

# 白头鹎鸣唱特征的季节差异分析

张坤 杨晓菁\* 赵世东 林峤涵

中国地质大学(武汉)环境学院 武汉 430078

**摘要:** 许多动物的声通讯行为存在显著的季节变化,鸟类的鸣唱也是如此。雄鸟鸣唱具有宣告领域和吸引配偶的功能,在繁殖季节与非繁殖季节之间应存在一定差异,但差异如何?具体表现在哪些方面?这在很多鸟类中尚未可知。本研究以一种在秋季也有显著鸣唱行为的城市常见小型鸣禽——白头鹎(*Pycnonotus sinensis*)为研究对象,比较其在春季(繁殖季)与秋季(非繁殖季)的鸣唱差异,并分析可能的原因。于2020至2021连续两年的春、秋季分别在武汉地区各采集了27只和30只雄性白头鹎的鸣唱录音,共测量分析春季鸣唱372个,秋季鸣唱435个。对测得的各鸣唱参数数据进行季节间比较,结果显示,白头鹎的鸣唱持续时间和鸣唱音节数存在显著季节差异,春季鸣唱的持续时间较秋季更长,鸣唱音节数更多。鸣唱的频率、能量分布等其他声学参数,以及鸣唱型出现率(反映鸣唱曲目大小)均未表现出显著季节差异。白头鹎鸣唱的时程特征相对其他鸣声特征更具季节可塑性。此外,还发现同一采样点的白头鹎春、秋两季使用相同的鸣唱型。本研究结果表明,春季白头鹎的单位时间鸣唱输出量更大,鸣唱行为更活跃,这与繁殖季节鸟类的领域性更强、为繁殖成功投入更多相一致。白头鹎在秋季仍需通过鸣唱对领地和食物等资源进行一定程度的守卫,其秋季鸣唱可能主要用于种内个体间的生存资源竞争。本研究为揭示鸟类鸣声通讯行为的季节变化规律以及鸟类鸣唱的功能提供了新的参考。

**关键词:** 鸣唱;白头鹎;季节差异

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2023)02-161-12

## Seasonal Variations in the Song Characteristics of Light-vented Bulbuls *Pycnonotus sinensis*

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

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

**Abstract: [Objectives]** There are significant seasonal variations in the acoustic communication of many animals, as does the bird song. Bird song that functions in mate attraction and territory defense should differ somewhat between the breeding and non-breeding seasons, but how? And in what specific ways? This is not yet known in many bird species. In this study, Light-vented Bulbuls *Pycnonotus sinensis*, a common urban

**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: jogxoyang@cug.edu.cn;

**第一作者介绍** 张坤,男,硕士研究生;研究方向:鸟类鸣声行为生态; E-mail: zhangkun1724@163.com。

收稿日期: 2022-08-08, 修回日期: 2022-11-29 DOI: 10.13859/j.cjz.202302001

songbird species, which also have significant singing behavior in autumn (non-breeding season), were focused on to examine the seasonal variations in their songs. **[Methods]** Song characteristics of Light-vented Bulbuls in spring (breeding season) and those in autumn were compared. Song recordings of 27 males in spring and 30 males in autumn were collected respectively from 2020 to 2021 in Wuhan, China (Fig. 1). 372 songs in spring and 435 songs in autumn were measured and analyzed. The following song parameters were measured and calculated for songs of each male (Fig. 2): 1) song parameters on frequency: maximum frequency, minimum frequency, frequency range, peak frequency; 2) song parameters on timing: song duration, between-song interval, song rate, peak time relative; 3) song parameters on energy distribution: aggregate entropy, average entropy; 4) song parameters on quality traits: number of syllables per song, number of syllable types per song and song type occurrence rate (number of song types / number of songs recorded per individual, equivalent to song repertoire). Multivariate analysis of variance (MANOVA) is used to compare the overall difference of all song parameters between season groups. If there is a significant difference, each song parameter is then compared separately between seasons (independent sample *t*-test). The song types shared by Light-vented Bulbuls in spring and in autumn were analyzed from spectrogram inspection. **[Results]** Results suggested that there were significant differences between breeding and non-breeding seasons in the following two song parameters of Light-vented Bulbuls: song duration and number of song syllables per song (both  $P < 0.01$ ) (Table 1). Song durations of Light-vented Bulbuls in spring are significantly longer, and the numbers of syllables per song in spring are also significantly more than those in autumn, while song parameters on frequency, energy distribution and song type occurrence rate did not show significant differences between seasons (all  $P > 0.05$ ) (Table 1). Light-vented Bulbuls in the same recording site were found to share song types across seasons (Fig. 3). **[Conclusion]** In summary, this study suggested that only the song timing characteristics (song duration) and syllable numbers per song of Light-vented Bulbuls show significant seasonal plasticity. Light-vented Bulbuls' longer songs in spring with more syllables indicated their song output in spring is more than that in autumn, reflecting the song behavior in spring is more active, which is consistent with the fact that birds invest more energy for breeding success during breeding season than in non-breeding season. It is speculated that Light-vented Bulbuls still need to defend territories and food resources through singing in autumn and their autumn songs are believed to mainly function in intraspecific competition. This study provides further evidence for understanding the seasonal variations and the function of bird song.

**Key words:** Bird song; *Pycnonotus sinensis*; Seasonal variation

鸣声是鸟类主要的通讯方式之一，具有联络、报警、求偶以及守卫领域等多种功能 (Marler et al. 2004, Catchpole et al. 2008, 肖华等 2009)。鸟类中鸣禽的鸣声可以分为简单的鸣叫 (call) 和复杂婉转的鸣唱 (song)。鸣叫是雌雄个体在全年均会发出的较短且相对简单的鸣声，主要用于相互联络或者警戒等；鸣唱则大多是由雄鸟在繁殖期内发出的较长且相对较复

杂的鸣声。雄性的鸣唱在鸟类繁殖过程中具有极其重要的作用，具有吸引配偶和防卫领域这两大主要功能，是鸟类非常重要的行为特征 (Kroodsma et al. 1996, 雷富民等 2003, Marler et al. 2004, Catchpole et al. 2008, 肖华等 2009)。

