

褐鹇属鸟类的鸣声特征及种间比较

李悦^① 邓梦先^{①③} 冯莹莹^{①②} 范仕祥^①
付满^① 陈少莲^① 罗旭^{①*}

① 西南林业大学生物多样性保护学院, 云南省高校极小种群野生动物保育重点实验室 昆明 650224;

② 江西省林业科学院野生动植物保护研究所 南昌 330032;

③ 云南省西双版纳傣族自治州勐腊县县级自然保护区管护所 勐腊 666300

摘要: 在雀形目鸟类系统分类和进化研究中, 鸣声有重要作用。褐鹇属 (*Fulvetta*) 是近年从雀鹇类 (*Alcippe*) 独立的属, 其鸣声特征及种间差异尚缺乏定量研究。我们于 2016 至 2022 年在野外录制了该属 7 种 463 个个体的鸣声, 包括棕头雀鹇 (*F. ruficapilla*, $n = 64$)、褐头雀鹇 (*F. manipurensis*, $n = 71$)、白眉雀鹇 (*F. vinipectus*, $n = 124$)、中华雀鹇 (*F. striaticollis*, $n = 64$)、路氏雀鹇 (*F. ludlowi*, $n = 33$)、灰头雀鹇 (*F. cinereiceps*, $n = 84$) 和玉山雀鹇 (*F. formosana*, $n = 23$)。基于野外行为观察, 将鸣声区分为鸣叫和鸣唱, 并将鸣叫分为联络鸣叫、呼唤鸣叫、报警鸣叫及觅食鸣叫 4 种类型。对鸣唱的声谱图进行人工检视, 划分为 1~8 种鸣唱型。采用多变量方差分析 (MANOVA) 比较鸣声参数种间差异, 显示最高频率、最低频率、峰频率、句子持续时间、频率宽度、平均熵 6 个参数在该属 7 种间均有显著性差异。将 7 种褐鹇鸣声特征的马氏距离与种间遗传距离进行 Mantel 检验, 表明鸣唱特征与种间遗传距离呈正相关 ($r = 0.51$, $P = 0.01$), 但鸣叫特征与遗传距离无显著相关性 ($r = 0.028$, $P = 0.45$); 系统发育信号分析表明, 有 4 个鸣唱特征和 2 个鸣叫特征系统发育保守, 这表明褐鹇属鸟类的鸣唱比鸣叫更具物种特异性、系统发育信号更强, 亲缘关系越近的物种鸣唱特征越相似。基于具有较强系统发育信号的 6 个鸣声特征参数对 7 种褐鹇进行聚类分析, 结果与分子系统发育关系大体一致。本研究揭示了褐鹇属 7 种鸟类的鸣声特征及其种间差异, 为该类群鸟类的鸣声演化提供了基础资料。

关键词: 褐鹇属; 鸟类鸣声; 鸣声特征; 系统发育

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 05-669-18

Vocal Characteristics of *Fulvetta* Species and Their Interspecific Comparison

LI Yue^① DENG Meng-Xian^{①③} FENG Ying-Ying^{①②} FAN Shi-Xiang^①
FU Man^① CHEN Shao-Lian^① LUO Xu^{①*}

① Faculty of Biodiversity and Conservation / Key Laboratory for Conserving Wildlife with Small Populations in Universities of Yunnan Province, Southwest Forestry University, Kunming 650224; ② Institute of Wildlife Conservation, Jiangxi Academy of

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31660612, 32060118);

* 通讯作者, E-mail: luoxu@swfu.edu.cn;

第一作者介绍 李悦, 女, 硕士研究生; 研究方向: 野生动物多样性及保育; E-mail: liyuehhh10@163.com.

收稿日期: 2023-01-05, 修回日期: 2023-06-12 DOI: 10.13859/j.cjz.202305004

Forestry, Nanchang 330032; ③ Management Bureau of Mengla Nature Reserve in Xishuangbanna Prefecture, Mengla 666300, China

Abstract: [Objectives] Song plays an important role in the phylogeny and evolution of passerine birds. Recent taxonomic studies have separated the genus *Fulvetta* and the genus *Alcippe*, and the vocal characteristics of the genus *Fulvetta* have not yet been studied. We are aiming to reveal the vocal characteristics and classify the interspecific difference of the seven species of the genus *Fulvetta* in the family Paradoxornithidae. It is hoped to provide primary biological data for the vocal study of this genus. **[Methods]** From 2016 to 2022, during the breeding and non-breeding seasons of the *Fulvetta* species, we recorded the calls and songs from their occurring habitat in the field. A total of 463 individuals were recorded for Spectacled Fulvetta (*F. ruficapilla*, $n = 64$), Streak-throated Fulvetta (*F. manipurensis*, $n = 71$), White-browed Fulvetta (*F. vinipectus*, $n = 124$), Chinese Fulvetta (*F. striaticollis*, $n = 64$), Brown-throated Fulvetta (*F. ludlowi*, $n = 33$), Grey-hooded Fulvetta (*F. cinereiceps*, $n = 84$) and Taiwan Fulvetta (*F. formosana*, $n = 23$), respectively (Fig. 1). The acoustic sonogram was drafted and analyzed in Raven Pro1.5. The MANOVA was used to compare the vocal parameters between species. Blomberg's K test was used to detect phylogenetic signals. The Mantel test was executed in PAST to detect the correlation between the Mahalanobis distance matrix of the singing characteristics and the matrix of interspecific genetic distance. The hierarchical cluster analysis was performed for 7 species acoustic. **[Results]** Based on the field observation of its singing behavior, recorded vocalizations were classified into calls and songs, and calls were further classified into contact call, search call, alarm call, and foraging call (Fig. 3). Songs were classified into 1 - 8 types for each species, based on manual checking of sonograms (Fig. 4). The calls and songs differed significantly between species (Table 1). The Mantel test showed that the songs' characteristics were significantly positively correlated with their interspecific genetic distance ($r = 0.51$, $P = 0.01$), but the calls' characteristics showed no correlation with their genetic distance ($r = 0.028$, $P = 0.45$) (Table 2). Phylogenetic signal analysis showed that six of the vocal characteristics were phylogenetically conserved, four of which were detected in the song features, i.e., maximum frequency, minimum frequency, peak frequency and delta time, and the other 2 in their calls, i.e., maximum frequency and delta frequency (Table 3). The cluster analysis based on acoustic characteristics showed that the interspecific topology was generally consistent with its phylogeny, except for the position of *F. vinipectus* and *F. formosana* (Fig. 5). **[Conclusion]** This study initially revealed the vocal characteristics of 7 species of the *Fulvetta* genus and detected their interspecific differences. It concluded that the song's but not the call's features correspond to phylogeny, i.e., the closer related species share more similarity in their songs. Our study provided basic data and new insights into the evolution of the vocalizations of the *Fulvetta* birds.

Key words: *Fulvetta*; Bird vocalization; Vocal characteristic; Phylogenetic signal

鸣声作为鸟类的一种信息传递方式, 在鸟类生活史中具有重要的生物学意义。鸟类鸣声已经成为行为学、分类学和进化生物学的重要研究领域, 也常被用于研究鸟类物种的形成过程 (Päckert et al. 2003, Seddon et al. 2010)。不

同的鸣声类型与其行为相关, 鸣声根据功能分为鸣唱和鸣叫 (Catchpole et al. 2008), 鸣唱多发生在繁殖季, 其功能主要是吸引配偶和领地防御 (Kunc et al. 2005), 鸣叫指鸟类在全年都会发出的急促、简单的叫声, 不同类型的鸣叫

有不同的功能，常见的功能有维持种群间的联络和个体间的识别、报警和驱赶入侵者、呼唤同伴、幼鸟的乞食等（李金林等 2008，夏灿玮等 2009，李剑等 2013）。雀形目鸟类从雏鸟时期就能学习和记忆亲鸟的鸣声，鸣声在鸟类的整个生活史中起着重要作用（Liu et al. 2009）。

鸟类鸣声在系统分类学研究方面主要用于新物种的确立、亲缘种的区别、推测种间亲缘关系和进化分枝（Martens 2019）。鸣声在近缘物种的识别中发挥重要作用，比如外部形态特征十分近似的柳莺类（leaf warblers）及苇莺类（reed warblers）等。早期的鸟类分类主要依据形态特征，近 20 年来有许多鸟类新物种的发现也始于鸣声特征的差异，比如四川短翅莺（*Locustella chengi*）和灰岩柳莺（*Phylloscopus calciatilis*）等（Alström et al. 2010, 2015）。利用鸣声分析比较同域分布的姐妹种鸣声的区别，评价不同物种之间的亲缘关系，成为一种探讨种间关系的重要方法（雷富民 1999）。

近缘物种拥有更加相似的形态和行为特征，物种发出的声音能反应发声器官的结构和物种行为（Penny 1992）。对鸭类的鸣声与系统发育研究表明，该类群的鸣声受到强烈的系统发育限制，在鸣声特征中存在着显著的系统发育信号；对戴菊属（*Regulus*）鸟类的鸣唱研究发现，该属鸟类的鸣声特征也受到系统发育的限制，鸣唱的句子结构和频率范围受到系统发育的显著影响，还有很多类似的研究表明鸣声特征受到系统发育的制约，因此，探究近缘鸟类的鸣声系统发育信号有助于理解鸟类鸣声进化（Lorenz 1953, Päckert et al. 2003）。

褐鹇属（*Fulvetta*）鸟类以往被归入鹇科（Musciapidae）画眉亚科（Timaliinae）雀鹇属（*Alcippe*）（郑作新 1987）。Pasquet 等（2006）通过分子系统发育研究发现，雀鹇属不是单系，并建议划分为褐鹇属、*Schoeniparus*、雀鹇属（*Alcippe*）和金胸雀鹇属（*Lioparus*）4 个属，把棕头雀鹇（*F. ruficapilla*）、中华雀鹇（*F. striaticollis*）、褐头雀鹇（*F. manipurensis*）和白

眉雀鹇（*F. vinipectus*）归入褐鹇属。罗旭等（2009）对画眉科鸟类系统发育及分类地位进行了研究，也发现原雀鹇属（*Alcippe*）至少应分为 3 个属。此后，分子系统学研究均表明，褐鹇属鸟类和鸦雀、绿鹇、山鹇、鹇雀等聚为一支单系（Gelang et al. 2009, Moyle et al. 2012），该单系群被归入莺鹇科（Sylviidae）（Alström et al. 2015, 郑光美 2017）或者独立为鸦雀科（Paradoxornithidae）（Cai et al. 2019, 刘阳等 2021）。玉山雀鹇（*F. formosana*）、褐头雀鹇和灰头雀鹇（*F. cinereiceps*）以往均为褐头雀鹇（*F. cinereiceps*）的亚种，印支雀鹇（*F. danisi*）也由棕头雀鹇 *danisi* 亚种提升为种（郑光美 2017）。本研究采用最新的分类研究结果，将褐鹇属鸟类作为研究对象，该属目前共有 8 个物种，分别是棕头雀鹇、印支雀鹇、中华雀鹇、白眉雀鹇、灰头雀鹇、褐头雀鹇、路氏雀鹇（*F. ludlowi*）和玉山雀鹇（刘阳等 2021, Gill et al. 2022）。由于印支雀鹇主要地理分布区在老挝东南部和越南中部，在中国分布范围很小且可能为棕头雀鹇的另一亚种 *sordidior*（del Hoyo et al. 2007），本研究仅涉及上述 8 种中的 7 种，并未对印支雀鹇的鸣声进行研究。

