

陽明山國家公園鳥與蟬間的鳴唱時間區隔

陳奕全¹，丁宗蘇^{1,2,3}

¹國立臺灣大學森林環境暨資源學系；²國立臺灣大學生物資源暨農學院實驗林管理處；³通訊作者 E-mail: ding@ntu.edu.tw

[摘要] 為降低聲音競爭，共域的發聲動物物種間，常有音頻使用範圍或者發聲時間之分化。臺灣的低海拔森林鳥類，其鳴聲常受到蟬聲嚴重的壓抑。為確認鳥與蟬之間是否存在聲音競爭或棲位分化，本研究在陽明山國家公園二子坪地區，以自動排程錄音機進行錄音，探討蟬種、蟬聲頻率對鳥類鳴唱行為的影響。結果顯示，聲音頻率與陽明山暮蟬 (*Tanna sozanensis*) 愈接近的鳥種，愈少與其同時鳴唱。本研究認為蟬聲可對鳥類鳴唱行為產生干擾，而且種間聲音頻率重疊度是重要關鍵。如果蟬的聲音音頻範圍寬廣、音量又大，會使鳥類避免與蟬同時鳴唱，而在時間棲位上產生分化。未來在探討台灣低海拔鳥類的鳴唱行為時，應要考慮蟬與鳥類之間聲音競爭所造成的可能影響。

關鍵字：聲音棲位、種間競爭、溝通效率、陽明山暮蟬

Temporal Differentiation between the Sounds of Birds and Cicadas in Yangmingshan National Park

Yi-Chuan Chen¹ and Tzung-Su Ding^{1,2,3}

¹School of Forestry & Resource Conservation, National Taiwan University; ²The Experimental Forest College of Bioresources and Agriculture, National Taiwan University; ³Corresponding author E-mail: ding@ntu.edu.tw

ABSTRACT To reduce acoustic competition, sympatric animal species often differentiate their acoustic frequency range or vocal time. In lower elevation forests in Taiwan, avian sounds are often severely suppressed by sounds of cicadas. In order to determine the acoustic competition and niche partitioning between birds and cicadas, we used automatic acoustic recorder to monitor the sounds of local birds and cicadas in the Erziping area of Yangmingshan National Park. Results showed that bird species with higher overlap of sound frequency with *Tanna sozanensis*, a vocally dominant cicada species, were more likely to avoid producing sound with the cicada simultaneously. This study suggests that cicadas could seriously disturb avian vocal behavior and frequency overlap is a key factor. Broad frequency and high intensity of cicada sounds could force birds to avoid singing simultaneously with cicadas in order to reduce acoustic competition. For future studies on avian vocal behavior in lower elevations in Taiwan, acoustic competition between cicadas and birds should be taken into consideration

Keywords: Acoustic niche, interspecies competition, communication efficiency, *Tanna sozanensis*

前言

在群聚生態學中，物種必須用不同的方式來利用有限資源以降低種間競爭 (Pianka 1973, Schoener 1974)。資源利用的分化，如空間、時間及食物上的差異，是建立及維持物種共存關係的關鍵 (Connell 1961, Schoener 1968)。對於用聲音進行溝通的物種，傳輸聲音的時間、空間及頻率範圍也可以被視為是有限的資源。隨著聲音來源的增加，聲音訊號被互相干擾的機會也隨之上升，造成聲音上的競爭現象 (Bailey and Morris 1986)。Bernie Krause 在 1980 年首先描述此一現象，並提出聲音棲位假說 (acoustic niche hypothesis) (Krause 2012)。他認為，同一時空間下，聲音的頻率範圍是一種有限資源；為了減少聲音競爭，生物必須在發聲的時間、空間以及聲音頻率上做出調整，以增進溝通的效率。

聲音棲位假說認為，聲音頻率相似的物種會錯開鳴叫的時間，以避免訊號的重疊，而這樣的時間分化可以出現在不同的尺度。在一年的時間尺度，聲音類似的物種可能會在不同的季節發聲，或相差幾週進入繁殖季。在一日的時間尺度下，蟬與蟋蟀和螽斯間有非常明顯的鳴唱時間區隔 (Diwakar and Balakrishnan 2007a)。同樣的現象也出現在青蛙、蟋蟀及蟬在黃昏的鳴唱 (Gogala and Riede 1995)。但是，另一研究發現，在墨西哥雨林的黃昏，在九種蟬中，有七種蟬會同時鳴唱，呈現出相當嚴重的時間重疊 (Sueur 2002)。這可能是因為在黃昏發聲的優勢，如極好的大氣條件增進了聲音的傳播效率，大過鳴唱重疊的劣勢 (van Staaden and Römer 1997)。此外，一個物種的鳴唱常常是非連續的，有幾秒乃至幾分鐘的時間間隔，因此在較小的時間尺度下，數個物種有可能在同一時段鳴唱，但實際上沒有聲音的重疊或重疊情形不多。Jain 等 (2014) 以五分鐘的時間單位分析南印度的蟋蟀及螽斯黃昏時的鳴

唱，確實發現較少的聲音重疊。

另一種更直接避開聲音競爭的方式是彼此在空間上分隔，遠離其他物種聲音訊號的來源。在空間上可分成水平和垂直方向上的分隔，但是過往研究多不支持發聲物種間有水平空間分化的現象 (Schmidt *et al.* 2013, Jain *et al.* 2014)。發聲物種間的垂直空間分化，在美洲及亞洲熱帶雨林的發音昆蟲群聚則有許多相關報告 (e.g. Nischk and Otte 2000, Sueur 2002, Diwakar and Balakrishnan 2007b, Schmidt *et al.* 2013)，但聲音競爭在其中所扮演的角色還有待探索。

同一時空間的物種群聚，其聲音訊號也常有聲音頻率上的分化 (Krause 1993, Pijanowski *et al.* 2011)。藉由描繪出錄音紀錄的時頻圖，可以很清楚地看見青蛙、蟋蟀、螽斯及蟬在聲音音頻上的多樣化 (Krause 1993, Riede 1993, Sueur 2002, Diwakar *et al.* 2007)。然而在不同的生物類群，頻率分化的程度並不一致。蝗蟲、許多螽斯以及蟬，因為發聲頻率極廣，並未出現明顯的頻率分化 (Römer 2013)。蟋蟀則因聲音音頻較窄 (Elliott and Koch 1985, Riede 1993, Bennet-Clark 1998)，能夠明顯看到物種間聲音音頻上的分隔 (Riede 1993, Schmidt *et al.* 2013, Jain *et al.* 2014)。更進一步來看，在沒有其他物種競爭的情形下，物種會傾向使用更廣的頻率範圍來進行溝通，更支持了物種間有聲音頻率的棲位分化 (Grant 2014)。

