

鹤科鸟类鸣声特征的演化

侯雨辰^① 丁楠^② 夏灿玮^{①*}

① 北京师范大学生命科学学院 北京 100875; ② 北京动物园 北京 100044

摘要: 本文在分析鹤科 (Gruidae) 鸟类鸣声特征的基础上, 结合其分子系统树, 重建了鸣声特征的演化, 并检验了体重与鸣声特征及鸣声特征之间在演化上的相关性。同时比较了体重与鸣声特征在物种间的关系。演化支上各物种体重的变化与鸣声时长特征的变化存在显著的关联 (对数线性模型, 似然比 = 9.69, $P = 0.002$; *Cohen's d* = 1.48): 体重的增加伴随着鸣声时长的增加。鸣声特征之间在演化上没有显著的关联 (对数线性模型, 似然比 ≤ 0.15 , $P \geq 0.701$; *Cohen's d* ≤ 0.17)。在物种间鸣声时长与体重存在显著的正相关 (Pearson 相关分析, $r = 0.54$, $P = 0.048$; *Cohen's d* = 1.27); 鸣声的主频特征与体重存在显著的负相关 (Pearson 相关分析, $r = -0.56$, $P = 0.036$; *Cohen's d* = 1.37)。本文以鹤科鸟类鸣声为例, 分析了非鸣禽鸟类鸣声特征的演化, 及影响鸣声特征的因素。

关键词: 鹤科; 鸣声特征; 演化

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 01-31-10

Patterns Evolution of Sound Characteristic in the Gruidae

HOU Yu-Chen^① DING Nan^② XIA Can-Wei^{①*}

① *College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875*; ② *Beijing Zoo, Beijing 100044, China*

Abstract: Cranes (Gruidae) have elaborate vocal displays in communication. We measured sound characteristic from total 15 species within Gruidae. Six variables were measured: duration of note, number of elements within note, minimum frequency of fundamental, maximum frequency of fundamental, minimum frequency of peak, maximum frequency of peak (Fig. 1, Table 2). We used a principal component analysis to compress the original six sound variables into three comprehensive sound characteristic: fundamental frequency characteristic, peak frequency characteristic, temporal characteristic (Table 1). We estimated the ancestral sound characteristic by using phylogeny (Fig. 2), and found positive relationship between temporal characteristic's and body weight's evolutionary changes (Loglinear model, Likelihood ratio = 9.69, $P = 0.002$; *Cohen's d* = 1.48) (Fig. 3). We didn't find any relationship within evolutionary changes in sound characteristic (Loglinear model, Likelihood ratio ≤ 0.15 , $P \geq 0.701$; *Cohen's d* ≤ 0.17) (Fig. 4). Independent contrasts show positive relationship between temporal characteristic and body weight (Pearson correlation, $r = 0.54$, $P = 0.048$; *Cohen's d* = 1.27), and negative relationship between peak frequency characteristic and body weight (Pearson correlation, $r = -0.56$, $P = 0.036$; *Cohen's d* = 1.37) (Fig. 5). Our results provide insight into how

*通讯作者, E-mail: xiacanwei@126.com;

第一作者介绍 侯雨辰, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类行为学; E-mail: houyuchenbirding@163.com.

收稿日期: 2014-07-14, 修回日期: 2014-10-29 DOI: 10.13859/j.cjz.201501005

evolutionary changes in sound characteristic in a group of non-oscine bird (Gruidae).

Key words: Gruidae; Sound characteristic; Evolution

声音信号具有作用范围广、不受障碍物阻挡的优点,是鸟类通讯的重要手段,如利用鸣声吸引配偶 (Eriksson et al. 1986)、联络 (Hatchwell et al. 2001)、警戒 (Suzuki 2012)。鸟类可以分为鸣禽和非鸣禽两大类群:前者鸣肌发达,鸣声需要通过学习获得;后者鸣肌简单,鸣声多由遗传决定 (Catchpole et al. 2008)。非鸣禽与鸣禽的物种数量相当,但鸣声研究较少,发表的论文只有鸣禽鸣声研究的 1/3 左右 (Hansen 2005, 2007, 2009)。虽然非鸣禽的鸣声较为简单,但在生活史中仍起重要作用。如虎皮鹦鹉 (*Melopsittacus undulatus*) 的雄鸟通过模仿雌鸟的鸣声特征来增强配偶间的联系 (Moravec et al. 2010); 长脚秧鸡 (*Crex crex*) 用鸣声宣示领域,并利用特定节奏(长短间隔)的鸣声来驱赶入侵者 (Rek et al. 2013); 帝企鵝 (*Aptenodytes forsteri*) 通过个体间鸣声特征的差异来识别配偶 (Aubin et al. 2000)。

