

# 武汉地区大山雀 (*Parus major minor*) 对 *major* 与 *minor* 亚种组鸣唱回放的 差别反应

柯雯丹 杨晓菁\*

中国地质大学(武汉)环境学院 武汉 430074

**摘要:** 分析鸟类鸣声能为研究鸟类系统学和生物地理学提供重要信息。鸟类鸣声的地理变异能影响鸟类的性选择,进而导致不同地理种群间的生殖隔离,从而促进地方种群(或亚种)的分化,乃至新种的形成。在鸟类系统学研究中,鸣声回放实验是研究物种分化并衡量分类地位的一项重要研究手段。本实验以武汉地区大山雀(*Parus major minor*,隶属于*minor*亚种组)为实验对象进行鸣唱回放实验,观测其对来自欧亚大陆西部及北部各地的*major*亚种组和来自我国各地的*minor*亚种组大山雀鸣唱回放的反应,探讨实验对象能否区分来自上述两个不同亚种组的鸣唱,从而推断两亚种组之间是否存在足以导致识别障碍的鸣声分化,以致产生行为上的生殖隔离。本实验共测试了24只雄性大山雀,每个亚种组的鸣唱各回放给12个个体,通过记录不同行为反应指标来衡量每只受试个体的反应程度。统计分析结果显示,受试大山雀对*major*和*minor*亚种组鸣唱的反应有显著差异,对同为*minor*亚种组的鸣唱反应程度激烈,而对*major*亚种组鸣唱的反应微弱甚至大多无反应。由此认为,大山雀*major*和*minor*亚种组之间存在显著的鸣声分化,已达到能形成配对前生殖隔离的程度,从而一定程度上支持将大山雀拆分成不同种的说法。

**关键词:** 大山雀; 鸣唱; 回放; *major*亚种组; *minor*亚种组

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2015) 01-41-11

## Different Response of a Wuhan Population of Great Tit *Parus major minor* to Song Playbacks of Their Own (*minor*) and Foreign (*major*) Subspecies Groups

KE Wen-Dan YANG Xiao-Jing\*

School of Environmental Studies, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

**Abstract:** Vocal signals can offer useful information for avian systematics and biogeography. Geographic

**基金项目** 国家自然科学基金青年科学基金项目 (No. 31000964);

\*通讯作者, E-mail: joxoyang@cug.edu.cn;

**第一作者介绍** 柯雯丹,女,本科生;研究方向:鸟类鸣声行为;E-mail: 54377659@qq.com.

收稿日期: 2014-07-18, 修回日期: 2014-11-05 DOI: 10.13859/j.cjz.201501006

variation in songs within species has the potential to induce assortative mating, promote reproductive isolation, and consequently leads to divergence between populations and even speciation. Song playback experiments can be of great use in the studies of inferring phylogenetic relationships and assessing taxonomic ranks in birds. Here we carried out song playback experiments in a Wuhan population of great tit (*Parus major minor*, belonging to the *minor* subspecies group which is mainly from China) to explore whether the subjects can distinguish songs of its own subspecies group from songs of a foreign subspecies group, the *major* subspecies group, which is from the west and the north part of Eurasia. By means of comparisons of the subjects' responses toward the song playbacks of the *major* and *minor* subspecies groups, we explored whether a potential behavioral isolation exists between them. We tested 24 male great tit individuals from nonadjacent territories in Wuhan, China, from March to May, 2014, with 12 birds tested for song playbacks from each group. Songs used for playbacks were of different song types and from different locations in the distribution ranges of both subspecies groups (Fig. 1, Appendix 1). Each of the 24 song playback files was only for a single use as stimulus in a great tit territory. We used both qualitative and quantitative behavioural parameters to assess the responding behaviour of our subjects during and after the playback. We used Fisher's Exact Test for comparisons on qualitative parameters between groups. Mann-Whitney *U* tests were used for comparisons on quantitative responding behaviour parameters between groups. The results suggest that the difference in responses to the playbacks of the two subspecies groups is significant (Fig. 2, Table 1). The responses to the *minor* song playbacks are generally intense while the responses to the *major* playbacks are weak and even no response at all in most subjects (Fig. 2, Table 2). Our results indicate that a considerable acoustic divergence, which can act as a potential reproductive isolation mechanism, exists between the *major* and *minor* subspecies groups of great tits, and thus support the suggestion of separate species in the *Parus major* complex.

**Key words:** *Parus major*; Song; Playback; *major* subspecies group; *minor* subspecies group

鸣声是鸟类重要的通讯手段, 具有吸引配偶、保卫领域、警戒、社会交往等多种功能, 可分为在繁殖期发出的较复杂的鸣唱 (song) 和相对较短促而简单的叫声 (call) (Catchpole et al. 1995)。分析鸟类的鸣声特征能为研究鸟类系统学和生物地理学提供重要的信息 (Payne 1986, Isler et al. 1998, 雷富民 1999a, b)。鸣声可作为物种识别、分类的有力依据, 不同种鸟类具有不同的鸣声。一些外形上极为相似、不易区分的物种因为鸣声上的显著差异而被鉴定为不同物种 (例如, Alström et al. 1997, Zimmer et al. 2001, Toews et al. 2008)。而在同一种鸟类的鸣声中, 其不同亚种、不同地理种群乃至不同的个体间也会存在不同程度的鸣声差异, 这种存在于鸟类不同地理种群间的鸣声

