

蛙類鳴叫多樣性與腹斑蛙的聲音溝通

文／莊銘豐

前言

在夏天夜裡，特別是雨後，不管在山區或平地、樹林或公園，總能聽到青蛙的鳴叫聲，有時此起彼落，有時聽起來又像是在吵架。你們知道青蛙發出鳴叫的目的嗎？此外青蛙可不只有一種叫聲，而且也包含許多其他的功能，就像我們肚子餓時會找爸爸媽媽，談戀愛時會情話綿綿，青蛙也有屬於牠們自己的溝通方式。

以鳴叫來進行溝通

動物可以透過許多不同的媒介來溝通或傳遞訊息，像是視覺、聽覺、嗅覺、以及電感應等。利用視覺溝通的動物可以展示體色或是舞蹈等行為來與同類溝通，而有些動物如螻蛄或螞蟻等則採用化學訊號來與同類互動，甚至有些動物還能夠感受到外界的生物電流變化來與其他個體聯絡，像是電鰻以及鯊魚。聲音訊號也是一種許多動物常用的溝通方式，特別是鳥類、哺乳類、蛙類及昆蟲這幾個類群都有不少種類是主要以聲音訊號來溝通。

聲音訊號在傳遞上有一些特別的性質，使它成為一種特別的溝通訊號。首先聲音的傳遞方向是由一個發聲點往四面八方傳遞，並且可以在障礙物間的空隙傳遞，不像光線只能直線前進。加上聲波不管在水中或空氣中都能輕易傳遞到遠方，因此成為一種相當有效率的溝通方式。在生物聲學的研究方面，根據克羅法則(Krogh's rule)：在每個研究領域中都會有幾個特別合適的材料，可以很有效地來探討特別的主題。而青蛙就是一個很好的材料用來研究動物的鳴叫溝通，不僅有很明顯的叫聲，而且鳴叫聲比起鳥類來說並不會有太複雜的曲目，通常是單調的幾種鳴叫類型。然後還有一點很重要，使蛙類成為研究動物聲學的好對象，就是青蛙通常會在定點或是小範圍裏面鳴叫，比較不會有生態學家一邊錄音還要一邊追著動物跑的窘境。

在進入後續主題之前，要先跟大家介紹聲音溝通的系統。訊號的溝通會有一個發訊者，還有一個接受者，在大自然裡發訊者對接受者其實是一個行為的操控，也就是想要操控另外一方去做特定的事。像是雄蛙在叫時牠是不是想要母青蛙聽到求偶的叫聲後來找牠？這就是行為的控制。而同時這個叫聲也會阻止其他雄蛙接近，也是行為的控制，因此在自然界中的溝通也是為了要操控他人。但同時發訊者發出訊號時，訊號接受者也在評估發訊者，像是雌蛙就可以透過聲音訊號，例如音量或是頻率，來評估理想的交配

對象。聲音可以是很誠實的訊號用來代表身體狀況，例如有些青蛙的聲音頻率比較高、有些比較低，這是先天上的限制，例如發聲結構要夠大才能發出低沉的叫聲，反之亦然。



圖 1. 青蛙是一群高度依賴聲音來溝通的類群，雄蛙通常具有發達的鳴囊能夠發出響亮的鳴叫聲，主要用來吸引配偶，同時也具有維持雄性之間距離的功能。[作者拍攝]

蛙類的求偶策略

青蛙在求偶時也會有他們自己的策略，主要有三大類，但這三大類不一定互相衝突，例如黑眶蟾蜍在繁殖季剛開始的時候會相當集中地出現，並採取比較像擒抱競爭的求偶策略，但是到繁殖季中後期則比較像是以鳴叫吸引雌蛙前來交配的合唱求偶。

一、擒抱競爭

擒抱競爭意思就是看誰先抱到雌蛙，所以沒有所謂的誰先追誰，誰先下手就贏了，是不是很簡單？其實並不簡單，因為其他雄蛙還是可以搶奪交配權，所以這時候就會有很多隻雄蛙的搶著抱著一隻雌蛙的狀況。

二、合唱求偶

「合唱求偶」，我們簡單一點來說就是有一堆公青蛙在原地唱歌，有母青蛙來時公青蛙不會去打擾，是母的來找公青蛙，這就叫做合唱求偶競爭。

三、資源捍衛

資源捍衛比較像是前兩個方法的綜合版，雄蛙透過競爭生殖資源間接地競爭與雌蛙的交配權。由於青蛙卵是產在水中的，且適合產卵點的孵化率就會高，所以雄蛙會先佔據好的地點，這就是「資源競爭」，雌蛙過來時會去挑選這個地方好不好，並選擇和這隻成功佔據領地的雄蛙交配。

