

古北界啄木鸟属三种啄木鸟基于鸣声的生物地理变异

雷影^{1*}, 于美辰¹, 司雨蕙¹, 荆媛¹, 戎可^{1,2#}

¹东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 黑龙江 哈尔滨

²国家林业局野生动物保护学重点开放实验室, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2022年1月4日; 录用日期: 2022年2月4日; 发布日期: 2022年2月11日

摘要

为了探究古北界啄木鸟属(*Dendrocopos*)鸣声的地理变异, 我们通过xeno-canto.org网站收集了广泛分布于古北界的啄木鸟属3种啄木鸟和黑啄木鸟(*Dryocopus martius*)的鸣声数据。利用音频处理软件Audacity与声谱分析软件Wavesurfer对收集到的1353条啄木鸟鸣声数据进行鸣声参数数据的提取。其中大斑啄木鸟(*D. major*)鸣声数据664条, 白背啄木鸟(*D. leucotos*)鸣声数据178条, 叙利亚啄木鸟(*D. syriacus*)鸣声数据208条和黑啄木鸟鸣声数据303条。利用Kruskal-Wallis检验, 对不同地区啄木鸟属3种啄木鸟的鸣声地理差异进行分析, 结果显示: 古北界大斑啄木鸟、白背啄木鸟、叙利亚啄木鸟的鸣声特征均存在显著的地理差异。分布于亚洲地区的大斑啄木鸟、白背啄木鸟、叙利亚啄木鸟的鸣声音节持续时间最长, 最高频率最高。北欧地区白背啄木鸟、叙利亚啄木鸟的鸣声间隔时间最短, 即鸣声较其他地区急促。采用系统聚类分析方法, 比较古北界啄木鸟属不同地区鸣声的相似性, 结果显示: 亚洲地区的3种啄木鸟鸣声特征与欧洲地区的鸣声特征均存在着地理差异。西欧地区的和北欧地区的大斑啄木鸟鸣声特征最相近, 与亚洲地区和中欧地区的鸣声差异最大。亚洲地区和中欧地区的叙利亚啄木鸟鸣声特征相似, 与东欧和南欧地区的鸣声存在着明显地理差异。另选取黑啄木鸟鸣声作为外群, 与啄木鸟属鸣声特征比较, 结果显示: 与黑啄木鸟鸣声特征相比, 啄木鸟属内具有强烈的鸣声相似性。在啄木鸟属中, 大斑啄木鸟和叙利亚啄木鸟鸣声特征相似, 与白背啄木鸟聚成两类。通过对啄木鸟鸣声地理变异一般规律的研究, 并与形态学、分子生物学等综合分析, 将更有利于对啄木鸟的生物地理变异进行探究与应用。

关键词

啄木鸟属, 鸣声, 地理变异, 大斑啄木鸟, 白背啄木鸟, 叙利亚啄木鸟

Biogeographical Variation of Three Species of the *Dendrocopos* in the Palaearctic Based on Vocalization

*第一作者。

#通讯作者。

Ying Lei^{1*}, Meichen Yu¹, Yuhui Si¹, Yuan Jing¹, Ke Rong^{1,2#}

¹College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University, Harbin Heilongjiang

²Key Laboratory of Conservation Biology, State Forestry Administration, Harbin Heilongjiang

Received: Jan. 4th, 2022; accepted: Feb. 4th, 2022; published: Feb. 11th, 2022

Abstract

This systematic survey aimed to explore the geographic variation among the vocalizations of multiple species of woodpeckers that are widely distributed throughout the palearctic. We collected the audio data from three species of woodpeckers of the genus *Dendrocopos* and the black woodpecker (*Dryocopus martius*) through xeno-canto.org. We extracted the song parameters of 1353 woodpecker song data sets using the audio processing software Audacity and the sound spectrum analysis software Wavesurfer. These included 664 song data sets about the great spotted woodpecker (*D. major*), 178 song data sets about the white-backed woodpecker (*D. leucotos*), 208 song data sets about the Syrian woodpecker (*D. syriacus*), and 303 song data sets about the outgroup species, the black woodpecker (*D. martius*). We used the Kruskal-Wallis test to analyze the geographical differences in woodpecker vocalization characteristics. The results showed that there were significant geographical differences among the acoustic characteristics of the great spotted woodpecker, the white-backed woodpecker, and the Syrian woodpecker in the palearctic. The duration of song syllables characterizing the species distributed in Asia, the large spotted woodpecker, the white-backed woodpecker, and the syrian woodpecker, was longer than that of species in other regions, and the highest frequency found in Asian species was higher than that found in species in other regions. In northern Europe, the white-backed woodpecker and the Syrian woodpecker had the shortest syllable interval length, which means their vocalizations were more rapid than those of woodpeckers in the other regions. Furthermore, we compared and analyzed geographic differences in palearctic *Dendrocopos* vocalizations using a hierarchical clustering method. The results showed that the vocalization characteristics of the three woodpecker species in Asia were significantly different from those of European species. The vocalizations of the western and northern European great woodpeckers were distributed similarly. We found a clear difference when comparing these vocalizations to those of the Asian and Central European great woodpeckers. The Syrian woodpecker's vocalization characteristics can be divided into two groups based on their similarity, the eastern European and southern European group and the Asian and Central European group. In addition, we selected the vocalization of the black woodpecker as the out-group and compared it with the vocalizations of the *Dendrocopos* species using hierarchical cluster analysis. The results showed that the three species of *Dendrocopos* woodpeckers are grouped together and clearly distinguishable from the black woodpecker. This indicates that compared with vocalization characteristics of the black woodpecker, the vocalization characteristics of the *Dendrocopos* species have strong similarity. At the same time, we found two clusters among the *Dendrocopos* species, which included one group combining the similar song characteristics of the great spotted woodpecker and the Syrian woodpecker and another group with only the white-backed woodpecker. Through the study of the general rule of geographical variation of woodpecker vocalization, and the comprehensive analysis of morphology and molecular biology, it will be more beneficial to the exploration and application of woodpecker's biogeographic variation.

