

討論

育雛期台灣紫嘯鶇給食聲之變化

研究結果符合預期，台灣紫嘯鶇育雛期會使用給食聲，且親鳥在育雛早期使用頻度較高，而於雛鳥 8 日齡後才顯著下降（表 2）。此結果與前人研究相似（Bengtsson & Rydén 1981；Clemmons 1995；Leonard et al. 1997；Leonard & Horn 2001），應該為雀形目鳥類普遍之現象。

黑頂山雀的研究指出，隨著雛鳥眼睛張開，乞食反應轉為受視覺刺激與振動刺激影響（Clemmons 1995）。大山雀的研究也指出，雛鳥視覺發展後能更有效辨別親鳥回巢的動靜，而能更快速產生乞食反應（Bengtsson & Rydén 1981；Moreno-Rueda 2005）。本種雛鳥一般約在 5 日齡張開眼睛，8 日齡後的雛鳥已具有視覺能力，能於親鳥還未跳至巢上時先行乞食。因此視覺的發育應是造成親鳥給食聲使用頻度於 8 日齡後顯著下降的一個重要原因。

除了使用給食聲外，有時親鳥回巢若無雛鳥立即乞食，會再以腳踏巢產生震動，似乎在嘗試刺激雛鳥張嘴乞食。黃（未發表）資料顯示，親鳥所有餵食趟數中平均有 $20.54 \pm 11.47\%$ 會再以腳踏巢，並有 $33.77 \pm 26.75\%$ 能使雛鳥產生張嘴行為，因此不需再發出給食聲刺激雛鳥。若將親鳥性別分開來看，雌鳥平均有 $29.46 \pm 12.4\%$ 的趟數會以腳振巢，顯著高於雄鳥的 $11.63 \pm 10.58\%$ ($P=0.0022$)。此現象可以解釋雄鳥給食聲使用頻度 ($53.36 \pm 30.29\%$) 高於雌鳥 ($41.73 \pm 33.17\%$) 之原因，雖然統計上未達顯著差異 ($P=0.0761$)。由於本研究樣本數雌、雄親鳥各只有 10 隻，此現象是個體差異造成或是族群中普遍現象有待進一步研究。

台灣紫嘯鶇給食聲使用時機

親鳥回巢後是否使用給食聲主要是受到雛鳥乞食反應影響。若無雛鳥立即乞食，親鳥使用給食聲機會高達 $88 \pm 6.91\%$ ；但是只要有一隻雛鳥立即乞食，親鳥使用給食聲機會顯著下降（圖 4），此結果也表示親鳥給食聲一般都是在餵食雛

鳥之前發出。

在給食聲使用的時機中，僅餵食前發出的次數最多，在三個階段皆然，表示給食聲主要功能是刺激未察覺親鳥回巢的雛鳥乞食。此外雛鳥早期由於視覺還未發育完全，無法有效察覺親鳥的存在，餵食還未結束前常會停止乞食。因此親鳥除了在餵食前需要使用給食聲，餵食過程中也需要不斷發出，以刺激雛鳥乞食至餵食完成為止。餵食前與餵食過程中皆需要使用給食聲的情況，在 7 日齡以前較明顯；而隨著眼睛張開，雛鳥 8 日齡後很少發生（表 3）。此外有些情況帶回食物過大，親鳥會將食物調整角度不斷嘗試餵食。有時由於嘗試時間太長，親鳥在餵食過程中會發出給食聲，刺激雛鳥繼續張嘴直到餵食成功。

親鳥給食聲與餵食間隔

巢中雛鳥若保持警覺（vigilant）的狀態，則可立即察覺回巢的親鳥，並早於其他雛鳥乞食，增加被餵食的機會（Dearborn 1998；Hofstetter & Ritchison 1998）。但是如果雛鳥一直維持警覺的狀態，也需付出相當多代價。腦部處在高度警覺狀態必須消耗相當多的能量，而且在腦部活動過程中產生的神經傳導物質（乙醯膽鹼）會抑制免疫系統，造成雛鳥對寄生蟲及病菌的抗性下降（Roulin 2001）。保持警覺也會減少睡眠的時間，使得雛鳥的成長速率降低（Rodríguez-Gironés et al. 2001）。此外處於高度警覺狀態的雛鳥，容易對風或雨等聲音產生乞食反應，造成能量的浪費（Dearborn 1998）。