Hart 等 (2015) 在哥斯大黎加的雨林分析鳥類與蟬的在早晨的鳴唱，發現在有蟬聲 (*Zammaria smaragdina*) 的干擾下，聲音頻率與蟬有重疊的鳥類鳴聲顯著減少。這樣的結果顯示出當地的多數鳥類會避免與蟬同時競爭，只有聲音頻率遠高於蟬的鳥類能夠不受干擾。Stanley 等 (2016) 在巴拿馬 Barro Colorado Island 的次生林監測鳥類的晨間鳴唱，並對當地常見鳥種進行蟬聲回播，觀察其鳴唱行為的變化。研究結果顯示，聲音音頻與蟬聲重疊的鳥種會迴避與蟬同時鳴

唱，因此其晨鳴時間會較為延遲，甚至聲音音頻不重疊的鳥種在單位時間內的鳴唱次數也會下降。

臺灣低海拔地區的蟬隻數量非常龐大。夏季早晨進行鳥類觀察時，只要蟬開始鳴唱，大部分鳥類常就停止鳴唱，使得觀察者難以藉由聲音察覺鳥類的存在，但是鳥類偶發的鳴唱聲並不會影響蟬的鳴唱。這樣的現象暗示著臺灣的鳥類與蟬之間可能也存在聲音棲位競爭，並且可能是蟬單方面地壓迫到鳥類，導致兩者無法同時鳴唱。然而，台灣目前關於鳥類與蟬聲音相關的研究較關注鳥類的晨鳴時序(陳韋民 2010)、鳥類的叫聲地理變異 (Shieh 2004, Shieh and Liang 2007, 施佩君 2011)、蟬在不同海拔的叫聲變化 (Shieh *et al.* 2017)、蟬種之間的聲音競爭 (Shieh *et al.* 2015)，或是鳥以及蟬對不同環境噪音強度的叫聲變化(洪貫捷 2008，許嘉麟 2009，謝寶森 2011，Shieh *et al.* 2012，謝寶森 2014)，鳥類與蟬聲音互動的相關研究仍需要加強。

陽明山國家公園多樣的地形及植被類型，提供了各種動物覓食、活動和棲息場所，進而孕育了豐富的動物群聚。在鳥類部分，陽明山約有 120 種鳥類紀錄，繁殖鳥類以中低海拔常見鳥種為主(賴明洲 2006)。在蟬種部分，根據陳振祥 (2006)的研究，陽明山共有 19 種蟬，每年從四月到十月為蟬科成蟲的活動鳴唱的季節，其中夏天的陽明山暮蟬 (*Tanna sozanensis*)更是陽明山的一大特色。也因為陽明山豐富的蟬種資源，本研究能不只針對單一蟬種，而是能夠探討不同的蟬聲對鳥類的影響。

為確認鳥與蟬之間是否存在聲音競爭或棲位分化，本研究在陽明山國家公園的二子坪地區進行排程錄音，藉由分析夏季及秋季早晨各常見鳥種與蟬鳴唱時間的變化，了解鳥是否會受到不同蟬種及鳥種的聲音干擾，而錯開時間鳴唱；並探討種間聲音頻率重疊度是否為聲音競爭的重要因子。我們預

測，當種間聲音頻率重疊度愈大，其鳴唱時間重疊度會愈低。

材料與方法

本研究在陽明山二子坪地區，往大屯坪步道的樹林內 (121.516° E, 25.178° N)設置一個錄音樣點，以排程錄音機 (Wildlife Acoustics, Song Meter SM2)進行錄音。錄音地點海拔為 830 公尺，位於大屯山西側背風面的低海拔闊葉林，環境噪音經以數位式分貝計 (TES-1350A，泰仕電子工業)現場量測約為 40 分貝。錄音時間為 2016 年五月三日至十一月八日，每天日出前一小時到日落後一小時。因颱風等氣候因素，為避免錄音機被強風或樹枝損傷，在 6 月 18 日至 24 日、7 月 7 日至 9 日、8 月 11 日至 19 日、9 月 17 日至 20 日暫時停止錄音。錄音排程是早晨(早上日出前一小時到日出後四小時)連續錄音，每 5 分鐘錄製一個錄音檔案。日出四小時後進行間隔錄音，每半小時錄製 5 分鐘，日落前半小時起，則為每 15 分鐘錄製 5 分鐘。錄音機固定於樹上，離地約 1.30 m。錄音品質設定為 16bit, 44.1KHz, Stereo，錄音檔案保存為 WAV 檔案格式。十月起蟬音以及鳥音的出現次數大幅下降，加上日出四小時後幾乎沒有鳥音，故本研究只分析五月至九月，早上日出前一小時到日出後四小時的錄音資料(圖 1)。

研究期間的氣象資訊是利用中央氣象局的陽明山鞍部氣象站資料，擷取錄音期間每小時的溫度及雨量資訊。因每小時的溫度及雨量資訊是以各小時為單位計算，與真實日出有所差異，因此利用中央氣象局台北的日出資料，將日出的該小時視為日出時 0 小時，作為兩者時間差異的轉換。後續進行各鳥種鳴聲頻度的分析時，因資料背景並無每五分鐘資訊，因此以錄音當下的小時作為該時間的溫度及雨量資料。錄音期間每日早晨的平均氣溫，並沒有顯著變化 (圖 1)，但是

