

四种鸣禽个体间曲目的差异与领域维持时间的 Meta 分析

夏灿玮 张雁云*

北京师范大学生命科学院 北京 100875

摘要: 鸟类鸣唱曲目的大小被认为是雄鸟质量的指标, 其与领域维持时间的关系在多个鸟种中进行过检验。从单项研究的结果看, 曲目与领域维持时间的关系在种间甚至同一物种的种群间均有较大的差异。为了克服单项研究功效低的缺陷, 本文采用 Meta 分析, 检验鸣禽曲目大小与领域维持时间的关系。共收集到 10 篇文献, 涉及大山雀(*Parus major*)、大苇莺(*Acrocephalus arundinaceus*)、歌带鹀(*Melospiza melodia*) 和强脚树莺 (*Horornis fortipes*) 共 12 个种群的研究。Meta 分析发现, 曲目大的个体领域维持时间显著长于曲目小的个体 (Cohen's *d* 效应量为 0.60, 95% 置信区间为 0.38 ~ 0.82)。通过 Meta 回归, 发现曲目大小与领域维持时间的关联不随繁殖地纬度而变化 (斜率为 0.00, 95% 置信区间为 - 0.02 ~ 0.02), 但在平均曲目大的种群中曲目大小与领域维持时间的关联较弱 (斜率为 - 0.14, 95% 置信区间为 - 0.30 ~ 0.03)。本研究可为了解鸟类曲目的功能及其演化提供资料。

关键词: 鸣唱; 曲目; 领域维持; Meta 分析

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 03-353-10

Meta-analysis of the Relationship between Repertoire Sizes and Territory Tenure in Four Songbird Species

XIA Can-Wei ZHANG Yan-Yun*

College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: Song repertoire size is often cited as an honest index of male quality. The relationship between repertoire size and survival, for which often using territory tenure as a proxy, has been tested in some species. However, this relationship is still unclear. Some studies have demonstrated that males with large repertoires keep territory longer, whereas other studies have failed to support this prediction (Table 1). To make general inferences from this mixed evidence, we quantitatively reviewed the relevant literature based on a meta-analytic approach. We performed key word searches using the terms “song repertoire”, “song complexity”, “song versatility” in combination with the terms “longevity”, “survival”, “life span”, “viability”,

基金项目 海南热带动植物生态学省部共建教育部重点实验室 2015 年度开放基金项目, 中国博士后科学基金项目 (No. 2014M550026);

* 通讯作者, E-mail: zhangyy@bnu.edu.cn;

第一作者介绍 夏灿玮, 男, 讲师; 研究方向: 鸟类鸣声; E-mail: xiacanwei@126.com。

收稿日期: 2015-08-25, 修回日期: 2015-12-26 DOI: 10.13859/j.cjz.201603003

“territory tenure” from Web of Science (<http://apps.webofknowledge.com> [2015-4-15]). We also conducted cross-reference searches by consulting previous reviews on sexually selected traits. Finally, we collected the data for 4 species from 12 populations, including great tit (*Parus major*), great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*), song sparrow (*Melospiza melodia*), brownish-flanked bush warbler (*Horornis fortipes*). We calculated Fisher's z or log odds ratio effect size from each primitive paper, and translated into Cohen's d effect size for Meta-analysis. Based on Random-effects Meta-analysis, mean effect size (Cohen's d) for the association between song repertoires and territory tenure was 0.60 (95% confidence interval range from 0.38 to 0.82), which was statistically significant (random-effects meta-analysis model, $n = 12$, $P < 0.001$) (Fig. 1). Based on Meta-regression analysis, the degree of association between song repertoires and territory tenure was independent of latitude of study area (Meta-Regression, estimate = 0.00, 95% CI from - 0.02 to 0.02, $P = 0.953$) (Fig. 2), but generally weak in populations with large song repertoires (Meta-Regression, estimate = - 0.14, 95% CI from - 0.30 to 0.03, $P = 0.110$) (Fig. 3). Our results provide that repertoire size can serve as a potential signal of territory tenure capability.

Key words: Bird song; Repertoire sizes; Territory tenure; Meta-analysis

鸣禽是雀形目 (Passeriformes) 鸟类的一大类群, 以雄鸟在繁殖季善于鸣唱为特征 (Catchpole et al. 2008)。鸣唱具有保卫领域和吸引雌性的功能 (Kroodsma et al. 1991)。如, 将占有领域的歌带鸫 (*Melospiza melodia*) 移除, 但在领域内播放其鸣唱可延缓同种个体的入侵 (Nowicki et al. 1998); 在人工巢箱播放斑姬鹀 (*Ficedula hypoleuca*) 的鸣唱可吸引雌鸟接近 (Eriksson et al. 1986)。除森莺科 (Parulidae)、树莺科 (Cettiidae) 等少数类群外 (Park et al. 2000, Beebe 2004), 多数鸟类鸣唱的每个句子兼具保卫领域和吸引配偶的双重作用 (Berglund et al. 1996)。但约 70% 的鸟类鸣唱中使用多种句子 (Beecher et al. 2005)。一般认为曲目大小 (song repertoires) 是雄性质量的指标, 曲目大的个体适合度高 (Searcy et al. 1986, Searcy 1992, Gil et al. 2002)。但基于 27 个鸟种的 44 项研究的 Meta 分析却发现, 曲目大小与繁殖成效只有微弱的正相关 (相关系数 0.245, 95% 置信区间 0.179 至 0.312) (Soma et al. 2011)。

