

同一种群白头鹎不同鸣唱型比较 分析及其回放实验

林峤涵 刘源 杨晓菁* 张坤 赵世东

中国地质大学(武汉)环境学院 武汉 430078

摘要: 鸟类的鸣唱具有保卫领域和吸引配偶的功能。很多鸣禽的成年雄性个体可具有多种不同的鸣唱型。不同鸣唱型是否具有不同的行为意义? 鸟类在不同鸣唱型的选择使用上是否存在差异? 为探究上述问题, 本研究于 2022 年春、秋两季对中国地质大学(武汉)未来城校区内的白头鹎(*Pycnonotus sinensis*) 鸣声进行记录。发现校园区域白头鹎鸣唱存在两种鸣唱型, 分别命名为 A 和 B 鸣唱型。两者在峰频率 ($P < 0.001$)、鸣唱持续时间 ($P = 0.008$)、峰频率相对时间 ($P = 0.022$)、鸣唱音节数 ($P = 0.020$)、鸣唱音节类型数 ($P < 0.001$) 等声学参数上存在显著差异, B 鸣唱型的持续时间更长、音节数和音节类型数更多; 在能量参数上, B 鸣唱型的能量 ($P = 0.042$) 和振幅有效值 ($P = 0.054$) 均大于 A 鸣唱型, 白头鹎产生 B 鸣唱型需要消耗更多的能量。A、B 鸣唱型各自在不同季节的鸣唱参数和出现占比也会发生变化, 推测占比的变化可能是由白头鹎个体在繁殖季与非繁殖季不同的鸣唱能量分配策略所导致。2023 年 4~6 月(春季)和 9 及 10 月(秋季)对校园区域的白头鹎分别进行 A、B 鸣唱型的回放实验, 春季和秋季的回放实验结果表明, 白头鹎面对 A、B 两种鸣唱型时, 在首次靠近声源延迟时长、首次鸣唱延迟时长、飞行次数、鸣唱次数、距离声源最近距离、停留时长等行为反应参数上均无显著差异; 春、秋季的白头鹎面对同样鸣唱型回放时的各行为反应参数也没有显著差异, 但受试个体在春季回放中对唱的个体数更多, 且存在鸣唱型匹配现象。该实验未能证明白头鹎同一种群曲目库中的两种鸣唱型存在功能上的差异, 但印证了春季白头鹎的领域性较秋季更强。本研究量化了同一种群白头鹎不同鸣唱型之间的声学特征差异以及各鸣唱型的季节差异, 探讨了白头鹎对不同鸣唱型的行为反应, 为理解鸟类鸣声通讯行为及鸣唱的功能提供了新的参考。

关键词: 白头鹎; 鸣唱型; 声学特征; 季节差异; 回放实验

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 06-828-15

Comparison of Different Song Types in a Population of Light-Vented Bulbuls With Song Playback Experiments

LIN Qiao-Han LIU Yuan YANG Xiao-Jing* ZHANG Kun ZHAO Shi-Dong

School of Environmental Studies, China University of Geosciences, Wuhan 430078, China

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31000964);

* 通讯作者, E-mail: jogxoyang@cug.edu.cn;

第一作者介绍 林峤涵, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类鸣声行为生态; E-mail: sarah_linqiaohan@126.com。

收稿日期: 2024-01-15, 修回日期: 2024-06-02 DOI: 10.13859/j.cjz.202424017

Abstract: [Objectives] A songbird may sing different songs while defending territory and attracting mates. Research shows that bird songs may have functional variation within one's song repertoire. Light-vented Bulbul *Pycnonotus sinensis*, a common songbird resident in Wuhan, China, can sing 1 - 3 song types individually. Do different song types of Light-vented Bulbul have any functional differences? Do the birds change song type use between breeding season and non-breeding season? To answer these questions, we recorded songs from a Light-vented Bulbul population and explored the functional variations between the two song types (named type A and type B) which comprise the song repertoire of this bulbul population through song parameter comparisons and playback experiments. **[Methods]** From March to June, and October to November 2022, we recorded 1 007 songs from 15 Light-vented Bulbul territories in the campus area of China University of Geosciences, Wuhan, China. Song parameters of each song type in spring (breeding season) and in autumn (non-breeding season) were measured and compared between song types and between seasons using Wilcoxon signed-rank test. Then from April to June, and September to October 2023, we did playback experiments in the area of campus and nearby, including 18 playbacks in spring, of which 10 were for group A (song type A as playback stimuli) and 8 for group B (song type B as playback stimuli), and 11 playbacks in autumn, in which 5 for group A and 6 for group B. Behavioural parameters (number of flights, minimum distance to the speaker, time spent staying within 10 m to the speaker, number of responding songs) were measured for each playback and were compared between groups using Mann-Whitney test to explore the potential functional difference between song types, and using the Wilcoxon signed-rank test to explore the difference between seasons. **[Results]** Song parameters of 391 type A songs and 279 type B songs from 15 territories recorded in spring were compared and the results suggested that there were significant differences between song types in the following song parameters: peak frequency ($P < 0.001$), song duration ($P = 0.008$), peak time relative ($P = 0.022$), number of syllables per song ($P = 0.020$), number of syllable types per song ($P < 0.001$), energy ($P = 0.042$) (Table 1). Song type B has a longer song duration, more syllables, and more syllable types per song. Light-vented Bulbuls expend more energy to produce a type B song than a type A song. Songs recorded in autumn were also compared with those recorded in spring from the same territories. The results suggested the percentage of song types varies between seasons. The percentage of type A song was $52\% \pm 8\%$ in spring and $62\% \pm 8\%$ in autumn, while the percentage of type B song was $48\% \pm 8\%$ in spring and $38\% \pm 8\%$ in autumn (Fig. 3). Light-vented Bulbuls increased the use of type A song in autumn, with less usage of type B songs. Besides, the song parameters of each song type vary between seasons. Parameters with significant differences between seasons also differ between song types (Table 2). However, there were no significant differences in all responding behavioural parameters of the playback experiments in either spring or autumn between group A and group B ($P > 0.05$) (Table 3). Comparisons on responding behaviour parameters of Light-vented Bulbuls to the same song type playback also show no significant difference between seasons ($P > 0.05$) (Table 3). During spring playback, more Light-vented Bulbul individuals sang while responding and sang more songs with song type matching the playback songs than in autumn (Fig. 3). **[Conclusion]** It is speculated that the change in proportion of song type use between seasons may be the consequence of different singing energy allocation strategies of Light-vented Bulbuls during the breeding season and non-breeding season. Although there were significant differences in song parameters between the two song types in the repertoire of a certain Light-vented Bulbul population, no functional variations between

song types were detected in this study with song playback experiments. The song-type matching during spring playbacks may be a signal of aggressive intention and Light-vented Bulbuls become less territorial during non-breeding season. This study quantified the differences in acoustic characteristics between different song types and between seasons in a population of Light-vented Bulbuls and discussed the potential functional variations between song types, which provided a new reference for understanding the communication behaviour of songbirds.

