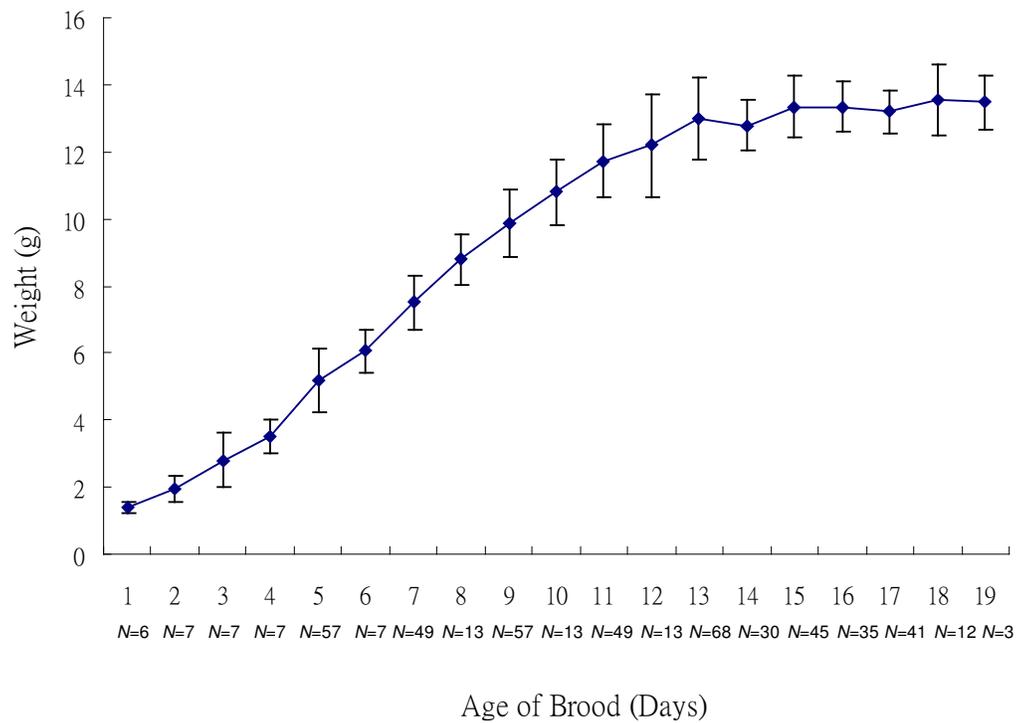
圖三 巢#116_(o)青背山雀雛鳥體重於育雛期之變化 (A-D 代表巢中雛鳥個體)



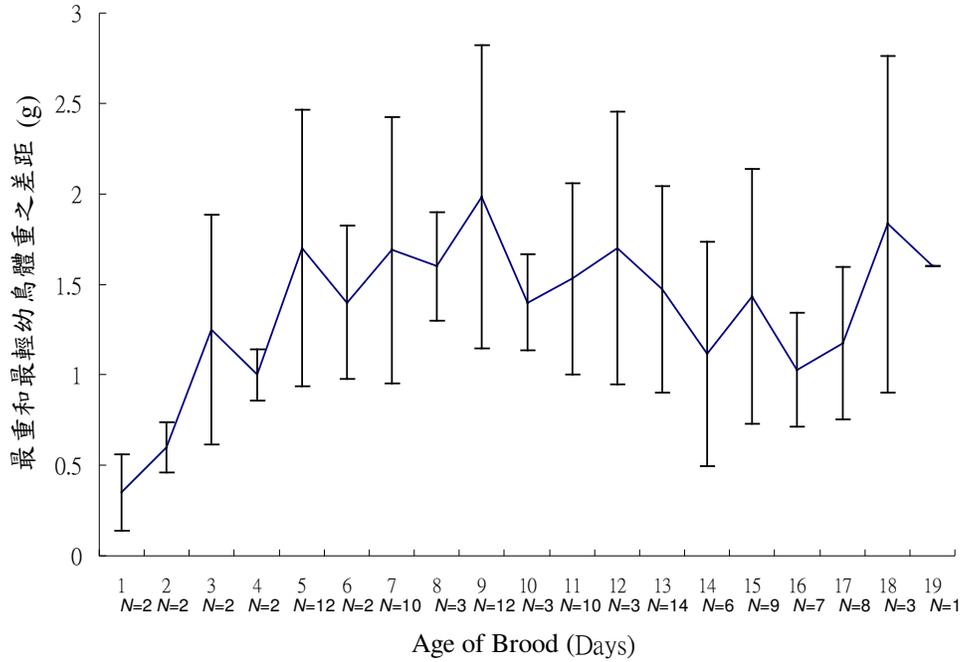
圖四 巢#113_(o)青背山雀雛鳥體重於育雛期之變化 (E-G 代表巢中雛鳥個體)