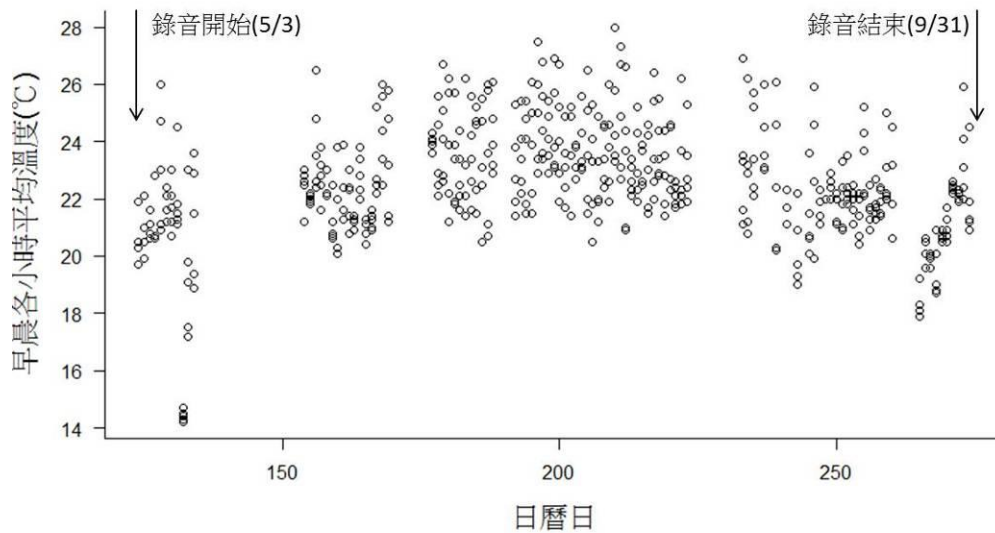


圖 1. 鞍部氣象站在錄音期間每日早晨的各小時平均溫度

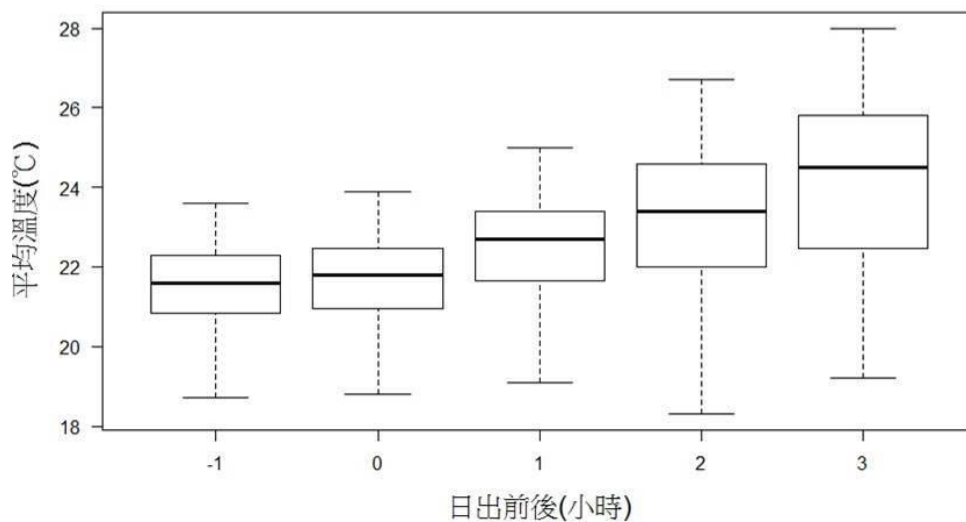


圖 2. 鞍部氣象站在錄音期間日出前後的平均溫度變化

在日出前後，氣溫則增加約 2–3°C (圖 2)。

二子坪地區最常見的鳥種為臺灣竹雞 (*Bambusicola sonorivix*)、樹鵲 (*Dendrocitta formosae*)、五色鳥 (*Psilopogon nuchalis*)、小彎嘴 (*Pomatorhinus musicus*)、繡眼畫眉 (*Alcippe morrisonia*)、山紅頭 (*Cyanoderma ruficeps*)、及紅嘴黑鵝 (*Hypsipetes leucocephalus*)。這 7 種鳥種皆為臺灣中低海拔地區普遍常見的留鳥，其中臺灣竹雞、五色鳥、小彎嘴及繡眼畫眉為臺灣特有種，樹

鵲、山紅頭及紅嘴黑鵝為臺灣特有亞種。二子坪地區最常出現的蟬種為陽明山暮蟬、臺灣騷蟬 (*Pomponia linearis*)、臺灣熊蟬 (*Cryptotympana holsti*) 以及小蟋蟀 (*Platypleura takasagona*)，其中陽明山暮蟬及小蟋蟀為臺灣特有種。在錄音期間，陽明山暮蟬鳴唱時間最持續、聲音強度最高。

為了快速記錄每個聲音檔案中是否有生物聲音出現，我們使用聲音分析軟體 SoX (Sound eXchange v. 14.4.2, [http://sox.](http://sox.sourceforge.net/)

sourceforge.net) 將錄音檔案批次轉換為頻譜圖。頻譜圖產生方式為離散傅立葉轉換 (Discrete Fourier Transform, DFT), FFT=1024, 窗函數為 hann window, 時間解析度為 3 像素/秒 (pixels/second), 頻率解析度為 13.7 像素/千赫茲 (pixels/kHz)。藉由人眼觀察頻譜圖中是否有鳥音或蟬音的出現, 以及直接播放音檔, 以聲音輔助辨識聲音檔案中不確定的聲音, 來判定所有出現的鳥種以及蟬種。因各鳥種的鳴叫聲 (call) 出現比例較少, 在後續的分析所有的鳴禽 (songbird) 皆以各鳥的普遍典型鳴聲 (表 1) 作為其代表性聲音, 非鳴禽的竹雞則以最常見的「雞狗乖」叫聲作為代表, 往後為了稱呼方便, 這些聲音都統稱為鳴唱 (圖 3)。為了解每個 5 分鐘的音檔中各物種有發聲的時間比例, 本研究設計出鳴唱頻度這指標作為後續分析的參數。鳴唱頻度的計算方式為: 將 5 分鐘的音檔拆成 10 秒的時間單位(共 30 單位), 紀錄每個時間單位之內有無出現鳥種或蟬種的鳴聲 (song), 依此計算每個 5 分鐘的音檔中各物種有出現聲音的時間單位數, 最後除以總時間單位數 30。

$$\text{物種 A 的鳴唱頻度} = \frac{\text{聲音檔案中有出現物種 A 叫聲的時間單位數}}{\text{5 分鐘聲音檔案內的總時間單位數}}$$

我們使用廣義線性模型 (Generalized Linear Model, Poisson 分布) 進行迴歸分析, 針對 7 種常見鳥種, 以單一鳥種在每個 5 分鐘檔案中的鳴唱頻度為依變數, 其他 6 種鳥種的鳴唱頻度、4 種常見蟬種的鳴唱頻度、日出前後時間、取樣日期(日曆日)、溫度(錄音所在小時溫度)、雨量(錄音所在小時雨量) 為因變數, 分析何者為影響各鳥種鳴唱頻度的重要因子。

為計算鳥種與研究地內最強勢的陽明山暮蟬間之聲音頻率重疊度, 我們從錄音檔案中找出各個物種單獨、乾淨的鳴唱聲, 利用聲音處理分析軟體 Audacity (R) 描繪聲音

