

## 四种企鹅叫声特征的比较

王毅男<sup>1,2</sup>, 梁冰<sup>1</sup>, 张树义<sup>1,\*</sup>

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 2005年2月15日~3月10日使用全方向性麦克风记录了南极地区4种企鹅(王企鹅、长眉企鹅、白眉企鹅和纹颊企鹅)的叫声,分析了其叫声的声谱图和能谱图,比较了不同种企鹅在叫声的持续时间、最高(低)频率和主频等方面的差异。通过比较发现,4种企鹅的叫声存在着明显的种间差异,这使得不同种的企鹅可以从声音上彼此区分开。而无巢企鹅(王企鹅)的声音结构比有巢企鹅(其余3种)更加复杂,这与营无巢生活的习性相符合。

**关键词:** 企鹅; 叫声; 有巢; 无巢; 种间差异

中图分类号: Q959.716; Q477 文献标识码: A 文章编号: 0254 – 5853 (2005) 06 – 0590 – 05

## A Comparison Among the Calls of Four Penguin Species

WANG Yi-nan<sup>1,2</sup>, LIANG Bing<sup>1</sup>, ZHANG Shu-yi<sup>1,\*</sup>

(1. Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China;

2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

**Abstract:** In this paper we analyze the calls of four penguin species (*Aptenodytes patagonica*, *Eudyptes chrysolophus*, *Pygoscelis papua*, *P. antarctica*) recorded in the Antarctic. We analyze the sonogram and power spectrum of the calls and make a comparison among different species in call duration, maximum frequency, minimum frequency and peak frequency. When comparing the temporal and spectral characteristics of their calls we found out that these four species have obvious interspecific variation in the call structure, making it possible for different species to distinguish each other by vocalization. Our results also indicate that the structure of the calls of *Aptenodytes patagonica* — a non-nesting species, is more complex than that of the other three nesting species.

**Key words:** Penguin calls; Nesting; Non-nesting; Interspecific variation

对于大多数动物来说,声音在其交流、集群、捕食以及寻找配偶等多方面都起着重要作用。在哺乳动物中,那些高度集群或黑暗环境中生活的动物无法有效地利用嗅觉和视觉信息,因此它们通常都拥有完善的的声音识别系统,如蝙蝠(Balcombe, 1990)和鲸(Sayigh et al, 1999)。而海鸟一般生活在拥挤而且吵闹的栖息地,在这种地方进行相互间的交流尤为困难。在密集的栖息地里面,与其他信息来源相比,声音信号具有全指向性,是最可靠的(Searby et al, 2004)。在只适合声音交流的环境中,个体识别机制也有了特殊的发展(Aubin & Jou-

ventin, 1998)。很多群居动物的声音识别系统可以使它们在数量庞大的群体中准确地找到自己的子女,从而有效地照顾自己的幼仔(Halpin, 1991)。

声音在企鹅的交流过程中也有着不可替代的作用(Spurr, 1975; Jouventin, 1982)。实验已经证实,在目前研究的所有种类的企鹅中,炫耀叫声和亲子叫声对维持配偶以及幼仔和父母间的关系起重要作用(Jouventin & Aubin, 2002)。尤其对于那些生活在密集的大群体以及缺乏显著地标的环境中的种类来说,叫声是从群体中区分出特定个体的重要信息。企鹅通常生活在贫瘠的环境中,保卫食物资

\* 收稿日期: 2005 – 06 – 15; 接受日期: 2005 – 10 – 14

基金项目: 中国科学院创新项目(KSCX2-SW-118)

