

大彎嘴雄鳥的歌曲量及分享行為

Repertoire Size and Song Sharing of Male Black-necklaced Scimitar-babblers (*Pomatorhinus erythrocnemis*)

林瑞興¹ 蔣功國^{2,3} 許富雄^{2,*}

Ruey-Shing Lin¹, Kung-Kuo Chiang^{2,3} and Fu-Hsiung Hsu^{2,*}

¹ 行政院農業委員會特有生物研究保育中心 南投縣集集镇民生東路1號

² 國立嘉義大學生物資源學系 嘉義市學府路300號

³ 台北市野鳥學會 臺北市大安區復興南路二段160巷3號1樓

¹ Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

² Department of Biological Resources, National Chiayi University, Chiayi, Taiwan

³ Wild Bird Society of Taipei, Taipei, Taiwan

*通訊作者: richbear@mail.ncyu.edu.tw

*Corresponding author: richbear@mail.ncyu.edu.tw

摘要

歌曲是燕雀目鳴禽個體間用來溝通的重要媒介。歌曲量(repertoire size)常被認為是性擇的結果，歌曲量愈多愈有利於吸引雌鳥及防禦領域，但另一類假說則認為歌曲量的主要功能是令雄鳥可與相鄰雄性個體間進行歌曲分享(sharing hypothesis)，並為彼此帶來好處。本研究以台灣特有且領域性強烈的大彎嘴(*Pomatorhinus erythrocnemis*)為對象，於2008年3-10月在雲林縣林內鄉湖本村蒐集領域相鄰雄鳥的歌曲，分析其歌型(song type)、歌曲量及歌曲特徵，並進一步探討鄰居間歌曲分享行為。結果顯示，在12隻雄鳥中共可分出22種歌型，各歌型以兩音節為主，歌曲音節頻率範圍在1,166~1,852 Hz之間，頻寬為570 Hz，歌曲長度為0.406 sec。每隻雄鳥的歌曲量在4-10首之間，平均為7.17首。12隻雄鳥彼此間分享歌曲數在2-7首間，平均為3.82首。個體間歌曲分享程度與領域空間距離或間隔數皆呈顯著的弱負相關，結果符合分享假說的預測，但分享行為的空間變異，仍待未來透過更大時空範圍的研究來加以釐清。

Abstract

Song repertoires are thought to have evolved from sexual selection, with larger repertoires being advantageous in both female choice and territory defense. While an alternative hypothesis emphasizes that song repertoires evolved to allow song sharing with multiple neighboring males which could benefit from the signals being conveyed. In this study, we collected male songs of territorial black-necklaced scimitar-babblers (*Pomatorhinus erythrocnemis*) in Huben Village in central-west Taiwan from March to October 2008 to study their song characteristics, repertoires size and song sharing among neighbors. After sorting and examining all of the sonograms collected from 12 studied males, we identified 22 song types. The song characteristics ranged from 1,166-1,852 Hz in frequency and 0.406 ± 0.103 sec in duration. Each male had 7.17 song types on average and ranged from 4 to 10 song types. Furthermore, averagely each male shared 3.82 songs with other studied males and the number of shared songs ranged from 2 to 7. Moreover, the song type similarity between two males was weak but significantly inversely proportional to the distance between territories. According to the results listed above, the research evidenced the prediction of the sharing hypothesis, but further studies are needed to explore the larger spatial and temporal pattern of song sharing behavior in black-necklaced scimitar-babblers.

關鍵詞：歌曲分享假說、歌型、歌曲量、大彎嘴、台灣

Key words : song sharing hypothesis, song type, repertoire size, *Pomatorhinus erythrocnemis*, Taiwan

收件日期：2012年07月10日

接受日期：2013年01月10日

Received: July 10, 2012

Accepted: January 10, 2013

緒 言

雄鳥歌曲的功能，經常被認為與同性間的領域宣示及異性間的吸引雌鳥有關(Collins 2004; Kroodsma 2004; Catchpole and Slater 2008)。而無論歌曲是扮演何種功能，鳥類歌唱與其運用此類訊息相互溝通的能力，對於鳥類，特別是鳴禽(songbird)的長期適應(fitness)而言，勢必有相當的影響。當代探討鳥類歌曲

功能的研究，常著重在成鳥的歌唱能力與其適應的關係，而歌曲量(repertoire size)及其功能更常被研究探討。有關歌曲量的功能，目前常見的假說有兩大類，一類視歌曲量為天擇的標的(歌曲量假說, repertoire hypothesis)，主張鳴禽的歌曲數量越多，對雄鳥於雄性間的競爭越有利；另一類則認為鄰居間或群體間歌曲分享才是天擇的標的(分享假說, sharing hypothesis) (Beecher and Brenowitz 2005)。在歌曲量假說

中，雌鳥選擇(female choice)是歌曲數量增加的主要推力(Searcy and Yasukawa 1996)。一些研究發現，雌鳥會偏好選擇歌曲數量較多的雄鳥(Searcy and Andersson 1986; Kroodsma and Miller 1996; Catchpole 2000; Gil and Gahr 2002; Catchpole and Slater 2008)，這類型的雄鳥往往發展出數百首甚至上千首的歌曲，所得的研究結果均高度支持歌曲量假說(Forstmeier and Leisler 2004)。然而多數鳴禽的歌曲量並不多，其中30%的種類僅有1種歌曲，另50%在5種以下(Beecher and Brenowitz 2005)，顯示歌曲量在天擇的作用上有其限制。

歌曲量假說和分享假說雖不完全互相排斥，但分享假說並不需要大量的歌曲量(Beecher and Brenowitz 2005)，且相對於歌曲量假說，分享假說較能應用在歌曲量少之鳴禽的歌曲演化探討。分享假說強調鄰居間彼此分享歌曲的優點(Brown and Farabaugh 1997)，該假說已在許多領域性鳥種(territorial bird)的研究中獲得支持，而且在一些共同繁殖(communal breeders)和群集求偶(lekking species)的鳥種中亦有發現紀錄(Brown and Farabaugh 1997; Payne and Payne 1997; Trainer 1989)。

歌曲分享有助於鳴禽領域的建立、維持及防禦(Hill *et al.* 1999; Lachlan *et al.* 2004; Beecher and Brenowitz 2005)。親敵假說(dear enemy hypothesis)推測領域占有者對鄰居的攻擊性會比陌生入侵者低(Temeles 1994)，穩定的鄰居關係會使他們對彼此的領域界線有一定認知，而建立穩定的領域關係。許多鳴禽會藉由鳴唱來辨識彼此的身分，Wilson and Vehrencamp (2001)發現 song sparrow *Melospiza melodia* 對分享歌曲少之鄰居的攻擊性會比分享歌曲多之鄰居高，Beecher *et al.* (2000)則發現領域占有者與鄰居的歌曲分享比例越高，則

可擁有較長的領域占有時間。而與鄰居的歌曲分享行為也有助於鳴禽的繁殖利益(McGregor *et al.* 1981; Beletsky and Orians 1989; Wilson *et al.* 2000)。Payne *et al.* (1988)發現第一次繁殖的 indigo bunting *Passerina cyanea* 若與鄰居間具有較多的分享歌曲，則會擁有較高的配對繁殖機會。此外，有許多的研究發現，歌曲分享行為往往會隨著地理距離的增加而下降(Bertram 1970; Thompson 1970; Harris and Lemon 1972; Howard 1974; Kroodsma 1974; Hultsch and Todt 1981)，顯示歌曲分享行為的主要對象是周圍的鄰居，這也符合分享假說的推測。

分類上屬雀形目(Order Passeriformes)、畫眉科(Family Timaliidae)的大彎嘴(*Pomatorhinus erythrocnemis*)為台灣特有種(Collar and Robson 2007; 阮等 2012)，分布於海拔2,500 m以下的森林下層(Yen 1990; 柯等 2012)，族群量尚稱普遍，但因個性隱密並不易觀察，目前對其基礎生態所知不多(劉等 2010)。雄性大彎嘴的歌曲結構並不複雜，主要是由兩個音節所組成，雌性則只有單音的鳴叫，且有雌雄二重唱(duet)的現象(Kumar 2003)。大彎嘴的領域性強烈，在一個地區往往僅有一對大彎嘴出現，且在特定個體開始鳴唱後，常可聽見鄰近的大彎嘴回應鳴唱。由於大彎嘴符合留鳥、領域性強及利用聲音進行溝通等特性，是探討鳥類歌曲功能相關假說的理想物種。本研究利用棲息在雲林縣林內鄉湖本村的大彎嘴，以錄音方式記錄雄鳥的鳴唱歌曲來探討雄鳥間歌曲分享行為。除了希望能建立各雄鳥的所有歌型(song type)及歌曲量外，並利用聲譜軟體分析各歌型的特徵，進一步比較鄰居間雄鳥的歌曲分享程度及與領域空間的相關性。