Keywords

Dendrocopos, Vocalization, Geographic Variation, Great Spotted Woodpecker (*D. major*), White Backed Woodpecker (*D. leucotos*), Syrian Woodpecker (*D. syriacus*)

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

鸣声(vocalization)由鸟类特有的发声器官鸣管(syrinx)发出[1]，是鸟类重要的通讯手段，包含丰富的生物学信息，在求偶、保卫领域以及个体间交流中发挥着重要的作用[2][3]。Lwing Koch于1889年即开始对鸟类鸣声进行录制[1]，随后鸟声受到了广泛的重视与研究[4]。鸣声作为一类生物学特征，可以作为系统分类学的依据，探索物种的地理变异[5]、起源与进化历程[6][7][8]。由于探索鸣声的地理变异，需要较大地理尺度的数据来源，因此大多数鸣声地理变异的研究都是针对雀形目鸟类开展，而针对其他鸟类的研究相对缺乏[9][10][11][12]。

啄木鸟(Picidae)分布于除大洋洲和南极洲以外的各个大陆[13][14]，是重要的森林健康指示物种和森林生态系统的伞护物种[15][16]，也是森林中鸟类多样性的重要指标[17][18]。啄木鸟属(*Dendrocopos*)中大斑啄木鸟(*D. major*)，白背啄木鸟(*D. leucotos*)和叙利亚啄木鸟(*D. syriacus*)3种鸟类广泛分布于古北界(Palaearctic)[19]，种群数量大，栖息地生境类型多样，为鸣声地理变异的研究提供充分的数据来源。

随着科学技术的进步和科学的研究的需要，广大研究者和鸟类爱好者记录了大量的鸣声数据并分类汇总成数据库，形成了鸟类鸣声大数据，为开展大地理尺度鸟声的比较研究奠定了基础[20]。本文利用鸟类鸣声数据库，分析3种啄木鸟的鸣声差异，有助于探索鸟类鸣声地理变异的一般规律。

2. 材料与方法

2.1. 数据来源

我们通过xeno-canto.org网站鸣声数据库下载啄木鸟鸣声音频文件。xeno-canto由Bob和Willem-Pier于2005年主办，致力于分享世界各地鸟类各种鸣声数据，鸣声音频文件由研究学者或鸟类爱好者上传，鸣声数据按鸣声类型、录制地点、录制时间、录制者、海拔高度等进行了系统的整理[21]。其中啄木鸟属3种啄木鸟的鸣声音频文件从1972年积累至今，鸣声数据充足，来源于古北界各个地区。

啄木鸟属的分类系统依据世界自然保护联盟濒危物种红色名录IUCN Red List[19]。为了比较属内的鸣声地理差异，同时收集黑啄木鸟属(*Dryocopus*)黑啄木鸟(*D. martius*)的鸣声数据作为系统聚类分析的外群。

下载鸣声文件类型为鸣叫(call)，音频文件类型为MP3格式。根据鸣声数据的数量和来源，结合研究目标，将鸣声文件按亚洲、东欧、西欧、北欧、南欧、中欧六个自然地理区域分类，其中亚洲地区鸣声文件主要包括中国、日本、伊朗、土耳其、哈萨克斯坦、巴基斯坦六个国家。亚洲与欧洲的地理分界线为乌拉尔山脉(Ural Mountains)、大高加索山脉(Caucasus Mountains)、乌拉尔河(Ural River)、博斯普鲁斯海峡(Bosphorus Strait)、达达尼尔海峡(Dardanelles Strait)[22]。中欧地区和南欧地区的地理分隔为阿尔卑斯山脉(Alps)，西欧和北欧的地理分隔为大西洋(Atlantic Ocean)、挪威海(Bosporus strait)和巴伦支海(Barents Sea)，气候均为温带阔叶林气候。东欧与南欧距离相对最近，其中相隔波德平原(Central European Plains)、黑海(Black Sea)、亚里德亚海(Adriatic Sea)、喀尔巴阡山脉(Carpathian Mountains)[22]。