利用现有物种的鸣声信息并结合系统演化关系 (phylogeny) 重建祖先性状 (ancestral state reconstruction), 可以了解鸣声特征的演化 (Price et al. 2004)。重建祖先性状的前提为: 1) 所分析的物种具有共同的祖先; 2) 现存物种的性状从祖先种继承或是在演化中产生 (Pagel 1999a)。祖先性状可以通过简约法 (parsimony) 或似然法 (likelihood estimate) 来推断。简约法认为, 在演化过程上经过最小的改变即可达到现存物种的性状即为祖先性状 (Collins et al. 1994)。似然法则通过假定祖先的性状, 计算达到现存物种性状的可能性, 将可能性最高的性状定义为祖先性状 (Pagel 1999b)。这两种方法对祖先性状的估算结果通常是相近的 (Schluter et al. 1997)。但当演化历史长或是在演化过程中性状变化快时, 最大似然法更合适 (Pagel 1999a)。重建祖先性状是研究鸣声演化的重要手段 (Price et al. 2011)。如 Price 等 (2004) 发

现拟鹑科 (Icteridae) 鸟类在演化历程中, 鸣唱多样性经历了多次下降; Cardoso 等 (2007) 发现金丝雀属 (*Serinus*) 的鸣声特征在进化上存在相互关联, 音节的频宽与具有谐波音节的比率存在显著的正相关; Odom 等 (2014) 利用 32 科鸟类鸣唱的性状, 结合雀形目系统发生关系, 重建了鸣唱特征的演化历程, 发现鸣禽雌鸟具有鸣唱的祖先性状, 鸣唱是雄鸟的专属这一传统观念受到挑战。

本文以非鸣禽鹤科 (Gruidae) 鸟类为研究对象, 探究鸣声特征在该科鸟类中的演化。该科共有 4 属 15 种鸟类, 广布于世界各地, 栖息于平原、荒漠、湿地等开阔生境 (del Hoyo et al. 1996)。鸣声通讯在该科鸟类的生活中起到重要作用, 如灰冕鹤 (*Balearica regulorum*) 二重唱 (duet) 和单独鸣叫时鸣声特征不同 (Budde 1999a, b); 丹顶鹤 (*Grus japonensis*) 配偶间相互影响, 使得鸣声特征更加趋同 (Klenova et al. 2008); 白枕鹤 (*G. vipio*) 长距离通讯时鸣声具有更多的性别特征 (Bragina et al. 2013); 丹顶鹤亚成鸟在发声器官发育成熟后仍维持幼鸟期的高频率鸣声, 推测是为了获得成鸟更多的照顾 (Klenova et al. 2007)。本研究量化鹤科鸟类的鸣声特征, 并结合系统发生关系重建鸣声特征在该科鸟类中的演化。由于体重是影响鸣声特征的重要因素 (Badyaev et al. 1997, Fletcher 2004), 同时鸣声特征间还存在相互制约 (Podos 1997), 本研究还考察体重与鸣声特征及鸣声特征之间在演化上的相互关系。

1 研究方法

1.1 数据收集

鸣声从 xeno-canto (<http://www.xeno-canto.org>) 和 AVoCet: Avian Vocalizations Center (<http://avocet.zoology.msu.edu>) 等数据库下载, 并遵守相关数据库的使用条约用于科研分

析。在上述数据库中下载所有鹤科鸟类录音。对下载的录音进行筛选, 剔除不同种鹤类混群鸣叫、背景噪音过大以及亚成鸟的录音。对筛选后的录音用 Goldwave 5.25 声音处理软件 (Goldwave, 加拿大) 重采样: 采样精度为 16 bit、采样频率为 22.05 kHz, 并保存为“.wav”格式。对于来自同一地点、同一天且不能识别个体的多段录音, 随机选择其中的一段进行分析, 以避免假重复(Price et al. 2002, 2004)。由于上述数据库中只有 1 只黑冕鹤 (*Balearica pavonina*) 和肉垂鹤 (*Bucconia carunculatus*) 的录音, 我们从北京动物园录制 3 只黑冕鹤和 2 只肉垂鹤的录音作为补充。录音中普遍缺乏行为描述, 参照相关研究 (McCracken et al. 1997), 分析时不依照行为对鸣声进行分类。

体重数据来自 del Hoyo 等 (1996)。文献中给出的为体重均值, 则用体重均值作为物种的体重。若文献中只给出体重的范围, 采用最高体重和最低体重的中间值作为物种的体重。对于同一物种不同亚种间体重存在差异的情况, 采用与鸣声录音来自同一亚种的体重。

1.2 鸣声的量化

用 Avisoft-SASLab Lite 声音分析软件 (Avisoft Bioacoustics, 德国) 生成语图。参数设置为: 快速傅里叶变换 (fast Fourier transform), 长度 (FFT length) = 256 points, 哈密窗口 (Hamming window), 帧长 (frame size) = 100%, 重叠 (overlap) = 50%, 频率分辨率 (frequency resolution) = 86 Hz, 时间分辨率 (temporal resolution) = 5.8 ms。参照相关研究 (Budde 1999a, b, Bragina et al. 2013), 本文中使用的鸣声术语如下 (图 1)。