材料與方法

一、研究樣地

本研究在台灣中部的雲林縣林內鄉湖本村進行(圖 1(a))，研究樣地在大埔溪上游的丘陵地，樣地面積約 1 km²，海拔 70-250 m。樣地內有數條溪流，平坦地區多種植麻竹(*Dentrocalamus latiflorus*)及柳丁(*Citrus sinensis*)，但在地勢陡峭的山坡和溪谷仍保有部分次生闊葉林，水同木(*Ficus fistulosa*)、棧果榕(*F. septica*)、九丁榕(*F. nervosa*)、糙葉榕(*F. irisana*)、大葉楠(*Machilus kusanoi*)、香楠(*M. zuihoensis*)、大葉釣樟(*Lindera meagaphylla*)、山黃麻(*Trema orientalis*)及無患子(*Sapindus mukorossii*)等為林中主要的樹種。

二、繫放

為辨識錄音對象，在 2007 年 7 月至 2008 年 8 月於研究範圍內，以霧網(mist net)配合聲音回播來捕捉研究樣地內的大彎嘴。研究期間共捕獲 27 隻個體，所捕獲的大彎嘴會於跗蹠繫上金屬環(1 只，右跗蹠上方，上帶流水編號)及具有唯一編碼的色環(右跗蹠下方 1 只、左跗蹠 2 只)，以供後續錄音時辨識。性別則以鳴唱方式、泄殖腔突起(cloacal protuberance)程度及形狀來加以判別(林 2010)，少數無法確認性別的個體則標示為未知(U)。大彎嘴的雌、雄鳥羽色相似，但本研究藉由所標誌個體的形態測量、泄殖腔突起與後續鳴唱行為的追蹤發現，可確認之雄性個體的鳴唱聲大都由兩個音節所組成，而雌性個體則以單音的鳴叫為主，其鳴唱情形與 Kumar (2003)的陳述相似。

三、錄音

本研究自 2008 年 3~10 月，對 12 隻(編

號 A-L)各自擁有領域的大彎嘴雄鳥進行錄音(圖 1(b))。這 12 隻個體中僅有 B 及 I 兩隻個體未曾被捕捉上標，研究期間也曾對 A, C, D, F, H, L 等 6 隻雄鳥與 E, G 的配對雌鳥進行無線電追蹤，發報器重 2.9 g (PD-2, Holohil Systems Ltd., Ottawa, Canada)，其重量小於大彎嘴體重的 5%，在一般發報器標誌的容許重量範圍內(Caccamise and Hedin 1985)。因此，本研究除 B 及 I 兩隻個體在其活動最為頻繁的區域進行錄音之外，其它個體均可藉由色環與發報器來確認錄音來源。錄音工作於每日分為早晨及下午兩個時段進行，早晨時段是日出後的 4 個小時內，下午時段則為日落前 3 個小時，每次錄音時依設定的錄音對象依序搜尋。在錄音過程中，若發現有雌鳥跟隨鳴叫形成二重唱，或其它個體在鄰近區域回唱而影響錄音品質時，則捨棄該次的錄音資料。鳥音是以 Marantz PMD-617 數位錄音機(Marantz Inc.)搭配 Telinga twin-science 麥克風及 Telinga 集音盤(Telinga Microphones Inc.)來蒐集。除了大彎嘴主動鳴唱外，均以預錄的歌曲回播來刺激大彎嘴回唱，由於不同的回播歌型可能會影響大彎嘴的回唱，因此本研究分別使用錄自嘉義及新竹地區大彎嘴的歌曲(視為陌生歌曲)、錄自研究地區但為錄音對象不會鳴唱的歌曲及錄音對象會鳴唱的歌曲來進行回播，以避免因使用單一種回播歌曲造成大彎嘴特定回唱反應。一旦大彎嘴開始回唱則立即關閉回播以免干擾錄音，並設法接近以獲得最佳錄音訊號，錄音距離一般在 10-25 m 的範圍內。開始錄音後則持續進行至大彎嘴停止鳴唱為止，每次錄音長度在數十秒到數分鐘之間，以記錄單次鳴唱的聲音變化。當大彎嘴停止鳴唱的時間達 1min，則將前面所錄的鳴唱定義為一次錄音，若 1min 後大彎嘴又主動鳴唱，則將後續所錄到的聲音

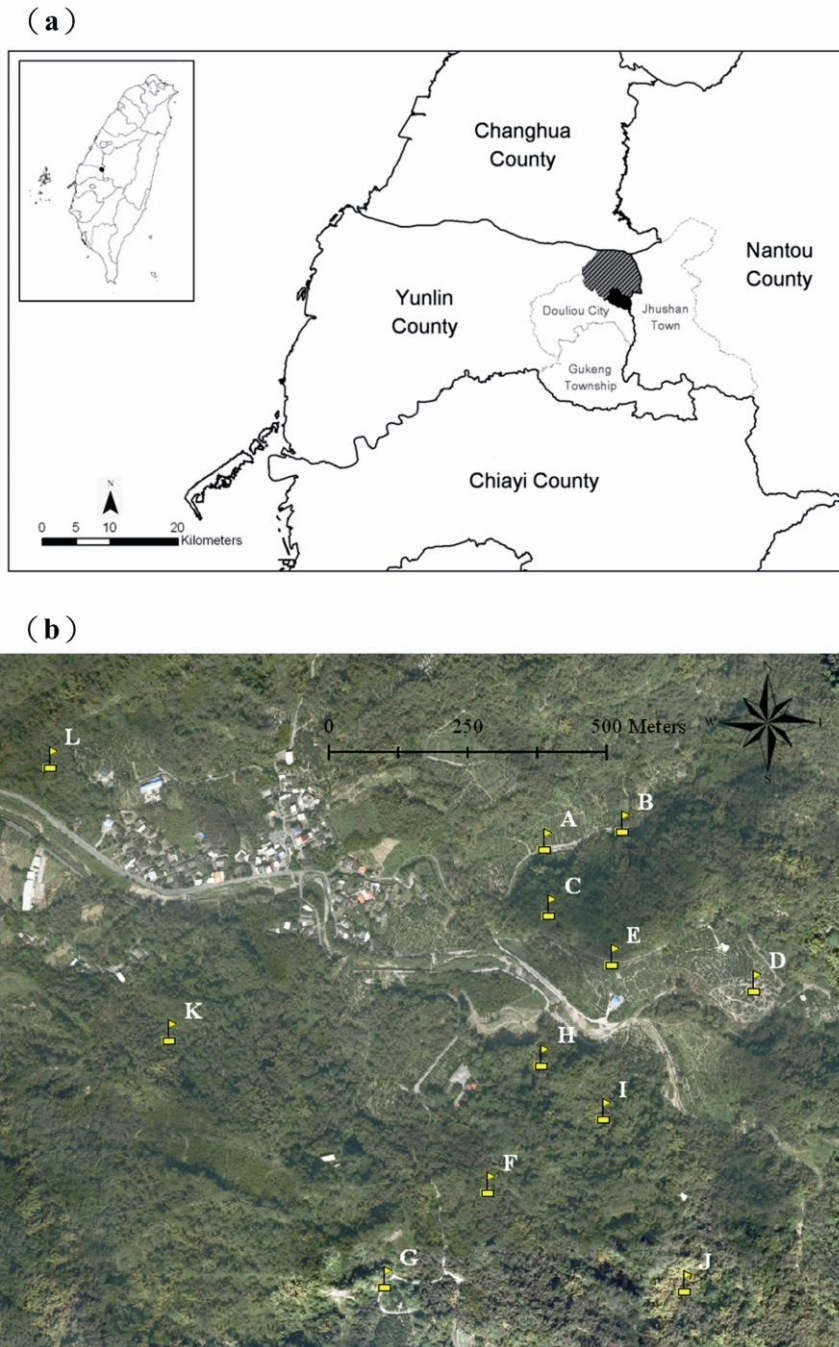


圖 1. 研究樣地位置圖。(a)雲林縣林內鄉(▨)及湖本村(■)地理位置圖。(b)研究樣地各大彎嘴雄鳥的位置(A-L)，圖中黃色旗子為錄音地點。

Fig. 1. (a) Map of Huben Village (▨), Linei Township (■), Yunlin County. (b) Recording locations (yellow flag) of each male black-necklaced scimitar-babbler.

