

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、斑姬鶇（*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(王玫婷 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 (或餵食量) 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 (或獲食量) 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。