

DOI: 10.5846/stxb202003040401

冯莹莹, 梁丹, 李兴权, 罗旭. 山地隔离和空间距离对高黎贡山灰腹地莺 (*Tesia cyaniventer*) 鸣唱特征的影响. 生态学报, 2021, 41(21): 8673-8684.
Feng Y Y, Liang D, Li X Q, Luo X. Effects of mountain barrier and spatial distance on acoustic characteristics of a ground-dwelling forest bird (*Tesia cyaniventer*) in the Gaoligong Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(21): 8673-8684.

山地隔离和空间距离对高黎贡山灰腹地莺 (*Tesia cyaniventer*) 鸣唱特征的影响

冯莹莹^{1,2}, 梁丹^{1,3}, 李兴权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 普林斯顿大学公共与国际事务学院, Princeton 08540 NJ, USA

摘要: 鸟类鸣唱存在广泛的地理变异, 研究鸟类鸣唱变异的模式及其影响因素可帮助解释自然界中广泛而复杂的鸣声变异现象。灰腹地莺 (*Tesia cyaniventer*) 是在高黎贡山海拔 2000—2800 m 分布的小型地栖性森林鸟类。高黎贡山南北走向的山脊海拔通常在 3000m 以上, 这导致灰腹地莺东、西坡种群被山脊所隔离。该种小鸟鸣声洪亮易于鉴别, 其鸣声地理变异可揭示山地对鸟类种群产生的隔离效应。在高黎贡山片马垭口和独龙江垭口的东西坡 4 个地点录制了灰腹地莺的鸣声 ($n=58$), 基于声谱分析比较了种群间鸣唱的质量特征, 发现种群间鸣唱型的共享程度极低, 而音节型在 4 个种群间均有共享。进一步测量了 11 个鸣唱的数量特征参数, 有 6 个参数在不同种群间有显著差异: 最低频率、中心频率、频率宽度、起始音节频率、首二音节的时间间隔、句子平均音节数。种群间的两两比较表明, 鸣声特征差异呈现“隔离-距离”共同作用的格局, 但隔离的影响更大。研究表明山地系统中影响鸟类鸣声地理变异的因素较为复杂, 山地隔离和空间距离均对灰腹地莺的鸣唱特征产生了影响。

关键词: 灰腹地莺; 高黎贡山; 鸟类鸣唱; 地理变异

Effects of mountain barrier and spatial distance on acoustic characteristics of a ground-dwelling forest bird (*Tesia cyaniventer*) in the Gaoligong Mountains

FENG Yingying^{1,2}, LIANG Dan^{1,3}, LI Xingquan¹, LUO Xu^{1,*}

1 Faculty of Biodiversity and Conservation/Key Laboratory for Conserving Wildlife with Small Populations in Yunnan, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

2 Institute of Wildlife Conservation, Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang 330032, China

3 Princeton School of Public and International Affairs, Princeton University, Princeton 08540 NJ, USA

Abstract: Bird vocalization plays an important role in the ecology and evolution of birds, particularly in passerine birds (songbirds). Like other phenotypes, the vocalization of passerines has shown extensive geographical variations between populations that are isolated by geographical barrier and spatial distance. The relative role of geographical barrier and spatial distance in affecting the variation of vocal variation between populations within species is rarely tested. The *Tesia cyaniventer* is a small ground-dwelling forest species that distributes between 2000—2800 m in elevation at the Gaoligong Mountains, which is a chain of mountains run from north to south in southwestern China. The western and eastern populations of the *Tesia cyaniventer* are isolated by mountain peaks above 3000 m, making it an ideal model species to test the relative attributions of geographical barrier and spatial distance to vocal variations between populations. In the breeding season in

基金项目: 国家自然科学基金 (31660612, 32060118)

收稿日期: 2020-03-04; 采用日期: 2021-04-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luoxu@swfu.edu.cn

2016 and 2018, we recorded and measured 1268 songs of 58 individuals from four populations in the north and south sections of the Gaoligong Mountains, with two sampling sites in each section on east slope and west slope, respectively. We identified 38 song types and 58 syllable types from four populations. Different populations shared few song types in common, while the syllable types shared to a certain extent among the four populations. We measured 11 acoustic traits of each song and compared these traits among four populations. Six of the 11 acoustic traits being measured differed significantly among populations, including lowest frequency ($P < 0.001$), the center frequency ($P = 0.031$), the delta frequency ($P = 0.008$), the introductory syllable frequency ($P = 0.04$), the time interval between the first and second syllables ($P = 0.001$), and the average number of each song ($P = 0.005$). Inter-population comparisons showed that the geographical barrier might have a stronger effect than the spatial distances, although both of them might attribute to variations of song characteristics. Specifically, three acoustic traits showed significant difference between populations with long distance and that are isolated by mountain peak; two acoustic traits showed significant difference between populations only isolated by mountain peak; and only one trait was significant different between populations only affected by geographical distance. Overall, our results showed that the factors affecting the variations might be rather complex, as the mountain barrier and the geographical distance have different isolation effects on acoustic traits of the populations of the *Tesia cyaniventer*.

Key Words: *Tesia cyaniventer*; Gaoligong Mountains; bird song; geographic variation

鸣唱在鸟类繁殖中具有重要作用^[1],同时也存在广泛的空间变异,从而限制种群间交流、促进种群分化,因此对于依赖鸣声进行配偶选择的鸟类,鸣唱变异被认为是鸟类物种分化的最初步骤^[2-3]。多种因素可导致不同鸟类种群产生鸣声变异,包括地理因素、生境、性选择、奠基者效应、鸣声漂变和遗传差异等^[4-5]。地理因素中,空间距离对鸣唱的影响有较多的研究,如森林斑鸠间大山雀(*Parus major*)鸣唱曲目的共享研究,表明距离越远的不同种群间鸣唱曲目的共享越少^[6]。金冠带鹇(*Zonotrichia atricapilla*)的鸣唱变异也与空间距离有关^[7]。环形种暗绿柳莺(*Phylloscopus trochiloides*),环绕青藏高原连续分布,高原两侧的种群从南至北鸣唱差异逐渐增大,导致分布区两端的种群鸣声差异巨大,即使在中亚交汇也无法交流^[3,8]。以及欧亚大陆的广布种大山雀的 *major* 和 *minor* 亚种在鸣声上的分化,并且在西伯利亚阿穆尔河谷中部出现生殖隔离^[9-10],因此 *minor* 亚种被提升为种。以上研究表明的较为一致的规律是,鸣唱差异随着空间距离的增加而加大。地理上的另一个因素是隔离,比如高山、海峡等,因为不可逾越,导致被阻隔的临近种群无法交流从而形成鸣声特征上的“间断”。比如画眉(*Garrulax canorus*),指名亚种(*G. c. canorus*)鸣唱更为复杂、音节型更多、组合形式也更多,台湾亚种(*G. c. taewanus*)鸣唱的简化推测与隔离分化和奠基者效应有关,此后的分子遗传研究建议将台湾亚种提升为独立的种^[11-12];印度西南部分布的白腹短翅鸫(*Brachypteryx major*),也因受到地理隔离的影响,两个种群的鸣声、遗传和表型均出现分化,因此被分为两个不同的种^[13]。地理隔离的存在,使得鸟类鸣唱的地理变异更加复杂,它和空间距离可能会共同影响鸟类鸣唱变异,比如泰国北部的鹊鸚(*Copsychus saularis*),鸣唱特征就受到两者的共同作用^[14]。

