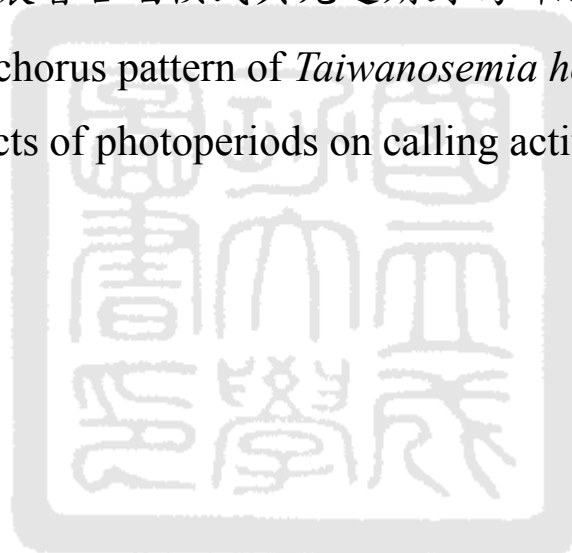


國立成功大學生物學研究所
Institute of Biology
National Cheng Kung University

碩士論文
Master Thesis

北埔蝸之晨昏合唱模式與光週期對鳴叫活動的影響
Crepuscular chorus pattern of *Taiwanosemia hoppoensis* and
effects of photoperiods on calling activities



研究生：陳建宏(Jian-Hong Chen)
指導教授：侯平君(Ping-Chun Lucy Hou)博士

中華民國九十二年一月十七日

國立成功大學

碩士論文

研究生：陳建宏

本論文業經審查及口試合格特此證明

論文考試委員：

侯平君

侯克義 李珉

指導教授：侯平君

系(所)主管：麥景堂

中華民國 92 年 1 月 17 日

摘要

許多蟬種會在黎明與黃昏進行密集而短暫的合唱，這種現象稱為晨昏合唱。北埔蝟(*Taiwanosemia hoppoensis*)為台灣特有蟬種，一天中僅於黎明與黃昏進行短暫的合唱，其鳴叫活動顯然屬於生物週律的現象。本研究第一部分是描述台南市北埔蝟族群的晨昏合唱模式，並分析合唱起訖時間，與日出日落時間、雲量、環境照度、氣候因子以及合唱族群大小間的相關性，藉此找出可能影響合唱模式的因子。第二部分則是在持續黑暗與持續微光的處理下觀察北埔蝟個體的鳴叫時間，以了解光週期對誘發鳴叫活動的重要性以及鳴叫活動是否具有內生性的機制。於 2001 年在台南市海岸防風林之研究，發現北埔蝟晨昏合唱的季節為五月初至八月中。黎明合唱始於 04:23~04:53，終於 04:55~05:15，合唱持續時間平均為 24.6 min，合唱強度平均為 59.9 dB。黃昏合唱始於 18:19~18:55，終於 19:00~19:35，合唱持續時間平均為 37.7 min，合唱強度平均為 62.9 dB。同年在防風林中畫設樣方並進行蟬蛻移除法，發現北埔蝟成蟲的羽化由 5 月初開始，於 6 月中下旬達到高峰，至 8 月初結束，雄雌性比為 1:1.07，蟬蛻密度為 3.08 m⁻²。統計分析顯示，北埔蝟族群之晨昏合唱模式主要與環境照度及合唱族群大小有顯著相關。此外，在持續黑暗與持續微光下，北埔蝟個體表現晨昏鳴叫的機率顯著小於正常光週期下表現之機率，此結果並不支持內生性週期的存在，而光強度的變化才是誘發北埔蝟個體鳴叫的主要機制。

Abstract

Taiwanosemia hoppoensis (Matsumura 1907) (Homoptera: Cicadidae) chorus specifically in the dawn and dusk. This behavior can be regarded as a biological rhythm. Previous studies on other crepuscular cicadas suggested that light intensity is the exogenous cue inducing crepuscular chorus, but this remains unverified. In the first part of this study, the crepuscular chorus pattern of *T. hoppoensis* in the coastal windbreak forest of Tainan, Taiwan, was described and the number of exuviae were estimated as an index of chorus population size. The crepuscular chorus of *T. hoppoensis* occurred from early May to mid August. The dawn chorus started at 04:23~04:53, finished at 04:55~05:15, and lasted for 24.6 min on average. The mean chorus intensity of dawn chorus was 59.9 dB. The dusk chorus started at 18:19~18:55, finished at 19:00~19:35, and lasted for 37.7 min on average. The mean chorus intensity of dusk chorus was 62.9 dB. The emergence of adults began in early May, peaked on ca. 20, June, and finished in early August. Sex ratio and average density of the exuviae were 1 : 1.07 (♂ : ♀) and 3.08 m⁻², respectively. Analyses of onset and cease time of the chorus by step-wise multiple regression indicate that the chorus population size and the ambient light intensity are the important determinants. In the second part of this study, individual male was treated with natural photoperiod, constant dark, or constant twilight to test the existence of endogenous rhythm controlling the calling activities. Proportions of crepuscular calling individuals in the constant dark and twilight groups were significantly lower than that in the normal photoperiod group. Besides, abrupt light-off induced calling of the males. These results do not support the presence of an endogenous rhythm and suggest that the change of light intensity is the main exogenous cue for calling of *T. hoppoensis*.

致謝

感謝侯老師給我獨立研究的機會，以及在論文寫作上的諸多指導。同時要謝謝宋克義老師在統計分析上所提供的建議，也要謝謝李亞夫老師相當細心地閱讀我的論文，指出了許多我想要迴避的地方，讓我對這些錯誤印象更為深刻。

在長時間的野外工作，首先我要謝謝林尚勳與陳清旗，他們在馬櫻丹肆虐的防風林中陪我披荊斬棘，協助完成了 40 個精美樣方的畫設。此外也要謝謝林家帆、陳學儒、韋昕林、簡豪江、洪克璿、張原謀、鄭天勻、劉錫軒、翁依珊與陳相伶等人捐出他們寶貴的青春來分擔我在野外的辛勞，有他們的陪伴，使我不用總是一個人在夜間工作，獨自承受黑暗所帶來的壓力。

特別謝謝好夥伴青莢，不僅在野外工作與研究上給我最直接的協助，同時也照顧了我的生活。最後要感謝父母對我的包容以及在經濟上的支持，讓我得以順利完成學業。

目錄

中文摘要.....	I
英文摘要.....	II
致謝.....	III
目錄.....	IV
表目錄.....	VI
圖目錄.....	VII
壹、前言.....	1
貳、材料與方法.....	6
一、研究物種與研究地.....	6
(一) 研究物種描述.....	6
(二) 研究地描述.....	6
二、北埔蝸族群之晨昏合唱模式.....	7
(一) 晨昏合唱觀察.....	7
(二) 成蟲族群量指標.....	8
(三) 環境因子與氣候因子的紀錄.....	9
(四) 統計分析.....	11
三、不同光週期對北埔蝸個體的鳴叫行為的影響.....	12
(一) 野外成蟲鳴叫日齡與壽命的觀察.....	13
(二) 實驗個體的準備.....	13
(三) 實驗設計.....	14
(四) 統計分析.....	15
參、結果.....	17
一、北埔蝸族群之晨昏合唱模式.....	17

二、北埔蝟之羽化	18
三、北埔蝟族群晨昏合唱時間與日出日落時間的相關性	19
四、北埔蝟族群晨昏合唱始、終之昏值在不同雲量下之比較 ...	19
五、北埔蝟族群晨昏合唱始、終之昏值與蟬蛻數量、環境照度及 氣候因子間的關係	20
六、野外圈養個體開始鳴叫的日齡與存活的天數	21
七、三種光週期下北埔蝟個體的鳴叫行為	21
(一) 控制組	21
(二) 黑暗組	22
(三) 微光組	23
肆、討論	24
一、晨昏合唱模式與相關因子	24
(一)、晨昏合唱的季節變化	24
(二)、晨昏合唱與環境照度的相關性	25
(三)、晨昏合唱與族群量的相關性	25
(四)、晨昏合唱與氣候因子的相關性	28
二、北埔蝟在不同光週期下鳴叫行為的表現	28
(一) 控制組	28
(二) 黑暗組	29
(三) 微光組	30
三、光線強度對誘發鳴叫的重要性	31
伍、參考文獻	33

表目錄

表一、蟬總科(Cicadoidea)昆蟲的合唱類型	38
表二、晨昏合唱開始及結束時之昏值的多變量線性迴歸分析所選用的 變項	40
表三、北埔蝸晨昏合唱開始及結束時之昏值與持續時間之多變量迴歸 分析結果	41

圖目錄

圖一、2001年7月2~4日台南市城西里黃昏環境照度的變化.....	42
圖二、2001年台南市城西里北埔蝸族群每日晨昏合唱發生的時間	43
圖三、2001年台南市城西里北埔蝸族群每日黎明與黃昏合唱持續時間的變化.....	44
圖四、2001年台南市城西里北埔蝸族群每日黎明與黃昏合唱強度的變化.....	45
圖五、2001年台南市城西里北埔蝸成蟲羽化數量的變化.....	46
圖六、2001年台南市城西里北埔蝸族群每日晨昏合唱發生時間與日出日落時間之相關性.....	47
圖七、2001年台南市城西里北埔蝸族群晨昏合唱始、終發生時之昏值在不同雲量下之比較.....	48
圖八、北埔蝸雄性個體在正常光週期下的鳴叫活動.....	49
圖九、北埔蝸雄性個體在持續黑暗下的鳴叫活動.....	50
圖十、一隻北埔蝸雄性個體在連續五天黑暗中表現的鳴叫活動.....	51
圖十一、一隻北埔蝸雄性個體在連續五天黑暗中每次鳴叫開始的時間.....	52
圖十二、北埔蝸雄性個體在持續微光中的鳴叫活動.....	53

壹、前言

蟬總科(Cicadoidea)昆蟲中，除了較原始的類群之外，雄性成蟲的腹部皆具一對鼓膜(tymbals)，並可藉由震動鼓膜發出響亮的鳴聲(e.g., Fonseca and Popov 1994)。蟬的鳴叫行為依功能的不同可分為：召喚(calling)、干擾與警報(disturbance and alarm)、攻擊(aggression)以及求偶與配對(courtship and copulation)(Claridge 1985)。一些證據顯示雌蟬對同種雄蟬的召喚鳴聲有趨聲性(phonotaxis)(Doolan and Young 1989, Daws et al. 1997, Cooley 2001)，因此雄蟬的召喚行為最主要的功能是吸引雌蟬前來配對。

在許多種蟬的召喚行為中，雄蟬常會聚集鳴叫，這種現象稱為合唱(chorus)(e.g., Williams and Smith 1991)。歸納前人文獻(表一)發現，蟬的每日合唱活動可以分成三種類型。第一類：合唱活動發生於日間，其持續時間較長且較不特定。例如十七年蟬 *Magicicada septendecim*，雄蟬的鳴叫活動於上午大約 08:00 開始，於 10:00 達到高峰，此後逐漸下降(Maier 1982)。第二類：合唱活動除發生於日間，在黎明或黃昏也會出現較密集的合唱。例如 *Quesada gigas*，雄蟬在黎明有一中等強度的鳴叫活動，之後便沉寂下來，直到約 08:00 才開始日間的鳴叫活動，日間的鳴叫活動持續到 16:00 為止，之後又沉寂到黃昏，在約 18:00 又開始密集的鳴叫活動並持續到天黑為止(Wolda 1993)。第三類：合唱活動僅發生於黎明或黃昏。例如澳洲產的 *Cystosoma saundersii*，一天中僅於黃昏鳴叫，且持續時間只有大約 30 分鐘(Doolan and MacNally 1981)。

第二與第三類型的合唱活動中，發生於黎明或黃昏的合唱活動稱為晨昏合唱(crepuscular chorus or dawn-dusk chorus)。在蟬總科中晨昏

合唱是相當普遍的現象，不但出現於不同的分類群中(表一)，甚至出現在棲息於同一地區的不同蟬種。例如，根據 Young (1981)的觀察，在新熱帶地區許多主要的蟬種，如 *Fidicina mannifera*、*F. pronoe*、*F. spinocosta*、*F. amoena*、*Quesada gigas* 等，會趨同地在黎明以及黃昏出現密集的合唱活動，時間僅持續約 15 到 20 分鐘。相同地，在墨西哥雨林，Sueur (2002)觀察了 9 種共域的蟬，其中就有 7 種會在黎明與黃昏進行合唱。

蟬的晨昏合唱發生在非常短暫且特定的時間內，時間上與日間合唱活動有所區隔，而且其強度往往高於一天當中其他時間的合唱活動。因此，這種特殊的合唱模式已經引起許多學者的注意，並在世界各地被廣泛的報導，例如中美洲(Young 1981, Wolda 1993)、墨西哥(Sueur 2002)、馬來西亞(Gogala and Riede 1995, Riede and Kroker 1995)與澳洲(Ewart 2001)。根據我的初步觀察，台灣產的一些蟬也有類似的晨昏合唱的現象。例如恆春半島所特產的恆春羽衣蟬 *Nipponosemia virescens* Kato 1926 除了在日間鳴叫外，合唱活動的高峰集中於日出前以及日出後。平原產的北埔蝟 *Taiwanosemia hoppoensis* (Matsumura 1907) 只在黎明以及黃昏合唱。阿里山產的一種 *Tanna* spp. 則僅在黃昏合唱。

Kato (1956)曾經簡短地記載台灣產北埔蝟的晨昏合唱。而根據我初步的觀察，北埔蝟的合唱活動僅發生在黎明與黃昏，而且持續的時間相當短暫。目前對於蟬總科昆蟲，引發晨昏合唱的機制仍是未知的。研究誘發北埔蝟合唱週律的因子或許可以讓我們了解其他蟬種晨昏合唱的可能機制。

北埔蝟的合唱活動在每天當中僅出現於特定的時間，顯然屬於生物週律(biological rhythm)的現象。控制生物活動週律的機制可能是內

生性的(endogenous)或是外生性的(exogenous)機制(Saunders 1982)。

內生性機制指的是生物體內具有一個週期性的系統，生物的活動受此系統控制，不需要外在因子的提示便可表現週期性的活動。目前已知大部分昆蟲的活動週律，包括飛行、移動、覓食、交配與鳴叫等等，都具有內生性的基礎(Saunders 1982)。當生物個體被轉移到一個持續黑暗(DD)或持續光照(LL)，並且沒有任何其他週期性變化因子(例如，溫度)存在的情況下，生物的內生性週期(*i.e.* free-running period, τ)通常就會顯現。例如一種蟋蟀 *Teleogryllus commodus* 的鳴叫活動，在持續黑暗或持續光照的情況下仍然週期性地表現(Sokolove 1975)。

