



繁殖行为与种群管理 Reproductive Behavior and Population Management

扎龙保护区笼养丹顶鹤
求偶炫耀行为与交尾成败的关系李晓欢^{1#}, 孙雪颖^{1#}, 吴庆明^{1*}, 徐卓², 孟令圣²

(1. 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨 150040;
2. 黑龙江扎龙国家级自然保护区管理局, 齐齐哈尔 161000)

稿件运行过程

收稿日期: 2025-04-14
修回日期: 2026-01-07



摘要

关键词: 扎龙国家级自然保护区;
丹顶鹤;
求偶炫耀;
舞蹈行为;
鸣声行为

Keywords: Zhalong National Nature Reserve;
Red-crowned crane (*Grus japonensis*);
Courtship displays;
Dance behavior;
Vocal behavior

中图分类号: Q958.1

文献标志码: A

文章编号:

2310-1490(2026)-01-0022-08

DOI: 10.12375/ysdwx.202504009

为探究丹顶鹤 (*Grus japonensis*) 求偶炫耀行为 (舞蹈、鸣声) 对交尾的影响, 2024年3—6月, 利用监控设备对扎龙国家级自然保护区繁育中心内15对笼养丹顶鹤进行连续观测, 并采用全事件记录法对其求偶行为进行量化分析。结果表明: 舞蹈行为日频次与交尾成功率呈显著正相关 ($P < 0.05$), 且舞蹈和交尾行为的高峰期高度重叠, 主要集中于04:00—05:00及15:00—16:00; 鸣声特征分析显示, 交尾成功组雄性个体在交尾前的鸣声最高频率、主频率和音节持续时间均极显著高于交尾失败组 ($P < 0.01$), 同时二元逻辑回归模型表明, 鸣声的最低频率 ($P < 0.01$) 和音节持续时间 ($P < 0.001$) 对交尾成功具有显著的正向预测作用。研究表明, 高频次舞蹈行为以及具有较高最低频率和较长音节的鸣声, 可作为预测笼养丹顶鹤交尾成功的重要行为指标。据此建议, 在交尾和舞蹈行为活跃时段暂停笼舍投喂、清洁等常规作业, 以减少人为干扰, 并减少相邻配对个体间以及散养鹤和笼养鹤之间的接触, 以降低种内及种间干扰对繁殖行为的影响。

基金项目: 国家重点研发计划重点专项项目(2023YFF1305000); 国家自然科学基金面上项目(32271557)

第一作者简介: 李晓欢(1998—), 女, 硕士研究生; 主要从事鸟类生态学研究。E-mail: lixiaohuan6992@163.com

*共同第一作者: 李晓欢; 孙雪颖

*通信作者: 吴庆明, E-mail: qingmingwu@126.com

Relationship Between Courtship Display Behavior and Mating Attempts in Captive Red-Crowned Cranes in Zhalong National Nature Reserve

LI Xiaohuan^{1#}, SUN Xueying^{1#}, WU Qingming^{1*}, XU Zhuo², MENG Lingsheng²

(1. College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;
2. Administration of Heilongjiang Zhalong National Nature Reserve, Qiqihar 161000, China)

Abstract: To explore the effects of courtship display behaviors (dancing, vocalizations) on mating attempts of red-crowned cranes (*Grus japonensis*), from March to June 2024, monitoring equipment was used to conduct continuous observations on 15 captive pairs of red-crowned cranes at the breeding center of Zhalong National Nature Reserve, and quantitative analysis of their courtship behavior was performed using the all-occurrence recording method. The results showed that the daily frequency of dancing behavior was significantly positively correlated with mating attempt success rate ($P < 0.05$). Moreover, the peak periods of dancing and mating behaviors highly overlapped, mainly concentrated in 04:00–05:00 and 15:00–16:00. Vocal characteristic analysis revealed that in the successful mating attempt group, the maximum frequency, dominant frequency, and syllable duration of male vocalizations before mating attempts were significantly higher than those in the failed mating attempt group ($P < 0.01$). Meanwhile, the binary logistic regression model indicated that the minimum frequency of vocalizations ($P < 0.01$) and syllable duration ($P < 0.001$) had significant positive predictive effects on mating attempt success. The study indicates that high-frequency dancing behavior, along with vocalizations characterized by relatively high minimum frequency and longer syllable duration, could serve as important behavioral indicators for predicting successful mating attempts in captive red-crowned cranes. Therefore, it is recommended to suspend routine operations such as cage feeding and cleaning during the active periods of mating and dancing behaviors to reduce human interference. Additionally, contact between adjacent paired individuals, as well as between free-ranging cranes and captive cranes, should be minimized to reduce the impact of intraspecific and interspecific interference on reproductive behaviors.