褐鹇属鸟类体型较小，主要栖息于山林矮树、灌木丛、针叶林、灌丛、竹林和杜鹃林，是以昆虫、小型软体动物、植物果实和种子为食的杂食性鸟类（杨岚等 2004）。关于褐鹇属鸟类的研究较少，李奇生等（2015）对白眉雀鹇骨骼的解剖学特征进行了描述，王小祎等（2016）对白眉雀鹇繁殖生态进行了观察和研究。Xia 等（2015）对云南省哀牢山同域分布的 7 种雀鹇（仅涉及褐鹇属 3 种）进行了形态-生态研究，表明形态特征较为近似的雀鹇通过资源利用的多维空间生态位分离，以降低种间竞争，从而促进种间共存。

关于褐鹇属鸟类的鸣声，仅有少量文字描述，如转折的、响亮尖细的轻声金属声；或似山雀的“tze ~ tze”声，报警时发出嘟嘟声或吱吱声（约翰·马敬能等 2000, 刘阳等 2021）。

尚未见研究者对褐鹇属鸟类的鸣声进行过系统的研究。该属中的中华雀鹇、棕头雀鹇和玉山雀鹇 3 种为中国特有鸟类 (郑光美 2017), 中华雀鹇为国家二级重点保护野生鸟类 (国家林业和草原局等 2021)。鸣声是鸟类最重要的行为特征之一, 鸣声特征不仅与物种系统发育关系相关 (Odom et al. 2014), 也与鸟类特有化形成、濒危物种保护有关。因此, 对褐鹇属鸟类的鸣声特征进行研究, 不仅可以增进了解该属鸟类的行为生态学特征, 也为该属鸟类的保护提供基础生物学资料。本研究以褐鹇属鸟类为研究对象, 旨在探讨以下 2 个问题: (1) 褐鹇属鸟类的鸣声特征及种间差异; (2) 该属鸟类哪些鸣声特征受到系统发育关系的约束, 从而具有较强的系统发育信号?

1 研究方法

1.1 野外录制鸣声

鸟类的鸣唱多发生在繁殖季, 鸣叫在全年均能发出。野外录音于 2016 至 2022 年繁殖季 (3 至 7 月) 和非繁殖季 (11 月至翌年 2 月) 开展, 7 种鸟类的录音个体数分别为, 棕头雀

鹇 64 只、褐头雀鹇 71 只、白眉雀鹇 124 只、中华雀鹇 64 只、路氏雀鹇 33 只、灰头雀鹇 84 只及玉山雀鹇 23 只 (图 1, 附录 1)。采用便携式数字录音机 Sony PCM-D100 或 Sound Device 702 对鸣声进行录音, 采样精度 (sample width) 设置为 16 bit, 采样频率 (sampling frequency) 设置为 44.1 kHz (Xia et al. 2010)。录音时沿道路或者林间小路行走, 看到目标物种并听到其鸣声即开始录音, 尽可能长时间录音, 直至目标个体飞走或停止鸣叫。录音时将录音机朝向受试个体, 为获得高质量录音, 录音时距目标个体的距离不超过 10 m (邓梦先等 2021)。录音时注意观察鸟类行为, 等目标个体远离或者停止鸣叫后, 研究者用语音备注录音时间、地点、生境、海拔、个体行为, 根据鸟类行为判断鸣声类型, 作为这一段录音的信息标签。为了避免假重复, 200 m 范围内的个体只采集一次鸣声。

1.2 语图制作和参数提取

利用 Raven Pro 1.5 鸣声分析软件生成语图, 参数设置为, 窗口类型 (window type) 汉明 (Hamming); 窗口大小 (window size) 1 024

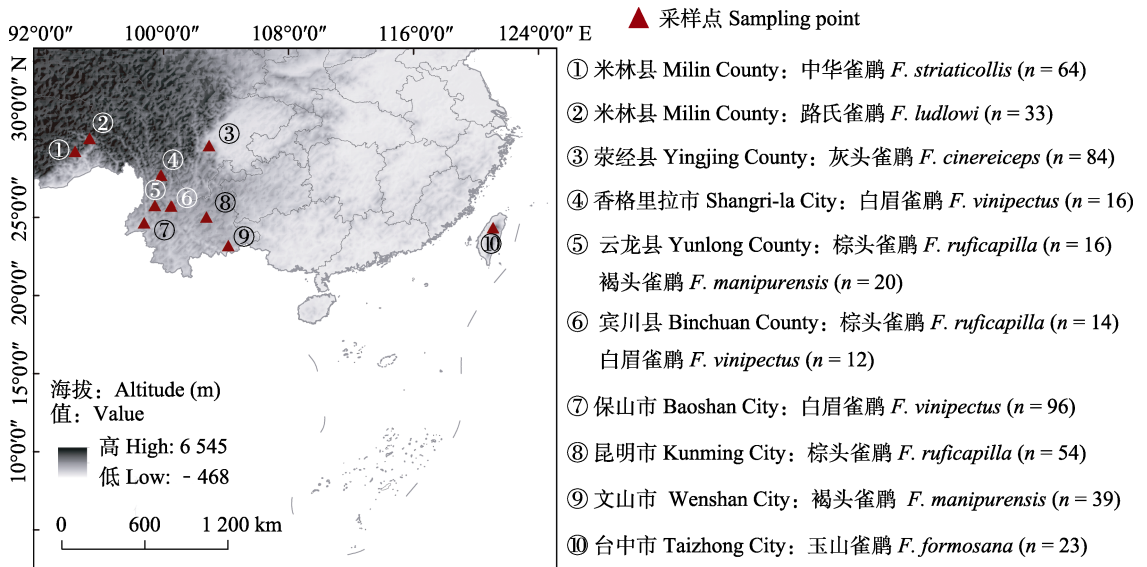


图 1 7 种褐鹇野外鸣声采集点

Fig. 1 Recording sites of seven *Fulvetta* species in the field

samples; 时间网格重叠度 (overlap) 50%; 跃点大小 (hop size) 512 samples; 傅里叶变换 (DFT size) 1 024 sample; 网格间距 (grid spacing) 43.1 Hz。在筛选样本时删除噪音较多、语图不清晰以及句子数量不足 10 个的录音文件。此外,用 Raven Pro 1.5 去除 1 500 Hz 以下、6 000 Hz 以上的背景噪音,得到清晰的语图,参照以往的研究对鸣声的数量性状 (quantitative character) 进行测量,鸣叫和鸣唱都测量 6 个参数,分别为句子的最高频率 (maximum frequency)、最低频率 (minimum frequency)、峰频率 (peak frequency)、句子持续时间 (delta time)、频率宽度 (delta frequency) 和平均熵 (average entropy) (肖华等 2008, 黄亚灵等 2012)。褐鹇属鸟类有的物种存在谐波,在进行鸣声参数测量时并不测量谐波 (图 2)。同时通过人工检视语图对质量性状 (鸣唱型) 进行划分,两个句子间共享 75% 以上的音节类型视作同种鸣唱型 (Tracy et al. 1999)。本文所采用的鸣声术语参照 Päckert (2004) 和 Tracy 等 (1999) 的定义。

音素 (element): 语图上连续出现,构成音节的最小单位或者是小语图片段,为鸣声

的基本单位。

音节 (syllable): 一个或几个音素按一定的顺序规律组合出现,就构成一个音节。

句子 (verse): 由一个或多个音节重复组成,每个句子之间有明显的时间隔。

鸣唱型 (song type): 鸣唱句子的结构特征,指音节组成和排列顺序,也称句式、句法。

曲目 (repertoire): 某一个体或物种的所有鸣唱或音节。

1.3 鸣声类型的划分

本研究录制的 7 种褐鹇鸣声包括鸣叫和鸣唱。根据野外录制鸣叫时对鸟类的行为观察,将鸣声划分为五种类型,分别为呼唤鸣叫、联络鸣叫、觅食鸣叫、报警鸣叫和鸣唱。划分的标准如下。

呼唤鸣叫: 当两只或者几只个体互相不能看见彼此时,相距较远距离,如分别在道路两侧时,一个个体通常发出持续高昂的呼唤叫声,寻找另一个个体,两只个体通常相距超过 5 m。

联络鸣叫: 当几只个体集群活动时,个体间通常发出联络叫声,群体向前移动的过程中发出轻柔的、细微的叫声,维持群体间的联络

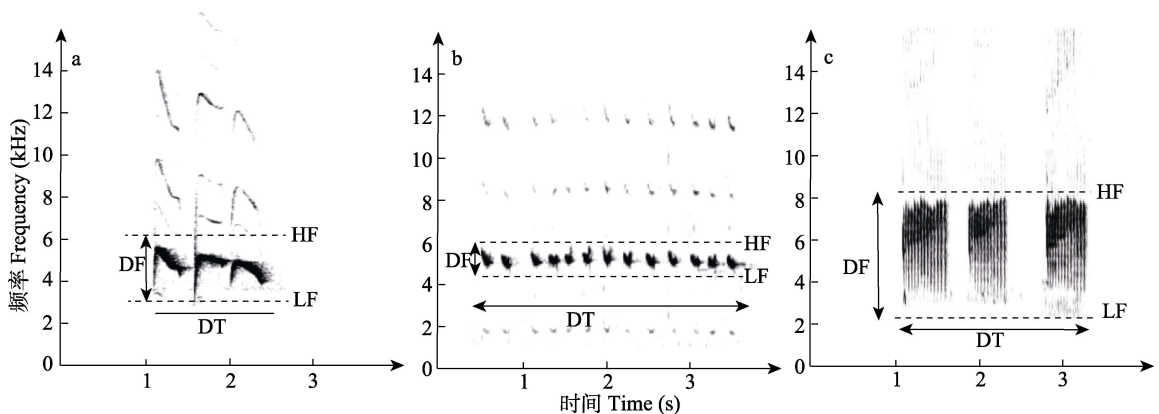


图 2 褐鹇属鸟类鸣声参数测量示意图

Fig. 2 Measuring method of the sonogram parameter of *Fulvetta* species

a. 灰头雀鹇鸣唱; b. 灰头雀鹇鸣叫; c. 中华雀鹇鸣叫。DF. 频率宽度; DT. 句子持续时间; HF. 最高频率; LF. 最低频率

a. The song of *F. cinereiceps*; b. The call of *F. cinereiceps*; c. The call of *F. striaticollis*. DF. Delta frequency; DT. Delta time; HF. Maximum frequency; LF. Minimum frequency

