

北红尾鸲鸣唱的微地理变异

杨青, 蒋纯, 黄亚灵, 夏灿玮^(✉)

北京师范大学生命科学学院, 北京, 100875

摘要: 鸣唱微地理变异涉及同域/邻域成种这一进化热点问题, 得到广泛的关注, 并获得大量的实证。但已有的研究多关注不同种群间鸣唱语句结构的分化, 对鸣唱语句定量特征的分化关注较少。本研究于2011年繁殖季录取北京小龙门林场及附近3个居民点的32只北红尾鸲 (*Phoenicurus aureoreus*) 的鸣唱, 经方差分析发现: 不同录音点北红尾鸲鸣唱在定量特征上存在显著差异, 并且差异主要体现在鸣唱的稳定部分。本研究的结果丰富了鸟类鸣唱微地理变异的实证。

关键词: 北红尾鸲 (*Phoenicurus aureoreus*), 鸟类鸣唱, 微地理变异

Song Microgeographical Variation of *Phoenicurus aureoreus*

YANG Qing, JIANG Chun, HUANG Ya-ling, XIA Can-wei^(✉)

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

1 前言

鸟类的鸣唱具有吸引异性和驱赶同性的双重作用^[1]。在一些近缘种中, 鸣唱的差异是生殖隔离的最重要机制^[2]。同一物种的不同种群之间鸣唱的差异——鸣唱地理变异, 被认为是种群分化, 乃至物种形成的最初的步骤^[3,4]。由于生境、形态、性选择压力的不同, 同一物种不同种群间的鸣唱差异是普遍存在的^[5]。种群间的鸣唱地理变异依据涉及尺度的不同, 又可分为宏地理变异和微地理变异。相对于鸣唱宏地理变异, 鸣唱微地理变异研究的种群间距离较近, 种群间的个体具有潜在的交配机会^[6]。由于鸣唱微地理变异涉及同域/邻域成种这一进化热点问题^[7,8], 得到广

泛的关注, 并获得大量的实证。例如, 对挪威繁殖的夏候鸟白眉歌鸲 (*Turdus iliacus*) 的研究发现, 在 965 km² 的范围内存在 27 个方言区^[9]; 对武汉市区的留鸟白头鹎 (*Pycnonotus sinensis*) 的研究也发现, 不同种群间没有共享的鸣唱型^[10]。

相对于鸣唱语句结构 (音素的形态、音素的组合等) 的研究, 鸣唱语句定量的特征 (时间变量、频率变量) 在鸣唱微地理变异的研究中关注的较少。鸣唱语句结构与定量特征的变化并不总是一一对应。例如, 对褐头牛鹂 (*Molothrus ater*) 近 30 年的鸣声比较发现, 语句定量的特征有较大的变化, 但语句的结构却基本保持一致^[11]; 而语句结构的变化, 语句定量的特征也可保持不变^[3]。语句定量特征的改变对于鸟类的种间识别、配偶选择、领域维持可产生重要的影响。即使鸣唱的频率仅变化 1%, 鸟类也可做出区别^[12]。

北红尾鸲 (*Phoenicurus aureoreus*) 隶属雀形目 (Passeriformes) 鸲科 (Turdidae) 红尾鸲属 (*Phoenicurus*), 广布于欧亚大陆东部, 是华北地区常见的夏

收稿日期: 2012-09-01; 修回日期: 2012-11-25

基金项目: 国家自然科学基金基础科学人才培养基金能力提高项目(野外实践)(J1210075)

通讯作者: 夏灿玮, E-mail: xiacanwei@126.com

候鸟。北红尾鸲喜筑巢于屋檐下的墙缝、农电土坎的凹陷处，具有伴人而居的习性。在本研究区域（北京小龙门林场及其周边），由于居民点的不连续分布，北红尾鸲的分布也呈现出明显的斑块状：居民点附近北红尾鸲密度高，而居民点之间的林区北红尾鸲密度低。在繁殖季北红尾鸲雄鸟常站在视野开阔处（屋檐、电线、树梢等）发出响亮的鸣唱，为研究鸣唱微地理变异提供了很好的素材。本文的研究目的：检验北红尾鸲鸣唱语句的定量特征是否存在微地理变异，以期丰富鸟类鸣唱微地理变异的实证。

