

动物听觉通讯与大熊猫保护

罗永¹ 黄炎^{1,2*}, 刘洋² 李德生² 张和民²

(1. 四川农业大学林学院, 四川 雅安 625000; 2. 中国保护大熊猫研究中心, 四川 卧龙 623006)

摘要:动物的通讯行为具有非常重要的生存适应意义。其主要功能有:识别(包括个体识别、物种识别、种群识别及社会等级识别)、繁殖和报警等。视觉通讯、听觉通讯、化学通讯和触觉通讯是动物常用的通讯方式。其中,声音信号具有传播距离远、传递速度快、不留痕迹等特点,并且在视觉信号被遮蔽时(如夜晚或丛林深处)也能有效传递信息。因此,听觉通讯在动物通讯中十分普遍。近年来,对动物听觉通讯的研究文献逐渐增多,大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)听觉通讯成为了研究热点。本文综述了动物听觉通讯以及大熊猫听觉通讯的最新研究,论述和展望了听觉通讯研究在大熊猫保护方面的应用前景。

关键词:动物;听觉通讯;大熊猫;物种保护

中图分类号:Q959

文献标识码:A

文章编号:1003-5508(2014)05-0059-06

Animal Acoustic Communication and the Conservation of the Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*)

LUO Yong¹ HUANG Yan^{1,2*} LIU Yang² LI De-sheng² ZHANG He-min²

(1. College of forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625000, Sichuan, China;

2. China Conservation and Research Center for the Giant Panda, Wolong 623006, Sichuan, China)

Abstract: Communication behavior of animals is very important for their survival. Its main features are identification (including individual identification, species identification, population identification and social class identification), breeding, alarming and so on. Visual communication, acoustic communication, chemical communication and tactile communication are the common means of communication used by the animal. Among them, the sound signal has such many good traits as long distance propagation, high speed, without leaving any traces and so on. When the visual signal does not work (at night or in jungle), the sound signal also can effectively convey information. So, acoustic communication is widespread in animals. In recent years, the literature of animal acoustic communication research has gradually increased, the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) acoustic communication has become a research hotspot. This paper reviews the animal acoustic communication and the latest correlation research of giant pandas and deals with application prospects of these researches in the giant panda conservation.

Key words: Animal, Acoustic communication, Giant panda, Species conservation

动物通讯行为是指动物个体之间利用视觉信号、声音信号、化学信号等通讯信号实现信息传递并且信息共享的一系列行为。通讯行为具有普遍的生存适应意义:动物识别、求偶繁殖、报警等都通过通讯行为来实现。听觉通讯是动物通讯行为中较为常见的通讯方式。听觉通讯简单地说是通过声音信

存适应意义:动物识别、求偶繁殖、报警等都通过通讯行为来实现。听觉通讯是动物通讯行为中较为常见的通讯方式。听觉通讯简单地说是通过声音信

收稿日期:2014-06-10

基金项目:国家林业局国际合作项目(SD0628);卧龙大熊猫俱乐部2013年资助项目。

作者简介:罗永(1990-)男,硕士研究生,研究方向:野生动植物保护与利用。

* 通讯作者 Corresponding author E-mail: pandayard@hotmail.com.

号来进行信息的传递与交流。

目前,对动物听觉通讯的研究主要集中在以下几个方面:发声方式、通讯功能、人类活动对声通讯的影响、声信号所携带的信息等。在发声方式方面,对大多数动物的发声器官,发声原理有了较为透彻的研究,昆虫的发声系统亦是主要的研究课题。人类活动已普遍影响了绝大多数动物的生存,动物的声通讯行为在人类活动影响下已表现出了明显的改变,尤其是鸟类及水生动物。通过声音频谱分析的方法,已弄清了一些动物声信号所携带的信息,并且对部分动物的声音音频特征进行记录从而开创了声标识技术,为跟踪管理动物提供了新方法。

通讯功能的研究最为热门,通讯功能是动物实现生存繁衍的基本手段。蝙蝠的回声定位,蛙类的鸣叫求偶,鸟类的鸣叫示警等都是声通讯功能的典型例子。种内的个体识别,交流,求偶,竞争;对异种动物的识别都需要听觉通讯来加以实现。同种个体识别的声通讯研究普遍较多且较为深入,但异种动物间的声信号识别研究还相对缺乏。