青蛙不同的鳴叫類型與功能

同一種青蛙可能會發出一種以上的不同叫聲，大致上蛙類的鳴叫聲可分成功能歸納成三個大項目，包含繁殖、激進、以及防禦(表 1)，繁殖以及激進這兩類叫聲通常是由雄性所發出，但也會有特例由雌蛙發出叫聲的案例，而防禦叫聲通常是兩性都可能發出的叫聲類型。

表 1. 蛙類常見的鳴叫聲功能類型（僅列出主要功能及代表性的鳴叫聲種類）

鳴叫聲類型	功能描述
繁殖叫聲 REPRODUCTIVE CALL	
宣告叫聲 ADVERTISEMENT CALL	在繁殖季時鳴叫以吸引配偶前來；排除同性競爭者
求偶叫聲 COURTSHIP CALL	當雄蛙發現雌蛙靠近時，提供更精確位置以及配對意圖
釋放叫聲 RELEASE CALL	當雄蛙被其他雄蛙抱住，用以表明報錯對象
激進叫聲 AGGRESSIVE CALL	
領域叫聲 TERRITORIAL CALL	特別用來宣告領域，尤其在有察覺其他同性個體出現時
遭遇叫聲 ENCOUNTER CALL	與其他同性個體衝突升級時的激進叫聲
打鬥叫聲 FIGHTING CALL	雄性肢體衝突時所發出的叫聲
防禦叫聲 DEFENSIVE CALL	
警告叫聲 WARNING CALL	用來警告掠食者不要繼續靠近
痛苦叫聲 DISTRESS CALL	已經被掠食者捕捉到時的叫聲，通常聽起來像尖叫聲
警戒叫聲 ALARM CALL	突然發現掠食危險時或受驚嚇逃跑時所發出的叫聲

一、鳴叫聲的類型

(一) 繁殖叫聲

繁殖用的叫聲有宣告叫聲、求偶叫聲、抱接叫聲、釋放叫聲等。宣告叫聲是最常聽到的鳴叫聲種類，字面上的意思就是要跟大家宣告它的位置在哪裡!主要功能是用來吸引配偶，同時也具有向其他同種競爭個體宣示自己位置用來保持距離的功能。當雌蛙受吸引靠近雄蛙且被雄蛙察覺時，雄蛙會改叫比較輕柔的求偶叫聲，讓雌蛙持續獲得雄蛙位置並接收到牠的配對意圖。當配對抱接在一起時，雄蛙可能會持續發出抱接叫聲。另外如果雄蛙被其他雄蛙錯誤地抱上了，則會發出釋放叫聲，用來告訴對方抱錯人了，畢竟小動物包含青蛙往往有較為簡化的行為模式，像是蛙類的抱接及假交配就是一種很簡化的模式，通常只要遇見跟自己體型相當的會動的個體，通常就會先抱上去再說，畢竟雌蛙在繁殖季當中可是很強手的。

(二) 激進叫聲

雄蛙之間的競爭往往會伴隨有激進叫聲，依照衝突程度的不同，分別會有領域叫聲、遭遇叫聲、以及打鬥叫聲等。在具有領域的物種會發出領域叫聲，若有進一步衝突則提升到遭遇叫聲或打鬥叫聲，此時有可能會伴隨肢體衝突，例如扭打、推擠等打鬥的出現。另外沒有領域性的物種在與競爭對手遭遇時，便不會發出領域叫聲而是直接發出遭遇或攻擊叫聲。有人提及領域叫聲但遭遇叫聲可能是距離長短的差別(Toledo et al. 2014)，並提出領域叫聲應該會比遭遇叫聲大聲，但在腹斑蛙的研究裡則被認為應該是衝突層級的差異(Chuang et al. 2016)。

(三) 防禦叫聲

最後是與掠食者有關的防禦叫聲，有包含至少警告叫聲、痛苦叫聲、及警戒叫聲。警告叫聲通常是在掠食者逐漸接近時所發出的聲音，希望可以阻嚇掠食者的後續攻擊意圖，但以青蛙這種缺乏攻擊性武器的類群，發出警告叫聲往往更吸引掠食者注意。如果不幸被捉住了可能會發出痛苦叫聲，生態學推測可能是青蛙希望藉由嚇到掠食者來脫逃，或是呼叫同伴前來拯救(這點在其他動物有被證實，但兩棲類之中沒發現過)，或是吸引更多掠食者聽到動靜前來，並在掠食者相互遭遇時藉亂逃脫。痛苦叫聲是為了吸引更多掠食者的假說很可能是真的，因為檢視痛苦叫聲的頻譜組成通常是包含較廣的頻寬，而不是侷限在某些頻寬給特定動物聽，使得這類的叫聲會更明顯被不同的動物聽到。最後，另外青蛙受到驚嚇時也可能發出警戒叫聲，或許有提醒同伴的功能。