差异称作鸣声地理变异。由于鸟类鸣声, 尤其是雀形目鸟类的鸣唱, 是重要的繁殖配对信号, 因此鸟类的鸣声地理变异是重要的配对前隔离机制。一定程度的鸣声地理变异可能会影响性选择, 或阻碍个体间的识别, 进而导致种群间的信息传递及基因交流中断, 造成生殖隔离。长时间的地理隔离和生殖隔离能导致地方种群 (或亚种) 的产生和分化, 甚至新种的形成 (例如, Liou et al. 1994, 雷富民 1999a, Schluter 2000, Irwin et al. 2001a, 雷富民等 2002, Slabbekoorn et al. 2002a,b, Lachlan et al. 2004)。不同亚种实际上就是不同的地理种群, 正是鸟类鸣声地理变异的存在, 使得鸣声可用来辅助区分亚种, 乃至确立物种种界。

鸣声回放技术是鸟类学研究中的一种重要

研究手段, 通常是指利用已记录的音像信号对实验对象进行播放, 观测受试对象行为反应的研究方法 (Deecke 2006)。鸣声回放实验可用于研究鸟类的种间关系、种内识别、种群数量调查、行为及生理等领域 (魏敏等 2010)。在鸟类系统分类研究中, 运用鸣声回放实验可验证不同物种间 (例如近缘种)、同一物种的不同亚种乃至不同地理种群的雄性个体是否将对方视为潜在的竞争对手, 从而探讨这些组间的分化乃至衡量各组的分类地位 (例如, Irwin et al. 2001a, Grant et al. 2002, Seddon et al. 2007, Brambilla et al. 2008)。假如回放实验显示两个亚种已完全不能对对方的鸣唱产生应答, 鸣唱可能就阻断了亚种之间的通讯交流和杂交繁殖, 从而可认为这两个亚种已分化成两个独立的物种 (如 Irwin et al. 2001b, Brambilla et al. 2008, Turčoková et al. 2011)。当然, 新种的确立也需要遗传、形态、分布、生态、行为等多方面的证据。

大山雀 (*Parus major*) 是广布于欧亚大陆 (除中亚沙漠和青藏高原外) 的一种小型鸣禽, 隶属雀形目 (Passeriformes) 山雀科 (Paridae) 山雀属。大山雀的鸣声丰富多变, 在繁殖季节具有强烈的领域鸣唱行为, 将其鸣唱录音回放后, 能很快引起领域鸟的驱逐反应 (Slagsvold et al. 1994, 姜士仁等 1998)。大山雀的亚种划分极其复杂, 有超过30个亚种 (Gosler et al. 2013), 仅在中国就有6或7个亚种分布 (李桂垣等 1982, 郑光美 2011)。根据各亚种的形态特征和地理分布, 全世界大山雀的亚种通常又可被归为4大亚种组: *major*亚种组, 分布于从北非至东西伯利亚的古北界西部及北部地区; *minor*亚种组, 分布于从东西伯利亚到太平洋沿岸, 包括中国大部、日本及其岛屿和泰国北部; *cinereus*亚种组, 分布于印度、中国南部至马来群岛; *bokharensis*亚种组, 分布于中亚地区 (Kvist et al. 2003, Päckert et al. 2005, Eck et al. 2006)。大山雀在中国地区以*minor*亚种组分布最广。

大山雀各亚种组之间存在一定的形态、鸣声、遗传分化。以本研究关注的大山雀*major*与*minor*两个亚种组为例, 两者在羽色上, 腹部均有一道黑色纵带沿胸部中央而下, *major*亚种组腹部其他部分羽毛为深黄色, 而*minor*亚种组腹部其他部分为白色 (Päckert et al. 2005, Gosler et al. 2013)。研究发现, *major*和*minor*亚种组在鸣声方面也有着明显区别 (Martens 1996, Päckert et al. 2005)。Päckert等 (2005) 发现*major*亚种组大山雀的鸣唱频率范围较小, 为3.0 kHz左右, 最高频率为5.5 ~ 6.3 kHz。而*minor*亚种组的鸣唱有着较大的频率范围, 可达4.9 kHz, 最高频率也比*major*亚种组的高, 可达6.5 ~ 7.9 kHz。这主要是因为*minor*亚种组鸣唱的组成音素具有更广阔的频率范围, 频率变化程度也比*major*的更为剧烈。

在遗传方面, 尽管大山雀*major*与*minor*这两个亚种组在次级接触区还存在一定的杂合现象, 但有研究运用分子标记发现, 二者存在明显的遗传分化, 各自具有较长的独立进化历史 (Kvist et al. 2003, Päckert et al. 2005, Zhao et al. 2012), 因此有人建议将*minor*亚种组从大山雀中拆分出来 (Päckert et al. 2005, Eck et al. 2006)。目前国际鸟类学委员会 (International Ornithological Committee, IOC) 已建议将*minor*亚种组大山雀提升为远东山雀 (*P. minor*), 将*major*亚种组大山雀保留原大山雀名 (*P. major*)。但此种分类尚存争议, 目前大部分出版物和文献尚未采用此观点, 我国也仍主要遵循传统的分类, 即将各亚种组仍视为同一个物种 (郑光美 2011, Gosler et al. 2013)。

为验证上述问题, 本研究以鸣声回放实验为手段, 以武汉地区大山雀 (*P. m. minor*, 隶属于*minor*亚种组) 为实验对象, 观测其对主要来自欧洲各地的*major*亚种组和来自我国各地的*minor*亚种组大山雀鸣唱回放的反应是否存在差异, 探讨这两个亚种组是否已在分化过程中形成了种内个体间的识别障碍, 从而判断*major*和*minor*两个亚种组之间是否存在足够的

