

大杜鹃雌鸟鸣声的日节律

龚玉杰^① 王萌萌^① 周冰^① 邓竹青^{①②} 何衍^① 夏灿玮^{①*}

① 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学生命科学院 北京 100875;

② 深圳市龙华区同胜学校 深圳 518109

摘要: 本文描述了三个地区大杜鹃 (*Cuculus canorus*) 雌鸟鸣声的日节律。通过在北京野鸭湖湿地公园 (2017年5月7日至7月8日)、辽宁辽河口自然保护区 (2018年6月28日至7月29日) 和吉林大岗子林场 (2018年5月17日至7月10日) 分别布设自动录音机10台、10台和8台, 连续记录繁殖季大杜鹃的鸣声。共录到2777次大杜鹃雌鸟的鸣叫。其中, 1431次来自北京野鸭湖湿地公园, 1222次来自辽宁辽河口自然保护区, 124次来自吉林大岗子林场。野鸭湖湿地公园和辽河口自然保护区的大杜鹃雌鸟在日出时段出现鸣叫的高峰, 而大岗子林场的大杜鹃在日出和日落时段各有一个鸣叫的高峰。通过比较大杜鹃雌鸟鸣声的日节律和大杜鹃产卵时间的日节律, 本研究认为在上述地区大杜鹃雌鸟鸣叫的功能更可能是宣示领域和吸引异性, 而非恐吓宿主。本研究有助于进一步了解大杜鹃雌鸟鸣声的功能。

关键词: 大杜鹃; 雌鸟; 鸣声日节律; 功能

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 05-560-06

Daily Vocal Pattern of Female Common Cuckoo (*Cuculus canorus*)

GONG Yu-Jie^① WANG Meng-Meng^① ZHOU Bing^①
DENG Zhu-Qing^{①②} HE Yan^① XIA Can-Wei^{①*}

① Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity and Ecological Engineering, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875; ② Shenzhen Tongsheng School, Shenzhen 518109, China

Abstract: In this study, the daily vocal pattern of female Common Cuckoos (*Cuculus canorus*) were described. Recordings were made using 28 passive acoustic recorders during breeding season in Wild Duck Lake Wetland Park, Beijing (10 recorders, from 7th May to 8th July in 2017), Liaohe Delta Nature Reserve, Liaoning (10 recorders, from 28th June to 29th July in 2018), and Dagangzi Forest Farm, Jilin (8 recorders, from 17th May to 10th July). A total of 2777 female calls (Fig. 1) were detected, with 1431 calls from Wild Duck Lake Wetland Park, 1222 calls from Liaohe Delta Nature Reserve, and 124 calls from Dagangzi Forest Farm. The females in Wild Duck Lake Wetland Park and Liaohe Delta Nature Reserve showed a similar

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31601868);

* 通讯作者, E-mail: xiacanwei@bnu.edu.cn;

第一作者介绍 龚玉杰, 女, 本科生; 研究方向: 动物行为; E-mail: 201611200928@mail.bnu.edu.cn。

收稿日期: 2020-04-29, 修回日期: 2020-06-09 DOI: 10.13859/j.cjz.202005003

pattern of daily vocal activity, reaching a sharp peak in the dawn (Fig. 2a, b); while females in Dagangzi Forest Farm showed two peaks of daily vocal activity, with peak activity occurring around early morning and dusk (Fig. 2c). Through comparing these daily vocal patterns with daily egg-laying pattern (Fig. 2d), we suggest that the function of female call in the study populations is to advertise territory and attract mates, rather than misdirect host defenses. This study helps to understand the function of the female Common Cuckoo call.