Key words: *Pycnonotus sinensis*; Song type; Song parameter; Seasonal variation; Playback experiment

鸟类的鸣唱 (song) 具有保卫领地、吸引配偶等功能(雷富民等 2003, Marler et al. 2004, Catchpole et al. 2008, 肖华等 2009, Kroodsmas 2020)。大多数雀形目鸣禽能够产生不止一种鸣唱, 形成一个由几种鸣唱型 (song type) 组成的曲目 (repertoire) (Catchpole et al. 2008)。鸟类曲目中的不同鸣唱可能具有不同的行为意义 (Catchpole et al. 1989)。在某些鸣唱型数量较少 (2~8 种鸣唱型) 的鸟类中, 不同的鸣唱可能引起其他个体不同的行为反应, 某些特定的鸣唱型可能表达了同性之间的攻击、异性间的配对、一个鸣唱回合的开始或结束等不同的信息。例如 Payne (1979) 通过行为学实验探讨了靛蓝维达鸟 (*Vidua chalybeate*) 鸣唱型的功能, 发现有特定的鸣唱型代表了种内攻击信号, 而雄鸟鸣唱回合的起始往往也只采用某几种鸣唱型。Lein (1978) 研究了栗胁林莺 (*Setophaga pensylvanica*) 种群内的 5 个共享鸣唱型, 发现当雄鸟处于其领域中心区域时通常产生其中 2 种鸣唱型, 位于领域边缘时产生另外 2 种, 当其领域受到干扰时则产生最后 1 种鸣唱。

白头鹎 (*Pycnonotus sinensis*) 是一种小型雀形目鸣禽, 其成年雄性个体在繁殖期通过鸣唱来宣誓领地和吸引配偶 (姜仕仁等 1996a, 丁平等 2005, 杨晓菁等 2008, 刘小如等 2010, Xing et al. 2013), 在非繁殖期也会产生少量鸣唱用于应对种内生存资源竞争 (张坤等 2023)。白头鹎每只个体可能产生 1~3 种鸣唱型, 单只个体能够鸣唱 4~14 种音节 (杨晓菁等 2008)。白头鹎鸣唱具有地理变异现象, 不同地理种群之间鸣唱型不尽相同 (姜仕仁等 1996b), 有

研究表明, 仅在 2.5 km 的地理尺度上就可能产生完全不同的鸣唱共享群体 (杨晓菁等 2008)。白头鹎的鸣唱行为会在季节间产生差异, 春季白头鹎的单位时间鸣唱输出量更大, 鸣唱行为更活跃, (张坤等 2023)。对白头鹎鸣唱的研究主要集中在其鸣声的地理变异 (姜仕仁等 1996b, 丁平等 2005, 杨晓菁等 2008, 李翔 2022), 此外也有揭示其种群扩散过程 (Xing et al. 2013, 付昌健 2022)、环境噪声影响 (韩轶才等 2004) 等, 对于其不同鸣唱型之间的比较研究较少, 且在研究中通常不会对种群内的不同鸣唱型做区分讨论。白头鹎的不同鸣唱型是否具有不同的行为意义? 鸟类在不同鸣唱型的选择使用上是否存在差异? 本研究通过采集录音与回放实验, 量化了同一区域内白头鹎不同鸣唱型之间的声学特征差异以及各鸣唱型的季节差异, 探讨了白头鹎对不同鸣唱型的行为反应, 为理解鸟类鸣声通讯行为及鸣唱的功能提供了新的参考。

1 研究方法

1.1 录音时间、地点和方法

本研究中白头鹎的鸣唱录音采集于 2022 年 3~6 月和 10 及 11 月, 录音工作于天气晴好无风时每日 6:00~10:00 时之间进行, 采集地点为中国地质大学 (武汉) 未来城校区内。录音前通过白头鹎的自发鸣唱确定其栖息位置, 选择单独活动或繁殖期成对活动的个体, 录音直到个体飞走或停止鸣唱为止, 每次录音结束后口述记录录音时间地点。录音过程中会持续对个体进行观察, 以确保一段录音文件仅来自

同一个体。

全年共进行春季 15 次及秋季 7 次录音工作，每次录音均覆盖研究区内各白头鹎活动领域。白头鹎雄鸟具有领域性，且繁殖期内一般不变更其占据的领域。研究过程中对不同领域白头鹎均进行过多次重复观察和录音，可确定各领域的独立存在，个体不存在重复。前期工作证明白头鹎在秋季也仍存在一定的领域性（张坤等 2023），因此本研究根据其占据的领域区分不同的白头鹎雄性个体。选取录音次数达到 2 次以上的领域内个体进行研究，共获得研究区域内 15 个不同领域内白头鹎个体的 1 007 句鸣唱，春季采集了 15 个体的 668 句（每只个体 23 ~ 85 句）、秋季 13 个体 339 句（每只个体 10 ~ 97 句），其中有 11 个领域内白头鹎个体的鸣唱于春、秋两季均有记录（图 1）。

录音时所使用的观察设备为 Bosma 8 × 42 mm 双筒望远镜、Canon 60D 单反相机，录音设备为 ZOOM H4 便携式数字录音机并配以 Sennheiser ME66 强指向话筒。录音时录音者距离目标白头鹎个体直线距离约 5 ~ 15 m，录音过程中始终将强指向话筒对准目标个体方向。录音文件格式为波形（WAV）格式，采样率（sampling rate）44.1 kHz、采样精度（sample size）16 bits。

1.2 鸣唱测量方法

1.2.1 术语定义 对所采集的白头鹎鸣唱录音进行定性和定量分析时所使用的音节、鸣唱、鸣唱型等鸣声术语的定义及划分参考杨晓菁等（2008）和张坤等（2023）。

音节（syllable）：一个或几个音素（element/note，声谱图上一段连续的印迹，鸣唱的最基本结构）总是以相同的顺序或特定的模式共同出现在鸣唱中，这样的音素或音素组合构成一个音节（Martin 1977, Catchpole et al. 2008）。

鸣唱：由音节组成，指的是作为一个单位而被唱出的一系列音节（Baker 1996, 2000, Catchpole et al. 2008）。特定的音节总是以特定的顺序或模式出现，就会表现为不同的鸣唱型。

鸟类在鸣唱时会连续发出多个唱，构成一个鸣唱回合（bout），停歇一段时间后再进行下一个回合的鸣唱（Catchpole et al. 2008）。

曲目：每只个体所具有的全部音节类型（syllable type）或鸣唱型，分别叫做音节曲目（syllable repertoire）和鸣唱曲目（song repertoire）。音节或鸣唱型的类型数越多则相应的曲目越大（Catchpole et al. 2008）。

1.2.2 音节和鸣唱的划分 白头鹎的鸣唱由多个音节组成，而音节由一个或多个音素构成。多个音素总是以特定的方式共同出现，也即以音素复合体的方式来构成音节。音节与音节之间一般具有较明显的时间间断，较之音素之间在时间上有更长的间隔。本文采用 Tracy 等（1999）对音节间隔的划分标准，相邻音素间隔小于 0.02 s 的视为一个音节，相邻间隔在 0.10 s 以上的视作不同音节。对于间隔在 0.02 ~ 0.10 s 之间的音素，视以下情况而定：假如音素复合体中的每个音素在其他鸣唱或其他个体中单独出现过，那么这些音素应被视为不同的音节；假如没有，则该音素复合体被视作一个音节（Baker et al. 2000）。由于很多音素并不独立出现于白头鹎的鸣唱中，而是多以复合体的形式存在，因此本文以音节作为白头鹎鸣唱的基本组成单位。

对全部录音样本的声谱图进行目测，通过比较各音节的形状、组成及其在频率和时间量度上的分布来区分音节类型。不同音节类型之间的差异应是显著和不连续的。如果变异是连续性的，视为同一个音节类型，否则视为不同的音节类型（杨晓菁等 2008，张坤等 2023）。

相邻鸣唱间的时间间隔应大于音节间的，一般相邻两个鸣唱的时间间隔应在 1 s 以上，否则属于同一个鸣唱（Tu et al. 2004）。根据各个鸣唱不同的音节组成及音节排列顺序，采用 75% 原则（Tracy et al. 1999, Baker et al. 2000），即两个鸣唱间共享 75% 以上音节类型且共享的音节顺序相同的视为同种鸣唱型。由不同基本鸣唱型组合而成的杂合型不视为单独的鸣唱型（杨