相對地，外生性的機制指的是生物的活動週期受到一些每日週期變化的環境因子影響，例如光線與溫度，特別是每日晨昏光線強度的快速改變。例如光線可以誘發 *Cycnia tenera* 雌蛾的召喚行為(Webster and Conner 1986)；當光線突然變暗或漸漸的下降到某個閾值可以誘發采采蠅 *Glossina morsitans* 的飛行活動(Brady 1987)。大部分昆蟲的每日活動週律除了受到內生性機制的控制，也受外生性因子的調節，從而使活動週律與日週律(24 hr)一致(Saunders 1982)。許多昆蟲的活動週律在沒有外生性因子的誘導的狀況下，會偏離正常的日週律。例如蠅類 *Delia antiqua* 在持續弱光或完全黑暗的情況下活動週期會漸漸延長(Watari and Arai 1997)。另外，一種每日在黃昏開始飛行的冀金龜 *Onitis alexis*，在持續黑暗或光照下不會有任何飛行活動，但在持續微光下其開始飛行的時間與在野外接觸正常光線變化的情況下近似(Houston and McIntyre 1985)。由此可知，內生性與外生性的機制讓昆蟲在正確的時間表現出適當的行為，故對昆蟲的存活與生殖相當重要。

目前已知某些蟬種黃昏合唱開始的時間與環境照度相關

(Crawford and Dadone 1979)，或是與日落時間相關(Ewart 2001)，因此許多作者一致推測光線強度(light intensity)可能是誘發黃昏合唱這種週期性鳴叫行為的外生性因子(Gogala and Riede 1995, Riede and Kroker 1995, Ewart 2001)。然而，迄今仍未有作者對光線強度或明暗變化是否誘發蟬的鳴叫行為，或是鳴叫行為本身是否具有內生性的機制，進行有效的檢測。

除了內生性機制或外生性因子，如：光線強度，可能可以誘發蟬的鳴叫行為之外，族群中其他個體的鳴聲也可能誘發蟬的鳴叫行為。Alexander 與 Moore (1958)對十七年蟬 *Magicicada cassinii* 的觀察發現播放雄蟬鳴聲或合唱聲會刺激雄蟬鳴叫。相同地，Sueur 與 Aubin (2002)對古北紅蟬 *Tibicina haematodes* 的觀察發現，一個合唱團體的合唱聲可以刺激另一個團體的合唱活動，播放實驗也顯示單一雄蟬的鳴聲可以刺激另一雄蟬鳴叫。Sueur (2002)觀察 *Daza montezuma* 這種蟬的合唱，發現其合唱集團是由 3 到 5 隻的雄蟬組成，當其中一隻個體開始鳴叫後，其他的個體便緊跟著附和，而這樣一個合唱集團的合唱聲又可以刺激週遭其他集團進行合唱，當族群密度高的時候這種互動關係便會產生密集的合唱。由此可以推測合唱族群的大小可能會影響蟬的合唱模式。

本研究的第一部分是描述台南市城西里北埔蝟族群的晨昏合唱模式，並分析合唱起訖時間，與日出日落時間、雲量、環境照度、氣候因子以及合唱族群大小間的相關性，藉此找出可能影響合唱模式的因子。若晨昏合唱時間與環境照度相關，表示光線可能為誘發合唱活動的外生性因子。第二部分則是在持續黑暗與持續微光的處理下觀察北埔蝟個體的鳴叫時間，以了解鳴叫活動是否具有內生性的機制以及光週期對誘發鳴叫活動的重要性。若個體在持續黑暗或持續微光下仍

然表現晨昏鳴叫的週律，表示鳴叫活動有內生性的機制；反之，則表示光線是誘發鳴叫的主要因子。

貳、材料與方法

一、研究物種與研究地

(一) 研究物種描述

北埔蝟學名為 *Taiwanosemia hoppoensis* (Matsumura 1907)，在分類上屬於同翅目(Homoptera)蟬科(Cicadidae)，為單模種(monotypic species)，僅分布於台灣本島，是本島特有屬與特有種。雄蟬體長約 3.5 公分，翅展寬約 8 公分，為中大型蟬。目前有關北埔蝟在生態或行為上的研究仍然闕如。

北埔蝟過去曾分布於臺灣本島的平原地區，包括宜蘭、新竹、苗栗、雲林嘉義等地(Kato 1925a, b)。根據我從 1999 年至 2002 年間的初步調查，在台南市、台南縣與嘉義縣沿海地區皆有成蟲出現的紀錄，其棲地為人工栽植的木麻黃防風林。目前我發現族群數量最多的地點是在台南市安南區城西里海岸防風林。

初步觀察顯示，北埔蟬成蟲出現的季節主要為每年的五月至七月，合唱活動僅發生在黎明以及黃昏。雄蟬的鳴聲相當響亮，由連續且相同的音節(note)組成，每回(bout)鳴叫持續約數十秒至數分鐘。

(二) 研究地描述

研究地點位於台南市安南區城西里的海岸防風林，該片防風林分布於鹿耳門溪出海口至曾文溪出海口間的海岸，綿延約 4.5 公里，為台南市面積最大的防風林。當地防風林為人工栽植的木賊葉木麻黃(*Casuarina equisetifolia*)，林下伴生小型灌木及草本植物，以白花鬼針(*Bidens* sp.)、馬櫻丹(*Lantana* sp.)、牛膝(*Achyranthes* sp.)、銀合歡(*Leucaena glauca*)、苦林盤(*Clerodendrum inerme*)、毛西番蓮(*Passiflora*

foetida)、馬鞍藤(*Ipomoea pes-caprae*)等為優勢植物。

二、北埔蝟族群之晨昏合唱模式

這部分主要是描述台南市城西里北埔蝟族群的晨昏合唱模式，並分析合唱始終時間，與日出日落時間、雲量、環境照度、氣候因子以及合唱族群大小間的相關性，藉此找出可能影響合唱模式的因子。若晨昏合唱時間與日出日落時間、雲量或環境照度相關，表示光線可能為誘發北埔蝟合唱活動的外生性因子。

(一) 晨昏合唱觀察

由 2001 年的 5 月 11 日至 8 月 15 日，除了氣候與人為因素的影響，儘可能每日在黎明(04:00~05:30)與黃昏(18:00~19:30)於防風林外的同一定點(120°03'56"E, 23°02'29"N)記錄北埔蝟晨昏合唱發生的時間。該定點位於海岸堤防下，面對一片沿海岸種植的木麻黃林。由於北埔蝟的鳴聲極為響亮，因此只要北埔蝟個體在距離該定點約 150 公尺以內的地方鳴叫，皆可清楚的聽見其鳴聲。觀察時記錄的事件包括：

合唱始：第一隻個體開始鳴叫的時間。

合唱終：最後一隻個體結束鳴叫的時間。

合唱持續時間：由合唱始至合唱終之時距。

紀錄時間所使用之電子錶透過一台執行網路校時程式(NTPClock v1.2)的個人電腦與中原標準時(GMT + 08:00)校準。在進行黃昏合唱觀察時，若有單獨的個體在特別提前的情況下鳴叫，例如 18:00 之前，除非其他個體跟著鳴叫並引發族群的合唱，否則這些個體開始鳴叫的時間將不計為合唱開始的時間。若觀察者抵達觀察點時已有個體鳴叫，則不紀錄該次合唱始的時間，合唱結束後觀察者在觀察點停留

10 分鐘，確定沒有任何個體鳴叫後離開。黎明合唱共觀察 57 天，黃昏合唱共觀察 73 天。

由 2001 年 5 月 28 日開始，當合唱期間距觀察者 50 公尺內有 2 隻個體開始鳴叫後(根據主觀的聽覺判斷)，每隔 3 分鐘以聲壓計 (TES-1351，泰仕電子，台灣)紀錄一次聲壓值(反應速率設定為 Fast，權衡網路(weighting)設定為 A)，一直到 50 公尺內少於 2 隻個體鳴叫後停止，期間所紀錄到聲壓值的平均值為該次合唱強度的指標。若該次合唱時鳴叫個體數量過少而沒有達到上述所設定的標準，例如 50 公尺內始終只有一隻個體鳴叫，此時聲壓計所顯示的讀數主要受環境的背景噪音(如浪潮聲與風聲)所影響，與鳴叫個體數目無關，這時便不進行合唱強度的紀錄。另外遇到下雨，也不進行合唱強度的紀錄。

(二) 成蟲族群量指標

由於晨昏合唱始終時間可能會與合唱族群大小相關，所以這部分的工作便是調查合唱觀察地點前方防風林中雄性蟬蛻的數量變化，以作為合唱觀察期間合唱族群大小的指標。

蟬的終齡若蟲羽化後，會在羽化地點留下一個蟬蛻。所以紀錄蟬蛻的出現是了解成蟲羽化時間與數量的一個可靠方法(Young 1972, Ellingson and Andersen 2002)。首先於 2001 年 2 月，在晨昏合唱觀察點前的防風林內定出一個 100 × 40 公尺的樣區，再將其畫分為 40 個 10 × 10 公尺的小樣區，並於每個小樣方之西南角以鋁竿以及塑膠繩圍出 40 個彼此間隔相等，邊長為 3 × 3 公尺的樣方。接著於 3 月 10 日清除樣方內所有可能遺留的蟬蛻，此後由 3 月 20 日開始每隔 10 天進行一次蟬蛻調查，在發現該年第一個蟬蛻出現之後則每隔 2~4 天(大部分是 2 天)進行一次蟬蛻調查，若連續一個禮拜沒有紀錄到任何蟬

蛻，則結束調查。每次調查時仔細尋找樣方內的植物體表面及地面，收集所有發現的蟬蛻，同時紀錄蟬蛻的數量、性別與位置(蟬蛻所附著的植物的種類)。將每次調查所得到的蟬蛻總量除以距上次調查的天數便可得到兩次調查之間所有樣方的平均每日蟬蛻數量(平均每日羽化量)。

根據2002年對野外圈養個體的觀察(參見野外成蟲鳴叫日齡與壽命的觀察方法)得知，北埔蝟雄蟬開始鳴叫的日齡為第2日黃昏($n=11$)，雄蟬死亡時的日齡平均為第6.8日($n=5$)，因此我以調查日的前7日到前3日的平均每日雄性蟬蛻數量的總和來作為該日晨昏合唱族群大小的指標。

(三) 環境因子與氣候因子的紀錄

1. 日出日落時間

臺灣的中央氣象局是以美國海軍天文台所發行的軟體(MICA, Multiyear Interactive Computer Almanac)計算臺灣各主要都市日出日落時間以及曙暮光時間的資料供民眾參考，此軟體需要輸入各地所在的經緯度，但運算所使用的台南地區經緯度可能會與觀察地點有所差異。為求準確，2001年晨昏合唱觀察期間晨昏觀察地點每日的日出日落時間與民用曙光始、民用暮光終時間是將實驗地的經緯度($120^{\circ}03'56''E$, $23^{\circ}02'29''N$)輸入美國海軍天文台網站(<http://aa.usno.navy.mil/data/>)所提供的數據服務(Data Service)運算所得。

日出日落時間是指日輪上緣接觸到地平面的時間，而民用曙光始、暮光終時間則是指太陽的高度角在地平面下6度的時間。實際觀測的日出日落時間會因當時大氣折射狀況不同而與運算所得之時間

有 1 分鐘甚至是 2 分鐘左右的誤差(Nielsen 1963)。

2. 雲量

雲量可能影響日出或日落時的環境照度(Nielsen 1963)，所以晨昏合唱觀察的同時也紀錄當日的雲量。雲量以目視法主觀地分為四個等級：

A：晴天，雲遮蔽面積為天空的 0~10 %。

B：多雲，雲遮蔽面積為天空的 10~90 %。

C：陰天，雲遮蔽面積為天空的 90~100 %。

D：雨天。

進行分析前由於某些雲量等級的樣本數過少，故將 A 與 B 等級合併成「< 90 %」等級，C 與 D 等級合併成「> 90 %」等級。

3. 合唱始與合唱終的環境照度

晨昏合唱觀察的同時亦紀錄合唱始與合唱終時的環境照度。方法是在緊鄰觀察點，距離約 4 公尺的海堤上的一固定點架設一照度計，每次進行測量前皆將照度計的光感測器平面調整成水平，合唱開始前每隔 30 秒紀錄一次照度(lux)，直到合唱結束為止。最後對合唱始與合唱終發生時間的前一次照度值與後一次照度值進行內插法運算來獲得合唱始與合唱終時的照度值。

5 月 11 日至 5 月 21 日黎明的晨昏觀察所使用的照度計(Lutron LX-101, Suntex, Taiwan)，無法在在低照度(< 1 lux)下進行測量，在 5 月 21 日黃昏將照度計更換為 TES-1336 Datalogging Light Meter (泰仕電子，台灣)，其測量範圍為 0.01~20000 lux，最低解析度為 0.01 lux。由於在相同照度下兩台照度計的測量值不同，但測量值間有相當高的線性相關，所以最後以一迴歸方程式對舊照度計的所得數據進行校正。

4.黎明與黃昏的環境照度指標

由於黎明或黃昏時的環境照度隨時間變化，所以需要在一個基準時間測量環境照度，以作為該次黎明或黃昏環境照度的指標。

雖然環境照度會受大氣狀況，例如雲量影響(Nielsen 1963)，但一日內黎明或黃昏的短暫時段內大氣狀況不會有太大的變化。因此，我們可以選取太陽在某個固定高度的時間，以該時間的環境照度來作為該日黎明或黃昏環境照度的指標。我選定曙光始時間(太陽高度固定為-6度)所測得的照度值來代表該日黎明環境照度的指標；同理，選定日落時間(太陽高度固定為-0.8333度)來代表該日黃昏環境照度的指標。照度測量的方法同前。例如：2001年7月2至4日黃昏時的照度變化如圖一。因此以18:49(日落時間)作為黃昏合唱時環境照度的指標是可行的。

5.氣候因子

合唱觀察期間的氣候因子，包括溫度、溼度及雨量則由距離晨昏合唱觀察地點17公里的中央氣象局台南氣象站提供。

(四) 統計分析

為了分析晨昏合唱發生的時間與日出日落時間的相關性，首先以04:00為基準時，將每日黎明合唱始、終時間與當天日出時間分別減去此基準時，兩者所得時差再進行相關分析。同樣地以18:00為基準時，將每日黃昏合唱始、終時間與當天日落時間分別減去此基準時，兩者所得時差再進行相關分析。

由於相關分析顯示黎明合唱始、終時間與日出時間有顯著相關，黃昏合唱終亦與日落時間有顯著相關，而日出日落時間又隨季節變化，為排除季節的影響，以顯現晨昏合唱時間與雲量、環境照度、氣

候因子以及合唱族群大小的相關性，我將晨昏合唱始、終時間依下列公式轉換成昏值(creps)(Nielsen 1963)。

$$\text{黎明昏值} = \frac{\text{日出時間} - \text{事件發生時間}}{\text{民用曙光持續時間}}$$

$$\text{黃昏昏值} = \frac{\text{事件發生時間} - \text{日落時間}}{\text{民用暮光持續時間}}$$

昏值為正，代表日出前或日落後的時間；昏值為負，代表日出後或日落前的時間。昏值越大天空越暗。由於日出日落時間與曙暮光時間會隨不同季節或緯度改變，使用昏值可以幫助我們在探討生物晨昏活動時間時，排除季節或緯度的因素。

不同雲量等級下(「< 90 %」與「> 90 %」)，合唱開始及結束之昏值以 t-test 進行比較。

雄性蟬蛻數量、環境照度指標及氣候因子(氣溫、溼度及雨量)對晨昏合唱開始及結束之昏值以及合唱持續時間之相關性，以步階式選取法(stepwise selection，以 $p < 0.05$ 作為選取之門檻)進行多變量迴歸分析(multivariate regression)，所選用的因子如表二所示。