Key words: Common Cuckoo, *Cuculus canorus*; Female; Daily vocal pattern; Function

大杜鹃 (*Cuculus canorus*) 以独特的鸣叫而著称, 其俗名“布谷鸟”和“Cuckoo”均是其雄鸟鸣声的拟声词。在欧洲民间传说中, 大杜鹃雄鸟鸣叫的音节数量被认为可以预测一个地区的财富 (Davies 2015)。Møller 等 (2017) 的研究支持大杜鹃雄鸟鸣叫的音节数量与群落物种多样性正相关。在切尔诺贝利核辐射强烈的地区, 大杜鹃雄鸟鸣叫的时长较短 (Møller et al. 2016)。除了雄鸟的鸣叫 (图 1a), 大杜鹃雌鸟在繁殖季也会发出响亮的鸣声 (图 1b)。大杜鹃雌鸟的鸣声被描述为类似人类的笑声或是冒泡声 (Payne 2005, Erritzøe et al. 2012)。虽然很早就有文献记载了大杜鹃雌鸟的鸣叫, 但直至近年才对其功能开展了研究 (Liang 2017, York et al. 2017, Deng et al. 2019)。

York 等 (2017) 认为, 大杜鹃雌鸟鸣声是对雀鹰 (*Accipiter nisus*) 叫声的模仿。通过回放实验, 发现大杜鹃雌鸟产卵后鸣叫可以将宿主 (芦莺 *Acrocephalus scirpaceus*) 的精力从巢防御转移到反捕食, 从而降低大杜鹃卵被宿主识别的几率 (York et al. 2017)。除了对宿主的影响, 大杜鹃雌鸟鸣叫在种内通讯中也具有重要的作用。Xia 等 (2019) 和 Moskát 等 (2019) 播放大杜鹃雌鸟鸣声, 发现能诱发附近的大杜鹃雌鸟和雄鸟靠近, 其中, 雌鸟表现出驱赶行为, 而雄鸟多使用兴奋的叫声做出响应。据此推断, 大杜鹃雌鸟鸣声具有宣示领域和吸引异性 (大杜鹃雄鸟) 的功能。

本研究通过量化鸣声的日节律, 来增进对大杜鹃雌鸟鸣声功能的了解。与多数的鸟类在清晨产卵不同, 大杜鹃雌鸟主要在下午产卵 (Davies et al. 1988, Moksnes et al. 2013)。按照 York 等 (2017) 的研究: 大杜鹃雌鸟通常在产卵时鸣叫以恐吓宿主, 故此预测下午是大杜鹃雌鸟鸣叫的高峰。考虑到大杜鹃对宿主的巢造成危害 (寄生), 但不能对宿主的亲鸟构成实质性威胁 (Ma et al. 2018), 那么大杜鹃雌鸟模仿猛禽 (雀鹰) 的叫声应该避免频繁使用, 以减少被宿主亲鸟识破的可能 (Szamado 2000, Helgesen et al. 2013)。因此, 本研究进一步认为, 如果大杜鹃雌鸟鸣叫的主要功能是恐吓宿主, 那么其鸣叫集中在产卵时段, 而其他时段极少发出鸣声。与该预测相反, 如果大杜鹃雌鸟鸣声的主要功能是宣示领域和吸引异性 (Moskát et al. 2019, Xia et al. 2019), 大杜鹃雌鸟鸣叫的高峰将出现在早晨或黄昏时段。因

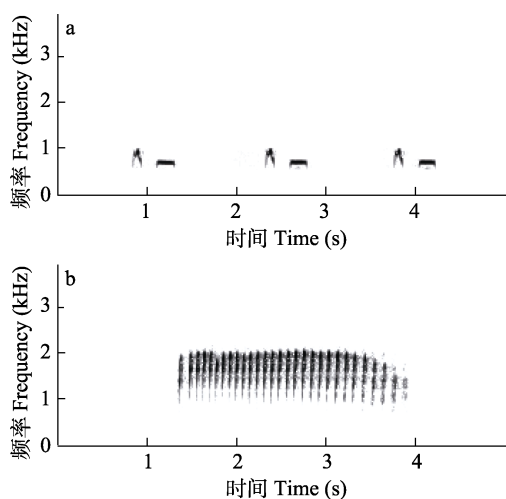


图 1 大杜鹃雄鸟 (a) 和雌鸟 (b) 鸣声的语图

Fig. 1 Spectrograms of male (a) and female (b) Common Cuckoo call

为领域入侵者和交配对象出现的时机并不固定,不同时段发出鸣声的收益相差不大;而晨、昏时段光照强度低,限制觅食行为的进行,此时鸣叫的代价(时间成本)相对较低,所以会在晨、昏时段出现鸣叫的高峰(Hutchinson 2002, Thomas et al. 2002)。