\* 通讯作者(Corresponding author), E-mail: zhangsy@ioz.ac.cn

第一作者简介: 男, 硕士研究生, 主要从事动物行为生态方面的研究。

源以及巢穴在其日常生活中占据了较大的比重。在这个过程中，企鹅需要利用声音识别出自己的配偶、子女以及邻居，从而有效地保卫资源。

全世界的企鹅一共有 17 种，分布范围非常广，从南极到赤道都能找到它们的踪迹 (Zheng, 2002)。根据生活习性不同，企鹅可以被分为两大类群：有巢企鹅——和其他海鸟类似，有着固定的巢；无巢企鹅——不栖息在固定的巢内，只有王企鹅 (*Aptenodytes patagonica*) 和帝企鹅 (*Aptenodytes forsteri*) 两种 (Jouventin & Aubin, 2002)。由于缺乏固定的集合地点，无巢企鹅需要更复杂的声音交流系统，从而与自己的子女以及配偶保持联系 (Aubin, 2004)。事实上，也只有这两种无巢企鹅可以同时利用两种仅有细微频率差别的相似声音进行交流 (Robisson, 1992, 1993)。为验证已有的结论，在南极科学考察期间，我们录制了南极地区常见的 4 种企鹅的声音，其中 1 种为无巢企鹅——王企鹅 (*Aptenodytes patagonica*)，其余 3 种为巢企鹅——长眉企鹅 (*Eudyptes chrysolophus*)、白眉企鹅 (*Pygoscelis papua*) 和纹颊企鹅 (*Pygoscelis antarctica*)；并对其声音特征进行了描述和比较，现将结果报道如下。

## 1 方法

### 1.1 声音系统分类

与雀形目鸟类的鸣叫不同，企鹅的叫声相对比较简单。本文在处理企鹅叫声时，参照 Boersma (1974) 的声音系统进行分类。即把企鹅的声音分为 6 种：Yell、Throb、Haw、Bray、Courtship Bray 和 Peep。Yell 是声音强度最大的一种叫声，通常是在和其他个体争吵或保护领域时发出；Throb 是那些归巢的雄性为了维持家庭关系发出的轻柔的叫声；Haw 主要用在捕食时确定其他个体的位置，集群中的个体利用这种叫声进行交流；Bray 是在育雏期间雄性为保护领域而发出的一种叫声，如加岛企鹅 (*Spheniscus mendiculus*)；而 Peep 是由幼仔发出的，具有个体特异性，这样有助于父母正确地找到自己。

### 1.2 声音录制和分析方法

四种企鹅声音于 2005 年 2 月 15 日至 3 月 10 日在南极科学考察期间录制。在声音录制期间，企鹅的状态一致，所有个体均在陆地上休息，有些个体偶尔会发出吼声来保护领地。与幼体相比，成体的

声音结构比较稳定，所以我们只录制了成体的叫声。录制时使用全方向性麦克风，企鹅个体与麦克风之间的距离为 1~5 m。麦克风直接连接到笔记本电脑上，声音信号经由 Batsound 软件 (v3.31; Pettersson Elektronik, Uppsala, Sweden) 存为 \*.wav 文件。声音的采样率为 22.05 kHz，分析内容包括叫声的声谱图 (频率-时间图) 和能谱图 (声强-频率图)。能谱图采用哈明窗 (Hanning) 分析，分析精度为 21.5 Hz，分析衰减为 60 dB。

录制到的声音均包含多个音节。我们分析和测量了每种企鹅每个叫声包含的音节个数、持续时间、最高 (低) 频率、主频 (完整叫声中声强最大的频率)；特殊音节的主频以及持续时间。

后期的数据使用 SPSS 进行分析。

## 2 结果

### 2.1 王企鹅的叫声特征

王企鹅最典型的一个叫声包含 7 个音节 (图 1)，其中 4、5 音节间隔很短；第 5 音节有一个明显的上扬，除了第二音节主频稍低，其他音节主频基本一致 (表 1)；第 7 音节比较特殊，由两个音素构成，但其间并没有断开，共同组成了一个完整的音节。其他叫声在基本结构基础上变化较小：有的第 5 音节也会分成两个音素；有的第 4、第 5 音节间隔很短甚至部分重叠；有的只由前 4 个音节组成；在持续时间较长的叫声中，通常只有前 5 个音

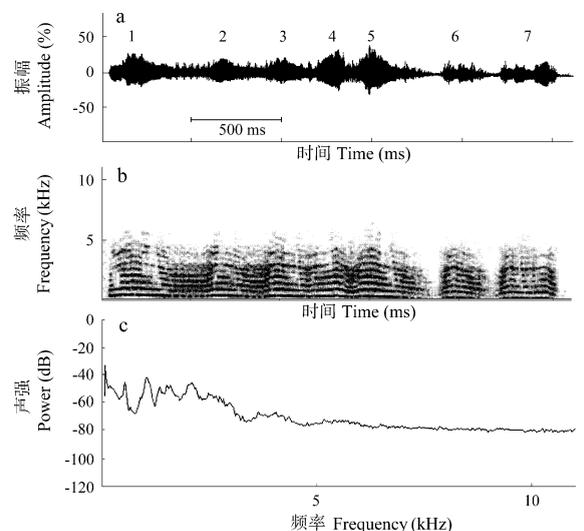


图 1 王企鹅典型叫声的示波图 (a)、声谱图 (b) 和能谱图 (c)