个体的适合度可用终身繁殖的后代数量衡量 (Brommer 2000, Getty 2006)。野外追踪终身繁殖状况极为困难, 除极少数研究外 (如 Reid

et al. 2005), 多使用单个繁殖季的繁殖成效来衡量个体适合度。考虑到不同个体寿命不同 (Rivera-Gutierrez et al. 2010, Taff et al. 2012), 从而繁殖的机会也不同。单个繁殖季后代数量少的个体, 如果寿命更长, 可以通过更长的繁殖机会而提高个体适合度 (Wolf et al. 2007)。如果曲目大的个体寿命长, 曲目与适合度的正相关性将加强; 反之, 曲目与适合度的正相关性将减弱, 甚至出现负相关性。Jennions 等 (2001) 的综述中提到, 性选择性状的表达与个体寿命正相关, 但该综述只涉及一项曲目与寿命的研究。Brooks 等 (2001) 认为性选择性状的表达是高耗能的, 会降低个体的存活机会。这意味着曲目大的个体可能寿命短。与上述两种针锋相对的观点相似, 曲目与寿命的关系在种间甚至种群间即可表现出较大的差异。如强脚树莺 (*Horornis fortipes*) 曲目大的个体领域维持时间更长 (Xia et al. 2015), 而大苇莺 (*Acrocephalus arundinaceus*) 次年返回原繁殖地的比率与曲目大小无显著关联 (Forstmeier et al. 2006); Lambrechts 等 (1986) 研究了比利时的大山雀 (*Parus major*) 种群, 发现曲目大小与存活时间无显著关联, 但 Rivera-Gutierrez 等 (2010) 对比利时另一个大

山雀种群的研究，却发现曲目大的个体存活时间显著长于曲目小的个体；美洲西部的歌带鹀种群中，曲目大的个体寿命更长，但东部种群中却无此现象（Searcy et al. 2014）。

本文以领域维持时间作为鸟类寿命的近似替代，采用 Meta 分析已有的研究，探讨个体间曲目的差异与领域维持时间的关系。Meta 分析基于合并单项研究效应量（effect size）的方法，探讨研究问题在相关类群中是否具有普遍性，可克服单项研究功效低的缺陷（Gurevitch et al. 2001, Nakagawa et al. 2012）。曲目大小除了反应雄鸟适合度，还可能受到其他生态因素的影响。如，高纬度地区繁殖时间短，性选择激烈，可能导致曲目的增加（Collins et al. 2009, Weir et al. 2010）；曲目大小在种间跨度极大，一般认为曲目大的种群受到的性选择压力大，而激烈的性选择又会进一步刺激曲目的增加（Price et al. 2002, 2007）。本文还利用 Meta 回归（Meta-Regression）分析了繁殖地纬度、曲目大小对曲目与领域维持时间关系的影响。

1 材料与方法

1.1 数据收集

从 Web of Science 数据库（<http://apps.webofknowledge.com> [2015-4-15]）中搜索如下两组关键词的组合：（1）“song repertoire”，“song complexity”，“song versatility”；（2）“longevity”，“survival”，“life span”，“viability”，“territory tenure”。共搜索到 34 篇文章。使用如下筛选标准：（1）研究对象为自然种群，而非笼养种群；（2）研究个体为同一年龄段，或随机从种群中选择，以避免年龄对曲目大小的影响；（3）领域维持时间的监测超过一个繁殖季。从中筛选出 4 篇文章满足标准。查找这 4 篇文章引用和被引用的文献，及 Jennions 等（2001）和 Cotton 等（2005）两篇关于性选择性状综述的引用和被引用文献，又挑选出符合筛选标准的文章 6 篇。总共获得满足筛选标准的文章 10 篇，涉及大山雀

（McGregor et al. 1981, Lambrechts et al. 1986, Rivera-Gutierrez et al. 2010）、大苇莺（Forstmeier et al. 2006）、歌带鹀（Hiebert et al. 1989, Beecher et al. 2000, Reid et al. 2005, Hughes et al. 2007, MacDougall-Shackleton et al. 2009）、强脚树莺（Xia et al. 2015）4 个物种的 12 个种群。

1.2 数据量化

参照 Soma 等（2011）的研究，用鸣唱中使用不同语句的数量衡量曲目大小。参照 Beecher 等（2000）和 Hughes 等（2007）的研究，用领域维持的时间近似替代寿命。Meta 分析中以种群为独立的研究项目。Hiebert 等（1989）和 Reid 等（2005）的研究地点相同，但时间间隔近 20 年，这里将其视为不同的种群。若原始文献中提供了个体维持领域的时间跨度（8 个种群），计算曲目与寿命的相关系数，并转换为 Fisher's z 效应量；若原始文献分别记录了维持领域超过和不到一年的个体数量（4 个种群），计算曲目与寿命的对数优势比（log odds ratio）。Fisher's z 效应量和对数优势比均转换为 Cohen's d 效应量用于后续分析。权重（weight）采用变异系数的倒数。效应量和权重的计算方法参见 Borenstein 等（2009）和 Chen 等（2013）。Meta 回归分析中，繁殖地纬度依据原始文献提供，或依据研究地名称在 Google Earth Pro（版本 7.1.2.2041, Google, 美国）上查找；种群平均曲目为个体曲目的中位数，若原始文献中的信息不足以计算中位数，则用均值替代。

