

# 发情期大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)交互模态信号通讯

徐蒙<sup>①</sup>, 王智鹏<sup>①</sup>, 刘定震<sup>①\*</sup>, 魏荣平<sup>②</sup>, 张贵权<sup>②</sup>, 张和民<sup>②</sup>, 周小平<sup>②</sup>, 李德生<sup>②</sup>

① 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学生态学研究所, 北京 100875;

② 中国保护大熊猫研究中心, 卧龙 623006

\* 联系人, E-mail: dzliu@bnu.edu.cn

2011-08-03 收稿, 2011-09-23 接受

国家自然科学基金(30470233, 31170297)和国家林业局大熊猫国际合作项目(WH0306, WH0309)资助

**摘要** 对于集群繁殖的独栖型动物而言, 使用能够传播较长距离的通讯信号, 例如声音或者气味, 对动物的配偶选择及其同步发情等具有重要作用. 近期对大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)发情期发出的咩叫声(bleat)和鸟叫声(chirp)的研究结果发现, 在该物种的社群生活中, 其使用听觉通讯的方式及其变化比以往人们想象的要复杂许多. 然而, 过去利用这些声音信号进行的回放实验研究仅记录了有限时间内的几种行为, 因而有关这些声音信号对接受者的行为尤其是通讯行为的影响了解甚少. 本文的实验通过录音回放方法, 给圈养成年大熊猫播放发情期异性同伴的咩叫声, 然后观察并记录声音接受者的行为反应. 结果发现, 在听到发情期异性大熊猫的咩叫声时, 处于发情期的雌雄大熊猫的嗅味标记行为频率均显著增加(雄性:  $P = 0.001$ ,  $df = 7$ ; 雌性:  $P = 0.01$ ,  $df = 9$ ), 而咩叫频率并无显著改变(雄性:  $P = 0.300$ ,  $df = 7$ ; 雌性:  $P = 0.293$ ,  $df = 9$ ). 这是首次在大熊猫中发现交互模态信号通讯现象, 即借助化学通讯信号, 做出对异性声音信号刺激的行为反应. 该研究结果揭示了大熊猫中声音信号与化学信号的关系, 并显示上述两种方式的信号在维持大熊猫社群关系中可能是相互依赖的.

## 关键词

*Ailuropoda melanoleuca*

大熊猫  
听觉通讯  
化学通讯  
多模态

声音对于动物个体间的相互交流是十分重要的<sup>[1]</sup>. 研究发现, 从昆虫、爬行类到鸟类、哺乳类动物, 声音在诸多物种的个体及社群生活中起着关键的作用<sup>[2-6]</sup>. 对于听觉信号的研究, 通常采用声谱分析、行为学实验及其生物学功能测定, 或者综合采用上述几种方式进行<sup>[7,8]</sup>. 针对哺乳动物, 听觉通讯有多种功能. 例如, 埃及狒狒(*Papio cynocephalus cynocephalus*)通过叫声识别同伴个体, 寻找并选择配偶<sup>[9,10]</sup>. 有蹄类动物, 比如雄性马鹿(*Cervus elaphus*)和黇鹿(*Dama dama*)利用叫声防御和护卫领地、竞争配偶等<sup>[11,12]</sup>. 群体生活的动物, 比如陆地生活的松鼠

科和灵长类动物, 遇到危险时会通过叫声为其同伴报警, 并采用不同叫声表明天敌的种类<sup>[13,14]</sup>. 此外, 声音信号还被群居的哺乳动物用来维持社群关系, 例如母兽和幼崽之间的识别与关联的维持<sup>[15-18]</sup>.