晓菁等 2008, Xing et al. 2013, 张坤等 2023)。

1.2.3 鸣唱的测量方法 使用声学分析软件 Raven Pro 1.6.1 (Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology) 将白头鹎鸣唱录音文件转换为声谱图 (spectrograms)。声谱图参数设置为: 窗口类型 Hann, 窗口大小 1 024 samples, 重叠率 (overlap) 50%。在声谱图窗口中选定要测量的鸣唱, 通过比较音节的类型、排列及其在频率和时间量度上的分布来区分不同的鸣唱型。按照以上划分方法分析所有录音, 对每个鸣唱的音节数及音节类型数进行统计, 并获得采集到的每个白头鹎个体的全部鸣唱型。以白头鹎的单个鸣唱为基本测量单位, 测量以下参数: 1) 频率参数: 最高频率 (maximum frequency)、最低频率 (minimum frequency)、频率范围 (frequency range)、峰频率 (peak frequency); 2) 时间参数: 鸣唱持续时间 (song duration)、鸣唱间隔 (between-song interval)、峰频率相对时间 (peak time relative, 每个鸣唱中峰频率出现的相对时间位置); 3) 能量参数: 能量 (energy)、振幅有效值 (filtered RMS amplitude), 能量指的是所测量鸣唱的总能量, 单位为分贝 (dB)。振幅有效值是鸣唱波形中振幅的均方根, 本研究采用的是经过滤后仅保留每个鸣唱频率范围内的振幅有效值; 4) 质量性状参数: 鸣唱音节数 (No. syllables per song)、鸣唱音节类型数 (No. syllable types per song)。此外还计算了鸣唱型占比 (percentage of songtype), 即一段录音中某一鸣唱型出现次数占鸣唱总个数的比例。测量白头鹎鸣唱的能量参数时, 选取背景噪声较少、鸣唱型数量大于一种且录音过程中与鸣唱个体距离不变的录音文件, 测量同一个体的同一段录音中不同鸣唱型的数值。

各鸣唱参数的测量具体操作如下: 在 Raven Pro 1.6.1 软件所生成的录音文件声谱图窗口中利用程序自带指针框定一个鸣唱, 使选择框的上下左右四个边框对准该鸣唱声谱图的相应各边界, 通过软件即可自动获取设置好的

上述频率、时间和能量各鸣唱参数。鸣唱音节数和鸣唱音节类型数这两个质量性状参数则需要人工逐个统计并记录。

1.3 回放实验方法

回放的所有音频文件素材取自 2022 年 4~6 月和 2023 年 4 及 5 月录制于中国地质大学(武汉)未来城校区内的雄性白头鹎自然鸣唱录音, 利用 Raven Pro 1.6.1 和 Audacity 2.3.1 (Audacity Team) 软件挑选每个录音中质量高的连续的 3 个相同鸣唱型的自然鸣唱, 先进行降噪处理, 再把每段鸣唱音频重复若干次达到总时长 5 min, 并将音量统一调至最大, 即制成一个回放音频文件。校园区域内白头鹎鸣唱曲目仅含两种鸣唱型, 分别将其命名为 A 鸣唱型与 B 鸣唱型, 每个回放文件内仅含有 A 或者 B 其中一种鸣唱型, 制作回放文件录音的来源个体不重复。为消除系统误差, 选取研究区内黄眉柳莺 (*Phylloscopus inornatus*) 的自然鸣唱录音制作回放音频文件作为对照组, 回放文件制作方法同上。

本实验分别于春和秋两季进行了分组回放, 春季实验时间为 2023 年 4~6 月, 秋季实验时间为 9 和 10 月。回放实验于天气晴好无风时日的 6:00~11:00 时之间进行, 实验地点为中国地质大学(武汉)未来城校区。每个季节的实验均分为两组, 分别是 A 鸣唱型回放组(以下简称 A 组)和 B 鸣唱型回放组(以下简称 B 组), 对受试个体随机播放仅含 A 或 B 鸣唱型的录音文件, 进行 A 鸣唱型回放实验的个体为 A 组, B 鸣唱型回放实验的为 B 组。为避免假重复现象, 对每个受试个体仅使用一个回放音频文件, 回放文件不重复使用。回放时确保邻近领域的个体不会干扰本次回放, 相邻领域的回放日期相差 2 日以上, 受试个体的领域与音频来源个体的领域不重合且不相邻。若在回放过程中有其他白头鹎个体进入实验范围或者周边环境噪声过大影响实验准确性, 则该实验无效, 放弃该实验个体。春季实验共获得 18 个白头鹎个体的有效实验数据, 包括 A 组 10 个和

B 组 8 个；秋季实验共获得 11 个白头鹎个体的有效实验数据，其中 A 组 5 个、B 组 6 个。回放实验的受试个体与 2022 年采集录音的个体领域不完全重合，春、秋季回放实验有 10 个领域重合（图 1）。

结合白头鹎习性并参考相关鸣声回放实验的研究（Osiejuk et al. 2007, Sandoval 2011, 柯雯丹等 2015, Peixoto et al. 2021），本研究确定了 10 项定量行为反应指标来衡量受试个体对回放音频的反应，其中包括 1) 首次靠近声源延迟时长；2) 首次鸣唱延迟时长；3) 回放中飞行次数；4) 回放后 5 min 内飞行次数；5) 回放中鸣唱次数；6) 回放后 5 min 内鸣唱次数；7) 回放中距声源最近距离；8) 回放后 5 min 内距声源最近距离；9) 回放中在距声源 10 m 范围内停留时长；10) 回放后 5 min 内在距声源 10 m 范围内停留时长。

回放实验步骤如下：首先定位研究区某一领域内鸣唱个体，一名实验人员使用定向话筒记录其自然鸣唱，另一实验人员将播放器朝向

受试个体悬挂于距离受试个体约 10 ~ 20 m 的小乔木树枝上，播放器距离地面高度约 1.5 ~ 2.0 m，待其结束自然鸣唱至少 1 min 后对受试个体播放回放音频。回放过程中，一名实验员持续进行录音，定向话筒指向受试个体并与播放器保持一定角度，以便在声谱图中更好地区分回放音频和受试个体的鸣唱，两名实验人员分别从不同角度观察受试个体的行为反应，通过口述在录音中记录受试个体的行为反应。回放音频结束后继续录音并观察受试个体 5 min。随后使用激光测距仪或卷尺测量记录回放中和回放后受试个体各主要停栖点距声源的距离。室内分析时，实验人员根据录音记录综合整理数据，统计回放中和回放后的飞行次数、鸣唱次数、距离声源最近距离和停留时间等。

回放实验中使用的实验设备为 ZOOM H4 便携式数字录音机并配以 Sennheiser ME66 强指向话筒，BV210 无线蓝牙播放器，Thinrad T60C 激光测距仪，Bosma 8 × 42 mm 双筒望远镜，Canon 60D 单反相机。

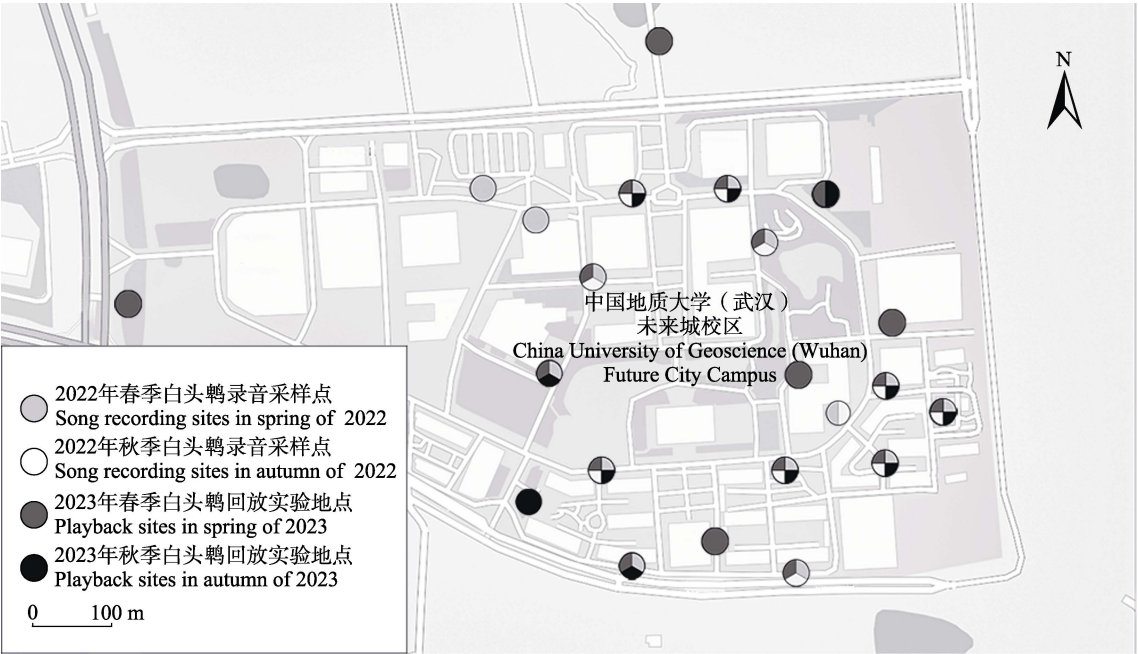


图 1 白头鹎录音采样与回放实验地点示意图

Fig. 1 Song recording and playback sites of *Pycnonotus sinensis*

1.4 数据统计方法

使用 IBM SPSS Statistics for Windows, version 22.0 (IBM Corp., Armonk, N.Y., USA) 进行数据统计。为检验研究区内白头鹎不同鸣唱型之间是否存在声学特征上的差异, 将白头鹎的各鸣唱参数按鸣唱型类别和季节分组计算个体均值, 对各项数据采用配对的非参数检验 (Wilcoxon signed-rank test) 进行组间比较。对能量参数进行统计时, 所比较的鸣唱必须来自同一段录音, 以保证录音音量不受录音距离的影响, 因此能量参数无法进行季节间的比较。