Fig. 1 Oscillogram (a), sonogram (b) and power spectrum (c) of the calls of *Aptenodytes patagonica*

表 1 四种企鹅的叫声特征  
Tab. 1 Characters of four penguins calls (mean  $\pm$  s)

	持续时间 Duration	主频 PF	音节数 NS	最高频率 Maxf			
王企鹅 King Penguin ( $n = 8$ )	2 637.8 $\pm$ 168.6	0.92 $\pm$ 0.23	7	3.83 $\pm$ 1.12			
纹颊企鹅 Chinstrap Penguin ( $n = 1$ )	4 161	1.79	0.7	3.49			
长眉企鹅 Macaroni Penguin ( $n = 8$ )	1 690.5 $\pm$ 301.8	1.47 $\pm$ 0.20	3.36 $\pm$ 0.19	0.38 $\pm$ 0.03			
集群时的白眉企鹅 Grouping Gentoo Penguin ( $n = 8$ )	3 518.9 $\pm$ 671.7	1.26 $\pm$ 0.43	3.72 $\pm$ 0.42	0.37 $\pm$ 0.13			
取食时的白眉企鹅 Foraging Gentoo Penguin ( $n = 7$ )	400.3 $\pm$ 70.8	1.43 $\pm$ 0.27	4.46 $\pm$ 1.12	0.42 $\pm$ 0.11			
每种叫声的特异性参数 Special vocal characters of each species							
王企鹅 King Penguin ( $n = 8$ )	音节 1 主频	音节 2 主频	音节 3 主频	音节 4 主频	音节 5 主频	音节 6 主频	音节 7 主频
	0.93 $\pm$ 0.22	0.72 $\pm$ 0.42	0.91 $\pm$ 0.23	0.93 $\pm$ 0.22	0.95 $\pm$ 0.25	0.93 $\pm$ 0.30	0.96 $\pm$ 0.30
纹颊企鹅 Chinstrap Penguin ( $n = 1$ )	双音节短语主频	双音节短语持续时间	单音节短语主频	单音节短语持续时间			
	1.79	1 969	0.99	2 192			
长眉企鹅 Macaroni Penguin ( $n = 8$ )	长音节持续时间	长音节主频	短音节总持续时间	短音节主频			
	810.9 $\pm$ 242.7	1.35 $\pm$ 0.31	879.6 $\pm$ 90.6	1.57 $\pm$ 0.31			
集群时的白眉企鹅 Grouping Gentoo Penguin	短语主频 ( $n = 17$ )	链接音节主频 ( $n = 11$ )					
	1.39 $\pm$ 0.18	1.25 $\pm$ 0.39					

频率单位为 Hz, 时间间隔和持续时间单位为 ms。

PF: Peak frequency, NS: Number of syllables, Minf: Minimum frequency, Maxf: Maximum frequency; the unit of frequency is Hz, the unit of duration is ms.

节的重复, 且 4、5 音节部分重叠。

## 2.2 纹颊企鹅叫声特征

南极企鹅的叫声主要由两种不同的短语组成 (图 2): 双音节重复短语和单音节重复短语。双音节短语中, 两个音节持续时间相同 (Mann-Whitney Test,  $U = 3$ ,  $P > 0.05$ ) 后音节中包含一小一大两个

音素; 单音节短语中的音节和双音节短语中的后音节很相似, 音节之间的变化不大。双音节短语的主频高于单音节短语 (表 1)。

## 2.3 长眉企鹅叫声特征

长冠企鹅的一个标准叫声包含一个长音节和若干个短音节 (图 3)。长音节持续时间很长, 为短音节

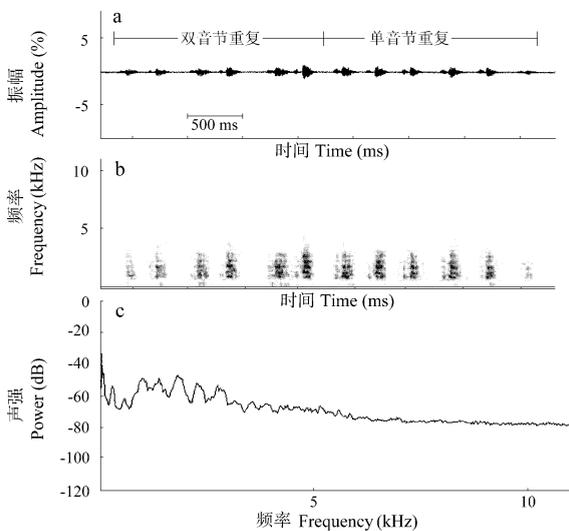


图 2 纹颊企鹅典型叫声的示波图 (a)、声谱图 (b) 和能谱图 (c)