鸣声分化, 以致产生行为上的生殖隔离而导致新物种的形成。

## 1 研究方法

### 1.1 回放音频文件制作

本研究先将回放需使用的两个亚种组鸣唱音频制作成实验回放音频文件, 然后在本地大山雀的自然领域里进行播放, 记录受试个体对回放音频的反应。之后通过统计比较受试个体对两个组回放音频的行为反应差异, 分析本地大山雀是否能区分来自本亚种组(即 *minor* 亚种组)和 *major* 亚种组的鸣唱。为消除系统误差, 选取黄腰柳莺 (*Phylloscopus proregulus*) 鸣唱制作回放音频文件作为对照组 (control 组)。

回放的音频文件来自鸟声数据库 (xeno-canto, 2005-2014, <http://www.xeno-canto.org/>, Xeno-canto Foundation, Netherlands) 或录制, 包括欧洲及中北亚不同地区 *major* 亚种组以及中国不同地区 (不含武汉, 即排除有本地鸣唱型的可能) *minor* 亚种组大山雀的鸣唱音频各 12

个, 总共 24 只大山雀个体的鸣唱分别来自各分布区内不同地区, 每个个体的鸣唱型互不相同, 且全部录制于大山雀繁殖期, 录制时间和地点见附录, 部分鸣唱音频声谱图见图 1。

首先将所有下载或者录制的鸣唱音频统一转换为单声道、采样率 (sampling rate) 为 44.1 kHz、采样精度 (sample size) 为 16 bits、波形 (WAV) 格式的音频文件。利用 Avisoft-SASLab Pro (version 5.2.06) 软件 (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany) 从每个个体的鸣唱音频中选取录音质量最佳的一段 (含 4~8 个连续鸣唱, 属同一鸣唱型), 先作降噪处理, 再将每段鸣唱音频重复若干次, 使总时长达到 3 min, 音量统一调节至 75%, 即制成一个回放音频文件。

对照组黄腰柳莺鸣唱音频也来自上述鸟声数据库, 均为繁殖期鸣唱, 回放音频文件制作方法同上, 共使用了 3 个对照个体的回放音频文件。

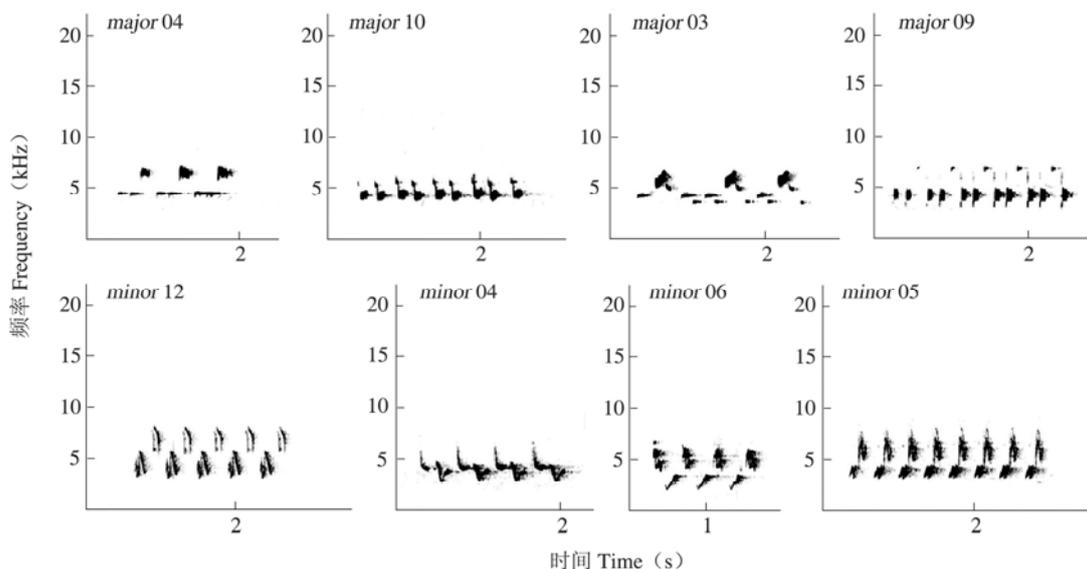


图 1 *major* 和 *minor* 亚种组大山雀部分回放音频声谱图

Fig. 1 Spectrogram examples of great tit songs from both *major* (top) and *minor* (bottom) subspecies group used for playback experiments

图中 *major/minor* + 阿拉伯数字代表回放文件编号。Playback file numbers in the up-left corners.

## 1.2 回放实验

回放实验时间为2014年3月底至5月底天气晴好时日的8:00~14:00时之间, 具体实验地点包括武汉市内中国地质大学(武汉)、华中科技大学、武汉大学、华中农业大学、中南民族大学校区及马鞍山森林公园、东湖风景区。为避免假重复现象(Kroodsma et al. 2001), 对每个受试个体仅使用一个回放音频文件, 互相之间不重复。用两个亚种组共24个回放音频文件及3个对照音频文件共测试了27个有效受试个体。各受试个体之间不能互为相邻领域, 以免受到在邻近领域播放回放音频的影响。回放过程中若出现周围邻域个体鸣唱或者多个雄性个体靠近并反应的, 则视为实验无效, 放弃该领域。

经过预实验, 并结合前人研究及大山雀自身的特性, 本实验确定了以下行为反应指标来衡量受试个体对回放音频的反应。考虑到回放音频对受试个体产生的影响有延续性, 故将回放结束后3 min内的行为反应也并入衡量指标。总共记录以下5个定性指标: (1) 回放开始后是否靠近喇叭; (2) 回放过程中在距喇叭10 m范围内是否停留; (3) 回放结束后3 min内在距喇叭10 m范围内是否停留; (4) 回放过程中是否与回放音频对唱; (5) 回放结束后3 min内是否鸣唱。