2.2. 鸣声数据特征提取

2.2.1. 鸣声音频处理

使用Audacity软件将啄木鸟的原始MP3音频文件中的空白录音或与鸣声内容不相关的片段剪切删

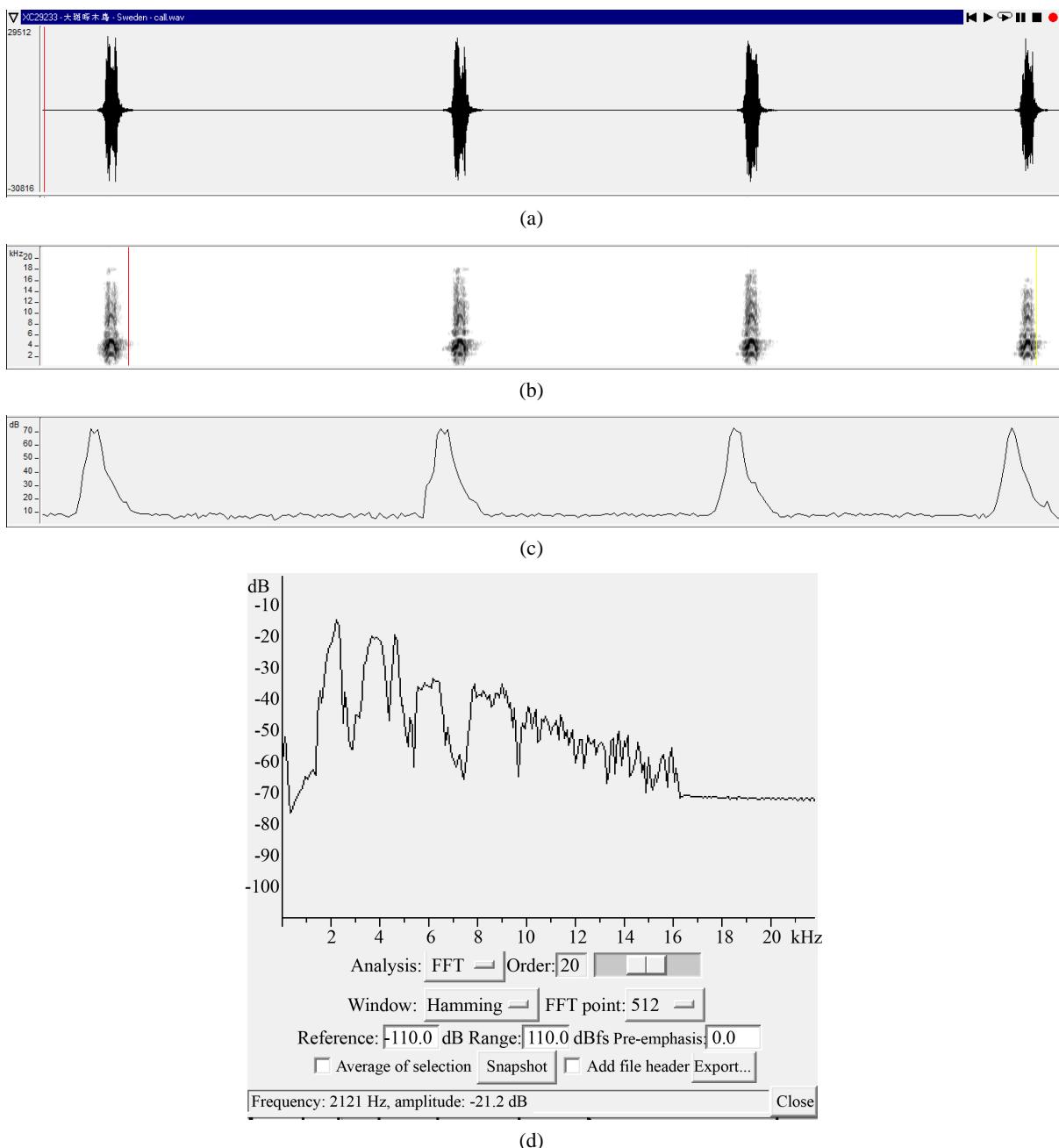
除，并进行降噪处理[23]。

2.2.2. 鸣声参数提取

使用声谱分析软件 Wavesurfer 提取以下 6 种声学参数[24] (图 1):

音节时长 Syllable length (单位: s), 一个音节持续的时长;

音节间隔时长 Syllable interval length (单位: s), 两个相邻音节之间持续的空白时长;



注: (a): 原始波形; (b): 语图; (c): 声强图; (d): 功率频谱图。

Figure 1. Example of vocalization map parameters of the great spotted woodpecker

图 1. 大斑啄木鸟鸣声语图参数图例

最低频率 Lowest frequency (单位: Hz), 功率频谱图中幅值突然开始下降处对应的频率;

主频率 Principal frequency (单位: Hz), 功率频谱图中幅值最大的峰频率;

最高频率 Highest frequency (单位: Hz), 功率频谱图中幅值突然开始上升处对应的频率;

频率范围 Frequency range (单位: Hz), 最高频率与最低频率之差。

每组鸣声数据分别独立提取三次, 取平均值, 以控制操作误差。

2.3. 鸣声数据分析

2.3.1. 啄木鸟属鸣声特征差异分析

由于所有鸣声数据均不服从正态分布, 采用非参数检验 Kruskal-Wallis 检验方法, 对不同地区啄木鸟鸣声的音节时长、音节间隔时长、主频率、最高频率、最低频率以及频率范围共 6 个声学参数数据进行统计检验, 分析古北界啄木鸟属 3 种啄木鸟的鸣声地理差异。

2.3.2. 啄木鸟属鸣声相似性分析

以 6 个声学参数为变量矩阵, 计算不同地区鸣声间的欧几里得距离(Euclidean distance), 进行系统聚类(hierarchical cluster method), 分析啄木鸟属 3 种啄木鸟鸣声地理差异的相似性。为了分析啄木鸟属内鸣声是否具有相似性, 另外选择黑啄木鸟鸣声作为外群, 合并 4 种啄木鸟鸣声数据进行系统聚类分析。

全部数据分析在 R4.0.5 环境下完成[25]。聚类分析使用 dist 函数和 hclust 函数。统计检验显著性水平为 $\alpha = 0.05$ 。

3. 结果

共收集得到啄木鸟属 3 种啄木鸟鸣声数据 1050 条, 黑啄木鸟鸣声数据 303 条(表 1), 从每个地区采取随机抽样的方法, 选取 20 条鸣声样本进行后续分析。

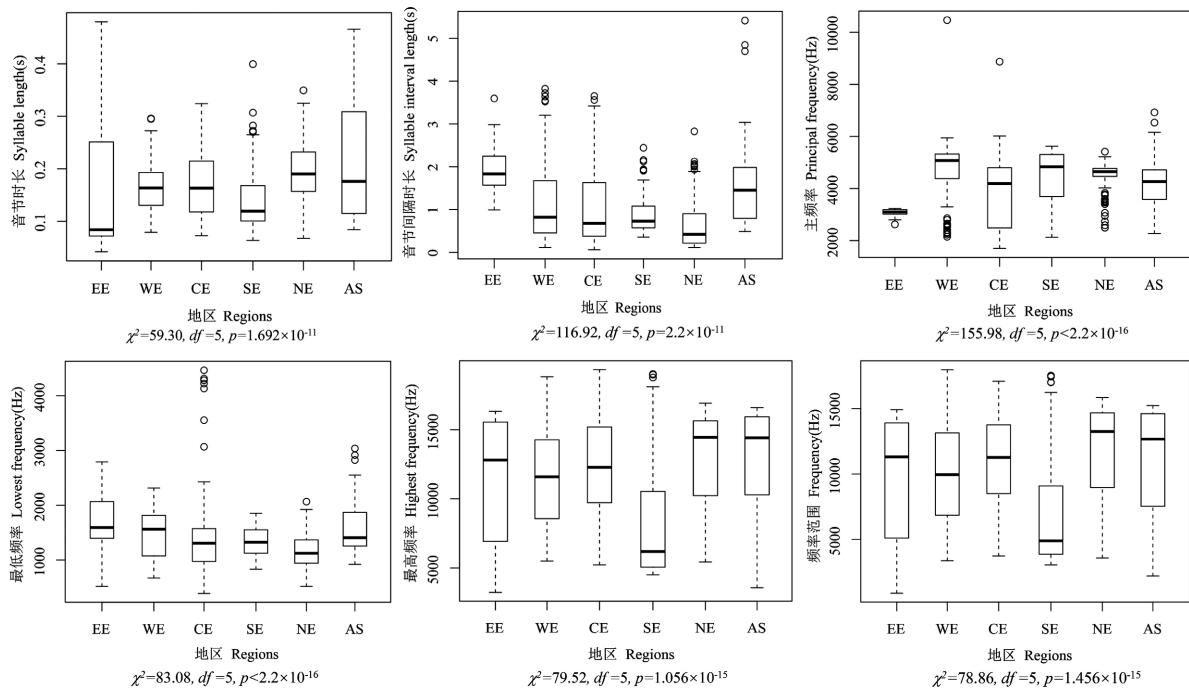
Table 1. Effective song data about woodpeckers in different regions of palaearctic boundary
表 1. 古北界不同地区啄木鸟的有效鸣声数据