大熊猫是世界上最受欢迎的珍稀濒危物种,对大熊猫听觉通讯的研究已经涉及了发声特征,声信号所携带信息以及环境噪音对大熊猫影响等方面。大熊猫在异种动物声信号下的行为反应研究还未见报道,其对天敌及伴生动物声音能否识别还有待进一步研究。

1 动物听觉通讯

1.1 发声方式

动物在通讯过程中会使用各种各样的发声方式。除了最常见的通过呼吸系统发声(如鸟的鸣叫、兽类的吼叫等),动物还能利用环境制造声音来当作通讯信号。鲸类会用自己的尾鳍拍击水面产生大范围的声音来警示天敌,或者将身体频繁地跃出水面,利用自身的落水声在夜晚召集同类协同捕食或进行社交活动(Herman and Tavolga, 1980)。有蹄类动物以脚踏地,河狸(*Castor fiber*)用尾击水以及啄木鸟(*Blythipicus pyrrhotis*)用喙敲击树干都是利用环境来制造声信号向同类发送信息的典型例子(尚玉昌, 2005)。在昆虫中,甲虫的发声方式最为特殊,它们通常依靠摩擦来发声。雄性粪金龟(*Aphodius ater*)通过摩擦身体产生“歌声”来吸引雌

性,雌性也以声音来进行回应从而完成繁殖过程(Petra, 2001)。楝星天牛(*Anoplophora horsfieldi*)成虫拥有两种发声方式:鞘翅震动和胸部摩擦。前一种主要用于抗拒敌害而后一种主要用于种内通讯(程惊秋, 1993)。

1.2 听觉通讯的功能

动物发出的声音千差万别,对于同一种动物个体也能发出许多种不同的声音。每一种声音都代表着不同的信息,这些信息也表现出了听觉通讯的各种功能,如个体识别(即声音识别)、求偶、报警等。

个体识别是研究得最多的课题之一。对绝大多数动物而言识别能力是非常重要的,声音识别又是动物运用得较多的一种识别手段。非洲象能利用低频声波来进行远距离的个体识别。研究发现,雌性非洲象能利用次声波在相距 2.5 km 外对象群内有血缘关系的个体进行识别,在 1 km 到 1.5 km 内能进行更为准确的识别(Hardouin et al, 2003)。海象是一种喜爱群居的动物。研究人员对圈养太平洋海象的研究发现,雌性海象和成年雄性海象能分辨自身社群内的不同个体及不同社群内的个体(Charrier et al, 2011),这种能力对于群居动物建立不同群体非常重要,是建立群体的行为基础之一。声音信号作为个体识别的一种手段,其在亲代与子代个体之间应具有稳定的可靠性。利用斑胸草雀(*Poephila guttata*)幼鸟进行试验,发现幼鸟对更相似于亲鸟的声信号反应更明显。声信号相似程度(与亲鸟叫声)和反应程度呈明显的正相关(Reers et al, 2013),说明了声信号的可靠性。大多数具有领域的动物会通过声音来识别相邻领域内的“邻居”。一般来说,领域性动物会对在其领域附近的陌生动物个体产生更多的注意和警惕,而对熟悉的个体(即“邻居”)则不会这样。这是 Fisher 在 1945 年提出的“亲爱敌人效应”(the dear-enemy effect)。这一效应在哺乳类、鸟类、爬行类中都有发现。澳大利亚毛皮海豹 *Arc-tocephalus pusillus doriferus* 能通过声信号来识别邻近的陌生个体并表现出这一效应(Tripovich et al, 2008)。

利用声信号进行求偶的现象在鸟类、蛙类以及昆虫中最为常见。白喉莺(*Sylvia communis*)在繁殖季节,雌性会发出复杂的“歌声”(一系列连续不断的鸣叫)来吸引雄性,通常声音最为响亮饱满的个体能获得更多的交配机会(Balsby, 2002)。我国特