音素 (element): 语图上的连续曲线, 是鸣声的最基本单位。

音节 (note): 多个音素组成的段落, 音节间通常有明显的时间间隔。

基频 (fundamental frequency): 鹤科鸟类鸣声谐波丰富, 在多个频段上有能量分布, 基频为其中频率最低的组分。

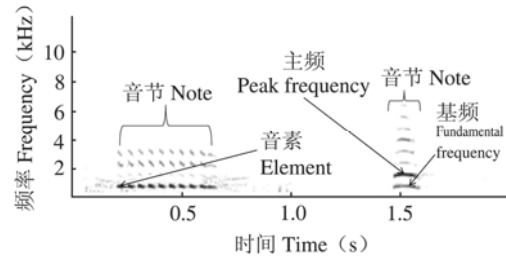


图 1 白鹤鸣声的语图

Fig. 1 Sound spectrograms of *Grus leucogeranus*

主频 (peak frequency): 基频和所有谐波中能量最大的组分。

每段录音测量连续的 15 个音节, 不足 15 个音节的录音, 则全部测量。共测量音节 489 个, 每个物种测量 (32.60 ± 29.73) 个 (平均值 \pm 标准差) 音节。在语图上手动测量每个音节的 6 个变量: 持续时间、音素数量、基频的最低频率和最高频率、主频的最低频率和最高频率。其中主频依据三维语图 (3D spectrogram) 中最大能量所对应的频率而判断。

1.3 数据分析

首先计算鸣声特征在每段录音内的均值, 再利用每段录音的均值计算各物种的均值, 以避免测量音节多的录音权重过大的影响 (Dingle et al. 2008)。由于测量的 6 个鸣声变量间存在显著的相关性 (Bartlett's Test of Sphericity, $\chi^2 = 98.55$, $P < 0.001$), 故进行主成分分析以提取独立的主成分进入后续分析。共提取特征值大于 1 的前 3 个主成分, 累计解释总变异的 87.97% (表 1)。第一主成分主要与音节基频的最低频率和最高频率正相关, 命名为基频特征; 第二主成分主要与音节主频的最低频率和最高频率正相关, 命名为主频特征; 第三主成分主要与音节持续时间正相关, 命名为时长特征。

考虑到鸣声具有较大的可塑性 (O' Loghlen et al. 2011, Janes et al. 2013, Williams et al. 2013), 本文采用最大似然法重建祖先性状 (Pagel 1999a)。该方法需要明确系统发生关系的准确拓扑结构和枝长 (Schluter et al. 1997)。

表 1 基于鸣声特征的主成分分析
Table 1 Principal components analysis of sound characteristic

变量 Variable	主成分 Principal components		
	基频特征 Fundamental frequency characteristic	主频特征 Peak frequency characteristic	时长特征 Temporal characteristic
持续时间 Duration	0.03	0.03	0.98
音素数 Number of elements	0.51	- 0.44	- 0.24
基频最低频率 Minimum frequency of fundamental	0.95	0.18	- 0.09
基频最高频率 Maximum frequency of fundamental	0.95	- 0.04	0.22
主频最低频率 Minimum frequency of peak	- 0.10	0.97	- 0.09
主频最高频率 Maximum frequency of peak	0.20	0.96	0.11
特征值 Eigenvalues	2.11	2.08	1.09
解释的变异 Explained variance (%)	35.15	34.72	18.11

本研究中采用 Krajewski 等 (2010) 构建的鹤科鸟类系统树, 该系统树基于鹤科全部物种的线粒体全基因序列构建, 所有分化节点的支持率 (Bayesian posterior probability) 均大于或等于 94%。在重建祖先的鸣声特征和体重后, 通过对数线性模型比较鸣声特征与体重及鸣声特征之间在演化中是否存在相互的关联。

种间比较时, 统计分析的数据常不满足独立性的要求: 近缘种由于分化时间较短, 或是生活环境相似, 性状也往往更加相似 (Felsenstein 1985, Rohlf 2001)。Felsenstein (1985) 利用系统发生关系, 用物种间性状的差值进行分析, 以解决数据不独立的问题。本文利用 Felsenstein (1985) 提出的系统发生关系校正的方法 (phylogenetic comparative method) 比较了体重与鸣声特征在物种间的关系。

利用 R 3.03 软件 (R Core Team 2014) 及基于该软件的 ape 程序包 (Paradis et al. 2004) 完成统计分析。数据用“平均值 \pm 标准差”的形式表示。采用双尾检验, 在 $P < 0.05$ 时认为统计上有显著差异。需要正态分布的检验, 均不拒绝正态分布的零假设。分析结果同时提供显著性水平 (P) 和 *Cohen's d* 效应量 (effect size), 前者反应统计分析的显著性, 后者反应生物意