定義為第二次錄音，以此類推。若無主動鳴唱則再以回播短暫誘引，直到大彎嘴不再鳴唱或離開為止。

四、資料分析

為分析不同個體間擁有歌型的分享程度，應盡量蒐集每一隻個體所有能鳴唱的歌曲類型，若比例過低，則容易造成分析上的偏差。而製作歌曲累積曲線(accumulation curve)是檢視是否充分蒐集特定個體於特定時間內之所有歌曲的一種方式(Wildenthal 1965)。本研究利用 EstimateS Win 8.0.0 (Colwell 2006)程式重複 1,000 次隨機取樣，來製作累積曲線，以評估個體所錄音次數的效能。

各次錄音所得資料均以 Avisoft-SAS Lab Pro software (Specht 2002)轉成聲譜圖 (Sampling frequency = 8 kHz; FFT Length = 512; sample size = 16 bits)，再分別測量下列特徵值，包含各音節的持續時間(duration, DU)、起始到最大音量所需時間(duration to maximum amplitude, DMA)、起始頻率(peak frequency of start, PFS)、結束頻率(peak frequency of end, PFE)、最高頻率(highest frequency, HF)、最低頻率(lowest frequency, LF)、頻寬(band width, BW)、最大音量頻率(peak frequency of maximum amplitude, PFMA)及兩音節的間隔時間(interval, IN)，因大彎嘴的歌曲皆可分為第一及第二音節，因此除了間隔時間外，其餘測值皆分第一及第二音節測量。由於大彎嘴雄鳥的歌曲結構並不複雜，且不同歌曲間的結構特色明確穩定，故採用視覺判斷(visual discrimination)的方式進行歌型分類(Catchpole and Slater 2008)。視覺判斷主要參考依據為各錄音的音譜形狀、頻率、時間模式與音節數(Wilson 2001)。由於鳥類所鳴唱之不同歌型間

的變異會大於歌型內的變異 (Kroodsma 1982)。為了檢測視覺判斷之歌型的可靠性，本研究利用上述所測得之歌曲特徵值進行判別分析(discriminant functional analysis)，來檢視主要的分群特徵，並分析視覺判斷歌型的正確率。

在獲取各領域雄鳥擁有的歌型後，以 Jaccard 相似度(Jaccard's similarity coefficient)計算雄鳥兩兩間的歌曲組成相似度(Krebs 1998)，並以其相似度值代表兩個體間的分享係數，其計算公式如下：

$$S_j = \frac{a}{a+b+c}$$

其中 S_j = Jaccard's similarity coefficient ; a = 兩雄鳥(甲、乙)共有的歌曲數 ; b = 甲雄鳥獨有的歌曲數 ; c = 乙雄鳥獨有的歌曲數。利用歌曲相似度矩陣，以 Mann-Whitney U test 單尾檢定比較相鄰個體與非相鄰個體的歌曲分享係數，假設相鄰個體間分享係數大於不相鄰個體。

此外，為計算各雄鳥之領域間的距離，本研究對具有無線電追蹤資料的個體，以最小凸多邊形法(minimum convex polygon)面積的中心點為定點(林瑞興，未發表資料)，沒有無線電追蹤資料的個體則以錄音點作為定點(B、I、J、K 等 4 隻個體)，以 ArcGIS 9.0 (ESRI Inc.) 計算各雄鳥的領域距離，單位測量至 m。同時利用各雄鳥的領域分布圖，除了距離較遠的 K 及 L 個體，未能確認中間是否有存在其他雄性大彎嘴，而不納入計算外，分別計算其餘 10 隻個體間的領域間隔數。若領域彼此直接相臨，則定義領域間隔數為 1，若是兩領域中間還隔有 1 個其它雄鳥領域，則定義領域間隔數為 2，以此類推。本研究利用歌曲相似度矩陣分別與領域距離及領域間

隔數進行相關性分析。其中領域距離及歌曲相似度矩陣皆為連續變數，且符合常態分布檢定(Kolmogorov-Smirnov test, $p > 0.05$)，故採用 Pearson's product-moment correlation 分析。而領域間隔數則為不連續變數，且不符合常態分布，故領域間隔數及歌曲相似度矩陣採 Spearman's rank correlation 進行分析。所有檢定均以 STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc.) 統計軟體進行分析。

結 果

研究期間針對 12 隻擁有領域的大彎嘴雄鳥共蒐集 327 次鳴唱錄音，各個體錄音次數由 14~47 次不等(附錄 1)，平均為 27.25 次。所有個體中以編號「D」共錄音 47 次為最多，將其錄音次數與歌曲量製作累積曲線，顯示錄音 13 次即可獲得 75% 以上的歌曲量，錄音 32 次則可獲得 95% 以上的歌曲量，其歌曲量的增加有逐漸平緩的趨勢。而本研究除編號 E 個體僅錄音 14 次之外，其它個體至少都有 21 次以上的錄音紀錄，藉由這些個體的歌曲累積曲線分析也發現，所有個體的歌曲累積曲線均有減緩增加的趨勢，顯示本研究的錄音紀錄應可包含錄音個體的大部分歌曲類型。

327 次的鳴唱錄音依視覺判斷共可區分成 22 種歌型，2 音節為多數歌型的基本型態，其中僅歌型 8 為單音節，歌型 11、13、20 及 21 則因在第 1 或 2 音節有短暫中斷，形成近似 3 音節的情形(圖 2)。各大彎嘴雄鳥所擁有的歌曲量及歌型組合並不相同，每隻雄鳥擁有的歌曲量在 4-10 首間(附錄 1)，平均為 7.17 首($SD = 1.99$)。327 次的錄音中部分因錄音背景較雜亂或聲音較小，採用 262 次錄音來測量各歌曲特徵，綜合各歌型特徵之平均值如表 1，

音節最高及最低頻率在 1,166~1,852 Hz 之間，頻寬為 570 Hz，歌曲長度為 0.406 秒。在判別分析中，前 5 軸的累積解釋變異量達 88.4%，各軸 Wilks' Lambda 經 X^2 檢定皆具顯著性($p < 0.001$)。第一及第二軸主要受到第一音節之起始頻率(PFS_1)、最高頻率(HF_1)、及第二音節之持續時間(DU_2)、最高頻率(HF_2)、最低頻率(LF_2)與最大音量頻率(PFMA_2)的影響(表 2)。22 種歌型之分類矩陣(classification matrix)的總和正確率為 82.4%。

12 隻雄鳥彼此間至少皆有 2 首相同歌曲，最多為 7 首(附錄 2(a))，平均為 3.82 首($SD = 1.11$)，領域相鄰的 A-I 個體各自擁有的歌曲及分享的歌型如圖 3，以位於研究範圍中間的編號 E 個體為例，其擁有的所有歌型均與相鄰的 B、C、D、H 及 I 個體分享，但對各鄰居的組合不完全相同。在所劃分的 22 種歌型中，編號 4 及 9 歌型為 11 隻(92%)個體所擁有，是最普遍的共有歌型，但有 10 種歌型是特定雄鳥所獨有的歌型，皆未跟其他雄鳥分享(附錄 1)。