鸟类的繁殖行为具有明显的季节性，多集中于春季，因此在繁殖过程中具有重要作用的鸣唱也会表现出相应的季节变化。目前很多研

究关注在繁殖季的不同时期, 随着繁殖状态的发展, 鸟类的鸣唱会发生相应变化(Lampe et al. 1987, Espmark et al. 1993, Merilä et al. 1994, Vehrencamp et al. 2013)。例如, 白眉歌鸫(*Turdus iliacus*)的鸣唱速率会随着产卵的开始而显著下降, 其鸣唱的持续时间也会随之显著缩短(Lampe et al. 1987); 斑苇鹪鹩(*Thryophilus pleurostictus*)鸣唱的音节速率则随着繁殖过程的逐渐推进而加快(Vehrencamp et al. 2013)。

大部分鸟类仅在繁殖季进行鸣唱, 但也有一些鸟类在非繁殖季依然具有频繁的鸣唱(Gahr 2020)。与仅关注繁殖季鸟类鸣唱的研究相比, 对鸟类非繁殖季鸣唱的研究相对较少, 其中相当一部分是通过室内笼养观察和实验探究鸟类鸣唱季节性变化的生理学、神经生物学机制, 包括鸟类激素水平以及相关神经控制核团对于鸣唱变化的影响(Gahr 2020)。例如歌带鹀(*Melospiza melodia*)繁殖季的鸣唱较非繁殖季结构更加稳定, 非繁殖季的鸣唱变异相对较大, 这是因为歌带鹀繁殖季的睾酮水平比非繁殖季高, 鸣唱控制核团体积也较大(Smith et al. 1997)。紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)在繁殖季的鸣唱持续时间比非繁殖季更长, 这与其繁殖季下丘脑中内侧视前核的体积更大有关(Riters et al. 2000, Alger et al. 2016)。

相比上述生物学机制的探索, 对鸟类非繁殖季自然鸣唱的野外观察研究更加匮乏。若要从行为学角度解释鸣唱季节性变化的生态学意义, 直接通过野外观察记录获取证据, 比较分析鸟类繁殖季与非繁殖季的自然鸣唱差异显然更为重要。有研究发现, 稀树草鹀(*Passerculus sandwichensis*)繁殖季的鸣唱相对于非繁殖季更频繁, 鸣唱输出量更大。其雄鸟的鸣唱输出量在每年4月底至5月初刚到达繁殖地时达到峰值, 而最低水平则出现在准备迁徙到越冬地之前(Moran et al. 2019), 表明鸣唱主要与繁殖活动有关。另有研究发现, 鸟类鸣唱的部分特征参数会发生季节性变化, 如雄性棕顶王森莺(*Basileuterus rufifrons*)在其整个繁殖季的

鸣唱持续时间较之于非繁殖季显著更长(Demko et al. 2019)。可能因为在野外非繁殖季依然具有显著鸣唱的鸟类物种并不多见, 目前国内外关于这一领域的研究资料十分有限(Keating et al. 2021)。故而仍有必要获取更多的鸟类物种非繁殖季自然鸣唱信息, 通过比较季节间的鸣唱特征差异, 分析其变化规律, 推测变化原因, 从而为揭示鸟类鸣唱在不同季节的生态功能提供新的证据。

白头鹎(*Pycnonotus sinensis*)是广布于我国南方的一种小型鸣禽, 隶属鸟纲雀形目(Passeriformes)鹎科(Pycnonotidae)鹎属(郑光美 2017)。近几十年来, 伴随全球气候变化, 白头鹎的分布范围开始向北扩张, 目前发现白头鹎已扩散至我国东北(辽宁沈阳)等地区(雷富民等 2002, 李东来等 2013, 刘阳等 2021)。白头鹎常活动于村庄及城市的公园和绿地中, 在武汉市区及周边地区极为常见(杨晓菁等 2008)。白头鹎鸣声行为显著, 其鸣唱清脆响亮, 易于采集。白头鹎的鸣声类型丰富, 包括几种不同类型的单音节叫声和更复杂、更具音乐性的多音节鸣唱。其叫声和鸣唱差别显著, 易于区分(姜仕仁等 1996a, Fishpool et al. 2005)。目前关于白头鹎鸣声的研究报道多集中于其鸣唱的地理变异及噪声影响等方面(姜仕仁等 1996b, 丁平等 2005, 韩轶才等 2004, 杨晓菁等 2008, Xing et al. 2013)。

白头鹎繁殖季集中在每年的3月下旬至7月底, 其繁殖季的鸣唱行为极为显著(姜仕仁等 1996a, 杨晓菁等 2008, 本研究前期观察)。通过在武汉地区的观察发现, 白头鹎在非繁殖季(每年9月底至11月中旬)也有频繁的鸣唱。白头鹎秋季鸣唱与其繁殖季节的鸣唱是否完全一样? 如果有差异, 具体表现在哪些方面? 这些都尚未可知。因此, 本研究以武汉地区白头鹎种群为研究对象, 采集白头鹎春(繁殖季)、秋季(非繁殖季)的自然鸣唱, 试图比较白头鹎不同季节的鸣唱特征, 探究白头鹎鸣唱的季节差异, 并推测其产生原因, 进而探讨白头鹎

非繁殖季鸣唱的功能，为研究鸟类鸣声通讯行为  
的季节变化规律提供新的参考。

### 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 2020  
至 2021 年的春、秋两季，具体录音时间为 2020  
年 9 月底至 11 月初、2021 年 3 月下旬至 6 月  
中旬、2021 年 10 月初至 11 月初，于晴好天气  
的当日 6:00 ~ 11:00 时之间进行。采集地点主  
要集中于武汉市内长江以南的城区及近郊，包  
括区域内公园、风景区、公路边绿化带、部分  
居民小区、高校校园等（图 1）。共获得录音质

量较佳的 27 只白头鹎个体春季的 372 个鸣唱，  
全部采集于 2021 年春；30 只白头鹎个体秋季  
的 435 个鸣唱，其中，2020 年秋 17 只 234 个  
鸣唱，2021 年秋 13 只 201 个鸣唱。

鸣唱的白头鹎多立于小乔木的上层或顶  
端，或建筑物顶端。录音前通过白头鹎的自然  
鸣唱确定其栖息位置，并在地图上利用智能手  
机进行 GPS 定位。录音时均尽量选择单独活  
动的鸣唱个体。春季录音对象有成对活动的白  
头鹎，但通过持续观察可确定始终只是其中 1  
个体在鸣唱。结合野外观察和文献可以确定白  
头鹎在繁殖季仅雄鸟鸣唱，鸣叫则是雌、雄鸟  
全年均可发出（图 2，丁平等 2005，杨晓菁等