保持警覺雖然有獲得食物的好處，但是當雛鳥被餵飽後就會開始休息或睡覺，也因此無法對親鳥回巢時產生的些微動靜立即產生乞食反應。研究指出當雛鳥已被餵飽時，對於親鳥回巢的聲音產生乞食反應顯著較飢餓時弱（Maurer et al. 2003；Leonard et al. 2005）。因此當親鳥需要發出給食聲刺激雛鳥乞食時，通常表示雛鳥已被餵飽處在警覺性較差的休息狀態，暫時無迫切的能量需求。親鳥因此能調整餵食間隔，延長下一趟回巢的時間。

親鳥若延長餵食間隔，則有較多時間選擇品質較佳的食物，例如體型較大

的食物 (Grieco 2001, 2002)。本種親鳥上一趟餵食中若發出給食聲，則會延長該趟回巢時間，並有帶回較大食物 (大於 1 嘴喙) 的傾向，雖然在統計上沒有顯著差異 ($P=0.0795$)。不同食物的營養成分不同、尋找難易度也不相同，因此若要只以大小評斷出食物的品質，則應該固定相同食物種類分析 (莊，2006)。本種親鳥帶回食物種類繁多 (王及裴，1984)，但受限於錄影效果大多無法辨識食物的類型，造成分析上限制。此外由於無法觀察親鳥於巢外的行為，延長的時間不一定投資在幫雛鳥尋食上，因此帶回食物品質也未必較佳。

河流背景聲音對給食聲使用的影響

背景噪音吵雜的環境中，由於聲音訊息容易受到干擾，動物一般會以提高警覺 (vigilant) 的方式，增加對外界訊息的察覺能力。例如在背景聲音大的環境中，由於天敵接近的聲音不容易被察覺，覓食中的動物會增加抬頭掃視四周的次數，以提高警覺能力，降低被捕食的機會 (Krebs et al. 1997; Dyck & Baydack 2004; Quinn et al. 2006)。

台灣紫嘯鶇的巢通常築於溪流附近，水流聲使得巢旁有一定程度的背景噪音。其中築於橋墩的巢位，由於距離河流距離近，流水聲較大，尤其當下過雨溪水暴漲之後；相對的築巢於房舍的巢位，由於離河流較遠，背景聲音相對小的許多。橋墩上的巢由於河流背景噪音相當大，雛鳥不易察覺親鳥回巢產生的些微聲音或震動。雛鳥應能以提高警覺的方式克服背景噪音造成的問題，但是維持警覺要付出相當多代價 (Roulin 2001)，因此雛鳥無法持續處在高度警覺狀態。

研究結果顯示，於雛鳥 8-11 日齡，巢位於橋樑的親鳥給食聲使用頻度顯著比巢位於房舍者。此狀況應為雛鳥受到溪流的背景干擾，降低了察覺親鳥回巢的能力，因此相較之下，雛鳥需要親鳥發出給食聲刺激乞食的機會提高。由此結果推論，於河流附近築巢繁殖的鳥類 (例如鉛色水鶇、河鳥)，由於受到水聲的背景噪音干擾，親鳥的給食聲使用頻度可能相對較高於一般鳥種。

而於雛鳥 0-3 及 4-7 日齡兩階段，巢位於橋樑的親鳥給食聲頻度平均值雖然

皆高於巢位於房舍者，但都未達顯著差異。早期雛鳥可能受限於感官發育，對於親鳥回巢產生的些微震動或聲音反應很差。因此即使背景聲很小，雛鳥也無法很有效察覺親鳥回巢，親鳥同樣需要發出給食聲刺激雛鳥張嘴。