二、腹斑蛙的鳴叫聲類型

一種青蛙可能有不同叫聲，但也不是所有青蛙都會擁有以上提及的叫聲類型。在過去我進行了腹斑蛙的生物聲學研究(Chuang et al. 2016)，也將腹斑蛙不同的叫聲類型做分類並推測可能的功能，最後整理出腹斑蛙可能至少有六種不同功能的叫聲類型(圖 2)。腹斑蛙的宣告叫聲是多音節的「給、給、給」，音節數量可以從單音節到七、八個音節，但大部分還是介於 3-5 個音節。腹斑蛙在雌蛙靠近時並不會改變叫聲，但似乎音量會進低，推測宣告叫聲同時也扮演著求偶叫聲的功能。當雌蛙順利找到對象並形成抱接對之後，雄蛙仍會持續鳴叫，只是聲音已經變成單音節的微弱叫聲，可能有刺激雌蛙產卵或是繼續威嚇鄰近雄性個體不要過來的功能。

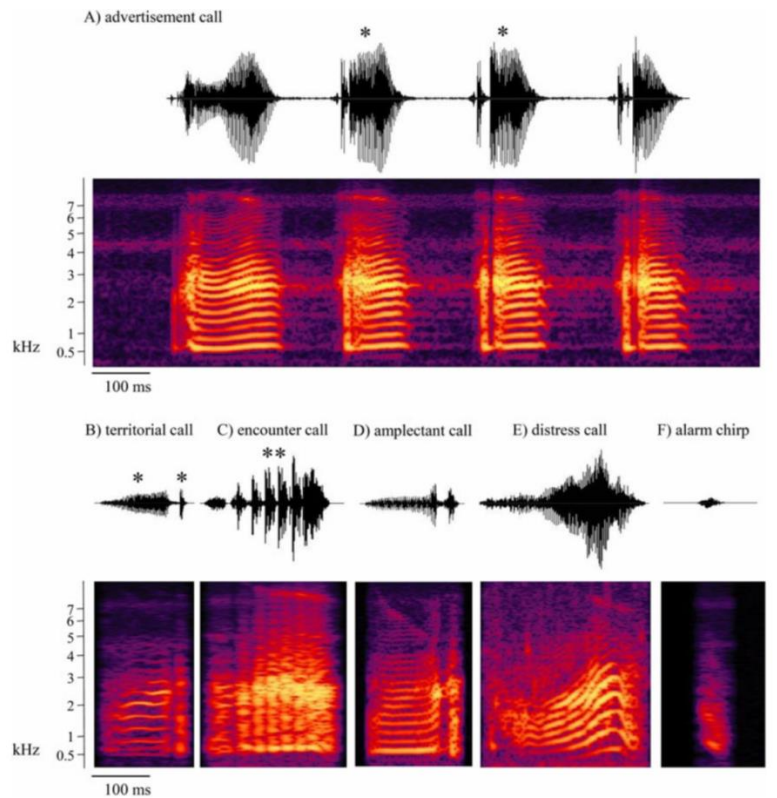


圖 2. 腹斑蛙的鳴叫聲類型。在我的研究中發現腹斑蛙至少有 6 種不一樣類型的叫聲，我並推測這些叫聲類型的潛在功能。

[圖片來源：Chuang et al. 2013]

腹斑蛙雄蛙之間對領域的競爭可以說是相當激烈的，而且有很明顯的兩種不同的激進叫聲，我將之歸納為領域叫聲以及遭遇叫聲。在雄蛙發現有其他雄蛙出現或鳴叫時，會更積極地發出宣告叫聲，或是發出短促的單音節的領域叫聲。若對方也激烈地鳴叫回應時，衝突可能會進一步升級，然後會出現一種低沉的顫音，我稱之為遭遇叫聲。雄蛙的打鬥時往往伴隨著激烈的宣告叫聲、領域叫聲、遭遇叫聲混和在一起發出的狀況，並沒有額外的打鬥叫聲。