在山地系统中,复杂地形对鸟类的鸣声有较大影响。地理阻隔和空间距离的作用往往同时存在,比如山脊对一些较低海拔分布的鸟类是难以跨越的地理阻隔,较大的空间距离也可能在一定程度限制种群间的基因交流^[15]。然而,山地的地理阻隔和空间距离如何影响鸟类的鸣唱特征,尤其是对森林鸟类鸣声特征的影响研究仍然十分缺乏。对于运动能力较弱的地栖性森林鸟类,我们推测鸟类的鸣唱特征呈现出“隔离-距离”共同作用的格局,在微地理尺度上隔离的作用会更大。

为验证这一假设,选取灰腹地莺(*Tesia cyaniventer*)为研究对象。灰腹地莺为雀形目、树莺科(Cettiidae)、地莺属(*Tesia*)的小型地栖性留鸟(体长约 9.5 cm)。在国内,主要分布于西南山地的中、高海拔湿性常绿阔叶林中,一般多单个或成对活动于林下潮湿山谷、或溪流附近,行踪较为隐蔽^[16]。灰腹地莺的领域性较强,繁殖期鸣声十分洪亮而易于识别,是研究鸟类鸣声的良好对象。研究地点选择在高黎贡山,它是怒江(Salween

River)和伊洛瓦底江(Irrawaddy River)的分水岭,南北走向,山体巨大,主峰嘎娃嘎普海拔 5128 m,山脊平均海拔超过 3100 m^[17]。在高黎贡山,灰腹地莺分布海拔为 2000—2800 m,在海拔超过 3000 m 的山脊无灰腹地莺记录^[18-19],因此山脊极有可能成为灰腹地莺难以跨越的障碍;而高黎贡山南北绵延数百公里的跨度也为鸣声地理差异提供了空间上的可能。基于前述假设,本文通过对高黎贡山南北段的灰腹地莺东西坡的鸣唱比较,研究山体隔离和空间距离对该物种鸣声的影响,旨在验证 2 个问题:(1)分布在高黎贡山山体同一侧的种群,只要距离足够远,种群间会产生鸣唱特征的变化;(2)分布于山体两侧的种群,鸣唱差异会大于同侧分布的种群。

1 研究方法

1.1 野外录音采样

根据灰腹地莺的海拔分布及栖息生境,我们在高黎贡山选择 4 个地点录制灰腹地莺的鸣声(图 1A)。南段采样点在云南省怒江傈僳族自治州泸水市片马垭口(海拔 3150 m)的东西坡两侧(SE 为南段东坡,SW 南段西坡)、野外录音沿 S316 省道行进,集中在海拔 2000—2800 m 之间,录音时间为 2014 年 4—5 月、2018 年 4—5 月。北段采样点位于怒江州贡山县的独龙江垭口(海拔 3172 m)的东西两侧(NE 为北段东坡,NW 北段西坡),野外采样沿 S212 省道行进,集中在海拔 2000—2600 m 之间,录音时间为 2016 年 5—6 月、2018 年 5—6 月。南、北两个点相距约 200 km,北段灰腹地莺繁殖晚于南段,因此野外录音采集时间也较晚。野外观察表明,灰腹地莺的领域较小,录制时保持 200 m 以上的间隔,以确保不对同一只个体重复录音。在同一个地点至少间隔 2 年采集鸣声,以尽可能排除假重复。

录音设备采用便携式数字录音机 Sony PCM-D100(日本),或便携式数字录音机 Zoom H4n(日本),配以外接强指向性话筒 Rode NTG-3(澳大利亚)。采样精度为 16 bit,采样频率为 44.1 kHz,文件保存为 WAV 格式^[20]。录音时间集中在晨昏,灰腹地莺因声音洪亮而易于发现,声音录制尽可能地长,直至它停止鸣叫或飞走,以获得足够的分析样本。

1.2 鸣唱参数的测量

利用 Raven Pro 1.5 鸣声分析软件生成语图,参数设置:Window Type: Hamming; Window size: 1024 samples; Overlap: 50%; hop size: 512 samples, DFT size: 1024 sample, Grid spacing: 43.1 Hz。此外,用 Raven Pro 1.5 去除 1500 Hz 以下和 6000 Hz 以上的背景噪音,以获得清晰的语图。在 Raven 1.5 中筛选录音样本中,去除语图不清晰或句子数不足 10 的个体。通过筛选,共对 58 个个体的鸣声进行分析。

参照其他鸟类的鸣唱特征的相关研究^[11,21]对本文所涉及的鸣声术语进行如下定义。音节指一个或几个固定组合在一起的音素总是以相同的顺序一起出现,代表语义的最小单位。音节型指音节的结构特征,主要包括音素组成和排列顺序。鸣唱型为鸣唱句子的结构特征,主要包括音节组成和排列顺序,也称句式、句法。起始音素意为句首出现的单一的、持续时间较短的音素,结构相对固定,音量较弱。句子表示有音素或音节的连续段落,句子间有明显的时间间隔。曲目则代表每个个体或种群的所有鸣唱类型或音节类型。

鸣唱的参数根据 Catchpole^[22]和 Matessi 等^[23]分为质量性状和数量性状。质量性状参数包括:每个鸣唱的音节数、音素数,获得每个个体的全部音节型、鸣唱型。本文依据 Baker 等^[24]对音节的划分标准:相邻两音素间隔小于 0.02 s 为同一音节,间隔在 0.1 s 以上视为不同音节;间隔在 0.02—0.1 s 之间,若音素复合体中的每个音素在所统计的鸣唱中单独出现过,视为不同音节,若无则视为一个音节。句子的划分标准为:相邻两个句子(末尾音节和起始音节间)的时间间隔若在 1 s 以上则为不同鸣唱,否则为同一鸣唱^[21]。此外,由于灰腹地莺一般有一个短暂且易于识别的首音节作为鸣唱的开始,我们也将此作为判断是否为同一鸣唱的辅助标准。鸣唱型的划分采用 75% 原则,即两个句子间共享 75% 以上的音节类型视作同种鸣唱型^[25]。音节型的划分参考雷富民等^[26],将声谱图上形状大致相同、频率有微小变化的音节视为同一音节类型。数量性状的测量以句子为单位,对每个灰腹地莺个体的所有鸣唱句子进行测量并取平均值,测量的参数包括句子的最高频率

