

大山雀鸣声对同种个体栖息地选择及产卵行为的影响

葛云花^① 孙世国^① 刘利^② 李旭东^{②*} 于江萍^{③*}

① 中国农业科学院特产研究所 长春 130112; ② 包头师范学院生态环境学院 包头 014030;

③ 东北师范大学生命科学学院, 吉林省鸟类生态与保护遗传工程实验室 长春 130000

摘要: 鸣声是鸟类最重要的通讯方式之一, 具有求偶、领域保卫和报警信息传递等作用, 但鸣声作为社会信息是否影响鸟类繁殖决策的研究报道较少。本文以吉林省左家自然保护区内繁殖的大山雀(*Parus minor*)为研究对象, 通过回放雄性大山雀的求偶鸣唱和大山雀对捕食者的报警声, 检验鸣声是否影响同种个体的栖息地选择及产卵行为。结果发现, 回放雄性大山雀鸣唱的样地内大山雀繁殖巢数显著增加, 而回放报警声的样地内繁殖巢数和对照样地内的繁殖巢数无明显差异; 回放雄性大山雀鸣唱对样地内大山雀的首枚卵产期和窝卵数无显著影响。此项研究表明, 同种个体的鸣唱可作为鸟类栖息地选择的社会信息, 但其繁殖适合度可能受其他因素的影响。

关键词: 鸣声回放; 栖息地选择; 首枚卵产期; 窝卵数; 大山雀

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2024) 04-514-06

The Influence of Sounds on Conspecific Habitat Selection and Egg-Laying Behaviour in Japanese Tits

GE Yun-Hua^① SUN Shi-Guo^① LIU Li^② LI Xu-Dong^{②*} YU Jiang-Ping^{③*}

① Institute of Special Animal and Plant Sciences of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130112;

② College of Ecology and Environment, Baotou Teachers' College, Baotou 014030;

③ Life Sciences College, Engineering Laboratory for Avian Ecology and Conservation Genetics,

Northeast Normal University, Changchun 130000, China

Abstract: [Objectives] Sound is one of the most important forms of communication for birds, serving as means of courtship, domain defense and threat information transmission, and so on. However, there are few reports on whether sounds could affect the reproductive decisions of birds as social information. **[Methods]** In this study, we chose Japanese Tits *Parus minor* in the Zuojia Nature Reserve of Jilin Province as the research object, using playback experiments with males' courtship song and the conspecific alarm calls, we explored whether habitat selection and egg-laying behaviors of Japanese Tits breeders were affected by sound-based

基金项目 吉林省自然科学基金项目 (No. YDIJ202201ZYTS434), 中央高校基本科研业务费专项 (No. 2412022ZD019);

* 通讯作者, E-mail: lixd712@nenu.edu.cn, yujp539@nenu.edu.cn;

第一作者介绍 葛云花, 女, 工程师; 研究方向: 鸟类学; E-mail: 325828629@qq.com。

收稿日期: 2023-09-19, 修回日期: 2024-02-12 DOI: 10.13859/j.cjz.202423182

social information. The numbers of nests in the males' courtship song playback plots, the conspecific alarm calls playback plots, and control plots were compared using the Chi-square test. Generalized linear mix model (GLMMs) was used to analyze the effects of playback of males' courtship song and alarm calls on the egg-laying date and clutch size of Japanese Tits. **[Results]** The results showed that there was a significant increase in the number of breeding nests in the plots with playback of male's courtship songs, while there was no difference between the numbers of nests in plots with alarm calls and control plots. But the sounds had no significant effect on the first egg laying date and the clutch size of the Japanese Tits (Fig. 1). **[Conclusion]** This study suggests that the conspecific songs can serve as social information for bird habitat selection, but their reproductive fitness may be influenced by other factors.