对于仅在繁殖期聚群的独栖型动物, 声音(可听声和超声波)、身体气味和视觉信号(如身体姿势)等都能够一定距离内传播, 在配偶选择和协调雌雄同步发情等方面起着重要的作用<sup>[12,19,20]</sup>. 作为对发情期个体的叫声(听觉)、身体姿态(视觉)或者气味标记(嗅觉)信号的反应, 雌性和雄性个体经常从一种通讯模态转换到另外一种模态. 例如, 雌性凹耳蛙

(*Odorrana tormota*)在即将排卵前发出较雄性求偶鸣叫频次高得多的超声信号并与求偶的雄蛙进行交流<sup>[21]</sup>; 雌性沼泽带鹀(*Melospiza georgiana*)对不同雄性个体发出的同种类型的鸣唱反应也显著不同, 它们更加偏向于选择鸣唱水平较高的雄鸟, 而不是较差的个体<sup>[22]</sup>. 目前针对交互模态通讯的研究正处于蓬勃发展时期, 然而, 即使是对像大熊猫这种人们高度关注的物种, 交互模态通讯研究工作仍然开展得很少. 近期对大熊猫听觉通讯的研究结果表明<sup>[23-26]</sup>, 该物种的听觉通讯远比我们早期想象的复杂.

大熊猫是一种独栖型哺乳动物, 雌雄总计可以发出 11 种不同类型的叫声, 在发情期, 某些类型的声音会在频率和结构上发生改变<sup>[27,28]</sup>. 雌性和雄性大熊猫在发情期会频繁发出咩叫声和鸟叫声, 并且气味标记的频率也会显著增加<sup>[29]</sup>. 大熊猫的咩叫声和鸟叫声属于非攻击性、表达亲近的叫声, 主要用于交配季节吸引异性和协调雌雄同步发情<sup>[30-33]</sup>. 声谱分析结果表明咩叫声具有个体特异性, 并且可能携带有关个体性别、年龄和体型大小的信息<sup>[23]</sup>. 此外, 雌性个体的鸟叫声可以表征个体的发情排卵状态<sup>[24]</sup>. 回放实验显示雌性大熊猫可以通过咩叫声区别不同的雄性个体, 并且表达出选择偏好<sup>[23]</sup>, 而雄性大熊猫则可以通过鸟叫声获得有关雌性发情状态的信息, 并感知其受孕的最佳状态<sup>[24]</sup>. 伴随叫声, 雌雄大熊猫还表现较多频次的气味标记行为<sup>[34,35]</sup>. 然而以往对发声行为和标记行为的研究通常都是独立进行的, 对于这些不同模态信号之间的变换规律及其相互关系却并不十分清楚. 基于以上原因, 我们针对发情期圈养大熊猫对异性咩叫声的听觉和气味标记行为反应开展了初步研究. 该研究结果不仅有助于我们增加对大熊猫与其他大型哺乳动物通讯行为的了解, 而且对该物种的圈养种群管理与保护提供有价值的帮助.

## 1 材料与方法

(i) 实验动物. 2005年3~6月, 在四川卧龙自然保护区中国保护大熊猫研究中心, 选取5~16岁成年大熊猫个体18只(雌:雄=10:8, 表1)进行录音回放实验. 回放时所用实验动物均处于发情期, 每只个体被单独饲养于典型的、传统圈养圈舍, 有关圈舍及动物管理条件的详细情况见文献[36]. 大致情况是, 每天上午7:30到9:00清理圈舍, 每天分上午、下午2

表1 实验中所用到的实验对象

呼名	谱系号	年龄 <sup>a)</sup>	性别
壮壮	357	16	雄性
英英	369	14	雄性
希梦	399	12	雄性
灵灵	424	10	雄性
琳琳	455	8	雄性
园园	488	6	雄性
武岗	502	6	雄性
卢卢	503	6	雄性
蕾蕾	374	16	雌性
#20	414	15	雌性
海子	544	11	雌性
妃妃	432	10	雌性
帼帼	439	9	雌性
悠悠	474	7	雌性
公主	477	7	雌性
毛毛	504	6	雌性
焯焯	495	6	雌性
龙欣	516	5	雌性

a) 截止到2005年进行实验时的数据

次喂食鲜竹和由竹粉、豆粉、鸡蛋蒸制的窝窝头.

(ii) 声音录制和回放准备. 回放所用咩叫声样本录制于研究工作的相同时间内, 处于发情期的雄性个体“武岗”(谱系号502)和雌性个体“毛毛”(谱系号504). 大熊猫“武岗”和“毛毛”与回放实验用的实验动物之间无任何亲缘关系, 且2只个体历年发情行为正常, 无异常行为表现. 使用ICD-SX40 MP3播放器(索尼, 日本)和Samson S11麦克风(Samson Technologies, Hauppauge, 美国)录制2只个体发情期的咩叫声, 每只个体录制10~30个咩叫声, 存储为MP3格式. 录音时将麦克风的音量调到最大.