对于有反应的受试个体同时记录以下5类定量指标: (1) 首次回应延迟时间, 即从回放音频第一个鸣唱开始时算起, 隔多长时间受试个体开始产生反应, 记录回放开始后首次靠近延迟时间和回放开始后首次鸣唱延迟时间; (2) 飞行次数: 包括回放过程中和回放结束后3 min内受试个体飞行次数2个指标; (3) 距声源(即喇叭)最近距离: 包括回放过程中和回放结束后3 min内距喇叭最近距离2个指标。距离10 m及以内的测量精确距离值, 然后对全部最近距离进行分级: 最近距离 $\leq 1$  m定为1级;  $1$  m $<$ 最近距离 $\leq 10$  m定为2级;  $10$  m $<$ 最近距离 $\leq 20$  m定为3级; 最近距离 $> 20$  m但仍可见范围内定为4级; 个体完全飞出视野外

定为5级; (4) 处于以声源为中心半径10 m范围内的停留时长: 包括回放过程中和回放结束后3 min内在距喇叭10 m范围内的停留时长2个指标; (5) 鸣唱次数: 包括受试个体在回放过程中和回放结束后3 min内的鸣唱次数2个指标。

回放步骤及注意事项如下: 首先定位可供测试的大山雀雄性个体, 一般是通过其发出的自然鸣唱定位个体, 且附近不得有其他个体鸣唱。先持续观察受试个体并录制其自然鸣唱, 注意其不同的停栖位置, 然后将播放器及喇叭置于距受试个体约10~20 m距离的小乔木枝上, 喇叭朝向受试个体, 喇叭距地面1.0~1.5 m高, 且尽量位于之前观察到的受试个体多个停栖点的中心位置。待受试个体停止自然鸣唱后至少1 min, 开始播放回放音频。实验人员在距喇叭10 m以外处观察, 每次2名实验人员同时观察与记录, 其中1名实验人员使用录音设备录制受试个体的鸣声反应及播放出的音频, 从第一个播放的回放鸣唱开始连续录音6 min(包括回放过程3 min和回放结束后继续录3 min)。录音时话筒指向受试个体, 并与喇叭方向成一定角度, 以便能在录音文件及其声谱图中更好地区分受试个体鸣唱和回放音频。录音人员在录音过程中同时通过口述记录回放反应情况, 另1名实验人员通过笔录及拍照记录受试个体的回放反应。全部实验过程结束后, 测量受试个体实验期间(6 min)各主要停栖处距喇叭的距离。室内分析时, 2名实验人员对照各自的记录(录音记录和笔录)结合录音文件声谱图进行分析, 例如在声谱图上计数受试个体鸣唱次数, 综合整理数据。

实验中所用到的回放设备为 ONDA VX330 MP3 播放器, 连接 RadioShack speaker 户外音箱。观察设备为 Asika 8 × 42 双筒望远镜, 录音设备为 Tascam-DR100 II 便携式数码录音机, 连接 Sennheiser ME66 强指向话筒。录音文件格式同回放音频文件格式。所有音频文件声谱图生成及录音文件分析仍使用

Avisoft-SASLab Pro (version 5.2.06) 软件。

### 1.3 统计和分析

通过综合整理回放实验录音文件获得全部受试个体的行为反应数据。对于5个定性行为反应指标,每个受试个体有反应的记为“1”,无反应的则记为“0”;对于定量行为反应指标,有反应的个体记录其具体的测量值,无反应的则视该指标性质记录为缺失值或者“0”。

比较回放 *major* 和 *minor* 亚种组鸣唱的受试个体(以下分别简称为 *major* 回放组和 *minor* 回放组)各行为反应指标是否存在差异。对于定性行为反应指标,采用检验二项分布数据的 Fisher's Exact Test 来比较各指标的组间差异。因 *major* 回放组受试个体绝大多数缺乏反应,大部分行为反应指标数据缺失或者为零,能精确测得的仅有反应个体的靠近延迟时间和停留时长。该组受试个体距喇叭最近距离因大多大于 10 m 乃至 20 m 而未测量精确距离,仅记录等级,飞行次数也因离得较远无法精确计数,故未记录。所以定量指标中仅比较了 *major* 和 *minor* 回放组的首次靠近延迟时间、回放中及回放后 3 min 内距喇叭最近距离等级和回放中及回放后 3 min 内在距喇叭 10 m 范围内的停留时长。对于这5个定量参数采用两个独立样本的非参数检验 (Mann-Whitney *U* test) 来比较组间差异。

所有非参数检验均选用 Exact 的 *P* 值。组间比较使用单尾检验。所有统计分析均采用 SPSS 16.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 软件。

## 2 结果

实验过程中观察到,武汉地区大山雀对 *major* 亚种组大山雀和同是 *minor* 亚种组但分布于我国其他地区大山雀的鸣唱回放反应差别明显,受试大山雀对 *minor* 亚种组鸣唱回放的反应较为强烈。在 12 只 *minor* 回放组受试个体中,有 10 只个体表现出向喇叭方向靠近,其中 8 只个体在回放过程中在距喇叭 10 m 范围内有停留,7 只个体在回放结束后的 3 min 内在距喇叭 10 m 范围内有停留。7 只个体与回放音频对唱,6 只个体在回放音频结束后的 3 min 内仍有鸣唱(图