的頻率響應圖 (Frequency response)。頻率響應圖繪製的設定為快速傅立葉轉換 (Fast Fourier Transform, FFT), 窗函數為 hanning window, 坐標軸為線性頻率, 視窗大小 (window length) 為 1024, 並將響度單位同樣從電功率單位 (dBm) 校準為聲壓單位 (dB SPL)。因鳴唱音源位置與錄音點之距離差異, 導致的聲音強度可能會有所不同, 我們將每個物種隨機擷取 30 個鳴唱聲作頻率響應的轉換後取平均值, 以減少每個鳴唱聲強度的差異。在得到各物種鳴唱聲的聲音強度資料後, 為計算各鳥種與陽明山暮蟬的頻率重疊度, 我們將鳥種與蟬種的頻率響應圖的音頻在 x 軸對齊後, 在 y 軸將音量聲壓最低處對齊疊合, 計算鳥音涵蓋的頻率範圍內, 與蟬聲重疊的面積比例 (圖 3)。

$$\text{鳥種 A 與陽明山暮蟬的頻率重疊度} = \frac{\text{在頻率響應圖中鳥種 A 與暮蟬的重疊面積}}{\text{在頻率響應圖中鳥種 A 叫聲的面積}}$$

因小彎嘴在研究地區有二種出現頻率幾乎相同的鳴唱聲, 本研究將二種鳴唱聲分別計算與陽明山暮蟬叫聲的頻率重疊度後取平均值作為小彎嘴的頻率重疊度代表。7 種鳥種之中, 五色鳥與陽明山暮蟬的頻率重疊度最低 (0.110), 其次為小彎嘴 (0.545), 接著依序為樹鵲 (0.841)、竹雞 (0.847)、紅嘴黑鵝 (0.935)、山紅頭 (0.975), 繡眼畫眉與陽明山暮蟬的頻率重疊度最高 (0.997)。

為了解各鳥種與蟬的聲音頻率重疊度是否為影響鳥類鳴唱的重要因子, 本研究計算該地 7 種常見鳥種對最強勢的陽明山暮蟬之頻率重疊度與時間重疊度, 以 Kendall-Theil regression 分析兩者間的相關性。時間重疊度的計算方法為: 記錄所有單一鳥種與陽明山暮蟬有同時鳴唱的 5 分鐘檔案數量, 除以所有錄音檔案中, 有該鳥種聲音的檔案數量。

$$\text{鳥種 A 與陽明山暮蟬的時間重疊度} = \frac{\text{鳥種 A 與暮蟬同時鳴唱的檔案數量}}{\text{所有含鳥種 A 聲音的檔案數量}}$$

表 1. 錄音期間常見鳥種之普遍典型鳴聲描述與頻率範圍

名稱	鳴聲頻率範圍(赫茲)	鳴聲描述
竹雞	1000 - 7000	為響亮的「雞狗乖—雞狗乖—」。
樹鵲	1000 - 8000	響亮帶有點金屬音的「啞咕哩—」。
山紅頭	2000 上下	連續清脆的「嘟嘟嘟嘟嘟嘟」，一次約 6 至 7 次，每次間隔約 5 至 10 秒。
小彎嘴	叫聲 a：1000 - 3000	為雄鳥「歸—歸—歸—」的鳴唱聲，有時會有母鳥「嘎歸—」的組合形成二重唱(duet)。
	叫聲 b：1000 - 2000	另一常見鳴唱聲，連續的「啞啞啞啞」單音。
五色鳥	1000 上下	四至五次具有音調高低的「咕咕咕咕」，通常會是音調連降後緊接著連升的組合。
紅嘴黑鴨	3000 - 8000	由「啾啾啾」三個單音所組成，有時也有單音出現的狀況。
繡眼畫眉	2000 - 5000	婉轉的「啾啾啾啾啾 啾—」，叫聲最後有濃厚的鼻音。