所有統計分析皆以 SAS 統計軟體(SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.)在個人電腦上進行。

三、不同光週期對北埔蝸個體的鳴叫行為的影響

首先在野外圈養剛羽化的個體，以得知適合進行實驗的日齡；其次是實驗個體的收集與圈養；然後將野外圈養個體帶回實驗室內，在不同光週期中紀錄個體的鳴叫行為，以了解光週期對誘發鳴叫活動的重要性以及鳴叫活動是否有內生性的機制。

(一) 野外成蟲鳴叫日齡與壽命的觀察

為了選擇合適日齡的成蟲以進行實驗，與決定適宜的實驗持續時間，必須先了解成蟲開始鳴叫的日齡與壽命。

於 2002 年成蟲羽化季節(5 月至 7 月)的夜晚進入防風林中，並尋找剛剛羽化的雄蟲，等到這些個體的翅完全伸展後，將其小心地用一紗網製成的袖套圈養在木麻黃的枝條上，袖套的直徑約為 20 公分，長約 50 公分。由於北埔蝸成蟲日間躲藏於陰暗處，盡量避免選擇陽光可能直射的枝條進行圈養。放入袖套圈養前每隻個體在前翅上以油性筆標號，而袖套上也標示裡面圈養的個體號碼。每個袖套只圈養一隻個體，最多同時圈養 5 隻個體，以方便觀察。

圈養開始後每日黎明與黃昏在野外族群合唱開始前對這些個體進行觀察，直到野外族群合唱結束為止。當野外族群開始有個體鳴叫後，觀察者進入一個距離各個圈養雄蟬的套網不到一公尺的蚊帳中，觀察個體是否鳴叫，並記錄每隻雄蟬第一次開始鳴叫的日齡，羽化當日的日齡計為 0，次一日計為 1，次二日計為 2，依此類推。接著在野外族群合唱結束後檢視圈養個體的存活，並紀錄死亡的日齡。若圈養個體死亡時有體壁破裂的情況，則推測其死於鳥類的攻擊；若圈養個體死亡時體表有許多螞蟻活動，則推測其死於螞蟻的攻擊。受到鳥類與螞蟻攻擊而死亡的個體以及在颱風過後死亡的個體，其死亡日齡不列入紀錄當中。

(二) 實驗個體的準備

與之前同樣地，將剛羽化的雄蟲圈養於木麻黃枝條上，待圈養雄蟬達到具鳴叫能力的日齡(第三日或第四日)之後進行室內實驗。於夜間 20:00 至 22:00 間，將該個體由圈養處移入一不透光之容器攜回實

驗室進行實驗。接著在當天 22:00 至 23:00 在黑暗的情況下以一黯淡的紅色頭燈作為操作之光源，將個體移入房間內並以紗網製成的袖套圈養在一插於水瓶的木麻黃枝條上。實驗由 00:00 開始並持續兩日。木麻黃枝條於每次實驗前均更換為新鮮的，插於水瓶的木麻黃枝條可以維持約一個禮拜的良好狀態。

部分微光組實驗進行時已至成蟲羽化季節末，難以發現剛羽化的雄蟬，實驗個體的取得是直接捕抓黃昏時在野外鳴叫的個體，所以這些個體的日齡是未知的。

(三) 實驗設計

實驗共分成三組光週期處理：

第一組為控制組(LD)，實驗期間室內的光線由玻璃窗外的自然光所提供，故與外界的明暗變化同步。夜間室內的照度約為 0.02~0.03 lux，日間則可達 1000 lux 以上。實驗由 00:00 開始持續兩日共 47 小時。由於在每次實驗結束後需要預留一小時以準備下次實驗，所以持續時間總共為 47 小時而不是 48 小時。控制組之實驗目的在確定實驗個體可以在人為環境下表現正常的晨昏鳴叫行為。

第二組為黑暗組(DD)，實驗期間以黑色珍珠板或厚紙板遮掩窗戶與門縫，使得房間內保持黑暗，房間縫隙滲透的光線強度小於 0.01 lux。實驗由 00:00 開始持續兩日共 47 小時。

第三組為微光組(TT)，實驗期間以黑色珍珠板或厚紙板遮掩窗戶與門縫。實驗由 00:00 開始持續兩日共 47 小時。實驗開始後，於第一日 02:00 亮一盞微弱的白熾燈泡，使實驗個體接受的照度維持在約 10 lux 不變(此照度值為根據野外晨昏合唱的觀察，在黎明與黃昏合唱發生時皆會經歷的環境照度)，微光總共持續 43 小時，在第二日 21:00

將燈泡熄滅，至 23:00 結束實驗。

進行實驗的地點位於台南市北區的一棟公寓，實驗場所在公寓的三樓，是一 2 × 3 m 的白色房間，並有一面透光良好的玻璃窗戶。室內並置一溫溼度自動紀錄器(HOBO H8 Pro RH/ Temperature Logger, Onset Computer Corporation, USA)，以紀錄室內溫溼度變化。

為了避免實驗個體間以彼此的鳴聲作為引發鳴叫的線索，除黑暗組外，每次只對一隻個體進行實驗。控制組進行 5 次實驗，其餘兩組各進行 10 次，每次實驗後的個體不再重複使用。若實驗個體在實驗期間死亡，則該次數據不予紀錄。

鳴叫行為的紀錄是用以下裝置紀錄。在房間內距離實驗個體 1 公尺處架設一指向性麥克風(ECM-G7M, Sony)，麥克風的信號透過一手提錄放音機放大後連接至個人電腦，並以自動錄音程式(Scanner Recorder v1.8.1, Dave Jacobs, <http://www.davee.com/>)進行錄音。該程式在輸入信號大於某個設定的閾值時會啟動錄音功能，將信號錄製成聲音檔(.wav)，同時紀錄開始與結束的時間於一紀錄檔(.log)。每次實驗前必須測試錄音系統是否正常運作。由於房間外的噪音亦可能啟動錄音程式，所以在實驗結束後以人工方式聽取聲音檔，以確定實驗個體每回鳴叫的起訖時間。

(四) 統計分析

首先根據野外晨昏合唱時間定義正常的個體晨昏鳴叫時間，黎明為 04:30~05:30，黃昏為 18:30~19:30。個體在兩日的室內實驗中，只要曾經有一次在這兩個時段中鳴叫，則計該個體為「晨昏鳴叫」。若個體在兩日的室內實驗中完全不鳴叫或在其他時間鳴叫，則計該個體為「其他」。黑暗組與微光組個體表現「晨昏鳴叫」之比例與控制組

是否有差異以 Fisher's exact test 檢測。

此外，有一隻個體單獨在持續黑暗中進行 5 日實驗，為了解該個體鳴叫發生的時間是否為逢機，我假設該個體每次開始鳴叫的時間為獨立事件，並以 Rayleigh test 進行檢測(Batschelet 1981)。

參、結果

一、北埔蝟族群之晨昏合唱模式

北埔蝟雄蟬晨昏合唱的季節為5月初至8月中(圖二)。季節最初時的晨昏合唱只有2~3隻個體鳴叫,接著合唱個體數、合唱持續時間(圖三)與合唱強度(圖四)漸漸增加,至6月20日左右到達高峰後逐漸下降,在季節末時只剩下極少數的雄蟬鳴叫。

每日黎明合唱於民用曙光始之前開始,於日出之前結束。黎明合唱始於約04:23至04:53之間(圖二 a),昏值平均為 1.60 ± 0.03 (mean \pm SE, $n = 57$)。黎明合唱終於約04:55至05:15之間(圖二 a),昏值平均為 0.61 ± 0.02 ($n = 57$)。黎明合唱持續時間平均為 24.6 ± 0.9 min ($n = 57$),合唱強度平均為 59.9 ± 1.1 dB ($n = 31$)。

在合唱季節初期黃昏合唱是於日落之後開始,隨季節逐漸提早於日落之前開始,在合唱季節末期又回復於接近日落開始。除了6月20日的黃昏合唱始於17:54之外,其他日期的黃昏合唱皆始於18:19至18:55之間(圖二 b),昏值平均為 -0.11 ± 0.05 ($n = 73$)。黃昏合唱於民用暮光終之後結束,合唱終於約19:00至19:35之間(圖二 b),昏值平均為 1.40 ± 0.03 ($n = 73$)。黃昏合唱持續時間平均為 37.7 ± 1.3 min ($n = 73$),合唱強度平均為 62.9 ± 1.2 dB ($n = 39$)。

相對於日出或日落時間,黎明合唱與黃昏合唱開始的時間在中期有提前發生的趨勢(圖二)。在季節中期原本於日落前開始的合唱活動,在第二個颱風過境之後便延後到接近日落時間發生(圖二)。

同一日的黎明合唱與黃昏合唱相比,黃昏合唱的持續時間較黎明合唱長(paired t-test, $p < 0.01$)(圖三),且強度也較強(paired t-test, $p < 0.01$)(圖四)。

晨昏合唱始的時候通常是聽到一隻雄蟬在遠處的防風林內鳴叫，接著鳴叫個體數量漸漸增加，達到高峰後又漸漸減少，當最後一隻個體結束鳴叫便是合唱終。晨昏合唱時個體開始鳴叫的時間通常是不一致的，但是若有幾隻彼此距離接近的個體，則這些個體開始鳴叫的時間則是同時的。雄蟬鳴叫的時候通常會出現在相當明顯的地方，鳴叫的位置包括木麻黃的枝條、草本植物或矮灌木、電線桿、告示牌等。有些雄蟬在同一個地方鳴叫一回後會飛至數公尺外，然後鳴叫一回，接著又飛至另一處鳴叫(call-fly behavior)。

二、北埔蝟之羽化

2001 年北埔蝟成蟲的羽化由 5 月初開始，於 6 月中下旬達到高峰，至 8 月初結束(圖五)，羽化季節為台南地區的雨季。雄蟬的羽化數目在 6 月 17 日達到 50%，雌蟬的羽化數目在 6 月 21 日達到 50%(圖五)。若以 2001 年 1 月 1 日為第一日來計算每隻成蟲平均的羽化日期，發現雄蟬的平均羽化日期為 6 月 19 日(169.8 ± 0.6 days, $n = 491$)，雌蟬的平均羽化日期為 6 月 23 日(174.1 ± 0.6 days, $n = 526$)，雄蟬的平均羽化日期顯著地較雌蟬早 4.3 日(t-test, $p < 0.0001$)。

整個羽化季節在樣方內總共收集到 1025 個蟬蛻，蟬蛻的性比接近 1 ($\sigma : \text{♀} = 491 : 526 = 1 : 1.07$)。扣除三個在雨季遭受淹沒而從未有蟬蛻出現的樣方，在 37 個樣方內整個羽化季節所累積的蟬蛻密度為 3.08 m^{-2} 。蟬蛻出現的高度介於 0.12~3.5 公尺之間。有 55.5% 的蟬蛻於地面發現，25.2% 的蟬蛻於活的木麻黃植株上發現，5.1% 的蟬蛻於枯死的木麻黃植株上發現，另外 14.2% 的蟬蛻則於其他植物上發現。

在 37 個樣方中，有活木麻黃植株的樣方平均每個樣方總共出現

的蟬蛻數量為 35.1 ± 3.1 ($n = 22$)個，沒有活木麻黃植株的樣方平均每個樣方總共出現的蟬蛻數量為 16.9 ± 4.6 ($n = 15$)個，有活木麻黃植株的樣方出現的蟬蛻數量顯著地較沒有活木麻黃植株的樣方多 (t -test, $p < 0.01$)。

三、北埔蜩族群晨昏合唱時間與日出日落時間的相關性

黎明合唱始、終之時間皆與日出時間有顯著的相關(圖六 a)。黃昏合唱始之時間與日落時間無顯著的相關，但黃昏合唱終之時間與日落時間卻有顯著的相關(圖六 b)。

四、北埔蜩族群晨昏合唱始、終之昏值在不同雲量下之比較

黎明合唱時，當雲遮蔽面積大於全天 90 % 的時候，合唱始、終發生時之昏值均顯著較小(圖七 a)。即在陰天或雨天的時候，黎明合唱會延後至比較接近日出的時間開始與結束。

黃昏合唱時，當雲遮蔽面積大於全天 90 % 的時候，只有合唱終發生時之昏值顯著較小(圖七 b)。即在不同雲量下，黃昏合唱開始的時間(相對於日落時間)無顯著差異，但在陰天或雨天的時候，黃昏合唱會提前在比較接近日落的時間結束。

當晴天或多雲時，黎明合唱持續時間為 25.5 ± 1.1 分鐘($n = 36$)，而當陰天或雨天時，黎明合唱持續時間為 22.5 ± 1.6 分鐘($n = 19$)，不同雲量下黎明合唱持續時間長短無顯著差異(t -test, $p > 0.05$)。當晴天或多雲時，黃昏合唱持續時間為 39.2 ± 1.8 分鐘($n = 47$)，而當陰天或雨天時，黃昏合唱持續時間為 34.9 ± 1.9 分鐘($n = 26$)，不同雲量下黃昏合唱持續時間長短亦無顯著差異(t -test, $p > 0.05$)。

五、北埔蝸族群晨昏合唱始、終之昏值與蟬蛻數量、環境照度及氣候因子間的關係

以步階式選取法對晨昏合唱始、終發生時之昏值與各項因子(表二)間進行多變量迴歸分析，產生的迴歸模式列於表三。所有模式皆達到顯著水準，但模式決定係數(model R^2)值除了黃昏合唱始之昏值的模式為 0.69 與黃昏合唱持續時間的模式為 0.73 較高之外，其餘只有 0.29~0.54(表三)。

在黎明合唱始之昏值的多變量迴歸模式中，依據各因子之決定係數(partial R^2)的大小排列，共有「民用曙光始時的環境照度」(TSL)、「蟬蛻數目」(EX)與「04:00 之氣溫」(T04)三個因子進入模式中(表三)。在黎明合唱終之昏值的迴歸模式中只有「蟬蛻數目」一個因子被選入模式中，「民用曙光始時的環境照度」雖未進入模式，但已經接近顯著水準($F = 3.2, p = 0.08$)。而在黎明合唱持續時間的多變量迴歸模式中，共有「蟬蛻數目」(EX)與「04:00 之氣溫」(T04)二個因子進入模式中(表三)。

由各因子的係數的正負值可以推論，當環境照度較亮時，黎明合唱會提前開始。當蟬蛻數量較多時，黎明合唱會提早開始與延後結束，且合唱持續時間較長。黎明合唱始的昏值與合唱持續時間雖然與溫度有正相關，但其 R^2 值只有 0.07 與 0.06。

在黃昏合唱始之昏值的多變量迴歸模式中，依據各因子之決定係數(partial R^2)的大小排列，共有「蟬蛻數目」(EX)、「日落時的環境照度」(SSL)、與「18 時之氣溫」(T18)三個因子進入模式中。在黃昏合唱終之昏值的迴歸模式中只有「日落時的環境照度」一個因子被選入模式。而在黃昏合唱持續時間的迴歸模式中，共有「蟬蛻數目」(EX)、