鸟种 Bird species	东欧 EE	西欧 WE	中欧 CE	南欧 SE	北欧 NE	亚洲 AS	合计 Sum
大斑啄木鸟 Great Spotted Woodpecker	99	164	153	85	119	44	664
白背啄木鸟 White-backed Woodpecker	48	NR	29	NR	22	79	178
叙利亚啄木鸟 Syrian Woodpecker	20	NR	118	36	NR	34	208
黑啄木鸟 Black Woodpecker	43	74	85	26	55	20	303

注: EE: Eastern Europe; WE: Western Europe; CE: Central Europe; SE: Southern Europe; NE: Northern Europe; AS: Asia;
NR: 无该地区的鸣声音频数据。

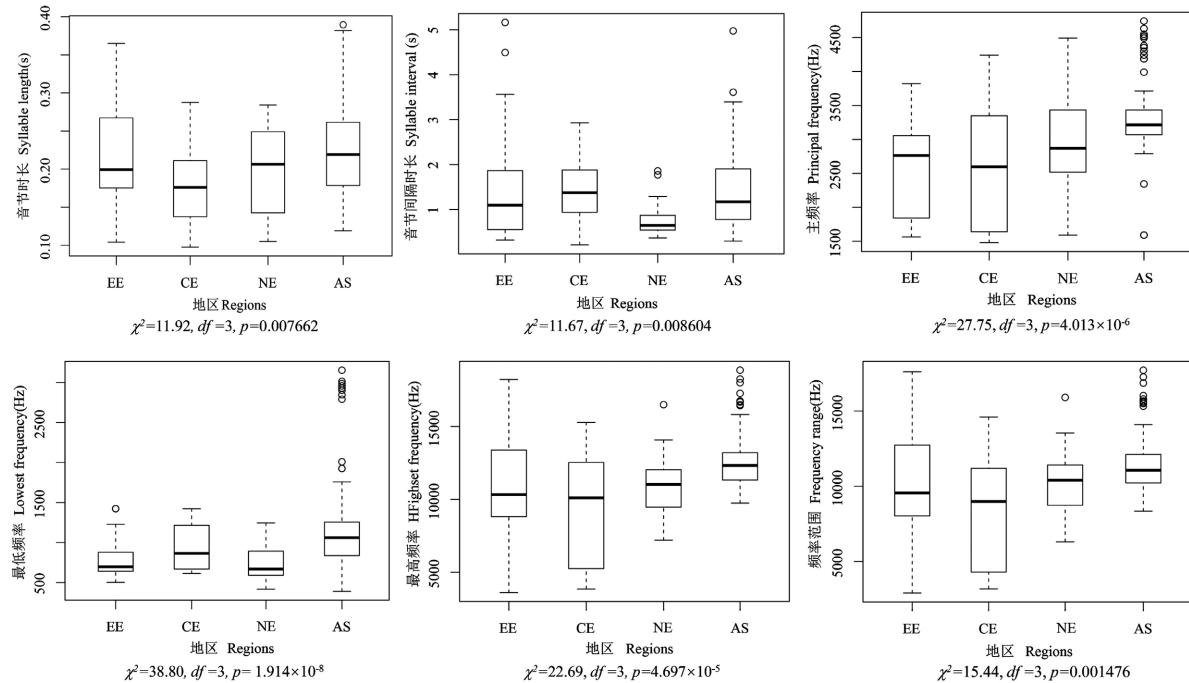
3.1. 古北界啄木鸟属鸣声特征比较

Kruskal-Wallis 检验结果显示: 古北界大斑啄木鸟、白背啄木鸟、叙利亚啄木鸟的鸣声特征均存在着显著地理差异(图 2~图 4)。亚洲地区大斑啄木鸟鸣声相比于其他地区持续时间最长, 鸣声间隔时间最长, 即鸣声最为缓慢, 且最高频率在古北界 6 个地区中最高(图 2)。北欧地区大斑啄木鸟间隔时间最短, 即鸣声最为急促, 最低频率相比于其他地区最小(图 2)。南欧地区频率范围明显窄于其他地区(图 2)。西欧地区大斑啄木鸟的主频率存在较多异常值, 且主频率相较于其他地区主频率高, 振幅高, 即鸣声相比于其他地区较洪亮(图 2)。