圖 3. 打鬥中的腹斑蛙。腹斑蛙雄蛙之間很常出現打鬥行為，且打鬥中往往伴隨激烈的宣告叫聲、領域叫聲、遭遇叫聲。

[作者拍攝]

在觀察過程中也發現腹斑蛙如果被蛇捉到了，會發出一種很奇特的聲音，很可能就是痛苦叫聲，只是在兩次案例中並沒有發現痛苦叫聲可以呼喚同類或是其他掠食者前來的情况。腹斑蛙的叫聲很多種，但也不是每個叫聲都是有主觀意識的，腹斑蛙的警戒叫聲其實比較像是青蛙在受驚嚇逃跑時的叫聲，有點像是奮力跳走時用力把空氣推出去經

過聲帶所發出的聲音。從這裡我們可以發現原來一隻青蛙也能夠擁有許多不同的聲音，而且青蛙的叫聲已經是相對比較簡單的物種，在鳥類或哺乳類的鳴叫可以更加複雜且難理解。

在為不同類型叫聲做功能分類時，其實要非常的小心，一旦誤判就有可能導致不同的推論結果。像是痛苦叫聲能夠確認就是因為當我發覺到腹斑蛙有這個特別的叫聲時，是為有一隻苦主正在被蛇咬，因此確定這時候的叫聲是痛苦叫聲。



圖 3. 被紅斑蛇捕抓到的腹斑蛙，同時間該個體也發生明顯與宣告叫聲或激進叫聲不一樣的鳴叫類型。在我的研究中認為是痛苦叫聲。[作者拍攝]

腹斑蛙的聲音溝通

最後介紹兩個案例，腹斑蛙是資源捍衛策略的種類，也就是雄蛙會先佔據一個生殖場所，再來吸引雌蛙前來交配，這時候我們會很好奇雌蛙挑選對象時是去評估棲地品質的好壞，還是以鳴叫聲來評估雄蛙身體品質。另外腹斑蛙雄蛙之間對領域(潛在生殖場所)的爭奪相當激烈，雄蛙會不會認得鄰居是誰？

一、腹斑蛙的雌性選擇

雄性腹斑蛙會彼此競爭領域，也是之後產卵的地點，所以這個繁殖系統裡面預期雌蛙會去偏好高品質的生殖場所，是透過挑選領域來挑選交配對象。但在這種狀況之下雌蛙還會不會透過聲音來挑選好品質的交配對象呢？所以這個研究目的就是要看雄蛙的鳴叫聲特徵與體型、身體狀況、受精率、還有交配成功的關係。

(一) 雄蛙鳴叫聲能否代表身體品質

在分析了 20 個聲音特徵與雄蛙的體長以及身體指數(類似 BMI 指數)之間的關係之後，發現的確可以透過聲音特徵來評估雄蛙的狀況，雄蛙鳴叫聲中的頻率相關特徵與體

長和身體指數有顯著的相關，大致上聲音越低沉的雄蛙體型就越大且身體指數也愈高。身體愈大或是愈重對青蛙來說會是越健康(在野外很難有過胖問題，反而該擔心營養不足的問題)。所以推測雌蛙是有機會從鳴叫聲來挑選身體條件較佳的交配對象。

(二) 雄蛙鳴叫聲特徵與受精率的關係

接著有一點很重要的是，雄蛙的鳴叫特徵會不會與受精率有相關。了解這個問題可以進一步地評估雌蛙是否有機會透過聲音來挑選讓子代有較高適存度的交配對象。分析的結果也是肯定的，至少有一個頻率相關的特徵以及一個時態上的鳴叫特徵是與之後的卵受精率有相關。鳴叫聲較低沉或是較長的雄蛙會有較高的卵受精率，如果雌蛙挑選這一類的雄蛙也可以獲得較高的子代適存度。

(三) 雌蛙會不會透過鳴叫特徵選擇合適的交配對象？

雖然聲音特徵的分析證實了可以用鳴叫聲來評估雄蛙的身體特徵以及受精率，但雌蛙是不是會去挑選這些特徵呢？從研究結果顯示成功繁殖雄蛙的一些鳴叫特徵的確與尚未繁殖成功的有差別，包含音節長度和聲波下降期(音量衰減的階段)，也就是暗示著雌蛙有可能仍透過雄蛙的鳴叫聲特徵來挑選配偶。但是有點出乎意外的，這幾個鳴叫特徵卻並非是之前找到可代表雄蛙品質的聲音特徵，同時也與受精率沒有關係，這結果與我們所預期的還是有點不一樣。