义的重要程度 (Møller 2010)。

2 结果

鹤科鸟类的鸣声特征见表 2。通过重建鸣声特征的演化 (图 2), 可见位于各演化支上的物种鸣声的时长与体重存在显著关联 (对数线性模型, 似然比 = 9.69, $P = 0.002$; *Cohen's d* = 1.48), 但其基频 (对数线性模型, 似然比 = 0.44, $P = 0.505$; *Cohen's d* = 0.30)、主频 (对数线性模型, 似然比 = 0.93, $P = 0.335$; *Cohen's d* = 0.44) 与体重不存在显著关联 (图 3)。

各演化支上物种的基频与主频 (对数线性模型, 似然比 = 0.01, $P = 0.926$; *Cohen's d* = 0.04)、基频与时长、(对数线性模型, 似然比 = 0.15, $P = 0.701$; *Cohen's d* = 0.17)、主频与时长均不存在不显著的关联 (对数线性模型, 似然比 = 0.15, $P = 0.701$; *Cohen's d* = 0.17) (图 4)。

利用系统发生关系校正后, 可见主频特征随着物种间体重的增加而下降 (Pearson 相关分析, $r = -0.56$, $P = 0.036$; *Cohen's d* = 1.37); 时长特征随着物种间体重的增加而上升 (Pearson 相关分析, $r = 0.54$, $P = 0.048$; *Cohen's d* = 1.27); 基频特征与物种间体重的变化无显著的相关性 (Pearson 相关分析, $r =$

表 2 鹤科鸟类的鸣声特征 (平均值 \pm 标准差)Table 2 Sound characteristic of Gruidae (Mean \pm SD)

物种 Species	样本量 Sample size	持续时间 (s) Duration	音素数 Number of elements	基频最低频率 (kHz) Minimum frequency of fundamental	基频最高频率 (kHz) Maximum frequency of fundamental	主频最低频率 (kHz) Minimum frequency of peak	主频最高频率 (kHz) Maximum frequency of peak
灰冕鹤 <i>Balearica regulorum</i>	4	0.61 \pm 0.09	1.07 \pm 0.10	0.42 \pm 0.05	0.70 \pm 0.04	1.89 \pm 1.02	2.19 \pm 1.01
黑冕鹤 <i>B. pavonina</i>	4	0.47 \pm 0.18	1 \pm 0	0.28 \pm 0.14	0.47 \pm 0.14	1.37 \pm 0.30	1.62 \pm 0.30
蓑羽鹤 <i>Anthropoides virgo</i>	6	0.43 \pm 0.22	9.53 \pm 5.15	0.79 \pm 0.11	1.52 \pm 0.34	0.76 \pm 0.27	1.55 \pm 0.26
蓝蓑羽鹤 <i>A. paradisea</i>	3	0.48 \pm 0.11	8.56 \pm 0.77	0.74 \pm 0.04	1.19 \pm 0.11	0.74 \pm 0.04	1.19 \pm 0.11
肉垂鹤 <i>Bufo carunculatus</i>	3	0.33 \pm 0.24	1 \pm 0	0.51 \pm 0.25	0.90 \pm 0.51	1.05 \pm 0.56	1.51 \pm 0.68
白鹤 <i>Grus leucogeranus</i>	12	0.32 \pm 0.12	3.81 \pm 3.23	0.71 \pm 0.11	1.04 \pm 0.15	0.94 \pm 0.45	1.31 \pm 0.47
沙丘鹤 <i>G. canadensis</i>	12	0.45 \pm 0.12	7.30 \pm 2.26	0.63 \pm 0.11	1.12 \pm 0.19	0.78 \pm 0.30	1.29 \pm 0.34
赤颈鹤 <i>G. antigone</i>	4	0.86 \pm 0.30	1.33 \pm 0.50	0.76 \pm 0.18	1.64 \pm 0.20	0.76 \pm 0.18	1.64 \pm 0.20
澳洲鹤 <i>G. rubicunda</i>	3	0.29 \pm 0.05	1.33 \pm 0.58	0.54 \pm 0.13	0.93 \pm 0.12	0.73 \pm 0.25	1.10 \pm 0.23
白枕鹤 <i>G. vipio</i>	7	0.45 \pm 0.24	2.48 \pm 2.22	0.62 \pm 0.07	1.30 \pm 0.17	0.62 \pm 0.07	1.30 \pm 0.17
灰鹤 <i>G. grus</i>	8	0.36 \pm 0.11	1.86 \pm 1.04	0.70 \pm 0.07	1.21 \pm 0.07	0.80 \pm 0.42	1.31 \pm 0.44
白头鹤 <i>G. monacha</i>	5	0.31 \pm 0.05	2.23 \pm 0.73	1.15 \pm 0.34	1.69 \pm 0.29	1.86 \pm 1.10	2.41 \pm 1.06
美洲鹤 <i>G. americana</i>	9	0.32 \pm 0.17	4.04 \pm 3.82	0.57 \pm 0.21	1.04 \pm 0.17	0.57 \pm 0.21	1.04 \pm 0.17
黑颈鹤 <i>G. nigricollis</i>	10	0.42 \pm 0.17	1.76 \pm 1.54	0.64 \pm 0.22	1.23 \pm 0.15	0.67 \pm 0.26	1.26 \pm 0.13
丹顶鹤 <i>G. japonensis</i>	5	0.66 \pm 0.20	2.54 \pm 2.13	0.63 \pm 0.11	1.17 \pm 0.16	0.63 \pm 0.11	1.17 \pm 0.16