1 材料与方法

1.1 录音获取

在三个地点获取大杜鹃雌鸟鸣声的录音。其中,北京市延庆区野鸭湖湿地公园(40°25' N, 115°51' E)放置了10台录音机(美国 Wildlife Acoustics 公司,型号 SM4),于2017年5月7日至7月8日进行连续的录音收集;辽宁省盘锦市辽河口自然保护区(41°02' N, 121°44' E)放置了10台录音机(型号同上),于2018年6月28日至7月29日进行连续的录音收集;吉林省永吉县大岗子林场(43°37' N, 126°08' E)放置了8台录音机(美国 Wildlife Acoustics 公司,型号 SM2+),于2018年5月17日至7月10日进行连续的录音收集。录音参数设置为,采样频率 44.1 kHz,采样精度 16 bit。录音存储为“.wav”格式。基于前期测试,该录音机在开阔生境有效录音范围约 100 m(黄婉萍等 2017)。本研究设置相邻录音机的距离大于有效录音范围的 2 倍,以避免同一段声音被不同录音机重复录音。

1.2 鸣声量化

使用 Kaleidoscope Pro 软件(美国 Wildlife Acoustics 公司)提取录音中大杜鹃雌鸟的鸣声。将大杜鹃雌鸟鸣声特征参数输入软件中,参数设置为,频率 0.6~2.9 kHz,时长 1.6~4.0 s。软件将符合该参数的候选声音自动提取出来。参照 Deng 等(2019)和 Xia 等(2019)对大杜鹃雌鸟鸣声的研究,使用的声音参数略大于大杜鹃雌鸟鸣声的实际范围,以降低目标声音被遗漏的可能性。对于软件提取的候选声音,通过核对语图和播放录音,人工挑选出大杜鹃雌鸟的鸣声。

1.3 产卵时间

按照鸣声的功能对大杜鹃雌鸟鸣声日节律的预测,鸣叫高峰将出现在产卵或是晨、昏时段。故此,确定大杜鹃雌鸟产卵时间对区分这两个预测至关重要。大杜鹃营巢寄生生活,当宿主观察到大杜鹃在巢附近活动时,会做出驱赶行为,并提高卵识别或弃巢的可能性(Feeney et al. 2012, Stoddard et al. 2013)。因此,大杜鹃雌鸟在宿主巢防御较低的下午时段产卵,被认为是对巢寄生生活的适应(Davies et al. 1988, Moksnes et al. 2013)。目前关于大杜鹃产卵时间最详细的记录来自 Seel(1973)总结的资料。共涉及 80 次大杜鹃产卵时间的记录,由 Chance E. P. 于 1920 至 1939 年在英国的伍斯特(Worcestershire)、什罗普(Shropshire)、拉德诺(Radnorshire)和萨里(Surrey)收集(Seel 1973)。本研究利用 Seel(1973)提供的大杜鹃产卵时间,作为判定鸣叫高峰是否出现在产卵时段的参照。

1.4 数据分析

将大杜鹃雌鸟鸣叫次数和产卵时间按照每小时分段,绘出日节律变化曲线。一次鸣叫指录音中一个完整的音节(图 1b)。由于不同地区白天长度不同,图中标注出数据收集期间日出和日落的时间,以便于不同地区日节律的比较。日出和日落时间来自于 Time and Date AS(www.timeanddate.com)。Chance E. P. 使用夏令时(Summer time)记录大杜鹃雌鸟产卵的时间(Seel 1973)。为了便于比较,将 Chance E. P. 记录的时间和当地日出、日落时间转换为格林威治标准时间(Greenwich mean time)。

2 结果

共录制到 2 777 次大杜鹃雌鸟的鸣叫,其中,1 431 次来自北京野鸭湖湿地公园,1 222 次来自辽宁辽河口自然保护区,124 次来自吉林大岗子林场。野鸭湖湿地公园(图 2a)和辽河口自然保护区(图 2b)的大杜鹃雌鸟表现出相似的鸣声日节律:鸣叫的高峰出现在日出前