丹顶鹤 (*Grus japonensis*) 是鹤形目 (Gruiformes) 鹤科 (Gruidae) 的大型涉禽, 不仅具有重要的生态与文化价值, 也是湿地生态系统健康的关键指示种。该物种在世界自然保护联盟濒危物种红色名录中被列为易危 (VU) 等级^[1], 同时也是我国一级重点保护野生动物^[2]。鹤类冬季同步调查结果显示, 2022 年在我国境内越冬的丹顶鹤数量为 711 只^[3]。近 20 年来, 丹顶鹤种群数量未见显著增长, 整体增长趋势不容乐观^[4]。因此, 其繁殖生态与种群恢复已成为国内外相关领域学者关注的科学焦点。

已有研究证明, 求偶炫耀行为能够显著影响动物的交配 (交尾) 成功率和生殖表现^[5-8]。雌性个体通常倾向于选择炫耀行为强烈的雄性, 这可能是此类行为中隐含着雄性个体的身体状况^[9]、遗传优势^[10]和资源占有能力^[11]等信息, 从而利于雌性获得

更具适应性的后代。达尔文通过观察缎蓝园丁鸟 (*Ptilonorhynchus violaceus*) 独特的求偶行为, 提出了性选择理论。该理论指出, 雄性个体的任何特征若能提升其交配成功率, 即使该特征可能不利于其生存, 仍可通过遗传机制在后代中保留并扩散。这是因为这类特征能帮助个体获得更多的交配机会与后代, 从而以较低的生存代价换取更高的生殖成功率^[12]。因此, 通过性选择保留下来的求偶炫耀行为具有明确的生物学意义。丹顶鹤为典型的单配制大型鸟类, 羽色朴素、雌雄同色, 其求偶主要依赖舞蹈和鸣声两类炫耀行为^[13-14]。目前, 国内外关于鸟类求偶炫耀行为的研究主要集中于中小型物种, 针对丹顶鹤的相关研究较少。因此, 探讨丹顶鹤求偶炫耀行为的表现形式及其与繁殖成效的关系, 不仅能够丰富行为生态学的理论认知, 也对丹顶鹤的人工

繁育及迁地保护实践具有重要的指导意义。

1 研究区概况

黑龙江扎龙国家级自然保护区(以下简称“扎龙保护区”)位于黑龙江省西部,齐齐哈尔市东南部松嫩平原、乌裕尔河下游的湖沼苇草地带($46^{\circ}52'—47^{\circ}32' N$, $123^{\circ}47'—124^{\circ}37' E$),总面积21万 hm^2 ^[15]。该保护区建于1979年,1987年晋升为国家级自然保护区,1992年被列入《国际重要湿地名录》。

扎龙保护区地貌按成因可分为冲积平原、湖沼平原、风积沙地和冲积河谷平原4类^[16],整体呈东北—西南走向,平均海拔约144 m^[15]。气候属于中温带半干旱大陆性季风气候,年均气温 $3.5^{\circ}C$,1月最冷,7月最热^[17]。扎龙湿地是我国北部最连续、最开阔的湿地生态系统,扎龙保护区也是目前我国最大的以鹤类等大型水禽为主要保护对象的珍稀鸟类国家级自然保护区。全球现存鹤类15种,我国分布有9种,其中在扎龙保护区记录到的有6种,分别为丹顶鹤、白枕鹤(*Antigone vipio*)、白头鹤(*Grus monacha*)、灰鹤(*G. grus*)、白鹤(*Leucogeranus leucogeranus*)和蓑羽鹤(*Anthropoides virgo*),因而该地素有“鸟的乐园,鹤的故乡”之称^[17]。

