DOI: 10.13859/j.cjz.201403004

体征对灰眉岩鹀鸣唱频率特征的影响

鲁思凡 刘 金 夏灿玮*

北京师范大学生命科学学院 北京 100875

摘要: 声信号是鸟类交流的重要方式。鸟类的鸣声特征受到生境的塑造和性选择, 也受到发声器官的影响, 如种间的比较研究发现, 体重大的鸟类鸣声频率低, 喙短的鸟类鸣声频宽大。在种内是否也存在类似的规律, 目前的结论还不一致。2012 年 6 月, 在北京小龙门地区(40°00′N, 115°26′E)测量了 17 只灰眉岩鹀(*Emberiza godlewskii*)的形态参数以及鸣声的频率特征, 未发现体重或喙长与鸣声的最高频率、最低频率、峰频或频宽存在显著的相关性。本研究的结果支持在小型雀形目鸟类中, 体型对繁殖期鸣唱频率特征的影响不显著。

关键词: 灰眉岩鹀; 鸣声特征; 身体量度

中图分类号: Q958 **文献标识码**: A **文章编号**: 0250-3263(2014)03-334-07

Lack of Body Size and Beak Length Constraints on the Frequency of *Emberiza godlewskii*'s Song

LU Si-Fan LIU Jin XIA Can-Wei*

College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, *China*

Abstract: Acoustic signal is important for bird communication. Differences in vocal characteristics are usually explained by habitat-dependent selection on signal transmission and/or sexual selection by female preference. The organ to produce signals can also be influence on signal features, for example, the negative relationship between frequency and body size, between frequency bandwidth and beak length. These negative relationships usually stand between species, but it is unclear whether such relationships exist within species. In this study we trapped 17 individuals of *Emberiza godlewskii* by mist nets using acoustic playback of the species′song in Beijing Xiaolongmen forest Park (40°00′N, 115°26′E) in breeding season from June 2nd to 12th in 2012. We recorded the sound from 122 to 542 s for each individuals with mean 300 s in WAV format (44.1 kHz, 16 bit) using a Tascam HD-P2 portable digital recorder (Tascam Co. Japan) and a Sennheiser MKH416 P48 external directional microphone (Sennheiser Electronic Co., Germany). We measured the maximum frequency, minimum frequency, peak frequency, and frequency range from the sound (Fig. 1). In the meantime we took their morphological characteristics, including weight, wing length, tail length, total length, and beak length. We used a principal component analysis to compress the original morphological characteristics into comprehensive body size measurement (Table 1), described the frequency traits of sounds and morphological characteristics (Table 2), and tested their relationship using Pearson correlation analysis. We didn′t find any significant correlation between the sound frequency traits and body size/beak length (Table 3). Our results

基金项目 国家自然科学基金基础科学人才培养基金能力提高项目(No. J1210075);

* 通讯作者, E-mail: xiacanwei@126.com;

第一作者介绍 鲁思凡, 女, 本科生; 研究方向: 鸟类鸣声; E-mail: lusf_19911230@sina.com。

收稿日期: 2013-11-08, 修回日期: 2013-01-17

support that the relationship between sound frequency and body size/beak length may not significant in small size Passeriformes birds.

Key words: *Emberiza godlewskii*; Sound characteristic; Morphological measurement

声信号在鸟类个体间联络、领域维持、求偶炫耀中起重要作用(Gill 2007)。影响鸣声特征的因素是鸟类鸣声研究的热点问题(Ryan et al. 1985, Derryberry 2009, Derryberry et al. 2012)。大量的研究集中在声音传播生境的自然选择(Slabbekoorn et al. 2003, Nemeth et al. 2013)和性选择(Cardoso et al. 2012, Lerch et al. 2013)对鸣声特征的影响上。而鸣声的一些特征,如最低频率、频宽,可能受到发声器官的限制(Wallschlager 1980, Hoese et al. 2000, Fletcher 2004)。

鸟类由鸣管震动产生声音,并通过气管和口腔形成的共振腔对声音特征进行调节(Fletcher 2005, Catchpole et al. 2008)。研究中多以体型来近似反应发声器官的大小(Ryan et al. 1985, Savage et al. 2004)。体型大的个体,其鸣管粗大,发出的声音频率低(Patel et al. 2010)。如莺科(Sylviidae)、鹎科(Tinamidae)鸟类中,体重大的鸟种鸣声频率低(Badyaev et al. 1997, Bertelli et al. 2002)。Wallschlager (1980)比较了 90 种雀形目鸟类鸣声与体重的关系,得出鸣声中最高频率和最低频率的中间值与体重负相关。Fletcher (2004)通过理论推导也得出鸣声频率与体重负相关。此外,鸟喙的张、合影响共振腔的长度,也会影响鸣声特征。一般认为较小的喙,可以更快地运动,导致声学特征较快的变化(Hoese et al. 2000)。如喙大的中地雀(*Geospiza fortis*)鸣声的频率较低(Huber et al. 2006);喙小的鹟雀科(Dendrocolaptinae)鸟类鸣声的频宽更大(Derryberry et al. 2012)。