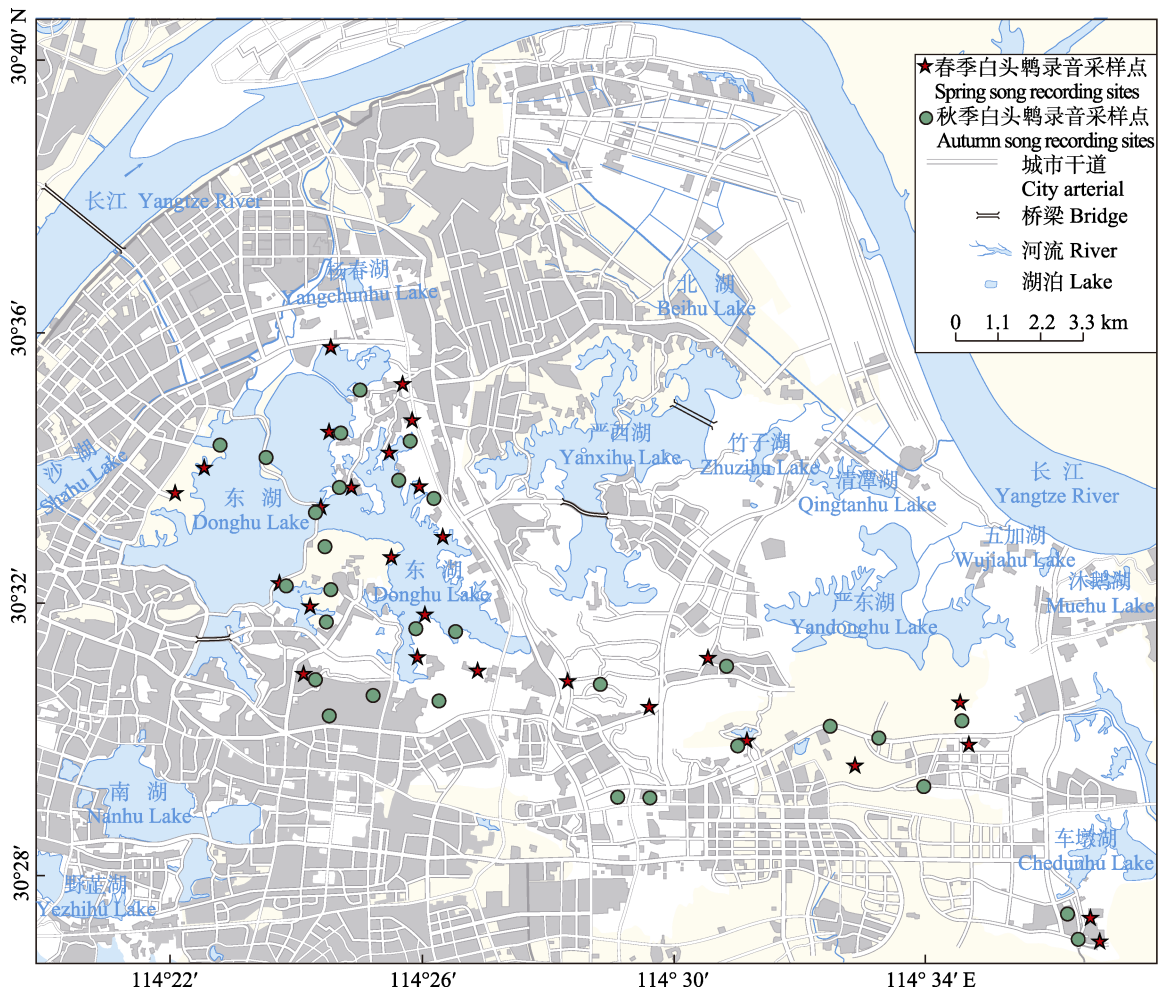


图 1 武汉白头鹎春、秋季鸣唱录音地点示意图

Fig. 1 Locations of spring and autumn song recording sites of *Pycnonotus sinensis* in Wuhan

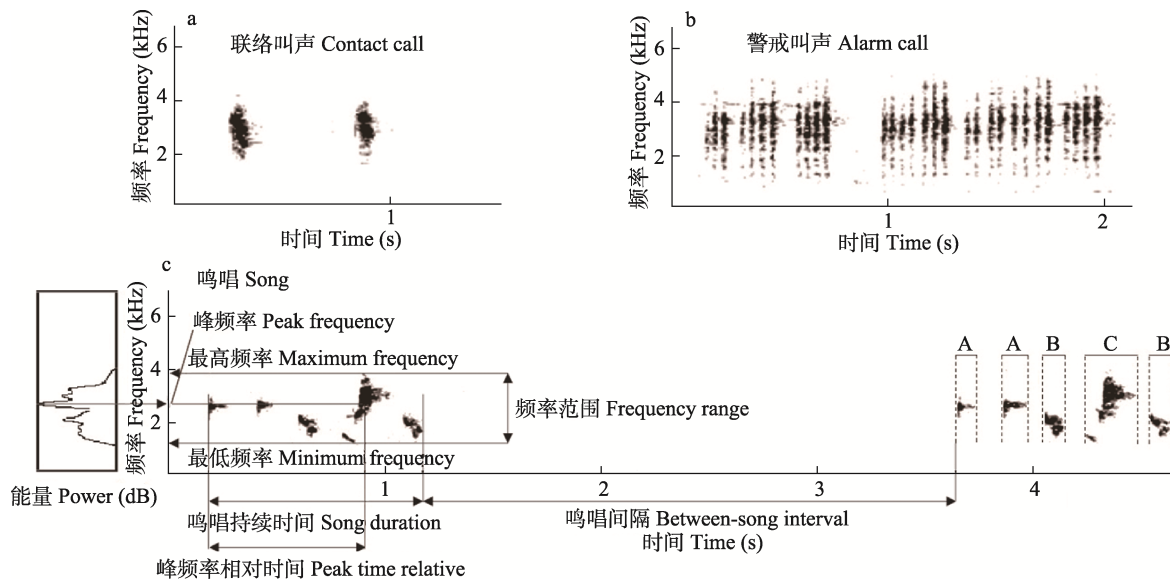


图 2 白头鹎三种不同类型鸣声的声谱图及其鸣唱测量参数示意图

Fig. 2 Spectrograms of three different vocalization types of *Pycnonotus sinensis* and diagram indicating the measurements of song parameters