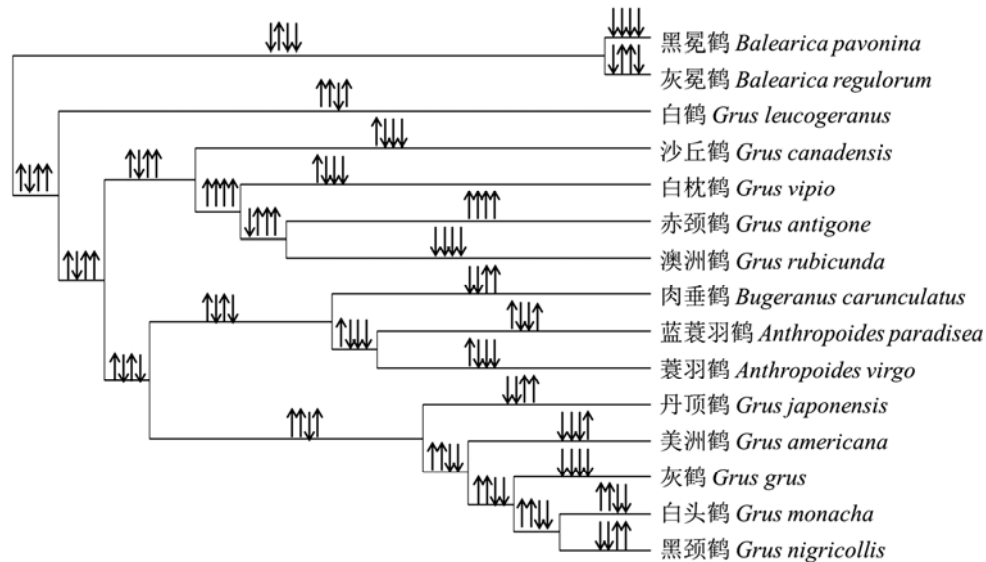


图 2 鸣声特征、体重在鹤类鸟类演化中的变化

Fig. 2 Evolutionary changes in sound characteristic and body weight in Gruidae

系统发生关系参见 Krajewski 等 (2010); 图中箭头由左至右依次代表基频特征、主频特征、时长特征、体重; 向上的箭头示意增加, 向下的箭头示意减少。

Phylogeny was seen in Krajewski et al. (2010); arrows show the increase (up arrows) or decrease (down arrows) in fundamental frequency characteristic, peak frequency characteristic, temporal characteristic, body weight.

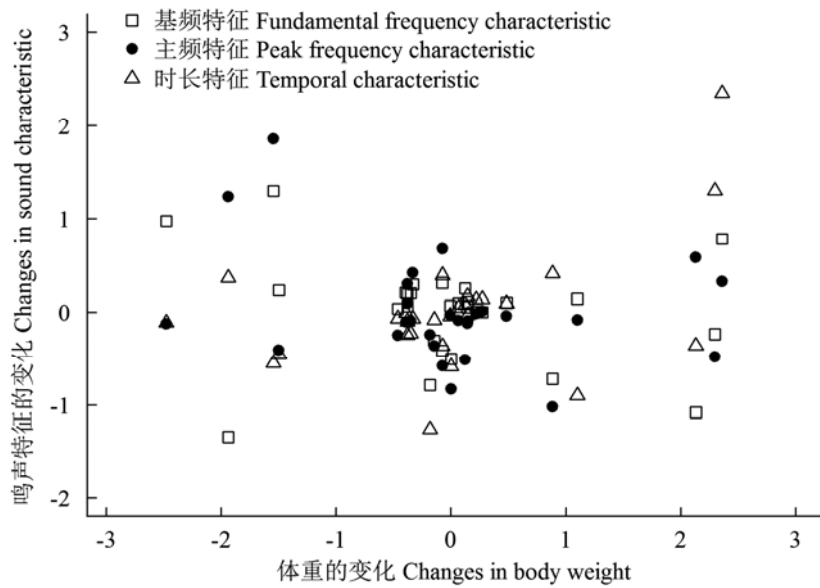


图 3 体重和鸣声特征在演化上的关联

Fig. 3 Relationship between sound characteristic's and body weight's evolutionary changes