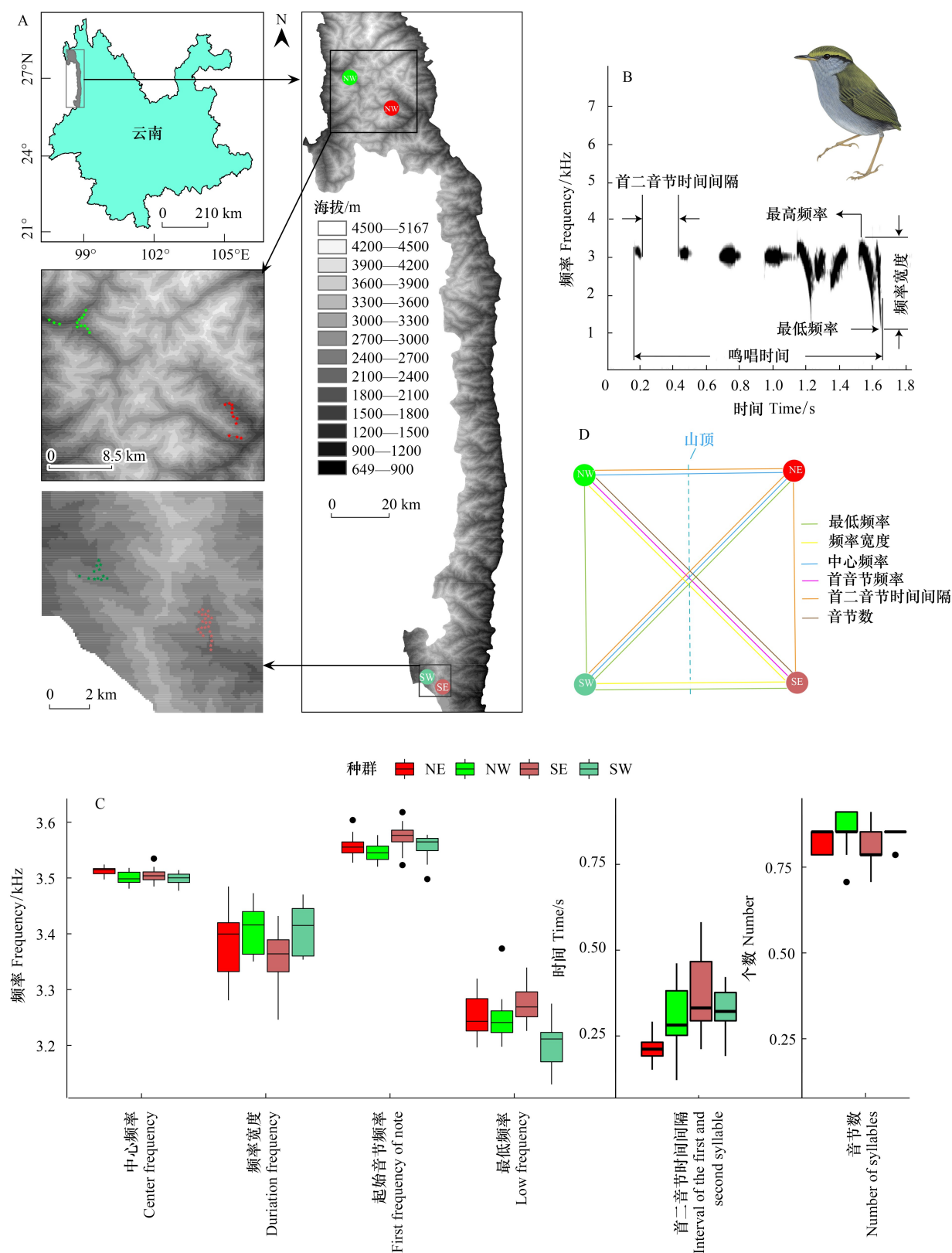


图1 高黎贡山灰腹地莺鸣声特征差异

Fig.1 Inter-population differences on acoustic characteristics of *Tesia cyaniventer* at the Gaoligong Mountains

A 为研究区域和鸣声录制点; 浅色示南段, 深色示北段, 绿色和深绿色示西坡, 红色和深红色示东坡; B 为灰腹地莺鸣声示意图; C 为灰腹地莺鸣声特征的各种群比较; D 为存在显著性差异的两两种群间鸣声特征; 不同颜色的连线代表不同鸣声特征在这两个种群中存在显著差异; 灰腹地莺插图来源: 世界鸟类手册; SE: 南段东坡种群; SW: 南段西坡种群; NE: 北段东坡种群; NW: 北段西坡种群

(F_{high})、最低频率(F_{low})、中心频率(F_{cent})、峰频率(F_{peak})、句子时间(D)、平均熵(Entr_{Avg})、起始音节的频率(F_{FirNot})、起始音节与第二个音节的时间间隔(T_{inter})、句子平均音节数(N_{syll})、句子平均音素数(N_{note})。其中中心频率(F_{cent})指位于句子频宽中间的频率;峰频率(F_{peak})为句子中能量最高时的频率。

1.3 声谱分析

首先验证所录制的个体是否覆盖足够的鸣唱型和音节型,使用 R 包“iNEXT”计算鸣唱型和音节型的取样覆盖度^[27]。结果表明,四个种群录制的个体足够覆盖各个种群的鸣唱型和音节型(图 2,图 3)。然后,采用 Sørensen 相似性指数^[28]来衡量不同地理种群的音节型及鸣唱型的共享程度:

$$Si = 2c / (a + b)$$

式中, c 为种群 A 与种群 B 共享数; a 和 b 分别为种群 A 和种群 B 的类型数。相似性系数(Si)的变化范围为 0—1,当 Si 值为 0,说明种群间不存在音节或鸣唱型共享,若 Si 值为 1,则两种群间的音节型和鸣唱型完全共享。

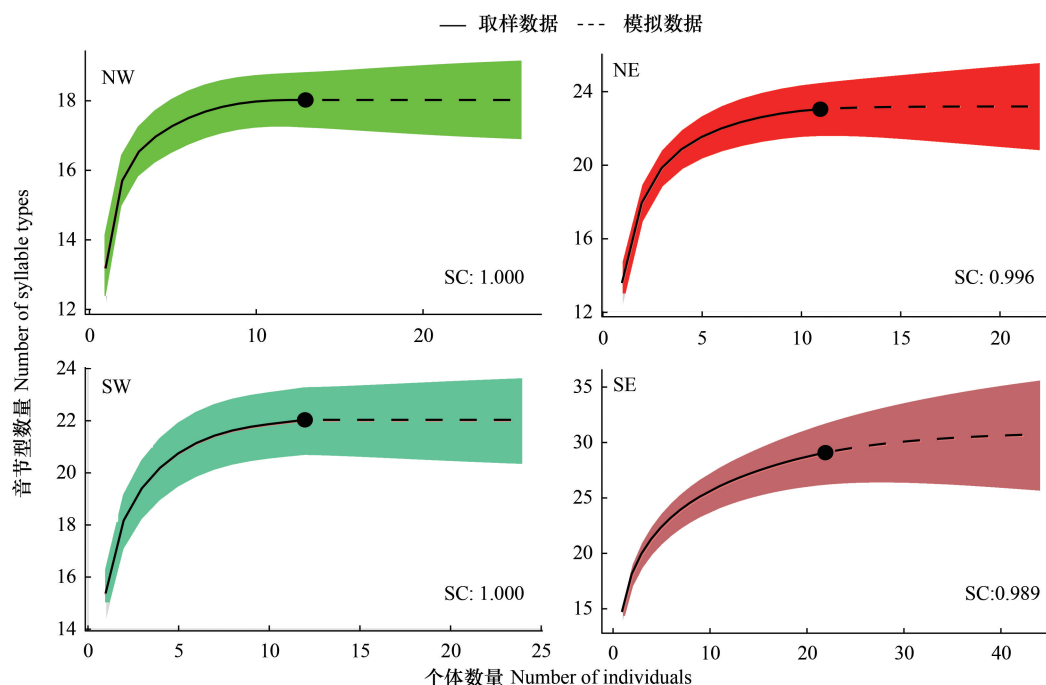


图 2 灰腹地莺音节型取样覆盖度曲线

Fig.2 The sampling coverage (SC) curve of the syllable types of the *Tesia cyaniventer*