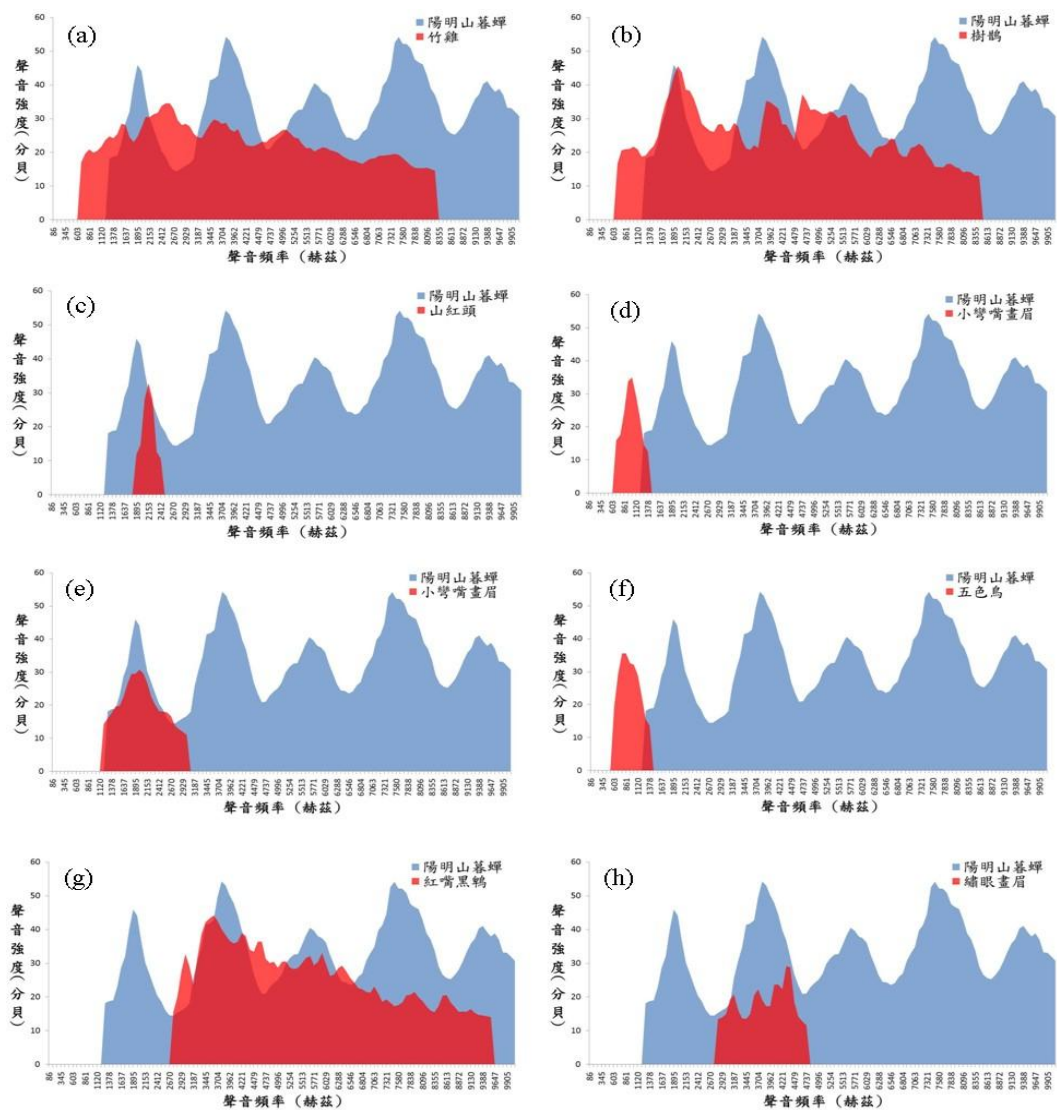


圖 3. (a)竹雞、(b)樹鵲、(c)山紅頭、(d)小彎嘴畫眉第一種鳴唱、(e)小彎嘴畫眉第二種鳴唱、(f)五色鳥、(g)紅嘴黑鴨、(h)繡眼畫眉之頻率響應圖及與陽明山暮蟬的頻率重疊度(面積重疊比例)

結果

在錄音期間共辨識出 16 種鳥、6 種蟬以及 1 種哺乳類(表 2)，其中有 7 種鳥類以及 4 種蟬在至少 30 筆錄音檔之中被記錄到。而在所有錄音檔中，鳥類以山紅頭叫聲出現比例最高 (12.1%)，繡眼畫眉 (10.4%)次之，之後依序為樹鵲 (7.5%)、小鸞嘴 (6.7%)、竹雞 (5.9%)、五色鳥 (5.8%)及紅嘴黑鵝 (1.3%)。蟬種以小蟋蟀的叫聲出現比例最高 (37.3%)，陽明山暮蟬 (29.1%)次之，其次為臺灣熊蟬 (11.6%)及臺灣騷蟬 (8.7%)；而在陽明山暮蟬鳴唱活動最多的季節(6 月到 8 月上旬)，在清晨的時間(日出前 20 分鐘到日出後 20 分鐘)其叫聲鳴唱頻度皆大於 0.5，同時出現比例也最高 (92.4%)。其他三種蟬種的出現比例依序為小蟋蟀 (60.1%)、臺灣騷蟬 (16.7%)及臺灣熊蟬 (1.51%)。

7 種優勢鳥類的鳴唱頻度，對陽明山暮蟬以外的蟬種幾乎無顯著相關性，只有五色鳥對小蟋蟀有顯著負相關 ($p = 0.021$) (表 3)。在 6240 筆 5 分鐘聲音檔案中，臺灣竹雞的鳴唱頻度對陽明山暮蟬的鳴唱頻度有顯著負相關 ($p = 0.015$)、對日出前後時間有顯著負相關 ($p = 0.026$)；樹鵲的鳴唱頻度對陽明山暮蟬的鳴唱頻度有顯著負相關 ($p = 0.024$)、對日出前後時間有顯著正相關 ($p < 0.001$)；山紅頭的鳴唱頻度對陽明山暮蟬的鳴唱頻度有顯著負相關 ($p < 0.001$)、對日出前後時間有顯著負相關 ($p < 0.001$)；小鸞嘴的鳴唱頻度對取樣日期有顯著負相關 ($p = 0.001$)、對日出前後時間有顯著負相關 ($p = 0.026$)；五色鳥的鳴唱頻度對陽明山暮蟬的鳴唱頻度有顯著正相關 ($p < 0.001$)、對小蟋蟀的鳴唱頻度有顯著負相關 ($p = 0.021$)、對取樣日期有顯著負相關 ($p < 0.001$)、對日出前後時間有顯著正相關 ($p = 0.009$)、對溫度有顯著負相關 ($p < 0.001$)、對雨量有顯著正相關 ($p = 0.012$)；紅嘴黑鵝的鳴唱頻度對取樣日期有顯著負相關 ($p < 0.001$)、對溫度有

顯著負相關 ($p = 0.021$)；繡眼畫眉的鳴唱頻度對日出前後時間有顯著負相關 ($p < 0.001$)。此外，7 種鳥類的鳴唱頻度在鳥種之間大部分沒有顯著相關，其中少部分有顯著性者皆為正向關係。

7 種優勢鳥種的鳴唱聲對陽明山暮蟬叫聲的頻率重疊度，與 7 種鳥種對陽明山暮蟬在鳴唱時間的時間重疊度有顯著的負相關 (Kendall-Theil regression, $p = 0.031$, $n = 7$)，顯示出與陽明山暮蟬頻率重疊度愈高的鳥種，愈不傾向與陽明山暮蟬同時鳴唱(圖 4)。

討論

研究結果發現，7 種優勢鳥種的鳴唱聲與陽明山暮蟬叫聲之間的頻率重疊度，與這 7 種鳥種對陽明山暮蟬在鳴唱時間重疊度有顯著的負相關，顯示出鳥類的鳴唱行為會受到蟬聲的影響，但對於不同蟬種聲音的反應卻不盡相同。在本研究中，影響鳥類鳴唱的主要蟬種為陽明山暮蟬，與陽明山暮蟬聲音頻率較重疊的鳥種，有避免與暮蟬同時鳴唱的趨勢。陽明山暮蟬的叫聲持續時間長，音量高過其他鳥種的鳴唱聲，聲音音頻又相當寬廣 (2000 到 22000 赫茲以上)，與其他鳥種的聲音音頻高度重疊，因此在聲音競爭上相當有可能是陽明山暮蟬佔優勢。

蟬和蟬之間也會有聲音競爭的情形，聲音競爭較為弱勢的蟬種可能會減少鳴唱的時間，以降低與優勢蟬種的聲音競爭，也因此弱勢的蟬種可能無法再對鳥類產生聲音上的干擾。Shieh 等 (2015)比較臺灣南部蟬種群聚的叫聲特徵以及鳴唱行為變化，發現蟬種之間有明顯的聲音頻率上的分隔，顯示出頻率的分化是當地蟬種應對聲音競爭的主要方式。在二子坪地區，陽明山暮蟬與小蟋蟀在研究期間發聲的時間最長，應為發音上的優勢性蟬種。但小蟋蟀的聲音音頻高於其他三種蟬，與其他蟬種可能有聲音頻率上的分化，聲音競爭程度不高。廣義線性模型