但体型对鸣声特征的影响,主要集中在种间的研究(Cardoso et al. 2008)。种内的研究相对较少,且研究结论也不一致。如体型大的灰胸绣眼鸟(*Zosterops lateralis*)、红腹灰雀(*Pyrrhula pyrrhula*)鸣声频率较低(Schubert 1976, Potvin 2013);但体型大的暗眼灯草鹀(*Junco hyemalis*)和欧洲丝雀(*Serinus serinus*),其鸣声频率并没有低于体型小的个体(Cardoso et al. 2008);而体型小的暗绿柳莺(*Phylloscopus trochiloides*)其鸣声的频率反而更低(Irwin et al. 2008)。对于种内体型与鸣唱频率关系结果的不一致,研究者提出了多种假说。如,Cardoso 等(2008)指出鸣肌发达的雀形目鸟类可在一定程度上摆脱发声器官对鸣声频率特征的限制,从而不表现出体型与鸣声频率特征的负相关性;Patel 等(2010)总结了 14 种鸟类体型与鸣声频率特征的关系,发现体型与鸣声频率特征的负相关性存在与否,很大程度上与鸟类自身体型变异程度有关,并指出当鸟类自身体重较小时,对鸣声频率特征的影响也较弱;Cardoso (2012)对 10 种雀形目鸟类总结发现,其中 6 种鸟的雌性偏爱频率高的鸣唱,选择的压力可能会塑造鸣唱的特征,掩盖体型与鸣唱频率特征的关系。在中、小型雀形目鸟类,体征在种内的差异一般较小,性选择对鸣声的影响较大(Price et al. 2004),故 Cardoso 等(2008)和 Patel 等(2010)预测体型对鸣声频率特征的影响在中、小型雀形目鸟类中可能并不显著。

为了检验在雀形目种内水平,体型对鸣声频率特征的影响,本文以灰眉岩鹀(*Emberiza godlewskii*)为研究对象,分析了体型和喙长对其鸣声频率特征的影响。灰眉岩鹀是雀形目(Passeriformes)鹀科(Emberizidae)鹀属鸟类。在繁殖季,雄鸟常站在岩石、枝头等视野开阔处发出响亮的鸣唱。鸣唱的语句约由 14 个音素构成,在同一个体内语句结构基本一致,但可通过音素的重复、增减、替换来增加鸣唱的复杂性(覃歆等 2011, 夏灿玮等 2011)。参照相关研究中体型、喙长与鸣声频率特征的变化规律(Fletcher 2004, Derryberry et al. 2012),我

们预测在灰眉岩鹀中，(1)体型大的个体其鸣声频率低；(2)喙长的个体其鸣声频宽小。

1 研究方法

1.1 研究地区 野外工作在北京小龙门林场(40°00′N，115°26′E)进行。该地属太行山脉小五台山余脉，位于北京西部门头沟区。夏季高温多雨，冬季寒冷干燥，为温带半湿润季风性气候。年平均降水量 500 ~ 700 mm，年平均气温 2 ~ 7℃。主要植被类型有灌丛、落叶阔叶林、人工针叶林和亚高山灌丛草甸。从 1983 年至今，北京师范大学在该地开展野外动植物实习。灰眉岩鹀为当地留鸟，冬季集群，繁殖季占有领域。每年 5 ~ 6 月份在路边、沟谷等开阔处占区繁殖。

1.2 野外工作 野外工作于 2012 年灰眉岩鹀的繁殖季(6 月 2 ~ 12 日)进行。采用 Tascam HD-P2 便携式数字录音机(Tascam，日本)，和 Sennheiser MKH416 P48 外接强指向性话筒(Sennheiser Electronic，德国)录音。采样精度(sample width)设置为 16 Bit，采样频率(sampling frequency)设置为 44.1 kHz。录音时与灰眉岩鹀的距离小于 20 m，以获得清晰的录音。每个录音个体之间的距离相隔足够远(如位于不同沟谷)，或是能同时观测到多个鸣唱的个体，以确保不会重复录音。