2)。而在 12 只 *major* 回放组受试个体中,仅 5 只个体在回放开始后表现出朝喇叭方向的靠近,在回放过程中和回放结束后 3 min 内分别仅有 2 只个体在距喇叭 10 m 范围内有作停留。*major* 回放组的所有个体均未在回放过程中与回放音频对唱,回放后也无鸣唱(图 2)。Fisher's Exact Test 检验结果显示,在上述 5 个定性行为反应指标上, *major* 和 *minor* 回放组受试个体均表现出显著差异(表 1)。

有反应个体的定量行为指标具体数据见表 2。比较 *major* 和 *minor* 回放组受试个体的定量行为指标,统计检验结果显示两组的回放中和回放后最近距离等级、在距喇叭 10 m 范围内停留时长均存在显著差异(表 1)。受试大山雀在播放 *minor* 回放音频时要比播放 *major* 音频时明显更加靠近喇叭,停留时间也 longer,回放停止后也都是如此(表 2)。*minor* 回放组中甚至有个体在回放过程中出现冲击喇叭的行为,以上都说明受试大山雀对 *minor* 亚种组回放音频的反应更加激烈。此外,两组受试个体的首次靠近延迟时间也存在差异,但差异未达到显著程度 ( $P < 0.1$ , 表 1), *major* 回放组的首次靠近延迟时间相对较长,说明要比 *minor* 回放组对回放的反应慢一些(表 2)。

在播放对照组黄腰柳莺鸣唱音频时,受试大山雀个体均未表现出靠近、停留、鸣唱等任何反应。

## 3 讨论

通过回放实验证明,受试大山雀对 *major* 和 *minor* 亚种组大山雀鸣唱的反应有显著差异,对同是 *minor* 亚种组的鸣唱反应程度比对 *major* 的更加强烈。在全部的行为反应指标上,无论定性还是定量指标,两组受试个体间大都存在显著差异。*minor* 回放组受试个体向喇叭靠近、停留的个体数显著更多,靠近得更快,靠近距离显著更近,停留时间也较长,还通常与回放音频发生对唱,即使在回放停止后还会在喇叭附近停留及鸣唱。而 *major* 回放组中仅

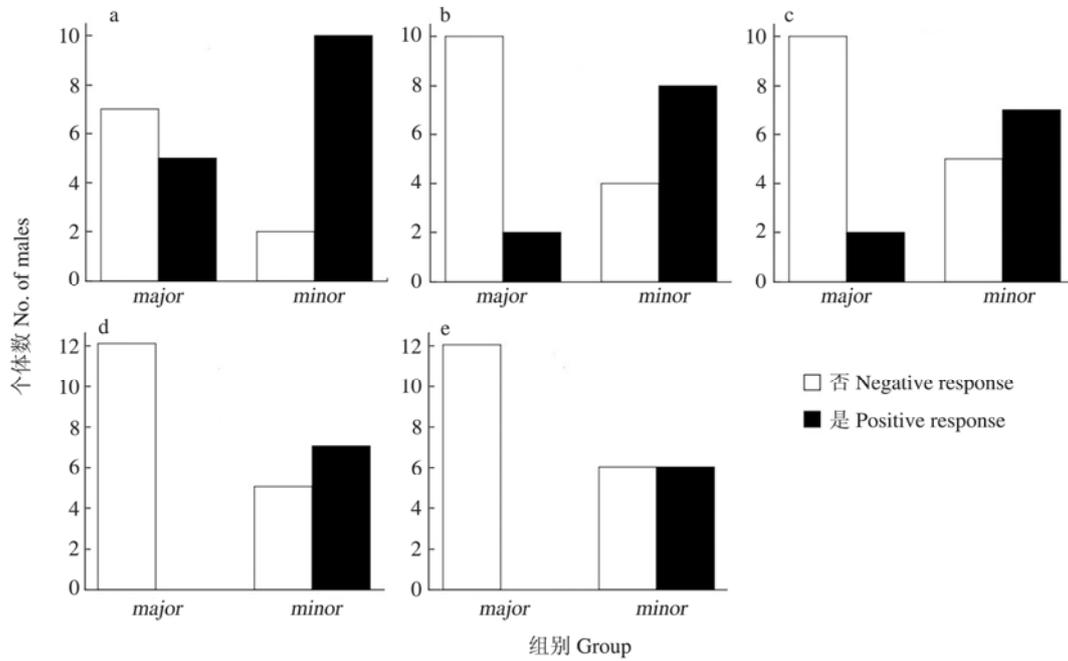


图 2 *major* 与 *minor* 回放组受试大山雀在 5 个定性行为反应指标上反应个体数的对比

Fig. 2 Comparisons on numbers of responding great tits between *major* and *minor* playback groups in the five qualitative responding behaviour parameters

a. 是否靠近喇叭; b. 回放中是否在距喇叭 10 m 范围内停留; c. 回放后 3 min 内是否在距喇叭 10 m 范围内停留; d. 回放中是否与回放音频对唱; e. 回放后 3 min 内是否鸣唱。

a. To approach or not; b. To stay or not within 10 m to the speaker during playback; c. To stay or not within 10 m to the speaker during 3 min after playback; d. To sing or not during playback; e. To sing or not during 3 min after playback.