2 研究方法

2.1 数据收集与筛选

数据收集分为预收集和正式收集两个阶段。

预收集阶段为2024年3月28日—4月12日,主要目的是掌握丹顶鹤舞蹈和鸣声的行为节律及其与周围环境之间的关系,进而判定与本研究相关的舞蹈和鸣声类型,同时调试监控设备(EAKUN BSY-QG5,东莞市宝视源科技有限公司,中国)的摆放位置、角度、高度及太阳能供电系统,以提高数据采集的科学性与精度。该阶段对笼养和野生丹顶鹤同时进行观察,以全面把握其行为特征。

正式数据收集于2024年4月13日—5月25日。使用监控设备,采用全事件记录法对选定的15对丹顶鹤进行24 h连续观测,每5 min录制一段视频作为一条独立数据。在此期间,大部分丹顶鹤于4月下旬进入孵卵阶段。个别繁殖个体受野生赤狐(*Vulpes vulpes*)或豹猫(*Prionailurus bengalensis*)的干扰,出现因首窝卵损毁而再次产卵的情况,甚至有个体持续存在交尾行为却未产卵。

数据筛选分3步进行:(1)初筛。根据丹顶鹤活动节律与日出日落时间,将分析时段限定为每日03:00—23:00,若某条数据中出现舞蹈、鸣声或交尾中的任一行为,即予以保留,共获得有效数据37 800条。(2)二筛。从初筛数据中提取以交尾行为为焦点的舞蹈和鸣声数据,共得到7 691条,本研究中舞蹈部分的分析均使用二次筛选数据。(3)三筛。为进一步提高鸣声数据的可靠性,剔除受噪声干扰或画面遮挡的无效数据。假定每日行为数据的完整度可能影响交尾结果,针对每对丹顶鹤,每日仅选取行为信息最完整的一条鸣声数据作为有效数据,共得到102条用于鸣声特征分析。

对于交尾成功与失败的判定,以雌鹤展翅为标志,若雄鹤跃上其背部并有对接泄殖腔的动作即视为交尾成功,反之则视为失败。

2.2 因子界定与提取

针对舞蹈行为,界定舞蹈行为频次和舞蹈时长两个因子,并根据已有研究^[18]的标准进行舞蹈行为识别。舞蹈行为频次指两性丹顶鹤中任一方向在对方面前表现出的张翅、点头、跳跃和飞舞等^[13]连贯且持续性行为组合的发生次数;舞蹈时长指单次此类连贯舞蹈行为的持续时间,包括雌性舞蹈时长、雄性舞蹈时长和共舞时长,单位均为s。

针对鸣声行为,依据文献^[14]重点关注丹顶鹤在交尾前的典型鸣声表现。雄性丹顶鹤在交尾前常发出“嘎嘎”声,且在雌性张翅后、雄性接近过程中,该鸣声音量通常逐渐增大。本研究从监控视频中提取此类鸣声数据,使用Avisoft-SASLab Lite声音分析软件(Avisoft Bioacoustics,德国)生成语谱图,进而提取最高频率、最低频率、主频率、音节持续时间、音节间隔时间和频带数等声学参数。

2.3 数据处理与分析

利用R 4.4.1进行统计分析,数据可视化通过ggplot2包实现。对于舞蹈行为,使用Shapiro-Wilk检验对数据先进行正态性检验,符合正态分布的数据采用Pearson相关分析,不符合的则选择Spearman相关分析;然后,使用Beta回归模型分析舞蹈行为频次、舞蹈行为时长对交尾成功率的影响。对于鸣声行为,同样使用Shapiro-Wilk检验判断各自变量(最高频率、最低频率、主频率、音节持续时间、音节间隔时间和频带数)的正态性,符合正态分布的数据采用独立样本t检验,不符合的则采用Mann-Whitney U检

验;之后,构建二元逻辑回归模型(binary logistic regression model),分析各声学参数对交尾成功的影响。所有数据均以平均值±标准差(mean ± SD)表示, $P < 0.05$ 视为差异具有统计学意义。