选取信噪比较好的10个咩叫声(频率: 60 Hz~13.5 kHz)构建回放录音样本, 每个咩叫声之间插入一个10 s空白. 用同款MP3播放器, 外接70 mW的扬声器, 用最大音量进行回放. 回放时, MP3播放器被放置于圈舍内、目标动物无法发现的某一隐蔽处.

(iii) 回放实验. 录音回放实验分别在上午8:00~10:30和下午14:00~16:30 2个时间段进行. 回放实验开始前, 打开连接大熊猫圈舍室内和室外的铁皮门, 由饲养员把实验动物唤入室内后关闭铁门, 以减少来自隔壁圈舍内个体的气味、声音和视觉信号对回放实验结果的干扰, 待实验动物适应3 min后开始正式录音回放实验或空白实验. 选择3 min的原因主要是基于我们以往对大熊猫的长期观察, 大

熊猫在进入陌生环境或面对陌生物品时,平均会花约 3 min 首先探究周围环境,然后才会表现其他的行为,如呆板行为。

在每次开始录音回放实验前,使用相同 MP3 播放器,在不输入声音信号的情况下,将扬声器的音量开到最大,播放 10 min,观察并记录实验动物的行为,并将其作为空白对照。采用焦点动物取样(focal animal sampling),连续观察记录法(continuously recording),采用秒表在行为记录表(check sheet)上记录动物的行为反应。每次实验观察记录 10 min。同时借助数码摄像机(索尼 DCR-SR85E,上海)记录实验动物的行为反应,以便后续检查验证。然后给发情期的雌、雄性大熊猫个体回放异性个体发情期咩叫声,即分别回放“武岗”和“毛毛”的咩叫声给 10 只发情雌性和 8 只雄性大熊猫。行为观察和记录方法与对照组相同。每只动物重复 3 次,每次间隔 2 d (范围 2~3 d)。每次回放的录音片段相同。18 只实验动物(10 雌,8 雄)共得到 720 min 的实验数据与录像。

为了避免声音提供者与实验对象之间相互熟悉性对实验结果的干扰,我们尽量选取远离“毛毛”和“武岗”所处圈舍位置的个体进行实验。但是由于咩叫声的提供者“毛毛”和“武岗”与其他的实验对象都长期饲养于中国保护大熊猫研究中心饲养场内,而且管理人员会对不同圈舍内的个体进行不定期的圈舍交换和调整,因此不能排除实验对象对声音提供者(“毛毛”和“武岗”)所发出咩叫声的熟悉性以及偏好而对实验结果的干扰。

(iv) 行为观察记录和数据分析。所有录音回放实验由同一个观察者完成,观察者对动物十分熟悉。回放实验时,观察者距离实验动物 2~3 m 观察并记录实验对象咩叫和鸟叫发声频次和标记行为的频次。咩叫和鸟叫的定义在文献[28]中已有详细报道,这里不再赘述。标记行为(marking)定义为:动物以肛周腺区域贴近地面、墙壁或突起物做圆弧形或直线形擦蹭。

取同 1 只个体 3 次录音回放实验数据的平均值作为实验(录音回放)条件下的行为数据用于统计分析。分析之前,首先检验数据的分布形式是否符合正态分布,然后采用 Spss for Windows 13.0 (SPSS Inc, Chicago, 美国)运行配对样本 *t* 检验,检验录音回放的效果,比较动物在空白和实验条件下听觉通讯和嗅味标记行为是否存在显著差异。所有检验均为双

尾检验,显著水平为 0.05。

## 2 实验结果

在回放异性大熊猫咩叫声时,雄性和雌性大熊猫的标记行为频次均显著增加(雄性:  $df = 7, P = 0.001$ ; 雌性:  $df = 9, P = 0.01$ ),而雌、雄个体咩叫声频次都没有显著变化(雄性:  $df = 7, P = 0.300$ ; 雌性:  $df = 9, P = 0.293$ ; 图 1)。