表 1 *major* 与 *minor* 回放组受试大山雀行为反应参数的统计比较结果 (单尾检验)

Table 1 Comparisons on responding behaviour parameters of great tits between *major* and *minor* playback groups (one-tailed tests)

反应指标 Responding behaviour parameter	检验类型 Test	P
是否靠近喇叭 To approach or not	Fisher's Exact Test	0.045
回放中是否在距喇叭 10 m 范围内停留 To stay or not within 10 m to the speaker during playback	Fisher's Exact Test	0.018
回放后 3 min 内是否在距喇叭 10 m 范围内停留 To stay or not within 10 m to the speaker during 3 min after playback	Fisher's Exact Test	0.045
回放中是否与回放音频对唱 To sing or not during playback	Fisher's Exact Test	0.002
回放后 3 min 内是否鸣唱 To sing or not during 3 min after playback	Fisher's Exact Test	0.007
首次靠近延迟时间 Latency to approach (s)	Mann-Whitney U test	0.085
回放中距喇叭最近距离 (等级) Minimum distance to the speaker during playback (degree)	Mann-Whitney U test	0.006
回放后 3 min 内距喇叭最近距离 (等级) Minimum distance to the speaker during 3 min after playback (degree)	Mann-Whitney U test	0.007
回放中在距喇叭 10 m 范围内停留时长 (s) Time spent staying within 10 m to the speaker during playback	Mann-Whitney U test	0.005
回放后 3 min 内在距喇叭 10 m 范围内停留时长 (s) Time spent staying within 10 m to the speaker during 3 min after playback	Mann-Whitney U test	0.015

表 2 受试大山雀的定量行为反应参数数据

Table 2 Quantitative responding behaviour parameters of great tits in playback experiments

反应指标 Responding behaviour parameter	<i>major</i> 回放组 <i>major</i> playback group		<i>minor</i> 回放组 <i>minor</i> playback group	
	回放中 During playback	回放后 3 min 内 During 3 min after playback	回放中 During playback	回放后 3 min 内 During 3 min after playback
回放开始后首次靠近延迟时间 (s) Latency to approach	102.6 ± 50.7 (17 ~ 300), <i>n</i> = 5		53.7 ± 29.2 (5.7 ~ 313), <i>n</i> = 10	
回放开始后首次鸣唱延迟时间 (s) Latency to sing	均无鸣唱 No singing		38.0 ± 12.9 (2 ~ 88), <i>n</i> = 7	
飞行次数 Number of flights	未记录到准确飞行次数 No records available		12.9 ± 2.6 (0 ~ 26), <i>n</i> = 10 <sup>a</sup>	7.4 ± 1.8 (0 ~ 17), <i>n</i> = 10 <sup>a</sup>
距喇叭最近距离 ( <i>n</i> = 12) (m) Minimum distance to the speaker	8.5 ~ >20 <sup>b</sup>	9.5 ~ >20 <sup>b</sup>	6.4 ± 1.9 (0.1 ~ 20)	8.3 ± 2.0 (0.3 ~ 20)
在距喇叭 10 m 范围内停留时长 ( <i>n</i> = 12) (s) Time spent staying within 10 m to the speaker	13.1 ± 10.3 (0 ~ 122)	11.8 ± 8.0 (0 ~ 80)	82.4 ± 19.4 (0 ~ 166)	63.4 ± 21.7 (0 ~ 180)
鸣唱次数 ( <i>n</i> = 12) Number of songs	0 ± 0	0 ± 0	13.3 ± 3.8 (0 ~ 36)	8.8 ± 4.0 (0 ~ 39)

表中数据用“平均值 ± 标准误 (最小值 ~ 最大值), *n* = 个体数”的形式给出。a. *minor* 回放组有 2 个个体未靠近, 未记录到准确飞行次数, 故 *n* = 10; b. *major* 回放组受试个体距喇叭最近距离因大多大于 10 m 乃至 20 m, 故未测量精确距离, 无均值。

Mean ± SE (min ~ max), *n* = number of males. a. Two birds in *minor* playback group did not approach and their numbers of flights were not recorded, *n* = 10; b. No exact distance values were recorded for *major* playback group birds, for most of them were far away from the speaker, and no mean values were calculated.

少数受试个体向喇叭方向靠近, 停留个体更少, 所有个体均无鸣声反应。同时, 通过实验中的现场观察发现, *major* 回放组的受试个体在向喇叭靠近和停留的过程中通常伴有觅食行为, 多是自顾自地不断觅食和在树枝间飞行跳跃, 可能恰巧朝向了喇叭方向或者正好经过了距喇叭 10 m 范围内的区域, 从而造成了部分对 *major* 亚种组鸣唱回应的假象, 但不能排除受试大山雀对 *major* 亚种组某些鸣唱仍有一定反应。而在 *minor* 回放组的实验过程中, 受试个体多是警惕地不断东张西望寻找声源, 并无觅食行为, 且多伴有与回放音频重叠的鸣唱, 甚至出现攻击喇叭的情形。因此可以认为, 受试大山雀对 *major* 亚种组的鸣唱反应微弱甚至不反应, 而对同是 *minor* 亚种组的鸣唱反应程度激烈。

目前已有文献指出, 至少中欧地区的 *major* 亚种组大山雀在回放实验中对 *minor* 亚种组的鸣唱无反应 (Martens 1996)。而本实验以武汉

地区 *minor* 亚种组大山雀为实验对象, 从另一角度进行了验证, 发现 *minor* 亚种组大山雀同样也对 *major* 亚种组的鸣唱反应微弱甚至不反应。表明两个亚种组在鸣声行为上已形成分化, 结合其已被证明的亚种组间显著的遗传分化 (Kvist et al. 2003, Päckert et al. 2005, Zhao et al. 2012), 认为其鸣唱分化可能已达到产生配对前生殖隔离的程度。