「18:00 之氣溫」(T18)與「當日雨量」(RAIN)三個因子進入模式中(表三)。

由各因子的係數的正負值可以推論，當蟬蛻數量較多時，黃昏合唱會提前開始，且持續時間較長。當環境照度較暗時，黃昏合唱會提前開始且提前結束。黃昏合唱始的昏值與合唱持續時間雖然與溫度有相關，但其 R^2 值只有 0.05 與 0.07。合唱持續時間也與雨量有很微弱的負相關，其 R^2 值只有 0.03。

六、野外圈養個體開始鳴叫的日齡與存活的天數

雄蟬開始鳴叫的日齡皆為羽化後的第二日黃昏($n=11$)。雖然個體鳴叫的聲壓值未測量，但雄蟬第一次鳴叫的強度聽起來較小，其中有些雄蟬甚至只發出幾聲很短暫的鳴聲便不再鳴叫。

在所有圈養個體中，扣除遭到鳥類與螞蟻攻擊致死的個體、颱風過後死亡的個體以及進行室內實驗的個體，只 5 隻雄蟬在袖套內自然死亡，死亡時的日齡分別為第 6 日($n=2$)、第 9 日($n=2$)與第 10 日($n=1$)。跟據以上結果，決定個體適合進行室內實驗的日齡為第 3 日或第 4 日。

七、三種光週期下北埔蝸個體的鳴叫行為

(一) 控制組

本組實驗共進行 5 次，其中 2 次進行 3 天(69 hr)，3 次進行 2 天(47 hr)。5 隻個體中有 3 隻在每日的黎明與黃昏鳴叫，有 2 隻只在每日的黃昏鳴叫(圖八)。黎明鳴叫均發生在日出之前，而黃昏鳴叫則發生在日落之前數分鐘或是日落之後。在每次的黎明或黃昏鳴叫中，個

體會有數回的鳴叫，黎明的鳴叫回數為 0~5 回，而黃昏的鳴叫回數為 3~18 回。5 隻個體平均每回鳴叫秒數分別為 75.3 ± 7.1 、 71.1 ± 7.8 、 38.1 ± 3.2 、 54.6 ± 6.6 與 34.5 ± 1.4 秒。黎明鳴叫的總秒數第一天為 86.0 ± 43.1 秒($n=5$)，第二天為 72.3 ± 39.5 秒($n=5$)。黃昏鳴叫的總秒數第一天為 465.0 ± 57.7 秒($n=5$)，第二天為 421.6 ± 122.0 秒($n=5$)。無論第一或第二天，同一隻個體在黃昏鳴叫的總秒數顯著大於黎明鳴叫的總秒數(*paired t-test*, $p < 0.05$, $n = 5$)。

本組實驗進行期間室內溫度平均為 30.2 °C，最高溫 31.5 °C，最低溫 29.1 °C，溫度變化相當穩定，但稍高於 2002 年夏天城西里防風林中的均溫(28.8 °C)。此外，本組實驗期間黎明時(04:30~05:00)與黃昏時(18:30~19:00)的室內溫度並無顯著差異(*t-test*, $p = 0.42$)。

(二) 黑暗組

總共進行 5 次實驗，其中 2 次實驗房間中的個體數為 1，1 次個體數為 2，2 次個體數為 3。在所有實驗的 10 隻個體，第一天中完全沒有鳴叫，但在第二天，2 次個體數為 3 的實驗中分別有個體發出 1 回與 2 回的鳴聲(圖九)，這 3 回鳴叫相當短暫，只持續 40.7、34.8 與 22.3 秒。這三回鳴叫的聲音檔經由回播以及聲音分析軟體(Avisoft-SASLab Pro)分析，可以判斷是單獨個體所發出的鳴聲。

統計分析的結果顯示，黑暗組的個體在晨昏鳴叫的機率顯著小於控制組個體在晨昏鳴叫的機率(*Fisher's exact test*, $p < 0.01$)。

除了這 10 隻個體，我另外將 1 隻個體單獨在黑暗中持續飼養 5 日，結果該個體在第一天同樣沒有鳴叫，但在第二天之後便開始於不同時間鳴叫(圖十)。將該個體每次開始鳴叫的時間繪於極座標上(圖十一)，由平均向量(mean vector)計算出每次開始鳴叫的時間平均為

15:56，平均角偏差(mean angular deviation)為 141.6 分鐘。Rayleigh test 分析的結果顯示 $p < 0.001$ ，表示該個體每次開始鳴叫的時間是非逢機的。

(三) 微光組

本組實驗共進行 6 次，每次房間中只有 1 隻個體。所有個體在第一日開燈時(02:00)以及持續微光下皆不鳴叫，但在第二日關燈(21:00)後便都開始鳴叫(圖十二)。開始鳴叫的時間距離關燈時間平均 31.3 ± 1.4 秒($n = 6$)，鳴叫回數為 1~5 回，鳴叫總秒數為 193.1 ± 37.5 秒($n = 6$)。

統計分析的結果顯示，微光組個體在晨昏鳴叫的機率顯著小於控制組個體在晨昏鳴叫的機率(Fisher's exact test, $p < 0.005$)。

肆、討論

一、晨昏合唱模式與相關因子

(一)、晨昏合唱的季節變化

北埔蝟黎明與黃昏合唱的開始在合唱季中期皆有提前發生的趨勢，尤其是黃昏合唱的開始時間，其提前的趨勢更為明顯。而黎明與黃昏合唱結束時間的季節變化則大致上與日出日落時間的季節變化一致。

北埔蝟晨昏合唱模式的季節變化相當類似中美洲的另外一種蟬 *Quesada gigas*。Wolda (1993) 對這種蟬的觀察發現，在合唱季剛開始的時候，黃昏合唱是在日落之後開始，然後逐漸的提前，在合唱季的中期黃昏合唱則在日落之前開始，接著又逐漸延後，到季節末又回復到日落之後開始。而黃昏合唱結束的時間雖然在合唱季中期有稍微延後的趨勢，但其變化並不明顯，不像黃昏合唱開始時間有顯著的季節變化。類似地，Crawford 與 Dadone (1979) 對 *Tibicen marginalis* 這種蟬的觀察也發現到黃昏合唱的開始在合唱季中期有提前到日落前發生的趨勢。此外 Ewart (2001) 觀察澳洲產的 *Glucopsaltria viridis*、*Cystosoma saundersii* 與 *Abrieta curvicosta*，顯示這三種蟬黃昏合唱始、終時間的季節變化與日落時間的季節變化相當一致(相關係數 $r = 0.85 \sim 0.99$)，且其中 *G. viridis* 與 *A. curvicosta* 合唱開始的時間相對於日落時間也有提早的趨勢。

由本篇研究對北埔蝟合唱模式的分析顯示，這種合唱模式的季節變化主要與環境照度以及合唱族群大小相關，以下便分別對這些因子進行討論。

(二)、晨昏合唱與環境照度的相關性

北埔蝟黎明合唱的開始在雲量> 90 %的情況下會較晚發生(相對於日出時間)，而多變量迴歸分析顯示黎明合唱始之昏值與環境照度間有正相關(表三)。黎明合唱的結束時間同樣也受雲量影響，雖然多變量迴歸分析中環境照度未被選入(可能是因為雨天無法進行環境照度的測量，而排除了部分的觀察樣本所致)，但已接近顯著的水準(表三)。黃昏合唱開始的時間雖然在不同雲量下沒有差異，但多變量迴歸分析顯示黃昏合唱始之昏值與環境照度間有正相關(表三)。而黃昏合唱的結束在雲量> 90 %的情況下會較早發生(相對於日落時間)，且多變量迴歸分析顯示黃昏合唱終之昏值與環境照度間有正相關(表三)。因此，這些觀察皆說明了環境照度會影響北埔蝟個體開始鳴叫的時間。

Crawford 與 Dadone (1979)同樣也指出 *T. marginalis* 黃昏合唱始之昏值與環境照度間有相關，而且在陰天的時候合唱會比在晴天的時候提前發生。Ewart(2001)雖然沒有獲得環境照度的數據，但他也觀察到 *G. viridis*、*C. saundersii* 與 *A. curvicosta* 這三種蟬黃昏合唱始、終時間與日落時間有很高的相關性。所以前人推測環境照度是誘發蟬黃昏合唱活動的因子(Crawford and Dadone 1979, Gogala and Riede 1995, Riede and Kroker 1995, Ewart 2001)，我的野外觀察結果也支持這個可能。

(三)、晨昏合唱與族群量的相關性

在整個合唱季節中，鳴叫雄蟬的實際數量是未知的。根據主觀的觀察，鳴叫雄蟬數量在合唱季中期是明顯較多的，而合唱持續時間與強度也在合唱季中央有顯著上升的趨勢(圖三、圖四)，而這種趨勢跟

雄性蟬蛻的數量變化相當一致(圖五)，因此對於鳴叫雄蟬的實際數量的變動，雄性蟬蛻數量應是一個可參考的指標。

如果以第一隻個體開始鳴叫的時間作為合唱開始的時間，以最後一隻個體結束鳴叫的時間作為合唱結束的時間，依照這樣的方法來描述晨昏合唱模式時，族群量的變化可能會影響到觀察的結果。依據 Wolda(1993)的主觀觀察，*Q. gigas* 的鳴叫個體數在合唱季的初期與末期是較少的，而在合唱季的中期是較多的。Wolda 認為 *Q. gigas* 黃昏合唱的開始在合唱季中期有提前發生的趨勢，部分的原因可能僅僅是機率上造成的結果，因為當第一隻個體開始鳴叫的時間被當成是合唱開始的時間時，根據常態分布的原理，如果鳴叫族群量越大，則出現一隻提前鳴叫的個體的機會越大。

相似地，對北埔蝟晨昏合唱始、終發生時的昏值與各因子間進行多變量迴歸分析(表三)可得知，在雄蟬族群量較高的時候，北埔蝟黎明合唱會提前發生且延後結束，這種提前的趨勢在黃昏合唱則更為顯著，其決定係數(partial R^2)達到 0.52。北埔蝟晨昏合唱在合唱季中期提早開始的趨勢也可能是因為族群量增加的時候，個體提前鳴叫的機會增加。根據實際的觀察，在羽化季節高峰期間，確實會出現幾隻提早鳴叫的極端個體。例如在 6 月 12 日的黃昏，有一隻個體單獨在 17:49~18:01 之間與 18:13~18:17 之間鳴叫，而其他個體則在 18:44 後才開始平常的合唱活動。在 6 月 22 日的黃昏，有一隻個體甚至提前在 16:22 的時候鳴叫，只持續了將近一分鐘，而其他個體的合唱活動則在 18:27 後才開始。造成個體提前鳴叫的機會增加的原因有兩個：一為族群中的個體變異，例如每隻個體對光線反應的變異。二為個體在不同微棲地所接受到環境因子的變異，例如棲息在防風林冠層與棲息在矮灌叢中的個體所接受到的光強度可能有很大的差異。因此，在

雄蟬族群量較高時，我們聽到一隻較早或較晚鳴叫個體的機會便會增大。

以上的解釋可能可以說明在第二個颱風過後黃昏合唱有延後開始的趨勢，因為第二個颱風過境後可能使族群量大幅減少。第一個颱風過境後並沒有造成黃昏合唱延後開始，可能是因為當時正處於族群的羽化高峰，族群數目沒有大幅下降，使黃昏合唱延後開始的效應不明顯。

此外在多變量迴歸分析中，蟬蛻數量在黃昏合唱始的模式中的 partial R^2 為 0.52，而在黎明合唱始與合唱終的模式中卻分別只有 0.15 與 0.29(表三)，可見雄蟬族群量對黃昏合唱始的相關性較黎明合唱始或合唱終均較為明顯。而造成這種差異的原因可能是引發個體鳴叫活動的機制在黎明或黃昏有所差異，亦或是黃昏合唱的鳴叫個體數較多所致。

此外，這些提前鳴叫的個體又有可能誘發其他個體的鳴叫，使其他個體的合唱提前開始。例如在 6 月 20 日的黃昏，有一隻個體在 17:54 開始鳴叫，接著這隻個體周圍的數隻雄蟬也跟著開始鳴叫，然後越來越多的雄蟬也加入合唱活動，合唱活動就像水波般往防風林外圍擴散，10 分鐘後整個防風林都充斥著鳴叫的個體，就如同一般在日落後才出現的合唱高峰，但接著合唱個體數又顯著地減少，只剩少數個體繼續鳴叫，直到 18:36 也就是平常黃昏合唱開始的時間，合唱個體數又開始增加並產生另一個合唱高峰。這個觀察說明，在族群密度較大的時候，合唱可能受單一個體鳴聲的誘發，但仍需進一步的播放實驗來證明。

(四)、晨昏合唱與氣候因子的相關性

多變量迴歸分析的結果(表三)顯示，各氣候因子中只有黎明前的溫度(T04)或黃昏前的溫度(T18)與晨昏合唱的開始與持續時間有很微弱的相關($\text{partial } R^2 < 0.1$)。有些蟬是外溫動物，而有些則是半內溫動物(e.g., Sanborn 2000)，因此環境溫度的波動可能會影響蟬的鳴叫活動。目前已知一些種類的蟬在鳴叫時的體溫有固定的範圍(Hastings and Toolson 1991, Sanborn et al. 1995, Sanborn et al. 2002)，因此北埔蝸晨昏合唱開始的時間可能會受環境溫度影響。然而，溫度所能解釋合唱開始時間的變異相當小($\text{partial } R^2 < 0.1$)，這可能是因為黎明或黃昏的氣溫已經適合鳴叫活動的發生(在 2001 年 5 月到 8 月之間，台南市 04:00 的溫度範圍為 23~29°C，而 18:00 的溫度範圍為 25~32°C)。另一方面，提供溫度資料的台南氣象站距離實驗地與海岸有一段距離(17 km)，如果能夠獲得實驗地的氣溫資料，迴歸分析得到的相關性可能會更高。

二、北埔蝸在不同光週期下鳴叫行為的表現

(一) 控制組

由控制組(LD)的實驗可知室內圈養的處置並不影響個體正常的鳴叫。同一隻個體，在第一天與第二天的實驗中，黃昏鳴叫總秒數皆顯著高於黎明鳴叫總秒數，甚至有兩隻個體在黎明沒有鳴叫。此外，在野外圈養的個體中，也觀察到一些個體在黎明是不鳴叫的。根據這些現象可以推測野外族群同一日的晨昏合唱中，黃昏合唱的持續時間與強度高於黎明合唱的原因可能是雄蟬在黃昏鳴叫總時間較長或是有部分的雄蟬在黎明是不鳴叫的。

控制組中有兩隻個體未在黎明鳴叫，根據室內的溫度紀錄器顯示這兩隻個體進行實驗的期間黎明與黃昏的室內溫度差異極小，溫差只有 0 °C 與 0.4 °C，因此這兩隻個體未在黎明鳴叫，原因應該不是黎明室內氣溫較低的關係。另外以游標尺測量這兩隻個體的體長，發現這兩隻雄蟬體長略小於其他實驗個體。由於這些個體的日齡是相同的，因此體型、遺傳或生理的差異可能是這些個體在黎明不鳴叫的原因。目前已知一種蟋蟀 *Pteronemobius nigrofasciatus* 的鳴叫持續時間會與體型大小相關(Itakura et al. 1990)，但還未有文獻指出體型或其他因子會影響昆蟲鳴叫活動之時間模式。