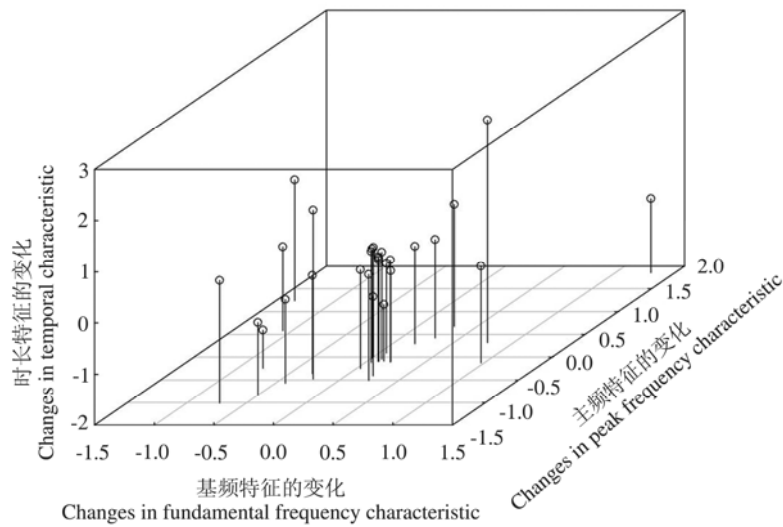


图 4 鸣声特征之间在演化上的关联

Fig. 4 Relationship within evolutionary changes in sound characteristic

- 0.28, $P = 0.342$; *Cohen's d* = 0.57) (图 5)。

3 讨论

鸣声具有很大的可塑性，在世代间就可有显著的变化 (O' Loghlen et al. 2011, Janes et al. 2013, Williams et al. 2013)。McCracken 等 (1997) 认为鸣声特征可分为两类，一类如鸣

声的复杂性和语句的构成等易受到生境及性选择的影响而快速变化，一类如音节的时间、频率等结构特征易受到系统发生关系的影响。在鹭科 (Ardeidae) 鸟类中，鸣声的音节数、音节结构、基频可以很好地反应该科鸟类的系统发生关系 (McCracken et al. 1997)。在拟椋鸟属 (*Psarocolius*) 的鸟类中也发现多数鸣声特

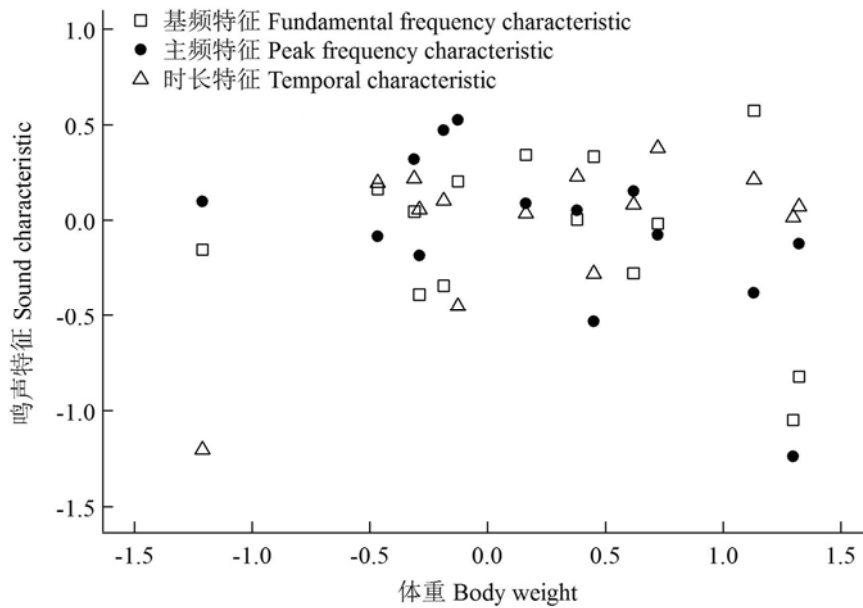


图 5 体重和鸣声特征的关联

Fig. 5 Relationship between sound characteristic and body weight

数据经系统发生关系校正, 方法见 Felsenstein (1985)。

Data were corrected by using independent contrasts (Felsenstein 1985).

征与系统发生关系有很好的—致性 (Price et al. 2002)。正是由于鸣声中存在相对保守的特征, 重建鸣声的演化才成为可能, 如重建拟鹬科 (Price et al. 2004)、金丝雀属 (Cardoso et al. 2007) 甚至整个雀形目 (Passeriformes) (Odom et al. 2014) 的鸣声演化。重建的性状是对祖先性状的一种估计, 并非具体数值的重现 (Paradis 2006)。所以本文关注鸣声特征在进化中的改变, 而非祖先鸣声特征的具体数值, 以增强结论的稳健性。