为对比不同种群灰腹地莺的鸣唱变异的程度,首先利用单因素方差分析(One-way ANOVA)对所有鸣声特征分别进行种群间差异的比较,随后对种群间差异显著的鸣声特征进行两两种群间的多重比较(Tukey's HSD)。我们将数据进行对数转换(log-transformed)以使其符合正态分布。以上分析在 R 3.5.3 软件中进行^[29]。文中数据以 Mean±SD 表示。

2 结果

2.1 灰腹地莺的鸣唱特征

野外共录制到 76 个灰腹地莺个体的鸣唱声,选择语图质量较高的个体 58 只进行后续分析,其中南段东坡(SE)22 只、西坡(SW)12 只;北段东坡(NE)11 只、西坡(NW)13 只。共计测量了 1268 个句子的数量性状(表 1)。

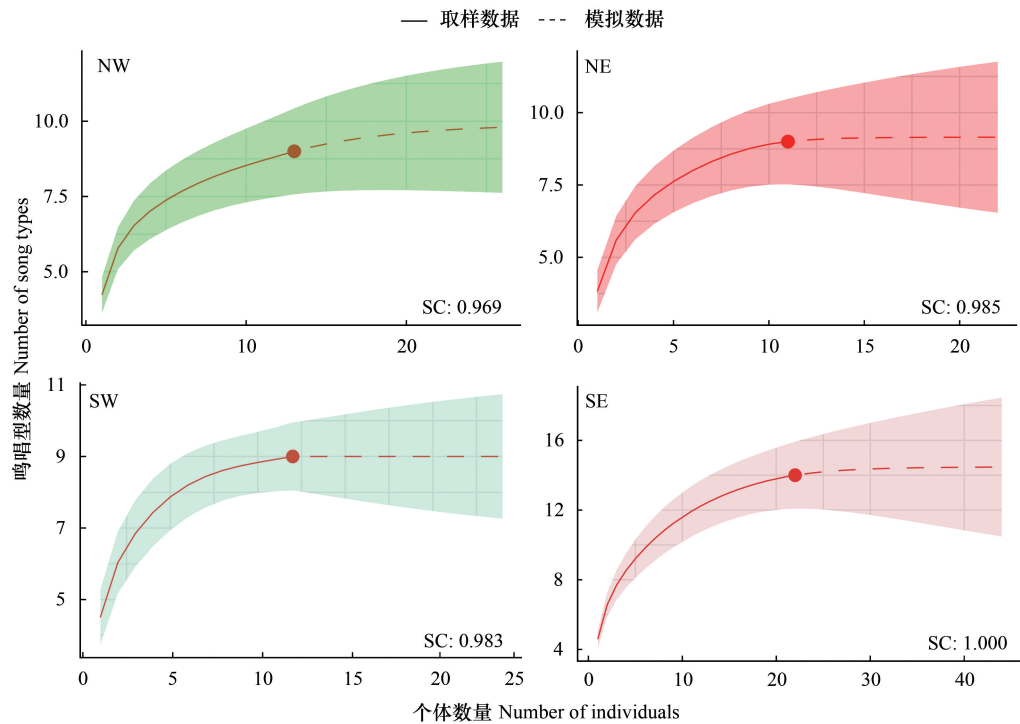


图3 灰腹地莺鸣唱型取样覆盖度曲线

Fig.3 The sampling coverage (SC) curve of song types of the *Tesia cyaniventer*

表1 高黎贡山灰腹地莺的鸣唱特征

Table 1 Song characteristic of <i>Tesia cyaniventer</i> at the Gaoligong Mountains				
变量/单位 Variable/unit	均值 Mean	标准差 Standard deviation	最小值 Minimum	最大值 Maximum
最高频率 F_{high} /Hz	4227.65	225.11	3734.56	4796.60
最低频率 F_{low} /Hz	1790.37	192.11	1349.34	2363.73
频率宽度 F_{delta} /Hz	2440.15	290.27	1762.54	3053.78
中心频率 F_{cent} /Hz	3190.14	86.72	3000.28	3426.16
峰频率 F_{peak} /Hz	3210.86	103.73	2962.95	3402.23
起始音节频率 F_{FirNot} /Hz	3640.92	194.60	3148.09	4149.11
鸣唱时间 D /s	1.77	0.28	1.11	2.59
首二音节时间间隔 T_{inter} /s	0.30	0.10	0.11	0.57
平均熵 Entr_{Avg} /bits	3.33	0.36	2.71	3.90
句子平均音节数 N_{sylla}	7	1	5	8
句子平均音素数 N_{note}	9	1	7	10

F_{high} :最高频率 High frequency; F_{low} :最低频率 Low frequency; F_{delta} :频率宽度 Delta frequency; F_{cent} :中心频率 Center frequency; F_{peak} :峰频率 Peak frequency; F_{FirNot} :起始音节频率 Frequency of the first note; D :鸣唱时间 Duration of song; T_{inter} :首二音节时间间隔 Interval of the first and second syllable; Entr_{Avg} :平均熵 Average entropy; N_{sylla} :句子平均音节数 Average number of syllables; N_{note} :句子平均音素数 Average number of notes

2.2 鸣唱型、音节型及共享

灰腹地莺 4 个种群的鸣唱型共 38 种(图 4),其中南段东坡(SE)、西坡(SW)分别为 14 种和 9 种;北段东坡(NE)、西坡(NW)分别为 9 种。在山体两侧,仅 SW 和 SE 共享 1 种鸣唱型($S_i=0.087$),其他无共享($S_i=0$);在山体同侧,仅西坡的 NW 和 SW 间共享 2 种($S_i=0.222$),东坡无共享($S_i=0$)(表 2)。灰腹地莺的音节

型共有 58 种(图 5),其中 SE 和 SW 分别为 28 和 22 种;NE 和 NW 分别为 23 种和 19 种。山脉两侧 SW 和 SE 共享 11 种 ($S_i=0.440$),NW 和 NE 共享 8 种 ($S_i=0.381$);山脉同侧的 SE 和 NE 共享 7 种 ($S_i=0.275$),SW 和 NW 共享 10 种 ($S_i=0.488$) (表 2)。鸣唱型和音节型的共享情况具有显著相关性($r=0.819$, $P<0.05$)。