2 研究方法

2.1 研究地区

野外工作在小龙门林场及其周边开展（40°00'N, 115°26'E）。北红尾鸲为该地区夏候鸟，在居民点附近分布集中。我们挑选了4个居民点（林场场部、小龙门村、齐家庄、洪水口村）进行野外声音采集工作。其中小龙门村录音点和齐家庄录音点距离最近（约2km）；林场场部录音点和小龙门村录音点距离最远（约5km）。由于北红尾鸲在繁殖季活动范围一般在巢址的100m之内^[13-16]，故可以确定不同录音点间的北红尾鸲个体不会是同一只。

2.2 野外工作

野外工作于2011年北红尾鸲的繁殖季进行，其中6月18日至26日调查研究点北红尾鸲的分布、确定录音地点，6月27至29日进行录音采集工作。录音设备采用Tascam HD-P2便携式数字录音机（Tascam，日本）和Sennheiser MKH416 P48外接强指向性话筒（Sennheiser Electronic，德国），采样精度设置为16Bit，采样频率设置为44.1kHz。共有32只个体获得了清晰可供分析的录音。其中林场场部6只，小龙门村11只，齐家庄10只，洪水口村5只。

2.3 声音量化

用Goldwave 5.25声音处理软件（GoldWave Inc，加拿大）过滤背景噪声（低于1 kHz），并重新采样（22.05 kHz）。利用 Avisoft-SASLab Pro 5.1.09 声音分析软件（Avisoft Bioacoustics，德国）生成语图。参照相关研究^[17]，本文中使用的鸣声术语如下（图1）：

音素：语图上表现为一段连续的曲线，是鸣唱的最基本单位。

句子：包含多个音素的连续段落，句子间通常有明显的间隔。

稳定部分：北红尾鸲鸣唱句子的前半部分，在个体内十分保守。

可变部分：北红尾鸲鸣唱句子的后半部分，在个体内有较大变异。

对每个北红尾鸲挑选10句连续的录音进行测量并取平均值。测量的变量包括句子的持续时间（ t_{Dur} ）、句子的最高频率（ F_{max} ）、句子的最低频率（ F_{min} ）、句子起始的频率（ F_{sta} ）、句子结尾的频率（ F_{end} ）、句子的音素数（ N_b ）。由于北红尾鸲鸣唱句子的稳定部分和可变部分差异显著^[13]，所以我们还分别测量了这两个部分的持续时间（ t_{Dur_s} ， t_{Dur_v} ）、最高频率（ F_{max_s} ， F_{max_v} ）、最低频率（ F_{min_s} ， F_{min_v} ）、音素数（ N_{b_s} ， N_{b_v} ）以及两部分之间的间隔时间（ t_{Int} ），共15个变量。

2.4 数据分析

由于鸣唱语句的变量间普遍存在相关性^[18]，所以我们对测量的15个原始变量进行主成分分析，提取特征值大于1的主成分。对提取的主成分进行方差分析，以检验不同录音点北红尾鸲鸣唱语句定量特征是否存在差异。在方差分析时，为避免对多组独立的数据进行假设检验导致第一类错误累积概率的增加，参照相关研究^[19]采用Bonferroni校正：显著性水平设置为0.05/l，其中l为提取的主成分个数。

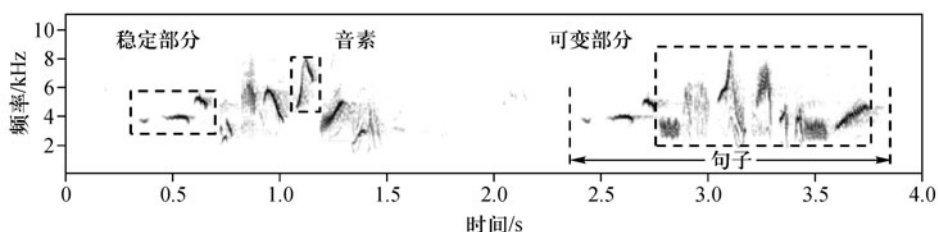


图1 北红尾鸲鸣唱语图及鸣声术语

统计分析利用 SPSS17.0 (Spss Inc, 美国) 完成。在需要数据符合正态分布的统计分析中, 均不排除正态分布的零假设(单样本K-S检验, $P > 0.05$)。