Fig. 2 Oscillogram (a), sonogram (b) and power spectrum (c) of the calls of *Pygoscelis antarctica*

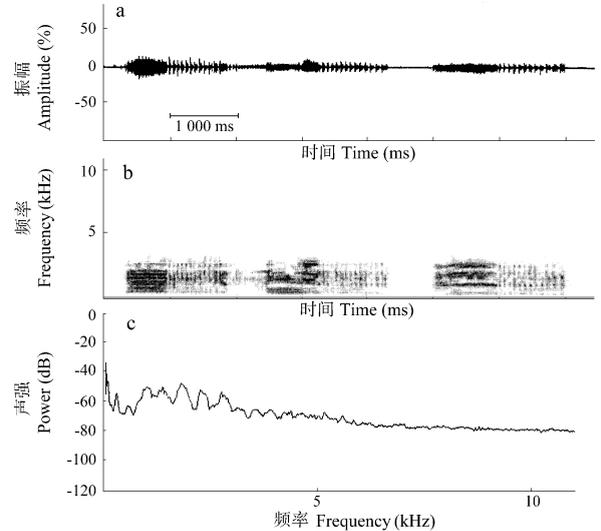


图 3 长眉企鹅典型叫声的示波图 (a)、声谱图 (b) 和能谱图 (c)

Fig. 3 Oscillogram (a), sonogram (b) and power spectrum (c) of the calls of *Eudyptes chrysolophus*

的 25~30 倍；短音节短促而密集，一个叫声中共包含 13 个左右的音节（表 1）。长音节的主频率变化大而持续时间比较稳定，短音节的数量变化较大。在某些特殊的叫声中只有短音节而无长音节，而且短音节成组（几个短音节一组，每组之间有短暂的间隔）重复。

## 2.4 白眉企鹅叫声特征

白眉企鹅有至少两种结构的叫声。第一种是正常集群时个体间交流时发出的叫声（图 4），第二种是在取食时发出的叫声（图 5）。第一种叫声中包含由若干个短促音节组成的短语，短语之间由另外一

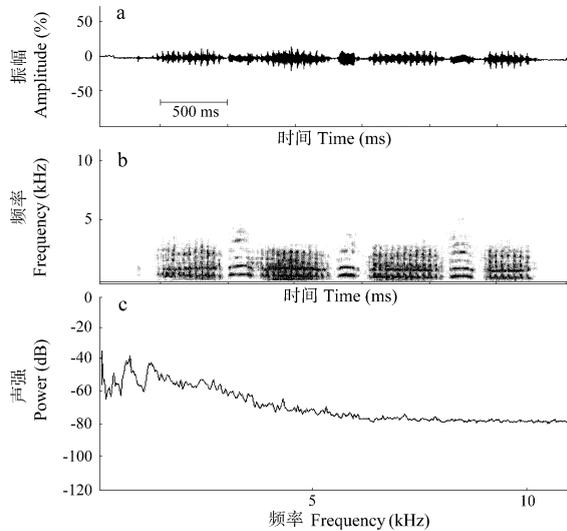


图 4 白眉企鹅集群时典型叫声的示波图 (a)、声谱图 (b) 和能谱图 (c)

Fig. 4 Oscillogram (a), sonogram (b) and power spectrum (c) of the grouping calls of *Pygoscelis papua*

种相对持续时间较长的音节连接，连接音节主频和叫声主频相一致（表 1）。起始短语的变化较大，重复的短促音节从 12~ 超过 30 个不等，后续短语中重复音节数较一致，一般一个叫声中会包含 3~4 个这样的短语。第二种叫声由 5~6 个音节构成（表 1），音节持续时间逐渐变长，声强逐渐增大。

## 2.5 四种企鹅叫声特征比较

通过对声音特征的比较发现（表 1~2）4 种企鹅在叫声的持续时间以及每个叫声所包含的音节数上存在极显著差异，在主频上存在显著差异；而所有 4 种企鹅的最低频率和最高频率则无显著差异。