通过回放实验探讨鸟类物种分化的例子有很多。甘肃柳莺 (*Phylloscopus kansuensis*) 曾被认为是黄腰柳莺的一个亚种。Alström 等 (1997) 通过回放实验研究了甘肃柳莺对黄腰柳莺及其不同亚种鸣声回应的反应, 结果显示甘肃柳莺对黄腰柳莺和黄腰柳莺下的另一个亚种——后被提升为独立种的淡黄腰柳莺 (*P. chloronotus*) 的鸣声均无反应, 认为甘肃柳莺已经过隔离分化形成一个独立种。如今这一观点已经被大多数研究者认可 (例如, 约翰·马敬能等 2000, 赵正阶 2001, 贾陈喜等 2003, 郑

光美 2011)。Matessi 等 (2000) 发现芦鹀 (*Emberiza schoeniclus*) 对本亚种和异亚种鸣唱回放的反应没有显著差别, 推测所研究的 2 个亚种可能仅处于隔离分化的最初阶段, 还未出现显著的分化。而 Turčoková 等 (2011) 以一个亚北极地区的蓝点颏 (*Luscinia svecica*) 种群为研究对象做回放实验, 发现雄性蓝点颏能够很好地区分本亚种 *L. s. svecica* 和另一个亚种 *L. s. cyaneacula* 的鸣唱, 对本亚种的鸣唱回放反应更加强烈, 说明亚种间存在潜在的分化趋势。

前人研究已发现大山雀 *major* 和 *minor* 亚种组间有着显著的鸣声差异 (Martens 1996, Päckert et al. 2005)。本回放实验结果进一步表明大山雀的这两个亚种组之间存在相当程度的鸣声分化。对此可能的解释是 *major* 与 *minor* 亚种组的地理分布相隔较远, 长时间的相互隔离使得其配对信号和识别系统 (例如鸣唱) 由于不同的选择压力而产生了差异, 从而造成鸣唱和基因的不交流 (Liou et al. 1994, 雷富民 1999a, Schluter 2000, Irwin et al. 2001a, 雷富民等 2002, Slabbekoorn et al. 2002a, b, Lachlan et al. 2004)。本研究证明了 *major* 和 *minor* 亚种组大山雀在鸣声行为上已出现隔离, 结合已有的分子谱系方面研究证据 (Kvist et al. 2003, Päckert et al. 2005, Zhao et al. 2012), 一定程度上支持这两个亚种组分开。

本实验以鸣声回放实验为研究手段, 探讨了大山雀两个亚种组之间的分化程度, 为大山雀物种的种界划分提供了鸣声行为学依据。

**致谢** 感谢中国科学院动物研究所雷富民课题组对本研究的大力支持! 感谢北京师范大学张雁云教授、青海大学王爱真副教授以及东北林业大学邢晓莹博士提供大山雀鸣唱录音!

## 参 考 文 献

Alström P, Olsson U, Colston P R. 1997. Re-evaluation of the taxonomic status of *Phylloscopus proregulus kansuensis* Meise. Bulletin of the British Ornithologists' Club, 117(3): 177–193.

- Brambilla M, Janni O, Guidali F, et al. 2008. Song perception among incipient species as a mechanism for reproductive isolation. Journal of Evolutionary Biology, 21(3): 651–657.
- Catchpole C K, Slater P J B. 1995. Bird Song: Biological Themes and Variations. Cambridge: Cambridge University Press.
- Deecke V B. 2006. Studying marine mammal cognition in the wild: a review of four decades of playback experiments. Aquatic Mammals, 32(22): 461–482.
- Eck S, Martens J. 2006. Systematic notes on Asian birds. 49. A preliminary review of the Aegithalidae, Remizidae and Paridae. Zoologische Mededelingen, 80/5(1): 1–63.
- Gosler A, Clement P, Christie D A. 2013. Great Tit (*Parus major*) // del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, et al. Handbook of the Birds of the World Alive. Barcelona: Lynx Edicions.
- Grant B R, Grant P R. 2002. Simulating secondary contact in allopatric speciation: an empirical test of premating isolation. Biological Journal of the Linnean Society, 76(4): 545–556.
- Irwin D E, Bensch S, Price T D. 2001a. Speciation in a ring. Nature, 409(6818): 333–337.
- Irwin D E, Alström P, Olsson U, et al. 2001b. Cryptic species in the genus *Phylloscopus* (Old World leaf warblers). Ibis, 143(2): 233–247.
- Isler M L, Isler P R, Whitney B M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). The Auk, 115(3): 577–590.
- Kroodsma D E, Byers B E, Goodale E, et al. 2001. Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. Animal Behaviour, 61(5): 1029–1033.
- Kvist L, Martens J, Higuchi H, et al. 2003. Evolution and genetic structure of the great tit (*Parus major*) complex. Proceedings of the Royal Society of London B, 270(1523): 1447–1454.
- Lachlan R F, Servedio M R. 2004. Song learning accelerates allopatric speciation. Evolution, 58(9): 2049–2063.
- Liou L W, Price T D. 1994. Speciation by reinforcement of premating isolation. Evolution, 48(5): 1451–1459.
- Martens J. 1996. Vocalizations and speciation of Palearctic birds // Kroodsma D E, Miller E H. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. Ithaca, NY: Cornell University Press, 221–240.