1.3 统计分析

利用 R 软件（版本 3.2.0, R Core Team）及基于该软件的 rmeta（Lumley 2012）、metafor（Viechtbauer 2010）、meta（Schwarzer 2015）程序包完成统计分析。曲目与领域维持时间的 Meta 分析采用随机效应模型（random-effects model）。本文的效应量分别采用原始文献中的相关系数和对数优势比计算，参照 Koricheva 等（2013）的建议，采用含结构（structure）的 Meta 模型比较了不同计算方法得出的效应量

的差异。来自同一物种的效应量可能具有更高的相似性，故以物种为层次，先基于种群的效应量计算物种的效应量，再依据后者计算总体效应量。按照效应量计算方法或物种分层，均未对总体效应量产生显著影响（详见结果部分）。为了模型的简洁，在最终的模型中未考虑效应量计算方法和物种这两个层次。模型检验时考虑研究的异质性、发表偏倚（publication bias）、并依次去除单项研究（influential analysis）以检验杠杆点（leverage points）对结论的影响。分析繁殖地纬度、曲目大小对结论影响时采用基于随机效应模型的 Meta 回归。模型参数的计算均采用最大似然法（maximum-likelihood estimate）。

数据用“平均值和 95% 置信区间”的形式表示。采用双尾检验，在 $P < 0.05$ 时认为统计上有显著差异。分析结果同时提供显著性水平（ P ）和 *Cohen's d* 效应量，前者反应统计分析的显著性，后者反应生物意义的重要程度。参照 Cohen（1988）的标准，*Cohen's d* 效应量小

于 0.1 时生物意义较弱，在 0.3 左右时生物意义中等，大于 0.5 时生物意义显著。

2 结果

原始文献涉及的 12 个种群中，有 5 个种群中曲目大的个体领域维持时间长，其余 7 个种群中曲目与领域维持时间无显著的关联（表 1）。基于相关系数计算效应量的 8 个种群，总体的 *Cohen's d* 效应量为 0.67（95% 置信区间 0.36 ~ 0.97）；基于对数优势比计算效应量的 4 个种群，总体的 *Cohen's d* 效应量为 0.48（0.13 ~ 0.83）。基于相关系数和对数优势比计算得出的效应量之间无显著差异（ $Z = 0.33$, $P = 0.744$ ）。以物种为层次，曲目与领域维持时间的 *Cohen's d* 效应量在大山雀、大苇莺、歌带鸫和强脚树莺中分别为：0.89（95% 置信区间 0.49 ~ 1.28）、0.34（- 0.05 ~ 0.72）、0.64（0.21 ~ 1.07）、0.51（0.10 ~ 0.91），总体的 *Cohen's d* 效应量为 0.59（0.35 ~ 0.83）。该结果与不考虑物种层次的结果（*Cohen's d* 效应量为 0.60, 95%

表 1 Meta 分析的 12 个种群的基本信息

Table 1 Details of 12 populations used in Meta-analysis

研究物种 Species	数据来源 Source	繁殖地 纬度 Latitude (°)	种群平均 曲目 Repertoire sizes	曲目与领域维持时间的关联 Relationship between repertoire sizes and territory tenure	
				统计方法 Statistics	统计是否 显著 Significance
大山雀 <i>Parus major</i>	McGregor et al. 1981	51.75	3	<i>F</i> test	是 Yes ¹
大山雀 <i>Parus major</i>	Lambrechts et al. 1986	51.22	3	Chi-square test	否 No ¹
大山雀 <i>Parus major</i>	Rivera-Gutierrez et al. 2010	51.16	4	One-way ANOVA	是 Yes ¹
大苇莺 <i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Forstmeier et al. 2006	49.67	30	Pearson correlation	是 Yes ¹
大苇莺 <i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Forstmeier et al. 2006	59.17	36	Pearson correlation	否 No ¹
歌带鸫 <i>Melospiza melodia</i>	Hiebert et al. 1989	49.21	8	Pearson correlation	是 Yes ²
歌带鸫 <i>Melospiza melodia</i>	Beecher et al. 2000	38.88	8	Pearson correlation	否 No ¹
歌带鸫 <i>Melospiza melodia</i>	Reid et al. 2005	49.21	8	Spearman correlation	是 Yes ¹
歌带鸫 <i>Melospiza melodia</i>	Hughes et al. 2007	41.67	8	Pearson correlation	否 No ¹
歌带鸫 <i>Melospiza melodia</i>	MacDougall-Shackleton et al. 2009	44.65	8	Chi-square test	否 No ²
强脚树莺 <i>Horornis fortipes</i>	Xia et al. 2015	32.00	2	Chi-square test	否 No ²
强脚树莺 <i>Horornis fortipes</i>	Xia et al. 2015	28.20	2	Chi-square test	否 No ²

1. 见原始文献；2. 依据原始文献提供的数据计算。1. See in primitive papers; 2. Calculate based on data within primitive papers.