a. 联络叫声, 可见 2 个单声的联络叫声; b. 一串连续的警戒叫声; c. 鸣唱, 图中可见 2 个鸣唱型相同的鸣唱, 该鸣唱由 5 个音节组成, 这 5 个音节分别属于 A、B、C 三种音节类型, 此图还展示了频率、时间等主要鸣唱测量参数, 能量分布参数“熵”无法在图中展示。3 个类型鸣声的录音分别来自于武汉东湖风景区、马鞍山森林公园和中国地质大学(武汉)未来城校区。

a. two contact calls; b. alarm calls; c. two songs of the same song type, which consists of five syllables from three different syllable types (A, B, C). Major measurements of song parameters except for entropies are showed in this diagram. Recordings were sampled separately in Donghu Lake Scenic Area, Ma'anshan Forest Park and Weilaicheng campus of China University of Geosciences in Wuhan.

2008, 刘小如等 2010, Xing et al. 2013)。录音直到该鸣唱个体飞走或不再鸣唱为止。录音过程中持续对个体进行观察, 以确保单个录音文件仅来自同一个体。为进行季节间对照, 春、秋季的录音地点范围为相同区域, 但因实际情况无法保证所有录音的白头鹎领域在季节间完全对应。为防止个体间混淆导致重复, 2020 年秋和 2021 年秋的录音地点无重复。各季节内所有白头鹎个体的录音地点间相隔距离至少 500 m。

录音时所使用的观察设备为博冠 Bosma 8 × 42 双筒望远镜, 录音设备为 Tascam DR-100 mkII (日本 TASCAM) 便携式数码录音机, 配以 Sennheiser ME66 (德国森海塞尔) 强指向话筒。录音时录音者距离目标白头鹎的直线距离约在 5 ~ 15 m 范围, 在这个距离范围内既能保证录音质量又不至于惊扰白头鹎。录音时将强

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

本研究所使用的音节、鸣唱、鸣唱型等鸣声术语的定义及划分参考杨晓菁等 (2008)。

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, 这就构成一个音节 (Martin 1977, Catchpole et al. 2008)。

鸣唱 (song): 由音节组成, 一个鸣唱是指作为一个单位而被唱出的一系列音节 (Baker 1996, 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 (song type)。音节好比“词汇”，而一个鸣唱就好比一个“语句”，不同的鸣唱型就是不同的“句型”。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 (repertoire)：每个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)。类型数越多，则曲目越大 (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 (图 2, 杨晓菁等 2008, Xing et al. 2013)。

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)。

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)。

**1.2.3 鸣唱的测量方法** 首先采用声学分析软件 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 (spectrogram)。声谱图的参数设置为：窗口类型 Hann，窗口大小 1 024 samples，重叠率 (overlap) 50%。随后在声谱图中确定要测量的白头鹎鸣唱。按照上述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录音样本中的全部鸣唱型。

以白头鹎的鸣唱为基本测量单位，测量以下参数 (图 2)。频率参数：最高频率 (maximum frequency)、最低频率 (minimum frequency)、频率范围 (frequency range) 和峰频率 (peak frequency)；时间参数：鸣唱持续时间 (song duration)、鸣唱间隔 (between-song interval)、鸣唱速率 (song rate, 单位时间 1 min 内的鸣唱个数) 和峰频率相对时间 (peak time relative, 每个鸣唱中峰频率出现的相对时间位置)；能量分布参数：聚合熵 (aggregate entropy) 和平均熵 (average entropy)。熵反映的是鸣唱能量在各频率上分布的无序性，熵值越大说明鸣唱能量分布越杂乱，例如纯音的熵值为 0，而噪音的熵值则趋于 1 (Derégnaucourt et al. 2005, Medina-García et al. 2015)；质量性状参数：鸣唱音节数 (No. syllables per song) 及鸣唱音节类型数 (No. syllable types per song)。此外，还统计了每只白头鹎个体的鸣唱型出现率 (song type occurrence rate)，即每只个体录音样本中的鸣唱型数与鸣唱个数的比值，以此来反映所录白头鹎的鸣唱型丰富度，即鸣唱曲目大小。

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、时间和能量等鸣唱参数。鸣唱音节数和鸣唱音节类型数这两个质量性状参数通过人工逐个统计并记录。

### 1.3 数据统计方法

为检验白头鹎春、秋季鸣声特征是否存在差异,首先计算每只白头鹎个体的各鸣唱参数均值,然后比较春季个体组与秋季个体组的各参数。因秋季样本来源于两个不同年份的采集,故在进行季节间比较之前,先对分别采集于 2020 年秋季和 2021 年秋季的白头鹎鸣唱参数进行年份间比较。当年份间不存在显著差异时,才将两年的秋季样本合并后再与春季样本进行比较。

先采用多变量方差分析,即多元方差分析(multivariate analysis of variance, MANOVA)对组间进行总体比较,若存在显著差异,再对每个参数变量进行分别比较(独立样本  $t$  检验,对于样本数据偏离正态分布较大的采用非参检验,但本研究的数据集并未出现此种情形,因此全部采用  $t$  检验)。同时通过声谱图分析白头

鹎春、秋季的鸣唱型共享情况。使用的数据统计软件为 IBM SPSS Statistics for Windows version 22.0 (IBM Corp., Armonk, N.Y., USA)。所测量的各项鸣唱参数数据以平均值  $\pm$  标准差 (Mean  $\pm$  SD) 表示。统计检验的显著性水平设定为  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  为极显著水平。

## 2 结果

### 2.1 春、秋季白头鹎鸣唱特征比较

首先对 2020 秋和 2021 秋的鸣唱样本测量参数进行年份间比较,两个年份的秋季白头鹎鸣唱参数总体上不存在显著差异 (Multivariate test, Pillai's Trace,  $F_{12,17} = 1.394$ ,  $P > 0.05$ )。因此将两个年份的秋季样本合并与 2021 春季样本进行比较。本研究所采集测量的春季和秋季白头鹎各鸣唱参数均值见表 1。季节间总体比较的结果显示,白头鹎春、秋季的鸣唱参数存在显著差异 (Multivariate test, Pillai's Trace,  $F_{12,44} = 2.085$ ,  $P < 0.05$ )。单独比较各参数的统计结果显示,白头鹎的鸣唱持续时间 ( $P < 0.01$ ) 和鸣唱音节数 ( $P < 0.01$ ) 两项参数值春季显著