(二) 黑暗組

統計分析的結果顯示，黑暗組個體在晨昏鳴叫的機率顯著小於控制組個體在晨昏鳴叫的機率(Fisher's exact test, $p < 0.01$)，在持續黑暗的情況下，鳴叫活動無法於正常的晨昏時間發生。甚至於第一天所有的個體完全沒有鳴叫，而第二天也僅有少數個體($n = 3$)發出極為短暫的鳴聲(圖九)，因此持續黑暗會抑制個體的鳴叫活動。

少數個體在持續黑暗下仍然會鳴叫(圖九)，可見正常的光週期可能不是誘鳴叫的唯一機制。有一隻個體在持續 5 日的黑暗下，其鳴叫發生的時間並非逢機(圖十、圖十一)，這顯示鳴叫活動可能仍受一微弱的內生性週期所影響，或者是由於實驗環境無法完全阻隔滲透光，使該個體在第二天之後可以對滲透進房間的微弱光線作出反應。此外，由於進行實驗的房間並沒有隔音的處理，而該個體實驗期間正逢公寓的鄰近樓層正在進行密集的施工，所以施工的噪音也可能誘發該個體的鳴叫。

(三) 微光組

統計分析的結果顯示，微光組個體在晨昏鳴叫的機率顯著小於控制組個體在晨昏鳴叫的機率(Fisher's exact test, $p < 0.005$)。事實上在持續 10 lux 的微光中沒有任何個體鳴叫，也就是沒有任何鳴叫週律的表現。這樣的結果說明北埔蝸的鳴叫活動不受內生性機制控制，或是鳴叫活動可能有內生性週律，但無法在 10 lux 的照度下表現。一種只在黃昏交配的果蠅 *Dacus tryoni*，其交配活動在持續光照或黑暗下會受到抑制，但在持續的「最佳黃昏光度」($0.8 \text{ lm ft}^{-2} = 8.61 \text{ lux}$)，也就是可以誘發最高交配率的光度下，卻可顯現交配活動的週律(Tychsen and Fletcher 1971)。根據野外觀察，黎明合唱始的環境照度平均為 $0.10 \pm 0.01 \text{ lux}$ ($n = 40$)，黎明合唱終的環境照度平均為 $45.9 \pm 11.2 \text{ lux}$ ($n = 38$)，而黃昏合唱始的環境照度平均為 $642.3 \pm 102.4 \text{ lux}$ ($n = 59$)，黃昏合唱終的環境照度平均為 $0.26 \pm 0.04 \text{ lux}$ ($n = 45$)，因此 10 lux 是北埔蝸野外晨昏合唱發生過程中皆會經歷的環境照度。然而，10 lux 卻比黎明合唱始的環境照度高，比黃昏合唱始的環境照度低。此外，個體在微棲地中開始鳴叫時實際所接受的光線強度也是未知的。所以若欲使北埔蝸個體表現可能潛在的內生性鳴叫週律，使用北埔蝸開始鳴叫時實際所受的照度來設定微光組實驗所用的照度可能是較為恰當的。

本組實驗的所有個體在關燈約 30 秒後皆開始鳴叫，由於溫度與溼度在室內是相當穩定的，所以光線的突然變暗應是在本組實驗中唯一誘發個體鳴叫的原因(cue)。目前已知一些昆蟲，在人工光週期的處理下，突然的關燈或開燈可以誘發個體的活動。例如洋蔥蠅 *Delia antiqua* 的移動活動(locomotor activity)可以被突然的開燈與關燈誘發(Watari and Arai 1997, 1999)。采采蠅 *Glossina morsitans* 在突然關燈的

模擬黃昏中，關燈之後 30 秒內就開始起飛(Brady 1987)。另外，一種蛾類 *Plusia gamma*，在關燈後平均 7 分鐘才會開始起飛(Dreisig 1980)。由關燈到鳴叫開始的延遲時間可能代表「刺激-反應」這個生理過程所需的時間。

本組實驗中，以「突然開燈」來模擬黎明的刺激並無法誘發個體的鳴叫，可能光強度「逐漸增加」才能誘發鳴叫活動，或是實驗使用的光強度過高，亦或是在 02:00 這個時間，鳴叫活動無法被誘發。

三、光線強度對誘發鳴叫的重要性

北埔蝟族群晨昏合唱的模式說明環境照度是主要與合唱時間相關的環境因子，而在缺乏正常光週期的處理下(黑暗組與微光組)，北埔蝟個體無法在正常的晨昏時間表現鳴叫行為。根據這些結果可知光強度(light intensity)應是控制北埔蝟晨昏鳴叫週律最主要的外生性因子。誘發北埔蝟鳴叫反應所需的有效刺激可能是：絕對光強度到達某個閾值、相對光強度達某個程度(例如光度下降到原來的 50%)、光強度發生可偵測的改變、光強度的改變率。在微光組實驗中，突然關燈可以誘發個體鳴叫，所以北埔蝟個體應該是對光強度的改變或改變率反應。對於光線誘發北埔蝟黎明鳴叫與黃昏鳴叫的詳細機制仍需進一步的研究。

Saunders(1982)回顧前人文獻認為，大多數昆蟲晨昏活動的形式可能都有一個強烈的外生性成分，因為在一天中活動可以發生的時期常受制於一些環境因子，特別是光強度(e.g., Tychsen and Fletcher 1971, Brady 1987)。事實上除了高緯地區，一天中黎明與黃昏光線的快速變化是必然發生的事件，因此對於只在晨昏進行很短暫活動的生物而言，使用光強度或光強度的改變來作為活動開始的依據是相當可靠而

且充分的。

本研究雖然無法排除北埔蝟的鳴叫週律受內生性機制影響的可能，但其存在的可能性不高。即使有內生性機制參予控制北埔蝟的鳴叫行為，其影響力可能相當微弱，其機制可能不是直接作用在誘發鳴叫上而可能是影響個體在不同時間對外生性因子的反應程度(e.g., Tychsen and Fletcher 1971)。有關北埔蝟鳴叫週律是否受內生性機制的影響仍需環境控制更為嚴格的實驗來證明，例如需要完全阻隔外界的光線與噪音，並且將實驗進行的時間拉長。

經由本研究可以得知兩個結論：一、北埔蝟族群晨昏合唱模式主要與族群大小以及環境照度相關。二、光強度的變化是誘發北埔蝟個體鳴叫的主要機制。

伍、參考文獻

- Alexander, R. D., and T. E. Moore. 1958. Studies on the acoustical behavior of seventeen-year cicadas (Homoptera: Cicadidae: *Magicicada*). The Ohio Journal of Science **58**:107-127.
- Batschelet, E. 1981. Circular Statistics in Biology. Academic Press, London.
- Brady, J. 1987. The sunset activity of tsetse flies: A light threshold study on *Glossina morsitans*. Physiological Entomology **12**:363-372.
- Claridge, M. F. 1985. Acoustic signals in the Homoptera: Behavior, taxonomy, and evolution. Annual Review of Entomology **30**:297-317.
- Cocroft, R. B., and M. Pogue. 1996. Social behavior and communication in the neotropical cicada *Fidicina mannifera* (Fabricius) (Homoptera: Cicadidae). Journal of the Kansas Entomological Society **69**:85-97.
- Cooley, J. R. 2001. Long-range acoustical signals, phonotaxis, and risk in the sexual pair-forming behaviors of *Okanagana canadensis* and *O. rimosa* (Hemiptera: Cicadidae). Annals of the Entomological Society of America **94**:755-760.
- Crawford, C. S., and M. M. Dadone. 1979. Onset of evening chorus in *Tibicen marginalis* (Homoptera: Cicadidae). Environmental Entomology **8**:1157-1160.
- Daws, A. G., R. M. Hennig, and D. Young. 1997. Phonotaxis in the cicadas *Cystosoma saundersii* and *Cyclochila australasiae*. Bioacoustics **7**:173-188.
- Doolan, J. M., and R. C. MacNally. 1981. Spatial dynamics and breeding ecology in the cicada *Cystosoma saundersii*: The interaction between distributions of resources and intraspecific behaviour.

- Journal of Animal Ecology **50**:925-940.
- Doolan, J. M., and D. Young. 1989. Relative importance of song parameters during flight phonotaxis and courtship in the bladder cicada *Cystosoma saundersii*. Journal of Experimental Biology **141**:113-131.
- Dreisig, H. 1980. The importance of illumination level in the daily onset of flight activity in nocturnal moths. Physiological Entomology **5**:327-342.
- Duffels, J. P., and P. A. van der Laan. 1985. Catalogue of the Cicadoidea (Homoptera, Auchenorrhyncha) 1956-1980, 1 edition. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Ellingson, A. R., and D. C. Andersen. 2002. Spatial correlation of *Diceroprocta apache* and its host plants: evidence for a negative impact from *Tamarix* invasion. Ecological Entomology **27**:16-24.
- Ewart, T. 2001. Dusk chorusing behaviour in cicadas (Homoptera: Cicadidae) and a mole cricket, Brisbane, Queensland. Memoirs of the Queensland Museum **46**:499-510.
- Fonseca, P. J., and A. V. Popov. 1994. Sound radiation in a cicada: The role of different structures. Journal of Comparative Physiology, A **175**:349-361.
- Gogala, M., and K. Riede. 1995. Time sharing of song activity by cicadas in Temengor Forest Reserve, Hulu Perak, Malaysia. Malayan Nature Journal **48**:297-305.
- Hastings, J. M., and E. C. Toolson. 1991. Thermoregulation and activity patterns of two syntopic cicadas, *Tibicen chiricahua* and *T. duryi* (Homoptera: Cicadidae), in central New Mexico. Oecologia **85**:513-520.
- Heath, J. E., and P. J. Wilkin. 1970. Temperature responses of the desert cicada, *Diceroprocta apache* (Homoptera, Cicadidae).

- Physiological Zoology **43**:145-154.
- Houston, W. W. K., and P. McIntyre. 1985. The daily onset of flight in the crepuscular dung beetle *Onitis alexis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **39**:223-232.
- Itakura, N., Y. Tsubaki, and Y. Ito. 1990. Correlation of male body size and virginity to calling duration of *Pteronemobius nigrofasciatus* (Matsumura) (Orthoptera: Gryllidae). *Applied Entomology and Zoology* **25**:369-374.
- Kato, M. 1925a. Japanese Cicadidae, with descriptions of new species. *Transactions of the National History Society of Formosa* **15**:1-46.
- Kato, M. 1925b. The Japanese Cicadidae, with descriptions of some new species and genera. *Transactions of the National History Society of Formosa* **15**:55-76.
- Kato, M. 1956. *The Biology of Cicadas*. Iwasaki Shoten, Tokyo.
- Maier, C. T. 1982. Observations on the seventeen-year periodical cicada, *Magicicada septendecim* (Hemiptera: Homoptera: Cicadidae). *Annals of the Entomological Society of America* **75**:14-23.
- Nielsen, E. T. 1963. Illumination at twilight. *Oikos* **14**:9-21.
- Riede, K., and A. Kroker. 1995. Bioacoustics and niche differentiation in two cicada species from Bornean lowland forest. *Zoologischer Anzeiger* **234**:43-51.
- Sanborn, A. F. 2000. Comparative thermoregulation of sympatric endothermic and ectothermic cicadas (Homoptera: Cicadidae: *Tibicen winnemanna* and *Tibicen chloromerus*). *Journal of Comparative Physiology, A* **186**:551-556.
- Sanborn, A. F., M. S. Heath, J. E. Heath, and F. G. Noriega. 1995. Diurnal activity, temperature responses and endothermy in three South American cicadas (Homoptera: Cicadidae: *Dorisiana bonaerensis*, *Quesada gigas* and *Fidicina mannifera*). *Journal of Thermal*

- Biology **20**:451-460.
- Sanborn, A. F., F. G. Noriega, and P. K. Phillips. 2002. Thermoregulation in the cicada *Platypedia putnami* variety *lutea* (Homoptera: Tibicinidae) with a test of a crepitation hypothesis. *Journal of Thermal Biology* **27**:365-369.
- Saunders, D. S. 1982. *Insect Clocks*, 2 edition. Pergamon Press, Oxford.
- Sokolove, P. G. 1975. Locomotory and stridulatory circadian rhythms in the cricket, *Teleogryllus commodus*. *Journal of Insect Physiology* **21**:537-558.
- 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.
- Sueur, J., and T. Aubin. 2002. Acoustic communication in the Palaearctic red cicada, *Tibicina haematodes*: chorus organisation, calling-song structure, and signal recognition. *Canadian Journal of Zoology* **80**:126-136.
- Tychsen, P. H., and B. S. Fletcher. 1971. Studies on the rhythm of mating in the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. *Journal of Insect Physiology* **17**:2139-2156.
- Watari, Y., and T. Arai. 1997. Effects of photoperiod and aging on locomotor activity rhythms in the onion fly, *Delia antiqua*. *Journal of Insect Physiology* **43**:567-576.
- Watari, Y., and T. Arai. 1999. Effect of dim light on locomotor activity rhythm in the onion fly, *Delia antiqua*. *Zoological Science* **16**:603-609.
- Webster, R. P., and W. E. Conner. 1986. Effects of temperature, photoperiod, and light intensity on the calling rhythm in Arctiid moths. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **40**:239-245.

- Williams, K. S., and K. G. Smith. 1991. Dynamics of periodical cicada chorus centers (Homoptera: Cicadidae: *Magicicada*). *Journal of Insect Behavior* **4**:275-291.
- Wolda, H. 1993. Diel and seasonal patterns of mating calls in some Neotropical Cicadas. Acoustic interference? *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Biological Chemical Geological Physical and Medical Science* **96**:369-381.
- Young, A. M. 1972. Cicada ecology in a Costa Rican tropical rain forest. *Biotropica* **4**:152-159.
- Young, A. M. 1981. Temporal selection for communicatory optimization: The dawn-dusk chorus as an adaptation in tropical cicadas. *The American Naturalist* **117**:826-829.