与交流，通常是几只个体能互相看见彼此时所发出，两只个体通常相距不超过 5 m。

觅食鸣叫：个体寻找食物或者进食期间，通常会发出一种细微的、尖细的觅食声，该鸣叫持续时间较短。

报警鸣叫：当领地内出现其他动物或者有人靠近、附近有潜在危险时，个体通常发出一种急促、低沉的叫声，这种叫声从听觉上与其他鸣叫类型十分不同，用来警示、威胁或告知同伴等。

鸣唱：只在繁殖季有记录，区别于鸣叫，鸣唱通常洪亮且高昂，音节多变。

1.4 数据分析

对 7 种褐鹇鸣声各个特征的种间差异进行分析。首先，对鸣声特征进行 Shapiro-Wilk 正态分布检验。其次，对于正态分布的数据采用 Levene 检验考察其方差齐性。经检验，7 种褐鹇的鸣唱和鸣叫参数均不符合正态分布，因此把数据进行对数转换 (log-transformed) 使其符合正态分布。种间比较采用多变量方差分析 (MANOVA) 进行总体比较 (张坤等 2023)，Wilks' Lambda 检验用于种间差异的比较，对于种间存在显著差异的物种进行两两多重事后检验 (Tamhane T2)。种间差异分析在 SPSS 26.0 和 R4.0.3 中进行 (R Core Team 2020)。

鸟类的 ND2 基因常用来计算物种间的遗传距离 (Omland et al. 1999)，单个基因用来重建物种的系统发育关系往往不太稳定 (Dimcheff et al. 2002)，因此从 NCBI 官网下载 7 种褐鹇共有的 ND2、Cyt *b*、RAG1、COI 4 个基因序列，在 MEGA7.0 中采用 Kimura 双参数距离模型 (Kimura 2-Parameter) 计算种间遗传距离，方差估算方法选择用 bootstrap 自展值，默认计算 1 000 次。通过对鸣声特征进行典范变量分析 (canonical variate analysis, CVA)，提取了种间差异最大的鸣声变异维度，同时生成种间鸣声差异的马氏距离矩阵 (Mahalanobis distances) (Campbell et al. 1981)。把遗传距离和鸣声马氏距离作为两个矩阵，通过 Mantel 检验中的

correlation 分析遗传距离和马氏距离之间的相关性。鸣声的马氏距离、Mantel 检验分析均在 Past 4.0.3 中进行。

系统发育信号是度量不同物种的性状在进化树上相似程度的指数。Blomberg K 统计量是比较性状的观察值与布朗运动模型预测值的统计量，系统发育分析的前提假设是物种的性状是系统发育保守的，也就是亲缘关系越近的物种性状越相似。可以利用 Blomberg's K 分析物种的连续功能性状 (Blomberg et al. 2003)。K 值的计算方法为：计算系统发育树末端物种性状数据的均方误差 (MSE₀) 与基于系统发育树的方差-协方差矩阵 (variance-covariance matrix) 的均方误差 (MSE) 的比值，实际的 MSE₀/MSE 与其期望值的比值即为 K 值 (Blomberg et al. 2003, 曹科等 2013)。K ≤ 1，表明随机进化的系统发育信号较低，性状保守性较低，具有较弱的系统发育信号；K > 1 表明性状保守，具有较强的系统发育信号。P 值反应了系统发育信号的显著性，P < 0.05 表示功能性状的系统发育信号显著，P > 0.05 表示功能性状的系统发育信号不显著。基于 7 种雀鹇的 ND2、Cyt *b*、RAG1、COI 4 个基因序列在 ACOPTools 软件中对基因序列进行比对修剪并拼接，在 MEGA7.0 中采用最大似然法构建系统发育树 (Kumar et al. 2016)，生成具有进化枝长的系统发育树 (ultrametric tree)。把鸣唱和鸣叫的 6 个参数分别进行系统发育信号分析，该分析用 R 软件包 picante (Kembel et al. 2010) 中的 phylosignal() 函数计算。

为检验 7 种褐鹇基于鸣声特征的系统发育关系，在 Past 4.0.3 中进行鸣声特征系统聚类分析 (hierarchical cluster analysis)，生成基于鸣声特征马氏距离的系统树形图 (dendrogram)。聚类分析仅使用具有系统发育信号的鸣叫和鸣唱特征数据，进行系统聚类分析前先对标准化后鸣声数据进行主成分分析 (principal components analysis, PCA) 来降维，采用 PCA 降维后新生成的变量值用于系统聚类分析，主

成分分析在 SPSS 26.0 中进行。

2 结果

在繁殖季录制了 7 种褐鹇的鸣声, 非繁殖季录制了棕头雀鹇、路氏雀鹇、白眉雀鹇、褐头雀鹇和玉山雀鹇 5 种褐鹇的鸣声。通过检视语图, 将杂乱的鸣声筛除后, 得到 16 734 个鸣声测量单元样本, 包括 7 557 个鸣叫、9 177 个鸣唱, 作为后续分析样本。玉山雀鹇仅记录到联络鸣叫, 其余 6 种褐鹇均记录到 4 种鸣叫类型。

2.1 7 种褐鹇的鸣声特征

2.1.1 棕头雀鹇 联络鸣叫 ($n = 11$): 常在集群活动时所发出, 且繁殖季和非繁殖季都有记录, 由 2 ~ 4 个音素构成 (图 3a1)。呼唤鸣叫 ($n = 16$): 两只个体距离较远时, 如分别在道路两侧, 该鸣叫由 14 ~ 52 个音素组成 (图 3a2)。觅食鸣叫 ($n = 11$): 多只个体在树枝上寻找食物和进食时, 通常会发出“ji-ji-ji”的鸣叫声, 觅食鸣叫声很微弱, 由 3 或 4 个音素组成 (图 3a3)。报警鸣叫 ($n = 4$): 在育雏期间, 当其他个体或其他物种靠近巢时, 棕头雀鹇会站在高枝上发出急促、持续时间较长且高昂的鸣叫 (图 3a4)。鸣唱 ($n = 58$): 通过野外观察及语图发现棕头雀鹇仅有 1 种鸣唱型, 语图性状似“一”字, 由多个相同音素连接成一条链状结构 (图 4a)。

2.1.2 褐头雀鹇 联络鸣叫 ($n = 7$): 在野外观察发现当褐头雀鹇其中一只发出联络叫声时, 另一只也发出该鸣叫回应, 用于个体间或者亲鸟与幼鸟之间的联络 (图 3b1)。呼唤鸣叫 ($n = 14$): 当配对的其中一只个体突然消失或二者之间相距一定的距离时, 为保持继续联络则发出能将声音传得较远的呼唤叫声, 语图形状像对勾 (图 3b2)。觅食鸣叫 ($n = 4$): 几只个体在地面取食或者在树枝上觅食时会发出该鸣叫, 该鸣叫持续时间非常短且有明显的谐波, 个体间无明显互动 (图 3b3)。报警鸣叫 ($n = 9$): 仅在繁殖期间录制到褐头雀鹇的报警鸣叫, 当

发出报警声时尾部会发生震动 (图 3b4)。鸣唱 ($n = 70$): 褐头雀鹇在繁殖季有 5 种鸣唱型, 由 2 ~ 5 个音节构成 (图 4b)。

2.1.3 白眉雀鹇 联络鸣叫 ($n = 4$): 发生在整个生活史阶段, 联络鸣叫为单音节, 语图形状类似于“J”, 并且出现持续重复现象 (图 3c1)。呼唤鸣叫 ($n = 7$): 非繁殖期在集群或混群觅食时单只个体掉队, 或繁殖期配偶突然消失时的一种声音强度较高的鸣叫。该鸣叫为单音节重复, 音节形状似“U”型 (图 3c2)。觅食鸣叫 ($n = 9$): 在寻找食物或者进食后白眉雀鹇会发出似喜悦的声音, 比较容易区分, 由 4 ~ 6 个音素构成, 从左往右的音素最低频率有逐渐增加的趋势, 区别于报警声, 该鸣叫的音素形状不一致且时长稍长 (图 3c3)。报警鸣叫 ($n = 16$): 一般出现于繁殖期的育雏阶段, 当有人或者其他物种在其巢附近活动并靠近其巢中的幼鸟时, 亲鸟会发出急促、高昂、持续不断的警戒鸣叫, 警戒声由 1 ~ 3 种不同的音素构成且连续重复 (图 3c4)。鸣唱 ($n = 88$): 根据野外观察及结合语图, 白眉雀鹇在繁殖季主要有 4 种不同的鸣唱型, 由 2 或 3 个音节构成 (图 4c)。

2.1.4 路氏雀鹇 联络鸣叫 ($n = 4$): 常由集群活动的多只个体发出, 用来保持种群间的联络, 该鸣叫具有明显的谐波, 每个音节之间较为紧密, 句子之间具有一定的时间间隔 (图 3d1)。呼唤鸣叫 ($n = 6$): 当两只个体相距较远, 其中一只个体发现食物时, 就会发出呼唤鸣叫, 另一只个体就回应并靠近, 该鸣叫较为急促, 音节之间间隔较短 (图 3d2)。觅食鸣叫 ($n = 5$): 在清晨天刚亮或者傍晚时分, 单只或者多只个体结小群觅食, 常以虫子和植物嫩叶或果实为食, 在树枝上来回跳跃寻找食物时发出“qiu-qiu”的叫声, 该鸣叫相比其他鸣叫相对微弱 (图 3d3)。报警鸣叫 ($n = 5$): 当配对的个体在枝头休息时, 发现其他体型较大的鸟类, 如同域分布较多的灰腹噪鹛 (*Trochalopteron henrici*) 靠近时, 就会发出“du-du-du”的叫声来提醒同伴或威胁警示敌人, 该鸣叫相对于其