12 隻大彎嘴雄鳥鄰居間歌型的 Jaccard 相似度，即歌曲分享係數從 0.11 到 0.78 不等，平均值為 0.385 ($SD = 0.142$) (附錄 2(b))。比較 12 隻個體鄰居與非鄰居間歌曲分享係數，鄰居間分享係數為 0.443 ($SD = 0.156$, $n = 15$)，非鄰居間分享係數則為 0.368 ($SD = 0.135$, $n = 51$)，兩者具顯著性的差異(U test, $p = 0.034$)。另若扣除距離較遠個體 K、L 時，以距離較為相近的 10 隻個體計算，則鄰居間歌曲分享係數為 0.443 ($SD = 0.156$, $n = 15$)仍顯著大於非鄰居個體的歌曲分享係數 0.356 ($SD = 0.133$, $n = 30$) (U test, $p = 0.018$)。而利用個體彼此間的歌曲分享係數與領域距離進行相關性分析，顯

示大彎嘴歌曲分享係數與其領域距離呈現弱負相關(Pearson correlation, $r = -0.257$, $p < 0.05$) (圖 4)。個體間歌曲分享係數與領域間隔數的關係, 亦呈現同樣趨勢, 但相關係數略高於與領域距離的相關性(Spearman correlation, $r_s = -0.357$, $p < 0.05$) (圖 5)。

討 論

從聲譜圖的資料顯示, 雄性大彎嘴的歌曲聽似單調的兩音節, 事實上卻存在許多種變化。本研究由 12 隻個體蒐集而來的歌曲即可劃分為 22 種歌型, 各種歌型可藉由聲譜特徵或視覺判斷來加以區隔, 且合乎歌型間變異比歌型內變異大的界定(Beecher and Brenowitz 2005), 平均每隻雄鳥擁有 7.17 種歌型。根據 Beecher and Brenowitz (2005) 的統計, 30% 的鳴禽僅有 1 首歌曲, 另 50% 的少於 5 首, 顯示大彎嘴為歌曲量稍多的種類, 僅兩音節也能變化出許多歌型。

本研究支持大彎嘴雄鳥間具有歌曲分享的現象, 這也符合領域穩定之留鳥容易具有歌曲分享的推論(Beecher and Brenowitz 2005)。從歌曲分享矩陣可發現湖本地區的大彎嘴, 無論距離遠近皆有 2 首以上的分享歌曲, 有些個體甚至有到 7 首分享歌曲, 其中歌型 2、4、9 是最廣泛被個體所共同採用的歌曲。從緊鄰之 9 隻個體歌曲分享圖(圖 3)來看, 可以發現大彎嘴與鄰近個體的歌曲分享比率很高, 有 4 隻個體(A、C、E、I)自身所有的歌曲皆與周圍分享, 而擁有獨有歌曲的為另 5 隻個體(B、D、F、G、H), 皆處於研究樣地邊緣, 其獨有歌曲可能會與其他非本研究對象的大彎嘴分享。

本研究結果顯示大彎嘴雄鳥間會隨著地理距離增加而降低歌曲分享比例, 這與

國外多種鳥類的研究結果相似(Bertram 1970; Thompson 1970; Harris and Lemon 1972; Howard 1974; Kroodsma 1974; Hultsch and Todt 1981; Foote and Barber 2007)。大彎嘴的歌曲分享比例雖會隨著距離下降, 但在所研究的時空尺度內, 分享係數與領域距離及領域間隔數僅呈弱負相關(圖 4、5)。此點, 在領域位於研究範圍西側且空間距離與其餘 10 隻個體較遠的 K、L 個體(圖 1(b))與其他多隻大彎嘴雄鳥間仍存有高歌曲分享率的情形來看(附錄 2(b)), 尤為明顯。此結果有可能僅是單純的樣本數不足所致, 但 Williams and Slater (1990) 提出附帶現象假說(epiphenomenon hypothesis) 來解釋, 認為歌曲分享是隨機出現的偶發現象, 並不具有特殊生態意義。在歌曲量不多的鳥種中, 歌型會在個體間呈現簡單馬賽克分布(simple mosaic distribution), 間接形成歌曲分享的現象。本研究之大彎嘴屬於歌曲量稍多之鳥種, 且從高歌曲分享的結果顯示, 大彎嘴的歌曲應存在與鄰居溝通的功能, 因此能否以附帶現象假說來解釋大彎嘴歌曲分享與地理距離無關的現象, 仍須有進一步的資料蒐集與驗證。

距離較遠的個體(K、L)依然存在高歌曲分享率, 也有可能跟大彎嘴歌曲分享的模式有關。Wilson *et al.* (2000) 提到兩種歌曲分享的空間變異模式, 一種是隨著距離增加, 歌曲分享率逐漸下降(gradual decline), 另一種則是在一定距離內皆維持高歌曲分享率, 而在跨越這個距離界線(boundaries)後, 分享率即迅速下降(rapid decline)。逐漸下降的鳥種如 Song Sparrow (Nordby *et al.* 1999); 迅速下降的鳥種則有 great tit *Parus major* (McGregor and Krebs 1982, 1989), village indigobird *Vidua chalybeata* (Payne 1985) 及 corn bunting *Emberiza calandra*

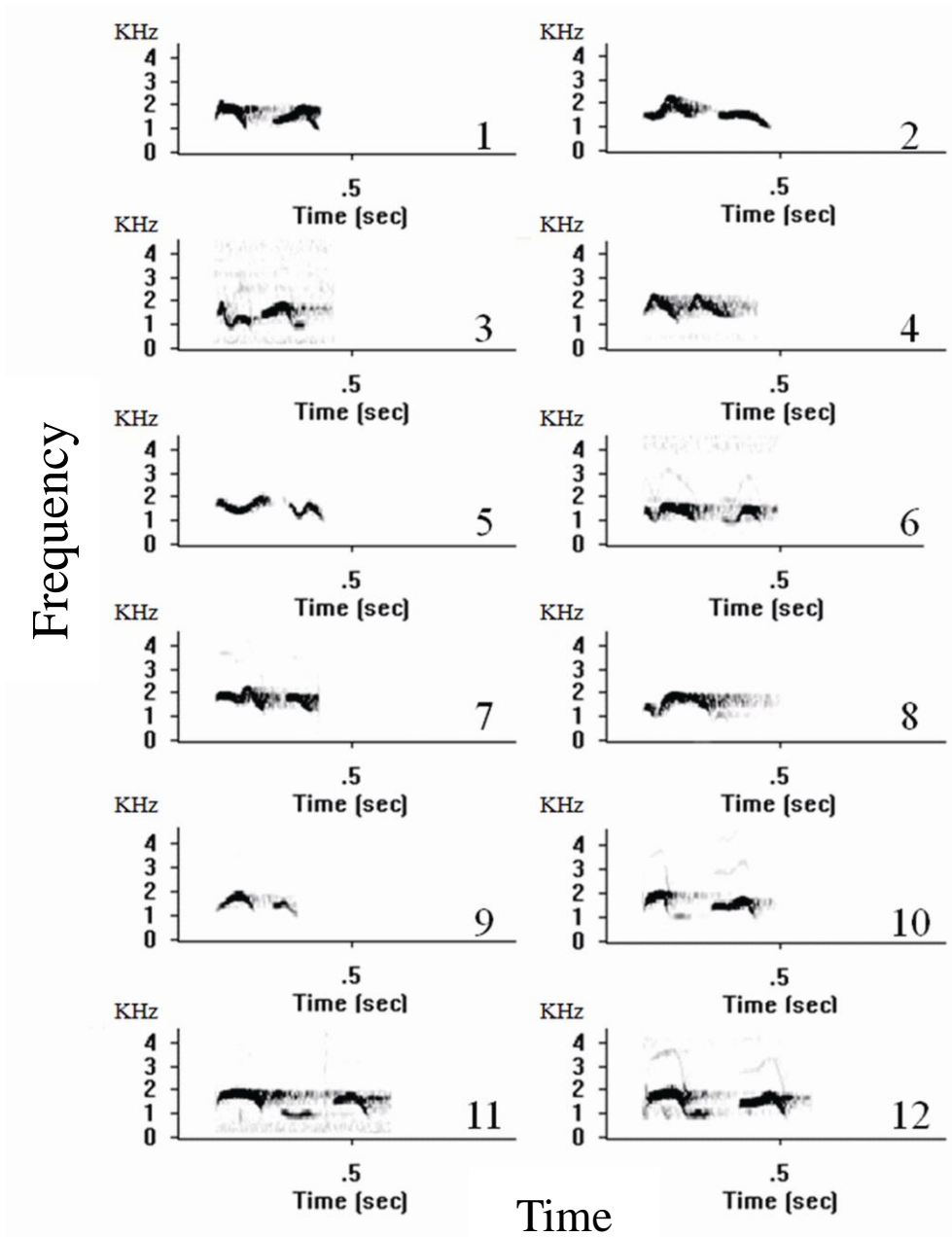


圖 2. 於 2008 年的 3 月到 10 月，在雲林縣林內鄉湖本村 12 隻大彎嘴雄鳥錄得的 22 種歌型。歌型係藉由視覺檢視音譜形狀、頻率、時間模式與音節數分類而來。

Fig. 2. Sonograms of 22 different song-types of the 12 studied black-necked scimitar-babblers in Huben Village, Linnei Township, Yunlin County from March to October, 2008. All of the original sonograms were visually examined and sorted into different song types according to shape, syllable number and acoustic frequency and temporal pattern.