給食聲回播實驗

有關雛鳥乞食行爲的研究都指出，飢餓程度是影響雛鳥乞食行爲的一個重要因子，愈飢餓的雛鳥乞食行爲愈強(Maurer et al. 2003; Rodríguez-Gironés 2001 et al.; Leonaed & Horn et al. 2005)。許多研究將野外雛鳥分別隔離至室內進行操作，並以人爲餵食控制雛鳥飢餓程度，以排除飢餓程度對欲探討因子造成雛鳥行爲的影響。但是也有研究指出，隔離在室內操作的雛鳥反應與野外進行操作的結果不同(Platzen & Magrath 2004)，意味著隔離可能對雛鳥的行爲表現造成影響。爲了避免隔離可能對雛鳥自然行爲產生的影響，本研究選擇於野外進行對雛鳥的回播實驗。而爲了盡量排除雛鳥不同飢餓程度對乞食行爲造成的影響，每巢雛鳥每階段皆進行 3 次回播，每次間隔一小時以上，再以 3 次結果的平均進行分析。

本種雛鳥對於親鳥給食聲回播產生的乞食強度及張嘴時間，皆顯著高於本種親鳥溝通聲與台灣藍鵲叫聲，證明本種雛鳥能正確辨別給食聲，避免對於錯誤的聲音訊息產生乞食反應。結果也顯示 11-13 日齡的雛鳥對於各種聲音回播之乞食強度皆較 4-7 日齡高，雖然未達顯著差異 ($P=0.0595$)。本種親鳥於雛鳥日齡愈大時帶回的食物也愈大，但是每小時平均的餵食次數卻逐漸降低(王及裴，1984)，意味著愈大雛鳥對於每趟餵食的競爭可能也愈大，因此可能使乞食行爲變的更爲激烈。此外年紀較大的雛鳥相對於發育早期的雛鳥較不需要花費很多能量於生長上，所以較能負擔乞食的耗能(Kilner 2001)。本種雛鳥於 0-12 日齡間體重增加迅速，13 日齡後則趨於穩定(王及裴，1984)。因此本種 11-13 日齡的雛鳥投資於體重增長的能量較 4-7 日齡低，可花費較多能量在乞食行爲的表現上。

激烈的乞食聲能反映雛鳥的飢餓，並刺激親鳥增加餵食頻度，縮短下一趟回巢的餵食間隔(Leonard & Horn 1996; Kilner et al. 1999)。但是乞食聲也會吸

引天敵的注意，增加被捕時的機會（Leonard & Horn 1997；Dearborn 1998）。因此乞食聲雖然有獲得食物的好處，但也具有很高風險。

實驗對本種雛鳥回播給食聲發現，雛鳥雖能立即產生很強烈的乞食動作並持續平均約 10 秒鐘，但是發出乞食聲的機會卻相當低。不論 4-7 日齡或 11-13 日齡的雛鳥，回播親鳥給食聲而產生乞食聲的機會皆較親鳥實際餵食情況下雛鳥發出乞食聲的機會低（4-7 日齡：回播 14.28% versus 實際 92.23%；11-13 日齡：28.57% versus 實際 85.71%）。此結果可能表示引發本種雛鳥乞食動作與發出乞食聲的刺激可能不同。乞食動作只需要聲音訊息就可引發，但是乞食聲似乎需要親鳥提供其他訊息才能刺激雛鳥發出。觀察親鳥於雛鳥 4-7 日齡的實際餵食情形，雛鳥乞食聲通常都是在餵食過程中才發出，因此視覺發育前的雛鳥可能需要有食物接觸嘴喙的刺激引發乞食聲。而雛鳥視覺發育後，有時可觀察到雛鳥早於親鳥餵食前乞食並發出乞食聲，因此視覺訊息可能為刺激雛鳥發出乞食聲的重要根據。雛鳥若需要接收聲音以外的刺激，以確定親鳥在巢中後才發出乞食聲，則可有效避免於親鳥離巢時發出叫聲，降低吸引天敵注意的機會。