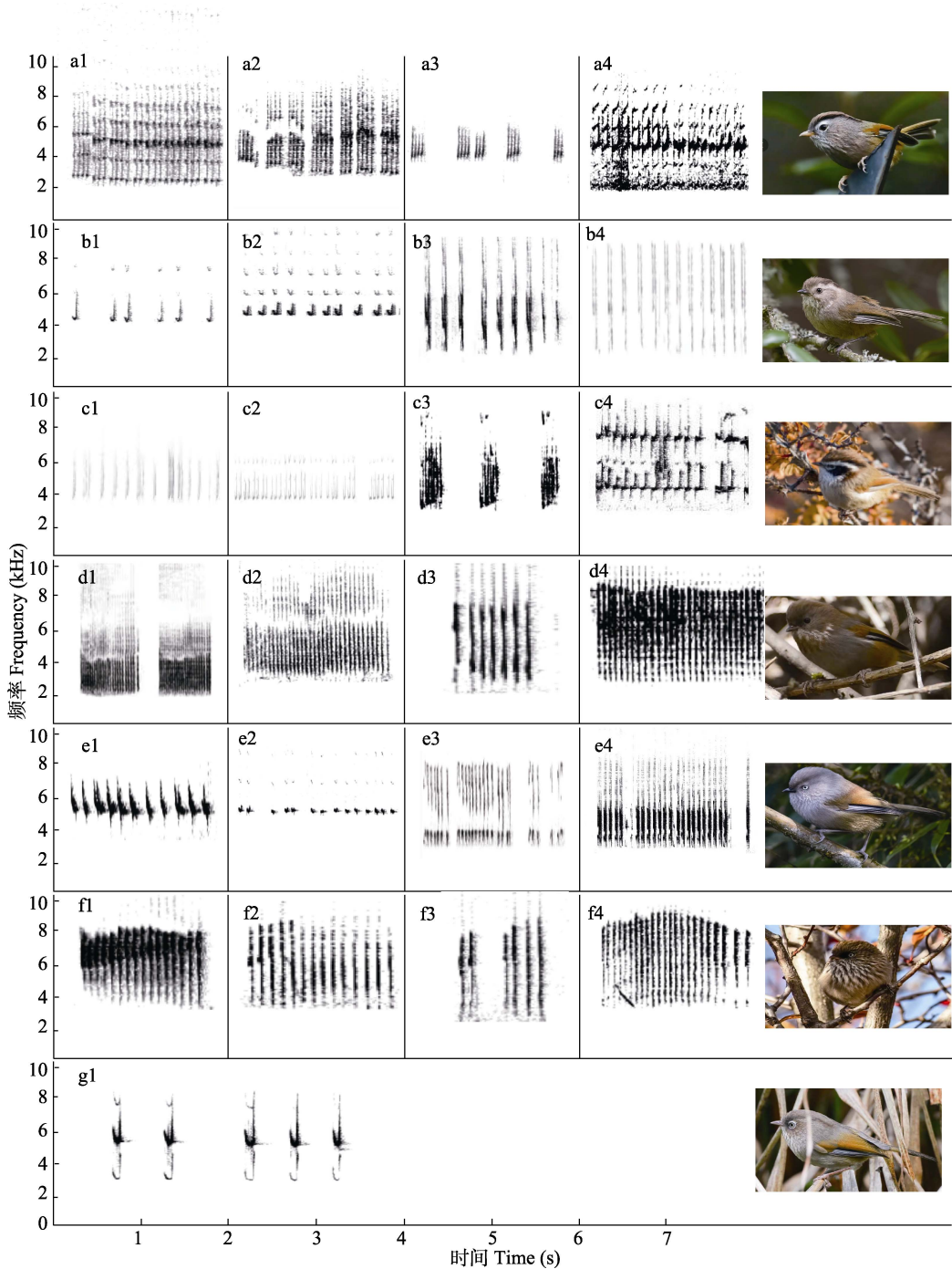


图 3 7 种褐鹀的鸣叫声谱图

Fig. 3 The call spectrogram of seven *Fulvetta* species

1. 联络鸣叫; 2. 呼唤鸣叫; 3. 觅食鸣叫; 4. 报警鸣叫。a. 棕头雀鹀; b. 褐头雀鹀; c. 白眉雀鹀; d. 路氏雀鹀; e. 灰头雀鹀; f. 中华雀鹀; g. 玉山雀鹀。

1. Contact call; 2. Search call; 3. Foraging call; 4. Alarm call. a. *F. ruficapilla*; b. *F. manipurensis*; c. *F. vinipectus*; d. *F. ludlowi*; e. *F. cinericeps*; f. *F. striaticollis*; g. *F. formosana*.

他类型的鸣叫更加洪亮(图 3d4)。鸣唱($n = 14$): 在繁殖期, 雄性个体常常站在灌丛顶端或者树木顶端鸣唱, 以此来吸引配偶, 共记录到 8 种鸣唱型(图 4d)。

2.1.5 灰头雀鹇 联络鸣叫($n = 10$): 在灰头雀鹇个体间较常见, 4 或 5 只个体活动于箭竹林时, 个体间常发出该鸣叫来保持联络(图 3e1)。呼唤鸣叫($n = 11$): 当一只个体单独活动时, 对它回放另一只个体的叫声, 停止播放后, 该个体会发出呼唤叫声并靠近寻找, 语图呈“n”型, 频率宽度较窄(图 3e2)。觅食鸣叫($n = 7$): 根据野外观察发现灰头雀鹇常以竹子嫩叶、苔藓、或地面的虫子为食, 当 3 或 4 只个体结小群寻找食物时, 个体间会发出细微的觅食叫声(图 3e3)。报警鸣叫($n = 6$): 在繁殖季, 灰头雀鹇在地面寻找巢材, 当看到人靠近后会从周围竹林密丛中发出报警声, 常具有提醒同伴或威胁警示的作用(图 3e4)。鸣唱($n = 50$): 繁殖季从 3 月中旬开始, 共记录到 6 种鸣唱型, 均由 2~4 个音节构成(图 4e)。

2.1.6 中华雀鹇 联络鸣叫($n = 9$): 常常由两只个体成对活动时所发出, 由 5~34 个音节组成(图 3f1)。呼唤鸣叫($n = 13$): 常由相距较远的个体间发出, 相比其他类型的鸣叫更加洪亮, 鸣叫时尾部微微振动(图 3f2)。觅食鸣叫($n = 16$): 根据野外观察发现中华雀鹇喜欢在密集的低矮灌丛根部觅食, 主要以小型软体动物为食, 偶尔也吃植物叶子, 当几只个体寻找食物时常发出此类声音(图 3f3)。报警鸣叫($n = 10$): 通常都是在繁殖季时有危险接近幼鸟或者靠近其领域范围内所发出的, 录音时到达其栖息地范围内常听到其发出的报警声, 具有领地防御和威胁警示的作用(图 3f4)。鸣唱($n = 16$): 在中华雀鹇的繁殖季, 雄性个体常单独活动并发出鸣唱, 鸣唱声较为洪亮, 可传播较远距离, 共记录到 6 种鸣唱型(图 4f)。

2.1.7 玉山雀鹇 联络鸣叫($n = 12$): 发生在玉山雀鹇整个生活史中, 且雌雄都可以鸣叫。在野外观察到两只个体发出该鸣叫时二者不会

离得太远, 并且有靠近的趋势, 该鸣叫为单音节, 语图形状类似于“u”, 每次的鸣叫时间间隔较久(图 3g)。鸣唱($n = 11$): 仅发生在玉山雀鹇的繁殖期中, 一般是雄鸟用来吸引配偶以及守护领域, 共记录到 6 种不同的鸣唱类型, 均由 2 个音节组成(图 4g)。

2.2 7 种褐鹇鸣声的种间差异

由于玉山雀鹇只记录到了联络鸣叫, 其他 6 种褐鹇均记录到了 4 种鸣叫类型, 所以对 7 种雀鹇的联络鸣叫进行比较, 对 6 种褐鹇的呼唤鸣叫、觅食鸣叫和报警鸣叫进行差异分析。由于 7 种褐鹇中棕头雀鹇、褐头雀鹇和白眉雀鹇鸣声采集地有两个以上距离较远的地点, 首先对同种不同种群的鸣声差异进行比较, 3 个物种种内不同种群的鸣声都存在显著差异, 因而把棕头雀鹇分为昆明和大理 2 个种群, 褐头雀鹇分为文山和大理 2 个种群, 白眉雀鹇分为大理、香格里拉和保山 3 个种群, 与其他 4 种褐鹇进行种间鸣声差异比较。多变量方差分析表明, 7 种褐鹇的呼唤鸣叫($F_{54, 12675} = 567.98$, $P < 0.001$)、觅食鸣叫($F_{54, 6745} = 274.74$, $P < 0.001$)、联络鸣叫($F_{60, 8775} = 464.41$, $P < 0.001$)、报警鸣叫($F_{54, 5542} = 126.17$, $P < 0.001$) 4 种鸣叫类型的最高频率、最低频率、峰频率、频率宽度、句子持续时间和平均熵在种间均具有显著差异(表 1)。

对鸣唱特征进行多变量方差分析, 7 个物种的 6 个鸣唱参数在种间均有显著性差异($F_{60, 39797} = 633.28$, $P < 0.001$)(表 1)。事后两两比较表明, 棕头雀鹇在鸣唱最低频率、最高频率和峰频率 3 个参数上显著低于其他 6 种褐鹇($P < 0.001$), 句子持续时间显著高于其他褐鹇($P < 0.001$); 中华雀鹇的频率宽度和平均熵显著高于其他 6 种褐鹇; 玉山雀鹇的最低频率和峰频率均高于其他褐鹇($P < 0.001$)。