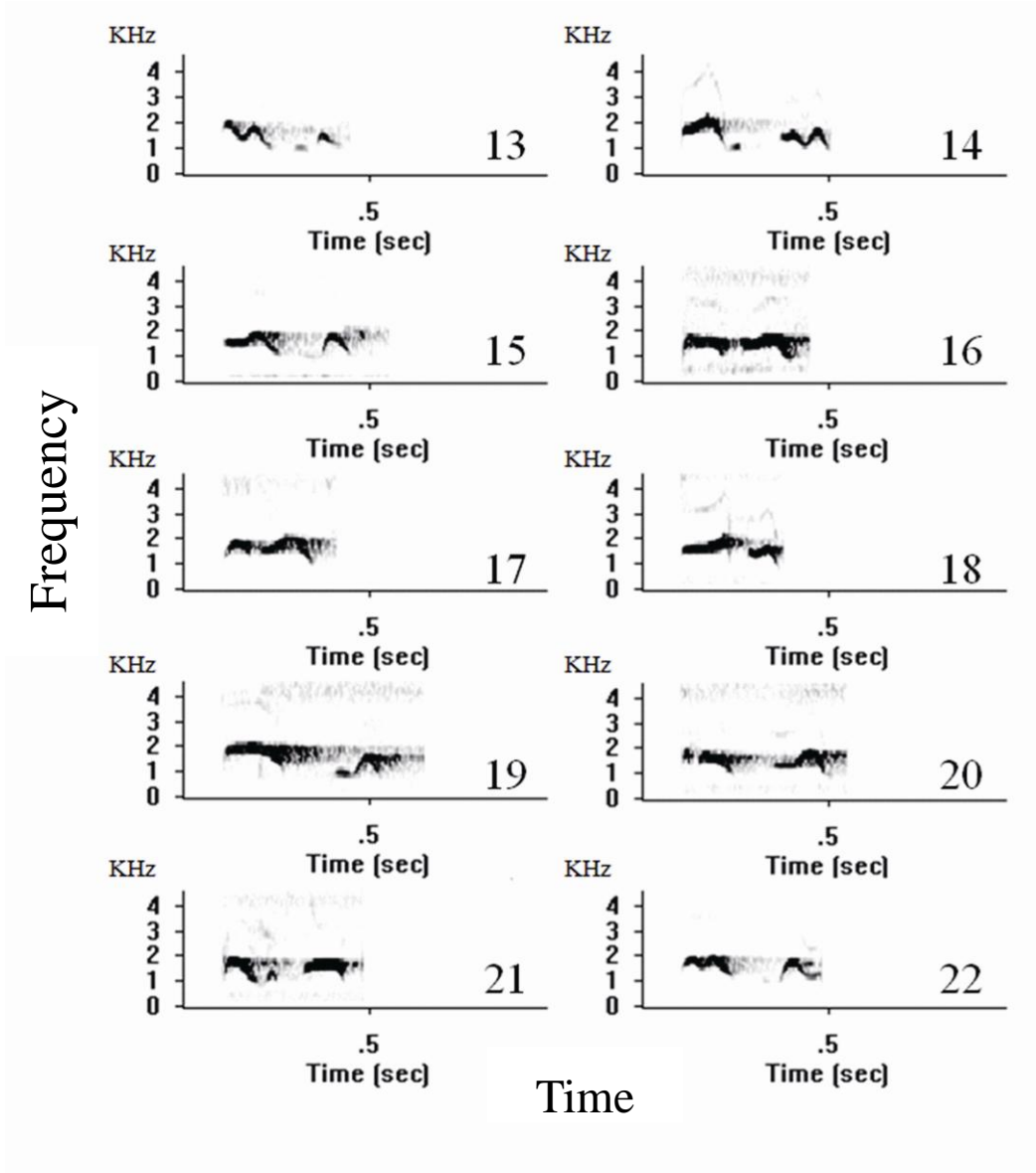


圖 2.(續) 於 2008 年的 3 月到 10 月，在雲林縣林內鄉湖本村 12 隻大彎嘴雄鳥錄得的 22 種歌型。歌型係藉由視覺檢視音譜形狀、頻率、時間模式與音節數分類而來。

Fig. 2. (continued) Sonograms of 22 different song-types of the 12 studied black-necked scimitar-babblers in Huben Village, Linnei Township, Yunlin County from March to October, 2008. All of the original sonograms were visually examined and sorted into different song types according to shape, syllable number and acoustic frequency and temporal pattern.

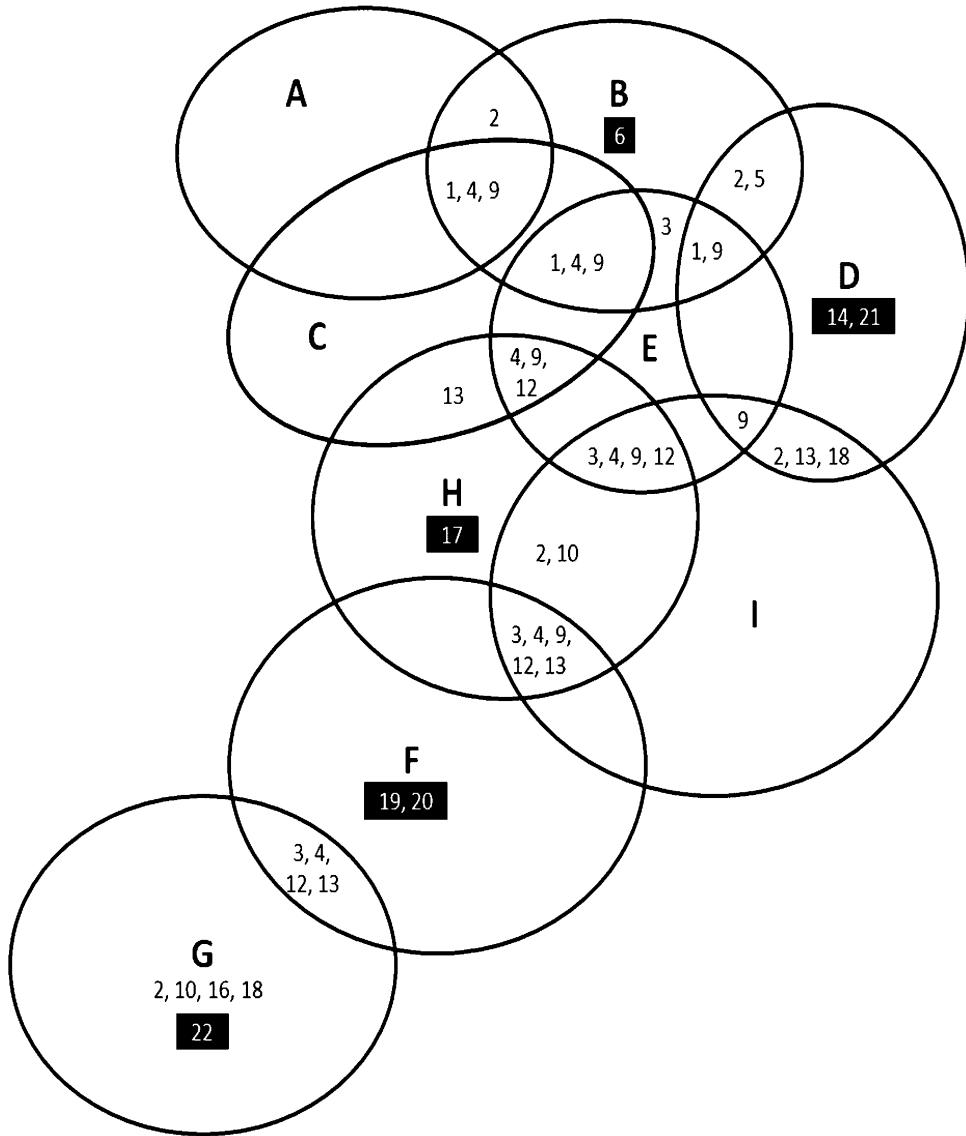


圖 3. 9 隻直接相鄰大彎嘴雄鳥的歌曲分享簡示圖。大寫英文字母為雄鳥代號，阿拉伯數字 1-22 表歌型代號，黑色數字表示非獨有歌曲，黑底白色數字表該雄鳥獨有歌曲，圓形交集處表相鄰個體的共有歌型。橢圓形圖框依照各雄鳥的領域間隔所繪製，並不代表實際領域的大小。