置信区间为 0.38 ~ 0.82) 无显著差异 ($Z = 0.02$, $P = 0.981$)。

总的来说, 曲目与领域维持时间存在显著的正相关 ($Cohen's d$ 效应量为 0.60, 95% 置信区间为 0.38 ~ 0.82, $P < 0.001$) (图 1)。Meta 分析中无显著的异质性 (heterogeneity analysis, $Q_{11} = 16.90$, $P = 0.111$) 和发表偏倚 (test of asymmetry, $t_{10} = 1.77$, $P = 0.107$)。依次去除单项研究后, Meta 分析的 $Cohen's d$ 效应量在 0.52 ~ 0.67 之间变化, 均表现出曲目大的个体领域维持时间长 ($P < 0.001$)。

曲目与领域维持时间的关系不随繁殖地纬度变化 (Meta-regression, 斜率为 0.00, 95% 置

信区间为 -0.02 ~ 0.02, $P = 0.953$) (图 2)。平均曲目大的种群, 曲目与领域维持时间的关联较弱, 但影响不显著 (Meta-regression, 斜率为 -0.14, 95% 置信区间为 -0.30 ~ 0.03, $P = 0.110$) (图 3)。

3 讨论

一般认为曲目大小与雄鸟适合度相关 (Searcy et al. 1986, Searcy 1992, Gil et al. 2002)。但 Soma 等 (2011) 发现曲目大小与雄鸟的繁殖成效只存在微弱正相关, 并且该关联在种群间存在较大变异。本文对适合度的重要组成成分 (寿命) 与曲目的关系进行了 Meta

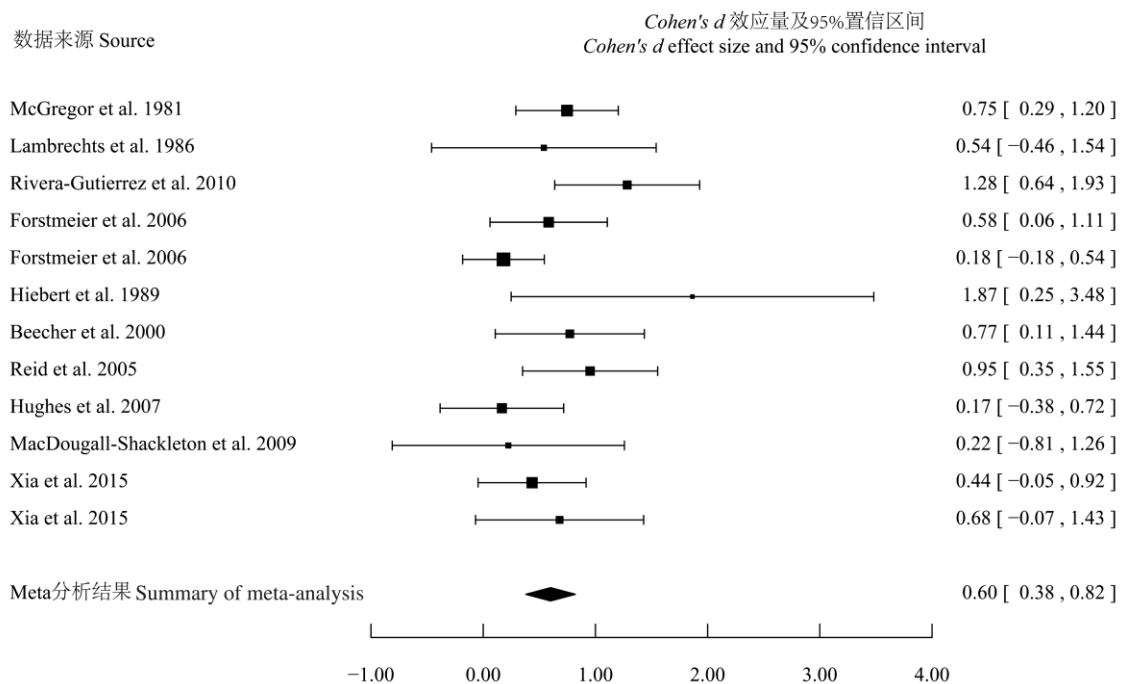


图 1 曲目大小与领域维持时间关系的 $Cohen's d$ 效应量及 95% 置信区间

Fig. 1 Forest plot showing effect sizes and 95% confidence intervals for individual studies and result of meta-analysis on relationship between repertoire sizes and territory tenure

图中方块示意权重大小: 黑色方块越大示意权重越大; 横线为 95% 置信区间; 菱形的中点对应 Meta 分析的效应量, 菱形的左右顶点对应 Meta 分析效应量的 95% 置信区间。

Square indicates relative weight: the larger of square means the larger of relative weight; transverse line indicates 95% confidence interval; middle point of the diamond indicates effect size of Meta-analysis, and vertex of the diamond indicates 95% confidence interval of effect size of Meta-analysis.