3 结果

3.1 舞蹈行为与交尾成败

3.1.1 舞蹈时段与交尾频次

通过对求偶期丹顶鹤舞蹈行为与交尾行为发生时间的统计发现:舞蹈行为在 04:00—05:00 和

16:00—17:00 达到全天峰值(13.7%),在 15:00—16:00 和 17:00—19:00 出现次高峰(11.8%);交尾行为在 04:00—05:00 达到全天最高值(44.4%),在 15:00—16:00 出现次高峰(11.1%)。04:00—05:00 均为舞蹈和交尾行为的全天最高峰时段,而 15:00—16:00 则为两种行为的共同次高峰时段,两者在时间分布上高度重叠(图1)。Spearman 相关分析结果表明:舞蹈行为频次和交尾频次间存在中等程度的极显著正相关($\rho = 0.597, P < 0.01$)。

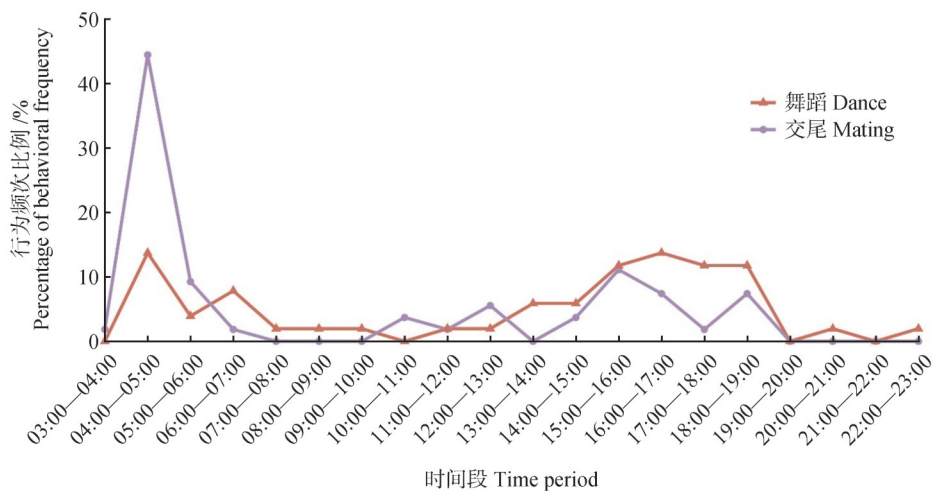


图1 舞蹈与交尾行为的时间节律

Figure 1 Temporal rhythm of dancing and mating attempt behaviors

3.1.2 舞蹈行为频次与交尾成功率

采用Spearman 相关分析检验交尾成功率与舞蹈行为日频次、舞蹈行为日时长(雌性舞蹈时长、雄性舞蹈时长和共舞时长)之间的关系。结果表明:交尾成功率与舞蹈行为日频次间存在较强的极其显著正相关($\rho = 0.724, P < 0.001$),说明日舞蹈频次越高,交尾成功率也越高。

为进一步明确舞蹈行为日频次对交尾成功率的影响,运用Beta 回归模型对相关行为因子进行统计和拟合分析。模型的统计检验结果显示:舞蹈行为日频次对交尾成功率具有显著的正向影响($P < 0.05$),而其他舞蹈指标均未表现出统计学显著性($P > 0.05$)。Beta 回归拟合曲线(图2)表明,交尾成功率随舞蹈行为日频次的增加呈单调上升趋势,且主要观测范围内的置信区间较窄,进一步支持该关系的稳定性。综合Spearman 相关分析与Beta 回归模型结果,本研究证实舞蹈行为日频次是影响笼养

丹顶鹤交尾成功率的关键行为因子,其增加可显著提升交尾成功率。

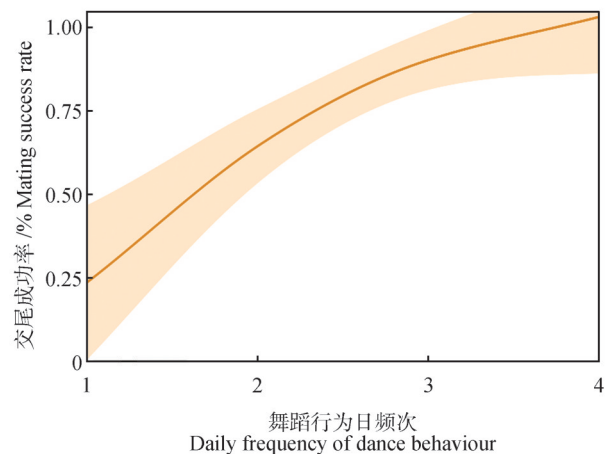


图2 舞蹈行为日频次对交尾成功率的影响

Figure 2 Effect of the daily frequency of dancing behavior on mating attempt success rate