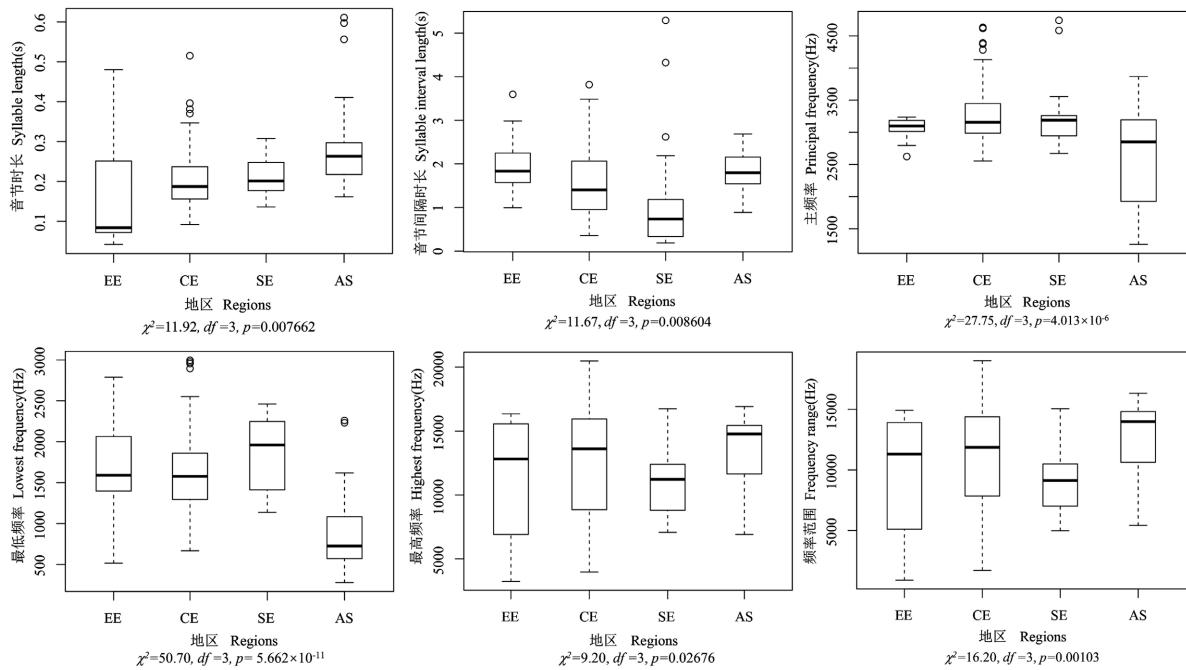
注: EE: 东欧 Eastern Europe; WE: 西欧 Western Europe; CE: 中欧 Central Europe; SE: 南欧 Southern Europe; NE: 北欧 Northern Europe; AS: 亚洲 Asia。统计检验使用 Kruskal-Wallis 方法。

Figure 2. Comparison of vocalization parameters of the great spotted woodpeckers in different Palearctic regions
图 2. 古北界不同地区大斑啄木鸟的鸣声参数比较



注: EE: 东欧 Eastern Europe; CE: 中欧 Central Europe; NE: 北欧 Northern Europe; AS: 亚洲 Asia。统计检验使用 Kruskal-Wallis 检验方法。

Figure 3. Comparison of vocalization parameters of the white-baked woodpeckers in different palearctic regions
图 3. 古北界不同地区白背啄木鸟的鸣声参数比较



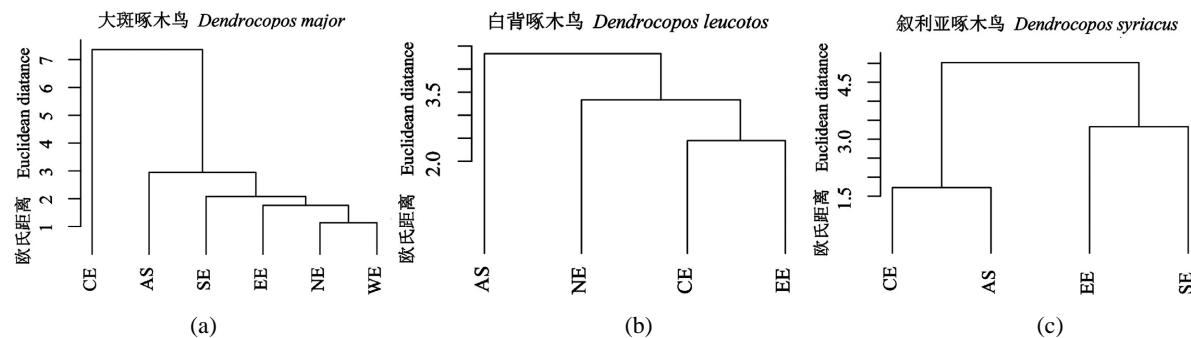
注：EE：东欧 Eastern Europe；CE：中欧 Central Europe；NE：北欧 Northern Europe AS：亚洲 Asia。统计检验使用 Kruskal-Wallis 检验方法。

Figure 4. Comparison of vocalization parameters of the Syrian woodpecker in different palaearctic regions
图 4. 古北界不同地区叙利亚啄木鸟的鸣声参数比较

白背啄木鸟、叙利亚啄木鸟与大斑啄木鸟鸣声地理差异特征相似。亚洲地区白背啄木鸟(图 3)、叙利亚啄木鸟(图 4)鸣声音节时长持续时间最长，最高频率相比于其他地区高。北欧地区白背啄木鸟、叙利亚啄木鸟鸣声间隔时间最短，即鸣声较其他地区急促，北欧地区白背啄木鸟最低频率最小。南欧地区叙利亚啄木鸟频率范围明显窄于其他地区。

3.2. 啄木鸟属鸣声地理差异及其相似性

为了比较古北界啄木鸟属不同地区鸣声的相似性，我们分别对古北界不同地区啄木鸟属 3 种啄木鸟的 6 种声学参数进行综合系统聚类分析。结果显示：按照啄木鸟鸣声特征的地理差异分别将大斑啄木鸟

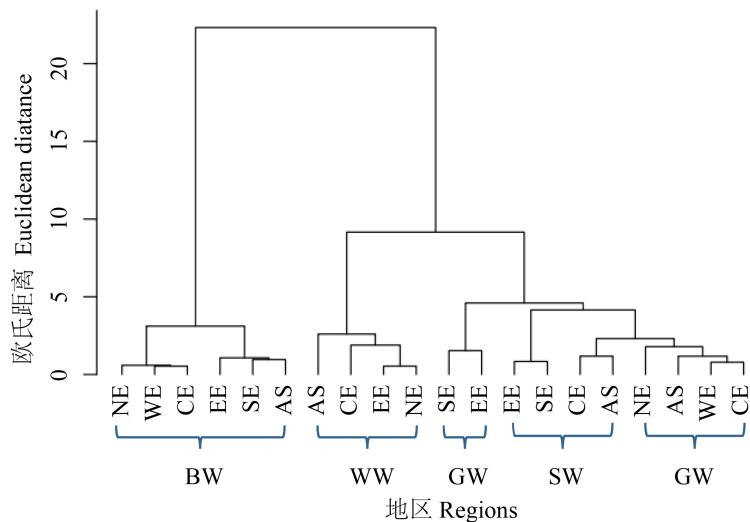


注：EE：东欧 Eastern Europe；NE：北欧 Northern Europe；WE：西欧 Western Europe；AS：亚洲 Asia；CE：中欧 Central Europe；SE：南欧 Southern Europe。