Key words: Sound playback; Habitat selection; First egg laying date; Clutch size; Japanese Tit, *Parus minor*

动物可以利用社会信息来进行重要的繁殖决策，如其他个体的存在及其行为等均可能成为有用的社会线索 (Doligez 2002)。研究证实，哺乳类、鸟类、鱼类、两栖类和昆虫等许多类群的动物能够利用社会信息进行行为决策 (Chittka et al. 2005, Swanson et al. 2007, Laland et al. 2011, Page et al. 2020)。社会信息可通过行为或声音信号进行传递，如 (Danchin et al. 2004)。繁殖个体通过观察和模仿其他个体的行为，可以节省其在决策过程中花费的时间和精力 (Kendal et al. 2005)。

栖息地作为动物生活的场所，对种群的生存和繁衍具有重要影响 (Mcpeck et al. 2001)。鸟类作为卵生动物，通常需要在巢内进行产卵和孵卵等繁殖活动。因此，栖息地选择将直接影响鸟类的繁殖成功率。研究发现，鸟类可利用社会信息来进行繁殖栖息地的选择 (Morinay et al. 2020)。许多繁殖个体喜欢在其竞争者附近选择栖息地，即表现出同种和异种吸引的现象 (Danchin et al. 2004)。有趣的是，竞争者提供的社会线索，其吸引力在某些情况下甚至超过栖息地特征的重要性 (Farrell et al. 2012, Szymkowiak 2013)。目前，很多对候鸟的研究发现，当地留鸟传递的社会信息显著影响候鸟在迁徙途中短暂的栖息地选择行为 (Forsman et al. 2002, Parejo et al. 2005)；然而，对于留鸟而言，它们长期的行为表达与社会信息之间的关系仍不明确。

鸟类主要利用鸣声来进行信息交流，其鸣声可分为鸣唱和鸣叫两类 (Freeberg et al. 2012)。鸣唱一般为雄鸟发出，具有吸引配偶和宣誓领域的作用；而鸣叫则较为复杂，具有传递食物资源和捕食者信息等作用 (Catchpole et al. 2008)。因此，揭示社会信息对鸟类繁殖行为的影响，鸣声的作用不可忽略。研究发现，繁殖个体可以利用鸣声快速评估栖息地情况 (Ahlering et al. 2010)，继而影响其栖息地选择，如回放同种个体鸣唱可以将鸟类招募到未使用的栖息地 (Freeberg et al. 2012, Anich et al. 2017)，而营地面巢繁殖的鸟类会偷听捕食者的通讯声且选择远离捕食者的地点筑巢 (Emmering et al. 2011)。但是，有关社会线索对于鸟类占巢后的繁殖行为影响在很大程度上仍然是未知的。

大山雀 (*Parus minor*) 隶属于鸟纲雀形目山雀科，为我国常见的小型鸣禽。通常为留鸟，体重约为 14 g，每年的繁殖期是 3 月中旬至 7 月上旬，常见窝卵数 10~14 枚 (通常每日产 1 枚卵)，孵卵期为 10 d 左右，育雏期为 14 d 左右，每年可繁殖 2 次，双亲同时照顾幼鸟。常营巢于天然树洞和岩石裂缝中，也可利用人工巢箱进行繁殖，婚配制度为社会单配制 (魏玉圣 2017)。雄鸟在繁殖季节会发出婉转动听的鸣唱，用来吸引配偶及宣誓领域。此外，大山雀的报警声被证实具有向同种个体传递捕食者信息的作用 (Yu et al. 2017a, b)。因此，大山

雀是开展社会信息对留鸟繁殖行为影响的理想实验对象。本研究以吉林省左家自然保护区内的大山雀为研究对象,通过在样地内回放雄性大山雀的求偶鸣唱和大山雀对捕食者的报警声作为社会线索,探究鸣声是否影响同种的栖息地选择及产卵行为。