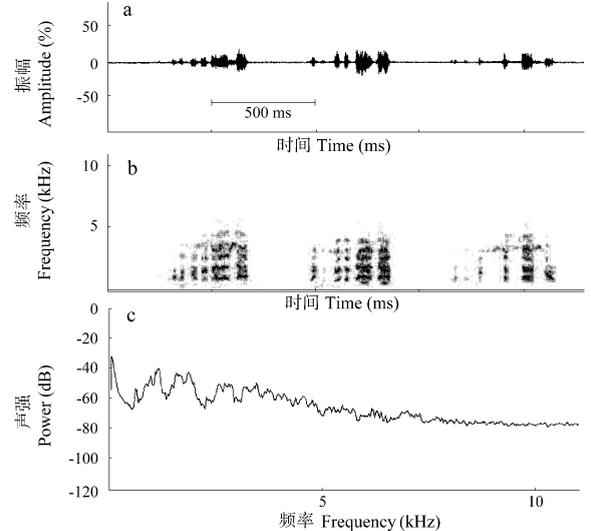


图 5 白眉企鹅取食时典型叫声的示波图 (a)、声谱图 (b) 和能谱图 (c)

Fig. 5 Oscillogram (a), sonogram (b) and power spectrum (c) of the foraging calls of *Pygoscelis papua*

表 2 四种企鹅声音参数比较

Tab. 2 Comparison of vocal characters of the four species

	持续时间 Duration**	主频 PF*	音节数 NS	最高频率 Maxf	最低频率 Minf**
$\chi^2$	25.938	15.506	3.844	6.497	27.15
df	4	4	4	4	4
P	0.000	0.004	0.427	0.165	0.000

\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.001$  (Kruskal-Wallis Test).

PF: Peak frequency, NS: Number of syllables, Minf: Minimum frequency, Maxf: Maximum frequency.

## 3 讨论

以前的研究表明，企鹅声音的复杂程度与其育幼的习性相关。在密集的栖息地内，企鹅利用声音信号确定其幼仔位置，那些有固定巢穴的企鹅的声音结构要比无巢企鹅的简单（Searby et al, 2004）。由于固定的巢穴可以作为寻找幼仔的参考地标，父

母捕食回来寻找自己的幼仔时会回到自己的巢穴，在这里发出叫声召唤自己的子女；而幼仔也将巢穴作为和父母会面的地点，而且从来不会离开巢穴超过几米的距离。因此相互之间的识别机制也相对简化（Isenmann & Jouventin, 1970）。而没有固定巢穴的王企鹅和帝企鹅在育幼时没有固定巢穴，在孵出小企鹅后将其放在自己的脚上，让幼仔时刻跟随自

己,直到幼仔成长到可以自己行走。而稍大一些的幼仔在父母去捕食的时候,会躲在密集的集群中等待父母归来(Isenmann & Jouventin, 1970)。幼仔和父母一直都处在移动的群体中,需要有即时识别对方的能力(Jouventin & Aubin, 2002)。声音回放实验表明,无巢企鹅可以通过声音来区分个体,成年个体还可以根据声音能够精确地识别出自己的配偶(Jouventin & Aubin, 2002)。因此,与无巢企鹅相比,有巢企鹅的父母与幼仔的互相识别面临更多的困难。这种识别上的困难使得无巢企鹅发展出了更加精确的声音识别系统,其声音结构远比有巢企鹅复杂。即“复式声音”系统(Bremond et al, 1990; Aubin et al, 2000)。从本文的叫声结构中也可以看出,王企鹅的叫声的确比其他3种企鹅复杂。在王企鹅的叫声中含有7种音节,而在其他3种企鹅的叫声中最多包含3种音节。这意味着王企鹅可以利用这些音节组成更加复杂的叫声,因此其声音所包含的信息也比其他企鹅丰富。其结果支持上述观点。

除了两种巢穴企鹅的声音结构不同外,不同种企鹅的声音结构也存在差异。由于同一栖息地内个体间的声音交流会被环境中其他个体的叫声或者噪音所干扰(Scharf, 1970)。这种噪音分为生物和非生物两类,两者在频率上是有区别的。生物噪音是

#### 参考文献:

Aubin T. 2004. Penguins and their noisy world [J]. *An Acad Bras Cienc*, **76** (2): 279 - 283.