Figure 5. Similarity of vocalization of three species of woodpeckers in different regions
图 5. 啄木鸟属三种啄木鸟在不同地区鸣声的相似性

聚为 5 类(图 5(a)), 白背啄木鸟聚为 3 类(图 5(b)), 叙利亚啄木鸟聚为 2 类(图 5(c))。并发现西欧地区和北欧地区的大斑啄木鸟鸣声特征最相似, 与亚洲地区和中欧地区的鸣声差异最大。亚洲地区和中欧地区的叙利亚啄木鸟鸣声特征相似, 与东欧和南欧地区的鸣声存在着明显地理差异, 3 种啄木鸟均是鸣声特征相似的欧洲地区先聚类, 后再与亚洲地区聚类(图 5)。

引入黑啄木鸟鸣声作为外群, 与啄木鸟属鸣声进行系统聚类分析, 结果显示: 啄木鸟属 3 种啄木鸟聚为一类, 与黑啄木鸟明显区分, 说明啄木鸟属内鸣声具有强烈的相似性。且在啄木鸟属一支中, 大斑啄木鸟和叙利亚啄木鸟鸣声特征相似, 与白背啄木鸟聚成两类。这两个属中, 啄木鸟鸣声地理差异有相同特征, 黑啄木鸟的东欧地区和南欧地区鸣声特征相近, 大斑啄木鸟和叙利亚啄木鸟的东欧地区和南欧地区鸣声特征也相近(图 6)。



注: BW: 黑啄木鸟(*Dryocopus martius*); GW: 大斑啄木鸟(*Dendrocopos major*);
WW: 白背啄木鸟(*Dendrocopos leucotos*); SW: 叙利亚啄木鸟(*Dendrocopos syriacus*); EE: 东欧 Eastern Europe; WE: 西欧 Western Europe; CE: 中欧 Central Europe; NE: 北欧 Northern Europe; AS: 亚洲 Asia; SE: 南欧 Southern Europe。

Figure 6. Biogeographic pedigree of three species of palaeartic woodpecker genus based on vocalization

图 6. 基于鸣声的古北界啄木鸟属三种啄木鸟的生物地理谱系

4. 讨论

4.1. 鸣声数据库的利用

原始收集鸣声的方法需要研究者去采样地对每一个鸟声进行录制并筛选, 这样的方法采样范围小, 效率低, 需要大量的人力和经费支持[26]。而进入大数据时代后, 我们通过鸣声数据库收集世界各地的鸣声数据, 探索大地理尺度上鸣声的生物地理变异, 可以最大程度上节约数据收集的经费支出和时间精力, 并获得可靠且充分的数据。本研究我们通过 xeno-canto.org 鸣声网站收集到古北界啄木鸟鸣声数据共 1353 条(表 1), 并将获得的数据根据鸣声数据的数量和研究目标分为 6 个研究区域。虽然亚洲为古北界面积最大的一个洲, 但由于鸟类分布和地形地势等原因使鸟类研究者和鸟类爱好者较少, 导致我们在 xeno-canto.org 网站所收集的啄木鸟鸣声数据较少, 因此将亚洲统归为一个研究区域。欧洲地区鸣声数据相对较多, 并分布于各个国家, 因此将欧洲划分为东欧、西欧、北欧、南欧、中欧 5 个自然地理区域。

随着科学的研究需要与发展，鸟类研究者和鸟类爱好者可以通过加大对亚洲各部分鸟声录制以增加其数据量，为后续研究提供更为充分的数据支撑。

4.2. 啄木鸟属鸣声变异

鸟类鸣声会随着地理分布的不同而发生变异[27] [28]。Lovell 和 Lein (2013)对桤木纹霸鹟鸣声地理变化的研究中采用单因素分析和多因素分析方法，结果显示桤木纹霸鹟鸣声在不同的地区存在着显著差异[29]。我们的研究显示出与其相似的结果，啄木鸟属 3 种啄木鸟均存在显著的鸣声地理差异(图 2~图 4)。3 种啄木鸟的鸣声地理差异有相似之处，如亚洲地区的 3 种啄木鸟鸣声音节时长持续时间均最长，在北欧地区的鸣声间隔时间均最短(图 2~图 4)。但其也存在着相异之处，如亚洲地区白背啄木鸟的鸣声最低频率最高，而叙利亚啄木鸟的鸣声最低频率最低(图 2~图 4)；在中欧地区和东欧地区的白背啄木鸟鸣声特征相似，而大斑啄木鸟和叙利亚啄木鸟在这两地区的鸣声特征并不相似(图 5)。这个结果看似矛盾实则不然。出现这样结果的可能原因是，尽管 3 种啄木鸟均为啄木鸟属，但啄木鸟不同种间存在遗传结构的差异，使与鸣声相关的结构或器官及其生理机制具有差异，导致鸣声存有差异。在鸟声研究的早期有相关研究证明，鸟类鸣声结构既有其稳定遗传的部分，又存在变异的特征[3] [28]。如李金林(2008)对云南柳莺鸣声特点和地理差异的研究发现，在 7 个研究地区中，云南柳莺的最高频率、最低频率和持续时间没有显著差异；而音节的间隔时间和音素数存在着显著差异[11]。

因为很少有在较大的地理尺度上研究鸟类鸣声的多样性，所以这种鸣声特征的变异和稳定性之间的平衡是一个有趣的进化谜题。而在这种尺度上，鸣声可能是一个非常重要的信息识别信号[20]。在鸟类进化过程中，由于自然选择、栖息环境和社会适应等影响，鸟类在形态特征、种群的遗传结构等方面会发生相应的变化，而鸣声结构的变异往往与形态特征变化方向相一致，阻碍种群间的信息传递与基因交流，长时间的地理隔离与生殖隔离可能会导致物种分化，并对物种形成产生一定影响[30]。影响鸣声变异的因素有多种，需要我们继续对鸣声地理变异进行研究与探讨。