1 研究区域和方法

1.1 研究区域情况

研究地点位于吉林省左家自然保护区(126°00'~126°08' E, 44°01'~45°00' N),植被主要为次生落叶阔叶混交林,树龄一般为50~60年。研究区域内主要乔木包括蒙古栎(*Quercus mongolica*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)、紫椴(*T. amurensis*)、春榆(*Ulmus japonica*)和黑桦(*Betula davurica*)等(秦博等 2010)。研究区域内常年悬挂人工巢箱招引次级洞巢鸟入住繁殖,2020和2021年的2至7月,共选择6块研究样地,样地间隔至少1 km以上,研究样地的平均面积为(3.819±0.511) hm²,平均每个样地内悬挂人工巢箱(48.7±5.5)个,巢箱尺寸为16 cm×16 cm×27 cm,洞口直径为4.5 cm,巢箱距地面高约2~3 m,巢箱间距离约为30~50 m左右,悬挂巢箱的树种及方向均随机分布。在保护区内,大山雀常见的巢捕食者为花鼠(*Tamias sibiricus*)、棕黑锦蛇(*Elaphe schrenckii*)和虎斑颈槽蛇(*Rhabdophis tigrinus*)等,它们会进入巢箱将卵或雏鸟吃掉。

1.2 鸣声的录制与截取

通过回放大山雀鸣声的方法,来检验增加社会信息对其栖息地选择及后续繁殖行为的影响。鸣声分别选择雄性大山雀的求偶鸣唱声以及对巢捕食者花鼠的报警声。求偶鸣唱声录制于2019年大山雀产卵期,利用便携数码录音机(TASCAM DR-44WL, TEAC公司,日本东京)和超定向话筒(Sennheiser MKH P48, TEAC公司,日本东京)录制了10只雄性大山雀的鸣唱声。因为大山雀的鸣唱可持久地在样

地内出现,因此利用Avisoft-SASLab Pro软件将每个个体的录音按随机顺序连接,间隔20 s的空白声音,尽量保持原始的句型和鸣唱速率,最终形成60 min的WAV格式音频。大山雀对花鼠的报警声录制于2017年,分别录制了6只大山雀对于花鼠的报警声,录制报警声时长为5 min。报警声的功能是传递个体受到其他个体威胁的信息,当威胁不存在时随即消失,具有短促急促的特点,且长时间播放可产生疲劳效应,导致习惯化。因此,利用Avisoft-SASLab Pro软件从6个个体的报警声中截取2 min按随机顺序连接,制作成平均每小时12 min的报警声WAV格式音频,个体报警声间的空白声音也是随机确定的(至少3 min),以此避免习惯化。

1.3 鸣声回放方法

在2020和2021年,每年选择6块研究样地,其中,2块研究样地用来播放大山雀的求偶鸣声,2块研究样地用来播放大山雀的报警声,另外2块样地作为对照样地,不做任何处理。3月15日至4月15日大山雀求偶和筑巢阶段,每天5:30~8:30时和15:00~18:00日期间,实验人员随身携带音响(BV370, 不见不散电子有限公司,中国深圳)以恒定的速度沿固定路径进行播放(在每个巢箱下停留大约2 min),每天回放时间不少于2 h。在不失真的情况下,尽可能大声播放声音,使用噪音计(SW-523, 深达威科技股份有限公司,中国广东)在距声源1 m处进行测量,音量约为80 dB。回放声音样地和对照样地的最近巢箱距离在200 m以上,以防止声音干扰。从3月15日开始直至4月30日止,研究人员每周至少检查一次所有的巢箱,以记录大山雀的首枚卵产期(即大山雀产第1枚卵的日期)、窝卵数、孵化日期、出雏日期、出雏数和出飞数。大山雀的首枚卵产期通常采用回推法计算,研究样地的大山雀窝卵数范围为10~14枚,根据每周检查巢箱所观察到的窝卵数,假设大山雀1 d产1枚卵,往回推算首枚卵产期。

1.4 统计分析

利用卡方检验比较回放鸣唱及报警声样地与对照样地内繁殖巢数的差异。利用广义线性混合模型 (generalized linear mix models) 分析回放鸣唱、报警声对大山雀首枚卵产期和窝卵数的影响, 以样地内首枚卵产期和窝卵数为因变量, 以处理方法和雌性身体质量 (即体重与跗跖长的比值) 作为自变量, 以年份和样地名称作为随机变量。统计分析利用 R 4.3.2 软件完成。