- Matessi G, Dabelsteen T, Pilastro A. 2000. Responses to playback of different subspecies songs in the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*. *Journal of Avian Biology*, 31(1): 96–101.
- Päckert M, Martens J, Eck S, et al. 2005. The great tit (*Parus major*) — a misclassified ring species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(2): 153–174.
- Payne R B. 1986. Bird songs and avian systematics // Johnston R F. *Current Ornithology*. Vol. 3. New York and London: Plenum Press, 87–126.
- Schluter D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford: Oxford University Press.
- Seddon N, Tobias J A. 2007. Song divergence at the edge of Amazonia: an empirical test of the peripatric speciation model. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(1): 173–188.
- Slabbekoorn H, Smith T B. 2002a. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357(1420): 493–503.
- Slabbekoorn H, Smith T B. 2002b. Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: An analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution*, 56(9): 1849–1858.
- Slagsvold T, Dale S, Sætre G P. 1994. Dawn singing in the great tit (*Parus major*): mate attraction, mate guarding, or territorial defence? *Behaviour*, 131(1/2): 115–138.
- Toews D P L, Irwin D E. 2008. Cryptic speciation in a Holarctic passerine revealed by genetic and bioacoustic analyses. *Molecular Ecology*, 17(11): 2691–2705.
- Turčoková L, Pavel V, Chutný B, et al. 2011. Differential response of males of a subarctic population of Bluethroat *Luscinina svecica* to playbacks of their own and foreign subspecies. *Journal of Ornithology*, 152(4): 975–982.
- Zhao N, Dai C Y, Wang W J, et al. 2012. Pleistocene climate changes shaped the divergence and demography of Asian populations of the great tit *Parus major*: evidence from phylogeographic analysis and ecological niche models. *Journal of Avian Biology*, 43(4): 297–310.
- Zimmer K J, Whittaker A, Oren D C. 2001. A cryptic new species of flycatcher (Tyrannidae: Suiriri) from the Cerrado region of central South America. *The Auk*, 118(1): 56–78.
- 贾陈喜, 孙悦华, 毕中霖. 2003. 中国柳莺属分类现状. *动物分类学报*, 28(2): 202–209.
- 姜仕仁, 丁平, 诸葛阳. 1998. 大山雀领域鸣唱的声谱分析与比较研究. *杭州大学学报: 自然科学版*, 25(1): 69–73.
- 雷富民. 1999a. 鸟类鸣声结构地理变异及其分类学意义. *动物分类学报*, 24(2): 232–240.
- 雷富民. 1999b. 鸟类鸣声在鸟类系统学研究中的作用初探. *动物分类学报*, 24(4): 461–466.
- 雷富民, 王钢. 2002. 鸟类鸣声行为对其物种分化和新种形成影响. *动物分类学报*, 27(3): 641–648.
- 李桂垣, 郑宝赉, 刘光佐. 1982. 中国动物志: 鸟纲 第十三卷 雀形目: 山雀科-绣眼鸟科. 北京: 科学出版社.
- 魏敏, 张雁云. 2010. 回放技术在鸟类学研究中的应用. *四川动物*, 29(3): 499–503.
- 约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 卢何芬. 2000. 中国鸟类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社, 369–382.
- 赵正阶. 2001. 中国鸟类志: 第II卷 雀形目. 长春: 吉林科学技术出版社.
- 郑光美. 2011. 中国鸟类分类与分布名录. 2版. 北京: 科学出版社.

附录 *major* 和 *minor* 亚种组大山雀回放音频来源、录制地点及时间Appendix 1 Resources, locations and dates of great tit song recordings of *major* and *minor* subspecies groups used for playback

回放文件编号 Recordings no.	来源 Resource	录制地区 Recording location	时间 (年-月-日) Date (Year-month-date)
<i>major</i> 亚种组 <i>major</i> subspecies group			
1	XC32820	俄罗斯 Russia, Tula Region, Upa River	2009-04-12
2	XC75057	丹麦 Denmark, Raadvaddam	2011-04-03
3	XC108277	瑞典 Sweden, Ossby	2012-05-19
4	XC115586	挪威 Norway, Dividal	2012-06-18
5	XC134214	波兰 Poland, Wroclaw	2013-05-20
6	XC134590	俄罗斯 Russia, Irkutskaya oblast	2011-05-30
7	XC135371	法国 France, Rhone-Alpes	2013-05-27
8	杨晓菁录制	荷兰 Netherlands, Warmond	2010-05-29
9	XC134344	法国 France, Ayrues Gedre, Hautes Pyrénées	2013-05-17
10	XC138198	法国 France, Port-la-Nouvelle, Aude	2013-06-06
11	XC139947	波兰 Poland, Mazowieckie	2013-06-25
12	XC145165	哈萨克斯坦 Kazakhstan, Korgalzhyn, Akmola	2013-06-19
<i>minor</i> 亚种组 <i>minor</i> subspecies group			
1	张雁云提供	北京近郊 Beijing	未知 Unknown
2	XC23951	山西五台山 Shanxi, Wutai mountain	2006-05-14
3	XC61847	湖南岳阳洞庭湖 Hunan, Yueyang	2010-06-12
4	XC111762	山西交城玄中寺 Shanxi, Jiaocheng	2012-06-22
5	XC113103	山西交城 Shanxi, Jiaocheng	2012-06-22
6	XC114567	黑龙江帽儿山 Heilongjiang, Maoershan	2012-07-13
7	邢晓莹录制	大连老铁山保护区 Liaoning, Dalian	2010-04-04
8	XC146056	俄罗斯卡巴罗夫斯克 Russia, Khabarovsk	2013-06-19
9	XC161677	河南嵩山少林寺 Henan, Songshan mountain	2013-05-04
10	杨晓菁录制	黑龙江黑河市 Heilongjiang, Heihe	2013-07-05
11	王爱真录制	青海西宁 Qinghai, Xining	2012-04-05
12	王爱真录制	青海西湖北川河 Qinghai, Xining	2012-04-05

来源中以 XC 开头的编号为 xeno-canto 数据库中的文件编号。‘XC + numbers’ are file numbers in the online database xeno-canto.