育雛期台灣紫嘯鶇警戒聲之變化

研究結果顯示，台灣紫嘯鶇親鳥護巢時發出警戒聲次數會隨著雛鳥成長而逐漸增加。本研究是以探巢者當作天敵進行重複觀測，所以若以親鳥是經由學習增加警戒聲次數解釋（Knight & Temple 1986; Montgomerie & Weatherhead 1988），則會預期第二巢親鳥警戒聲次數會比第一巢增加。但是比較本種同對親鳥繁殖第一巢與第二巢警戒聲使用次數發現，兩者並無差異（表 6），而且警戒聲類型變化情形也相似（表 7）。因此根據上述實驗結果，可以排除本種親鳥警戒聲隨雛鳥成長而增加的現象是因為重複探巢，造成親鳥學習產生的結果。

天敵風險假說認為隨著日齡逐漸增加，雛鳥被天敵發現也隨之增加，因此親鳥會增加護巢的強度以降低天敵的捕食的風險（Harvey and Greenwood 1978; Greig-Smith 1980）。此假說較適合解釋巢位屬於開放型的鳥種，因為當雛鳥長大

時，身體露出於巢外的體積也愈大，被天敵看見的機會愈大。但本種的巢位隱密，通常築於石縫或橋墩上的隱蔽處，由巢外無法直接看到，因此即使雛鳥體積逐漸增大，被天敵看見的機會也不會明顯增加。此外本種親鳥隨著雛鳥成長，每小時平均餵食次數卻遞減（王和裴、1984），日齡愈大雛鳥因親鳥進出巢而被天敵發現的機會不會明顯增加。研究期間也發現，本種雛鳥早期會對探巢者產生乞食反應。此種情形約至 14 日齡後才轉為躲避反應，一窩雛鳥會縮在一起不再對探巢者乞食。因此當天敵出現於巢旁時，本種雛鳥晚期的反應較可避免被天敵發現的機會。就上述幾點來看，本種雛鳥日齡愈大被天敵發現的機會並不會顯著增加，此情況並不符合此假說前提。

親代投資假說認為，親鳥會以過去累積的努力（Barash 1975；Coleman & Gross 1991）作為投資的根據。由於親鳥對日齡愈大的雛鳥累積的努力也愈多，因此護巢行為也會愈強，護巢時發出的警戒聲次數也較多。若親鳥是以過去累積的投資作為護巢時發出警戒聲的依據，則也預期在不同巢間的親鳥，於雛鳥早期餵食頻度愈高者，於雛鳥晚期警戒聲使用次數也愈多。因為親鳥於雛鳥早期的餵食頻度能反映過去累積投資的差異。研究結果顯示於雛鳥 0-11 日齡餵食頻度愈高的親鳥，警戒聲使用次數於雛鳥 12-17 日齡也愈多。不過此結果也可以解釋為愈強的親鳥，其本身餵食頻度與護巢時警戒聲次數也愈高。親代投資假說也認為，親鳥會投資較多在存活率較高的子代上。因此預期親鳥於雛鳥死亡率最低的階段，護巢時發出警戒聲次數也會最多。於 2006 年的 24 巢繁殖紀錄中，0-5 日齡雛鳥的死亡率為 10.34%（n=58），6-11 日齡的死亡率為 5.77%（n=52），12 日齡後雛鳥死亡率為 0%（n=49）。而親鳥警戒聲次數於雛鳥 11-17 日齡最多，6-11 日齡次之，0-5 日齡最少（圖 14）。上述兩個結果提供了一些證據支持親代投資假說，此假說為本研究最無法排除者。