2 结果

2.1 鸣声对巢址选择的影响

2020 和 2021 年实验样地内共有 109 巢大山雀繁殖。回放鸣唱的样地内有 50 巢大山雀繁殖, 未占巢箱有 170 个; 回放报警声的样地内 30 巢大山雀繁殖, 未占巢箱有 57 个; 对照样地内有 29 巢大山雀繁殖, 未占巢箱有 190 个。回放鸣唱样地的繁殖巢数显著高于对照样地 ($\chi^2 = 6.69, df = 1, P = 0.010$), 而回放报警声样地和对照样地间的繁殖巢数无显著差异 ($\chi^2 = 0.00, df = 1, P = 1.000$)。

2.2 鸣声对产卵行为的影响

2020 和 2021 年, 回放大山雀鸣唱及报警声样地与对照样地相比, 大山雀的首枚卵产期

(表 1, 方差分析: $\chi^2 = 4.59, df = 2, P = 0.100$) 和窝卵数 (表 2, 方差分析: $\chi^2 = 0.98, df = 2, P = 0.613$) 均未发现显著差异 (图 1)。其中, 回放鸣唱及报警声样地内产卵中断的巢数各 1 巢, 而对照样地内产卵中断的巢数为 6 巢。

3 讨论

本研究结果显示, 回放同种鸣唱声样地内的大山雀繁殖巢数显著增多, 而回放报警声样地和无任何处理对照样地内的繁殖巢数无显著差异。鸣唱作为雄性吸引配偶和保卫领域的功能性鸣声, 其曲目大小、频率高低等声学特征可传递鸣唱发出者的身体质量等信息 (雷富民等 2004)。当样地内大山雀鸣唱声音增加时, 可能间接为信息接受者传递出较为积极的社会信息。因此, 产卵期前的同种鸣唱对于繁殖个体可能是提醒其适宜栖息地存在的社会线索 (Schofield et al. 2018), 进而吸引了更多的大山雀在样地内占巢繁殖, 该结果支持同种吸引现象 (Ward et al. 2004)。然而, 回放报警声的样地中, 大山雀的占巢繁殖数量并未受到显著影响。大山雀的报警声具有传递威胁信息的作用, 其对巢捕食者花鼠的报警声已被证实可引起同种繁殖亲鸟强烈的回应行为 (Yu et al. 2020)。但花鼠作为巢捕食者, 对成鸟没有直接

表 1 回放雄性求偶鸣唱声音及报警声对大山雀首枚卵产期的影响

Table 1 Effects of playback of males' courtship song and alarm calls on the first egg laying date of *Parus minor*

	估计值 Estimate	标准误 SE	Z	P
截距 Intercept	2.861	0.081	35.422	< 0.001
回放雄性求偶鸣唱声音 Playback of males' courtship song	0.166	0.081	2.051	0.040
回放报警声 Playback of alarm calls	0.073	0.089	0.820	0.412
雌性身体质量 Female's body condition	- 0.002	0.025	- 0.081	0.935

表 2 回放雄性求偶鸣唱声音及报警声对大山雀窝卵数的影响

Table 2 Effects of playback of males' courtship song and alarm calls on the clutch size of *Parus minor*

	估计值 Estimate	标准误 SE	Z	P
截距 Intercept	2.537	0.071	35.878	< 0.001
回放雄性求偶鸣唱声音 Playback of males' courtship song	- 0.078	0.083	- 0.942	0.346
回放报警声 Playback of alarm calls	- 0.079	0.095	- 0.838	0.402
雌性身体质量 Female's body condition	- 0.005	0.033	- 0.167	0.867