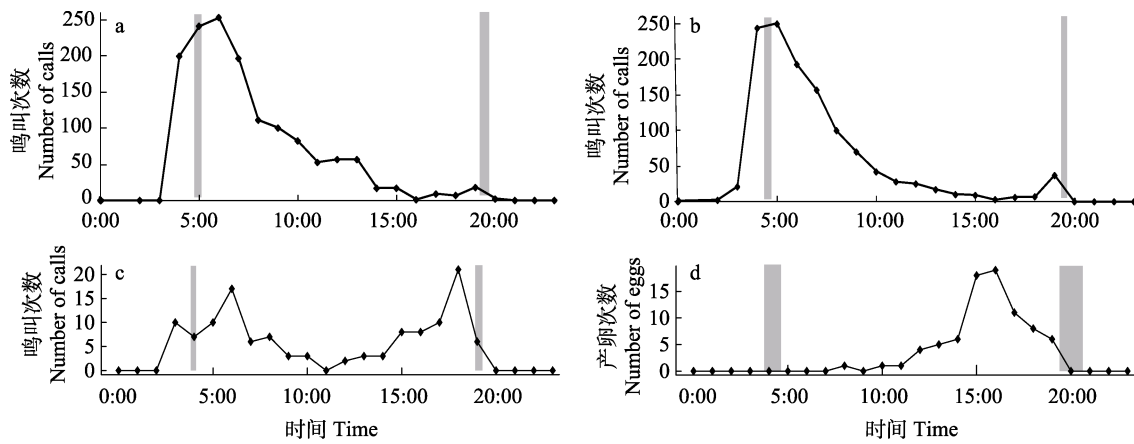


图 2 大杜鹃雌鸟的日节律

Fig. 2 Daily pattern of female Common Cuckoo

大杜鹃雌鸟鸣声的日节律: a. 北京野鸭湖湿地公园; b. 辽宁辽河口自然保护区; c. 吉林大岗子林场; d. 英国的大杜鹃雌鸟产卵时间日节律 (数据来源 Seel 1973)。图中灰色柱示意日出和日落时间。

Daily vocal pattern of female Common Cuckoo in Wild Duck Lake Wetland Park, Beijing (a), Liaohe Delta Nature Reserve, Liaoning (b), Dagangzi Forest Farm, Jilin (c). Daily egg-laying pattern of female Common Cuckoo in England (see in Seel 1973) (d). The gray bars indicate the time of sunrise and sunset.

后, 随后鸣叫强度逐渐下降, 直至日落前出现一个小的峰值。大岗子林场 (图 2c) 的大杜鹃雌鸟鸣声日节律具有两个明显的高峰, 一个出现在日出后 2 h 的 6:00 至 7:00 时, 另一个出现在日落前 1 h 的 18:00 至 19:00 时, 而中午的 11:00 至 12:00 时是白天鸣叫强度的低谷。大杜鹃雌鸟从 8:00 到 20:00 时均有产卵的记录, 产卵时间的高峰出现在 15:00 至 17:00 时, 该时段产卵 37 次, 占全部记录数 80 次的 46% (图 2d, Seel 1973)。

3 讨论

本研究对三个地区的大杜鹃开展了研究, 北京野鸭湖湿地公园和辽宁辽河口自然保护区大杜鹃雌鸟鸣声日节律较为相似, 鸣叫的高峰均出现在日出前后; 吉林大岗子林场大杜鹃雌鸟在日出后 2 h 和日落前 1 h 各有一个鸣叫的高峰。基于 Seel (1973) 汇总的数据, 大杜鹃雌鸟产卵时间的高峰出现在 15:00 至 17:00 时, 位于正午 12:00 时到当地日落 20:00 时的中间时段。York 等 (2017) 认为, 大杜鹃雌鸟通过