3.2 鸣声行为与交尾成败

3.2.1 交尾前鸣声语谱特征差异

对交尾前雄性丹顶鹤的鸣声语谱特征进行描述统计(表1),结果显示:交尾成功组的最高频率、最低频率、主频率、音节持续时间和频带数的均值均高于

交尾失败组,且成功组的最高频率、最低频率和频带数的标准差(SD)均低于失败组,表明其特征数据离散程度小、稳定性更强。组间差异分析进一步表明,交尾成功组与失败组在最高频率、主频率和音节持续时间上均存在极显著差异($P < 0.01$)。

表1 笼养雄性丹顶鹤交尾前鸣声特征

Table 1 Vocalization characteristics of captive male red-crowned cranes before mating attempt

交尾状态 Mating status	最高频率 /kHz Maximum frequency	最低频率 /kHz Minimum frequency	主频率 /kHz Main frequency	音节持续时间 /s Syllable duration	音节间隔时间 /s Inter-syllable interval time	频带数 /个 Number of frequency bands
成功组 Successful group	3 486.10 ± 50.34	458.01 ± 70.00	753.10 ± 251.93	0.43 ± 0.12	0.29 ± 0.09	5.00 ± 0
失败组 Failed group	3 136.75 ± 781.75	363.03 ± 123.66	681.40 ± 91.92	0.28 ± 0.09	0.27 ± 0.10	3.27 ± 2.75
P值 P value	0.002**	0.054	0.006**	0.004**	0.156	—

注: **. 差异极显著($P < 0.01$)。

Note: **. Extremely significant difference ($P < 0.01$).

在统计分析阶段,使用 Avisoft-SASLab Lite 声音分析软件依据监控视频提取鸣声数据生成交尾成功与交尾失败前雄性丹顶鹤的鸣声语谱图(图3)。对比发现:在交尾成功组交尾前的语谱图中,音节持续

时间较长,谐波结构清晰且间隔均匀;而在交尾失败组交尾前的语谱图中,音节持续时间短,且难以形成清晰的谐波结构。

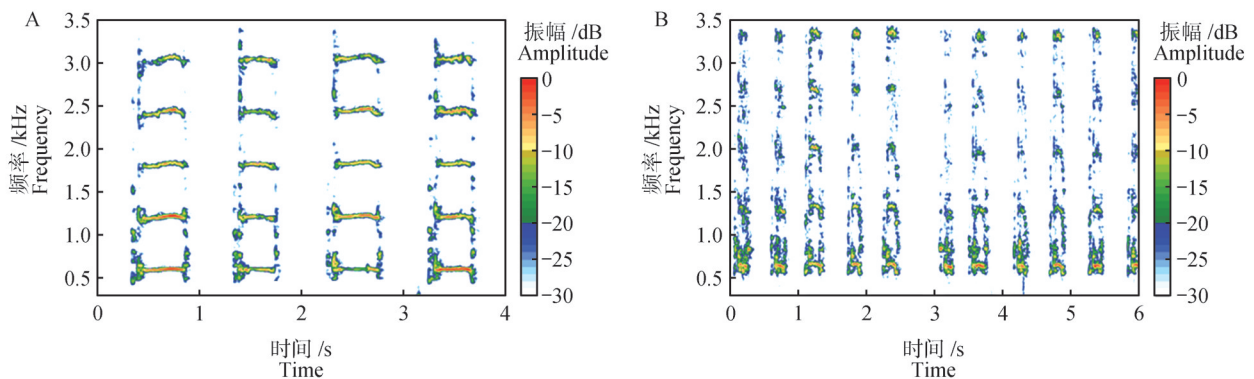


图3 交尾成功前(A)和交尾失败前(B)雄性丹顶鹤的鸣声语谱图

Figure 3 Spectrogram of male red-crowned crane courtship vocalizations before successful mating (A) and before failed mating (B)