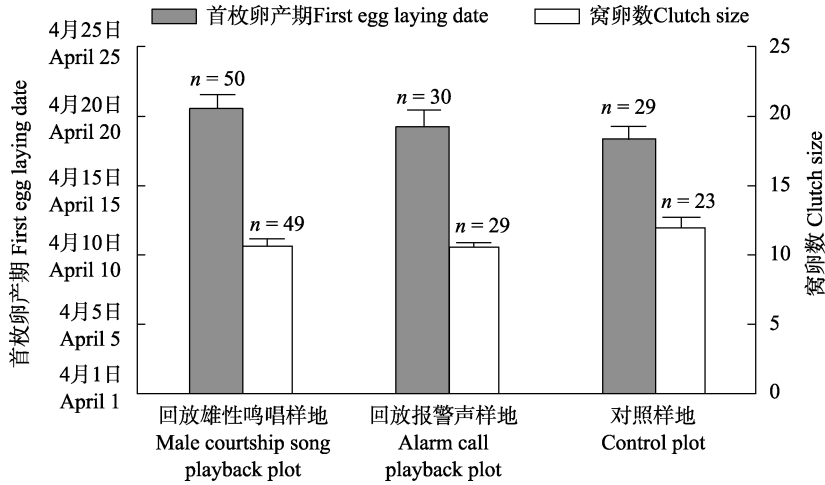


图 1 不同样地内大山雀的首枚卵产期及窝卵数情况

Fig. 1 The first egg laying date (1 count on April 1) and clutch size of the *Parus minor* in different plots

误差线表示平均值 ± 标准误。Error bar indicates mean ± SE.

威胁，加上大山雀作为留鸟可能对本地捕食风险的变化较为适应 (Ghalambor et al. 2001)，因此，针对花鼠的大山雀报警声所呈现的声学线索可能不足以影响其他大山雀的栖息地选择决策。实验结果说明，大山雀雄性的鸣唱声可作为一种社会信息，影响大山雀繁殖时的巢址选择。

大山雀的首枚卵产期和窝卵数均不受声音回放的影响。研究发现，鸟类的首枚卵产期与气候条件和亲鸟身体质量等诸多因素紧密相关 (Gladbach et al. 2010, Samplonius et al. 2018)。一般认为亲鸟会预测食物高峰期，使其与雏鸟出壳后的育雏需求时期相匹配，以此来提升繁殖适合度 (Ardia et al. 2006)；身体质量较好的个体往往会更早进入繁殖阶段。产卵是耗时耗能的行为 (Thomson et al. 1998, Gruebler et al. 2008)，其窝卵数的大小可能更取决于繁殖亲鸟的能量储备。以往对物种施加长期鸣声回放的实验，如从繁殖前期直至结束，发现鸣声对其繁殖适合度产生明显的影响 (LaManna et al. 2016)。但本研究中，只在繁殖前的一个月进行了鸣声回放，因此，短期刺激可能不足以对其后续的产卵行为产生显著影响。以上结果说明，

短期的鸣唱和报警声的声学线索可能并不是大山雀调整其繁殖投入的决定性因素。

参 考 文 献

Ahlering M A, Arlt D, Betts M G, et al. 2010. Research needs and recommendations for the use of conspecific-attraction methods in the conservation of migratory songbirds. *The Condor*, 112(2): 252–264.

Anich N M, Ward M P. 2017. Using audio playback to expand the geographic breeding range of an endangered species. *Diversity and Distributions*, 23(12): 1499–1508.

Ardia D R, Wasson M F, Winkler D W. 2006. Individual quality and food availability determine yolk and egg mass and egg composition in tree swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology*, 37(3): 252–259.

Catchpole C K, Slater P J B. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge: Cambridge University Press.

Chittka L, Leadbeater E. 2005. Social learning: public information in insects. *Current Biology*, 15(21): R869–R871.

Danchin É, Giraldeau L A, Valone T J, et al. 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305(5683): 487–491.