3 结果

主成分分析共提取了前6个特征值大于1的主成分, 累积解释总变异的82.5%。通过考察主成分相关系数矩阵可见(表1): 解释总变异28.8%的第1主成分(PC1)主要与鸣唱语句的最低频率(F_{min} , F_{min_v})正相关、与音素数(N_b)负相关; 解释总变异16.3%的第2主成分(PC2)主要与鸣唱语句的总持续时间(t_{Dur})和可变部分持续时间(t_{Dur_v})正相关; 解释总变异12.4%的第3主成分(PC3)主要与鸣唱语句的最高频率(F_{max} , F_{max_v})正相关; 解释总变异9.5%的第4主成分(PC4)主要与鸣唱语句起始的频率(F_{sta})正相关, 与稳定部分最高频率(F_{max_s})负相关; 解释总变异8.2%的第5主成分(PC5)主要与鸣唱语句稳定部分的持续时间(t_{Dur_s})正相关; 解释总变异7.3%的

第6主成分(PC6)主要与鸣唱语句结尾的频率(F_{end})正相关。

由于对6个相互独立的主成分进行方差分析, 我们将拒绝零假设的显著性水平校正为0.008(0.050 / 6, Bonferroni校正), 以避免第一类错误累积概率的增加。方差分析结果显示与鸣唱语句稳定部分的变量相关性较高的第4主成分(PC4)和第5主成分(PC5)在不同录音点间的差异显著(表2)。分别利用第4主成分和第5主成分为横、纵坐标做散点图, 来自不同录音点的个体可以较好的区分开(图2)。

4 讨论

本研究对来自4个录音点的32只北红尾鸲鸣唱进行比较, 发现鸣唱语句定量的特征在不同的录音点存在显著的差异(图2, 表2), 并且存在差异的定量特征主要与语句稳定部分的变量相关(表1)。鸣唱微地理变异在鸟类中是较为普遍的现象, 在多个类群中都得到了验证^[9,10]。但已有的研究较多地侧重于音素的种

表1 主成分分析相关系数矩阵

变量名*	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
t_{Dur}	-0.051	0.881	0.279	0.001	0.279	-0.077
F_{max}	-0.232	0.077	0.920	-0.054	-0.041	0.121
F_{min}	0.829	0.021	-0.324	0.125	-0.120	0.225
F_{sta}	0.241	0.085	-0.080	0.736	-0.180	0.061
F_{end}	0.116	-0.155	0.097	-0.036	-0.069	0.861
N_b	-0.790	0.417	0.010	0.107	-0.049	0.304
t_{Dur_s}	-0.025	0.180	-0.006	0.103	0.928	-0.122
F_{max_s}	0.032	-0.024	-0.017	-0.761	-0.151	0.077
F_{min_s}	0.228	0.598	-0.248	0.014	-0.031	-0.204
N_{b_s}	-0.422	-0.233	-0.240	-0.079	0.597	0.477
t_{Dur_v}	-0.218	0.873	0.296	0.090	-0.008	-0.063
F_{max_v}	-0.135	0.196	0.944	0.012	-0.044	-0.032
F_{min_v}	0.881	0.118	-0.225	0.182	-0.125	0.107
N_{b_v}	-0.630	0.590	0.140	0.153	-0.362	0.064
t_{Int}	0.564	0.003	-0.035	-0.580	-0.150	0.036

*变量名的说明见正文

表2 不同录音点北红尾鸲鸣唱定量特征的单因素方差分析

变量名*	F 统计量	P
PC1	0.516	0.675
PC2	2.684	0.066
PC3	3.896	0.019
PC4	9.144	0.000
PC5	9.513	0.000
PC6	1.046	0.388

*变量名的说明见正文和表1

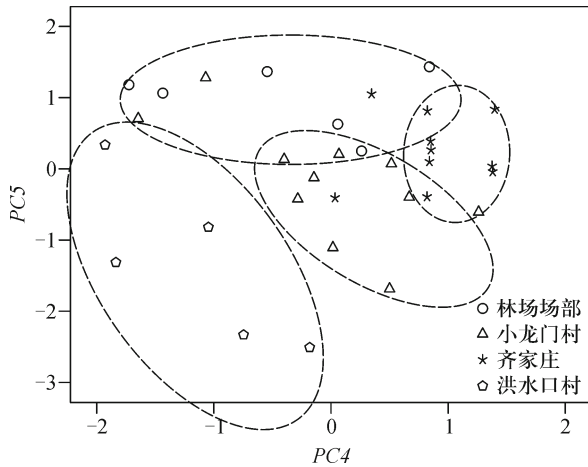


图2 来自4个录音点的32只北红尾鸲在第4主成分和第5主成分上的散点图，图中不同的符号代表来自不同录音点的个体

类和组合等语句结构特征，对语句定量特征在鸣唱微地理变异中关注的较少。鸣唱语句结构与定量特征的变化并不总是一一对应^[3,11]，在语句结构上存在鸣唱微地理变异并不足以保证在语句定量特征上也存在类似规律。考虑到鸣唱语句定量特征的改变对鸟类生活史可产生重要影响^[12]，急需验证在鸣唱语句的定量特征上是否也存在微地理变异。本研究发现北红尾鸲语句的定量特征在不同录音点存在显著差异，丰富了鸣唱微地理变异的实证。