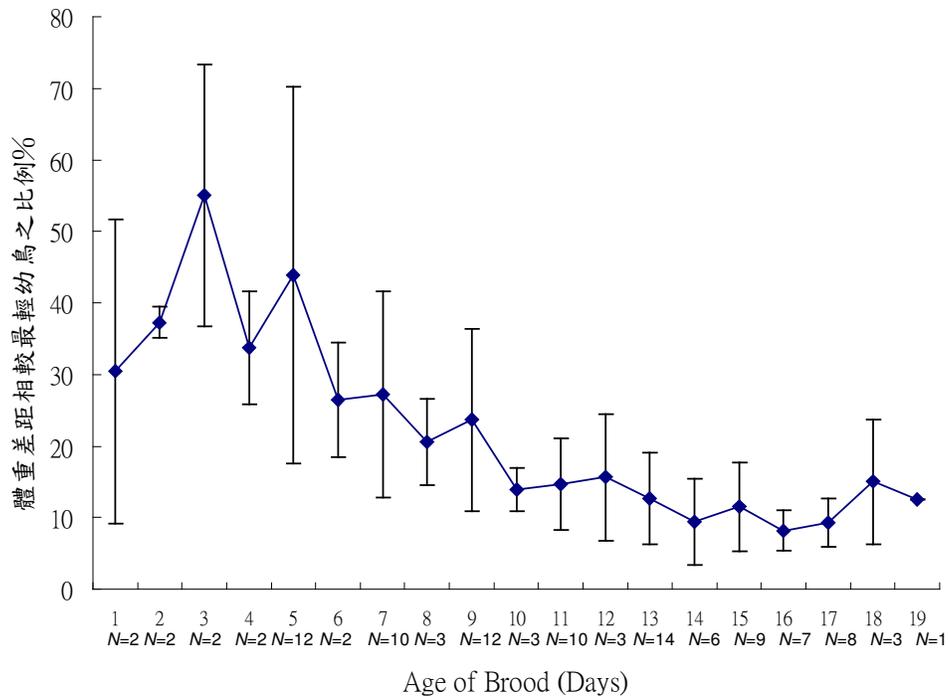
圖五 2004-2005 關原地區青背山雀偶外交配子代於繁殖巢中之分佈 (N = 18)



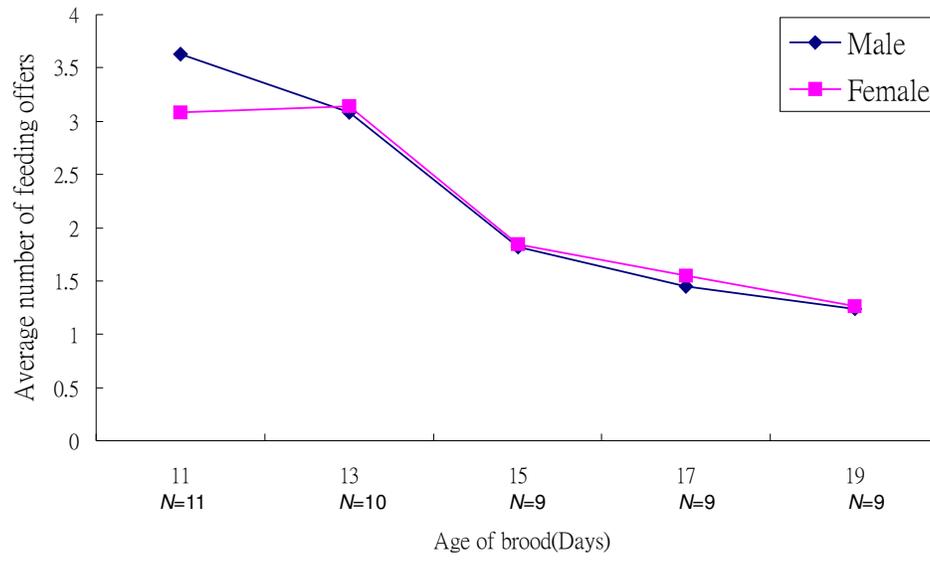
圖六 關原地區青背山雀雛鳥體重於育雛期之變化(N為進行秤重測量之雛鳥個體數)