对白头鹎回放实验数据先采用多元方差分析 (multivariate analysis of variance, MANOVA) 对组间进行总体比较, 再采用独立样本非参数检验 (Mann-Whitney test) 对每一行为反应指标进行两两比较, 以此来验证不同鸣唱型的回放音频刺激对受试个体是否造成行为反应差异。在对春、秋季白头鹎行为反应进行对比时, 将行为反应指标按照回放文件进行配对比较 (Wilcoxon signed-rank test), 以验证受试个体对同一鸣唱型的行为反应会否在季节间产生差

异。所测量的各项鸣唱参数和行为反应数据以平均值 $\pm$ 标准差 (Mean $\pm$ SD) 表示。所有统计检验均选用精确选项 (exact) 的 P 值, 显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 校园内白头鹎曲目库与不同鸣唱型的鸣唱特征

研究区域内白头鹎鸣唱包含 2 种基本鸣唱型, 将其分别命名为 A 和 B 鸣唱型。其中, A 鸣唱型主要由 3 个音节组成 (图 2a), 大部分个体在鸣唱时会重复第 1 个音节 (图 2b) 或重复最后 2 个音节 (图 2c); B 鸣唱型由 5 个音节组成 (图 2d)。对 A、B 鸣唱型变异情况进行统计, A 鸣唱型中占比最高的变异形式为重复最后 2 音节, 占 A 鸣唱型总数的 31%; 其次为无重复音节的基本形式, 占 27%; 重复第 1 音节的形式占 23%; 研究所采集的每一个体 A 鸣唱型均具有上述 3 种变异形式, 各变异形式在春、秋季出现频率相近。B 鸣唱型的变异较少, 无变异

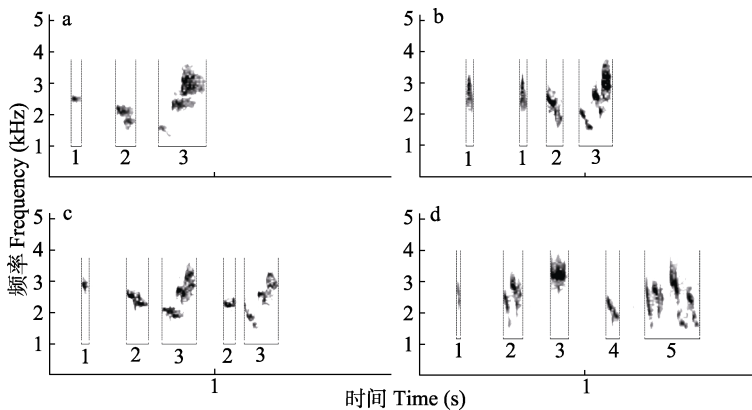


图 2 中国地质大学 (武汉) 未来城校区内白头鹎鸣唱声谱图

Fig. 2 Spectrograms of the song types of the studied *Pycnonotus sinensis* population

a. A 鸣唱型, 由 3 个不同类型的音节组成; b. 重复第 1 音节的 A 鸣唱型; c. 重复第 2、3 音节的 A 鸣唱型; d. B 鸣唱型, 由 5 个不同类型的音节组成。音节下方的数字表示音节类型排序; 图中鸣唱分别来自不同白头鹎个体。

a. Song type A, which consists of 3 different syllable types; b. Song type A with the 1st note repeated; c. Song type A with the 2nd and 3rd notes repeated; d. Song type B, which consists of 5 different syllable types. The number below the syllable indicates the sequence of syllable types; the songs are from different individuals.

的形式占 B 鸣唱型总数的 89%，变异形式主要为音节数量减少，基本只见于秋季，且并不是所有个体都产生变异的 B 鸣唱型。

春季采集的 15 只白头鹎均具有 A、B 两种鸣唱型，对同个体不同鸣唱型的各项声学参数进行配对比较，发现两种鸣唱型在峰频率（Wilcoxon signed rank test, $P < 0.001$ ）、鸣唱持续时间（ $P = 0.008$ ）、峰频率相对时间（ $P = 0.022$ ）、能量（ $P = 0.042$ ）、鸣唱音节数（ $P = 0.020$ ）、鸣唱音节类型数（ $P < 0.001$ ）上存在显著差异；而在振幅有效值（ $P = 0.054$ ）上呈现具有显著差异的趋势（表 1）。B 鸣唱型的峰频率更高、持续时间更长、音节数和音节类型数更多，峰频率所出现的相对时间较早，所包含的能量也更多。

2.2 白头鹎同一鸣唱型的春、秋季差异

2022 年有 11 个领域内的个体鸣唱于春、秋两季均有记录，首先对上述个体的鸣唱型数量进行统计，春季记录到该 11 个体均产生 A、B 两种鸣唱，获得 260 句 A 鸣唱型和 244 句 B 鸣唱型；秋季则记录到有 9 只个体产生 A 和 B 两种鸣唱、2 只个体仅产生 A 型鸣唱，获得 197

句 A 鸣唱型和 130 句 B 鸣唱型。对每个体每种鸣唱型出现的占比进行统计，A 鸣唱型春季的平均占比为 $52\% \pm 8\%$ （21% ~ 91%）、秋季为 $62\% \pm 8\%$ （29% ~ 100%），B 鸣唱型春季的占比为 $48\% \pm 8\%$ （9% ~ 79%）、秋季为 $38\% \pm 8\%$ （0% ~ 71%），可见这些白头鹎在春季使用 A、B 两种鸣唱型的频率相当，在秋季则更多使用 A 鸣唱型（图 3）。

将上述 11 个体的 A、B 鸣唱型分别进行季节间配对比较，发现同一个体的 A 鸣唱型在季节间存在最高频率（Wilcoxon signed rank test, $P = 0.014$ ）、频率范围（ $P = 0.042$ ）、峰频率（ $P = 0.014$ ）和峰频率相对时间（ $P = 0.002$ ）的显著差异；B 鸣唱型在季节间存在鸣唱最低频率（ $P = 0.004$ ）、峰频率（ $P = 0.004$ ）、鸣唱音节数（ $P = 0.008$ ）和鸣唱音节类型数（ $P = 0.008$ ）的显著差异（表 2）。

2.3 白头鹎不同鸣唱型的回放实验

春季回放实验过程中，A 组有 6 只个体产生警戒叫声，占 A 组个体数的 6/10；B 组有 6 只个体产生警戒叫声，占 B 组个体数的 6/8；所有受试个体均有靠近声源且进入声源周围

表 1 白头鹎 2 种鸣唱型各项鸣唱参数均值及其比较结果

Table 1 Comparisons of song characteristics between two song types of *Pycnonotus sinensis*