体重近似反应发声器官的大小。体重大的鸟种, 一般鸣管粗大, 鸣声的频率低 (Badyaev et al. 1997, Fletcher 2004)。如对鸠鸽科 (Columbidae) (Tubaro et al. 1998) 鸟类研究发现, 体重大的物种鸣声频率低。在鹤科鸟类中鸣声的主频特征随着体重增加而降低, 基频特征与体重没有显著的相关性。这可能是由于能量最集中的部分 (主频), 更容易受到发声器官形态的影响 (Hall et al. 2013)。通过重建祖

先的性状, 发现鸣声频率特征的变化与体重的变化不存在显著的关联。这可能是由于作用在现存物种的规律与演化上的规律不同 (Gould et al. 1982)。如在现存的鸟类中, 鸣唱的复杂性多随着性选择的激烈程度而增加 (Soma et al. 2011), 但在拟椋鸟属和酋长鹬属 (*Cacicus*) 鸟类的演化上, 鸣唱复杂程度随着性选择的激烈程度而降低 (Price et al. 2004)。生境的变迁也可掩盖演化上频率特征与体重的关联。如生境郁闭程度会影响鸟类鸣声的频率特征 (Cardoso et al. 2010, Tobias et al. 2010)。现存鹤类的生境较类似, 主要栖息于开阔的生境 (del Hoyo et al. 1996), 故在本研究中没有考虑生境的影响。但在演化上如果出现栖息生境的变化, 则有可能影响到鸣声的频率特征, 进而掩盖体重与频率的关系。

体重常被作为衡量个体质量的重要指标 (Kipper et al. 2006)。鸣声时长常反应个体的质量, 增加鸣声时长有利于吸引配偶 (Gil et al.

2007) 或是保卫领域 (Nelson et al. 2012)。在鹤类的种间比较时, 发现鸣声时长特征随着体重的增加而增加, 在演化上二者也表现出显著的关联。鹤类常混群活动 (del Hoyo et al. 1996), 存在种间食物资源和空间资源的竞争。鸣声时长特征与体重相关联, 可能有利于远距离通过鸣声评估竞争对手的质量, 减少竞争中的直接打斗。鸣声特征之间也存在相互制约, 如鸚科 (Emberizidae) 鸟类鸣声中, 颤音 (trill) 的频宽与时长负相关 (Podos 1997); 云雀 (*Alauda arvensis*) 在起飞时鸣声的时长短, 但频率高 (Linossier et al. 2013); 雀形目鸟类鸣声的复杂程度与音量大小负相关 (Cardoso 2010)。越接近发声能力的极限, 鸣声特征间的制约也越容易显现 (Podos 1997)。本文比较了鹤科鸟类鸣声特征在演化上的关系, 没有发现基频特征、主频特征和时长特征间的相互关联。可能鹤类没有达到发声能力的极限, 故而没有表现出鸣声特征间的制约。

4 总结

本文量化了鹤类的鸣声, 并结合系统发生关系 (Krajewski et al. 2010), 重建了该科鸟类鸣声特征的演化。检验了体重与鸣声特征以及鸣声特征之间在演化上的相互关联。同时比较了体重与鸣声特征在物种间的关系。研究发现, 在演化上体重的变化与鸣声时长特征的变化存在显著的关联: 体重的增加伴随着鸣声时长的增加。在物种间, 鸣声时长与体重存在显著的正相关; 鸣声的主频特征与体重存在显著的负相关。

致谢 感谢北京师范大学张雁云教授对论文的修改, 以及西南林业大学赵超博士在数据收集中的帮助。

参 考 文 献

Aubin T, Jouventin P, Hildebrand C. 2000. Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 267(1448): 1081–1087.

- Badyaev A V, Leaf E S. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *The Auk*, 114(1): 40–46.
- Bragina E, Beme I. 2013. Sexual and individual features in the long-range and short-range calls of the white-naped crane. *Condor*, 115(3): 501–507.
- Budde C. 1999a. The vocal repertoire of the grey crowned crane *Balearica regulorum gibbericeps*. I: the tonal and the non-harmonic calls. *Bioacoustics*, 10(2/3): 161–173.
- Budde C. 1999b. The vocal repertoire of the grey crowned crane *Balearica regulorum gibbericeps*. II: The unison call. *Bioacoustics*, 10(2/3): 191–201.
- Cardoso G C. 2010. Loudness of birdsong is related to the body size, syntax and phonology of passerine species. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(1): 212–219.
- Cardoso G C, Mota P G. 2007. Song diversification and complexity in canaries and seedeaters (*Serinus* spp.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(1): 183–194.
- Cardoso G C, Price T D. 2010. Community convergence in bird song. *Evolutionary ecology*, 24(2): 447–461.
- Catchpole C K, Slater P J B. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1–18.
- Collins T M, Wimberger P H, Naylor G J P. 1994. Compositional bias, character-state bias, and character-state reconstruction using parsimony. *Systematic Biology*, 43(4): 482–496.
- Dingle C, Halfwerk W, Slabbekoorn H. 2008. Habitat-dependent song divergence at subspecies level in the grey-breasted wood-wren. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4): 1079–1089.
- Eriksson D, Wallin L. 1986. Male bird song attracts females — a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(4): 297–299.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1): 1–15.
- Fletcher N H. 2004. A simple frequency-scaling rule for animal communication. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 115(5): 2334–2338.
- Gil D, Slater P J B, Graves J A. 2007. Extra-pair paternity and song characteristics in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology*, 38(3): 291–297.
- Gould S J, Vrba E S. 1982. Exaptation—a missing term in the science