表一、蟬總科(Cicadoidea)昆蟲的合唱類型

種名	黎明 合唱	日間 合唱	黃昏 合唱	出處
Family Cicadidae				
Subfamily Cicadinae				
Tribe Zammarini				
<i>Miranha imbellis</i>	+	+	+	Sueur 2002
Tribe Thophini				
<i>Arunta interclusa</i>	+	+	+	Ewart 2001
Tribe Cyclochilini				
<i>Psaltoda plaga</i>	+	+	+	Ewart 2001
<i>Psaltoda claripennis</i>	-	+	+	Ewart 2001
<i>Psaltoda harrisii</i>	-	+	-	Ewart 2001
Tribe Fidicinini				
<i>Fidicina mannifera</i>	+	-	+	Young 1981
<i>Fidicina mannifera</i>	?	+	+	Wolda 1993, Cocroft and Pogue 1996
<i>Fidicina pronoe</i>	?	+	+	Wolda 1993
<i>Fidicina pronoe</i>	+	+	+	Sueur 2002
<i>Fidicina picea</i>	+	+	+	Sueur 2002
<i>Pacarina schumanni</i>	+	+	+	Sueur 2002
<i>Dorisiana sutori</i>	-	+	-	Sueur 2002
Tribe Hyantiini				
<i>Quesada gigas</i>	+	+	+	Wolda 1993
<i>Quesada gigas</i>	+	-	+	Sueur 2002
Tribe Dundubiini				
<i>Dundubia vaginata</i>	?	+	+	Riede and Kroker 1995
Tribe Tibicenini				
<i>Tibicen marginalis</i>	?	+	+	Crawford and Dadone 1979
<i>Diceroprocta apach</i>	-	+	-	Heath and Wilkin 1970
Tribe Cicadini				
<i>Tamasa tristigma</i>	+	+	+	Ewart 2001
<i>Neocicada</i> spp.	+	+	+	Sueur 2002
Tribe Psithyristriini				
<i>Pomponia merula</i>	-	-	+	Gogala and Riede 1995
<i>Pomponia imperatoria</i>	?	-	+	Riede and Kroker 1995

接下頁

表一、蟬總科(Cicadoidea)昆蟲的合唱類型(續)

種名	黎明 合唱	日間 合唱	黃昏 合唱	出處
Family Tibicinidae				
Subfamily Tibicininae				
Tribe Dazini				
<i>Daza montezuma</i>	—	+	—	Sueur 2002
Tribe Carinetini				
<i>Carineta</i> spp.	+	—	+	Young 1981
Tribe Tibicinini				
<i>Magiccada septendecim</i>	—	+	—	Maier 1982
Tribe Cicadettini				
<i>Pauropsalta annulata</i>	—	+	—	Ewart 2001
<i>Pauropsalta fuscata</i>	—	+	—	Ewart 2001
<i>Pauropsalta circumdata</i>	—	+	—	Ewart 2001
<i>Pauropsalta corticinus</i>	—	+	—	Ewart 2001
Tribe Taphurini				
<i>Abricta curvicosta</i>	?	+	+	Ewart 2001
Tribe Chlorocystini				
<i>Glaucopsaltria viridis</i>	?	+	+	Ewart 2001
Tribe Hemidictyini				
<i>Cystosoma saundersii</i>	—	—	+	Doolan and MacNally 1981, Ewart 2001

註：分類系統依據 Duffels and van der Laan (1985)。

表二、晨昏合唱開始及結束時之昏值的多變量線性迴歸分析所選用的變項

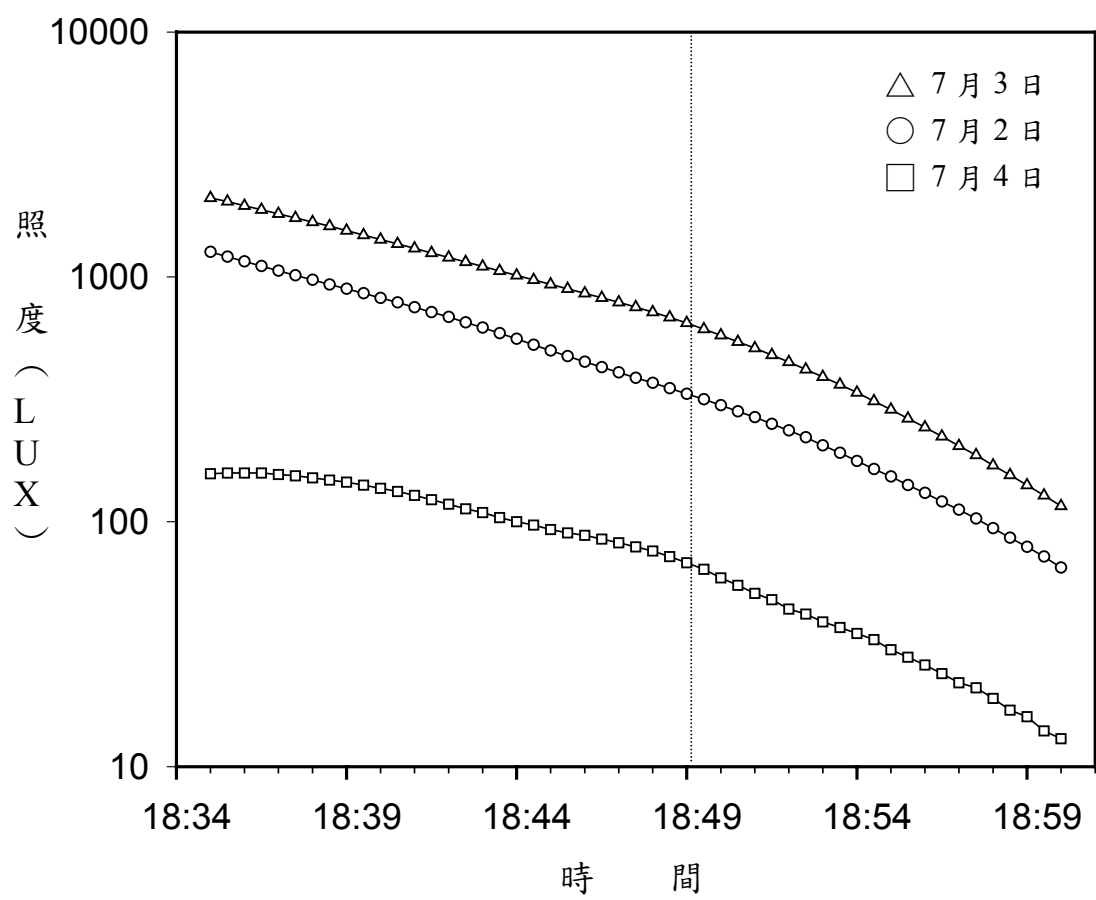
變因	簡碼
黎明合唱	
前3日至前7日之雄性蟬蛻數量總和	EX
民用曙光始之環境照度	TSL
當日4時之氣溫	T04
當日4時之相對溼度	H04
當日雨量	RAIN
黃昏合唱	
前3日至前7日之雄性蟬蛻數量總和	EX
日落時之環境照度	SSL
當日18時之氣溫	T18
當日18時之相對溼度	H18
當日雨量	RAIN

註：照度值均取對數值。

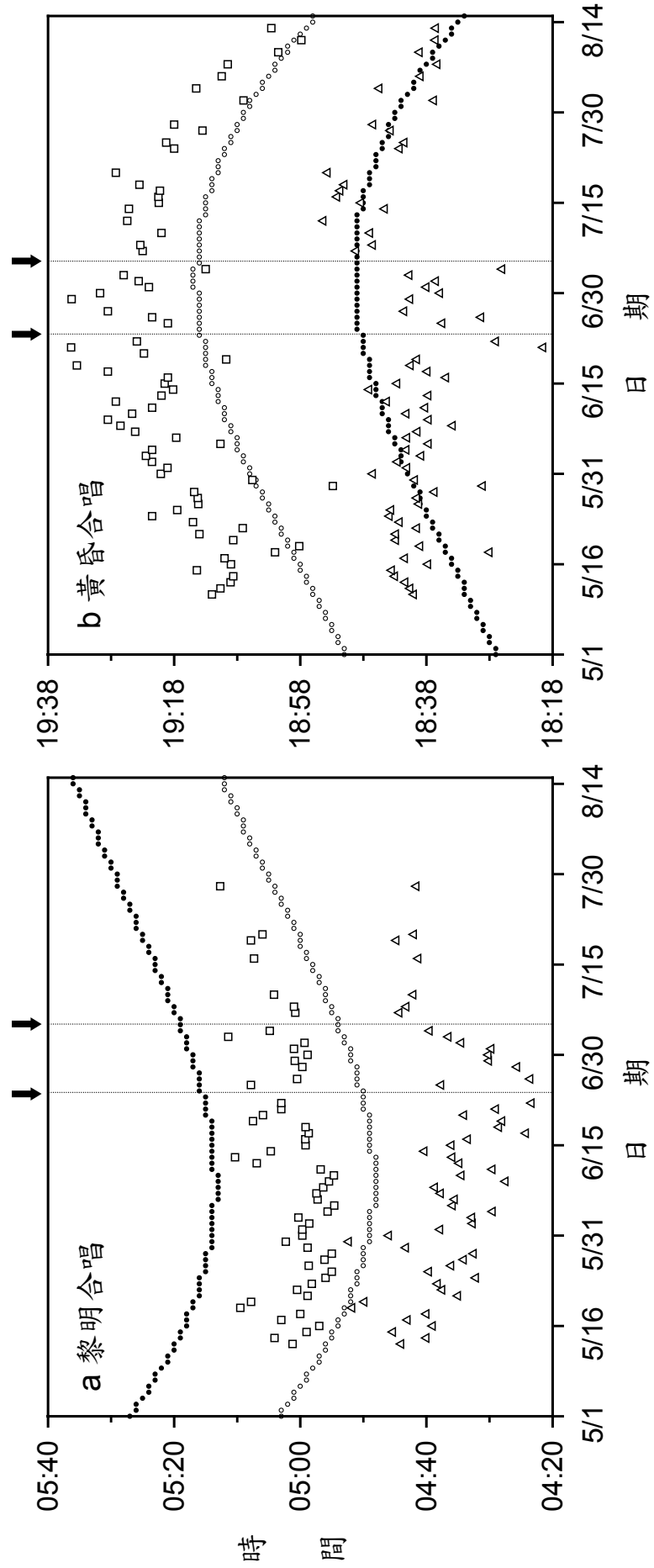
表三、北埔蝸晨昏合唱開始及結束時之昏值與持續時間之多變量迴歸分析結果

依變數	進入模式的自變數	自變數係數	Partial Model		F	p
			R ²	R ²		
黎明合唱始之昏值(n = 39)	全部			0.41	8.06	0.0003
	TSL	0.4213	0.19		9.00	0.0049
	EX	0.0019	0.15		7.89	0.0081
	T04	0.0485	0.07		4.14	0.0496
黎明合唱終之昏值(n = 39)	全部			0.29	14.90	0.0004
	EX	-0.0024	0.29		14.90	0.0004
	Intercept	0.7093			450.56	< 0.0001
黎明合唱持續時間(n = 39)	全部			0.54	21.23	< 0.0001
	EX	0.1143	0.48		34.53	< 0.0001
	T04	1.5685	0.06		4.99	0.0318
黃昏合唱始之昏值(n = 49)	全部			0.69	33.93	< 0.0001
	EX	-0.0108	0.52		86.53	< 0.0001
	SSL	0.6583	0.12		13.82	0.0006
	T18	-0.0581	0.05		7.51	0.0088
黃昏合唱終之昏值(n = 49)	全部			0.33	22.76	< 0.0001
	SSL	0.5917	0.33		22.76	< 0.0001
黃昏合唱持續時間(n = 49)	全部			0.73	39.90	< 0.0001
	EX	0.3133	0.64		106.84	< 0.0001
	T18	1.2998	0.07		4.50	0.0393
	RAIN	-0.1775	0.03		4.34	0.0429