鸣唱参数 Song parameters	A 鸣唱型 Song type A (n = 15)		B 鸣唱型 Song type B (n = 15)		检验结果 Result	P 值 P-value
	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	范围 Range	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	范围 Range		
最高频率 Maximum frequency (kHz)	3.47 ± 0.19	2.94 - 3.70	3.57 ± 0.10	3.37 - 3.75	$Z_{14} = -1.874$	0.064
最低频率 Minimum frequency (kHz)	1.44 ± 0.09	1.30 - 1.63	1.44 ± 0.08	1.36 - 1.66	$Z_{14} = -0.057$	0.978
频率范围 Frequency range (kHz)	2.02 ± 0.18	1.57 - 2.28	2.13 ± 0.15	1.85 - 2.36	$Z_{14} = -1.477$	0.151
峰频率 Peak frequency (kHz)	2.80 ± 0.14	2.53 - 3.00	3.02 ± 0.13	2.74 - 3.25	$Z_{14} = -3.351$	< 0.001
鸣唱持续时间 Song duration (s)	1.18 ± 0.17	0.95 - 1.51	1.36 ± 0.16	1.10 - 1.61	$Z_{14} = -2.556$	0.008
鸣唱间隔 Between-song interval (s)	8.81 ± 3.37	3.97 - 15.97	11.59 ± 10.48	4.51 - 41.62	$Z_{14} = -0.682$	0.524
峰频率相对时间 Peak time relative (s)	0.59 ± 0.1	0.41 - 0.72	0.51 ± 0.07	0.40 - 0.67	$Z_{14} = -2.272$	0.022
鸣唱音节数 No. syllables per song	4.61 ± 0.65	3.69 - 6.00	5.14 ± 0.49	4.05 - 5.89	$Z_{14} = -2.291$	0.020
鸣唱音节类型数 No. syllable types per song	3.58 ± 0.52	2.84 - 4.43	5.10 ± 0.48	3.90 - 5.89	$Z_{14} = -3.408$	< 0.001
能量 Energy (dB)	87.40 ± 6.27	81.40 - 103.77	89.51 ± 6.25	81.60 - 103.92	$Z_{13} = -2.045$	0.042
振幅有效值 Filtered RMS amplitude	132.97 ± 165.35	44.54 - 621.33	143.32 ± 166.69	49.39 - 630.40	$Z_{13} = -1.956$	0.054

鸣唱能量参数的样本量为 14。The sample size for energy parameters is 14.

表 2 白头鹎各鸣唱型春、秋季鸣唱参数配对比较结果

Table 2 Pairwise comparisons of spring and autumn song characteristics within each song type of *Pycnonotus sinensis*

鸣唱参数 Song parameters	A 鸣唱型 Song type A (n = 11)		B 鸣唱型 Song type B (n = 9)	
	检验结果 Result	P 值 P-value	检验结果 Result	P 值 P-value
最高频率 Maximum frequency (kHz)	$Z_{10} = -2.401$	0.014	$Z_8 = -0.533$	0.652
最低频率 Minimum frequency (kHz)	$Z_{10} = -1.423$	0.175	$Z_8 = -2.666$	0.004
频率范围 Frequency range (kHz)	$Z_{10} = -2.045$	0.042	$Z_8 = -1.599$	0.129
峰频率 Peak frequency (kHz)	$Z_{10} = -2.401$	0.014	$Z_8 = -2.666$	0.004
鸣唱持续时间 Song duration (s)	$Z_{10} = -1.423$	0.175	$Z_8 = -1.007$	0.359
鸣唱间隔 Between-song interval (s)	$Z_{10} = -1.070$	0.322	$Z_8 = -0.178$	0.910
峰频率相对时间 Peak time relative (s)	$Z_{10} = -2.845$	0.002	$Z_8 = -0.889$	0.426
鸣唱音节数 No. syllables per song	$Z_{10} = -1.156$	0.278	$Z_8 = -2.547$	0.008
鸣唱音节类型数 No. syllable types per song	$Z_{10} = 0.889$	0.413	$Z_8 = -2.547$	0.008

季节间能量参数无法比较。The energy parameters between seasons were not compared.

10 m 范围的行为。对春季 A、B 两组回放实验的结果进行总体比较, 受试个体行为反应参数无明显差异 (Multivariate test, Pillai's Trace, $F_{17} = 0.957$, $P = 0.541$), 受试白头鹎的定量行为反应比较结果见表 3, 各行为反应指标也均不存在组间的显著差异 (Mann-Whitney test, $P > 0.05$)。

秋季回放实验过程中, A 组有 3 只个体产生警戒叫声, 占 A 组个体数的 3/5; B 组有 3 只个体产生警戒叫声, 占 B 组个体数的 3/6, 所有受试个体均有靠近声源且进入声源周围 10 m 范围的行为。对秋季 A、B 两组回放实验的结果进行总体比较, 受试个体行为反应参数无明显差异 (Multivariate test, Pillai's Trace, $F_{10} = 62.326$, $P = 0.096$), 受试白头鹎的各项定量行为反应指标也均不存在组间的显著差异 (Mann-Whitney test, $P > 0.05$) (表 3)。

春季和秋季回放实验的总体比较结果显示, A 组 (Multivariate test, Pillai's Trace, $F_{12} = 1.628$, $P = 0.379$) 和 B 组 (Multivariate test, Pillai's Trace, $F_{11} = 0.637$, $P = 0.744$) 白头鹎在季节间的行为反应无显著差异。将春、秋季回放实验行为反应指标按回放文件进行配对比较, A 组和 B 组受试白头鹎对同一鸣唱型回放的各项定量行为反应指标均不存在季节间的显

著差异 (Wilcoxon signed rank test, $P > 0.05$) (表 3)。

本实验春季受试个体的自然鸣唱均包含 A、B 两种鸣唱型。春季 A 组有 6 只个体在回放中发生对唱, 占 A 组个体数的 6/10; B 组有 7 只个体在回放中发生对唱, 占 B 组个体数的 7/8。A 组受试个体在回放对唱中使用更多的 A 鸣唱型, 6 个对唱个体均产生 A 鸣唱型, 回放中每只个体的 A 鸣唱型平均占比为 $94\% \pm 11\%$; B 组受试个体则在回放对唱中使用更多的 B 鸣唱型, 7 只对唱个体中有 6 只产生 B 鸣唱型, 回放中 B 鸣唱型平均占比为 $78\% \pm 20\%$ 。认为白头鹎在春季的回放对唱中存在鸣唱型匹配 (song type match) 现象 (图 3)。

秋季实验过程中仅有 4 只个体在回放中发生对唱, 其中 A 组 1 只, 占 A 组总个体数的 1/5; B 组 3 只, 占总个体数的 3/6。A 组对唱个体的回放中鸣唱型全部为 A 鸣唱型; B 组有 1 只对唱个体在回放中产生 B 鸣唱型, 该个体的 B 鸣唱型占比为 91%, 另 2 只个体在回放中仅产生 A 鸣唱型。结果显示, 白头鹎在秋季回放对唱中未表现出明显的鸣唱型匹配现象。