Aubin T, Jouventin P. 1998. Cocktail-party effect in king penguin colonies [J]. *Proc R Soc Lond B*, **265**: 1665 - 1673.

Aubin T, Jouventin P, Hildebrand C. 2000. Penguins use the two-voice system to recognize each other [J]. *Proc R Soc Lond B*, **267**: 1081 - 1087.

Balcombe JP. 1990. Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis mexicana* [J]. *Anim Behav*, **39**: 960 - 966.

Boersma PE. 1974. The Galapagos Penguin: A Study of Adaptations for Life in an Unpredictable Environment [D]. Ph. D. thesis, Ohio State University, Columbus.

Bremond JC, Aubin T, Mbu NR, Robisson P. 1990. The song of the Emperor Penguin: Research of parameters likely to be used for individual recognition [J]. *CR Acad Sci*, **311**: 31 - 35.

Bretagnolle V. 1996. Acoustic communication in a group of nonpasserine birds, the petrels [A]. In: Kroodsma DE, Miller EH. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds [M]. New York: Cornell University Press, 160 - 177.

Halpin ZT. 1991. Kin recognition cues of vertebrates [A]. In: Hepper PG. Kin Recognition [M]. Cambridge: University of Cambridge Press, 220 - 258.

Isenmann P, Jouventin P. 1970. Eco-ethologie du manchot empereur *Aptenodytes forsteri* et comparaison avec le manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* et le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* [J]. *L'Oiseau et RFO*, **40**: 136 - 159.

栖息地内其他个体发出的叫声,它和企鹅正常交流时使用的声音频率一样;而非生物噪音的频率和企鹅的叫声频率不同。因此,生物噪音对个体间的声音交流干扰更大。不同种类的企鹅需要使用不同声音结构的叫声来进行种内交流,才能与其他种类的个体区别开。我们记录到的4种企鹅声音的结构也存在着明显的差异。尽管长眉企鹅和白眉企鹅的叫声中都包含一系列的短音节,但其间依然存在着差别。即在长眉企鹅的典型声音中包含几组短音节,而白眉企鹅的叫声中只有1组短音节。这4种企鹅的叫声在主频、每个叫声包含的音节数目和持续时间上也有显著差异。也证实了Bretagnolle (1996)和Thumser (1996)的“企鹅的叫声存在着明显的种间差异”的观点。

南极地区一共有8种企鹅,本次研究只记录到其中4种声音。南极地区企鹅的声音与生活习性,尤其是另外一种无巢企鹅——帝企鹅的声音结构有待今后进一步研究。

致谢:野外工作由中国科学探险协会组织,中国科学探险协会南极村项目资助;周友兵在数据分析、张劲硕在声音数据化方面给予帮助,一并谨致谢意。

Jouventin P. 1982. Visual and vocal signals in penguins, their evolution and adaptive characters [J]. *Adv Ethol*, **24**: 1 - 149.

Jouventin P, Aubin T. 2002. Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: Individual recognition in nesting penguins [J]. *Anim Behav*, **64**: 747 - 757.

Robisson P. 1992. Vocalizations in *Aptenodytes* penguins: Application of the two-voice theory [J]. *Auk*, **109**: 654 - 658.

Robisson P. 1993. Adaptation au transfert de l'information individuelle en milieu colonial chez les manchots [J]. *Rev Ecol-terre Vie*, **48**: 133 - 141.

Sayigh LS, Tyack PL, Wells RS, Solow AR, Scott MD, Irvine AB. 1999. Individual recognition in wild bottlenose dolphins: A field test using playback experiments [J]. *Anim Behav*, **57**: 41 - 50.

Scharf B. 1970. Critical bands [A]. In: Tobias JV. Foundations of Modern Auditory Theory [M]. New York: Academic Press, 159 - 202.

Searby A, Jouventin P, Aubin T. 2004. Acoustic recognition in macaroni penguins: An original signature system [J]. *Anim Behav*, **67**: 615 - 625.

Spurr EB. 1975. Communication in Adélie penguins [A]. In: Stonehouse B. The Biology of Penguins [M]. London: Macmillan, 449 - 501.

Thumser NN, Karron JD, Ficken MS. 1996. Inter-specific variation in the calls of *Spheniscus penguins* [J]. *Wilson Bull*, **108**: 72 - 79.

Zheng GM. 2002. A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of the World [M]. Beijing: Science Press. [郑光美. 2002. 世界鸟类分布与分类名录. 北京: 科学出版社.]