有动物凹耳蛙 (*Odorrana tormota*) 雌性个体能在即将排卵前发出高频声信号来通知并吸引雄性进行交配,而雄性多发出洪亮的蛙鸣来宣示自身身体强健进行回应(沈钧贤,2008)。在昆虫中,田野蟋蟀 (*Teleogryllus oceanicus*) 用两类不同叫声来进行求偶(Zuk,2008)。第一类是召唤叫声,用于吸引距离较远的雌性;第二类是交配叫声,用于那些已经被召唤叫声吸引过来的雌性;交配叫声比召唤叫声复杂得多且更为洪亮持久。可见,在求偶过程中动物的叫声都在宣示自身的身体状况,表明自己已适合繁殖。

报警是群居性动物必备的生存行为。由于声音信号具有传播远速度快的优点,大多数动物都通过其进行报警呼救。报警作为一种典型的反捕食行为,其报警声内容必然跟捕食者有密切关系。青长尾猴 (*Cercopithecus mitis stuhlmani*) 的报警声能告知同类捕食者的类型及所处方位(Murphy,2013)。东非黑白疣猴 (*Colobus guereza*) 的报警吼叫声发声顺序完全由捕食者来决定,即不同种类的捕食者由不同的吼声来表示(Schel,2010)。而,北美红松鼠 (*Tamiasciurus hudsonicus*) 会对来自空中与地面的捕食者发出两种截然不同的报警声(Digweed,2009)。在某些雌性动物选择配偶的行为因素中,报警行为也能占有一席之地。在对原鸡 (*Gallus gallus*) 的研究中发现,报警声洪亮持久的个体更易得到雌性的青睐(Wilson,2008)。

1.3 人类活动对听觉通讯行为的影响

随着人类文明的发展,人类的活动范围越来越宽广。由人类活动产生的噪音无可避免地对动物听觉通讯行为产生了影响。城市鸟类是受到人类噪音影响的最为明显的动物类群。交通噪音是主要的城市噪音。在车辆密集的道路旁,草地繁殖鸟类种群密度有明显地下降,下降最高可达56%(Reijnen et al.,1996)。由此可见,降低交通噪音对鸟类保护来说十分重要。鸟类为了适应城市环境,声通讯行为也产生了变化。在城市生活的大山雀 (*Parus major*) 为了克服城市噪音,不得不提高自声鸣叫时的最小频率(与安静环境中大山雀相对比)来保证声信号的顺畅传播(Katti et al.,2004)。

人类活动产生的噪音有时对野生动物而言是一种虚假的声音信号,使其做出毫无意义的应答,浪费了动物的体能及生态学功能(如对繁殖行为的应答)。濒危野生动物斯蒂夫有袋鼠 (*Dipodomys ste-*

phensi) 就因公路噪音这一虚假声信号影响其社会通讯行为导致其种群数量减少(Shier et al,2012)。此外,交通噪音也能改变繁殖期无斑雨蛙 (*Hyla arborea*) 的通讯行为(Lengagne,2012)。在泰国中部地区,一些两栖类物种已经通过改变自身鸣叫频率来适应飞机起飞与摩托车发动机产生的噪音,来保证种群的生存(Jennifer et al,2005)。

对水生动物而言,水下音频信号的传输尤为重要。但是,近年来人类对海洋的不断开发,由渔业及海上运输产生的噪音已经对海洋哺乳动物产生了较大的影响。长须鲸 (*Balaenoptera physalus*) 在受到渔业捕捞噪音干扰时会改变自己的歌声来克服这一噪音危害,而在受到气船噪音时会离开噪音传播边界一段时间,这一系列行为的改变很可能对其繁殖过程造成一定影响(Castellote et al,2012)。