表 1 武汉地区白头鹎春、秋季各项鸣唱参数均值及其比较结果

Table 1 Comparisons on song characteristics of Light-vented Bulbuls in Wuhan between spring and autumn

鸣唱参数 Song parameters	春季 Spring ( $n = 27$ )		秋季 Autumn ( $n = 30$ )		$t$	$P$
	平均值 $\pm$ 标准差 Mean $\pm$ SD	范围 Range	平均值 $\pm$ 标准差 Mean $\pm$ SD	范围 Range		
最高频率 Maximum frequency (kHz)	3.41 $\pm$ 1.85	3.09 ~ 3.67	3.49 $\pm$ 2.36	2.96 ~ 4.18	$t_{55} = 1.736$	0.088
最低频率 Minimum frequency (kHz)	1.40 $\pm$ 1.00	1.11 ~ 1.62	1.45 $\pm$ 1.18	1.25 ~ 1.75	$t_{55} = 1.504$	0.138
频率范围 Frequency range (kHz)	2.00 $\pm$ 1.86	1.69 ~ 2.42	2.04 $\pm$ 2.64	1.46 ~ 2.54	$t_{55} = 0.866$	0.390
峰频率 Peak frequency (kHz)	2.89 $\pm$ 1.90	2.43 ~ 3.31	2.89 $\pm$ 1.94	2.45 ~ 3.29	$t_{55} = -0.129$	0.898
鸣唱持续时间 Song duration (s)	1.42 $\pm$ 0.23	1.05 ~ 1.97	1.18 $\pm$ 0.24	0.76 ~ 1.68	$t_{55} = -3.539$	0.001
鸣唱间隔 Between-song interval (s)	7.35 $\pm$ 2.76	3.57 ~ 14.20	9.82 $\pm$ 6.18	3.24 ~ 33.96	$t_{55} = 1.915$	0.061
鸣唱速率 Song rate (No. songs/min)	7.40 $\pm$ 2.00	3.80 ~ 12.00	6.70 $\pm$ 2.90	1.70 ~ 14.10	$t_{55} = -1.186$	0.241
峰频率相对时间 Peak time relative (s)	0.58 $\pm$ 0.10	0.34 ~ 0.75	0.56 $\pm$ 0.11	0.32 ~ 0.87	$t_{55} = -1.313$	0.195
聚合熵 Aggregate entropy (bits)	4.74 $\pm$ 0.24	3.93 ~ 5.04	4.64 $\pm$ 0.31	3.55 ~ 5.03	$t_{55} = -1.361$	0.179
平均熵 Average entropy (bits)	3.75 $\pm$ 0.16	3.35 ~ 4.01	3.72 $\pm$ 0.28	2.94 ~ 4.19	$t_{46.5} = -0.372$	0.712
鸣唱音节数 No. syllables per song	5.70 $\pm$ 0.80	4.70 ~ 7.40	4.80 $\pm$ 1.10	2.60 ~ 8.00	$t_{55} = -3.080$	0.003
鸣唱音节类型数 No. syllable types per song	5.10 $\pm$ 0.80	3.70 ~ 6.90	4.60 $\pm$ 1.10	2.60 ~ 7.30	$t_{55} = -1.781$	0.080
鸣唱型出现率 Song type occurrence rate	0.12 $\pm$ 0.05	0.04 ~ 0.22	0.14 $\pm$ 0.13	0.04 ~ 0.56	$t_{38.2} = 0.925$	0.361

$n$ . 个体数。'n' stands for sample size.



大于秋季。而其他各鸣唱参数,包括所有鸣唱频率特征以及峰频率相对时间、所有能量分布参数、鸣唱音节类型数、鸣唱型出现率均未表现出季节间的显著差异(所有  $P > 0.05$ )(表 1)。

此外,白头鹎春、秋季的鸣唱持续时间和鸣唱音节数这两个参数都分别存在显著相关性(Pearson correlation,春季  $r = 0.809$ ,  $P < 0.001$ ;秋季  $r = 0.822$ ,  $P < 0.001$ ),说明一个鸣唱里的音节数越多,鸣唱的持续时间越长。

## 2.2 春、秋季白头鹎鸣唱型分析

本研究中相距较近的白头鹎个体间能共享 1 或 2 种鸣唱型。春季白头鹎鸣唱样本中共存在基本鸣唱型 26 种,秋季鸣唱样本中有基本鸣唱型 32 种。春、秋季共享的鸣唱型有 9 种。季节间共享的鸣唱型均来自完全相同的具体录音地点,举例如图 3。

## 3 讨论

### 3.1 白头鹎春、秋季鸣唱特征存在差异

本研究通过对武汉地区白头鹎春、秋两季的鸣唱特征进行比较分析,发现鸣唱持续时间和鸣唱音节数这两个参数存在季节间显著差异。春季(即繁殖季)的鸣唱持续时间较秋季(即非繁殖季)显著更长,春季鸣唱的音节数较秋季更多,但其鸣唱频率、能量分布、鸣唱型出现率等其他特征参数均未表现出季节间的显著差异。

繁殖季鸣唱持续时间较非繁殖季节显著更长的现象在许多鸟类物种中都有报道,例如在对笼养紫翅椋鸟(Riters et al. 2000, Alger et al. 2016)、金丝雀(*Serinus canaria*)(Nottebohm et al. 1986, Leitner et al. 2001)和黑顶山雀