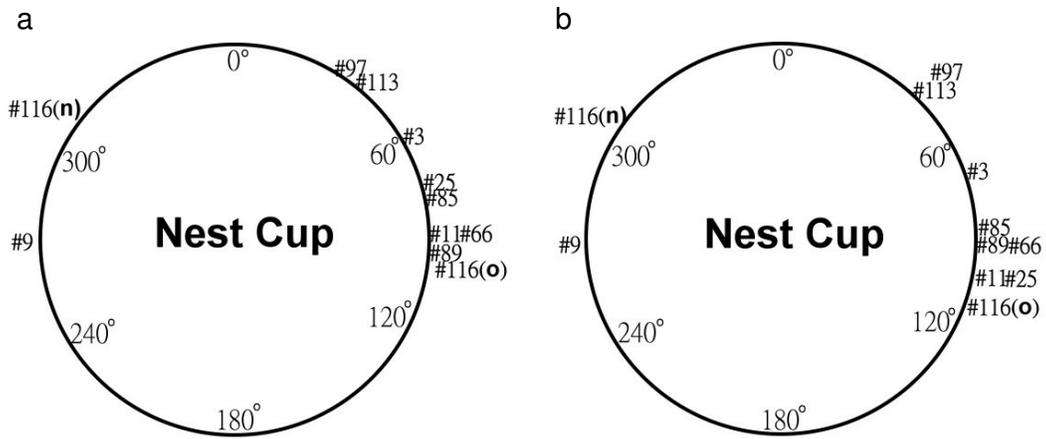
圖七 關原地區青背山雀巢中最重雛鳥與最輕雛鳥體重差距於育雛期之變化 (N 為進行秤重測量之巢數)



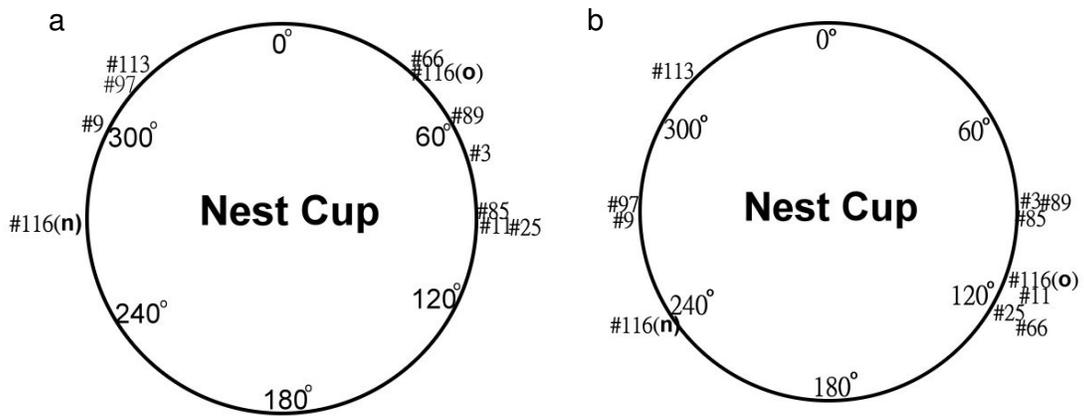
圖八 關原地區青背山雀巢中最重雛鳥與最輕雛鳥體重之差距相對於最輕雛鳥體重之比例於育雛期之變化 (N 為進行秤重測量之巢數)



圖九 關原地區青背山雀平均每趟進巢餵食中，親鳥餵食次數於育雛期之變化
(*N* 為進行錄影觀察之巢數)



圖十 關原地區青背山雀於錄影觀察紀錄之巢中，雄鳥於巢中之位置 (a)進巢後位置；(b)餵食前位置。0°為巢箱洞口方向 (N = 11)



圖十一 關原地區青背山雀於錄影觀察紀錄之巢中，雌鳥於巢中之位置 (a)進巢後位置；(b)餵食前位置。0°為巢箱洞口方向 (N = 11)