总之,人类活动产生的噪音已经对动物听觉通讯产生了严重影响。减少噪音危害对物种保护而言是一项重要工作。

1.4 声音信号所携带的信息及应用

声音作为一种传递信息的能量波,在声音频谱中能量相对集中的区域叫共振峰(format),共振峰不但是音质的决定因素,而且反映了声道(共振腔)的物理特征(Ladefog,2006)。在对动物声音信号分析中,共振峰也是动物发音信息的最直接来源,动物声音信号所携带的信息绝大多数都集中在共振峰这一声音频谱中。在对北美野牛 (*Bison bison*) 的声信号研究中发现,雄性野牛叫声(共振峰)携带其体型大小及身体素质的信息,共振峰频率越低其个体的身体素质越好,繁殖成功率也越高(Wyman et al.,2012)。雌性水鹿 (*Rusa unicorn*) 能发觉雄性叫声中与体型大小信息有关的共振峰频率的改变(Charlton et al,2007)。在鸟类中也有类似情况出现,体型大的雄性红角鸮 (*Otus scops*) 叫声频率低且更容易获得繁殖机会。音频中的基本频率 F_0 (当全部信号的频率成分为某一频率的整数倍时,后者被称为基本频率或基波。)也能携带某些身体状况的信息,如阿拉伯狒狒 (*Papio hamadryas*) 叫声的基本频率能可靠地反应出自身体型大小(Pfefferle et al,2006)。

动物的不同个体所发出的声音是不同的,根据个体的特征声信号可以标记并跟踪目标个体,这一技术称为个体声标识(蒋志刚,2004)。这与传统的标记动物的方法相比较有诸多优点,如不需捕捉标

记个体,不会伤害动物,对动物行为没有扰乱等。这项技术已经广泛用于动物种群数量估计,动物行为研究以及农场动物管理等诸多领域之中。通过对长脚秧鸡(*Crex crex*)鸣叫声的个体声标识,Peake等(1998)成功估计出了实验区域内秧鸡的种群大小。在对农场牛群进行管理,研究者已经通过声标识技术分辨出了不同的牛个体(Yajuvendra et al, 2013),这为现代农场管理带来了便利。声标识技术自身也存在着某些缺点,如不易建立所有动物个体的完整声数据库,采集某些动物类群声音信息较为困难。因此在濒危动物保护中的应用还十分少见,但这一技术在动物保护研究中具有一定的潜在价值。

2 大熊猫听觉通讯

2.1 大熊猫声音特征

大熊猫能发出十几种叫声,主要有似羊的咩叫声(bleat),似牛的哞叫声(honk)以及似狗的吠叫声(bark)等(朱靖、孟智斌,1987)。大熊猫的叫声都为先天行为,非学习所得。相似叫声的频谱特征有一定差异,比较不同动物的相似叫声的频谱特征对声音行为的形成和进化,动物声道的演化研究都有价值。王鹏彦等(2000)将大熊猫和家狗的“旺”叫声分别进行了频谱分析。研究发现,大熊猫的吠叫声和家狗的吠叫声存在很大差异:大熊猫共振带由8条组成且共振带长、大、边界清楚,而狗的共振带只有2到3条构成且不清晰;大熊猫由于体型较家狗大得多,因此声带振动频率较家狗低;单次吠叫声长于家狗;狗的吠声幅度直方图为高斯分布,大熊猫的幅度直方图为伽玛分布更接近于人类;大熊猫与家狗吠叫声的母体方差不同。以上差异主要是因为它们在分类学上属于不同的科别且体型差异较大所致。

2.2 大熊猫声音信号

大熊猫是独居动物,其个体间的交流多发生在求偶期间。因此,大熊猫听觉通讯也多发生在繁殖期。大熊猫在繁殖期间,会发出似羊的咩叫声(bleat)或似鸟叫的啾啾声(chirp)。

在繁殖期,大熊猫体内激素水平和叫声有着一定程度的关联。对雄性大熊猫而言,其声音特征与排泄物中的激素浓度有重要关系:高排泄物激素浓

度的雄性大熊猫所发出的叫声具有更高的 F_0 ,即叫声能反应大熊猫个体自身的身体状况(Charlton et al, 2010)。这有利于雌性大熊猫对配偶的正确选择,以避免雄性大熊猫之间不必要的争斗。而雌性大熊猫会发出啾啾的似鸟叫声来宣示自身的排卵期(Charlton et al, 2009)。将声谱分析与性激素测定相结合的研究发现,雄性大熊猫能通过雌性发出的这种声音信号准确判断出它们的排卵期。通过这一声音信号,雄性大熊猫能优先在雌性大熊猫最佳授精时期与其交配,提高了大熊猫的繁殖成功率。