二、腹斑蛙的「鄰居-陌生人」辨識能力

在第二個探討腹斑蛙鳴叫溝通的例子是發生在雄蛙與雄蛙之間的。首先我們可以想想看，在資源捍衛系統中如果兩隻雄蛙一直在打架，你覺得過程當中有辦法求偶嗎？很難，因為會消耗彼此的時間。所以具領域的物種最後往往會發展出認得鄰居的策略，當領域界線很明確就不需要打架。這種能認得自己鄰居的能力被稱作社交辨識，也因為對鄰居的「敵意」比對陌生人低，因此也被稱為「親愛的敵人」現象。

那要怎麼去測試青蛙會不會認得牠的敵人呢？我用一個很簡單的方式，就是以喇叭播放鄰居或是陌生人的叫聲給青蛙聽。聲音播放時是慢慢從小聲變大聲，這代表有一隻個體(可能是鄰居或是完全陌生的個體)慢慢從遠方靠近。當受測試的個體發生激進叫聲，不管是領域叫聲或是遭遇叫聲，就能知道青蛙是生氣了，再去比較牠當時實際聽到的音量。結果發現播放鄰居叫聲時，青蛙開始生氣時的聲音比較大聲。這青蛙比較能夠容忍鄰居的聲音。由於我們知道在一公尺外腹斑蛙的音量大概是 86.6 分貝，因此我們將受測者能忍受的鄰居或陌生人叫聲的音量轉換成距離，就變成腹斑蛙雄蛙可以忍受鄰居靠近到 30 公分左右的距離，而陌生人若靠近到 50 公分以內時，雄蛙就會不開心了(圖 4.)。

所以證實腹斑蛙對鄰居和陌生人的容忍是不一樣的，也就是腹斑蛙真的可以透過鳴叫聲來認得鄰居和陌生人的不同。

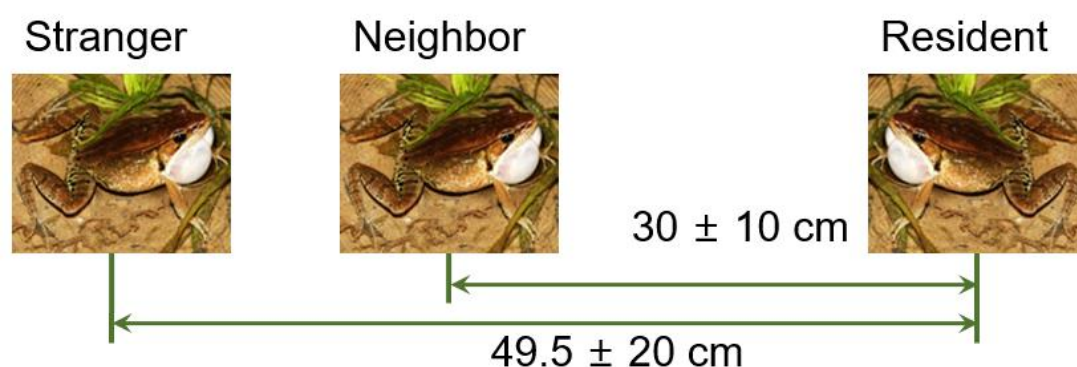


圖 4. 將刺激腹斑蛙生氣時的音量轉換成距離，顯示腹斑蛙可以忍受鄰居接近到 30 公分左右的距離，但對陌生的個體只能靠近到大概 50 公分的距離。

結語

今天分享的內容，希望透過這些青蛙的鳴叫，讓你們對青蛙的世界有多一點的了解，知道這些青蛙不同的叫聲類型，以及叫聲可以透露什麼樣的心情。也透過在腹斑蛙的研究案例，讓各位初步了解青蛙的聲音溝通，後續我也會持續做更多的研究來探討青蛙鳴溝通的奧秘，也希望在演化上能得到更多的資訊。最後希望透過生物聲學的研究，讓我們對動物之間的溝通、生殖策略、以及個體互動的行為學有進一步了解，這將有助於提升年輕學子從事與行為科學相關的學習興趣以培養其及探究與實作的能力。

莊銘豐

國立中興大學生命科學系助理教授

mfchuang@nchu.edu.tw

參考文獻

- [1] Chuang M-F, Y-C Kam, MA Bee. 2016. Quantitative description of the vocal repertoire of the territorial olive frog *Babina adenopleura* from taiwan. *Bioacoustics* 25: 1-18.
- [2] Toledo LF, IA Martins, DP Bruschi, MA Passos, C Alexandre, CF Haddad. 2014. The anuran calling repertoire in the light of social context. *Acta Ethologica*: 1-13.