附錄 目

附錄一 關原地區巢箱使用記錄表.....	76
附錄二 性別鑑定.....	77
附錄三 親緣關係鑑定.....	77
附錄四 關原地區青背山雀錄影帶觀察記錄表.....	78
附錄五 關原地區青背山雀錄影帶記錄雛鳥位置追蹤表.....	79
附錄六 山雀科鳥類偶外交配和巢中偶外交配子代比例之相關文獻整理.....	80
附錄七 關原地區巢#81 _(o) 煤山雀親鳥餵食情形.....	81

附錄一 關原地區巢箱使用記錄表

巢箱使用情況記錄表

日期：_____ 紀錄者：_____ 天氣：_____

時間	巢箱號碼	使用狀況	照片號碼
	Old 1		
	New 1		
	Old 2		
	New 2		
	Old 3		
	New 3		
	Old 4		
	New 4		
	Old 5		
	New 5		
	Old 6		
	New 6		
	Old 7		
	New 7		
	Old 8		
	New 8		
	Old 9		
	New 9		
	Old 10		
	New 10		
	Old 11		
	New 11		
	Old 12		
	New 12		
	Old 13		
	New 13		
	Old 14		
	New 14		
	Old 15		
	New 15		

附錄二 性別鑑定

青背山雀雌雄在外觀相似，雖成鳥可藉由孵卵斑之有無，以及是否有孵雛之行為來判斷性別，但雛鳥性別則無法直接以外表判斷，因此需藉由 DNA 作性別之鑑定。由於雄雌鳥具有不同的性染色體，雄鳥為 ZZ，雌鳥為 ZW；CHD1 為性染色體上的一段基因，雄鳥之性染色體為 CHD1-Z，雌鳥則為 CHD1-Z 和 CHD1-W，藉由聚合酶連鎖反應（Polymerase chain reaction, PCR）將 DNA 增殖後，進行膠體電泳，藉由電泳所得之片段來判斷其性別，於電泳膠上雄鳥呈現 1 條片段，雌鳥則為 2 條片段，於本研究中使用之引子（primer）為 2550F 和 2718R（Fridolfsson & Ellegren 1999）。

附錄三 親緣關係鑑定

許多鳥類為社會性一夫一妻（social monogamous），有偶外交配之行為，藉由比對親鳥與雛鳥之多變異的微衛星體基因座可得知巢中雛鳥是否有偶外交配子代（Wang et al. 2005; 王玫婷 2005）。雛鳥於微衛星體基因座上的兩個對偶基因分別來自雄鳥和雌鳥，因此若雛鳥的對偶基因其中之一和雌鳥的對偶基因相同，但另一個對偶基因和雄鳥不同，則判斷該雛鳥為偶外交配子代。藉由聚合酶連鎖反應增殖微衛星體基因座，進行膠體電泳後，再使用軟體 GENETIC PROFILER 2.0（Amersham Biosciences）判讀對偶基因上的值，進行比對。於本研究中用了 5-9 個微衛星體基因座來進行檢測，利用軟體 CERVUS 2.0（Marshall et al. 1998）計算於本研究中能檢測出巢中偶外交配子代子代之機率在 95% 以上。