大熊猫的声音信号不仅包含了其自身的激素水平的信息,也包含着其它方面的身体信息,如性别、年龄以及体型大小等信息。雄性大熊猫的叫声包含着其身体大小的信息,而雌性大熊猫的叫声主要含有自身年龄的信息(Charlton et al, 2009)。对雄性大熊猫而言,含有身体大小信息的声音信号能让竞争对手选择正确的应对行为(逃避或挑战),避免不必要的争斗,也能让雌性个体选择到更适合的交配对象(一般情况下体型大者占优势)。雌性大熊猫含有年龄信息的声音能让雄性大熊猫选择到最适生育年龄的配偶,从而避免了所选配偶因年龄不符而不能正常繁殖的风险。

雌性大熊猫能通过声音信号分辨出不同的雄性个体,声音中的特征振幅在识别个体过程中有着重要作用。虽然 F_0 平均值在个体声音特征中有最高的独特性,但在熊猫个体的声音识别中并非是不可缺少的(Charlton et al, 2009)。大熊猫雌雄个体对声信号的敏感程度是不同的。雄性大熊猫对有着更高共振峰的声音信号更加感兴趣也回应得更加快速。于此相反,雌性大熊猫对有着较低共振峰频率的声音信号更加敏感(Charlton et al, 2010)。由此推测,大熊猫是利用声音频谱中的共振峰来识别发声者的性别及体型大小等信息。

2.3 环境噪音对大熊猫的影响

人类活动产生的噪音同样也会对大熊猫产生不利影响。在史密森国家动物园,对大熊猫在短期拆迁噪音环境下的行为及生理的一项研究表明,雄性大熊猫在高频噪音下表现出明显的躲避和寻求庇护地的行为,而雌性大熊猫则无此行为,但她却在邻近工地的围栏旁边逗留,它们都表现出了焦躁情绪(Powell et al, 2006)。拆迁噪音改变了大熊猫的行为,但这种改变具有性别差异。在对两只圈养大熊

猫长达 4 年的人为环境噪音实验中发现:短而大的噪音使动物行为困扰;慢而振幅大的噪音和高水平糖皮质激素释放有关;行为回应与频率相关,声音大而频率低的噪音影响最明显;在雌性发情和哺乳期间,雌性对大而尖利的噪音非常敏感(Owen et al, 2004)。虽然,研究人员还没有发现噪音对大熊猫的生活和繁殖造成实质性的不利影响,但是圈养大熊猫也不应长期处于噪音环境之中。

3 展望

综上所述,大熊猫听觉通讯研究主要涉及以下几个方面:繁殖期的通讯行为,雌雄大熊猫声之间互动的听觉通讯及声信号内容,声信号所蕴含大熊猫的生理周期信息。这些研究对大熊猫繁育研究提供了重要科学资料。大熊猫虽是独居动物,但在野外生存的熊猫必定会遭遇天敌或同性个体。熊猫在听到这些动物的声音时,它的行为反映如何?这类相关研究还未见报道。

野生大熊猫的伴生动物分为天敌动物、竞食动物及其它伴生动物,主要有豹(*Panthera pardus*)、金猫(*Felis temmincki*)、牛羚(*Budorcas taxicolor tibetana*)、黑熊(*Selenarctos thiberanus muplnencls*)、野猪(*Sus scrofa moupinensis*)等(冉江红等 2002)。伴生动物叫声对大熊猫行为会产生何种影响;大熊猫对天敌动物的声信号能否识别(作出相应的行为反映);若能识别,这种识别能力是先天行为还是后天习得。此外,大熊猫属于领域性动物。在野外,大熊猫对熟悉邻近领域的同性个体声音作何反应,对非熟悉的同性个体声信号又有什么反应,大熊猫这个物种是否也存在“亲爱敌人效应”。这类问题的研究会为野放圈养大熊猫带来科学上的指导和帮助。

参考文献:

- [1] Herman L M, Tavolga W N. The communication system of cetaceans. In: Herman L M. Cetacean Behavior: Mechanisms and Functions [M]. New York: John Wiley and Sons: 1980: 149 ~ 210.
- [2] 尚玉昌. 动物行为学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 2005: 302 ~ 303.
- [3] Petra Hirschberger. Stridulation in Aphodius Dung Beetles: Behavioral Context and Intraspecific Variability of Song Patterns in Aphodius ater (Scarabaeidae) [J]. Journal of Insect Behavior, 2001, 14(1): 69 ~ 88.
- [4] 程惊秋. 椋星天牛胸部摩擦和鞘翅振动发声及其声学特性的研究 [J]. 昆虫学报, 1995, 36(2): 150 ~ 157.
- [5] McComb K, Reby D, Baker L. Long-distance communication of acoustic cues to social identity in African elephants [J]. Animal Behaviour, 2003, 65(2): 317 ~ 329.
- [6] Charrier I, Buret A, Aubin T. Social vocal communication in captive Pacific walrus *Odobenus rosmarus divergens* [J]. Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde, 2011, 76(5): 622 ~ 627.
- [7] Reers H, Forstmeier W, Jacot A. Acoustic similarity to parental calls promotes response to unfamiliar calls in zebra finch fledglings [J]. Animal Behaviour, 2013, 86(1): 159 ~ 167.
- [8] Fisher J. Evolution and bird sociality. In: Evolution As a Process (Huxley J, Hardy A, and Ford E, eds) [M]. London, Allen and Unwin, 1954: 71 ~ 83.
- [9] Tripovich J S, Charrier I, Rogers T L. Acoustic features involved in the neighbour - stranger vocal recognition process in male Australian fur seals [J]. Behavioural Processes, 2008, 79(1): 74 ~ 80.
- [10] Balsby T J S, Dabelsteen T. Female behaviour affects male courtship in whitethroats, *Sylvia communis*: an interactive experiment using visual and acoustic cues [J]. Animal Behaviour, 2002, 63(2): 251 ~ 257.
- [11] 沈钧贤. 中国凹耳蛙用高频声进行种内通讯 [J]. 科技导报, 2008, 26(22): 94 ~ 98.
- [12] Zuk M, Rebar D, Scott S P. Courtship song is more variable than calling song in the field cricket *Teleogryllus oceanicus* [J]. Animal Behaviour, 2008, 76(3): 1065 ~ 1071.
- [13] Murphy D, Lea S E G, Zuberbühler K. Male blue monkey alarm calls encode predator type and distance [J]. Animal Behaviour, 2013, 85(1): 119 ~ 125.
- [14] Schel A M, Candiotti A, Zuberbühler K. Predator - deterring alarm call sequences in *Guereza colobus* monkeys are meaningful to conspecifics [J]. Animal Behaviour, 2010, 80(5): 799 ~ 808.
- [15] Digweed S M, Rendall D. Predator-associated vocalizations in North American red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*: are alarm calls predator specific? [J]. Animal Behaviour, 2009, 78(5): 1135 ~ 1144.
- [16] Wilson D R, Bayly K L, Nelson X J. Alarm calling best predicts mating and reproductive success in ornamented male fowl, *Gallus gallus* [J]. Animal Behaviour, 2008, 76(3): 543 ~ 554.
- [17] Reijnen R, Foppen R, Meeuwssen H. The effects of traffic on the density of breeding birds in Dutch agricultural grasslands [J]. Biological Conservation, 1996, 75(3): 255 ~ 260.
- [18] Katti M, Warren P S. Tits, noise and urban bioacoustics [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2004, 19(3): 109 ~ 110.
- [19] Shier D M, Lea A J, Owen M A. Beyond masking: Endangered Stephen's kangaroo rats respond to traffic noise with footdrumming [J]. Biological Conservation, 2012, 150(1): 53 ~ 58.
- [20] Lengagne T. Traffic noise affects communication behaviour in a