Fig. 3. The nine immediately neighboring male black-necklaced scimitar-babblers shared their song types with each other. A-I means number of males, 1-22 means number of song types, numbers in the intersections mean the shared song types and the black background with white words means the non-shared song types.

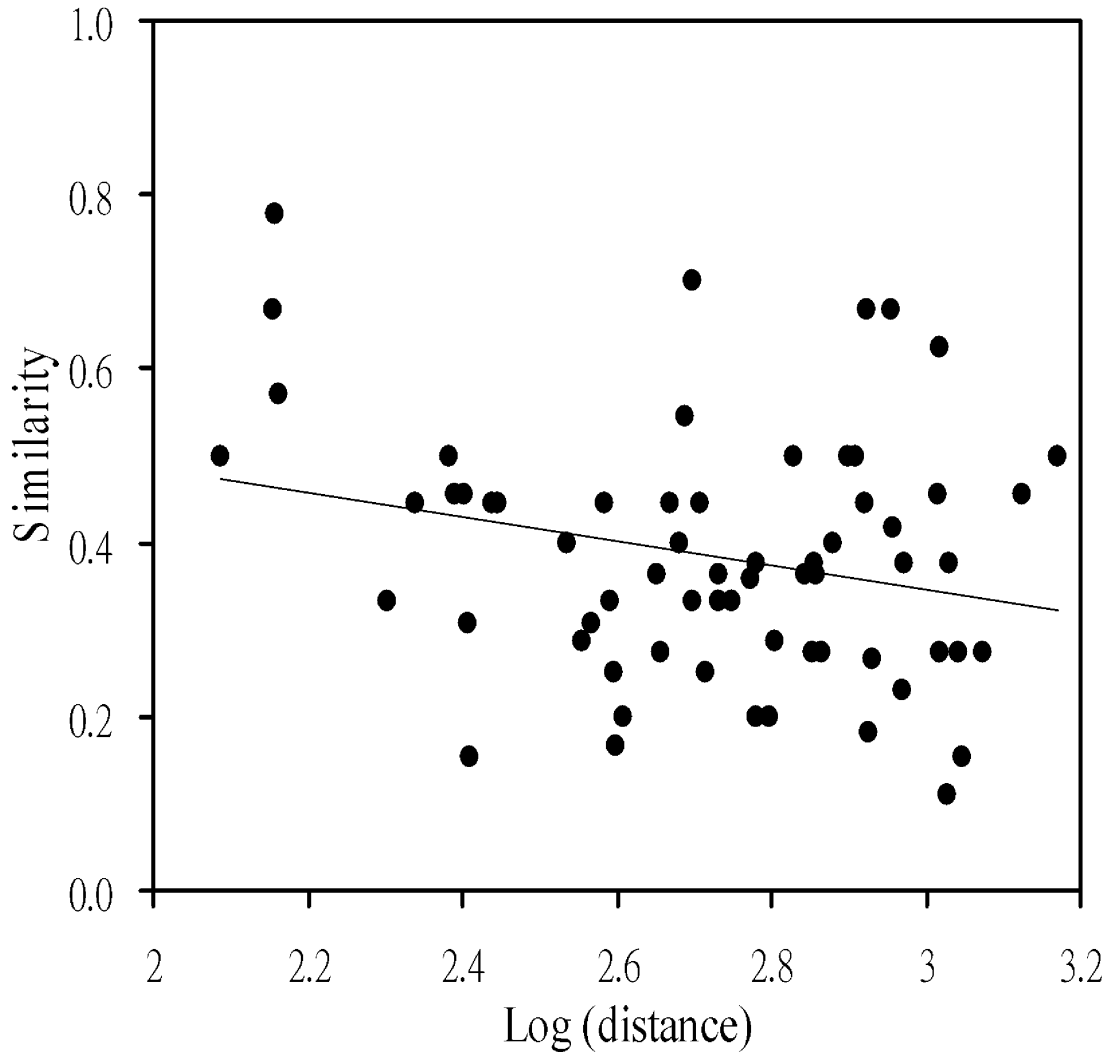


圖 4. 12 隻大彎嘴雄鳥個體間歌曲分享係數與空間距離(m)的相關性圖(Pearson correlation, $r = -0.257$, $n = 66$, $p < 0.05$)。

Fig. 4. Relationship between the paired repertoire similarities and log-distance (m) of the 12 studied male black-necked scimitar-babblers (Pearson correlation, $r = -0.257$, $n = 66$, $p < 0.05$).

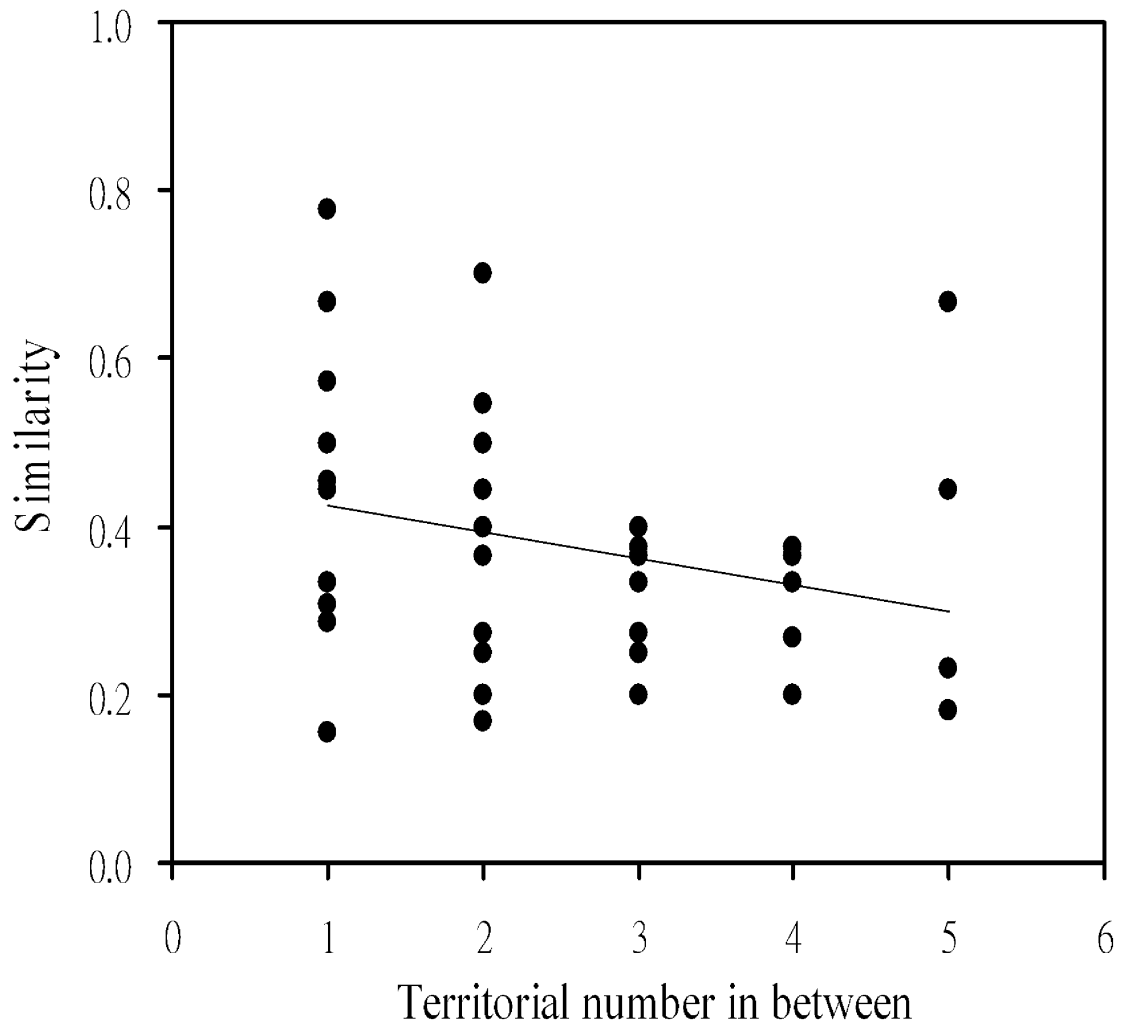


圖 5.10 隻大彎嘴雄鳥個體間歌曲分享係數與領域間隔數的相關性圖(Spearman correlation, $r = -0.357$, $n = 45$, $p < 0.05$)。