4.3. 啄木鸟鸣声变异的影响因素

鸟类地理分布格局的形成与维持是其经历长期演化与生境适应的结果[31]。鸟类为了在自然选择的压力下获得最大的生存适合度，其在遗传结构、行为方式与生理特征等各个方面进行不断的进化以适应所处的环境，从而在长期的演化过程中形成较好的适应策略和遗传结构[32]。鸣声变异也是鸟类对其目前地理环境分布的适应。我们对啄木鸟属 3 种啄木鸟的鸣声地理差异及其相似性分析，几个欧洲地区的大斑啄木鸟和白背啄木鸟鸣声特征均较为相似，与亚洲地区的啄木鸟鸣声特征明显不同(图 5)。产生这种结果的原因可能是亚欧交界地区多山脉，多海峡，如乌拉尔山、大高加索山、博斯普鲁斯海峡、达达尼尔海峡等，从而导致啄木鸟因地理隔离引发鸣声地理变异。乌拉尔山介于东欧平原和西西伯利亚平原之间平均海拔 500 m~1200 m [22]。大高加索山脉位于黑海、亚速海和里海之间。地形以高山、高原为主。一般海拔在 4 km 以下，山体宽度约为 200 km [22]。博斯普鲁斯海峡全场 30.4 km，最宽处为 3.6 km。达达尼尔海峡长约 61 km，最宽处为 6.4 km，与马尔马拉海和博斯普鲁斯海峡一起组成黑海海峡[22]。山脉的隆起和海峡的阻隔导致啄木鸟栖息地片段化，从而形成基因流屏障，对物种的种群历史和遗传分化有重要的影响[33]。大高加索山脉的高海拔和黑海海峡可能是导致啄木鸟属亚欧两洲鸣声地理变异的根本性原因。

西欧地区和北欧地区的大斑啄木鸟鸣声特征最为相似，可能因为两地区均是温带阔叶林气候，具有相似的气候环境，大斑啄木鸟为适应所生存的气候环境，鸣声结构发生了相似的适应性变化，使两地区的鸣声特征也具有相似性。南欧地区和东欧地区的大斑啄木鸟鸣声特征相似，叙利亚啄木鸟和黑啄木鸟

也存在同样的鸣声地理差异相似性(图 6)。可能的原因是东欧与南欧两地由波德平原、黑海、亚里德亚海、喀尔巴阡山脉相隔，在长期的地理隔离情况下，演化过程中两地区均保留了保守性较强的鸣声要素，作为该种啄木鸟的基础鸣声，并把这种鸣声结构稳定的遗传下来。该结果与 2013 年 Lovell 和 Lein (2013) 对桤木纹霸鹟鸣声地理变化的研究结果类似，这些区域的鸣声特征差异有遗传基础，一些距离较远地区的鸟类鸣声可能比邻近地区的鸟类鸣声更相似[29]。

此外，将黑啄木鸟鸣声作为外群引入后，进行综合系统聚类分析时，表现出啄木鸟属内鸣声特征的一致性以及与黑啄木鸟的差异性。并且发现大斑啄木鸟和叙利亚啄木鸟鸣声特征更为相似，白背啄木鸟各地区鸣声单独聚为一类(图 6)。产生此现象的原因可能与大斑啄木鸟和叙利亚啄木鸟亲缘关系更近，遗传结构相似，所以两种啄木鸟的形态特征与鸣声特征也相似。这与鸟类鸣声的地理变异与形态学特征的变异在鸟类系统学研究结果相一致[34]。

纵观对于啄木鸟鸣声的生物地理变异的研究，仅有几篇是基于分子生物学的研究，基于鸣声的地理变异研究目前知之甚少[12] [35]。因此关于啄木鸟地理变异研究有必要进一步加强探索。通过对啄木鸟鸣声地理变异一般规律的研究，并与形态学、分子生物学等综合分析，将更有利于对啄木鸟的生物地理变异进行探究与应用。

5. 结论

1) 本研究应用 Kruskal-Wallis 检验，成功地对不同地区啄木鸟属 3 种啄木鸟的鸣声地理差异进行分析，得出古北界大斑啄木鸟、白背啄木鸟、叙利亚啄木鸟各种种内的鸣声特征均存在显著的地理差异。同时采用系统聚类分析方法，比较分析古北界啄木鸟属不同地区鸣声的相似性，得出：亚洲地区的 3 种啄木鸟鸣声特征与欧洲地区的鸣声特征均存在着地理差异。再次证明，无论物种内还是中间，啄木鸟鸣声均存在生物地理差异。

2) 通过引入黑啄木鸟鸣声作为外群，采用系统聚类分析方法与啄木鸟属鸣声特征比较，证明了啄木鸟属内鸣声具有较强的相似性。且大斑啄木鸟和叙利亚啄木鸟鸣声特征更为相似，白背啄木鸟各地区鸣声单独聚为一类，这与其遗传结构、地理分布和气候环境有着密不可分的关系。

致 谢

感谢东北林业大学野生动物与自然保护地学院徐笑和李梦奇两位同学前期对鸣声音频文件收集工作中给予的帮助，特此致谢。

基金项目

中央高校基本科研业务费专项资金资助(2572021AW03)；国家自然科学基金面上项目(31970385)。

参考文献

- [1] Harma, A. and Somervuo, P. (2004) Classification of the Harmonic Structure in Bird Vocalization. *IEEE International Conference on Acoustics, Speech, and Signal Processing*, Montreal, 17-21 May 2004, 1-4.
- [2] 刘如笋, 俞清, 雷富民. 鸟声研究[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 1-164.
- [3] Zhang, R., Song, G., Qu, Y., Alstrom, P., Ramos, R., Xing, X., Ericson, P.G., Fjeldsa, J., Wang, H., Yang, X., Kristin, A., Shestopalov, A.M., Choe, J.C. and Lei, F. (2012) Comparative Phylogeography of Two Widespread Magpies: Importance of Habitat Preference and Breeding Behavior on Genetic Structure in China. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **65**, 562-572. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.07.011>
- [4] Alström, P. and Ranft, R. (2003) The Use of Sounds in Avian Systematics and the Importance of Bird Sound Archives. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, **123**, 114-135.
- [5] Tereza Petrusková, T.S.O., Petrusk, A. and Dufty Jr., A.M. (2010) Geographic Variation in Songs of the Tree Pipit