- breeding anuran, *Hyla arborea* [J]. *Biological Conservation*, 2008, 141(8):2023~2031.
- [21] Jennifer W C Sun, Narins P M. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate [J]. *Biological Conservation*, 2005, 121(3):419~427.
- [22] Castellote M, Clark C W, Lammers M O. Acoustic and behavioural changes by fin whales (*Balaenoptera physalus*) in response to shipping and airgun noise [J]. *Biological Conservation* 2012, 147(1):115~122.
- [23] Ladefoged Peter. *A Course in Phonetics (Fifth Edition)* [M]. Boston, MA: Thomson Wadsworth, 2006, 188.
- [24] Wyman M T, Mooring M S, McCowan B. Acoustic cues to size and quality in the vocalizations of male North American bison, *Bison bison* [J]. *Animal Behaviour* 2012, 84(6):1381~1391.
- [25] Charlton B D, Reby D, McComb K. Female perception of size-related formant shifts in red deer, *Cervus elaphus* [J]. *Animal Behaviour* 2007, 74(4):707~714.
- [26] Hardouin L A, Bretagnolle V, Tabeau P. Acoustic cues to reproductive success in male owl hoots [J]. *Animal Behaviour* 2009, 78(4):907~913.
- [27] Pfefferle D, Fischer J. Sounds and size: identification of acoustic variables that reflect body size in hamadryas baboons, *Papio hamadryas* [J]. *Animal Behaviour* 2006, 72(1):43~51.
- [28] 蒋志刚. *动物行为原理与物种保护方法* [M]. 北京: 科学出版社, 2004:214~215.
- [29] Peake T M, McGregor P K, Smith K W, et al. Individuality in corncrake *Crex crex* vocalizations [J]. *Ibis*, 1998, 140:121~127.
- [30] Yajuvendra S, Lathwal S S, Rajput N. Effective and accurate discrimination of individual dairy cattle through acoustic sensing [J]. *Applied Animal Behaviour Science* 2013, 146(1~4):11~18.
- [31] 朱靖, 孟智斌. 大熊猫发情期叫声及其行为意义 [J]. *动物学报*, 1987(3):285~291.
- [32] 韩春琏, 陕方, 曹家林, 等. 大熊猫的吠叫声特征与家狗的吠声比较 [J]. *声学学报* 2001, 26(3):265~271.
- [33] Benjamin D Charlton, Jennifer L, Keating, David Kersey, et al. Vocal cues to male androgen levels in giant pandas [J]. *Biol. Lett* 2010, 9(7):71~74.
- [34] Benjamin D Charlton, Jennifer L, Keating, et al. Female giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) chirps advertise the caller's fertile phase [J]. *Proc. R. Soc* 2009, 4(277):1101~1106.
- [35] Benjamin D Charlton, Zhang Zhihe, Rebecca J Snyder. The information content of giant panda, *Ailuropoda melanoleuca*, bleats: acoustic cues to sex, age and size [J]. *Animal Behaviour*, 2009, 78:893~898.
- [36] Benjamin D Charlton, Yan Huang, et al. Vocal discrimination of potential mates by female giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) [J]. *Biol. Lett* 2009, 5(5):597~599.
- [37] Benjamin D Charlton, Zhang Zhihe, Rebecca J Snyder. Giant pandas perceive and attend to formant frequency variation in male bleats [J]. *Animal Behaviour* 2010, 79:1221~1227.
- [38] David M Powell, Kathy Carlstead, Loraine R Tarou, et al. Effects of Construction Noise on Behavior and Cortisol Levels in a Pair of Captive Giant Pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) [J]. *Zoo Biology* 2006, 25:391~408.
- [39] Megan A Owen, Ronald R Swaisgood, Nancy M, et al. Monitoring Stress in Captive Giant Pandas (*Ailuropoda melanoleuca*): Behavioral and Hormonal Responses to Ambient Noise [J]. *Zoo Biology* 2004, 23:147~164.
- [40] 冉江洪, 刘少英, 孙治宇, 等. 四川青川县大熊猫栖息地主要伴生哺乳动物调查 [J]. *四川动物* 2002, 21(1):50~52.
- [41] 胡锦涛, 吴攀文. 小相岭山系大熊猫大中型伴生兽类 [J]. *四川动物* 2007, 26(1):88~90.