2.3 种间鸣声特征与系统发育关系

鸣唱特征分析表明, 棕头雀鹇和中华雀鹇的马氏距离最大, 褐头雀鹇和灰头雀鹇最小(表 2), Mantel 检验分析表明马氏距离矩阵和遗传

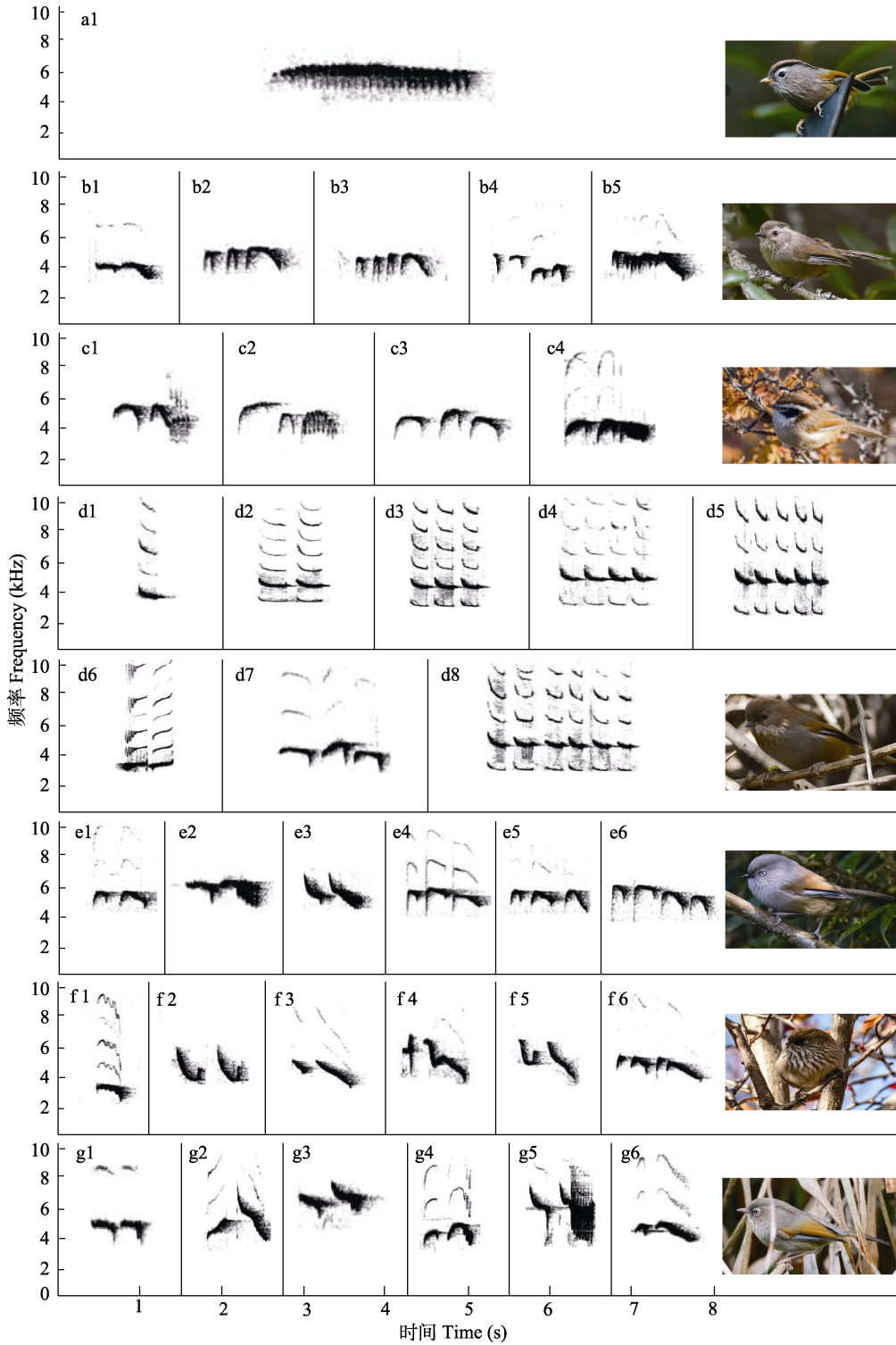


图 4 7 种褐鹟鸣唱型声谱图

Fig. 4 The song spectrogram of seven *Fulvetta* species

a. 棕头雀鹟; b. 褐头雀鹟; c. 白眉雀鹟; d. 路氏雀鹟; e. 灰头雀鹟; f. 中华雀鹟; g. 玉山雀鹟。

a. *F. ruficapilla*; b. *F. manipurensis*; c. *F. vinipectus*; d. *F. ludlow*; e. *F. cinereiceps*; f. *F. striaticollis*; g. *F. formosana*.

表 1 7 种褐鹇的种间鸣声特征多变量方差分析结果

Table 1 Multivariate ANOVA of acoustic characteristics of seven *Fulvetta* species

鸣声类型 Acoustic type	最高频率 Maximum frequency	最低频率 Minimum frequency	峰频率 Peak frequency	频率宽度 Delta frequency	持续时间 Delta time	平均熵 Average entropy
联络鸣叫 Contact call						
<i>F</i>	615.66	641.35	140.29	792.55	181.36	604.13
<i>df</i> ₁	10	10	10	10	10	10
<i>df</i> ₂	2 448	2 448	2 448	2 448	2 448	2 448
<i>P</i>	0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
呼唤鸣叫 Search call						
<i>F</i>	922.71	1 274.18	138.74	2 384.48	244.81	1 160.89
<i>df</i> ₁	9	9	9	9	9	9
<i>df</i> ₂	2 728	2 728	2 728	2 728	2 728	2 728
<i>P</i>	0.001	< 0.001	< 0.001	0.001	< 0.001	< 0.001
觅食鸣叫 Foraging call						
<i>F</i>	427.25	75.03	110.19	249.05	153.50	156.63
<i>df</i> ₁	9	9	9	9	9	9
<i>df</i> ₂	1 327	1 327	1 327	1 327	1 327	1 327
<i>P</i>	< 0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
报警鸣叫 Alarm call						
<i>F</i>	69.84	216.27	55.00	145.94	144.48	156.12
<i>df</i> ₁	9	9	9	9	9	9
<i>df</i> ₂	1 091	1 091	1 091	1 091	1 091	1 091
<i>P</i>	0.001	< 0.001	0.001	< 0.001	0.001	< 0.001
鸣唱 Song						
<i>F</i>	1 744.36	378.33	1 032.67	568.42	1 394.05	434.11
<i>df</i> ₁	10	10	10	10	10	10
<i>df</i> ₂	9 167	9 167	9 167	9 167	9 167	9 167
<i>P</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

距离矩阵之间为正相关 ($r = 0.51$, $P = 0.01$)。鸣叫特征分析表明, 玉山雀鹇和路氏雀鹇的马氏距离最大, 路氏雀鹇和中华雀鹇的马氏距离最小, 但是未发现基于鸣叫特征的两个矩阵之间的相关性 ($r = 0.028$, $P = 0.45$)。

鸣唱的最高频率、最低频率、峰频率和句子持续时间这 4 个特征参数具有明显的系统发育信号 ($K > 1$, $P < 0.05$), 频率宽度和平均熵存在较弱的系统发育信号 ($K < 1$, $P < 0.05$)。鸣叫最高频率和频率宽度 2 个参数具有较强的系统发育信号 ($K > 1$, $P < 0.05$), 句子峰频率、最低频率、句子持续时间和平均熵的系统

发育信号较弱 ($K < 1$, $P < 0.05$) (表 3)。总体而言, 鸣唱特征的系统发育信号强于鸣叫。

把 7 种褐鹇具有较强系统发育信号的 6 个参数进行主成分分析, 共提取出 2 个主成分 PC1 和 PC2, 其特征值分别为 2.87 和 1.79, 解释所有变量 78% 的方差。将得到的两个主成分得分分别储存为变量, 并分别计算出两个主成分得分的平均值用于系统聚类分析, 得到 7 种褐鹇鸣声特征的树形图 (图 5a): 7 种褐鹇聚为三支, 棕头雀鹇处于最外支系, 距离其他 6 种褐鹇最远; 白眉雀鹇、褐头雀鹇和灰头雀鹇聚为一支, 玉山雀鹇、路氏雀鹇和中华雀鹇聚为一支。

表 2 7 种褐鹇的鸣唱马氏距离和遗传距离

Table 2 The mahalanobis distance of song and genetic distance of seven *Fulvetta* species

	白眉雀鹇 <i>F. vinipectus</i>	棕头雀鹇 <i>F. ruficapilla</i>	路氏雀鹇 <i>F. ludlowi</i>	灰头雀鹇 <i>F. cinereiceps</i>	中华雀鹇 <i>F. striaticollis</i>	褐头雀鹇 <i>F. manipurensis</i>	玉山雀鹇 <i>F. formosana</i>
白眉雀鹇 <i>F. vinipectus</i>		0.006 8	0.005 7	0.006 0	0.005 9	0.005 4	0.006 2
棕头雀鹇 <i>F. ruficapilla</i>	22.84		0.007 0	0.007 4	0.006 3	0.006 9	0.007 3
路氏雀鹇 <i>F. ludlowi</i>	49.29	77.18		0.006 8	0.005 5	0.006 4	0.006 0
灰头雀鹇 <i>F. cinereiceps</i>	19.29	31.57	11.00		0.006 2	0.002 0	0.005 5
中华雀鹇 <i>F. striaticollis</i>	66.59	103.52	11.87	27.54		0.007 2	0.005 6
褐头雀鹇 <i>F. manipurensis</i>	10.15	24.61	24.61	5.24	51.02		0.052 0
玉山雀鹇 <i>F. formosana</i>	28.47	63.53	19.28	15.15	46.31	9.62	

对角线上方数据是遗传距离，对角线下方是马氏距离。

The data above the diagonal is the genetic distance, and the data below the diagonal is the mahalanobis distance.

表 3 褐鹇属鸟类鸣声特征的系统发育信号

Table 3 Phylogenetic signal of vocal characteristics of the *Fulvetta* species

鸣声特征 Acoustic characteristics	K 值/P 值 K value/P value					
	最高频率 Maximum frequency	最低频率 Minimum frequency	峰频率 Peak frequency	持续时间 Delta time	频率宽度 Delta frequency	平均熵 Average entropy
鸣唱 Songs	1.27/0.001	1.20/0.001	1.68/0.001	1.8/0.001	0.31/0.001	0.48/0.001
鸣叫 Calls	1.37/0.001	0.25/0.001	0.60/0.001	0.49/0.001	1.17/0.001	0.40/0.001

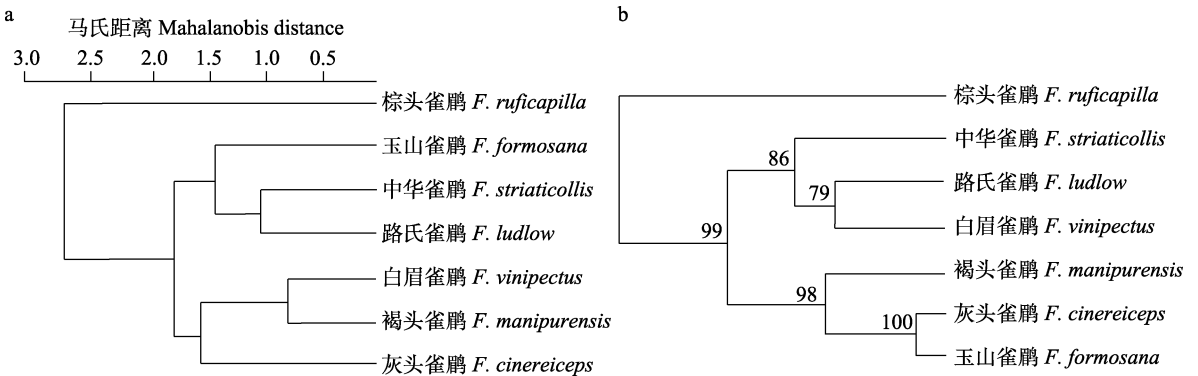


图 5 基于鸣声特征的褐鹇属鸟类聚类与褐鹇属鸟类系统发育关系对比图

Fig. 5 Phylogenetic relationship of *Fulvetta* and cluster dendrogram of seven species of *Fulvetta* based on acoustic characteristics comparison chart

a. 基于鸣声特征构建的 7 种褐鹇聚类图；b. 基于 *ND2*、*Cyt b*、*RAG1*、*COI* 4 个基因序列采用最大似然法构建的 7 种褐鹇的系统发育树。
a. Cluster dendrogram of seven species of *Fulvetta* based on acoustic characteristics; b. Phylogenetic trees of seven species of *Fulvetta* based on the four gene sequences of *ND2*, *Cyt b*, *RAG1* and *COI* were constructed by maximum likelihood method.