Fig. 5. Relationship between the distance number of territories and paired repertoire similarities of the 10 studied male black-necklaced scimitar-babblers (Spearman correlation, $r = -0.357$, $n = 45$, $p < 0.05$). The number of territories was calculated by the number of territories between the two targeted males. Territorial number was defined as 1 when they were immediately neighbored with each other and was defined as 2 when there was another territorial male between two males been compared, etc.

表 1. 大彎嘴雄鳥歌曲各特徵測量結果，所有測量值均以 Mean \pm SD 表示(n = 262)**Table 1.** Measurements (mean \pm SD) of song characteristics of the male black-necklaced scimitar-babblers (n = 262)

Characteristic	Syllable 1	Syllable 2
Duration to maximum amplitude (sec)	0.059 \pm 0.03	0.05 \pm 0.024
Peak frequency of start (Hz)	1525 \pm 187	1405 \pm 177
Peak frequency of end (Hz)	1438 \pm 257	1308 \pm 231
Peak frequency of maximum amplitude (Hz)	1667 \pm 129	1581 \pm 131
Lowest frequency (Hz)	1230 \pm 180	1166 \pm 140
Highest frequency (Hz)	1852 \pm 170	1685 \pm 164
Band width (Hz)	622 \pm 237	519 \pm 173
Duration (sec)	0.114 \pm 0.038	0.1 \pm 0.032
Interval (sec)		0.191 \pm 0.06
Time (sec)*		0.406 \pm 0.103

*Time 爲音節 1 + 音節 2 + 間隔的總時間。

*Time = (Duration of Syllable 1 + Syllable 2) + Interval.

表 2. 大彎嘴雄鳥歌型之判別分析的前 5 軸正典係數值，各變數之英文代號參考內文說明**Table 2.** Standardized coefficients of the first five canonical variables for the song types of the male black-necklaced scimitar-babblers. See text for the character codes

Characters	Root1	Root2	Root3	Root4	Root5
DU_1	-0.212	-0.136	0.559	-0.567	-0.100
DMA_1	0.145	0.093	-0.174	-0.358	0.013
PFS_1	-0.467	0.518	0.314	-0.280	-0.206
PFE_1	-0.083	0.049	-0.254	0.128	0.143
HF_1	0.681	0.005	-0.539	0.064	0.304
LF_1	0.281	-0.186	-0.284	-0.902	0.030
PFMA_1	0.269	-0.035	-0.169	0.148	-0.881
IN	0.114	0.344	0.269	-0.070	-0.188
DU_2	1.009	0.742	-0.207	0.231	0.346
DMA_2	0.033	0.250	-0.034	0.232	-0.169
PFS_2	0.425	-0.308	-0.158	0.314	0.006
PFE_2	-0.306	-0.385	0.112	0.160	-0.166
HF_2	-0.965	-0.357	-0.376	-0.269	-0.246
LF_2	0.581	0.624	0.076	0.421	0.005
PFMA_2	-0.401	0.507	-0.036	-0.252	0.010
Eigen value	5.841	3.510	1.837	1.324	0.953
Cumulative % of variance explained	38.328	61.362	73.416	82.104	88.356

附錄 1. 雲林縣林內鄉湖本村研究範圍內 12 隻大彎嘴雄鳥所擁有的歌曲量、歌曲組合及錄音次數
Appendix 1. The repertoire size, component of song types, and number of recordings of the 12 studied black-necklaced scimitar-babblers in Huben Village, Linnei Township, Yunlin County

Male code	Code of song type																Number of recordings						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	18	19	20	21	22
A	1			1					1														28
B	1	1	1	1	1	1																	22
C	1			1							1	1											27
D	1	1			1							1	1		1		1		1		1		47
E	1			1						1													14
F			1	1	1	1					1	1				1		1					23
G		1	1	1						1		1	1		1		1					1	29
H		1	1	1	1	1				1	1	1	1			1							37
I		1	1	1	1	1				1	1	1	1				1						21
J	1	1		1						1	1					1							22
K	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1			1								32
L	1	1		1	1	1	1			1													25
Total	8	9	7	11	4	1	1	1	11	5	1	7	6	1	1	3	1	3	1	2	1	1	327

附錄 2. 雲林縣林內鄉 12 隻大彎嘴雄鳥兩兩間歌曲分享數(a)及分享係數(Jaccard's similarity coefficient)(b)

Appendix 2. (a) Matrix of the number of shared song types and (b) matrix of the repertoire similarities among the 12 male black-necked scimitar-babblers. Repertoire similarities were calculated by Jaccard's similarity coefficient

(a)

Male code	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	K	L
A												
B	4											
C	3	3										
D	3	4	3									
E	3	4	4	2								
F	2	4	4	3	4							
G	2	3	3	4	3	4						
H	3	4	4	3	4	5	6					
I	3	3	4	4	4	5	7	7				
J	4	4	3	4	3	2	4	4	4			
K	4	5	4	2	5	4	5	6	6	5		
L	4	5	3	5	3	3	2	3	3	4	4	

(b)

Male code	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
A												
B	0.571											
C	0.500	0.333										
D	0.273	0.308	0.250									
E	0.500	0.500	0.667	0.154								
F	0.200	0.364	0.444	0.200	0.444							
G	0.182	0.231	0.273	0.267	0.273	0.308						
H	0.333	0.364	0.444	0.200	0.444	0.455	0.545					
I	0.333	0.250	0.444	0.286	0.444	0.455	0.700	0.778				
J	0.667	0.444	0.375	0.333	0.375	0.167	0.364	0.400	0.400			
K	0.400	0.417	0.364	0.111	0.500	0.286	0.357	0.500	0.500	0.455		
L	0.667	0.625	0.375	0.455	0.375	0.273	0.154	0.273	0.273	0.500	0.333	

等(McGregor 1980)。迅速下降的界線距離會因種而異，如 song sparrow 距離在 100-200 m (McGregor and Krebs 1982)，black-capped chickadee *Poecile atricapillus* 距離在 4 km (Baker *et al.* 2000)，chowchilla *Orthonyx spaldingii* 的距離則在 1 km (Koetz *et al.* 2007)。在界線內之個體的歌曲變異小而分享率高，且易形成方言(dialect)的現象。

本研究結果初步顯示了大彎嘴雄鳥的歌曲量、歌曲特徵及鄰居間歌曲分享情形。然而對於歌曲分享的空間變異，受限於研究區域內之大彎嘴雄鳥和歌型蒐集的完備性，仍未能完全釐清其歌曲分享行為的變異模式，以及大彎嘴是否存在高歌曲分享率的界線。再者，為瞭解此種行為與適存度的關係，例如在亞成鳥擴散後，其建立領域之歌曲量及歌曲組合與鄰居雄鳥的關係、分享歌型在不同雄鳥間具有甚麼樣的溝通功能、獨有歌型是否具有特定的溝通意涵、生長發育對雄鳥鳴唱歌型的影響、雌鳥選擇雄鳥是否會受到曲目量或歌型的影響，以及大彎嘴的繁殖成功率是否與其歌曲分享行為有關，都是值得進一步探討的課題。