Doligez B, Danchin E, Clobert J. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*,

- 297(5584): 1168–1170.
- Emmering Q C, Schmidt K A. 2011. Nesting songbirds assess spatial heterogeneity of predatory chipmunks by eavesdropping on their vocalizations. *Journal of Animal Ecology*, 80(6): 1305–1312.
- Farrell S L, Morrison M L, Campomizzi A J, et al. 2012. Conspecific cues and breeding habitat selection in an endangered woodland warbler. *Journal of Animal Ecology*, 81(5): 1056–1064.
- Forsman J T, Seppänen J T, Mönkkönen M. 2002. Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1500): 1619–1623.
- Freeberg T, Krams I, Lucas J. 2012. The complex call of the *Carolina chickadee*. *American Scientist*, 100(5): 398.
- Ghalambor C K, Martin T E. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, 292(5516): 494–497.
- Gladbach A, Gladbach D J, Quillfeldt P. 2010. Seasonal clutch size decline and individual variation in the timing of breeding are related to female body condition in a non-migratory species, the Upland Goose *Chloephaga picta leucoptera*. *Journal of Ornithology*, 151(4): 817–825.
- Grüebler M U, Naef-Daenzer B. 2008. Fitness consequences of pre- and post-fledging timing decisions in a double-brooded passerine. *Ecology*, 89(10): 2736–2745.
- Kendal R L, Coolen I, van Bergen Y, et al. 2005. Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. *Advances in the Study of Behavior*, 35: 333–379.
- Laland K N, Atton N, Webster M M. 2011. From fish to fashion: experimental and theoretical insights into the evolution of culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 366(1567): 958–968.
- LaManna J A, Martin T E. 2016. Costs of fear: behavioural and life-history responses to risk and their demographic consequences vary across species. *Ecology Letters*, 19(4): 403–413.
- McPeck M A, Rodenhouse N L, Holmes R T, et al. 2001. A general model of site-dependent population regulation: population-level regulation without individual-level interactions. *Oikos*, 94(3): 417–424.
- Morinay J, Forsman J T, Germain M, et al. 2020. Behavioural traits modulate the use of heterospecific social information for nest site selection: experimental evidence from a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1925): 20200265.
- Page R A, Bernal X E. 2020. The challenge of detecting prey: private and social information use in predatory bats. *Functional Ecology*, 34(2): 344–363.
- Parejo D, Danchin E, Avilés J M. 2005. The heterospecific habitat copying hypothesis: can competitors indicate habitat quality? *Behavioral Ecology*, 16(1): 96–105.
- Samplonius J M, Bartošová L, Burgess M D, et al. 2018. Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. *Global Change Biology*, 24(8): 3780–3790.
- Schofield L N, Loffland H L, Siegel R B, et al. 2018. Using conspecific broadcast for Willow Flycatcher restoration. *Avian Conservation and Ecology*, 13: art23.
- Swanson E M, Tekmen S M, Bee M A. 2007. Do female frogs exploit inadvertent social information to locate breeding aggregations? *Canadian Journal of Zoology*, 85(9): 921–932.
- Szymkowiak J. 2013. Facing uncertainty: how small songbirds acquire and use social information in habitat selection process? *Springer Science Reviews*, 1(1): 115–131.
- Thomson D L, Monaghan P, Furness R W. 1998. The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews*, 73(3): 293–304.
- Ward M P, Schlossberg S. 2004. Conspecific attraction and the conservation of territorial songbirds. *Conservation Biology*, 18(2): 519–525.
- Yu J P, Lv W W, Xu H W, et al. 2017a. Function of note strings in Japanese Tit alarm calls to the Common Cuckoo: a playback experiment. *Avian Research*, 8: 22.
- Yu J P, Mingju E, Sun W, et al. 2020. Differently sized cuckoos pose different threats to hosts. *Current Zoology*, 66(3): 247–253.
- Yu J P, Xing X Y, Jiang Y L, et al. 2017b. Alarm call-based discrimination between common cuckoo and Eurasian sparrowhawk in a Chinese population of great tits. *Ethology*, 123(8): 542–550.
- 雷富民, 王爱真, 尹祚华, 等. 2004. 鸟类鸣唱曲目与复杂性. *动物分类学报*, 29(3): 406–414.
- 秦博, 姜云垒, 李时, 等. 2010. 大山雀一次和二次繁殖参数比较. *东北师大学报: 自然科学版*, 42(2): 101–104.
- 魏玉圣. 2017. 雌性大山雀婚外配偶选择的影响因素. 长春: 东北师范大学硕士学位论文.