春、秋两季实验在播放对照组黄眉柳莺 ($n = 3$) 鸣唱回放音频时, 受试白头鹎均未产生靠近、警戒或鸣唱行为。

表 3 不同季节及鸣唱型回放实验中白头鹎的定量行为反应比较

Table 3 Comparisons of responding behavioural parameters of <i>Pycnonotus sinensis</i> to song type A and type B playbacks in different seasons									
反应指标 Responding behavioural parameter		春季 (A 组 vs. B 组) Spring (group A vs. group B) ($n_A = 10, n_B = 8$)		秋季 (A 组 vs. B 组) Autumn (group A vs. group B) ($n_A = 5, n_B = 6$)		A 回放组 (春季 vs. 秋季) Song playback group A (Spring vs. Autumn) ($n = 5$)		B 回放组 (春季 vs. 秋季) Song playback group B (Spring vs. Autumn) ($n = 6$)	
		检验结果 Result	P 值 P-value	检验结果 Result	P 值 P-value	检验结果 Result	P 值 P-value	检验结果 Result	P 值 P-value
首次靠近声源延迟时长 Latency to approach (s)		$Z_{17} = -0.711$	0.515	$Z_{10} = -1.155$	0.343	$Z_4 = -0.365$	0.875	$Z_5 = -0.365$	0.875
首次鸣唱延迟时长 Latency to sing (s)		$Z_{17} = -1.244$	0.237	$Z_{10} = -1.768$	0.114	$Z_4 = -1.069$	0.500	$Z_5 = -0.730$	0.625
回放中 During playback	飞行次数 Number of flights	$Z_{17} = -0.178$	0.878	$Z_{10} = -1.155$	0.343	$Z_4 = -1.095$	0.375	$Z_5 = 0.000$	1.000
	距声源最近距离 Minimum distance to the speaker (m)	$Z_{17} = -1.067$	0.304	$Z_{10} = -0.290$	0.829	$Z_4 = -0.368$	0.875	$Z_5 = -0.365$	0.875
	在距声源 10 m 范围内停留时长 Time spent staying within 10 m to the speaker (s)	$Z_{17} = -0.622$	0.573	$Z_{10} = -0.577$	0.686	$Z_4 = -0.365$	0.875	$Z_5 = -0.730$	0.625
	鸣唱次数 Number of songs	$Z_{17} = -0.899$	0.390	$Z_{10} = -1.692$	0.143	$Z_4 = -1.342$	0.500	$Z_5 = -0.184$	1.000
	飞行次数 Number of flights	$Z_{17} = -0.623$	0.557	$Z_{10} = -1.155$	0.343	$Z_4 = -1.604$	0.250	$Z_5 = -0.535$	0.750
回放后 5 min 内 During 5 min after playback	距声源最近距离 Minimum distance to the speaker (m)	$Z_{17} = -1.688$	0.101	$Z_{10} = 0.000$	1.000	$Z_4 = -1.473$	0.250	$Z_5 = -1.069$	0.500
	在距声源 10 m 范围内停留时长 Time spent staying within 10 m to the speaker (s)	$Z_{17} = -1.745$	0.086	$Z_{10} = -1.076$	0.371	$Z_4 = -0.447$	1.000	$Z_5 = -1.826$	0.125
	鸣唱次数 Number of songs	$Z_{17} = -1.252$	0.225	$Z_{10} = -2.033$	0.057	$Z_4 = -1.289$	0.375	$Z_5 = -1.826$	0.125

n_A 表示 A 鸣唱型回放组的受试个体数, n_B 表示 B 鸣唱型回放组的受试个体数。
 n_A indicates the number of individuals in playback group A, n_B indicates the number of individuals in playback group B.

3 讨论

3.1 白头鹎不同鸣唱型差异与曲目大小分析

本研究所采集的白头鹎鸣唱曲目均由 A、B 两种鸣唱型组成, 这 2 种鸣唱型在频率参数、时间参数、能量参数、质量性状参数中均存在显著差异。B 鸣唱型的峰频率、鸣唱持续时间、能量、鸣唱音节数、鸣唱音节类型数均显著高于 A 鸣唱型。同一种鸟类乃至同一个体可以通过不同的音节选择及组成方式产生具有显著声学特征差异的鸣唱。除此之外, A、B 鸣唱型发生变异的形式也不同: A 鸣唱型在音节数、音节类型数上存在较多的变异类型; 而 B 鸣唱

型则较为稳定、变化较少, 春季鸣唱通常只有固定的 5 个音节, 仅在秋季有少量音节数量减少现象。

本研究中白头鹎的曲目大小均为 2 种鸣唱型。鸟类的曲目大小指的是雄性鸟类所掌握的鸣唱型的数量, 不同鸟类的鸣唱曲目大小不同, 如环颈鸫 (*Turdus torquatus*) 为 2~4 种 (Ince et al. 1985)、欧亚大山雀 (*Parus major*) 为 2~8 种 (Krebs et al. 1978)、白腹蓝鹟 (*Cyanoptila cyanomelana*) 为 200 种左右 (王立刚等 2012)、新疆歌鸫 (*Luscinia megarhynchos*) 为 100~300 种 (Todt 1971), 褐弯嘴嘲鸫 (*Toxostoma rufum*) 的鸣唱曲目为 2 000 多种 (Kroodsma et al.

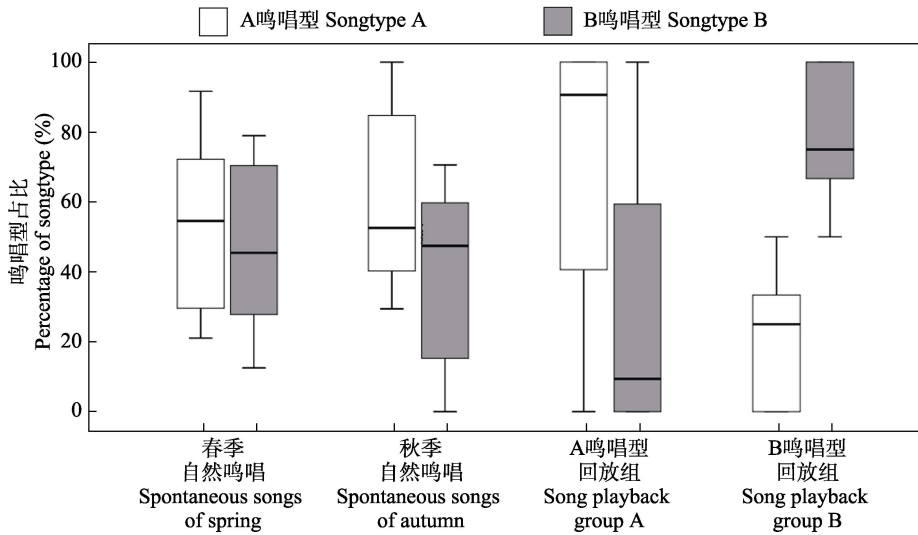


图3 白头鹎春、秋季自然鸣唱与春季回放对唱中 A、B 鸣唱型占比对比

Fig. 3 Comparisons of the percentages of song type A and B in spring and autumn spontaneous songs and in the responding songs during spring playbacks of *Pycnonotus sinensis*

秋季回放中对唱个体数量较少，无法绘制箱型图。

Due to the small sample size of responding individuals during autumn playback, the result cannot be plotted.

1977)。鸣禽可以按其掌握的曲目数量多少被分为大型曲目鸟类和小型曲目鸟类 (Krebs 1977)。白头鹎属于后者，其个体在产生鸣唱时通常将同一鸣唱型重复多次后才改换鸣唱型，即 AAABBBAAA 式的鸣唱回合 (杨晓菁等 2008)。

有些鸟类的鸣唱型会随着季节等因素而改变，如褐背鸫 (*T. grayi*) 种群的鸣唱曲目大小在一年内基本不变，组成曲目的鸣唱型却在同年的繁殖季与非繁殖季之间发生变化 (Vargas-Castro et al. 2012, 2015)。而本研究内白头鹎种群的鸣唱型并未随着季节的变化而改变或者消失，在 2022 年春季与秋季均存在 A、B 两种鸣唱型，仅两种鸣唱型各自的出现占比在季节间有一定波动。白头鹎这种在同区域内共享鸣唱型且保持相对稳定的行为有利于其领地的建立以及持续地对领地进行保护 (张坤等 2023)，这种现象的产生可能缘于鸣禽的鸣声学习行为 (Slater 1989, Lachlan et al. 2003，

2018)。另外，白头鹎作为武汉地区的留鸟并不会进行长距离或长时间的迁徙行为 (郑光美 2023)，相关研究表明，在留鸟或者短距离迁徙的种群中鸣唱型维持稳定的现象更为普遍 (Handley et al. 2005)。

3.2 白头鹎同一鸣唱型的季节差异与鸣唱型选择

白头鹎在春季面临性选择与领域竞争的双重压力，鸣唱行为出于争夺并维持领地、吸引配偶等多项目的，而秋季鸣唱主要用于应对领域与生存资源方面的竞争，相应的白头鹎在春季的鸣唱持续时间较秋季显著更长、春季鸣唱的音节数较秋季更多 (张坤等 2023)。本研究以鸣唱型为单位对白头鹎鸣唱进行季节对比，A 鸣唱型在秋季的最高频率高、频率范围大、峰频率高、鸣唱持续时间短，B 鸣唱型在秋季最低频率高、峰频率高、鸣唱音节数和音节类型数少。A、B 鸣唱型的季节间差异表现形式不同，其根本原因在于两种鸣唱型所包含的音