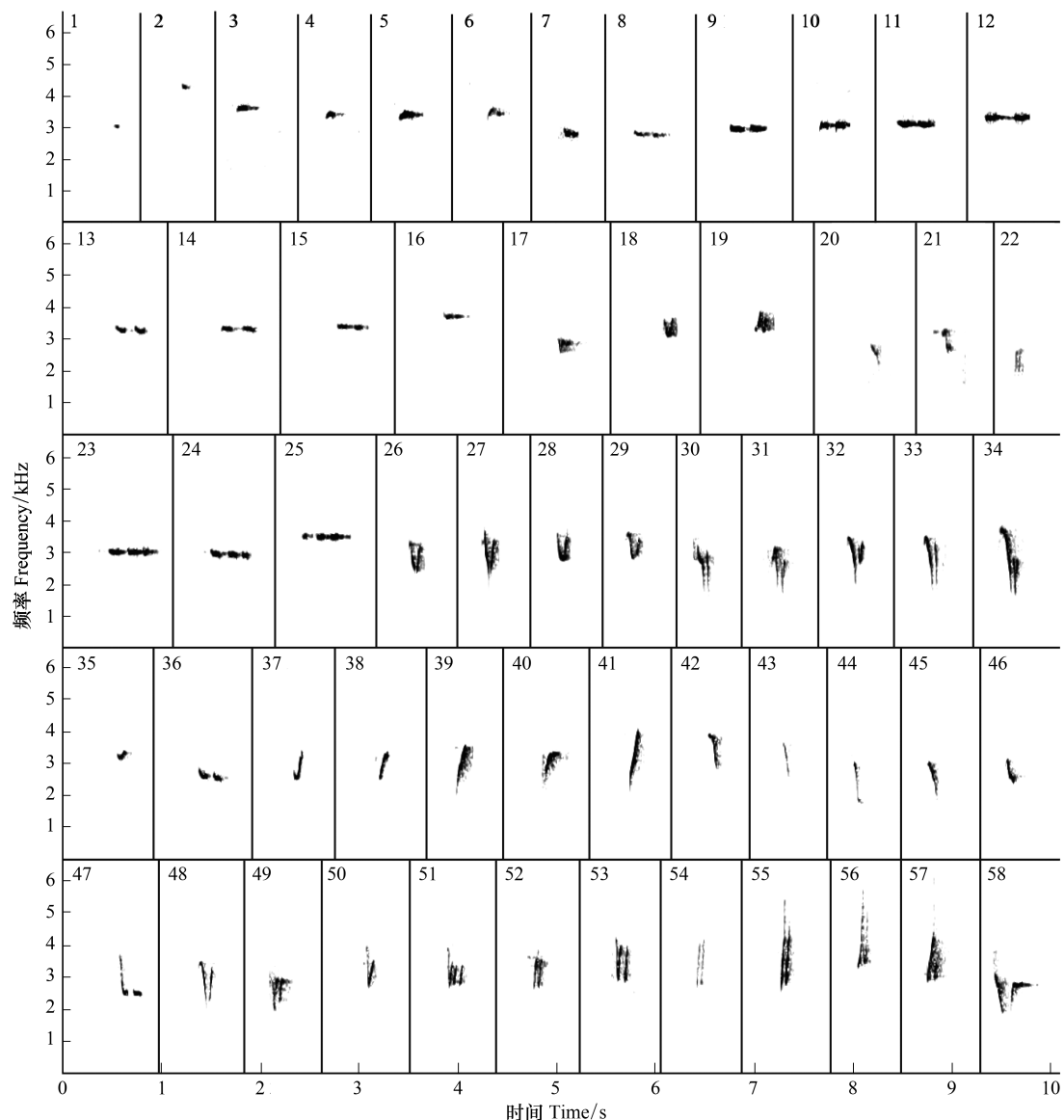


图 4 灰腹地莺的 58 种音节型

Fig.4 The 58 syllable types of male songs of *Tesia cyaniventer*

2.3 不同种群鸣唱的差异

单因素方差分析表明:种群间的鸣唱差异主要体现在 6 个特征上:包括最低频率(F_{low})、频率宽度(F_{delta})、中心频率(F_{cent})、起始音节频率($F_{FirsNot}$)、首二音节的时间间隔(T_{interv})、平均音节数(N_{sylla}),其他鸣声参数上无差异(表 3,图 1C)。两两种群间鸣声特征比较结果显示:在既存在山体隔离且空间距离较远的种群间(NW-SE 和 NE-SW)均有 3 个鸣声特征存在显著差异;而存在山体隔离但空间距离较近的种群间(NW-NE 和 SW-SE)均有 2 个鸣声特征存在显著差异;而不存在山体隔离但空间距离较远的种群间(NW-SW 和 NE-SE)仅有 1 个鸣声特征存在显著差异(表 4,图 1C、1D)。以上结果表明,山体隔离和空间距离均对灰腹地莺的鸣声特征的种间差异有影响,但山体隔离比空间距离对鸣声特征的影响更加显著。

表 2 高黎贡山灰腹地莺 4 个种群鸣唱型与音节型的共享程度

Table 2 Similarity of song characteristics among four populations of <i>Tesia cyaniventer</i> at the Gaoligong Mountains				
共享数 Number of shared types /相似性系数 Similarity coefficient	种群 Population (个体数 Sample size)	SE(22)	SW(12)	NE(11)
鸣唱型 Types of song	SW(12)	1/0.087		
	NE(11)	0	0	
	NW(13)	0	2/0.222	0
音节型 Types of syllable	SW(12)	11/0.440		
	NE(11)	7/0.275	7/0.311	
	NW(13)	7/0.304	10/0.488	8/0.381

SE:南段东坡种群 The population at the east slope in the south section;SW:南段西坡种群 The population at the west slope in the south section;NE:北段东坡种群 The population at the east slope in the north section;NW:北段西坡种群 The population at the west slope in the north section