表 2. 研究期間記錄物種名錄以及在錄音期間出現叫聲比例

名稱	學名	出現叫聲比例(%)
赤腹松鼠	<i>Callosciurus erythraeus</i>	< 1.00
臺灣竹雞	<i>Bambusicola sonorivix</i>	5.91
大冠鷲	<i>Spilornis cheela</i>	< 1.00
領角鴞	<i>Otus lettia</i>	< 1.00
臺灣藍鵲	<i>Urocissa caerulea</i>	< 1.00
樹鵲	<i>Dendrocitta formosae</i>	7.48
五色鳥	<i>Psilopogon nuchalis</i>	5.76
虎鶉	<i>Zoothera aurea</i>	< 1.00
大鸞嘴	<i>Megapomatorhinus erythrocnemis</i>	< 1.00
小鸞嘴	<i>Pomatorhinus musicus</i>	6.67
冠羽畫眉	<i>Yuhina brunneiceps</i>	< 1.00
頭烏線	<i>Schoeniparus brunneus</i>	< 1.00
繡眼畫眉	<i>Alcippe morrisonia</i>	10.39
綠畫眉	<i>Erpornis zantholeuca</i>	< 1.00
山紅頭	<i>Cyanoderma ruficeps</i>	12.06
白頭翁	<i>Pycnonotus sinensis</i>	< 1.00
紅嘴黑鵲	<i>Hypsipetes leucocephalus</i>	1.30
陽明山暮蟬	<i>Tanna sozanensis</i>	29.09
薄翅蟬	<i>Chremistica ochracea</i>	< 1.00
臺灣騷蟬	<i>Pomponia linearis</i>	8.67
臺灣熊蟬	<i>Cryptotympana holsti</i>	11.61
小蟋蟀	<i>Platyleura takasagona</i>	37.30
寒蟬	<i>Meimuna opalifera</i>	< 1.00

表 3. 各鳥種每五分種鳴唱頻度與環境變因及其他生物鳴唱頻度之相關性(廣義線性迴歸模式，Poisson 分布)。+符號為顯著正相關，-符號為顯著負相關

	竹雞	樹鵲	山紅頭	小鸞嘴	五色鳥	紅嘴黑鵲	繡眼畫眉
陽明山暮蟬	-	-	-		+		
台灣騷蟬							
小蟋蟀					-		
台灣熊蟬							
竹雞						+	+
樹鵲							
山紅頭						+	+
小鸞嘴			+				
五色鳥		+	+				
紅嘴黑鵲							
繡眼畫眉	+		+	+			
取樣日期				-	-	-	
日出前後時間	-	+	-	-	+		-
溫度					-	-	
雨量					-		

顯示，臺灣熊蟬和臺灣騷蟬的鳴唱頻度與鳥種的鳴唱頻度沒有顯著相關，對鳥類鳴唱行為並沒有影響。

各鳥種聲音頻率與陽明山暮蟬聲音頻率的重疊度是影響鳥類能否與陽明山暮蟬

同時鳴唱的重要影響因子，也是決定兩者聲音競爭程度的關鍵。當鳥種的聲音頻率範圍與陽明山暮蟬聲音頻率愈相近，在聲音的傳遞上就愈會受到蟬聲的干擾。為了降低蟬聲干擾，聲音競爭相對弱勢的鳥類會調整發聲

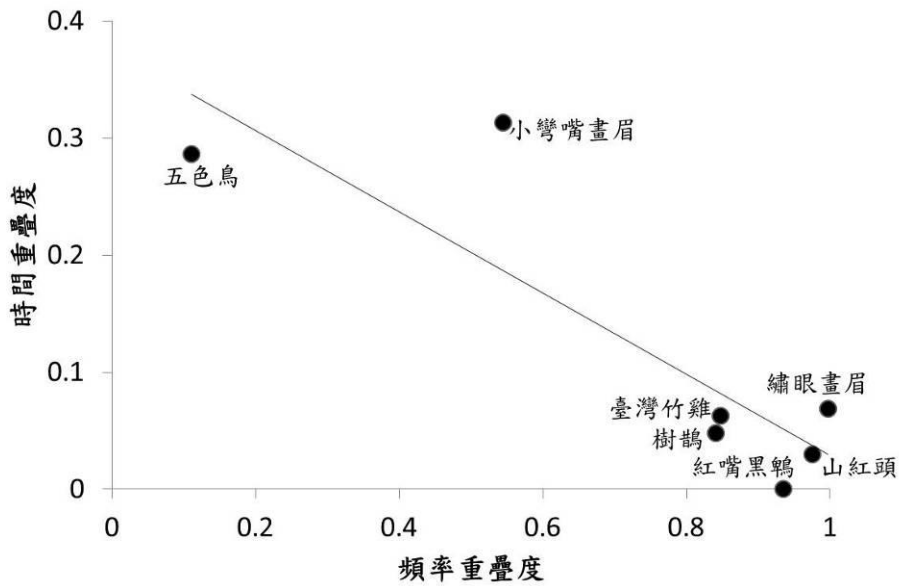


圖 4. 七種優勢鳥種與陽明山暮蟬在聲音上頻率重疊度與時間重疊度關係

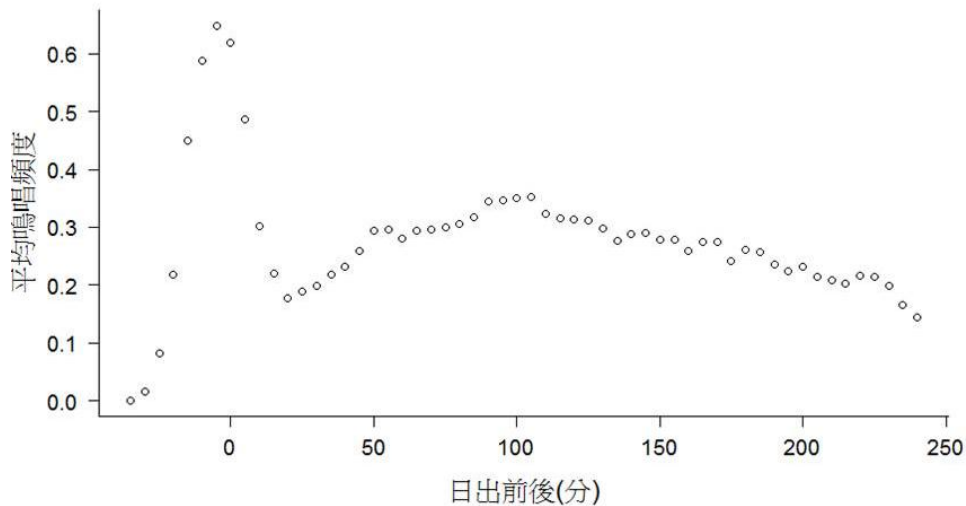


圖 5. 陽明山暮蟬晨間鳴唱頻度

時間，以避免與蟬同時鳴唱。鳥聲頻率是否與蟬聲頻率重疊，是影響兩者是否有聲音競爭的重要因素。過往研究只以鳥聲頻率與蟬聲頻率是否有所重疊作為頻率重疊的代表，這樣二元式的呈現，並沒有考慮到鳥聲並不是完全與蟬聲重疊，且重疊程度不一 (Hart *et al.* 2015, Stanley *et al.* 2016)。本研究以數量式的頻率重疊度來代表蟬與鳥類聲音頻率重疊程度，可以更細緻地呈現物種間