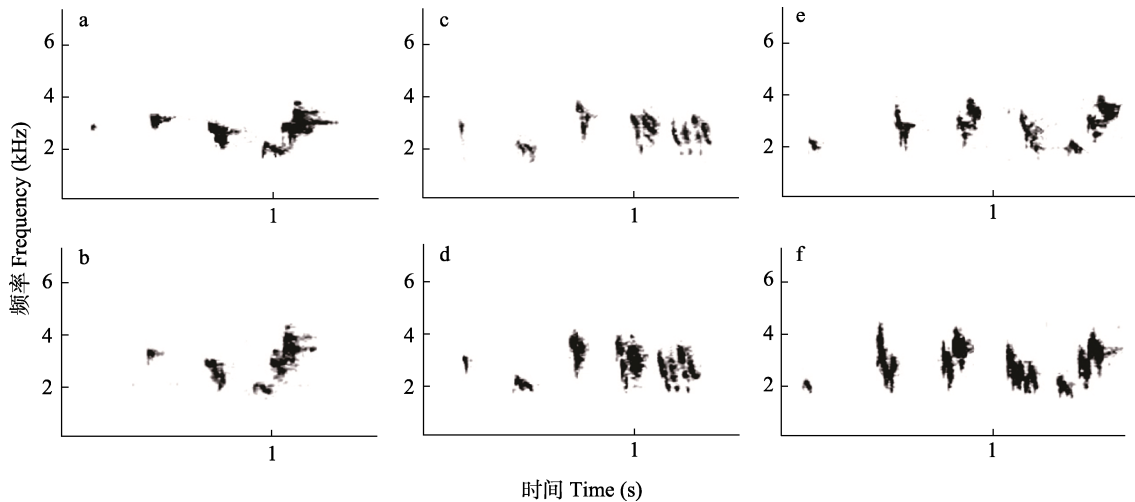


图 3 武汉三个采样点的白头鹎春、秋季共享鸣唱型语图示例

Fig. 3 Examples of spectrograms for shared song types of *Pycnonotus sinensis* between spring and autumn in the same location in Wuhan

a、c、e 录音于 2021 年春季(5 月); b、d、f 录音于 2021 年秋季(10 和 11 月)。a 和 b 录音地点为中国地质大学(武汉)未来城校区; c 和 d 录音地点为东湖磨山; e 和 f 录音地点为马鞍山森林公园北门。由图可看出三个地点的白头鹎鸣唱型各不相同,但春、秋季在同一地点录得的鸣唱型相同。

a, c, e were recorded in spring (May 2021); b, d, f were recorded in autumn (October and November 2021). a and b were recorded on Weilaicheng campus of China University of Geosciences in Wuhan; c and d were recorded in Moshan, Donghu Lake Scenic Area; e and f were recorded at the north gate of Ma'anshan Forest Park. Spectrograms indicated three different song types sampled in three locations separately. Song types were shared between seasons in the same location.



(*Poecile atricapillus*) (Smulders et al. 2006) 的室内研究中, 以及对棕顶王森莺 (Demko et al. 2019) 和卡罗苇鹪鹩 (*Thryothorus ludovicianus*) (Keating et al. 2021) 的野外观察研究中均有类似发现。此外, 白头鹎春季的鸣唱间隔时间也较秋季稍短、鸣唱速率较秋季更快, 尽管均未达到显著水平, 总体说明白头鹎鸣唱的季节性差异主要表现在时程特征上。

白头鹎春季鸣唱持续时间较秋季长, 每个鸣唱的音节数也较秋季显著更多, 这两个参数实际呈显著相关, 一个鸣唱里的音节数越多, 则其鸣唱的持续时间也越长, 可见繁殖季白头鹎鸣唱持续时间的延长主要是通过增加音节数量的方式。分析鸣唱声谱图发现, 具体是通过重复同一鸣唱型中的部分音节或使用音节数更多的鸣唱型来增加。前面提及的卡罗苇鹪鹩和金丝雀也同样都表现出繁殖季鸣唱音节数量较非繁殖季更多的现象 (Leitner et al. 2001, Keating et al. 2021)。这些鸟类在繁殖季唱更长的鸣唱、更多的音节, 即在春季单位时间的鸣唱输出量更大, 鸣唱行为更为活跃。

### 3.2 白头鹎春、秋季鸣唱差异原因分析

关于动物鸣声行为存在季节性差异的解释有三类假说: 1) 社会过程影响, 动物群体内的社会背景, 如繁殖状态的变化会导致个体的鸣声行为存在季节性变化; 2) 机体生理过程影响, 如激素水平的变化会导致鸣声行为存在季节性变化; 3) 外界物理环境影响, 如植被的季节性变化同样可能影响动物的声学通讯效率, 从而导致鸣声行为的季节变化 (Moran et al. 2019)。鸟类鸣唱在其繁殖过程中起关键作用, 因此社会过程影响假说中无论是繁殖季内不同繁殖状态的差别, 还是繁殖季与非繁殖季的差别, 应该都是很多鸟类鸣唱发生季节性变化的主要外因。

鸣唱的一个重要功能是吸引配偶。雄鸟的鸣唱能力, 或者其鸣唱的某些特定表现是雌鸟评价其个体质量的重要指标。例如对于雌性来说, 雄鸟具有更快的鸣唱或者更长的鸣唱持续

时间是其鸣唱能力更强, 身体质量更好的表现, 因此雌鸟更倾向于选择这类雄性 (Eens et al. 1991, Bensch et al. 1992, Gentner et al. 2000, Nolan et al. 2004)。此外, 更大的鸣唱曲目、更复杂的鸣唱结构也是雄鸟更具吸引力的表现 (Searcy et al. 1981, Baker et al. 1986, Eens et al. 1991)。对于鸣唱具有季节可塑性的雄鸟来说, 繁殖季与非繁殖季鸣唱的差异根源可能正是繁殖季吸引雌性的需要。例如雄性金丝雀繁殖季鸣唱的音节数量和音节类型都较其在非繁殖季显著更多, 可认为雄性金丝雀是通过在繁殖季选择更加复杂的鸣唱来增加自己对雌性的性吸引力 (Leitner et al. 2001)。紫翅椋鸟在繁殖季的鸣唱同样更长、结构更复杂, 也是为了达到繁殖成功的目的 (Riters et al. 2000, Alger et al. 2016)。总之, 非繁殖季节因为没有吸引配偶的需求, 雄鸟在鸣唱方面投入得相对较少。繁殖季雄鸟的鸣唱输出更多, 唱得更长更复杂, 需要消耗更多的能量, 这都是为了繁殖成功而投入更多的表现, 说明雄鸟鸣唱主要受到性选择压力的影响 (Catchpole et al. 2008)。