3 讨论

鸟类的鸣声特征会受鸣管和体型的影响 (McCracken et al. 1997), 体型较大的个体有更大的发声器官, 能够产生更低频率的声音 (Bertellis et al. 2002)。本研究褐鹡属鸟类的鸣声频率范围在 1 997 ~ 10 619 Hz, 与褐鹡属鸟类体型大小相近的火尾绿鹡 (*Myzornis pyrrhoura*) 鸣声频率范围 4 500 ~ 8 900 Hz (邓梦先等 2021) 相近, 而噪鹡科 (Leiothrichidae) 鸟类比褐鹡、绿鹡体型更大, 如灰胸蓑鹡 (*Liocichla omeiensis*, 杨承忠等 2009)、橙翅噪鹡 (*Trochalopteron elliotii*, 刘如笋 1997) 的鸣声频率 1 200 ~ 4 000 Hz, 频率更低, 符合一般规律。声音适应假说认为, 鸟类将演化出适合其栖息地特征的声音特征, 以增强鸣声的有效传播, 林下灌丛鸟类发出的鸣声频率比生活在开阔环境中的更低 (Wiley et al. 1978), 褐鹡属的鸟类相比于灰腹地莺 (*Tesia cyaniventer*) 的生活环境更加开阔, 灰腹地莺偏好密闭度高且潮湿的林下环境, 其鸣唱的最高频率为 4 227 Hz (冯莹莹等 2021), 明显低于褐鹡鸣唱的最高频率 (棕头雀鹡 4 223 Hz ~ 中华雀鹡 6 592 Hz, 见附录 1)。

联络鸣叫用于个体、亲子和配偶间的识别和联络 (Ribot et al. 2013)。从语图上看, 褐头雀鹡和玉山雀鹡的联络鸣叫较相似, 都呈对勾状, 是单音节重复; 褐头雀鹡和灰头雀鹡的呼唤鸣叫也比较相似, 鸣叫特征的马氏距离在这三个种间也较小, 这与三个物种的亲缘关系较近有关系, 它们曾为同一个物种的不同亚种 (郑作新 1987)。报警鸣叫能传递捕食者的大小及位置信息, 一般频率较高且持续时间较长 (Marler 1955), 本研究中 7 种褐鹡的报警鸣叫最高频率 (8 705 Hz), 同样高于联络鸣叫 (7 745 Hz)、呼唤鸣叫 (7 685 Hz) 和觅食鸣叫 (7 813 Hz) 的频率。研究发现频率较高可能是为了迷惑入侵者, 因为高频声音能从树皮、树叶等物体上发生反射, 这会导致入侵者无法

获取目标个体的准确位置 (Slabbekoorn et al. 2002)。

曲目大小和声谱结构是鸟类鸣声比较研究的基础, 常被用来比较物种间鸣唱的相似性和差异性 (Catchpole et al. 2008)。许多研究认为, 鸟类鸣唱曲目的多样性是性选择的结果 (Howard 1974), 而在鸣禽中鸣唱曲目较少的鸟类, 性选择可能是基于鸣唱的声学特征, 而不是曲目的多样性。在对栗胁林莺 (*Dendroica pensylvanica*) 的鸣声研究中发现, 较高的峰频率和较长的句子更能吸引雌性, 这可能是衡量该物种雄性质量的指标 (Byers 2007)。本研究中, 棕头雀鹡的鸣唱最为单一, 仅有 1 种鸣唱型; 路氏雀鹡有 8 种鸣唱型, 且都有明显的谐波; 中华雀鹡、灰头雀鹡和玉山雀鹡均有 6 种鸣唱型; 褐头雀鹡和白眉雀鹡的鸣唱型分别为 5 种和 4 种。根据鸣唱曲目的多少, 鸣禽可以分为“多才多艺型”和“非多才多艺型”, 前者的鸣唱通常是连续多变的, 音节也较为复杂, 后者的鸣唱是不连续且简单的, 多为重复音节且句子间具有明显时间间隔 (雷富民等 2004)。我们的记录中同一只个体的鸣唱曲目通常由 1 或 2 种鸣唱型组成, 且多为单调重复, 句子间时间间隔明显, 所以 7 种褐鹡属于“非多才多艺型”。

鸟类的鸣声特征往往与物种间的遗传差异相关 (McCracken et al. 1997, Päckert et al. 2003)。在亲缘关系较近的物种中研究鸣声的差异, 有助于对动物声通讯进化的理解 (Wilkins et al. 2013)。许多研究表明, 声信号的变化与系统发育关系平行 (Ord et al. 2006)。对 14 种鹭科鸟类的鸣声系统发育研究表明, 最具有系统发育信号的鸣声特征是音节数、音节结构、基本频率等, 因为这些特征受自身发声器官和个体行为的影响较大, 而频率范围和峰频率受生境特征的影响较大 (McCracken et al. 1997)。对 71 种鸣禽和 66 种非鸣禽鸣声系统发育信号的研究表明, 尽管鸣唱受到后天学习的影响很强, 但是相比于鸣叫, 鸟类的鸣唱还是比鸣叫

具有更强的系统发育信号，并且亲缘关系越近的物种鸣声特征越相似，特别是在雀形目鸟类中 (Arató et al. 2021)。本研究中，7 种褐鹛的鸣唱特征同样比鸣叫具有更强的系统发育信号，表明这 7 种褐鹛的鸣唱特征受到较强的系统发育约束，亲缘关系越近的物种鸣唱特征越相似。从系统进化角度来看，鸣叫更多保留了祖先特征，更加保守，但是鸣唱和性选择有关，受到更大的进化压力，因此进化速率比鸣叫更快、有物种特异性、具有更强的系统发育信号 (Takahasi et al. 2006, Byers 2007, Arató et al. 2021)。根据以上研究，我们认为在使用鸣声特征构建物种相互关系的研究中，鸣叫特征更加保守，更加适合于种上阶元的系统关系研究，鸣唱则更适合用于种间关系构建。

在褐鹛属的分子系统发育树上 (图 5b)，棕头雀鹛单独位于一个支系，中华雀鹛、路氏雀鹛和白眉雀鹛位于同一支系，褐头雀鹛、灰头雀鹛和玉山雀鹛位于同一支系 (Cai et al. 2019)。基于鸣声特征的聚类结果与之大体一致，比如棕头雀鹛位于最外支，灰头雀鹛和褐头雀鹛、中华雀鹛和路氏雀鹛均为姐妹种关系。但是，鸣声聚类树上白眉雀鹛和玉山雀鹛的位置关系发生了变化，白眉雀鹛并未和中华雀鹛、路氏雀鹛聚在一起，玉山雀鹛也和灰头雀鹛、褐头雀鹛分开，表明白眉雀鹛和玉山雀鹛在物种关系构建中遗传学和行为学特征出现不一致，这可能与它们的生态适应或者性选择作用有关。

致谢 感谢孙清松先生采集玉山雀鹛野外录音和提供照片，感谢西南林业大学的王小祎、王官胜、张健嵩、候自强、李江梅、聂军、索朗次仁参与野外录音。感谢普林斯顿大学的梁丹博士、西南林业大学的元青苗和李根丽对数据分析给予帮助。感谢呼景阔、韦铭提供鸟类照片。

参 考 文 献

- Alström P, Davidson P, Duckworth J W, et al. 2010. Description of a new species of *Phylloscopus* warbler from Vietnam and Laos. *Ibis*, 152(1): 145–168.
- Alström P, Xia C, Rasmussen P C, et al. 2015. Integrative taxonomy of the Russet Bush Warbler *Locustella mandelli* complex reveals a new species from central China. *Avian Research*, 6(1): 1–33.
- Arató J, Fitch W T. 2021. Phylogenetic signal in the vocalizations of vocal learning and vocal non-learning birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 376(1836): 20200241.
- Bertellis, Tubaro P L. 2002. Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(4): 423–430.
- Blomberg S P, Garland T Jr, Ives A R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4): 717–745.
- Byers B E. 2007. Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behavioral Ecology*, 18(1): 130–136.
- Cai T L, Cibois A, Alström P, et al. 2019. Near-complete phylogeny and taxonomic revision of the world's babblers (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130: 346–356.
- Campbell N A, Atchley W R. 1981. The geometry of canonical variate analysis. *Systematic Zoology*, 30(3): 268–280.
- Catchpole C K, Slater P J B. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dimcheff D E, Drovetski S V, Mindell D P. 2002. Phylogeny of Tetraoninae and other galliform birds using mitochondrial 12S and ND2 genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24(2), 203–215.
- del Hoyo J, Elliott A, Christie D A. 2007. *Handbook of the Birds of the World. Vol.12. Picathartes to Tits and Chickadees*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Gelang M, Cibois A, Pasquet E, et al. 2009. Phylogeny of babblers (Aves, Passeriformes): major lineages, family limits and classification. *Zoologica Scripta*, 38(3): 225–236.
- Gill F, Donsker D, Rasmussen P, et al. 2022. IOC World Bird List (v12.2). [DB/OL]. [2023-05-10]. <https://doi.org/10.15468/anfq6> accessed via GBIF.org on.
- Howard R D. 1974. The influence of sexual selection and

- interspecific competition on mocking bird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution*, 28(3): 428–438.
- Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11): 1463–1464.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33(7): 1870–1874.
- Kunc H P, Amrhein V, Naguib M. 2005. Seasonal variation in dawn song characteristics in the common nightingale. *Animal Behaviour*, 70(6): 1265–1271.
- Liu W, Wada K, Nottebohm F. 2009. Variable food begging calls are harboring ers of vocal learning. *PLoS ONE*, 4(6): e5929.
- Lorenz K. 1953. *Comparative Studies on the Behaviour of the Anatinae*. London, UK: Goodale Press. 221–267.
- Marler P R. 1955. Characteristics of Some Animal Calls. *Nature*, 176: 6–8.
- Martens J. 2019. 12. Vocalizations and speciation of palearctic birds. // Kroodsma D E, Miller E H. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Ithaca: Cornell University Press, 221–240.
- McCracken K G, Sheldon F H. 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(8): 3833–3836.
- Moyle R G, Andersen M J, Oliveros C H, et al. 2012. Phylogeny and biogeography of the core babblers (Aves: Timaliidae). *Systematic Biology*, 61: 631–651.
- Odom K J, Hall M L, Riebel K, et al. 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications*, 5(1): 1–6.
- Omland K E, Lanyon S M, Fritz S J. 1999. A molecular phylogeny of the New World orioles (*Icterus*): the importance of dense taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(2): 224–239.
- Ord T J, Martins E P. 2006. Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, 71(6): 1411–1429.
- Päckert M, Martens J, Kosuch J, et al. 2003. Phylogenetic signal in the song of crests and kinglets (Aves: Regulus). *Evolution*, 57(3): 616–629.
- Päckert M, Martens J, Sun Y, et al. 2004. The radiation of the *Seiurus burkii* complex and its congeners (Aves: Sylviidae): molecular genetics and bioacoustics. *Organisms Diversity and Evolution*, 4(4): 341–364.
- Pasquet E, Bourdon E, Kalyakin M V, et al. 2006. The fulvettas (*Alcippe*, Timaliidae, Aves): a polyphyletic group. *Zoologica Scripta*, 35(6): 559–566.
- Penny D. 1992. The comparative method in evolutionary biology. *Journal of Classification*, 9(1): 169–172.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Ribot R F H, Berg M L, Buchanan K L, et al. 2013. Is there variation in the response to contact call playbacks across the hybrid zone of the parrot *Platyercus elegans*? *Journal of Avian Biology*, 44(4): 399–407.
- Seddon N, Tobias J A. 2010. Character displacement from the receiver's perspective: species and mate recognition despite convergent signals in suboscine birds. *Proceedings Biological Sciences*, 277(1693): 2475–2483.
- Slabbekoorn H, Eilers J, Smith T B. 2002. Birdsong and sound transmission: the benefits of reverberations. *The Condor*, 104(3), 564–73.
- Takahasi M, Kagawa H, Ikebuchi M, et al. 2006. Case studies of song and call learning by a hybrid Bengales-Zebra Finch and Bengalese-fostered Zebra Finches: Assessing innate factors in vocal learning. *Ornithological Science*, 5(1): 85–93.
- Tracy T T, Baker M C. 1999. Geographic variation in syllables of House Finch songs. *The Auk*, 116(3): 666–676.
- Wiley R H, Richards D G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3(1): 69–94.
- Wilkins M R, Seddon N, Safran R J. 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3): 156–166.
- Xia C W, Xiao H, Zhang Y Y. 2010. Individual variation in brownish-flanked bush warbler songs. *The Condor*, 112(3): 591–595.
- Xia J, Wu F, Hu W Z, et al. 2015. The coexistence of seven sympatric