## 3 讨论

化学通讯和听觉通讯是大熊猫生活中最常用的 2 种通讯方式<sup>[33]</sup>。雌性大熊猫的尿液、雄性大熊猫尿液和肛周腺分泌物中都携带了有关个体年龄、性别和社会地位的信息,并用于个体间的相互辨别<sup>[34,37-41]</sup>。对于大熊猫的化学信号及其功能,我们已经了解很多<sup>[37,38]</sup>,近期对听觉通讯的研究使得人们更加关注听觉通讯在表征大熊猫个体及其社群信息方面的作用<sup>[23,25]</sup>。前期研究结果表明,大熊猫的咩叫声和鸟叫声中携带了大量有关个体身份、亲缘关系及发情状态的信息,而我们的研究则首次发现大熊猫通过化学信号,即通过标记行为,做出对听觉信号刺激的行为反应。以往对圈养和野生大熊猫的研究工作也都支持了大熊猫化学信号和声音信号之间的这种关联性<sup>[30,33,42]</sup>。以往将处于发情期的大熊猫转移至异性同伴栖息过的圈舍中时,这些大熊猫的咩叫、鸟叫和标

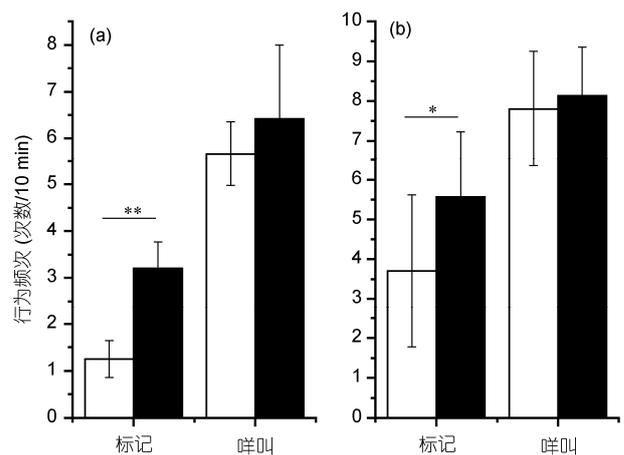


图 1 在异性大熊猫发情期咩叫声刺激下, (a) 雄性大熊猫标记行为和咩叫频次(次数/10 min)和 (b) 雌性大熊猫标记行为和咩叫频次变化

白柱,空白对照;黑柱,回放实验时行为反应。所有数据为平均值 ± 标准误差, \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$

记行为频率都会显著增加<sup>[34,35]</sup>。而且,随着发情状态的推移,圈养雌雄个体都会交替地遗留气味标记和发出咩叫和鸟叫声<sup>[43]</sup>。事实证明,交配季节混合或交替使用化学信号和声音信号进行相互通讯在圈养大熊猫中十分普遍,而在野外研究中并未有过报道<sup>[33,44]</sup>。我们的研究表明不同模态信号之间存在明显的相互转化现象。这也同时表明,针对野生大熊猫或其他哺乳动物的此类研究工作可能是未来的工作重点之一。

圈养繁殖大熊猫的一个重要目的是繁育健康的个体,即具备典型大熊猫行为的个体,比如自然的交配和觅食行为。然而,资料表明圈养繁殖的个体中,有近50%的后代是通过人工授精,或者自然交配结合人工授精的方式获得的(刘定震,未发表数据)。此外,一些雄性个体因与雌性个体发情不同步,或因

雌性发情不正常而导致交配失败或者根本不能交配<sup>[29]</sup>。造成这一现象的原因可能是由于管理人员过多地关注了大熊猫化学信号和化学通讯在大熊猫繁殖中的影响<sup>[34,39,45]</sup>,而忽视了听觉通讯在大熊猫配偶选择与繁殖中的重要作用。根据近期对于大熊猫听觉信号分析的研究结果,并结合本文所报道的研究结果,我们不难发现,听觉通讯在大熊猫的社群生活中起着与化学通讯同等重要的作用<sup>[23-25]</sup>。然而,真正将本文的研究结果应用到圈养大熊猫人工繁殖的实际工作中还需要进行更多的研究工作积累。同时,由于此次实验中咩叫声样本提供者只有2只个体,因此对于叫声及听觉通讯在大熊猫社群生活中的作用,限制了我们对其作出更广泛的结论。不过,关于大熊猫交互模态信号的发现必将鼓舞未来对圈养和野生大熊猫在此类方向的研究工作。