謝 誌

感謝農業委員會特有生物研究保育中心提供經費支持本研究。另衷心感謝陳嘉宏、張景開、史特龍及張心怡協助大彎嘴繫放工作，感謝嘉義大學生物資源學系劉于綾及陳章政對野外工作的協助，同時感謝兩位審查委員對初稿提供的建議。

引用文獻

阮錦松、丁宗蘇、吳森雄、林瑞興、楊玉祥、

蔡乙榮、潘志遠。2012。2012 年台灣鳥類名錄。中華民國野鳥學會。

林瑞興。2010。鳥類繫放手冊(燕雀目強化版)。行政院農業委員會特有生物研究保育中心。

柯智仁、范孟雯、謝仲甫、黃國維、張天佑、游智涵、葉建緯、林瑞興、程建中、李培芬。2012。台灣繁殖鳥類大調查 2011 年報。行政院農業委員會特有生物研究保育中心。

劉小如、丁宗蘇、方偉宏、林文宏、蔡牧起、顏重威。2010。台灣鳥類誌(下)。行政院農業委員會林務局。

Baker, M. C., T. M. Howard and P. W. Sweet. 2000. Microgeographic variation and sharing of the gargle vocalization and its component syllables in black-capped chickadee (Aves, Paridae, *Poecile atricapillus*) population. *Ethology* 106: 819-838.

Beecher, M. D., S. E. Campbell and J. C. Nordby. 2000. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal Behaviour* 59: 29-37.

Beecher, M. D. and E. A. Brenowitz. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 143-149.

Beletsky, L. D. and G. H. Orians. 1989. Familiar neighbors enhance breeding success in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 86: 7933-7936.

Bertram, B. 1970. The vocal behavior of the Indian hill mynah, *Gracula religiosa*. *Animal*

- Behaviour *Monographs* 3: 79-192.
- Brown, E. D. and S. M. Farabaugh. 1997. What birds with complex social relationships can tell us about vocal learning: Vocal sharing in avian groups. pp. 98-127 *In*: C. T. Snowdon and M. Hausberger (eds.). Social influences on vocal development. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Caccamise, D. F. and R. F. Hedin. 1985. An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *Wilson Bulletin* 97: 306-318.
- Catchpole, C. K. 2000. Sexual selection and the evolution of song and brain structure in *Acrocephalus* warblers. *Advances in the Study of Behavior* 29: 45-97.
- Catchpole, C. K. and P. J. B. Slater. 2008. Bird song: Biological themes and variations. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Collar, N. J. and C. Robson. 2007. Family Timaliidae. pp. 70-291. *In*: del Hoyo, J., A. Elliott and D. A. Christie (eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 12. Picathartes to Tits and Chickadees. Lynx Edicions, Barcelona.
- Collins, S. 2004. Vocal fighting and flirting: The functions of bird song. pp. 39-79. *In*: P. Marler and H. Slabbekoorn (eds.). Nature's music: The science of birdsong, Elsevier Academic Press, San Diego, California, USA.
- Colwell, R. K. 2006. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0.0. User's guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Foote, J. R. and C. A. Barber. 2007. High level of song sharing in an eastern population of song sparrow (*Melospiza melodia*). *Auk* 124: 53-62.
- Forstmeier, W. and B. Leisler. 2004. Repertoire size, sexual selection, and offspring viability in the great reed warbler: Changing patterns in space and time. *Behavioral Ecology* 15: 555-563.
- Gil, D. and M. Gahr. 2002. The honesty of bird song: Multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 133-141.
- Harris, A. M. and R. E. Lemon. 1972. Songs of song sparrow (*Melospiza melodia*) individual variation and dialects. *Canadian Journal of Zoology* 50: 301-309.
- Hill, C. E., S. E. Campbell, J. C. Nordby, J. Burt and M. D. Beecher. 1999. Song sharing in two populations of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 341-349.
- Howard, R. D. 1974. The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution* 28: 428-438.
- Hultsch, H. and D. Todt. 1981. Repertoire sharing and song-post distance in nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 183-188.
- Koetz, A. H., D. A. Westcott and B.C. Congdon. 2007. Spatial pattern of song element sharing and its implications for song learning in the chowchilla, *Orthonyx spaldingii*. *Animal*

- Behaviour 74: 1019-1028.
- Krebs, C. J. 1998. Ecological methodology (2nd Edition). Addison-Wesley Educational Publisher, Inc., Menlo Park, California, USA.
- Kroodsma, D. E. 1974. Song learning, dialects and dispersal in the Beckwick's wren. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 35: 352-380.
- Kroodsma, D. E. 1982. Song repertoires: Problems in their definition and use. pp. 125-145. *In*: D. E. Kroodsma and E. H. Miller (eds.). Acoustic communication in birds Volume 2. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Kroodsma, D. E. and E. H. Miller. 1996. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Kroodsma, D. A. 2004. Vocal behavior. pp. 7-98 *In*: S. Podulka, R. W. Rohrbaugh, Jr. and R. Bonney (eds.). Handbook of bird biology (2nd edition), Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA.
- Kumar, A. 2003. Acoustic communication in birds: Differences in songs and calls, their production and biological significance. *Resonance* 6:44-55.
- Lachlan, R. F., B. M. Janik and P. J. B. Slater. 2004. The evolution of conformity-enforcing behavior in cultural communication systems. *Animal Behaviour* 68: 561-570.
- McGregor, P. K. 1980. Song dialects in the corn bunting (*Emberiza calandra*). *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 54: 285-297.
- McGregor, P. K., J. R. Krebs and C. M. Perrins 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). *American Naturalist* 118: 149-159.
- McGregor, P. K. and J. R. Krebs. 1982. Song types in a population of great tits (*Parus major*): Their distribution, abundance and acquisition by individuals. *Behaviour* 79: 126-152.
- McGregor, P. K. and J. R. Krebs. 1989. Song learning in adult great tits (*Parus major*): effects of neighbours. *Behaviour* 108: 139-159.
- Nordby, J. C., S. E. Campbell and M. D. Beecher. 1999. Ecological correlates of song learning in song sparrows. *Behavioral Ecology* 10: 287-297.
- Payne, R. B. 1985. Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeata*. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 70: 1-44.
- Payne, R. B., L. L. Payne and S. M. Doehlert. 1988. Biological and cultural success of song memes in indigo buntings. *Ecology* 69: 104-117.
- Payne, R. B. and L. L. Payne. 1997. Field observations, experimental design, and the time and place of learning bird songs. pp. 57-84 *In*: C. T. Snowdon and M. Hausberger (eds.). Social influences on vocal development. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Searcy, W. A. and M. Andersson. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 507-533.
- Searcy, W. A. and K. Yasukawa. 1996. Song and female choice. Vol. 2. pp. 454-473. *In*: D. E.

- Kroodsma and E. H. Miller (eds.). Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Specht, R. 2002. AVISOFT-SAS Lab Pro. Avisoft, Berlin, Germany.
- Temeles, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: When are they dear enemies? *Animal Behaviour* 47: 339-350.
- Thompson, W. L. 1970. Song variation in a population of indigo buntings. *Auk* 87: 58-71.
- Trainer, J. M. 1989. Cultural evolution in song dialects of yellow-rumped caciques in Panama. *Ethology* 80:190-204.
- Wildenthal, J. L. 1965. Structure in primary song of the mockingbird (*Mimus polyglottos*). *Auk* 82: 161-189.
- Williams, J. M. and P. J. B. Slater. 1990. Modelling bird song dialects: The influence of repertoire size and numbers of neighbours. *Journal of Theoretical Biology* 145: 487-496.
- Wilson, N. S. H. 2001. Song structure and syllable repertoires in the European sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*. MSc dissertation, University of Pretoria, Pretoria, South Africa.
- Wilson, P. L., M. C. Towner and S. L. Vehrencamp. 2000. Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of the song sparrow. *Condor* 102: 355-363.
- Wilson, P. L. and S. L. Vehrencamp. 2001. A test of the deceptive mimicry hypothesis in song-sharing song sparrows. *Animal Behaviour* 62: 1197-1205.
- Yen, C. W. 1990. An ecology study of the Timaliinae (Muscicapidae) of Taiwan. *Bulletin of the National Museum of Natural Science* 2: 281-289.