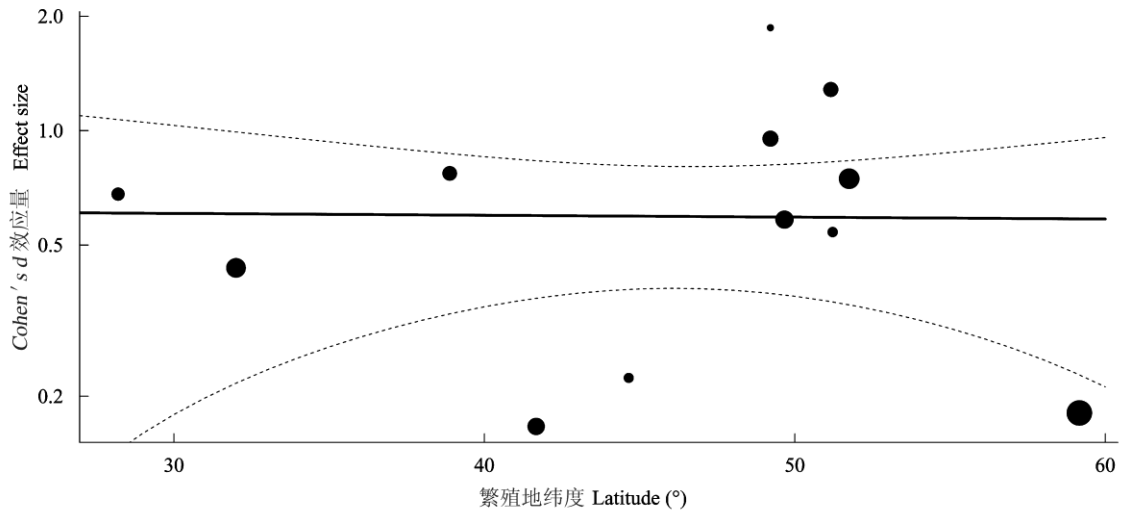


图 2 繁殖地纬度对曲目与领域维持时间关系的影响

Fig. 2 Relationship between repertoire sizes and territory tenure with latitude as covariate

圆圈示意权重大小：圆圈越大示意权重越大；实线为 Meta 回归的拟合线；虚线为 Meta 回归拟合线的 95%置信区间。

Circle indicates relative weight: the larger of circle means the larger of relative weight; actual line indicates fitted line of meta-regression; dotted line indicates 95% confidence interval of fitted line of meta-regression.

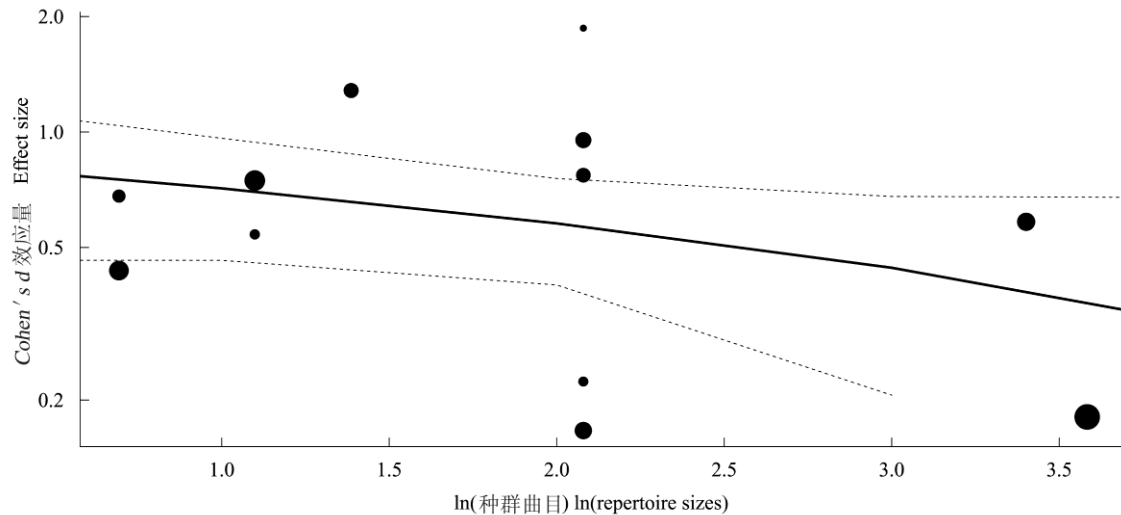


图 3 种群平均曲目大小对曲目与领域维持时间关系的影响

Fig. 3 Relationship between repertoire sizes and territory tenure with population repertoire sizes as covariate

圆圈示意权重大小：圆圈越大示意权重越大；实线为 Meta 回归的拟合线；虚线为 Meta 回归拟合线的 95%置信区间。

Circle indicates relative weight: the larger of circle means the larger of relative weight; actual line indicates fitted line of meta-regression; dotted line indicates 95% confidence interval of fitted line of meta-regression.