3.2.2 鸣声语谱特征与交尾成败的相关性

通过构建二元逻辑回归模型,分析雄性丹顶鹤交尾前的鸣声特征(最高频率、最低频率、主频率、音节持续时间、音节间隔时间和频带数)与交尾成败的关系。模型拟合结果(表2)显示:最低频率($OR = 1.005, P = 0.004$)、音节持续时间($OR = 2.651, P < 0.001$)对交尾成功具有显著的正向预测作用,表明这两个参数值越高,交尾成功的概率越大;而最高频

率、主频率、音节间隔时间和频带数与交尾成败均无显著相关性($P > 0.05$)。

4 讨论

4.1 舞蹈行为频次对交尾成败的影响

本研究发现,求偶期丹顶鹤的舞蹈与交尾行为在04:00—05:00与15:00—16:00时段高度重叠(图1),且舞蹈行为频次与交尾频次间存在中等程度的极其

表2 雄性丹顶鹤交尾前鸣声特征与交尾成败的二元逻辑回归分析结果

Table 2 Binary logistic regression analysis of pre-copulatory vocal characteristics and copulation success in male red-crowned cranes

鸣声特征 Vocalization characteristic	回归系数(B) Coefficient	标准误 Standard error	OR值 Odds ratio	95%置信区间 95% confidence interval	z值 z value	P值 P value
最高频率 Maximum frequency	0.007	0.004	1.007	1.001 ~ 1.014	1.810	0.070
最低频率 Minimum frequency	0.005	0.002	1.005	1.001 ~ 1.008	2.845	0.004**
主频率 Main frequency	0.001	0.002	1.001	0.999 ~ 1.005	0.528	0.598
音节持续时间 Syllable duration	0.975	0.182	2.651	1.897 ~ 3.900	5.344	< 0.001***
音节间隔时间 Inter-syllable interval time	-1.127	1.857	0.324	0.009 ~ 12.943	-0.607	0.544
频带数 Number of frequency bands	0.201	0.125	1.223	0.967 ~ 1.597	1.605	0.109

注：**. 极显著相关 ($P < 0.01$); ***. 极其显著相关 ($P < 0.001$)。

Note: **. Highly significant correlation ($P < 0.01$); ***. Extremely significant correlation ($P < 0.001$).

显著正相关($\rho = 0.724, P < 0.001$),舞蹈行为日频次对交尾成功率也具有显著正向影响($P < 0.05$)。这一结果与性选择理论中关于雄性通过重复性高能展示来传递自身活力的观点相符。达尔文提出的“展示活力”(display vigour),即个体反复进行高强度运动行为的能力^[6],常被雌性用作评估雄性身体状况的重要信号。类似现象广泛见于其他动物类群,如蜘蛛目(Araneae)^[19]、昆虫^[20]、无尾目(Anura)^[20]、鸟类及哺乳动物^[21],雌性普遍倾向于选择展示频率高、表现强度大的雄性。丹顶鹤频繁的舞蹈展示可能正是其活力充沛、身体状况良好的信号。此外,已有研究证实舞蹈行为能够有效提高交尾成功率。例如,禾雀(*Lonchura oryzivora*)^[5]在交尾前表现出舞蹈和鸣唱相结合的求偶炫耀行为,相较于鸣唱,舞蹈在促进交尾的过程中发挥着更关键的作用,多数雌性个体在听到完整的雄性鸣唱前,就已在对舞后表现出交尾意愿,表明对舞可预测更高的交尾成功率。综合来看,丹顶鹤通过高频率舞蹈传递的不仅是交尾意愿,更是其具备良好生存能力与遗传潜力的信息,这可能是雌性选择配偶的重要依据。

4.2 交尾前鸣声对交尾成败的影响

本研究结果显示,交尾成功组的最高频率、主频率和音节持续时间均极显著高于失败组($P < 0.01$);进一步的二元逻辑回归分析表明,最低频率($P < 0.01$)、音节持续时间($P < 0.001$)对交尾成功具有显著的正向预测作用。较长的音节持续时间可

能反映雄性更好的生理状态和能量储备,更易吸引雌性关注,这一现象在家朱雀(*Haemorrhous mexicanus*)和大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)^[7,22]等物种中也有报道。因此,雄性丹顶鹤在交尾前鸣声音节的延长可能通过传递更丰富的求偶信息和更强的交尾意愿,从而提高交尾成功率。