- fulvettas in Ailao Mountains, Ejia Town, Yunnan Province. *Zoological Research*, 36(1): 18–28.
- 曹科, 饶米德, 余建中, 等. 2013. 古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响. *生物多样性*, 21(5): 564–571.
- 邓梦先, 梁丹, 罗旭. 2021. 高黎贡山火尾绿鹏的鸣声特征分析. *动物学杂志*, 56(2): 171–179.
- 冯莹莹, 梁丹, 李兴权, 等. 2021. 山地隔离和空间距离对高黎贡山灰腹地鸫 (*Tesia cyaniventer*) 鸣唱特征的影响. *生态学报*, 41(21): 8673–8684.
- 国家林业和草原局, 农业农村部. 2021. 国家重点保护野生动物名录 [EB/OL]. (2021-02-05) [2021-02-25]. <http://www.forestry.gov.cn>.
- 黄亚灵, 杨青, 蒋纯, 等. 2012. 北红尾鸲鸣唱句子内结构分化及利用其鸣唱识别个体. *动物学研究*, 33(3): 249–254.
- 雷富民. 1999. 鸟类鸣声在鸟类系统学研究中的作用初探. *动物分类学报*, 24(4): 103–108.
- 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.
- 李剑, 万冬梅, 李东来, 等. 2013. 杂色山雀指名亚种繁殖期的鸣声行为. *动物学杂志*, 48(4): 513–520.
- 李金林, 孙悦华, Martens J, 等. 2008. 云南柳莺鸣声特点及地理差异的初步分析. *动物学杂志*, 43(3): 126–130.
- 李奇生, 李旭, 罗旭. 2015. 云南高黎贡山 7 种鹟类骨骼特征比较. *生物学杂志*, 32(5): 43–47.
- 刘如筭, 俞清, 丁文宁, 等. 1997. 橙翅噪鹛的声行为. *动物学报*, 42(增刊 1): 74–79.
- 刘阳, 陈水华. 2021. 中国鸟类观察手册. 长沙: 湖南科技出版社, 472–477.
- 罗旭, 屈延华, 尹祚华, 等. 2009. 画眉科鸟类系统发育及分类地位商榷. *动物分类学报*, 34(3): 485–498.
- 王小祎, 梁丹, 和义星, 等. 2016. 云南高黎贡山片马垭口白眉雀鹛繁殖生态特征研究. *西南林业大学学报*, 36(3): 181–186.
- 夏灿玮, 张雁云. 2009. 鸟类鸣声地理变异的形成机制. *四川动物*, 28(5): 777–780.
- 肖华, 周智鑫, 王宁, 等. 2008. 黄腹山雀的鸣唱特征分析. *动物学研究*, 29(3): 277–284.
- 杨承忠, 徐会, 郑慧珍, 等. 2009. 灰胸薮鹛鸣声及繁殖行为的初步研究. *动物学杂志*, 44(5): 51–59.
- 杨岚, 杨晓君. 2004. 云南鸟类志: 下卷 雀形目. 昆明: 云南科技出版社, 472–483.
- 约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇. 2000. 中国鸟类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社, 110–111.
- 张坤, 杨晓菁, 赵世东, 等. 2023. 白头鸲鸣唱特征的季节差异分析. *动物学杂志*, 58(2): 161–172.
- 郑光美. 2017. 中国鸟类分类与分布名录. 3 版. 北京: 科学出版社, 1–410.
- 郑作新, 龙泽虞, 郑宝贲. 1987. 中国动物志: 鸟纲 第十一卷 (雀形目 鹟科 II: 画眉亚科). 北京: 科学出版社.

附录 1 7 种褐鹀鸣声的声学特征

Appendix 1 Characteristics for acoustic of seven *Fulvetta* species

物种 Species	鸣声类型 Acoustic type	最低频率 (Hz) Minimum frequency	最高频率 (Hz) Maximum frequency	峰频率 (Hz) Peak frequency	频率宽度 (Hz) Delta frequency	持续时间 (s) Delta time	平均熵 (bits) Average entropy
棕头雀鹀 <i>F. ruficapilla</i> (<i>n</i> = 64)	联络鸣叫 Contact call (<i>n</i> = 519)	3 065.38 ± 392.24 (2 068.3 ~ 4 362.7)	9 443.48 ± 1 319.11 (6 767.9 ~ 11 986.8)	4 412.60 ± 800.80 (2 756.2 ~ 7 493.6)	6 378.09 ± 1 416.24 (4 134.4 ~ 9 731.9)	0.16 ± 0.04 (0.045 ~ 0.334)	5.21 ± 0.34 (4.43 ~ 6.11)
	呼唤鸣叫 Search call (<i>n</i> = 405)	2 239.15 ± 248.44 (1 631.4 ~ 3 675.4)	10 191.30 ± 770.93 (7 154.5 ~ 10 619.4)	4 983.15 ± 490.09 (4 263.6 ~ 5 986.2)	8 380.28 ± 1 770.78 (5 057.7 ~ 15 360.4)	1.71 ± 0.98 (0.24 ~ 5.76)	4.41 ± 0.57 (3.03 ~ 5.64)
	觅食鸣叫 Foraging call (<i>n</i> = 525)	3 447.28 ± 282.82 (2 902.4 ~ 4 429.6)	5 563.28 ± 462.24 (4 444.3 ~ 7 224.2)	3 973.74 ± 422.80 (3 273.0 ~ 5 943.2)	2 116.09 ± 498.64 (790.1 ~ 3 901.2)	0.15 ± 0.03 (0.081 ~ 0.235)	4.39 ± 0.38 (3.39 ~ 5.36)
	报警鸣叫 Alarm call (<i>n</i> = 100)	1 997.88 ± 222.91 (1 566.1 ~ 2 295.9)	9 087.91 ± 1 036.03 (6 682.2 ~ 11 136.4)	4 579.24 ± 237.53 (3 919.0 ~ 4 952.6)	7 090.02 ± 1 066.47 (4 632.0 ~ 9 045.3)	2.11 ± 1.43 (0.52 ~ 7.44)	4.20 ± 0.52 (3.43 ~ 5.11)
	鸣唱 Song (<i>n</i> = 1 259)	2 908.29 ± 322.06 (1 887.3 ~ 5 991.6)	4 223.88 ± 299.97 (3 483.4 ~ 8 361.5)	3 911.23 ± 257.04 (2 842.4 ~ 6 632.2)	1 315.59 ± 277.74 (499.8 ~ 2 990.3)	1.14 ± 0.23 (0.47 ~ 1.789)	3.03 ± 0.2 (2.26 ~ 4.83)
褐头雀鹀 <i>F. manipurensis</i> (<i>n</i> = 71)	联络鸣叫 Contact call (<i>n</i> = 448)	5 518.24 ± 474.01 (4 333.5 ~ 6 362.1)	7 582.47 ± 592.50 (5 673.8 ~ 9 103.9)	5 693.93 ± 495.78 (4 651.2 ~ 7 106.0)	2 064.23 ± 350.05 (804.2 ~ 3 191.6)	0.07 ± 0.01 (0.05 ~ 0.11)	3.58 ± 0.40 (2.30 ~ 4.47)
	呼唤鸣叫 Search call (<i>n</i> = 940)	5 160.78 ± 432.42 (3 523.8 ~ 6 148.8)	6 560.75 ± 611.96 (4 778.9 ~ 8 015.5)	5 433.10 ± 360.40 (4 392.8 ~ 6 330.8)	1 399.96 ± 319.73 (434.4 ~ 2 387.5)	0.09 ± 0.01 (0.04 ~ 0.20)	3.17 ± 0.40 (1.74 ~ 4.2)
	觅食鸣叫 Foraging call (<i>n</i> = 119)	4 148.13 ± 495.84 (3 484.7 ~ 5 405.7)	9 393.59 ± 286.55 (6 586.2 ~ 9 873.3)	5 780.97 ± 853.28 (4 005.2 ~ 8 268.8)	5 245.45 ± 572.28 (1 837.0 ~ 6 227.7)	0.06 ± 0.01 (0.04 ~ 0.14)	5.22 ± 0.35 (4.10 ~ 5.77)
	报警鸣叫 Alarm call (<i>n</i> = 433)	4 081.77 ± 611.16 (2 419.4 ~ 6 739.9)	8 813.65 ± 932.23 (7 168.6 ~ 10 334.6)	6 316.96 ± 830.73 (3 617.6 ~ 9 000.9)	4 011.90 ± 721.84 (2 061.0 ~ 6 631.0)	0.08 ± 0.01 (0.03 ~ 0.17)	5.14 ± 0.38 (3.21 ~ 6.11)
	鸣唱 Song (<i>n</i> = 1 078)	3 678.33 ± 291.52 (2 442.7 ~ 4 600.0)	5 242.90 ± 312.88 (4 613.9 ~ 6 400.1)	4 857.87 ± 291.00 (3 273.0 ~ 5 684.8)	1 564.57 ± 378.61 (620.2 ~ 2 777.0)	0.83 ± 0.20 (0.43 ~ 1.62)	2.58 ± 0.29 (1.84 ~ 3.52)
白眉雀鹀 <i>F. vinipectus</i> (<i>n</i> = 124)	联络鸣叫 Contact call (<i>n</i> = 202)	3 680.07 ± 218.87 (3 529.8 ~ 3 908.8)	5 725.69 ± 616.54 (5 169.7 ~ 6 587.8)	4 055.94 ± 384.04 (3 862.8 ~ 4 454.5)	2 045.62 ± 591.55 (1 329.3 ~ 2 909.6)	0.13 ± 0.02 (0.117 ~ 0.16)	2.77 ± 0.47 (2.57 ~ 3.67)
	呼唤鸣叫 Search call (<i>n</i> = 450)	3 883.94 ± 366.53 (3 591.3 ~ 4 565.4)	6 249.57 ± 428.30 (5 990.6 ~ 6 975.5)	4 068.14 ± 391.55 (3 766.6 ~ 5 029.1)	2 410.62 ± 399.28 (2 228.1 ~ 2 571.2)	0.12 ± 0.47 (0.08 ~ 0.21)	3.16 ± 0.35 (2.66 ~ 3.52)
	觅食鸣叫 Foraging call (<i>n</i> = 164)	4 252.67 ± 263.20 (3 313.7 ~ 4 567.5)	7 987.12 ± 470.78 (7 565.9 ~ 9 218.4)	4 967.33 ± 679.16 (4 014.7 ~ 5 736.9)	3 734.46 ± 471.66 (3 331.8 ~ 5 904.7)	0.28 ± 0.09 (0.154 ~ 0.376)	4.81 ± 0.30 (4.52 ~ 5.45)
	报警鸣叫 Alarm call (<i>n</i> = 480)	3 935.69 ± 635.42 (3 696.6 ~ 4 881.8)	8 212.95 ± 1 925.48 (7 041.0 ~ 10 176.9)	4 722.49 ± 713.96 (4 052.5 ~ 6 399.7)	4 277.25 ± 2 015.30 (2 774.3 ~ 5 051.0)	0.18 ± 0.05 (0.14 ~ 0.303)	4.73 ± 0.49 (4.56 ~ 5.29)
	鸣唱 Song (<i>n</i> = 5 293)	3 265.70 ± 345.71 (2 238.1 ~ 4 239.8)	5 013.42 ± 362.30 (4 323.2 ~ 6 635.6)	4 630.26 ± 256.67 (4 057.2 ~ 5 407.2)	1 747.71 ± 851.38 (851.4 ~ 3 630.6)	0.71 ± 0.16 (0.39 ~ 1.06)	2.70 ± 0.32 (1.99 ~ 3.79)