节类型不同，季节间音节数或音节类型数的变化造成了鸣唱参数出现不同的变化。

鸟类的鸣唱行为需要消耗能量（Read 1992, Oberweger et al. 2001, Gil et al. 2002）。与 A 鸣唱型相比，B 鸣唱型的持续时间长、音节数和音节类型数更多，白头鹎产生 B 鸣唱型的耗时更长。有研究表明，鸟类鸣唱时间越长，其耗氧量和代谢率就越高，说明鸣唱所消耗的能量与鸣唱的时间有关（Ward et al. 2003）。此外，对 A、B 鸣唱型的能量参数比较结果也显示，B 鸣唱型的能量高于 A 鸣唱型，因此白头鹎产生 B 鸣唱型需要消耗相对较多的能量，这可能导致白头鹎在春季、秋季鸣唱时采取不同的能量分配策略。在非繁殖季节的秋季，白头鹎 B 鸣唱型的占比低于 A 鸣唱型，其减少 B 鸣唱型数量的行为有助于在秋季鸣唱时节省能量。

在此前关于白头鹎鸣唱季节差异的研究中，白头鹎鸣唱声学特征中的频率参数在春、秋季并无显著差异（张坤等 2023）；而本研究发现 A、B 鸣唱型的频率参数在春、秋季存在差异，两种鸣唱型之间出现差异的参数不尽相同，且鸣唱型的占比在季节之间也有变化。前人在讨论鸣唱季节差异时的样本包含来自不同年份、不同鸣唱型共享群体的多种类型鸣唱，这可能使得单个鸣唱型的季节差异无法被突显，各个鸣唱型之间或许存在不同形式、不同程度的季节差异。

3.3 白头鹎鸣唱型的功能与鸣唱型匹配现象

鸟类鸣唱的功能通常与宣示领域、吸引配偶有关，因此可以通过雄鸟之间的领域行为或者异性间性选择的结果来衡量鸣唱型的功能（Kroodsma 1976a, Krebs 1977, Leitão et al. 2006）。本研究中的白头鹎对 A、B 两种不同鸣唱型回放文件所表现出的行为反应无明显差异，证明 A、B 鸣唱型虽然存在声学参数差异，但鸣唱型之间几乎不存在功能区分，不同鸣唱型所表达的信息内容是相近的。

关于鸣禽鸣唱型功能存在两种情况，有些

鸣禽的所有鸣唱型都能传递相同的信息，其曲目的功能更侧重于鸣唱型数量在种内竞争或性选择中的适应性意义（Kroodsma 1976a, Catchpole et al. 1989, Kroodsma 1990），比如欧亚大山雀某一种群内共享的数种鸣唱型之间没有明显的功能区别，但个体的鸣唱曲目可用于互相识别与领域竞争（Krebs 1978, McGregor et al. 1982）；小嘲鸫（*Mimus polyglottos*）雄鸟会产生多种不同类型的鸣唱型，这些鸣唱都被用于种内竞争和吸引配偶，拥有较大曲目的雄鸟可以占领质量更好的领地、更早与雌鸟配对（Howard 1974）。然而在某些鸟类中，不同的鸣唱可能引起其他个体不同的行为反应，某些特定的鸣唱型可能表达同性之间的攻击、异性间的配对、一个鸣唱回合的开始或结束等不同的信息，比如靛蓝维达鸟有特定的鸣唱型代表了种内攻击信号（Payne 1979），栗胁林莺（*Setophaga pensylvanica*）雄鸟会根据领域受侵扰的程度而使用不同的鸣唱型来驱赶入侵者（Lein 1978）。本研究的结果与上述两种情况中的前者一致，研究区域内白头鹎的两种鸣唱型不存在功能上的明显区别。

白头鹎的领域性会在季节间产生差异，秋季领域行为较春季更弱（赵世东 2022）、集群现象更明显（王玉军等 2012）。本研究季节间行为反应指标的对比结果显示，白头鹎在春季和秋季的对同一鸣唱型的回放实验在首次靠近声源延迟时长、首次鸣唱延迟时长、飞行次数、鸣唱次数、距离声源最近距离、停留时长等行为反应参数上均无显著差异，但不同季节中白头鹎的回放中对唱行为却产生了差别。本研究结果已证实白头鹎春季自然鸣唱中 A、B 鸣唱型的占比相近，但受试个体在春季回放实验中较多使用与回放文件相同的鸣唱型，回放中两种鸣唱型占比出现偏差的结果表明白头鹎在春季存在鸣唱型匹配的现象。白头鹎的鸣唱型匹配行为可能是一种表达攻击性的信号（Krebs et al. 1981, Vehrencamp 2001）。歌带鸫（*Melospiza melodia*）雄鸟在面对其种群内共享的鸣唱型

时, 会产生更多与当前回放的鸣唱型相同的鸣唱来应对, 而非产生种群内部共享的其他鸣唱 (Burt et al. 2001); 欧亚大山雀则会根据其他个体是否产生与之匹配的鸣唱而采取不同的领域行为 (Peake et al. 2005)。而在秋季的回放实验中, 产生对唱的个体数量较少, 实验结果也未表现出明显的鸣唱型匹配现象, 此外研究区域内秋季占有固定领域的白头鹎数量较春季也有所减少, 上述现象可能都是白头鹎的领域行为在秋季有所减弱的体现。

综上, 本研究区内白头鹎个体的不同鸣唱型之间存在声学特征差异, 但不同鸣唱型无法使白头鹎产生行为反应差异, A、B 鸣唱型并无明显的功能区分; 不同鸣唱型在春、秋季出现的占比差异可能是由白头鹎个体在繁殖季与非繁殖季间不同的鸣唱能量分配策略所导致。白头鹎利用鸣唱进行求偶或保卫领域时, 其鸣唱型匹配的现象可能代表某种攻击信号。白头鹎的不同鸣唱型在其种内竞争和吸引配偶的过程中如何发挥作用有待更深入的研究。

参 考 文 献

- Baker M C. 1996. Depauperate meme pool of vocal signals in an island population of singing honeyeaters. *Animal Behaviour*, 51(4): 853–858.
- Baker M C, Howard T M, Sweet P W. 2000. Microgeographic variation and sharing of the gargle vocalization and its component syllables in Black-capped Chickadee (*Aves, Paridae, Poecile atricapillus*) populations. *Ethology*, 106(9): 819–838.
- Burt J M, Campbell S E, Beecher M D. 2001. Song type matching as threat: a test using interactive playback. *Animal Behaviour*, 62(6): 1163–1170.
- Catchpole C, Leisler B. 1989. Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structures. *Behaviour*, 108: 125–138.
- Catchpole C K, Slater P J B. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gil D, Gahr M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(3): 133–141.
- Handley H G, Nelson D A. 2005. Ecological and phylogenetic effects on song sharing in songbirds. *Ethology*, 111(2): 221–238.
- Howard R D. 1974. The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution*, 28(3): 428–438.
- Ince S A, Slater P J B. 1985. Versatility and continuity in the songs of thrushes *Turdus* spp. *Ibis*, 127(3): 355–364.
- Krebs J R. 1977. The significance of song repertoires: the Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour*, 25: 475–478.
- Krebs J R, Ashcroft R, Webber M. 1978. Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature*, 271(5645): 539–542.
- Krebs J R, Ashcroft R, Van Orsdol K. 1981. Song matching in the Great Tit *Parus major* L. *Animal Behaviour*, 29(3): 918–923.
- Kroodsma D E. 1976a. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science*, 192(4239): 574–575.
- Kroodsma D E. 1976b. The effect of large song repertoires on neighbor “recognition” in male song sparrows. *The Condor*, 78(1): 97–99.
- Kroodsma D E. 1990. Using appropriate experimental designs for intended hypotheses in ‘song’ playbacks, with examples for testing effects of song repertoire sizes. *Animal Behaviour*, 40(6): 1138–1150.
- Kroodsma D E. 2020. Ecology of passerine song development // Kroodsma D E, Miller E H. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Kroodsma D E, Parker L D. 1977. Vocal virtuosity in the brown thrasher. *The Auk*, 94(4): 783–785.
- Lachlan R F, Ratmann O, Nowicki S. 2018. Cultural conformity generates extremely stable traditions in bird song. *Nature Communications*, 9(1): 2417–2419.
- Lachlan R F, Slater P J B. 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? *Animal Behaviour*, 65(5): 957–969.
- Lein M R. 1978. Song variation in a population of chestnut-sided warblers (*Dendroica pensylvanica*): its nature and suggested significance. *Canadian Journal of Zoology*, 56(6): 1266–1283.
- Leitão A, ten Cate C, Riebel K. 2006. Within-song complexity in a songbird is meaningful to both male and female receivers.