親鳥護巢時使用的警戒聲類型

在某種程度上鳥類聲音的構造（頻率、頻域）可以反映其聲音的功能。Marler

(1955) 發現大山雀 (*Parus monticolus*)、烏鶇 (*Turdus merula*)、蘆鷓 (*Emberiza schoeniclus*)、蒼頭燕雀 (*Fringilla coelebs*) 等歐洲不同的鳥類，在雀鷹等猛禽飛過時都會發出一種高頻且頻域窄的警戒叫聲 (seeep call)。此種高頻的警戒聲具有讓猛禽不容易定位的特性，對於發出警戒聲的個體較有利，因此在不同種類之間演化出相似警戒聲特性 (Catchpole & Slater 1995; Alcock 2005)。而當聲音功能是為了告知接收者其位置時，則發出的叫聲頻域較寬，因為頻域寬的聲音具有容易定位的特性。例如有些鳥類與天敵正面遭遇時，會發出一種圍攻叫聲 (mobbing call)，呼叫其他同伴一起過來抵抗天敵。此種聲音一般頻域都較寬，使的同伴能馬上辨別發出聲音者的位置，盡快過去幫忙。此外一般而言鳥類感到害怕的聲音為高頻且頻域窄；而具有攻擊性的叫聲通常是低頻粗啞的聲音 (Morton 1977; Morton 1982)。

晚成型鳥類的護巢行為會隨著雛鳥成長而增強，本種除了反映在警戒聲次數增加外，也反映在警戒聲的使用類型上。親鳥於育雛期早期，護巢時發出的警戒聲類型以 I-a 使用最多。警戒聲 I-a 頻率高 (主頻率 5903Hz) 且頻域窄 (2282Hz)，因此也具有不易被猛禽定位特性，推測其功能為警告配偶，並避免發出聲音者被天敵發現。

育雛期中期以後，親鳥護巢時除了會叫警戒聲 I-a，警戒聲 I-b 發出的次數則大為增加，並出現低沉粗啞的警戒聲 II (圖 9)。警戒聲 I-b 的頻域較 I-a 寬，介於 3239-6630Hz 之間，具有容易定位的特性，因此推測功能主要是吸引天敵注意，以誘使天敵離開其巢位。而在連續的警戒聲 I-b 與 I-a 之中，有時會出現更為低沉的警戒聲 II (主頻率 3390Hz)，可使吸引天敵的效果更為提高。研究期間探巢者雖然不會遭到本種親鳥直接攻擊，但是當親鳥發出粗啞的警戒聲 II 時，通常會主動靠近探巢者至 5 公尺距離，並有朝探巢者衝刺一小段的行為。由於發出警戒聲 II 時親鳥具有較強攻擊性，推測具有驅趕天敵的功能。

整體而言本種親鳥於育雛期中，使用警戒聲的頻度與類型都具有變化。於雛鳥早期，親鳥警戒聲次數較少，以高頻且頻域窄的叫聲為主，推測功能主要是

警告配偶；而雛鳥中期以後，親鳥警戒聲次增多，以較低頻且頻域寬的叫聲為主，推測功能主要是驅趕或誘使天敵離開巢位。

警戒聲回播實驗

以親鳥警戒聲 I -a、I -b、II 進行對本種 15 日齡後雛鳥的回播實驗結果顯示，雛鳥聽到回播後動作次數顯著較回播前低，而其中理羽、振翅兩種較大的動作在警戒聲回播中也未記錄到（表 8）。結果表示三種類型警戒聲皆能降低雛鳥的活動，具有警告的功能。因為當天敵於巢位附近時，巢中雛鳥的動作可能引起天敵注意（Gill & Sealy 2003）。

研究期間曾嘗試用相同方式對 15 日齡以下雛鳥進行實驗，但是較早期的雛鳥於巢中活動很低，親鳥不在時幾乎都處在休息狀態。因此很難以回播前、後動作次數的增減反應警戒聲的影響，因為回播前雛鳥就已經幾乎都不動了。因此本研究只能確定警戒聲能警告 15 日齡後的雛鳥，對於較早期雛鳥對警戒聲的影響有待以其他方式進行研究。