生境、形态、性选择压力的不同，均可导致不同种群间鸣唱的差异^[1,5]。同一种群间的个体可以相互学习和匹配鸣声，而不同种群间的个体由于空间距离的阻隔而缺乏鸣唱学习和匹配的机会，也可导致种群间鸣唱的差异^[1]。本文研究的物种北红尾鸲为研究地的夏候鸟。从我们初步的观察看，不同录音点间个体的形态和所处的生境没有明显的差异。其鸣唱微地理变异的原因还有待进一步的研究。

致谢

感谢北京师范大学生命科学学院张雁云教授在实验设计、数据分析和写作方面给予的指导。

参考文献

[1] Catchpole C K, Slater P J B. Bird song: biological themes and variations. 2nd ed [M]. New York: Cambridge University Press, 2008: 139–202.

[2] Martens J. Vocalizations and speciation of Palearctic birds // Kroodsma D E, Miller E H. Ecology and evolution of acoustic communication in birds [M]. New York: Cornell University Press, 1996: 221–240.

[3] Slabbekoorn H, Smith TB. Bird song, ecology and speciation [J]. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 2002, 357(1 420): 493–503.

[4] Alstrom P, Ranft R. The use of sounds in avian systematics and the importance of bird sound archives [J]. Bulletin of the British Ornithologists' Club, 2003, 123A(Supplement): 114–135.

[5] 夏灿玮, 张雁云. 鸟类鸣声地理变异的形成机制 [J]. 四川动物, 2009, 28(5): 777–780.

[6] Mundinger P C. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds // Kroodsma D E, Miller E H. Acoustic Communication in Birds [M]. New York: Academic Press, 1982(21): 147–208.

[7] Lachlan R F, Servedio M R. Song learning accelerates allopatric speciation [J]. Evolution, 2004, 58(9): 2 049–2 063.

[8] Patten M A, Rotenberry J T, Zuk M. Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation [J]. Evolution, 2004, 58(10): 2 144–2 155.

[9] Bjerke T K, Bjerke T H. Song dialects in the Redwing *Turdus iliacus* [J]. Ornis Scandinavica, 1981, 12(1): 40–50.

[10] 杨晓菁, 雷富民. 白头鹎的鸣唱结构及其鸣唱微地理变异 [J]. 动物学报, 2008, 54(4): 630–639.

[11] O'Loghlen A L, Ellis V, Zaratzian D R, et al. Cultural evolution and long-term song stability in a dialect population of brown-headed cowbirds [J]. Condor, 2011, 113(2): 449–461.

[12] Dooling R J, Lohr B, Dent M L. Hearing in birds and reptiles // Dooling R J, Popper A N, Fay R R. Comparative hearing: birds and reptiles [M]. New York: Springer Press, 2000: 308–359.

[13] 李伟, 王军. 北红尾鸲繁殖习性及其食性研究 [J]. 辽宁林业科技, 1998, 6(6): 10–12, 23.

[14] 张东. 北红尾鸲育雏期的观察 [J]. 高师理科学刊, 1999, 19(4): 47–50.

[15] 吴逸群. 北红尾鸲的繁殖生物学研究 [J]. 甘肃林业科技, 2010, 35(1): 69–70.

[16] 朴忠万, 金志民, 杨春文, 等. 北红尾鸲繁殖习性观察 [J]. 安徽农业科学, 2010, 38(9): 4 614–4 615, 4623.

[17] 黄亚灵, 杨青, 蒋纯, 等. 北红尾鸲鸣唱句子内结构分化及利用其鸣唱识别个体 [J]. 动物学研究, 2012, 32(3): 249–254.

[18] Podos J. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae) [J]. Evolution, 1997, 51(2): 537–551.

[19] Luther D A, Derryberry E P. Birdsongs keep pace with city life: changes in song over time in an urban songbird affects communication [J]. Animal Behaviour, 2012, 83(4): 1 059–1 066.