- (*Anthus trivialis*) at Two Spatial Scales. *Auk*, **127**, 274-282. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.09077>
- [6] Zhang, Y.Y., Wang, N. and Zhang, J. (2006) Acoustic Difference of Narcissus Flycatcher Complex. *Acta Zoologica Sinica*, **52**, 648-654.
- [7] Edwards, S.V., Kingan, S.B., Calkins, J.D. and Balakrishnan, C.N. (2005) Speciation in Birds: Genes, Geography, and Sexual Selection. *The National Academy of Sciences*, **102**, 6550-6557. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501846102>
- [8] Päckert, M., Martens, J., Sun, Y.H. and Veith, M. (2004) The Radiation of the *Seicercus burkii* Complex and Its Congeners (Aves: Sylviidae): Molecular Genetics and Bioacoustics. *Organisms Diversity & Evolution*, **4**, 341-364. <https://doi.org/10.1016/jоде.2004.06.002>
- [9] Benedict, L. and Bowie, R.C.K. (2009) Macrogeographical Variation in the Song of a Widely Distributed African Warbler. *Biology Letters*, **5**, 484-487. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0244>
- [10] Nelson, D.A. and Soha, J.A. (2004) Perception of Geographical Variation in Song by Male Puget Sound White-Crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys pugetensis*. *Animal Behaviour*, **68**, 395-405. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.08.027>
- [11] 李金林, 孙悦华, Martens J, 毕中霖. 云南柳莺鸣声特点及地理差异的初步分析[J]. 动物学杂志, 2008, 43(3): 126-130.
- [12] 王欢, Maqsood I, 周苏园, 滕威, 戎可. 啄木鸟科内谱系生物地理学新探[J]. 生态学报, 2019, 39(22): 8648-8656.
- [13] BirdLife International (2021) The Species of Picidae. <http://datazone.birdlife.org/quicksearch?qs=Picidae>
- [14] Gorman, G. (2014) Woodpeckers of the World: The Complete Guide. Christopher Helm, London, 13-35.
- [15] Martin, K. (2015) Nest Webs and Woodpecker Ecological Services: The Role of Woodpeckers in Tree Cavity-Using Wildlife Communities in North America. *Denisia*, **36**, 77-86.
- [16] Drever, M.C., Aitken, K.E., Norris, A.R. and Martin, K. (2008) Woodpeckers as Reliable Indicators of Bird Richness, Forest Health and Harvest. *Biological Conservation*, **141**, 624-634. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.004>
- [17] Mikusiński, G., Gromadzki, M. and Chylarecki, P. (2001) Woodpeckers as Indicators of Forest Bird Diversity. *Conservation Biology*, **15**, 208-217. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99236.x>
- [18] Virkkala, R. (2006) Why Study Woodpeckers? The Significance of Woodpeckers in Forest Ecosystems. *Annales Zoologici Fennici*, **43**, 82-85.
- [19] IUCN (2021) The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org>
- [20] Koetz, A.H., Westcott, D.A. and Congdon, B.C. (2007) Geographical Variation in Song Frequency and Structure: The Effects of Vicariant Isolation, Habitat Type and Body Size. *Animal Behaviour*, **74**, 1573-1583. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.022>
- [21] Xeno-Canto: Sharing Bird Sounds from around the World. <https://www.xeno-canto.org/about/xeno-canto>
- [22] 冯忠江. 世界自然地理总论[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2007.
- [23] Audacity (2020). <https://sourceforge.net/projects/audacity-eng>
- [24] 李东风, 耿慧. 声谱分析软件 Wavesurfer 在鸟类鸣声分析中的应用[J]. 辽宁师范大学学报(自然科学版), 2005(4): 454-456.
- [25] R Core Team (2021) R: A Language and Environment for Statistical Computing. 4.0.5.
- [26] Chen, M., Mao, S. and Liu, Y. (2014) Big Data: A Survey. *Mobile Networks and Applications*, **19**, 171-209. <https://doi.org/10.1007/s11036-013-0489-0>
- [27] Catchpole, C.K. and Slater, P. (2008) Bird Song: Biological Themes and Variations. *Quarterly Review of Biology*, **100**, 1-248. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754791>
- [28] Lemon, R.E. and Chatfield, C. (1971) Organization of Song in Cardinals. *Animal Behaviour*, **19**, 1-17. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(71\)80129-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(71)80129-X)
- [29] Lovell, S.F. and Lein, M.R. (2013) Geographical Variation in Songs of a Suboscine Passerine, the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*). *The Wilson Journal of Ornithology*, **125**, 15-23. <https://doi.org/10.1676/12-087.1>
- [30] Ippi, S., Vsquez, R.A., Dongen, W. and Lazzoni, I. (2011) Geographical Variation in the Vocalizations of the Suboscine Thorn-Tailed Rayadito *Aphrastura spinicauda*. *The International Journal*, **153**, 789-805. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2011.01165.x>
- [31] Podos, J. and Warren, P.S. (2007) The Evolution of Geographic Variation in Birdsong. *Advances in the Study of Behavior*, **37**, 403-458. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(07\)37009-5](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(07)37009-5)
- [32] 雷富民. 鸟类鸣声结构地理变异及其分类学意义[J]. 动物分类学报, 1999, 24(2): 232-240.
- [33] 袁娟娟, 叶瑱, 卜文俊. 欧亚大陆广布物种的谱系地理研究: 现状与发展趋势[J]. 中国科学: 生命科学, 2019,

- 49(9): 119-128.
- [34] Payne, R.B. (1986) Bird Songs and Avian Systematics. Springer, Berlin. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6784-4_2
- [35] Pons, J.M., Campión, D., Chiozzi, G., Ettwein, A., Grangé, J.L., Kajtoch, Ł., Mazgajski, T.D., Rakovic, M., Winkler, H. and Fuchs, J. (2020) Phylogeography of a Widespread Palaearctic Forest Bird Species: The White-Backed Wood-pecker (Aves, Picidae). *Zoologica Scripta*, **50**, 155-172. <https://doi.org/10.1111/zsc.12466>