此外, 也有鸟类的鸣唱在繁殖季节持续时间更长、唱得更多是为了加强对领域的防卫。例如, 棕顶王森莺雄性个体在繁殖季的晨鸣中具有更长的鸣唱持续时间和更高的鸣唱速率 (Demko et al. 2019)。在一些鸟类中, 晨鸣的功能更侧重于宣示和保卫领域, 作用对象是其他雄性竞争者 (Liu 2004, Amrhein et al. 2006, Foote et al. 2011)。尽管本研究对白头鹎的鸣唱采样并不仅限于晨鸣, 但仍可认为白头鹎春季鸣唱较秋季更长、音节更多的原因是出于繁殖过程中吸引配偶和保卫领域的需要。

若要探究鸣唱季节变异的内在发生机制, 则离不开鸟类机体激素水平和相关鸣唱控制神经核团的季节性变化, 上述机体生理过程影响假说在很多物种中已被证实 (Gahr 2020)。季节变化所引起的光照长度周期变化能改变鸟类性腺的功能水平, 进而引起大脑中鸣唱控制核团体积的变化。当睾酮浓度升高时会刺激鸣唱

控制核团体积增大,从而激发更多的鸣唱行为,达到吸引配偶和保护领域的目的(MacDougall-Shackleton et al. 2003, Brenowitz 2004, Dawson 2015),这是鸟类繁殖季鸣唱多于非繁殖季的主要内因之一。当然也有研究发现,有的鸟类鸣唱存在显著的季节变化,但并未出现相应的鸣唱控制核团结构和体积变化(Leitner et al. 2001, Smulders et al. 2006)。至于在白头鹇中是否同样存在上述机制尚有待研究。最后,上述第三个假说(即外界物理环境影响)应不适用于白头鹇,白头鹇属于城市物种,武汉市区的城市绿化树种多为常绿植物,仅少量为落叶植物,且植被在城市环境中占比有限,因此不认为城市环境存在显著的季节性变化足以影响白头鹇的声学通讯。

### 3.3 白头鹇秋季鸣唱的功能分析

有研究认为,在热带地区以及部分温带地区的鸟类中,非繁殖季节鸣唱的作用与在繁殖季类似,同样用于领域防卫和维持配偶关系(Catchpole et al. 2008, Demko et al. 2019)。也有研究持不同观点,认为非繁殖季节雄鸟鸣唱的主要功能是保卫领域及种内竞争,而非吸引配偶(Gahr 2020, Keating et al. 2021)。非繁殖季节的鸣唱可能受到社会选择压力的影响,主要功能是守卫与生存相关的资源(Tobias et al. 2012)。此外,还有研究认为非繁殖季鸣唱是为了维持雄鸟在群体中的优势地位(Wiley et al. 1993),甚至是为了维持群体的凝聚力(Hausberger et al. 1995)。

春季白头鹇因繁殖需要进行大量鸣唱,在秋季繁殖需求消失,但仍具有较为可观的鸣唱。通过本研究观察,尽管在秋季白头鹇的领域边界变得模糊,甚至会开始出现集群现象,但一些个体仍具有频繁的鸣唱,还会对回放模拟的陌生个体入侵产生明显的防御反应,只是防御程度不如春季强烈(未发表数据)。春季采集白头鹇鸣唱时,雌鸟常伴随在鸣唱的雄鸟旁边,成对活动。而在秋季采样中的白头鹇则均是单独鸣唱,无配偶伴随,但鸣唱个体附近往往可

见数只其他白头鹇个体活动,甚至均在同一“领域”内。前面提及的卡罗苇鹇非繁殖季的鸣唱主要是用于领域的长期维持,应对种内竞争(Keating et al. 2021)。白喉带鹇(*Zonotrichia albicollis*)非繁殖季的鸣唱是为了维持个体的优势地位(Wiley et al. 1993),这也是种内竞争的表现。推测白头鹇的秋季鸣唱功能可能与上述类似,在秋季仍需通过鸣唱对领地和食物等资源进行一定程度的维护,其秋季鸣唱的主要功能是应对种内个体间对生存资源的竞争。

白头鹇春季与秋季在鸣唱频率、能量分布等其他参数上并未出现显著差异性,这些相对于时间参数,可能更多是由其物种的先天遗传特性所决定,主要用于体现本种的特征,与种间识别有关,而与季节节律导致的种内个体间的相互作用关系不大。白头鹇鸣唱的时程特征和音节数量等相对更具有可塑性,更能体现雄鸟因季节变化而产生的繁殖动力变化。

此外,本研究还发现春、秋季白头鹇的鸣唱型出现率也无显著差异,说明白头鹇春、秋季的鸣唱型丰富度或者说鸣唱曲目大小并未表现出明显的季节差异。类似的还有歌带鹇,其在春、秋季的鸣唱曲目大小也没有显著差异(Smith et al. 1997),说明在这些鸟类中,鸣唱曲目的大小不能反映个体因季节变化产生的繁殖意愿变化。此外,春、秋季在武汉市同一地点录到的白头鹇(不排除是同一个体)具有同样的鸣唱型,不同季节间的鸣唱型使用保持相对稳定,可能有利于白头鹇对其领域持续地进行维护。

综上,白头鹇春季单位时间的鸣唱输出量较秋季更大,鸣唱更为活跃,这与繁殖季鸟类的领域性更强、为繁殖成功投入更多相一致。认为白头鹇秋季鸣唱的主要功能是用于种内个体间的生存资源竞争。