产卵时鸣叫恐吓宿主, 以提高巢寄生成功率。据此推测, 鸣叫高峰和产卵时间将出现同步化。但本研究数据并不支持该观点: 三个地区大杜鹃雌鸟鸣叫的日节律都与大杜鹃产卵时间的日节律存在明显差异。Xia 等 (2019) 和 Moskát 等 (2019) 认为, 大杜鹃雌鸟通过鸣叫宣示领域和吸引异性。由于晨、昏阶段执行上述功能的代价最低, 因此将出现晨、昏鸣叫的高峰 (Hutchinson 2002, Thomas et al. 2002)。本研究数据与该预测相符, 大杜鹃雌鸟鸣叫高峰出现在晨、昏时段。另外两项对大杜鹃鸣声节律的研究, 也得到类似的结论, 基于中国盘锦 (2017 年繁殖季, Deng et al. 2019) 和韩国济州岛 (2016 年繁殖季, Yoo et al. 2020) 开展的研究, 均发现大杜鹃雌鸟主要在晨、昏鸣叫。与之类似, 大杜鹃雄鸟的鸣叫高峰也出现在晨、昏时段 (Deng et al. 2019, Yoo et al. 2020)。大杜鹃雌鸟和雄鸟鸣声日节律相似, 可能凸显了鸣声在大杜鹃雌、雄个体间联络的作用, 如 Xia 等 (2019) 和 Moskát 等 (2019) 均发现, 播放大杜鹃雌鸟鸣叫后, 雄鸟发出兴奋的叫声做出

回应。

由于本研究的录音数据量庞大，直接从录音中人工挑选出目标声音过于费时费力。本研究通过设置时间、频率参数，利用 *Kaleidoscope Pro* 软件自动筛选出候选声音，再从候选声音中人工挑出大杜鹃雌鸟的鸣声。自动识别声音的准确性是否会对本研究的结论产生影响？在对大鹰鹃 (*Hierococcyx sparveroides*) 的研究中，人工挑选了 96 h 的录音中大鹰鹃的鸣声，通过与 *Kaleidoscope Pro* 软件自动挑选声音进行对比，发现通过声音特征可以自动识别出约 60% 的目标声音 (黄婉萍等 2017)。但遗漏的声音集中出现在晨、昏两个时段，因为此时群落内多种鸟类发出鸣声，导致声音叠加影响自动识别效果 (黄婉萍等 2017)。因此，晨、昏时段大杜鹃雌鸟鸣叫的实际强度有可能更高。这不会改变本文的结论，即大杜鹃雌鸟的鸣叫集中在晨、昏时段。

大杜鹃雌鸟鸣声是否可能兼具种间 (恐吓宿主) 和种内 (宣示领域和吸引异性) 通讯的功能？对于野鸭湖湿地公园和辽河口自然保护区的大杜鹃，这种可能性很低，因为这两个地区下午极少有大杜鹃雌鸟鸣叫：14:00 至 17:00 时鸣叫的次数仅占鸣叫总次数的 2.4% 和 1.8%。大岗子林场有较高比例的鸣声出现在下午时段，14:00 至 17:00 时的鸣叫次数占鸣叫总次数的 15.3%，但该地区大杜鹃雌鸟鸣声起到恐吓宿主作用的可能性仍然不高。因为大杜鹃和猛禽是不同的，只能对巢造成危害 (寄生)，并不能对宿主的亲鸟构成实质威胁 (Ma et al. 2018)。巢寄生成功率的提升，取决于大杜鹃雌鸟的鸣声对宿主的欺骗 (York et al. 2017)。当宿主区分出捕食者猛禽和寄生者大杜鹃以后，会做出不同的防卫反应 (Yu et al. 2017)。如果大杜鹃雌鸟利用鸣叫模仿猛禽欺骗宿主，那么大杜鹃雌鸟的鸣叫应该避免在非有效时段使用，以减少被宿主亲鸟识破的可能 (Szamado 2000, Helgesen et al. 2013)。这与大岗子林场 84.7% 的鸣叫出现在非产卵高峰时段的结果不符。

通过在北京野鸭湖湿地公园、辽宁辽河口自然保护区、吉林大岗子林场的研究，发现大杜鹃雌鸟的鸣叫集中在晨、昏时段。据此推测，上述地区大杜鹃雌鸟鸣叫的功能更可能是宣示领域和吸引异性，而非恐吓宿主。本研究并不否认大杜鹃其他的种群中，雌鸟的鸣声具有恐吓宿主的作用。巢寄生策略的使用，取决于寄生者大杜鹃和宿主的协同进化 (Fugo 2003, Soler 2014)。不同的大杜鹃种群，因自然选择的压力不同，可能采用不同的策略，在鸣声的功能上也可能存在差异。