**致谢** 感谢四川卧龙中国保护大熊猫研究中心在我们开展实验过程中所提供的所有帮助,同时感谢美国佛罗里达州立大学汪作新教授在文章修改过程中提供的宝贵建议。

## 参考文献

- 1 Krebs J, Davies N, Parr J. An Introduction to Behavioural Ecology. 3rd ed. London: Wiley-Blackwell, 1993. 349-374
- 2 Hollen L I, Radford A N. The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Anim Behav*, 2009, 78: 791-800
- 3 Marler P, Slabbekoorn H. Nature's Music: The Science of Birdsong. New York: Academic Press, 2004
- 4 Naguib M, Janik V, Clayton N, et al. Vocal Communication in Birds and Mammals. New York: Academic Press, 2009
- 5 Stumpner A, Von Helversen D. Evolution and function of auditory systems in insects. *Naturwissenschaften*, 2001, 88: 159-170
- 6 Vergne A, Pritz M, Mathevon N. Acoustic communication in crocodylians: From behaviour to brain. *Biol Rev*, 2009, 84: 391-411
- 7 Johnson M, de Soto N, Madsen P. Studying the behaviour and sensory ecology of marine mammals using acoustic recording tags: A review. *Mar Ecol Prog Ser*, 2009, 395: 55-73
- 8 Taylor A, Reby D. The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research. *J Zool*, 2009, 280: 221-236
- 9 Semple S. Individuality and male discrimination of female copulation calls in the yellow baboon. *Anim Behav*, 2001, 61: 1023-1028
- 10 Semple S, McComb K, Alberts S, et al. Information content of female copulation calls in yellow baboons. *Am J Primatol*, 2002, 56: 43-56
- 11 McComb K E. Female choice for high roaring rates in red deer, *Cervus elaphus*. *Anim Behav*, 1991, 41: 79-88
- 12 McElligott A G, O'Neill K P, Hayden T J. Cumulative long-term investment in vocalization and mating success of fallow bucks, *Dama dama*. *Anim Behav*, 1999, 57: 1159-1167
- 13 Macedonia J M, Evans C S. Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. *Ethology*, 1993, 93: 177-197
- 14 Sherman P W. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, 1977, 197: 1246-1253
- 15 Caudron A K, Kondakov A A, Siryanov S V. Acoustic structure and individual variation of grey seal (*Halichoerus grypus*) pup calls. *J Mar Biol Assoc UK*, 1998, 78: 651-658
- 16 Charrier I, Mathevon N, Jouventin P. How does a fur seal mother recognize the voice of her pup? An experimental study of *Arctocephalus tropicalis*. *J Exp Biol*, 2002, 205: 603-612
- 17 Collins K T, Terhune J M, Rogers T L, et al. Vocal individuality of in-air weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) pup "primary" calls. *Mar Mammal Sci*, 2006, 22: 933-951
- 18 Phillips A V, Stirling I. Vocal individuality in mother and pup South American fur seals, *Arctocephalus australis*. *Mar Mammal Sci*, 2000, 16: 592-616