- of form. *Paleobiology*, 8(1): 4–15.
- Hall M L, Kingma S A, Peters A. 2013. Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS One*, 8(2): e56717.
- Hansen P. 2005. Recent bioacoustic publications (2004 and earlier). *Bioacoustics*, 15(1): 97–138.
- Hansen P. 2007. Recent bioacoustic publications (2006 and earlier) part 1: invertebrates—birds. *Bioacoustics*, 16(2): 173–215.
- Hansen P. 2009. Recent publications (2008 and earlier) part 2: birds. *Bioacoustics*, 19(1/2): 109–139.
- Hatchwell B J, Ross D J, Fowlie M K, et al. 2001. Kin discrimination in cooperatively breeding long-tailed tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 268(1470): 885–890.
- del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. 1996. *Handbook of the Birds of the World. Volume 3: Hoatzin to Auks*. Barcelona: Lynx Edicions, 60–89.
- Janes S W, Ryker L. 2013. Rapid change in a type I song dialect of hermit warblers (*Setophaga occidentalis*). *The Auk*, 130(1): 30–35.
- Kipper S, Mundry R, Sommer C, et al. 2006. Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Animal Behaviour*, 71(1): 211–217.
- Klenova A V, Volodin I A, Volodina E V. 2007. The vocal development of the red-crowned crane *Grus japonensis*. *Ornithological Science*, 6(2): 107–119.
- Klenova A V, Volodin I A, Volodina E V. 2008. Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane (*Grus japonensis*). *Journal of Ethology*, 26(3): 317–325.
- Krajewski C, Sipiowski J T, Anderson F E. 2010. Complete mitochondrial genome sequences and the phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae). *The Auk*, 127(2): 440–452.
- Linossier J, Rybak F, Aubin T, et al. 2013. Flight phases in the song of skylarks: impact on acoustic parameters and coding strategy. *PLoS One*, 8(8): e72768.
- 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.
- Møller A P. 2010. Brain size, head size and behaviour of a passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(3): 625–635.
- Moravec M L, Striedter G F, Burley N T. 2010. “Virtual parrots” confirm mating preferences of female budgerigars. *Ethology*, 116(10): 961–971.
- Nelson D A, Poesel A. 2012. Responses to variation in song length by male white-crowned sparrows. *Ethology*, 118(1): 24–32.
- O’Loughlen A L, Ellis V, Zaratzian D R, et al. 2011. Cultural evolution and long-term song stability in a dialect population of brown-headed cowbirds. *Condor*, 113(2): 449–461.
- Odom K J, Hall M L, Riebel K, et al. 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications*, 5(3): 3379.
- Pagel M. 1999a. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756): 877–884.
- Pagel M. 1999b. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology*, 48(3): 612–622.
- Paradis E. 2006. *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R*. New York: Springer Press, 133–181.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K. 2004. Ape: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2): 289–290.
- Podos J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, 51(2): 537–551.
- Price J J, Clapp M K, Omland K E. 2011. Where have all the trees gone? The declining use of phylogenies in animal behaviour journals. *Animal Behaviour*, 81(3): 667–670.
- Price J J, Lanyon S M. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution*, 56(7): 1514–1529.
- Price J J, Lanyon S M. 2004. Patterns of song evolution and sexual selection in the oropendolas and caciques. *Behavioral Ecology*, 15(3): 485–497.
- Rek P, Osiejuk T S. 2013. Temporal patterns of broadcast calls in the corncrake encode information arbitrarily. *Behavioral Ecology*, 24(2): 547–552.
- Rohlf F J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution*, 55(11): 2143–2160.
- Schluter D, Price T, Mooers A Ø, et al. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*, 51(6): 1699–1711.
- Soma M, Garamszegi L Z. 2011. Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and

- reproductive success. *Behavioral Ecology*, 22(2): 363–371.
- Suzuki T N. 2012. Referential mobbing calls elicit different predator-searching behaviours in Japanese great tits. *Animal Behaviour*, 84(1): 53–57.
- Tobias J A, Aben J, Brumfield R T, et al. 2010. Song divergence by sensory drive in amazonian birds. *Evolution*, 64(10): 2820–2839.
- Tubaro P L, Mahler B. 1998. Acoustic frequencies and body mass in new world doves. *The Condor*, 100(1): 54–61.
- Williams H, Levin I I, Norris D R, et al. 2013. Three decades of cultural evolution in Savannah sparrow songs. *Animal Behaviour*, 85(1): 213–223.