的聲音競爭程度。

除了生物物種間的聲音互動，非生物因子也會影響鳥類的鳴唱。多數日行性鳥類為了增進聲音訊號的傳遞，在日出時刻有較頻繁的鳴唱行為 (Henwood and Fabrick 1979, Brenowitz 1982, Brown and Handford 2003)。在野外錄音實驗，臺灣竹雞、山紅頭、小彎嘴、繡眼畫眉偏好在日出時刻鳴唱。此外，五色鳥與紅嘴黑鴨偏好在較低溫的時候

鳴唱。這樣的結果也較支持鳥類喜歡在日出時較低溫的環境鳴唱的看法。樹鵲與五色鳥在分析上對日出時間為正相關，是因為相較於其他鳥種日出時就鳴唱，這兩種鳥類會在日出後半小時到一小時才開始有較高的鳴唱頻度，然而此時環境溫度依然是較低的。另外，在本研究中許多鳥種的鳴唱頻度彼此間有正相關，這並非表示鳥種之間會促進鳴唱，而可能是因為這幾種鳥類都偏好在日出時鳴唱所造成。在本研究中，陽明山暮蟬同樣在日出時有鳴唱的高峰（圖 5），因此日出前後也是蟬與鳥之間聲音競爭最為強烈的時候。

雨量也會影響鳥類鳴唱行為。過往文獻指出，降雨不利於鳥類的覓食、飛行以及溫度的調整 (Alatalo and Lundberg 1989, Martins and Wright 1993, Tinbergen and Dietz 1994)。在發聲上，因降雨會導致環境噪音的增加，也同樣地不利於鳥類的發聲 (Lengagne and Slater 2002)。但在本研究中，只有五色鳥的鳴唱頻度與降雨量呈顯著負相關。這可能是因為在研究期間，若有颱風或是強降雨便收回錄音機，導致缺乏強降雨時期的錄音資料。

在鳥類的繁殖季中，繁殖季的前期主要是在鞏固領域、吸引配偶的時刻，同時是雄鳥的鳴唱高峰期；進入孵蛋與育雛期後，雄鳥的鳴唱行為就會明顯減少 (Hanski and Laurila 1993, Gil *et al.* 1999, Amrhein *et al.* 2002)。野外錄音實驗顯示，小彎嘴、五色鳥以及紅嘴黑鵯偏好在五月及六月的時候鳴唱，這可能就與他們自身的繁殖狀態有關，其中紅嘴黑鵯在六月初之後就不再鳴唱，剛好與陽明山暮蟬出現的時間幾乎完全錯開。因蟬聲每年都會持續對鳥類產生強大干擾，是一個長期的聲音競爭壓力。在本研究中，進入六月後陽明山暮蟬的叫聲頻度明顯提高，到了七月以後達到高峰，而所有鳥類的鳴唱頻度在此時都明顯下降。以長期適應的角度，鳥類或許需要頻繁鳴唱的繁殖季前

期，即鞏固領域及吸引配偶時期，與蟬的繁殖季節分隔以避開蟬聲的干擾。未來若能比較有無陽明山暮蟬存在的棲地，鳥類的鳴唱季節是否有所差異，或許更能釐清陽明山暮蟬的存在對鳥類鳴唱季節的影響。

結論

本研究證實蟬與鳥類在台灣北部低海拔地區確實存在鳴唱時間的區隔現象。其中鳥與蟬在聲音頻率的高重疊度是影響兩者在鳴唱時間出現區隔的關鍵因子。在陽明山二子坪地區，陽明山暮蟬數量豐富、音量大、且聲音頻率寬廣，是聲音競爭上的優勢物種。五色鳥與小彎嘴聲音頻率與陽明山暮蟬聲音頻率的重疊度較低，聲音競爭程度較低，因此較能夠觀察到其與陽明山暮蟬同時鳴唱。跟陽明山暮蟬聲音頻率重疊度較高的其他鳥種，聲音競爭程度較高，就很少觀察到與陽明山暮蟬同時鳴唱。

建議

臺灣低海拔地區的鳥類，鳴唱行為應會受到蟬聲很大的影響。因此，當研究者在進行鳥類調查的時候，必須要考量到蟬聲的干擾是否會影響鳥類的鳴唱行為。若鳥類因蟬聲停止鳴唱，調查者就不易偵測到鳥類的存在。因此進行低海拔鳥類的調查時，應盡可能避開在蟬開始大量出現、發聲的季節。以臺灣北部低海拔來說，可能六月以後就不再適合進行倚賴聲音偵測的鳥類調查。

誌謝

本研究承陽明山國家公園管理處 105 年度研究生研究計畫(計畫編號 A0100)之經費支持。研究期間感謝農委會林業試驗所陸聲山研究員提供錄音器材的支援，農委會特有生物研究保育中心柯智仁助理研究員協助