附錄五 關原地區青背山雀錄影帶記錄雛鳥位置追蹤表

光碟名稱：

色環 a=

b=

c=

d=

e=

f=

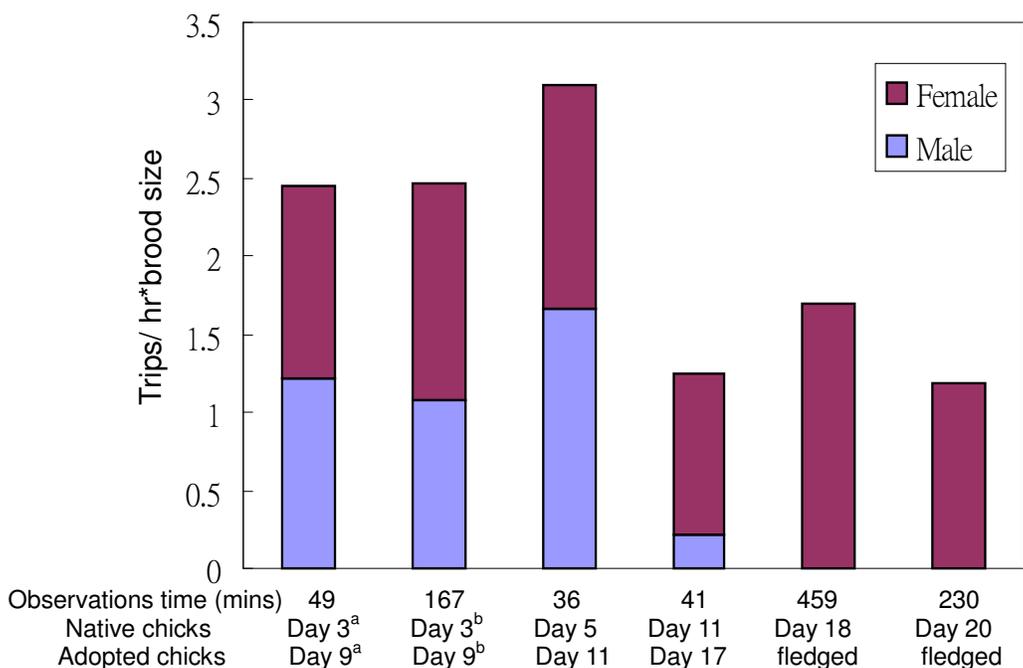
										
										
										
										
										
										

附錄六 山雀科鳥類偶外交配和巢中偶外交配子代比例之相關文獻整理

Species Popular name	Study area	Study year	% of brood with EPO(mean)	% of EPO(mean)	Reference
Blue tit (<i>Parus caeruleus</i>)	Belgium	1990	31	11	Kempnaers et al. 1992
	Norway	1992-1995	36	7	Krokene et al. 1998
	France	2000-2002	53.6	16.1	Charmantier & Blondel 2003;
	Corsica, Pirio	2000-2001	68	25.4	Charmantier et al. 2004
	Corsica, Muro	2001	50	18.2	
Great tit (<i>Parus major</i>)	Germany	1993-1997	27.8-44.2	5.4-8.6	Lubjuhn et al. 1999
	Norway	1992-1995	27	8	Krokene et al. 1998
Coal tit (<i>Parus ater</i>)	Germany	2000-2001	67-83.6	27-43.9	Dietrich 2004
	Germany	1999	75	25.3	Lubjuhn et al. 1999
Green-backed tit (<i>Parus monticolus</i>)	Taiwan, Ao-Wan-Da National Fprest Recreation Area	2002-2004	0-25 (18)	0-12.5 (7.5)	王玫婷 2005
	Taiwan, Kuanyuan	2004-2005	18.18-42.56 (27.79)	7.14-10.71 (8.33)	本研究

附錄七 關原地區巢#81_(o)煤山雀親鳥餵食情形

2005 年於樣區中，觀察記錄到 2 巢（巢#65_(o)、81_(o)）分別為兩對煤山雀配偶使用巢箱繁殖的巢，兩巢的雛數分別為 6 隻和 4 隻，然巢#65_(o)於雛鳥孵出第 8 天時，3 隻雛鳥被捕食者所捕食，捕食者並將剩下 3 隻雛鳥連同巢材拖至洞口，然因為洞口過小，所以無法順利將剩餘雛鳥拖出，而使雛鳥得以存活，然巢#65_(o)親鳥之後卻不再回巢餵食，因此將巢中剩下 3 隻雛鳥（adopted chicks：Day 9）寄養至巢#81_(o)（native chicks：Day 3），記錄兩性親鳥於寄養前、寄養後以及寄養雛鳥離巢後餵食情形，由於並非刻意觀察，所以資料分析只去分析於觀察時段超過 30 分鐘以上之資料。寄養的雛鳥較原巢中雛鳥早離巢 5 天，且所有雛鳥皆成功離巢。於操作前後皆有記錄到兩性親鳥進巢餵食，但當寄養的雛鳥離巢後，則未再觀察到雄鳥進巢餵食，雌鳥負責巢中剩下的雛鳥之餵食，至全部雛鳥離巢。



a 表操作前，巢#81_(o)親鳥之餵食頻率；b 表操作後，巢#81_(o)親鳥之餵食頻率