- Animal Behaviour, 71(6): 1289–1296.
- Marler P R, Slabbekoorn H. 2004. Nature's Music: the Science of Birdsong. California, San Diego: Elsevier Academic Press.
- Martin D J. 1977. Songs of the fox sparrow. I. structure of song and its comparison with song in other Emberizidae. The Condor, 79(2): 209–221.
- McGregor P K, Krebs J R. 1982. Song types in a population of great tits (*Parus major*): their distribution, abundance and acquisition by individuals. Behaviour, 79(2/4): 126–152.
- Oberweger K, Goller F. 2001. The metabolic cost of birdsong production. The Journal of Experimental Biology, 204(19): 3379–3388.
- Payne R B. 1979. Song structure, behaviour, and sequence of song types in a population of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. Animal Behaviour, 27: 997–1013.
- Peake T M, Matessi G, McGregor P K, et al. 2005. Song type matching, song type switching and eavesdropping in male great tits. Animal Behaviour, 69(5): 1063–1068.
- Peixoto L F, Paiva P C, Gonzaga L P. 2021. Song recordings and environmental factors affect the response rate of Tropical Screech-Owls to conspecific playback: the importance of carefully designed protocols. European Journal of Wildlife Research, 67(3): 46.
- Read A F, Weary D M. 1992. The evolution of bird song: comparative analyses. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 338(1284): 165–187.
- Sandoval L. 2011. Male-male vocal interactions in a territorial neotropical quail: which song characteristics predict a territorial male's response? Behaviour, 148(9/10): 1103–1120.
- Slater P J B. 1989. Bird song learning: causes and consequences. Ethology Ecology & Evolution, 1(1): 19–46.
- Todt D. 1971. Äquivalente und konvalente gesangliche Reaktionen einer extrem regelmäßig singenden Nachtigall (*Luscinia megarhynchos* L.). Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie, 71(3): 262–285.
- Tracy T T, Baker M C. 1999. Geographic variation in syllables of house finch songs. The Auk, 116(3): 666–676.
- Tu H W, Severinghaus L. 2004. Geographic variation of the highly complex Hwamei (*Garrulax canorus*) songs. Zoological Studies, 43: 629–640.
- Vargas-Castro L E, Sánchez N V, Barrantes G. 2012. Repertoire size and syllable sharing in the song of the clay-colored Thrush (*Turdus grayi*). Wilson Journal of Ornithology, 124(3): 446–453.
- Vargas-Castro L E, Sánchez N V, Barrantes G. 2015. Song plasticity over time and vocal learning in clay-colored thrushes. Animal Cognition, 18(5): 1113–1123.
- Vehrencamp S L. 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 268(1476): 1637–1642.
- Ward S, Speakman J R, Slater P J B. 2003. The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria*. Animal Behaviour, 66(5): 893–902.
- Xing X Y, Alström P, Yang X J, et al. 2013. Recent northward range expansion promotes song evolution in a passerine bird, the Light-vented Bulbul. Journal of Evolutionary Biology, 26(4): 867–877.
- 丁平, 姜仕仁. 2005. 杭州市区白头鹎鸣声的微地理差异. 动物学研究, 26(5): 453–459.
- 付昌健. 2022. 白头鹎南北方种群间鸣唱识别的回放研究. 哈尔滨: 东北林业大学硕士学位论文.
- 韩轶才, 姜仕仁, 丁平. 2004. 环境噪声对临安和阜阳两地白头鹎鸣声频率的影响. 动物学研究, 25(2): 122–126.
- 姜仕仁, 丁平, 施青松, 等. 1996b. 白头鹎方言的初步研究. 动物学报, 42(4): 361–367.
- 姜仕仁, 丁平, 诸葛阳, 等. 1996a. 白头鹎繁殖期鸣声行为的研究. 动物学报, 42(3): 253–259.
- 柯雯丹, 杨晓菁. 2015. 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. 动物学杂志, 50(1): 41–51.
- 雷富民, 王钢, 尹祚华. 2003. 鸟类鸣唱的复杂性和多样性. 动物分类学报, 28(1): 163–171.
- 李翔. 2022. 白头鹎鸣唱的量化地理差异性研究. 哈尔滨: 东北林业大学硕士学位论文.
- 刘小如, 丁宗苏, 方伟台, 等. 2010. 台湾鸟类志. 台北: “行政院”农业委员会林业局.
- 王立刚, 张栋, 胡兰众, 等. 2012. 白腹蓝鹡鸰鸣歌曲目分析. 吉林林业科技, 41(5): 31–34.
- 王玉军, 于炜, 鲁庆彬, 等. 2012. 白头鹎季节性集群行为动态研究. 四川动物, 31(3): 443–446.
- 肖华, 张雁云. 2009. 鸟类鸣声研究. 生物学通报, 44(3): 11–13.
- 杨晓菁, 雷富民. 2008. 白头鹎的鸣唱结构及其鸣唱微地理变异. 动物学报, 54(4): 630–639.

张坤, 杨晓菁, 赵世东, 等. 2023. 白头鹎鸣唱特征的季节差异分

析. 动物学杂志, 58(2): 161–172.

武汉: 中国地质大学(武汉)硕士学位论文.

析. 动物学杂志, 58(2): 161–172.

郑光美. 2023. 中国鸟类分类与分布名录. 4 版. 北京: 科学出版社,

赵世东. 2022. 白头鹎鸣声行为季节差异分析及其鸣唱回放实验.

248.

云南文山及保山发现东方鸻

Oriental Plover *Charadrius veredus* Found in Wenshan and Baoshan, Yunnan, China

2016 年 10 月 3 日, 在云南省文山壮族苗族自治州马关县马白镇马鞍山水库(104°26'22" E, 22°58'56" N, 海拔 1 458 m)的滩涂区域观察到 4 只鸻科水鸟, 经拍照后鉴定为东方鸻(*Charadrius veredus*), 均为亚成体。2020 年 11 月 3 日, 在云南省保山市隆阳区青华海国家湿地公园(99°13'03" E, 25°06'43" N, 海拔 1 606 m)发现并拍摄到 1 只鸻科鸟类。该鸟嘴短而黑色, 头顶和颈部淡黄褐色, 向下过渡至胸部为栗红色斑带, 下缘为黑色, 脸部白色, 上体灰褐色, 下体白色, 腿及跗跖橙黄色(图 1), 鉴定为东方鸻。经查阅相关文献(杨岚等 1995, 高正文等 2016, 刘阳等 2021, 约翰·马敬能 2022, 郑光美 2023), 确认东方鸻为云南省鸟类分布新记录种。由于两次观察记录均在秋季, 推断东方鸻在云南为迁徙过境鸟。由于缺乏更多的观察数据, 其居留状况有待进一步观测。

致谢 感谢董江天女士在鸟种鉴定上给予帮助。



图 1 东方鸻(张世红 2020 年摄于青华海)

Fig. 1 *Charadrius veredus* (Photo by ZHANG Shi-Hong at Qinghuahai in 2020)

黄木娇^① 段红莲^① 张世红^② 洪磊^③ 高歌^{①*} 罗旭^{④*}

① 云南高黎贡山国家级自然保护区保山管护局 保山 678000; ② 云南省保山市人民检察院 保山 678000;

③ 云南工商学院建筑工程学院 昆明 651700; ④ 西南林业大学生物多样性保护学院 昆明 650224

基金项目 2019 年第二批中央财政林业改革发展资金保山青华海国家湿地公园 2019 年湿地保护与恢复项目;

* 通讯作者, E-mail: 970033745@qq.com, luoxu@swfu.edu.cn;

第一作者介绍 黄木娇, 女, 硕士研究生; 研究方向: 野生动物与自然保护区管理; E-mail: 294935602@qq.com。

收稿日期: 2022-12-19, 修回日期: 2023-11-30 DOI: 10.13859/j.cjz.202422320