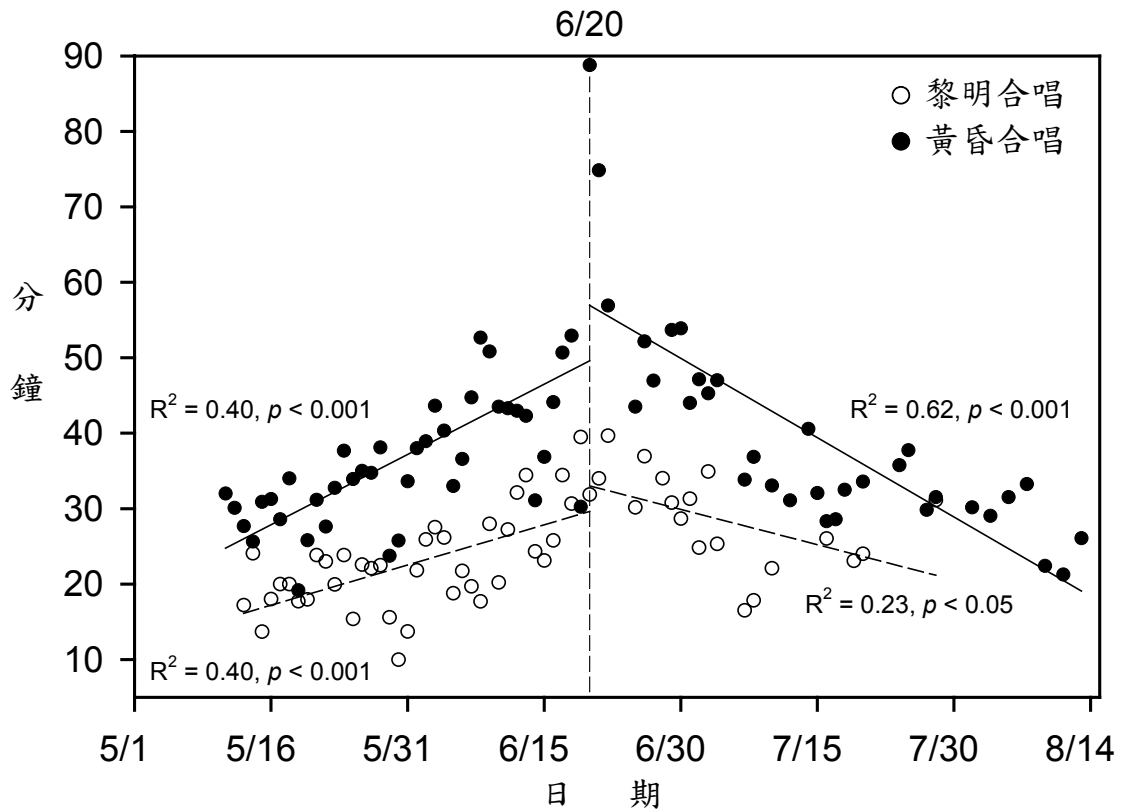
註：自變數說明參見表二。



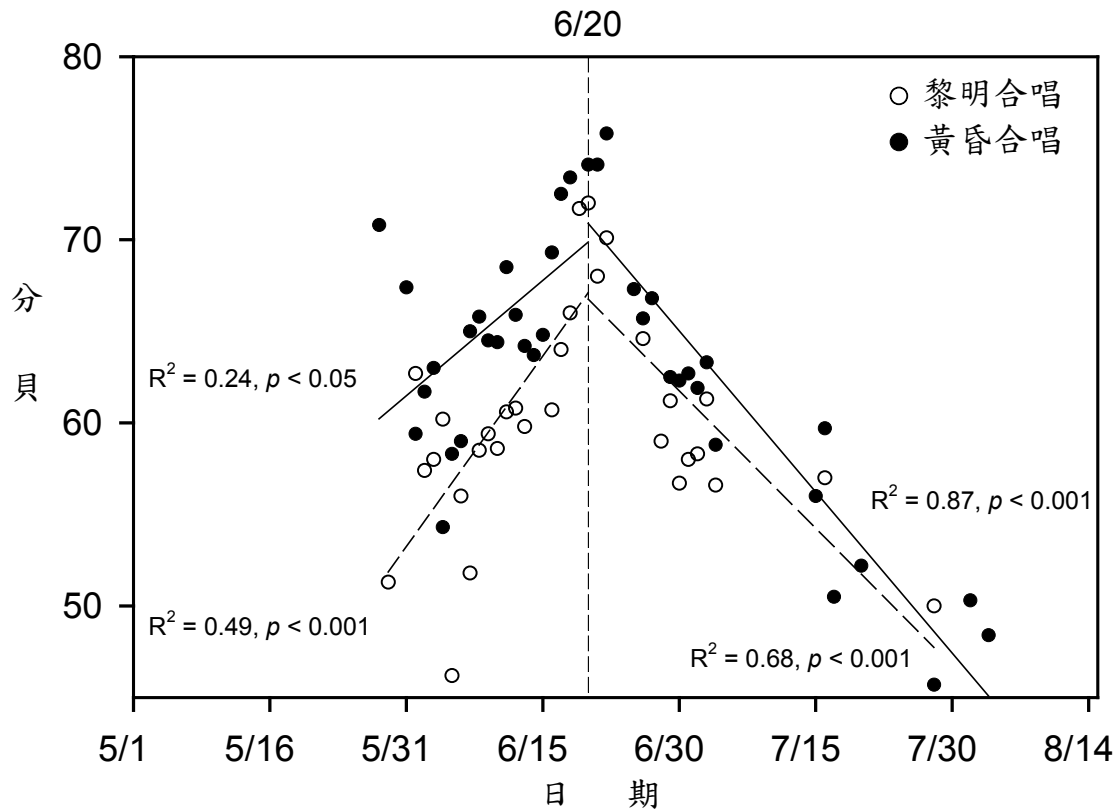
圖一、2001年7月2~4日台南市城西里黃昏環境照度的變化。虛線為日落時間。



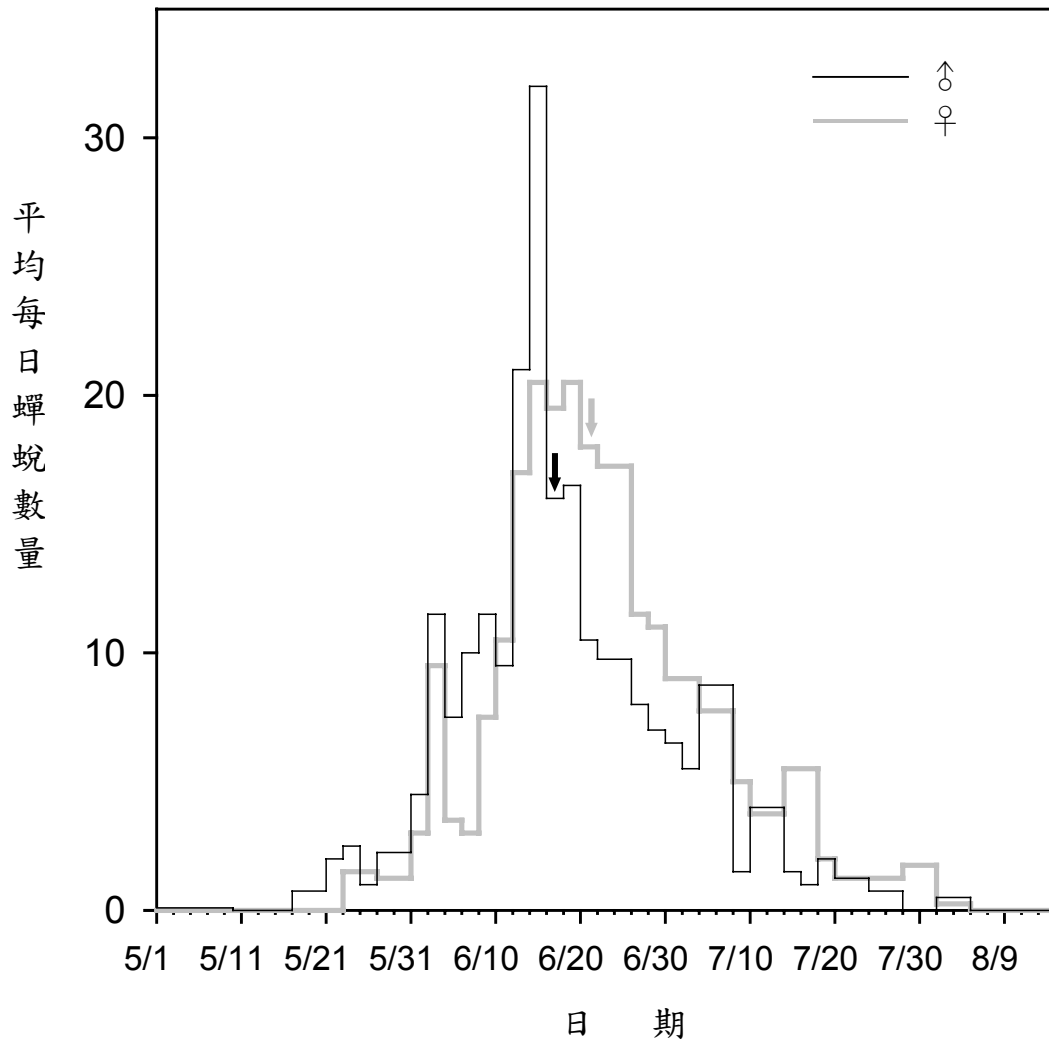
圖二、2001年台南市城西里北埔蜩族群每日晨昏合唱發生的時間。**a**為黎明合唱，**b**為黃昏合唱。(●)為日出或日落時間，(○)為曙光始或暮光終時間，(△)為合唱始，(□)為合唱終，箭號指示處為颱風過境日期。



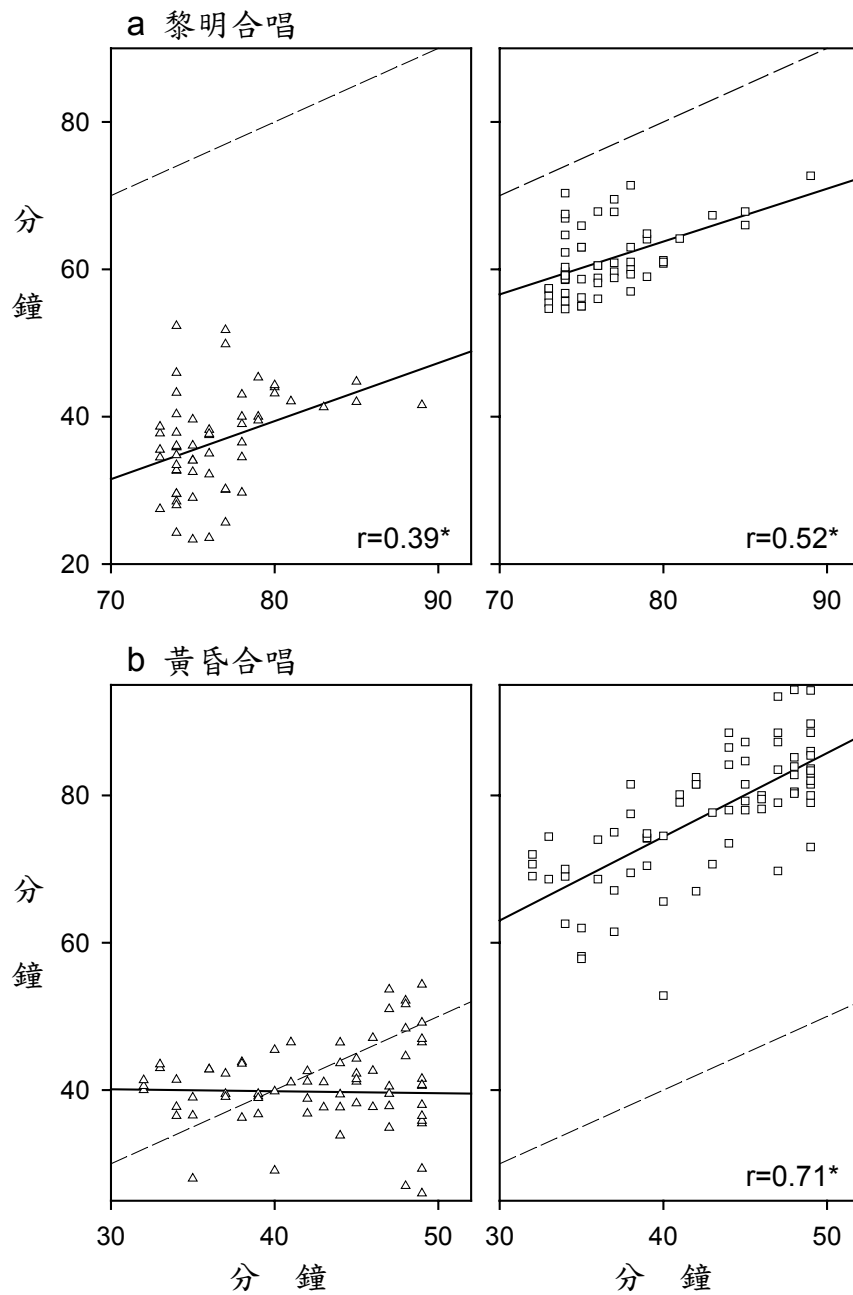
圖三、2001年台南市城西里北埔蝸族群每日黎明與黃昏合唱持續時間的變化。垂直虛線(6/20)為合唱高峰出現的日期。虛線與實線分別為黎明及黃昏合唱持續時間與日期之間的迴歸直線， R^2 為迴歸直線的決定係數， p 為迴歸直線的顯著性。



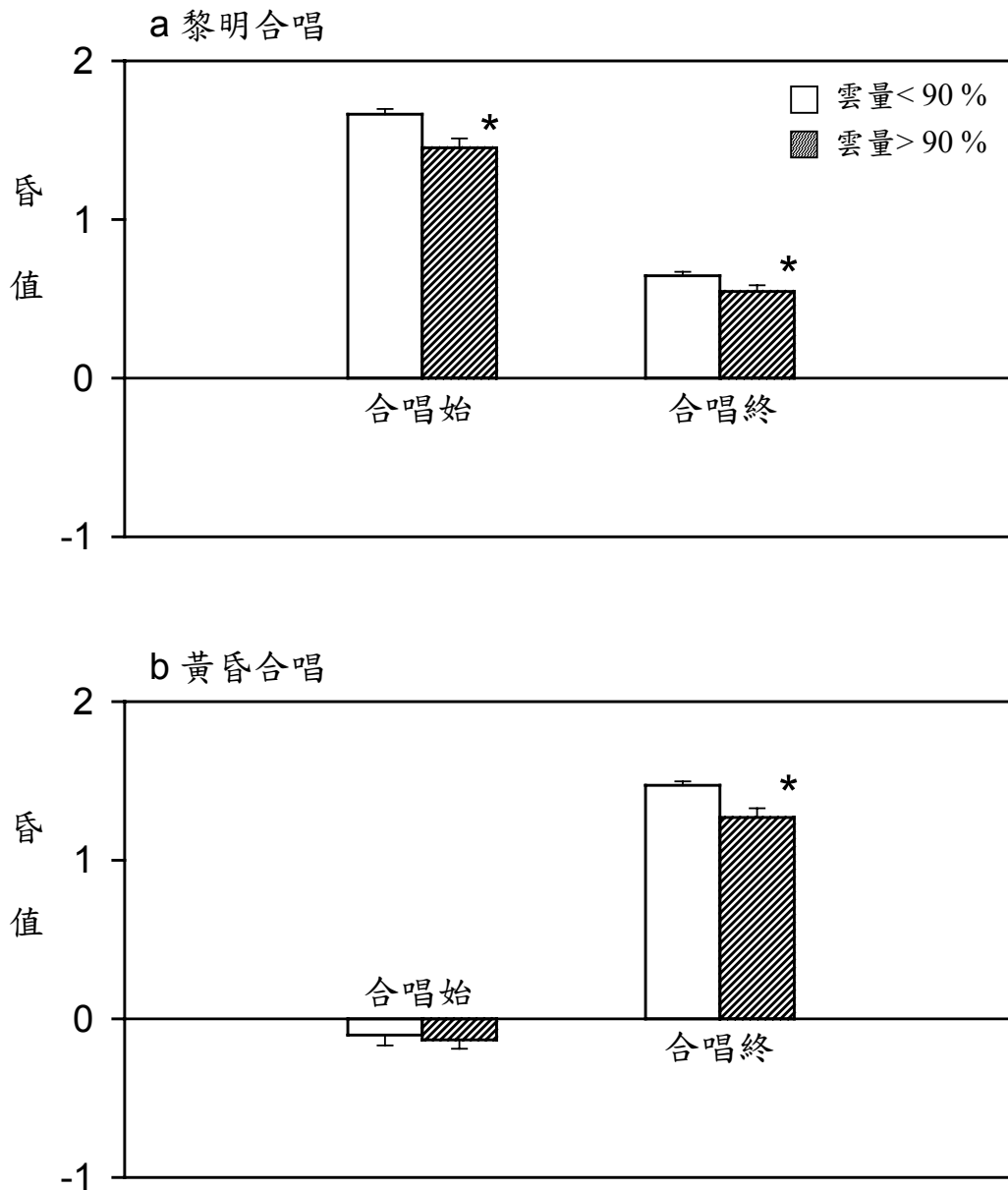
圖四、2001年台南市城西里北埔蝸族群每日黎明與黃昏合唱強度的變化。垂直虛線(6/20)為合唱高峰出現的日期。虛線與實線分別為黎明及黃昏合唱強度與日期之間的迴歸直線， R^2 為迴歸直線的決定係數， p 為迴歸直線的顯著性。



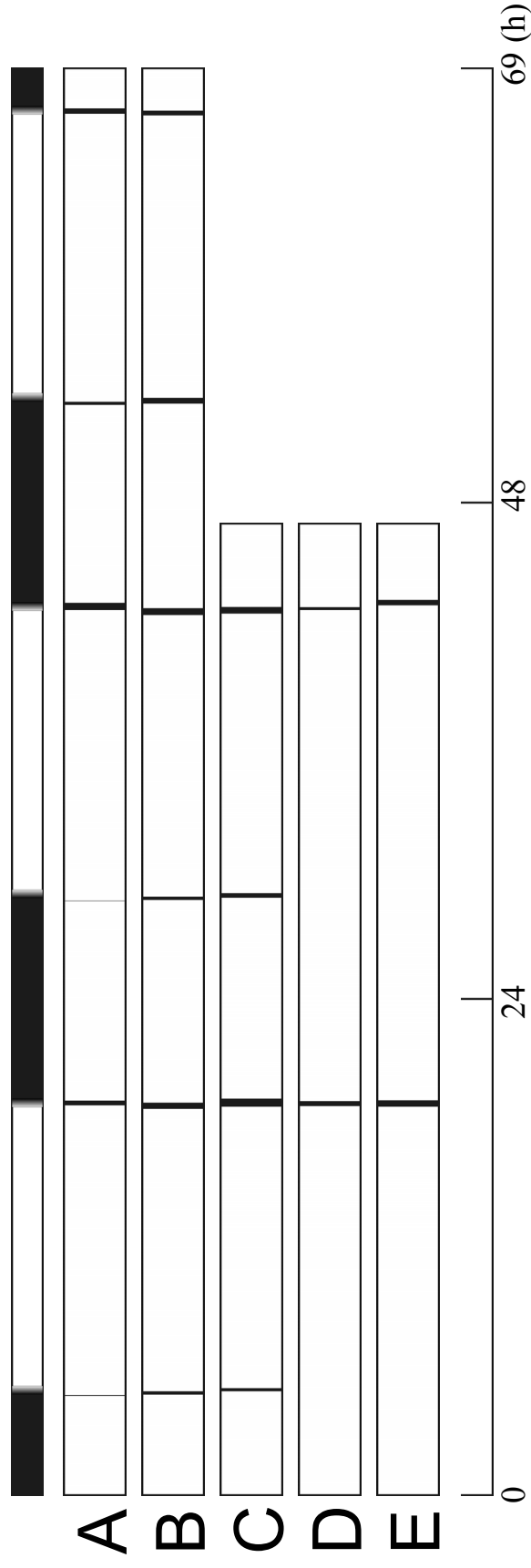
圖五、2001年台南市城西里北埔蝸成蟲羽化數量的變化。黑色箭號為雄性蟬蛻數量達到雄性蟬蛻總量之50%的日期(6/17)，灰色箭號為雌性蟬蛻數量達到雌性蟬蛻總量之50%的日期(6/21)。