稀有鳥音的辨識，中央研究院王豫煌博士以及林子皓博士提供聲音資訊處理上的建議。我們也非常感謝二位審查委員之修正意見。

引用文獻

- 洪貫捷。2008。都市噪音對於白頭翁 (*Pycnonotus sinensis*) 鳴聲的影響。國立臺灣師範大學生命科學系研究所碩士論文。
- 施佩君。2011。山紅頭 (*Stachyris ruficeps*) 鳴唱聲的海拔梯度變異。國立東華大學自然資源與環境學系研究所碩士論文。
- 陳韋民。2010。森林鳥類群聚的晨鳴時序與鳴唱模式。國立成功大學生命科學系研究所碩士論文。
- 陳振祥。2006。陽明山國家公園蟬科鳴聲之研究。陽明山國家公園管理處處保育研究報告。(編號：095301020300G2004)。
- 許嘉麟。2009。台中市都會地區白頭翁歌曲的方言與音頻適應。國立中興大學生命科學系研究所碩士論文。
- 賴明洲。2006。陽明山國家公園景觀生態干擾效應與區域生境安全格局之研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處委託研究報告第 71 號。
- 謝寶森。2011。建立一蟬聲監測系統探研全球暖化及環境噪音的生態衝擊。行政院國家科學委員會專題研究計畫。(編號：NSC 98-2313-B-037-002-MY3)。
- 謝寶森。2014。從聲音訊息的改變探討鳩類在都市生態系的噪音適應。行政院國家科學委員會專題研究計畫。(編號：MOST103-2313-B037-002)。
- Alatalo RV and Lundberg A. 1989. Clutch size of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* - an experiment. *Ornis Fennica* 66(1):15-23.
- Amrhein V, Korner P and Naguib M. 2002. Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Animal Behaviour* 64(6):939-944.
- Bailey WJ and Morris GK. 1986. Confusion of phonotaxis by masking sounds in the bushcricket *Conocephalus brevipennis* (Tettigoniidae: Conocephalinae). *Ethology* 73(1):19-28.
- Bennet-Clark HC. 1998. Size and scale effects as constraints in insect sound communication. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 353(1367):407-419.
- Brenowitz EA. 1982. The active space of red-winged blackbird song. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 147(4):511-522.
- Brown TJ and Handford P. 2003. Why birds sing at dawn: the role of consistent song transmission. *Ibis* 145(1):120-129.
- Connell JH. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42:710-723.
- Diwakar S and Balakrishnan R. 2007a. The assemblage of acoustically communicating crickets of a tropical evergreen forest in southern India: call diversity and diel calling patterns. *Bioacoustics* 16:113-135.
- Diwakar S and Balakrishnan R. 2007b. Vertical stratification in an acoustically communicating ensiferan assemblage of a tropical evergreen forest in southern India. *Journal of Tropical Ecology* 23:479-486.
- Diwakar S, Jain M and Balakrishnan R. 2007. Psychoacoustic sampling as a reliable, Non-invasive method to monitor orthopteran species diversity in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 16:4081-4093.
- Elliott CJH and Koch UT 1985. The clockwork cricket. *Naturwissen-schaften* 72:150-152.
- Gil D, Graves JA and Slater PJ. 1999. Seasonal patterns of singing in the willow warbler: evidence against the fertility announcement hypothesis. *Animal Behaviour* 58(5):995-1000.
- Gogala M and Riede K. 1995. Time sharing of song activity by cicadas in Temengor Forest Reserve, Hulu Perak, and Sabah, Malaysia. *Malayan Nature Journal* 48:297-305.
- Grant PCB. 2014. *Acoustic profiling of the landscape*. PhD thesis, Stellenbosch University, South Africa.
- Hanski IK and Laurila A. 1993. Variation in song rate during the breeding cycle of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ethology* 93(2):161-169.
- Hart PJ, Hall R, Ray W, Beck A and Zook J. 2015. Cicadas impact bird communication in a noisy tropical rainforest. *Behavioral Ecology* 26(3):839-842.
- Henwood K and Fabrick A. 1979. A quantitative analysis of the dawn chorus: temporal selection for communicatory optimization. *American*

- Naturalist* 114(2):260-274.
- Jain M, Diwakar S, Bahuleyan J, Deb R and Balakrishnan R. 2014. A rain forest dusk chorus: cacophony or sounds of silence? *Evolutionary Ecology* 28:1–22.
- Krause B. 1993. The niche hypothesis. *The Soundscape Newsletter* 6:6–10.
- Krause B. 2012. *The great animal orchestra: finding the origins of music in the world's wild places*. Little, Brown.
- Lengagne T and Slater PJB. 2002. The effects of rain on acoustic communication: tawny owls have good reason for calling less in wet weather. Proceedings of the Royal Society of London B: *Biological Sciences* 269(1505):2121–2125.
- Martins TLF and Wright J. 1993. Patterns of food allocation between parent and young under differing weather conditions in the Common Swift (*Apus apus*). *Avocetta* 17:147–156.
- Nischk F and Otte D. 2000. Bioacoustics, ecology and systematics of Ecuadorian rainforest crickets (Orthoptera: Gryllidae: Phalangopsinae), with a description of four new genera and ten new species. *Journal of Orthoptera Research* 9(229–2):54.
- Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53–74.
- Pijanowski BC, Gage SH, Dumyahn SL and Krause BL. 2011. What is soundscape ecology? An introduction and overview of an emerging new science. *Landscape Ecology* 26:1213–1232.
- Riede K. 1993. Monitoring biodiversity: analysis of Amazonian rainforest sounds. *Ambio* 22:546–548.
- Römer H. 2013. Masking by noise in acoustic insects: problems and solutions. pp. 33–63. In: Brumm H. (ed) *Animal communication and noise*. vol 2. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Schmidt AKD, Römer H and Riede K. 2013. Spectral niche segregation and community organization in a tropical cricket assemblage. *Behavioral Ecology* 24:470–480.
- Schoener TW. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704–726.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27–39.
- Shieh BS. 2004. Song structure and microgeographic variation in a population of the greycheeked fulvetta (*Alcippe morrisonia*) at Shoushan Nature Park, southern Taiwan. *Zoological Studies* 43(1):132–141.
- Shieh BS and Liang SH. 2007. Geographic variations and temporal changes in songs of the Rufous-capped Babbler (*Stachyris ruficeps praecognita*). *Ornis Fennica* 84(4):163.
- Shieh BS, Liang SH, Chen CC, Loa HH and Liao CY. 2012. Acoustic adaptations to anthropogenic noise in the cicada *Cryptotympana takasagona* Kato (Hemiptera: Cicadidae). *ACTA Ethologica* 15(1):33–38.
- Shieh BS, Liang SH and Chiu YW. 2015. Acoustic and temporal partitioning of cicada assemblages in city and mountain environments. *PloS one* 10(1):e0116794.
- Shieh BS, Liang SH, Liao CY and Chiu YW. 2017. Song frequency correlates with latitude and individual body size in the cicada *Mogannia formosana* Matsumura (Hemiptera: Cicadidae). *ACTA Ethologica* 20(2):147–155.
- Stanley CQ, Walter MH, Venkatraman MX and Wilkinson GS. 2016. Insect noise avoidance in the dawn chorus of Neotropical birds. *Animal Behaviour* 112:255–265.
- Sueur J. 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (Hemiptera: cicadomorpha: Cicadidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 75:379–394.
- Tinbergen JM. and Dietz MW. 1994. Parental energy expenditure during brood rearing in the great tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Functional Ecology* 563–572.
- van Staaden MJ and Römer H. 1997. Sexual signaling in bladder grasshoppers: tactical design for maximizing calling range. *Journal of Experimental Biology* 200:2597–2608.