表 3 不同种群灰腹地莺鸣唱特征及单因素方差分析

Table 3 Song characteristics and One-way ANOVA in different populations of the <i>Tesia cyaniventer</i>						
变量 Variable	SE(<i>n</i> = 22)	SW (<i>n</i> = 12)	NE (<i>n</i> = 11)	NW(<i>n</i> = 13)	<i>F</i> (4,58)	<i>P</i>
最低频率 <i>F</i> _{Low}	1887.6±146.8	1604.9±157.2	1801.3±166.4	1787.8±200.1	7.56	0.000
最高频率 <i>F</i> _{High}	4182.4±204.5	4190.3±146.2	4220.3±277.2537	4344.9±251.9	1.64	0.191
峰频率 <i>F</i> _{Peak}	3194.4±103.5	3210.0±110.7	3268.0±101.8	3191.1±92.6	1.494	0.227
频率宽度 <i>F</i> _{delta}	2295.68±246.64	2585.39±261.41	2418.85±338.12	2568.50±241.30	4.331	0.008
鸣唱时间 <i>D</i>	1.109±0.3	1.9±0.2	1.6±0.2	1.8±0.3	2.634	0.059
中心频率 <i>F</i> _{cent}	3193.6±85.0	3156.0±83.9	3251.5±59.5	3163.9±87.4	3.197	0.031
平均熵 <i>Entr</i> _{Avg}	3.3±0.3	3.4±0.4	3.3±0.5	3.5±0.3	1.193	0.321
起始音节频率 <i>F</i> _{FisNot}	3749.4±181.9	3594.9±194.2	3613.0±184.8	3523.5±139.9	5.045	0.004
首二音节时间间隔 <i>T</i> _{interv}	0.4±0.1	0.3±0.1	0.2±0.0	0.3±0.1	6.688	0.001
句子平均音节数 <i>N</i> _{syll}	6.3±0.7	6.8±0.4	6.7±0.4	7.1±0.8	4.871	0.005
句子平均音素数 <i>N</i> _{note}	8.7±0.7	8.9±0.5	8.4±0.7	8.8±0.8	1.263	0.296

表 4 灰腹地莺 4 个种群间鸣唱特征的两两比较

Table 4 Pairwise comparisons of song characteristic among four populations of the <i>Tesia cyaniventer</i>						
种群 Populations	无山体隔离/距离远 No mountain barrier/long distance		山体隔离/距离近 Mountain barrier/short distance		山体隔离/距离远 Mountain barrier/long distance	
	SE- NE	SW-NW	NW-NE	SW-SE	SW-NE	SE-NW
	β / <i>P</i>	β / <i>P</i>	β / <i>P</i>	β / <i>P</i>	β / <i>P</i>	β / <i>P</i>
最低频率 <i>F</i> _{low}	0.048/0.483	-0.107/0.022	-0.009/0.995	-0.164/<0.001	-0.116/0.016	0.057/0.285
频率宽度 <i>F</i> _{delta}	-0.049/0.633	0.006/0.999	0.065/-0.056	0.120/0.002	0.007/0.432	-0.114/0.025
中心频率 <i>F</i> _{centre}	-0.018/0.236	-0.002/0.995	-0.028/0.050	-0.012/0.578	-0.030/0.035	0.009/0.727
起始音节频率 <i>F</i> _{FirNot}	0.037/0.179	-0.019/0.754	-0.025/0.609	-0.042/0.085	-0.005/0.993	0.062/0.004
首二音节时间间隔 <i>T</i> _{interv}	0.147/<0.001	0.019/0.954	0.089/0.049	-0.04/0.622	0.108/0.027	0.058/0.266
句子平均音节数 <i>N</i> _{syll}	-0.273/0.738	-0.244/0.834	0.441/0.452	0.470/0.280	0.197/0.914	-0.713/0.033
有显著差异的鸣声特征数 Numbers of significantly pairwise comparisons of acoustic characteristics	1	1	2	2	3	3

β :相似性系数, β 的绝对值越高,表示相关性越强

3 讨论

3.1 灰腹地莺的鸣唱特征

本研究从质量性状和数量性状上对灰腹地莺的鸣唱进行了分析,根据鸣唱的组成来看,灰腹地莺的曲目

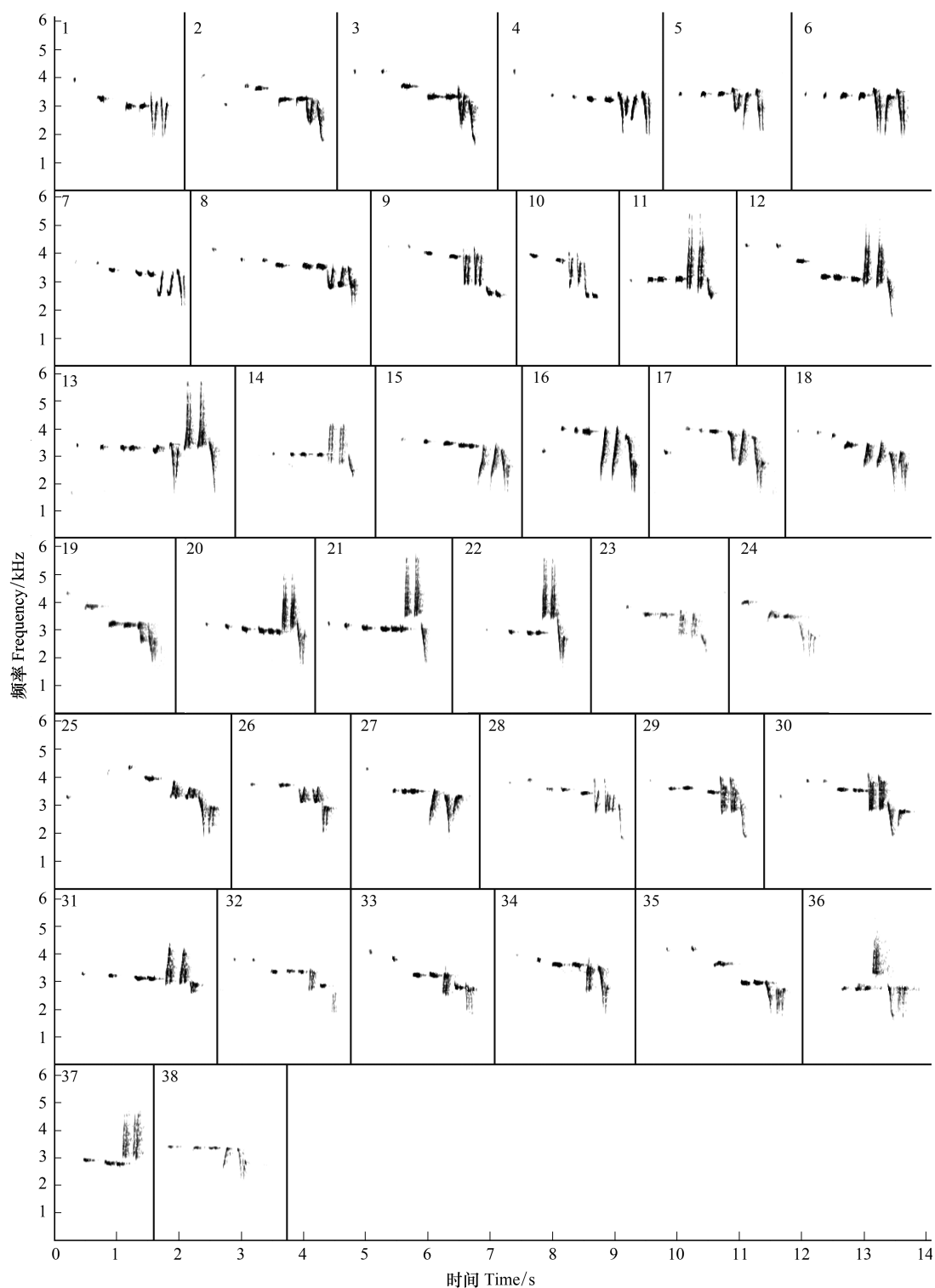


图 5 灰腹地莺的 38 种鸣唱型

Fig.5 The 38 song types of male songs of *Tesia cyaniventer*

中有多个鸣唱型,平均每个个体的鸣唱型为 (4.43 ± 1.2) 种,属于多才多艺型^[30]。灰腹地莺的鸣唱通常是唱一种句子后无规律的转换为下一种,属于“瞬时变化型”(immediate variety, ABCABC…),区别于重复的唱同一种鸣唱型然后再再转为另一鸣唱型的“平稳过渡型”(eventual variety, AAAAABBBBC…) ^[30]。本研究中,灰腹地莺的不同鸣唱句子的时长和节奏较为相似,主要差异源于音节,和红翅黑鹂(*Agelaius phoeniceus*)^[31]的鸣唱句