**致谢** 感谢中国地质大学(武汉)环境学院生物专业本科生 2013 级兰希平、2014 级张菁及 2016 级刘彬帅等同学在前期野外研究工作中的贡献。

## 参 考 文 献

- Alger S J, Larget B R, Ritters L V. 2016. A novel statistical method for behaviour sequence analysis and its application to birdsong. *Animal Behaviour*, 116: 181–193.
- Amrhein V, Erne N. 2006. Dawn singing reflects past territorial challenges in the Winter Wren. *Animal Behaviour*, 71(5): 1075–1080.
- 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, Bjerke T K, Lampe H, et al. 1986. Sexual responses of female Great Tits to variation in size of males' song repertoires. *American Naturalist*, 128(4): 491–498.
- 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.
- Bensch S, Hasselquist D. 1992. Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour*, 44(2): 301–311.
- Brenowitz E A. 2004. Plasticity of the adult avian song control system. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1): 560–585.
- Catchpole C K, Slater P J B. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dawson A. 2015. Annual gonadal cycles in birds: Modeling the effects of photoperiod on seasonal changes in GnRH-1 secretion. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 37: 52–64.
- Demko A D, Mennill D J. 2019. Rufous-capped Warblers *Basileuterus rufifrons* show seasonal, temporal and annual variation in song use. *Ibis*, 161(3): 481–494.
- Derégnaucourt S, Mitra P P, Fehér O, et al. 2005. How sleep affects the developmental learning of bird song. *Nature*, 433(7027): 710–716.
- Eens M, Pinxten R, Verheyen R F. 1991. Male song as a cue for mate choice in the European Starling. *Behaviour*, 116(3/4): 210–238.
- Espmark Y O, Lampe H M. 1993. Variations in the song of the Pied Flycatcher within and between breeding seasons. *Bioacoustics*, 5(1/2): 33–65.
- Fishpool L, Tobias J. 2005. Family Pycnonotidae // del Hoyo J, Elliot A, Christie D. *Handbook of the Birds of the World*. Volume 10: Cuckoo-Shrikes to Thrushes. Barcelona: Lynx Editions, 178.
- Foote J R, Fitzsimmons L P, Mennill D J, et al. 2011. Male Black-capped Chickadees begin dawn chorusing earlier in response to simulated territorial insertions. *Animal Behaviour*, 81(4): 871–877.
- Gahr M. 2020. Seasonal hormone fluctuations and song structure of birds // Aubin T, Mathevon N. *Coding Strategies in Vertebrate Acoustic Communication*. *Animal Signals and Communication*. Volume 7. Switzerland: Springer, Cham, 163–201.
- Gentner T Q, Hulse S H. 2000. Female European Starling preference and choice for variation in conspecific male song. *Animal Behaviour*, 59(2): 443–458.
- Hausberger M, Richard-Yris M A, Henry L, et al. 1995. Song sharing reflects the social organization in a captive group of European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(3): 222–241.
- Keating H R, Reichard D G. 2021. Seasonal song variation in male Carolina Wrens (*Thryothorus ludovicianus*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 133(2): 365–371.
- Kroodtsma D E, Miller E H. 1996. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Lampe H M, Espmark Y O. 1987. Singing activity and song pattern of the Redwing *Turdus iliacus* during the breeding season. *Ornis Scandinavica*, 18(3): 179–185.
- Leitner S, Voigt C, Garcia-Segura L M, et al. 2001. Seasonal activation and inactivation of song motor memories in wild Canaries is not reflected in neuroanatomical changes of forebrain song areas. *Hormones and Behavior*, 40(2): 160–168.
- Liu W C. 2004. The effect of neighbours and females on dawn and daytime singing behaviours by male Chipping Sparrows. *Animal Behaviour*, 68(1): 39–44.
- MacDougall-Shackleton S A, Hernandez A M, Valyear K F, et al. 2003. Photostimulation induces rapid growth of song-control brain regions in male and female Chickadees (*Poecile atricapilla*). *Neuroscience Letters*, 340(3): 165–168.
- Marler P, Slabbekoorn H. 2004. *Nature's Music: The Science of Bird*

- Song. California, San Diego: Elsevier Acad Press.
- Martin D J. 1977. Songs of the Fox Sparrow. I. Structure of songs and its comparison with other Emberizidae. *The Condor*, 79(2): 209–221.
- Medina-García A, Araya-Salas M, Wright T F. 2015. Does vocal learning accelerate acoustic diversification? Evolution of contact calls in Neotropical Parrots. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(10): 1782–1792.
- Merilä J, Sorjonen J. 1994. Seasonal and diurnal patterns of singing and song-flight activity in Bluethroats (*Luscinia svecica*). *The Auk*, 111(3): 556–562.
- Moran I G, Lukianchuk K C, Doucet S M, et al. 2019. Diel and seasonal patterns of variation in the singing behaviour of Savannah Sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Avian Research*, 10(1): 26.
- Nolan P M, Hill G E. 2004. Female choice for song characteristics in the House Finch. *Animal Behaviour*, 67(3): 403–410.
- Nottebohm F, Nottebohm M E, Crane L. 1986. Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song control nuclei. *Behavioral and Neural Biology*, 46(3): 445–471.
- Riters L V, Eens M, Pinxten R, et al. 2000. Seasonal changes in courtship song and the medial preoptic area in male European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Hormones and Behavior*, 38(4): 250–261.
- Searcy W A, Marler P. 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. *Science*, 213(4510): 926–928.
- Smith G T, Brenowitz E A, Beecher M D, et al. 1997. Seasonal changes in testosterone, neural attributes of song control nuclei, and song structure in wild songbirds. *Journal of Neuroscience*, 17(15): 6001–6010.
- Smulders T V, Lisi M D, Tricoli E, et al. 2006. Failure to detect seasonal changes in the song system nuclei of the Black-capped Chickadee (*Parus atricapillus*). *Journal of Neurobiology*, 66(9): 991–1001.
- Tobias J A, Montgomerie R, Lyon B E. 2012. The evolution of female ornaments and weaponry: Social selection, sexual selection and ecological competition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 2274–2293.
- 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 L. 2004. Geographic variation of the highly complex Hwamei *Garrulax canorus* songs. *Zoological Studies*, 43(3): 629–640.
- Vehrencamp S L, Yantachka J, Hall M L, et al. 2013. Trill performance components vary with age, season, and motivation in the Banded Wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(3): 409–419.
- Wiley R H, Piper W H, Archawaranon M, et al. 1993. Singing in relation to social dominance and testosterone in White-throated Sparrows. *Behaviour*, 127(3/4): 175–190.
- 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.
- 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, 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.
- 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.
- 雷富民, 卢建利, 刘耀, 等. 2002. 中国鸟类特有种及其分布格局. *动物学报*, 48(5): 599–610.
- 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.
- 刘阳, 陈水华. 2021. 中国鸟类观察手册. 长沙: 湖南科学技术出版社.
- 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.
- 李东来, 丁振军, 殷江霞, 等. 2013. 白头鹎分布区进一步北扩至沈阳. *动物学杂志*, 48(1): 74.
- 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.
- 郑光美. 2017. 中国鸟类分类与分布名录. 3版. 北京: 科学出版社.