分析，基于 4 个物种（大山雀、歌带鸫、大苇莺、强脚树莺）12 个种群的研究数据，发现曲

目大的个体领域维持时间长 ($P < 0.001$)，且生物意义显著 ($Cohen's d$ 效应量为 0.60)。

参照相关研究, 本文用领域维持时间作为寿命的近似替代。鸟类在占有领域前和失去领域后, 可作为游荡个体存在于种群中 (Nice 1941), 这就导致领域维持时间短于实际寿命。传统观点认为游荡个体一般没有繁殖的机会 (Tinbergen 1957, Stamps 1994)。如果失去领域等同于失去繁殖机会, 用领域维持时间替代寿命, 不会对评估雄鸟适合度产生影响。但研究显示, 双色树燕 (*Tachycineta bicolor*) 约 13% 雏鸟的父亲为游荡个体 (Kempnaers et al. 2001); 短翅树莺 (*Cettia diphone*) 约 50% 雏鸟的父亲为游荡个体 (Otsuka et al. 2003a, b)。如果游荡个体通过婚外配产生后代是普遍现象, 那么用领域维持时间评估适合度将产生很大的偏差。由于游荡个体不易标记和追踪, 在分析的 10 篇原始文献中, 均没有考虑游荡阶段对寿命的贡献。这可能会影响本文的结论, 但由于技术上的限制 (标记、追踪游荡个体), 目前难以评估影响的程度。

对曲目与领域维持时间的 Meta 分析涉及 4 个鸟种的 12 个种群, 样本量小于类似研究。如, Soma 等 (2011) 对曲目与繁殖成效的 Meta 分析涉及 27 个鸟种的 44 项研究; Byers 等 (2009) 对曲目与雌鸟偏好的综述涉及 26 个鸟种的 49 项研究。样本量偏小可导致 Meta 分析的结论不稳健, 易受到权重大的单项研究的影响 (Borenstein et al. 2009, Chen et al. 2013)。但本工作所涉及的单项研究的效应量之间无显著的异质性 ($Q_{11} = 16.90, P = 0.111$), 且依次去除单项研究后, 曲目与领域维持时间的关系均保持显著 (Cohen's d 效应量介于 0.52 ~ 0.67, $P < 0.001$)。由此可见未受到单项研究的强烈影响。此外, 发表偏倚也是影响 Meta 分析结论的重要因素 (Easterbrook et al. 1991, Deeks et al. 2005)。由于统计上显著的研究容易发表, 从而导致 Meta 分析更多收集到统计结果显著的原始文献, 出现假阳性的结论 (Zsolt Garamszegi et al. 2012)。但发表偏倚对本文结论的影响很有限。由于野外鸟类长期监测较为困难

(Ricklefs 1997), 即使没有统计上的显著性, 相关研究也可以得到发表。如本文涉及的 12 个种群中, 超过一半的原始研究结果在统计上不显著 (表 1)。且统计分析也支持收集的原始文献没有显著的发表偏倚 (test of asymmetry, $t_{10} = 1.77, P = 0.107$)。

在发现曲目与领域维持时间显著关联的基础上, 分析了繁殖地纬度、种群平均曲目对曲目与寿命关系的影响。性选择压力大的种群中, 性状容易脱离个体质量而夸张地表现 (Podos et al. 2004, Prum 2012)。一般认为在高纬度地区繁殖的鸟类, 可利用的繁殖时间短, 受到性选择压力大 (Collins et al. 2009, Weir et al. 2010); 平均曲目大的鸟种, 性选择的压力也较大 (Price et al. 2002, 2007)。故此, 我们预测随着繁殖地纬度增加或种群平均曲目增大, 曲目与领域维持时间的关系将减弱。从 Meta 回归的结果看, 繁殖地纬度几乎不影响曲目与寿命的关系。鸣唱具有保卫领域和吸引雌性的双重功能 (Kroodsma et al. 1991), 性内 (雄性之间) 选择 (intrasexual selection) 常导致鸣唱更加单调 (Luschi et al. 1996, Park et al. 2000), 而性间 (雌雄之间) 选择 (inter-sexual selection) 常导致鸣唱更为复杂 (Catchpole 1980, Catchpole et al. 1996)。可能性内选择和性间选择对曲目大小的作用方向相反且强度相当, 从而曲目与领域维持时间的关系不随繁殖地纬度而变化。也可能繁殖地纬度对曲目与寿命关系的影响, 存在种间异质性。即曲目与寿命关系随着繁殖地纬度的变化方向在不同鸟种中不同, 从而在总体上没有显著的影响。由于单个物种的样本量太少 (2 至 5 个种群), 尚无法评估繁殖地纬度对曲目与寿命关系影响的种间差异。从 Meta 回归的结果看, 在平均曲目大的种群中, 曲目与领域维持时间的关联较弱, 但统计上不显著。Catchpole 等 (2008) 按照平均曲目是否大于 100, 将鸣禽划分为大曲目鸟类和中小曲目鸟类。本文涉及的 12 个种群, 其种群平均曲目为 2 至 36, 均属于中小曲目的鸟类。可能由于取