本研究中交尾成功个体的鸣声最低频率更高,与传统认为“低频代表体型大、竞争力强”的性选择信号假说^[23-25]有所不同。本研究中交尾失败个体的鸣声不仅最低频率较低,且音节持续时间短、谐波结构模糊、能量分布不均,表明其鸣声质量较差。这一结果可能与笼养环境的特殊性有关。在噪声干扰较强的环境中,鸟类常通过提高鸣声最低频率以避免信号掩蔽,如欧亚大山雀(*Parus major*)在嘈杂环境中会提高低频鸣唱以增强传播效果^[26],笼养环境中的人为干扰、背景噪音、个体密度和空间限制等因素交织可能共同促使丹顶鹤通过提高最低频率来提升鸣声的辨识度与吸引力,从而在复杂声环境中优化交尾信号。

在本研究中,主频率虽然存在显著的组间差异,但与交尾成败却未达到统计上的显著水平,提示其可能更反映对笼养声环境的适应而非直接的性选择信号。有研究指出,鸟类在高噪声环境中会通过提高主频率以适应环境^[27-28],这可能是丹顶鹤在人工饲养下的一种行为调节。未来研究可进一步区分鸣声特征中属于适应性调整与直接影响交尾选择的相

关指标,尤其在更贴近自然的环境中开展对照观测,以明确各声学参数的生态与行为意义。

4.3 管理建议

基于本研究的主要结果及观察期间记录的实际问题,提出以下繁育管理建议:(1)优化笼舍空间布局,减少邻近个体干扰。观察发现,笼养丹顶鹤的繁殖行为易受相邻笼舍个体及笼外半散养个体的视觉与行为干扰,因此建议在繁殖期适当加大配对丹顶鹤间的物理距离,或设置视觉遮挡以减少邻近繁殖个体间的直接干扰;同时,限制半散养鹤和笼舍内繁殖鹤在关键时段内的接触,避免跨区域干扰。(2)合理安排作业时间,降低人为扰动。本研究发现,丹顶鹤的舞蹈与交尾行为在04:00—05:00及15:00—16:00时段表现最为活跃。建议繁育中心在上述活跃时段暂停投喂、笼舍清洁等常规作业,避免人为活动对关键繁殖行为造成中断;动物园、观赏景区等场所可在该时段控制游客接近或设置行为观察缓冲区,最大限度减少外界干扰。

参考文献:

- [1] BirdLife International. *Grus japonensis* [J/OL]. The IUCN Red List of Threatened Species, 2021: e. T22692167A213488064 [2025-04-14]. <https://www.iucnredlist.org/species/22692167/213488064>.
- [2] 国家重点保护野生动物名录(2021年2月1日修订)[J]. 野生动物学报, 2021, 42(2): 605-640.
List of national key protected wild animals in China (revised on February 1, 2021) [J]. Chinese Journal of Wildlife, 2021, 42(2): 605-640.
- [3] 高忠斯. 集约化农业背景下松嫩平原土地利用变化对丹顶鹤栖息地影响研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022.
GAO Z S. Impacts of land use changes on the habitat of red-crowned crane in Songnen Plain under the background of intensive agriculture [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2022.
- [4] 陈浩, 王刚, 王成, 等. 野化放归丹顶鹤活动节律、家域特征和栖息地选择[J]. 生态学报, 2024, 44(4): 1526-1538.
CHEN H, WANG G, WANG C, et al. Activity rhythms, home range characteristics, and habitat selection of reintroduced red-crowned crane [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4): 1526-1538.
- [5] SOMA M, IWAMA M. Mating success follows duet dancing in the Java sparrow [J]. PLoS One, 2017, 12(3): e0172655.
- [6] ZANOLLO V, GRIGGIO M, ROBERTSON J, et al. Males with a faster courtship display have more white spots and higher pairing success in the diamond firetail, *Stagonopleura guttata* [J]. Ethology, 2013, 119(4): 344-352.
- [7] NOLAN P M, HILL G E. Female choice for song characteristics in the house finch [J]. Animal Behaviour, 2004, 67(3): 403-410.
- [8] RITSCHARD M, RIEBEL K, BRUMM H. Female zebra finches prefer high-amplitude song [J]. Animal Behaviour, 2010, 79(4): 877-883.
- [9] CHARGÉ R, SAINT JALME M, LACROIX F, et al. Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species [J]. Journal of Animal Ecology, 2010, 79(4): 843-850.
- [10] GROSS M R, SUK H Y, ROBERTSON C T. Courtship and genetic quality: Asymmetric males show their best side [J]. Proceedings Biological Sciences, 2007, 274(1622): 2115-2122.
- [11] MANICA L T, MAIA R, DIAS A, et al. Vocal output predicts territory quality in a Neotropical songbird [J]. Behavioural Processes, 2014, 109: 21-26.
- [12] 尚玉昌. 动物行为学[M]. 北京: 北京大学出版社, 2005: 225-246.
SHANG Y C. Animal behavior [M]. Beijing: Peking University Press, 2005: 225-246.
- [13] 李淑玲, 包军, 马建华, 等. 笼养丹顶鹤性活动行为模式的时间分配[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2007(8): 118-120.
LI S L, BAO J, MA J H, et al. Time allocation of sexual behavior patterns of caged red-crowned cranes [J]. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine, 2007(8): 118-120.
- [14] 李淑玲, 包军, 王文峰, 等. 丹顶鹤性活动的声行为研究[J]. 生态学报, 2004, 24(3): 503-509.
LI S L, BAO J, WANG W F, et al. Researches on vocal behaviour of red-crowned crane in sexual activities [J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(3): 503-509.
- [15] 吕鸿达. 扎龙国家级自然保护区功能区保护成效评估[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.
LŪ H D. Evaluation on the effectiveness of functional zoning protection in Zhalong National Nature Reserve [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2021.
- [16] 麻占梧. 扎龙湿地生态旅游资源价值评估与开发研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
MA Z W. Eco-tourism resources value evaluation and development research of Zhalong wetland [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2015.
- [17] 冯晓东. 基于丹顶鹤保护的扎龙自然保护区保护成效研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
FENG X D. Conservation effects assessment of Zhalong Nature Reserve based on red-crowned crane protection [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2013.
- [18] BURGARDT G M. The genesis of animal play: Testing the limits [M]. Cambridge: MIT Press, 2005: 243-276.
- [19] HEBETS E A, UETZ G W. Leg ornamentation and the efficacy of courtship display in four species of wolf spider (Araneae: Lycosidae) [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2000, 47

- (4): 280–286.
- [20] GERHARDT H C, HUBER F. Acoustic communication in insects and anurans: Common problems and diverse solutions [M]. Chicago: University of Chicago Press, 2002: 327–368.
- [21] BYERS J, HEBETS E, PODOS J. Female mate choice based upon male motor performance [J]. *Animal Behaviour*, 2010, 79(4): 771–778.
- [22] CHARLTON B D, KEATING J L, LI R G, *et al.* The acoustic structure of male giant panda bleats varies according to intersexual context [J]. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2015, 138(3): 1305–1312.
- [23] MIKULA P, VALCU M, BRUMM H, *et al.* A global analysis of song frequency in passerines provides no support for the acoustic adaptation hypothesis but suggests a role for sexual selection [J]. *Ecology Letters*, 2021, 24(3): 477–486.
- [24] VANNONI E, MCELLIGOTT A G. Low frequency groans indicate larger and more dominant fallow deer (*Dama dama*) males [J]. *PLoS One*, 2008, 3(9): e3113.
- [25] BRUMM H, GOYMANN W. On the natural history of duetting in white-browed coucals: Sex- and body-size-dependent differences in a collective vocal display [J]. *Journal of Ornithology*, 2017, 158(3): 669–678.
- [26] SLABBEKOORN H, PEET M. Birds sing at a higher pitch in urban noise [J]. *Nature*, 2003, 424(6946): 267.
- [27] DE MAGALHÃES TOLENTINOV C, BAESSEC Q, DE MELOC. Dominant frequency of songs in tropical bird species is higher in sites with high noise pollution [J]. *Environmental Pollution*, 2018, 235: 983–992.
- [28] HAO Z Z, ZHANG C Y, LI L, *et al.* Anthropogenic noise and habitat structure shaping dominant frequency of bird sounds along urban gradients [J]. *iScience*, 2024, 27(2): 109056.
-