- 19 Bradbury J W, Vehrencamp S L. Principles of Animal Communication. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1998
- 20 Eisenberg J F, Kleiman D G. Olfactory communication in mammals. *Annu Rev Ecol Syst*, 1972, 3: 1–32
- 21 Shen J X, Feng A S, Xu Z M, et al. Ultrasonic frogs show hyperacute phonotaxis to female courtship calls. *Nature*, 2008, 453: 914–916
- 22 Ballentine B, Hyman J, Nowicki S. Vocal performance influences female response to male bird song: An experimental test. *Behav Ecol*, 2004, 15: 163–168
- 23 Charlton B D, Huang Y, Swaisgood R R. Vocal discrimination of potential mates by female giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*). *Biol Lett*, 2009, 5: 597–599
- 24 Charlton B D, Keating J L, Li R G, et al. Female giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) chirps advertise the caller's fertile phase. *P Roy Soc B-Biol Sci*, 2010, 277: 1101–1106
- 25 Charlton B D, Zhang Z H, Snyder R J. Vocal cues to identity and relatedness in giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*). *J Acoust Soc Am*, 2009, 126: 2721–2732
- 26 Charlton B D, Zhang Z H, Snyder R J. The information content of giant panda, *Ailuropoda melanoleuca*, bleats: Acoustic cues to sex, age and size. *Anim Behav*, 2009, 78: 893–898
- 27 Peters G. A comparative survey of vocalization in the giant panda, *Ailuropoda melanoleuca* (David 1869). In: Klös H G, Frädrieh H, eds. Proceedings of the International Symposium on the Giant Panda, Berlin, Germany, 1985. 197–208
- 28 朱靖, 孟智斌. 大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)发情期叫声及其行为意义. *动物学报*, 1987, 33: 285–292
- 29 刘定震, 房继明, 孙儒泳, 等. 大熊猫个体不同性活跃能力的行为比较. *动物学报*, 1998, 44: 27–34
- 30 Kleiman D G. Ethology and reproduction of captive giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*). *Z Tierpsychol*, 1983, 62: 1–46
- 31 Kleiman D G, Peters G. Auditory communication in the giant panda: Motivation and function. In: Asakura S, Nakagawa S, eds. Proceedings of the Second International Symposium on Giant Panda. Tokyo: Tokyo Zoological Park Society, 1990. 107–122
- 32 Peters G. A note on the vocal behavior of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Int J Mamm Biol*, 1982, 47: 236–246
- 33 Schaller G B, Hu J, Pan W, et al. The Giant Pandas of Wolong. Chicago: University of Chicago Press, 1985
- 34 Liu D, Zhang G, Wei R, et al. Behavioral responsiveness of captive giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) to substrate odors from conspecifics of the opposite sex. In: Mason R T, LeMaster M P, Müller-Schwarze D, eds. Chemical Signals in Vertebrates 10. New York: Springer, 2005. 101–109
- 35 Swaisgood R, Lindburg D, Zhou X, et al. The effects of sex, reproductive condition and context on discrimination of conspecific odours by giant pandas. *Anim Behav*, 2000, 60: 227–237
- 36 Liu D, Wang Z, Tian H, et al. Behavior of giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) in captive conditions: Gender differences and enclosure effects. *Zoo Biol*, 2003, 22: 77–82
- 37 Liu D, Yuan H, Tian H, et al. Do anogenital gland secretions of giant panda code for their sexual ability? *Chin Sci Bull*, 2006, 51: 1986–1995
- 38 Liu D, Wei R P, Zhang G Q, et al. Male panda (*Ailuropoda melanoleuca*) urine contains kinship information. *Chin Sci Bull*, 2008, 53: 2793–2800
- 39 Swaisgood R R, Lindburg D G, Zhang H. Discrimination of oestrous status in giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) via chemical cues in urine. *J Zool*, 2002, 257: 381–386
- 40 Tian H, Wei R P, Zhang G Q, et al. Age differences in behavioral responses of male giant pandas to chemosensory stimulation. *Zool Res*, 2007, 28: 134–140
- 41 White A M, Swaisgood R R, Zhang H. Urinary chemosignals in giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*): Seasonal and developmental effects on signal discrimination. *J Zool*, 2004, 264: 231–238
- 42 刘定震, 张贵权, 魏荣平, 等. 性别与年龄对圈养大熊猫行为的影响. *动物学报*, 2002, 48: 585–590
- 43 张和民, 王鹏彦, 张贵权, 等. 卧龙大熊猫保护及研究技术的进展. *四川动物*, 2000, 19: 35–38
- 44 Kleiman D G. Social and reproductive behaviors of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). In: Klös H G, Frädrieh H, eds. Proceedings of the International Symposium on the Giant Panda, Berlin, Germany, 1985. 45–58
- 45 Swaisgood R R, Lindburg D G, Zhou X P. Giant pandas discriminate individual differences in conspecific scent. *Anim Behav*, 1999, 57: 1045–1053