样未涉及大曲目的鸟类，从而导致种群平均曲目的影响不显著。该问题还有待增加样本量，尤其是大曲目鸟类的研究来完善。

对鸣唱曲目与领域维持时间关系的 Meta 分析发现，(1) 曲目大的个体领域维持时间显著长于曲目小的个体。同时本文对繁殖地纬度、种群平均曲目这两个潜在影响曲目与领域维持时间关系的因素进行了研究，发现 (2) 曲目与领域维持时间的关联不随繁殖地纬度而变化，(3) 曲目与领域维持时间的关联在平均曲目大的种群中较弱。曲目大小是鸣禽鸣唱的重要特征。除曲目容量之外，鸣唱语句的时长、鸣唱语句的频率、鸣唱的音量、鸣唱的强度，均可能作为雄鸟质量的标志，影响雌鸟的选择和个体的适合度 (如 Poesel et al. 2006, Podos et al. 2009, Beaulieu et al. 2012, Ota et al. 2014)。同时鸣声变量之间的相互作用，如鸣唱音量大的鸟种曲目一般较小 (Cardoso 2010)，会影响鸣唱曲目的大小，进而影响曲目与领域维持时间的关系。建议今后的研究，同时关注鸣唱的多方面特征，从而更深入地了解鸣唱特征对领域维持和繁殖成效的影响。

致谢 感谢加拿大 Western Ontario 大学的 MacDougall-Shackleton S A 教授提供原始数据。感谢北京师范大学郑光美院士、张正旺教授、邓文洪教授、刘定震教授、董路博士，中国科学院动物研究所雷富民研究员、孙悦华研究员，台湾师范大学李寿先教授提出的修改意见。

参 考 文 献

- Beaulieu M, Sockman K W. 2012. Song in the cold is 'hot': memory of and preference for sexual signals perceived under thermal challenge. *Biology Letters*, 8(5): 751–753.
- Beebe M D. 2004. Variation in vocal performance in the songs of a wood-warbler: evidence for the function of distinct singing modes. *Ethology*, 110(7): 531–542.
- Beecher M D, Brenowitz E A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(3): 143–149.
- Beecher M D, Campbell S E, Nordby J C. 2000. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal Behaviour*, 59(1): 29–37.
- Berglund A, Bisazza A, Pilastro A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58(4): 385–399.
- Borenstein M, Hedges L V, Higgins J P, et al. 2009. *Introduction to Meta-analysis*. West Sussex: John Wiley & Sons Ltd, 45–50, 277–294.
- Brommer J E. 2000. The evolution of fitness in life-history theory. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75(3): 377–404.
- Brooks R, Kemp D J. 2001. Can older males deliver the good genes? *Trends in Ecology & Evolution*, 16(6): 308–313.
- Byers B E, Kroodsma D E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, 77(1): 13–22.
- Cardoso G C. 2010. Loudness of birdsong is related to the body size, syntax and phonology of passerine species. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(1): 212–219.
- Catchpole C K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*, 74(1): 149–165.
- Catchpole C K, Leisler B. 1996. Female aquatic warblers (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs. *Behaviour*, 133(15): 1153–1164.
- Catchpole C K, Slater P J B. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 203–239.
- Chen D G, Peace K. E. 2013. *Applied Meta-analysis with R*. Boca Raton: CRC Press, 71–151.
- Cohen J. 1988. *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. 2nd ed. Hillsdale: Lawrence Erlbaum.
- Collins S A, de Kort S R, Perez-Tris J, et al. 2009. Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1656): 585–590.
- Cotton S, Rogers D W, Pomiankowski A. 2005. Sexual selection: the importance of long-term fitness measures. *Current Biology*, 15(9): R334–R336.