参 考 文 献

- Davies N B. 2015. Cuckoo: Cheating by Nature. London: Bloomsbury.
- Davies N B, Brooke M D. 1988. Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour*, 36(1): 262–284.
- Deng Z Q, Lloyd H, Xia C W, et al. 2019. Components of variation in female common cuckoo calls. *Behavioural Processes*, 158: 106–112.
- Erritzoe J, Mann C F, Brammer F P, et al. 2012. Cuckoos of the World. London: Christopher Helm.
- Feeney W E, Welbergen J A, Langmore N E. 2012. The frontline of avian brood parasite-host coevolution. *Animal Behaviour*, 84(1): 3–12.
- Fugo T. 2003. Co-evolutionary dynamics of egg appearance in avian brood parasitism. *Evolutionary Ecology Research*, 5(3): 345–362.
- Helgesen I M, Hamblin S, Hurd P L. 2013. Does cheating pay? Re-examining the evolution of deception in a conventional signalling game. *Animal Behaviour*, 86(6): 1215–1224.
- Hutchinson J M C. 2002. Two explanations of the dawn chorus compared: how monotonically changing light levels favour a short break from singing. *Animal Behaviour*, 64(4): 527–539.
- Liang W. 2017. Crafty cuckoo calls. *Nature Ecology & Evolution*, 1(10): 1427–1428.
- Ma L K, Yang C C, Liang W. 2018. Hawk mimicry does not reduce attacks of cuckoos by highly aggressive hosts. *Avian Research*, 9(1): 35.
- Moksnes A, Fossey F, Røskaft E, et al. 2013. Reviewing 30 years of

- studies on the Common Cuckoo accumulated knowledge and future perspectives. *Chinese Birds*, 4(1): 3–14.
- Møller A P, Morelli F, Mousseau T A, et al. 2016. The number of syllables in Chernobyl cuckoo calls reliably indicate habitat, soil and radiation levels. *Ecological Indicators*, 66: 592–597.
- Møller A P, Morelli F, Tryjanowski P. 2017. Cuckoo folklore and human well-being: cuckoo calls predict how long farmers live. *Ecological Indicators*, 72: 766–768.
- Moskát C, Hauber M E. 2019. Sex-specific responses to simulated territorial intrusions in the common cuckoo: a dual function of female acoustic signaling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(5): 60.
- Payne R B. 2005. *The Cuckoos*. Oxford: Oxford University Press.
- Seel D C. 1973. Egg-laying in the cuckoo. *British Birds*, 66: 528–535.
- Soler M. 2014. Long-term coevolution between avian brood parasites and their hosts. *Biological Reviews*, 89(3): 688–704.
- Stoddard M C, Kilner R M. 2013. The past, present and future of 'cuckoos versus reed warblers'. *Animal Behaviour*, 85(4): 693–699.
- Szamado S. 2000. Cheating as a mixed strategy in a simple model of aggressive communication. *Animal Behaviour*, 59(1): 221–230.
- Thomas R J, Szekely T, Cuthill I C, et al. 2002. Eye size in birds and the timing of song at dawn. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269(1493): 831–837.
- Xia C W, Deng Z Q, Lloyd H, et al. 2019. The function of three main call types in common cuckoo. *Ethology*, 125(9): 652–659.
- Yoo S, Kim H N, Lee J W, et al. 2020. Seasonal and diurnal patterns of population vocal activity in avian brood parasites. *Ibis*, doi.org/10.1111/ibi.12741.
- York J E, Davies N B. 2017. Female cuckoo calls misdirect host defences towards the wrong enemy. *Nature Ecology & Evolution*, 1(10): 1520–1525.
- Yu J P, Xing X Y, Jiang Y L, et al. 2017. Alarm call-based discrimination between common cuckoo and Eurasian sparrowhawk in a Chinese population of great tits. *Ethology*, 123(8): 542–550.
- 黄婉萍, 徐姝婷, 梁伟, 等. 2017. 大杜鹃雌鸟鸣声的日节律. *动物学杂志*, 52(6): 945–953.