续附录 1

物种 Species	鸣声类型 Acoustic type	最低频率 (Hz) Minimum frequency	最高频率 (Hz) Maximum frequency	峰频率 (Hz) Peak frequency	频率宽度 (Hz) Delta frequency	持续时间 (s) Delta time	平均熵 (bits) Average entropy
路氏雀鹀 <i>F. ludlowi</i> (<i>n</i> = 33)	联络鸣叫 Contact call (<i>n</i> = 106)	2 839.95 ± 486.56 (1 775.5 ~ 3 894.5)	8 065.89 ± 894.19 (6 083.6 ~ 9 679.1)	4 463.59 ± 944.42 (3 100.8 ~ 7 622.8)	5 195.39 ± 1 102.83 (3 321.8 ~ 7 120.3)	0.81 ± 0.45 (0.15 ~ 2.19)	5.39 ± 0.19 (4.96 ~ 5.84)
	呼唤鸣叫 Search call (<i>n</i> = 117)	3 013.84 ± 376.01 (2 290.9 ~ 3 837.3)	7 782.60 ± 550.43 (6 242.7 ~ 9 507.3)	4 929.89 ± 1 244.16 (2 799.3 ~ 8 139.6)	4 768.76 ± 584.40 (2 863.6 ~ 6 242.7)	0.70 ± 0.49 (0.121 ~ 2.35)	5.65 ± 0.43 (4.68 ~ 6.31)
	觅食鸣叫 Foraging call (<i>n</i> = 80)	3 502.11 ± 796.04 (2 347.3 ~ 5 956.4)	7 213.91 ± 1 049.34 (5 548.1 ~ 10 100.3)	5 401.92 ± 1 254.99 (3 100.8 ~ 8 010.4)	3 711.80 ± 1 273.29 (1 707.1 ~ 7 539.7)	0.42 ± 0.23 (0.16 ~ 1.31)	5.40 ± 0.49 (4.24 ~ 6.21)
	报警鸣叫 Alarm call (<i>n</i> = 38)	2 814.42 ± 492.88 (2 162.5 ~ 4 258.2)	8 545.31 ± 1 296.89 (6 871.6 ~ 11 780.1)	5 273.88 ± 716.29 (3 876.0 ~ 7 235.2)	5 730.90 ± 1529.37 (2 951.2 ~ 9 152.2)	0.93 ± 0.38 (0.422 ~ 2.301)	5.19 ± 0.47 (3.46 ~ 5.89)
	鸣唱 Song (<i>n</i> = 163)	3 381.05 ± 1 052.98 (1 707.1 ~ 6 970.6)	6 357.78 ± 1 029.73 (4 925.5 ~ 8 820.0)	2 485.42 ± 691.40 (3 876.0 ~ 7 493.6)	5 155.96 ± 857.39 (1 138.1 ~ 6 259.4)	0.95 ± 0.28 (0.24 ~ 1.06)	2.94 ± 0.47 (2.05 ~ 5.41)
中华雀鹀 <i>F. striaticollis</i> (<i>n</i> = 64)	联络鸣叫 Contact call (<i>n</i> = 159)	3 552.35 ± 583.15 (2 061.8 ~ 5 784.5)	8 360.02 ± 940.40 (6 242.7 ~ 11 225.5)	5 753.30 ± 1 166.27 (2 971.6 ~ 8 441.0)	4 807.67 ± 1 200.61 (2 577.3 ~ 8 648.2)	0.83 ± 0.52 (0.10 ~ 3.45)	5.59 ± 0.48 (4.03 ~ 6.37)
	呼唤鸣叫 Search call (<i>n</i> = 405)	3 380.49 ± 648.45 (1 947.3 ~ 7 330.9)	8 274.94 ± 850.44 (6 300.0 ~ 10 423.6)	5 292.38 ± 1 216.73 (2 110.3 ~ 8 311.8)	4 900.10 ± 1 012.33 (2 403.1 ~ 7 731.8)	0.85 ± 0.51 (0.07 ~ 4.16)	5.43 ± 0.52 (0.55 ~ 6.37)
	觅食鸣叫 Foraging call (<i>n</i> = 272)	3 264.75 ± 567.34 (1 946.5 ~ 5 269.1)	8 361.28 ± 716.20 (6 185.5 ~ 10 165.2)	5 237.34 ± 1 331.06 (1 335.1 ~ 8 656.3)	5 100.08 ± 869.47 (2 634.5 ~ 7 044.5)	0.77 ± 0.42 (0.16 ~ 2.92)	5.79 ± 0.41 (4.04 ~ 6.45)
	报警鸣叫 Alarm call (<i>n</i> = 218)	3 212.78 ± 532.27 (1 832.7 ~ 4 925.5)	8 225.99 ± 731.73 (6 586.4 ~ 10 356.6)	5 461.33 ± 1 112.89 (2 540.9 ~ 8 225.7)	5 013.20 ± 906.92 (2 691.8 ~ 7 617.3)	0.85 ± 0.50 (0.21 ~ 3.25)	5.57 ± 0.39 (4.48 ~ 6.37)
	鸣唱 Song (<i>n</i> = 207)	3 462.25 ± 626.37 (1 873 ~ 5 097.3)	6 592.19 ± 550.24 (4 295.5 ~ 8 247.3)	5 078.71 ± 638.74 (2 971.6 ~ 6 718.4)	3 129.90 ± 761.34 (1 317.3 ~ 5 154.5)	0.67 ± 0.19 (0.30 ~ 1.06)	3.57 ± 0.37 (2.64 ~ 4.83)
灰头雀鹀 <i>F. cinereiceps</i> (<i>n</i> = 84)	联络鸣叫 Contact call (<i>n</i> = 434)	4 653.76 ± 841.53 (2 405.5 ~ 6 185.5)	7 294.39 ± 927.47 (5 612.7 ~ 10 080.0)	5 658.56 ± 581.34 (3 100.8 ~ 7 364.4)	2 640.63 ± 1 315.67 (1 202.7 ~ 7 273.6)	2.20 ± 1.64 (0.18 ~ 9.86)	3.91 ± 0.81 (2.36 ~ 6.30)
	呼唤鸣叫 Search call (<i>n</i> = 420)	4 407.50 ± 553.58 (2 863.6 ~ 6 300.0)	6 627.36 ± 600.52 (5 440.9 ~ 9 679.1)	5 280.04 ± 399.12 (4 694.2 ~ 6 718.4)	2 219.94 ± 571.50 (1 030.9 ~ 6 815.5)	1.78 ± 1.55 (0.16 ~ 14.32)	3.48 ± 0.50 (2.40 ~ 6.21)
	觅食鸣叫 Foraging call (<i>n</i> = 242)	3 651.92 ± 652.12 (1 937.1 ~ 5 212.5)	8 363.71 ± 1 365.37 (5 269.1 ~ 12 084.5)	5 702.55 ± 988.3 (3 100.8 ~ 8 397.9)	4 709.61 ± 1 805.68 (1 067.7 ~ 8 934.5)	1.91 ± 1.43 (0.242 ~ 7.88)	4.89 ± 0.91 (5.01 ~ 6.30)
	报警鸣叫 Alarm call (<i>n</i> = 108)	3 457.04 ± 845.85 (1 660.9 ~ 6 471.8)	9 349.24 ± 944.23 (7 388.2 ~ 11 511.8)	5 971.08 ± 1 090.20 (4 177.4 ~ 9 733.0)	5 892.20 ± 1 418.59 (3 092.7 ~ 9 049.1)	1.14 ± 0.93 (0.16 ~ 4.73)	5.59 ± 0.40 (4.70 ~ 6.82)
	鸣唱 Song (<i>n</i> = 1 064)	3 462.90 ± 448.53 (1 947.3 ~ 4 810.9)	5 586.69 ± 371.06 (4 810.9 ~ 6 987.3)	4 810.44 ± 305.56 (4 005.2 ~ 6 029.3)	2 159.80 ± 503.12 (1 030.9 ~ 3 837.3)	0.99 ± 0.22 (0.49 ~ 1.68)	3.02 ± 0.37 (2.04 ~ 4.38)
玉山雀鹀 <i>F. formosana</i> (<i>n</i> = 23)	联络鸣叫 Contact call (<i>n</i> = 200)	6 072.23 ± 289.94 (5 197.2 ~ 6 855.0)	9 005.46 ± 605.07 (7 482.2 ~ 10 243.1)	6 276.65 ± 278.17 (5 512.5 ~ 7 278.2)	2 933.22 ± 511.36 (1 612.9 ~ 4 238.5)	0.14 ± 0.02 (0.06 ~ 0.22)	2.73 ± 0.31 (1.99 ~ 3.83)
	鸣唱 Song (<i>n</i> = 113)	4 346.49 ± 490.03 (3 523.8 ~ 5 406.4)	5 887.01 ± 261.78 (5 165.1 ~ 6 468.4)	5 485.06 ± 272.86 (4 737.3 ~ 6 115.4)	1 540.52 ± 494.00 (637.5 ~ 2 365.3)	0.60 ± 0.09 (0.39 ~ 0.77)	2.41 ± 0.30 (1.77 ~ 3.07)