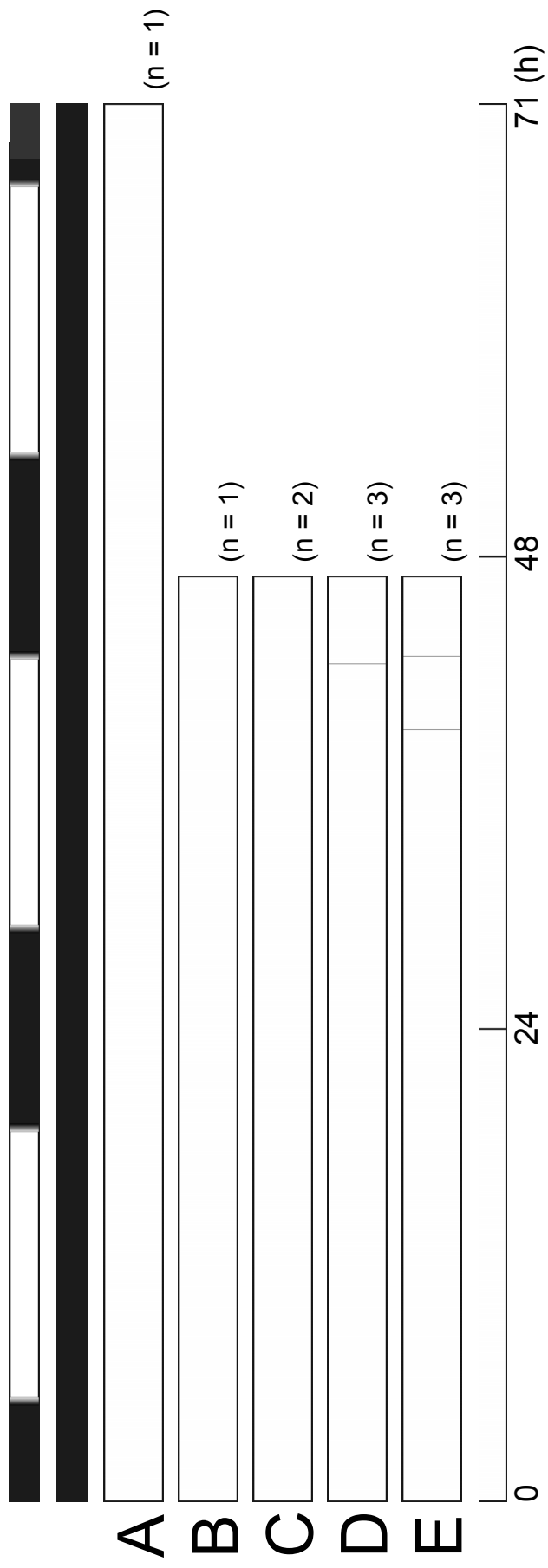
圖六、2001年台南市城西里北埔蜆族群每日晨昏合唱發生時間與日出日落時間之相關性。橫軸為日出或日落時間與基準時的時差，縱軸為晨昏合唱開始或結束時間與基準時的時差(黎明的基準時為04:00，黃昏的基準時為18:00)。**a**為黎明合唱，**b**為黃昏合唱。(△)為合唱始，(□)為合唱終，虛線為日出與日落時間，實線為日出或日落時間與晨昏合唱開始或結束時間之間的迴歸直線。 r 為Pearson相關係數，*表示相關性達顯著水準($p < 0.05$)。



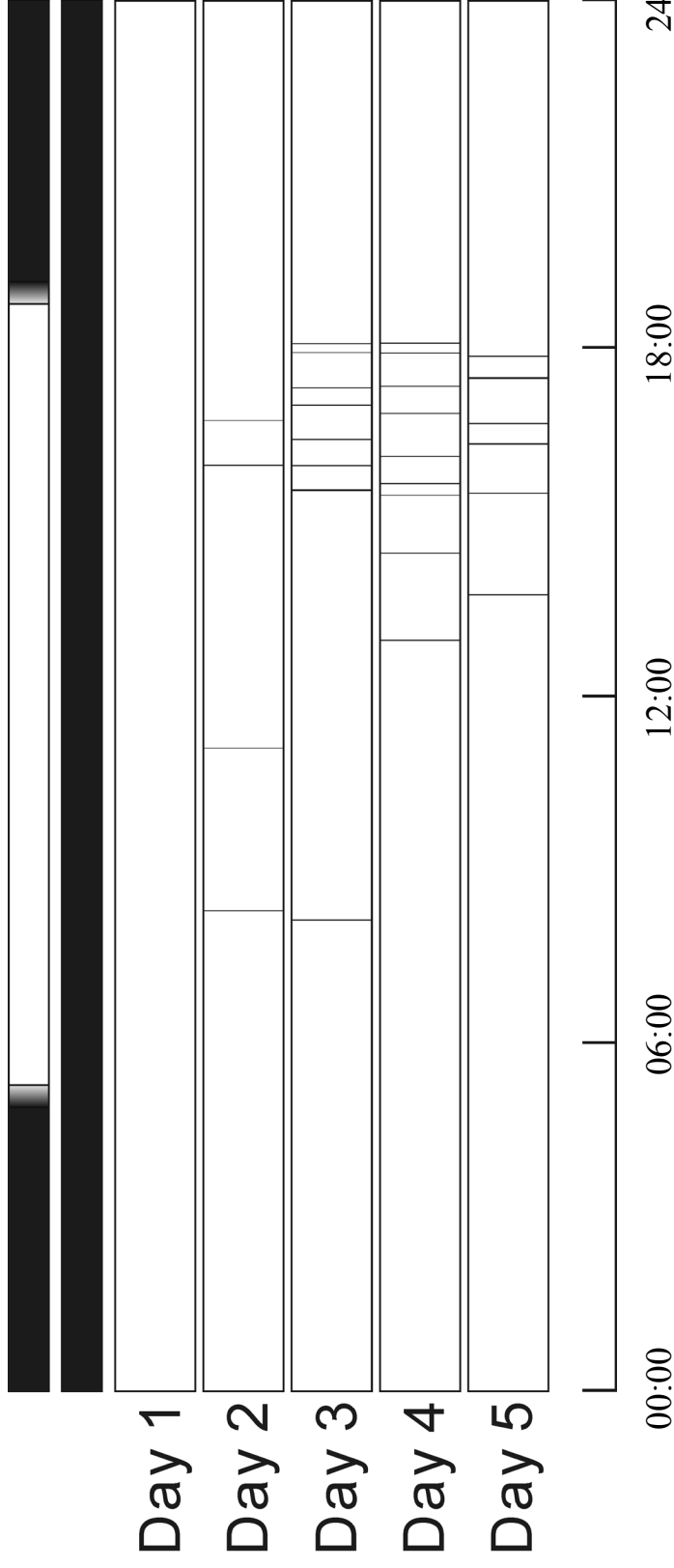
圖七、2001年台南市城西里北埔蚶族群晨昏合唱始、終發生時之昏值在不同雲量下之比較。a為黎明合唱，b為黃昏合唱。黎明合唱中雲量<90%的樣本數為36，雲量>90%的樣本數為19；黃昏合唱中雲量<90%的樣本數為47，雲量>90%的樣本數為26。誤差棒為1個標準誤差(SE)，*代表不同雲量間有顯著差異(t-test, $p < 0.05$)。



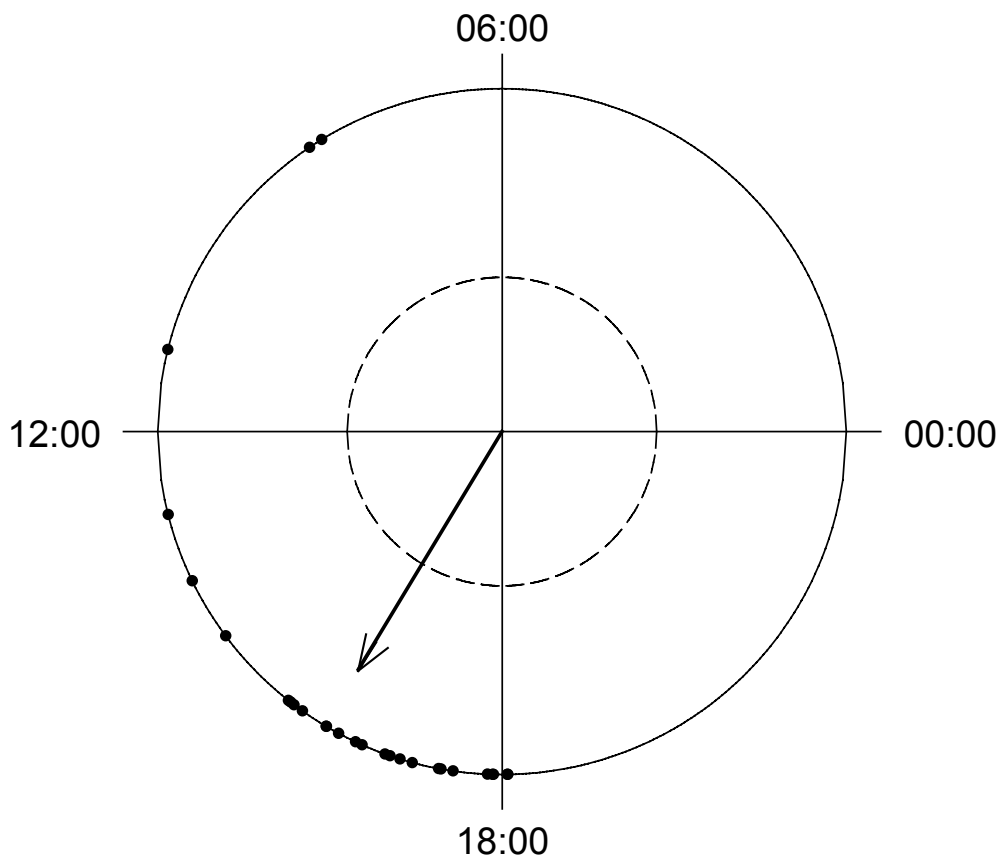
圖八、北埔蝸雄性個體在正常光週期下的鳴叫活動。頂端的橫條代表實驗進行期間的光週期，黑色代表夜間，白色代表日間；底端的橫座標為時間(由 00:00 開始)；A~E 的橫向長條分別代表五隻雄性個體之實驗結果，橫條中黑色的縱帶代表鳴叫活動發生的時間。



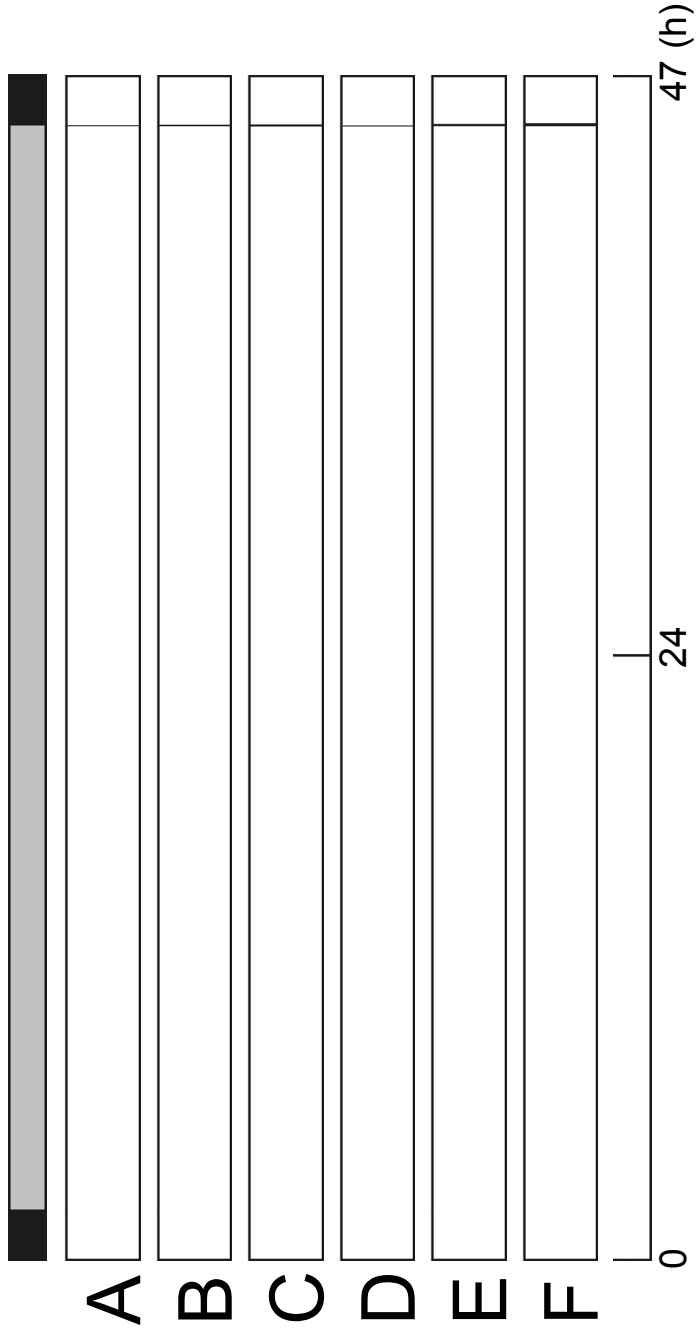
圖九、北埔蠶雄性個體在持續黑暗下的鳴叫活動。最頂端的橫條代表外界之光週期，其下的橫條為實驗房間內之光週期；底端的橫座標為時間(由 00:00 開始)；A~E 的橫向長條分別代表五次不同實驗的結果，其中黑色的縱帶代表鳴叫活動發生的時間，n 值為進行該次實驗時實驗房間中的個體數。



圖十、一隻北埔蝟雄性個體在連續五天黑暗中表現的鳴叫活動。最頂端的橫條代表外界光週期，其下的橫條為實驗室房間內之光週期；底端的橫座標為時間(由 00:00 開始)；橫向長條中黑色的縱帶代表鳴叫活動發生的時間。



圖十一、一隻北埔蝸雄性個體在連續五天黑暗中每次鳴叫開始的時間。圓周為一天的時間，(●)為個體開始鳴叫的時間，箭號為開始鳴叫時間的平均向量，箭號長度為 0.81，虛線小圓為平均向量長度(r)的顯著水準($\alpha = 0.05$, Rayleigh test)。



圖十二、北埔蝟雄性個體在持續微光中的鳴叫活動。頂端的橫條代表實驗期間的光照變化，黑色代表黑暗期間，灰色代表微光(10 lux)期間；底端的橫座標為時間(由 00:00 開始)；A~F 的橫向長條分別代表六隻雄性個體的結果，其中黑色的縱帶代表鳴叫活動發生的時間。