型结构相似。这被认为是性选择的结果,因为已有研究表明,音节不同但句子时长和节奏类似形成的多曲目是由于雌性偏好选择的结果^[32],句子时长和节奏具有较大差别形成的多曲目则是由于鸣唱的功能分化引起的^[33]。

从数量性状上看,灰腹地莺的鸣唱频率范围在 (1790.37 ± 192.11) — (4227.65 ± 225.11) Hz 之间,与同科其他鸟类相比,其鸣唱低频及高频均明显低于鳞头树莺(*Urosphena squameiceps*)^[34]和强脚树莺^[35],可能与灰腹地莺偏好密闭度高且潮湿的林下环境有关。生活在森林密闭地区的鸟类鸣声频率普遍低于开阔地区的鸟类,因为森林鸟类鸣声的高频部分容易发生反射和衍射,造成能量的衰减和声源位置的模糊,减少接收者得到的信息量^[36],为保证声音的有效传递,灰腹地莺的鸣唱频率偏低有利于适应高黎贡山植被茂密的环境特征。

在野外录音时还发现,灰腹地莺个体有存在仿效其他鸟类鸣唱的情况,效鸣对象为丽色奇鹌(*Heterophasia pulchella*)。效鸣句子中也存在起始音节,但丽色奇鹌的鸣唱并不存在该音节。研究表明,15—20%的雀形目鸟类有效鸣现象^[37]。错误学习是效鸣产生的一个重要原因^[38],因为周边环境中充满其他鸟类的歌曲^[39],如大盘尾(*Dicrurus paradiseus*)^[40]和绿篱莺(*Hippolais icterina*)^[41]的幼鸟就存在这种错误学习的现象。研究区域内丽色奇鹌较多而且鸣声清晰洪亮,我们推测灰腹地莺在声音学习的敏感期误学了丽色奇鹌的鸣声。

3.2 灰腹地莺鸣唱的地理变异

鸣唱质量性状反映的是行为特征,是通过鸣声学习行为传承下来的结果,鸣唱型、音节型等是都通过学习而来^[42]。灰腹地莺 4 个种群间的鸣唱型和音节型的地理变异并未表现出一致性,鸣唱型明显受到山脉阻隔和空间距离的共同作用,种群间共享程度非常低,这与鸣唱在各个种群中的遗传有关^[43]。由于鸣唱具有明显与繁殖相关的功能,性选择的作用以及种群内个体鸣唱漂变的影响^[1],可能导致鸣唱的快速进化。音节型在 4 个种群间的共享程度明显高于鸣唱型,不论同侧或异侧种群都能接近 50% 共享,表明高黎贡山山脉和距离的阻隔作用主要体现在更高层次的鸣声特征变化(鸣唱型),而不是音节型的差异,因为音节的不同以及音节组合的变化均会带来鸣唱型的变化,这在画眉的研究中也有类似结果^[11]。

鸟类鸣唱数量性状反映的信息与质量性状有所差异,数量性状更多地受到环境影响^[5,42]。有研究表明,即使地理因素存在时,鸟类鸣声的数量性状也会保持遗传的相似性^[44],如暗绿柳莺的鸣声变异^[8]。因此,鸟类鸣唱的数量性状比质量性状可能会更多地受到遗传与环境因素的影响。灰腹地莺鸣唱差异主要体现在频率、首二音节时间间隔等 6 个参数上。最低频率(F_{low})、中心频率(F_{cent})等参数在不同种群中体现出不一致性,可能灰腹地莺适应微生境而在时间增量和频率特征上作出的调整,以进行高效的声通讯^[45]。比如鸣唱最低频率(F_{low}),南段西坡(SW)显著低于其他 3 个种群(图 1C),推测是因为高黎贡山片马风雪垭口西坡常年盛行印度洋西南季风^[17],声音在风中传播时容易能量衰减^[46],因此,该地种群以降低低频来保证声音传播效率。而北段高黎贡山西侧有担当力卡山脉阻挡西南季风,因此并未出现低频降低的现象。

本文比较的两种地理因素均可对灰腹地莺的不同种群的鸣声特征产生影响,但山体隔离比空间距离对鸣声特征的影响更为显著(图 1D),这说明受地理隔离的种群可能比连续分布的种群更快出现鸣唱特征的差异^[47]。这个结果与高山鹪鹩(*Thryorchilus browni*)的研究相近^[48],不连续生境中的种群易在鸣声、形态和遗传上产生各自的适应,而连续生境依旧可以连接长距离种群间的沟通,使分布上连续的种群积累变异慢于隔离种群。

综上,灰腹地莺鸣唱特征具有明显的地理变异,山脉同侧的差异小于山脉两侧,说明山体隔离和空间距离均对该物种鸣声产生影响,但山体隔离作用更大。

参考文献(References):

- [1] Kroodsma D E, Miller E H. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. New York: Cornell University Press, 1996.
- [2] Wilkins M R, Seddon N, Safran R J. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. Trends in Ecology & Evolution, 2013, 28(3): 156-166.