- Deeks J J, Macaskill P, Irwig L. 2005. The performance of tests of publication bias and other sample size effects in systematic reviews of diagnostic test accuracy was assessed. *Journal of Clinical Epidemiology*, 58(9): 882–893.
- Easterbrook P J, Gopalan R, Berlin J A, et al. 1991. Publication bias in clinical research. *The Lancet*, 337(8746), 867–872.
- Eriksson D, Wallin L. 1986. Male bird song attracts females—a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(4): 297–299.
- Forstmeier W, Hasselquist D, Bensch S, et al. 2006. Does song reflect age and viability? a comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(5): 634–643.
- Getty T. 2006. Sexually selected signals are not similar to sports handicaps. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(2): 83–88.
- Gil D, Gahr M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(3): 133–141.
- Gurevitch J, Curtis P S, Jones M H. 2001. Meta-analysis in ecology. *Advances in Ecological Research*, 32(1): 199–247.
- Hiebert S M, Stoddard P K, Arcese P. 1989. Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow. *Animal Behaviour*, 37(2): 266–273.
- Hughes M, Anderson R C, Searcy W A, et al. 2007. Song type sharing and territory tenure in eastern song sparrows: implications for the evolution of song repertoires. *Animal Behaviour*, 73(4): 701–710.
- Jennions M D, Moller A P, Petrie M. 2001. Sexually selected traits and adult survival: a meta-analysis. *Quarterly Review of Biology*, 76(1): 3–36.
- Kempenaers B, Everding S, Bishop C, et al. 2001. Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(4): 251–259.
- Koricheva J, Gurevitch J, Mengersen K. 2013. *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton: Princeton University Press, 61–71.
- Kroodsma D E, Byers B E. 1991. The function(s) of bird song. *Integrative and Comparative Biology*, 31(2): 318–328.
- Lambrechts M, Dhondt A A. 1986. Male quality, reproduction, and survival in the great tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(1): 57–63.
- Lumley T. 2012. *rmeta: Meta-analysis*. [CP/OL]. [2015-4-15]. <http://CRAN.R-project.org/package=rmeta>.
- Luschi P, del Seppia C. 1996. Song-type function during territorial encounters in male Cetti's warblers *Cettia cetti*. *Ibis*, 138(3): 479–484.
- MacDougall-Shackleton S A, Dindia L, Newman A E M, et al. 2009. Stress, song and survival in sparrows. *Biology Letters*, 5(6): 746–748.
- McGregor P K, Krebs J R, Perrins C M. 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). *American Naturalist*, 118(2): 149–159.
- Nakagawa S, Poulin R. 2012. Meta-analytic insights into evolutionary ecology: an introduction and synthesis. *Evolutionary ecology*, 26(5): 1085–1099.
- Nice M M. 1941. The role of territory in bird life. *American Midland Naturalist*, 26(3): 441–487.
- Nowicki S, Searcy W A, Hughes M. 1998. The territory defense function of song in song sparrows: a test with the speaker occupation design. *Behaviour*, 135(5): 615–628.
- Ota N, Soma M. 2014. Age-dependent song changes in a closed-ended vocal learner: elevation of song performance after song crystallization. *Journal of Avian Biology*, 45(6): 566–573.
- Otsuka R, Nishiumi I, Wada M. 2003a. Breeding strategy of the male bush warbler. *Zoological Science*, 20(12): 1616.
- Otsuka R, Nishiumi I, Wada M. 2003b. Characterization of 12 polymorphic microsatellite loci in the Japanese bush warbler *Cettia diphone*. *Molecular Ecology Notes*, 3(1): 44–46.
- Park S R, Park D. 2000. Song type for intrasexual interaction in the bush warbler. *Auk*, 117(1): 228–232.
- Podos J, Huber S K, Taft B. 2004. Bird song: the interface of evolution and mechanism. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35(1): 55–87.
- Podos J, Lahti D C, Moseley D L. 2009. Vocal Performance and sensorimotor learning in songbirds. *Advances in the Study of Behaviour*, 40:159–195
- Poesel A, Kunc H P, Foerster K, et al. 2006. Early birds are sexy: male

- age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, 72(3): 531–538.
- Price J J, Friedman N R, Omland K E. 2007. Song and plumage evolution in the new world orioles (*Icterus*) show similar lability and convergence in patterns. *Evolution*, 61(4): 850–863.
- Price J J, Lanyon S M. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution*, 56(7): 1514–1529.
- Prum R O. 2012. Aesthetic evolution by mate choice: Darwin's really dangerous idea. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1600): 2253–2265.
- Reid J M, Arcese P, Cassidy A, et al. 2005. Fitness correlates of song repertoire size in free-living song sparrows (*Melospiza melodia*). *American Naturalist*, 165(3): 299–310.
- Ricklefs R E. 1997. Comparative demography of new world populations of thrushes (*Turdus spp.*). *Ecological Monographs*, 67(1): 23–43.
- Rivera-Gutierrez H F, Pinxten R, Eens M. 2010. Multiple signals for multiple messages: great tit, *Parus major*, song signals age and survival. *Animal Behaviour*, 80(3): 451–459.
- Schwarzer G. 2015. meta: General Package for Meta-Analysis. [CP/OL]. [2015-4-15]. <http://CRAN.R-project.org/package=meta>.
- Searcy W A. 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *American Zoologist*, 32(1): 71–80.
- Searcy W A, Akcay C, Nowicki S, et al. 2014. Aggressive signaling in song sparrows and other songbirds. *Advances in the Study of Behavior*, 46: 89–125.
- Searcy W A, Andersson M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1): 507–533.
- Soma M, Zsolt Garamszegi L. 2011. Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology*, 22(2): 363–371.
- Stamps J. 1994. Territorial behavior: testing the assumptions. *Advances in the Study of Behavior*, 23: 173–232.
- Taff C C, Steinberger D, Clark C, et al. 2012. Multimodal sexual selection in a warbler: plumage and song are related to different fitness components. *Animal Behaviour*, 84(4): 813–821.
- Tinbergen N. 1957. The functions of territory. *Bird Study*, 4(1): 14–27.
- Viechtbauer W. 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*, 36(3): 1–48.
- Weir J T, Wheatcroft D. 2010. A latitudinal gradient in rates of evolution of avian syllable diversity and song length. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278(1712): 1713–1720.
- Wolf M, van Doorn G S, Leimar O, et al. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, 447(7144): 581–584.
- Xia C W, Wei C T, Zhang Y Y. 2015. Territory tenure increases with repertoire size in brownish-flanked bush warbler. *PLoS One*, 10(3): e0122789.
- Zsolt Garamszegi L, Marko G, Herczeg G. 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables. *Evolutionary ecology*, 26(5): 1213–1235.