- [3] Irwin D E. Song variation in an avian ring species. *Evolution*, 2000, 54(3): 998-1010.
- [4] Ippi S, Vázquez R A, van Dongen W F D, Lazzoni I. Geographical variation in the vocalizations of the suboscine Thorn-tailed rayadito *Aphrastura spinicauda*. *IBIS*, 2011, 153(4): 789-805.
- [5] 夏灿玮, 张雁云. 鸟类鸣声地理变异的形成机制. *四川动物*, 2009, 28(5): 777-780.
- [6] Rivera-Gutierrez H F, Matthysen E, Adriaensen F, Slabbekoorn H. Repertoire sharing and song similarity between Great Tit males decline with distance between forest fragments. *Ethology*, 2010, 116(10): 951-960.
- [7] Shizuka D, Lein M R, Chilton G. Range-wide patterns of geographic variation in songs of Golden-crowned sparrows (*Zonotrichia atricapilla*). *The Auk*, 2016, 133(3): 520-529.
- [8] Irwin D E, Thimban M P, Irwin J H. Call divergence is correlated with geographic and genetic distance in greenish warblers (*Phylloscopus trochiloides*): a strong role for stochasticity in signal evolution? *Journal of Evolutionary Biology*, 2008, 21(2): 435-448.
- [9] Päckert M, Martens J, Eck S, Nazarenko A A, Valchuk O P, Petri B, Veith M. The great tit (*Parus major*)-a misclassified ring species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2005, 86(2): 153-174.
- [10] 柯雯丹, 杨晓菁. 武汉地区大山雀(*Parus major minor*)对 *major* 与 *minor* 亚种组鸣唱回放的差别反应. *动物学杂志*, 2015, 50(1): 41-51.
- [11] Tu H W, Severinghaus L L. Geographic variation of the highly complex hwamei (*Garrulax canorus*) songs. *Zoological Studies*, 2004, 43(3): 629-640.
- [12] Li S H, Li J W, Han L X, Yao C T, Shi H T, Lei F M, Yen C. Species delimitation in the Hwamei *Garrulax canorus*. *IBIS*, 2006, 148(4): 698-706.
- [13] Robin V V, Vishnudas C K, Gupta P, Rheindt F E, Hooper D M, Ramakrishnan U, Reddy S. Two new genera of songbirds represent endemic radiations from the Shola Sky Islands of the Western Ghats, India. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, 17(1): 31.
- [14] Danmek A, Sitasuwan N. Repertoires and geographical variation in song of Oriental magpie robin (*Copsychus saularis*) in Northern Thailand. *Current Science*, 2016, 111(8): 1400-1406.
- [15] Alcaide M, Scordato E S C, Price T D, Irwin D E. Genomic divergence in a ring species complex. *Nature*, 2014, 511(7507): 83-85.
- [16] 杨岚, 杨晓君. 云南鸟类志, 下卷, 雀形目. 昆明: 云南科技出版社, 2004.
- [17] 薛纪如. 高黎贡山自然保护区. 北京: 中国林业出版社, 1995.
- [18] 梁丹, 高歌, 王斌, 王新文, 陈奕欣, 吴新然, 赵超, 蒋德梦, 韩联亮, 罗旭. 云南高黎贡山中段鸟类多样性和垂直分布特征. *四川动物*, 2015, 34(6): 930-940.
- [19] Pan X Y, Liang D, Zeng W, Hu Y M, Liang J C, Wang X W, Robinson S K, Luo X, Liu Y. Climate, human disturbance and geometric constraints drive the elevational richness pattern of birds in a biodiversity hotspot in southwest China. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 18: e00630.
- [20] Ortiz-Ramírez M F, Andersen M J, Zaldívar-Riverón A, Ornelas J F, Navarro-Sigüenza A G. Geographic isolation drives divergence of uncorrelated genetic and song variation in the Ruddy-capped nightingale-thrush (*Catharus frantzii*; Aves: Turdidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2016, 94: 74-86.
- [21] 肖华, 周智鑫, 王宁, 张雁云. 黄腹山雀的鸣唱特征分析. *动物学研究*, 2008, 29(3): 277-284.
- [22] Catchpole C K. Temporal and Sequential Organisation of Song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*). *Behaviour*, 1976, 59(3/4): 226-246.
- [23] Matessi G, Pilastro A, Marin G. Variation in quantitative properties of song among European populations of Reed bunting (*Emberiza schoeniclus*) with respect to bill morphology. *Canadian Journal of Zoology*, 2000, 78(3): 428-437.
- [24] Baker M C, Howard T M, Sweet P W. Microgeographic variation and sharing of the gargle vocalization and its component syllables in Black-Capped Chickadee (Aves, Paridae, *Poecile atricapillus*) populations. *Ethology*, 2000, 106(9): 819-838.
- [25] Tracy T T, Baker M C. Geographic variation in syllables of House finch songs. *The Auk*, 1999, 116(3): 666-676.
- [26] 雷富民, 王爱真, 王钢, 尹祚华. 青藏高原白腰雪雀鸣声结构的复杂性. *动物学报*, 2004, 50(3): 348-356.
- [27] Hsieh T C, Ma K H, Chao A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(12): 1451-1456.
- [28] Magurran A E, McGill B J. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011.
- [29] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL, 2019.
- [30] Hartshorne C. The monotony-threshold in singing birds. *The Auk*, 1956, 73(2): 176-192.
- [31] Yasukawa K, Blank J L, Patterson C B. Song repertoires and sexual selection in the Red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1980, 7(3): 233-238.
- [32] Forstmeier W, Balsby T J S. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement. *Behaviour*, 2002, 139

(1): 89-111.

- [33] Brunner P, Pasinelli G. Variation in singing style use in the Reed bunting *Emberiza schoeniclus*: influencing factors and possible functions. *Journal of Avian Biology*, 2010, 41(4): 388-397.
- [34] Xia C W, Huang R, Wei C C, Nie P W, Zhang Y Y. Individual identification on the basis of the songs of the Asian Stubtail (*Urosphena squameiceps*). *Chinese Birds*, 2011, 2(3): 132-139.
- [35] Xia C W, Xiao H, Zhang Y Y. Individual variation in brownish-flanked bush warbler songs. *The Condor*, 2010, 112(3): 591-595.
- [36] Kelly L A, Healy S. Vocal mimicry. *Current Biology*, 2011, 21(1): R9-R10.
- [37] Morton E S, Howlett J, Kopysh N C, Chiverl. Song ranging by incubating male Blue-headed vireos: the importance of song representation in repertoires and implications for song delivery patterns and local/foreign dialect discrimination. *Journal of Field Ornithology*, 2006, 77(3): 291-301.
- [38] Kelley L A, Coe R L, Madden J R, Healy S D. Vocal mimicry in songbirds. *Animal Behaviour*, 2008, 76(3): 521-528.
- [39] Ferguson J W H, van Zyl A, Delpont K. Vocal mimicry in African *Cossypha* robin chats. *Journal für Ornithologie*, 2002, 143(3): 319-330.
- [40] Goodale E, Kotagama S W. Context-dependent vocal mimicry in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 273(1588): 875-880.
- [41] Riegert J, Jůzlová Z. Vocal mimicry in the song of Icterine warblers (*Hippolais icterina*): possible functions and sources of variability. *Ethology Ecology & Evolution*, 2018, 30(5): 430-446.
- [42] McCracken K G, Sheldon F H. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(8): 3833-3836.
- [43] Jenkins P F. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour*, 1978, 26: 50-78.
- [44] King J R. Variation in the song of the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1972, 30(4): 344-373.
- [45] Brumm H, Lachlan R F, Riebel K, Slater P J B. On the function of song type repertoires: testing the 'antiexhaustion hypothesis' in chaffinches. *Animal Behaviour*, 2009, 77(1): 37-42.
- [46] Snell-Rood E C. The effect of climate on acoustic signals: does atmospheric sound absorption matter for bird song and bat echolocation? *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2012, 131(2): 1650-1658.
- [47] Grant B R, Grant P R. Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution*, 1996, 50(6): 2471-2487.
- [48] Camacho-Alpizar A, Fuchs E J, Barrantes G. Effect of barriers and distance on song, genetic, and morphological divergence in the highland endemic Timberline Wren (*Thryorchilus browni*, Troglodytidae). *PLoS One*, 2018, 13(12): e0209508.