在获取录音后，通过布设雾网(长 6 m，高 2 m)，并回放同种的鸣唱，诱捕灰眉岩鹀。回放设备采用台电 X18 Mp3 播放器(商科集团，中国)连接胜威锂电音箱(深圳胜威扩音器有限公司，中国)。测量捕获的灰眉岩鹀的体重、翅长、尾长、体长和喙长这些体征指标。其中，喙长用游标卡尺(Vogel，德国)测量，精确到 0.1 mm；翅长、尾长和体长用翅尺和尾尺(Max Planck Institute for Ornithology，德国)测量，精确到 1 mm；体重用花潮 ES-06 电子天平(上海花潮电器有限公司，中国)测量，精确到 0.01 g。测量结束后，给灰眉岩鹀佩戴彩环，随即释放。从网捕至释放持续的时间小于10 min，以减少对鸟类的伤害。共获得了 17 只个体(分布范围：39°53.258′ ~ 39°58.638′N，115°25.543′ ~ 115°27.868′E，海拔 850 ~ 1 291 m)清晰可供分析的录音，每只个体录音时长 122 ~ 542 s，均值 300 s，以及相应个体的体征测量数据。

1.3 声音量化 利用 Goldwave 5.25 声音处理软件(Goldwave，加拿大)过滤 1 kHz 以下背景噪音，并以 22.05 kHz 重新采样。利用 Avisoft-SASLab Pro 5.1.09 声音分析软件(Avisoft Bioacoustics，德国)生成和测量语图(图 1)。语图生成的参数设置为，快速傅里叶变换 = 256 points，哈明窗口，帧长 = 100%，重叠 = 50%，频率分辨率 = 172 Hz，时间分辨率 = 2.9 ms。参照相关研究(Lindholm et al. 2007)，

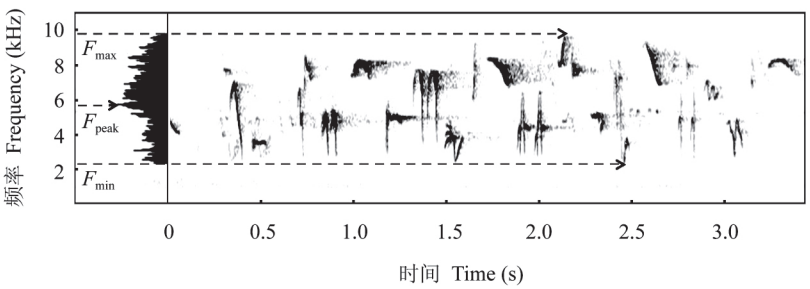

图 1 灰眉岩鹀鸣声的语图

Fig. 1 Sound spectrograms of *Emberiza godlewskii*

F_{max}. 最高频率；F_{min}. 最低频率；F_{peak}. 峰频。

F_{max}. Maximum frequency; F_{min}. Minimum frequency; F_{peak}. Peak frequency.

每只个体测量连续的 10 句录音，其中 2 只个体因录音长度限制，分别测量了 7 句和 9 句录音。测量的变量包括句子的最高频率、句子的最低频率、峰频(即能量最大处的频率)(图 1)，并计算了频宽(即最高频率与最低频率之差)。

1.4　统计分析　首先计算鸣声特征在个体内的均值，利用个体内的均值计算总体的均值。由于小型雀形目鸟类本身体重较小，觅食与否对体重影响较大(Perrins 1964)。为了更稳健地反应体型，参照相关研究(Cardoso et al. 2008)，分别用体重和体征综合指标来反应体型。体征综合指标通过提取体重、翅长、尾长和体长的主成分获得。其中第一主成分可解释原始变量的 55.4% 的信息，并且与所有原始变量均正相关(表 1)，作为体征综合指标。分别对体重、体征综合指标、喙长与鸣声特征进行相关分析。

表 1　基于身体量度的主成分分析特征值和解释的变异

Table 1　Eigenvalues and factor loading for principal components analysis of body measurement

变量 Variable	主成分 Principal component			
	1	2	3	4
体重 Weight	0.73	0.01	- 0.67	0.14
翅长 Wing	0.74	- 0.51	0.37	0.25
尾长 Tail	0.92	- 0.07	0.09	- 0.39
体长 Total length	0.55	0.79	0.25	0.13
特征值 Eigenvalue	2.22	0.89	0.65	0.25
解释的变异 Variance explained (%)	55.4	22.2	16.3	6.1

统计分析利用 R 2.15.0 (R Development Core Team)完成。数据用“平均值 ± 标准差”的形式表示。所有检验在 $P < 0.05$ 时认为有显著差异。在需要正态分布的统计分析时，均不拒绝正态分布的零假设。

2　结果与分析

描述性统计结果见表 2。鸣声特征上，最低频率和峰频在个体间变异较大，变异系数分别为 0.14 和 0.13；而最高频率和频宽在个体间变异较小，变异系数分别为 0.04 和 0.06。身体量度上，喙长和体重的变异系数分别为 0.07 和 0.06，翅长、尾长和体长在个体间变异较小，变异系数均为 0.03。鸣声特征与体重、体征综合指标或喙长均不存在显著的相关性($P > 0.05$)(表 3)。

3　讨　论

本文研究了灰眉岩鹀的身体量度与鸣声频率特征的关系。基于体型与鸣管体积正相关这一假设，理论预测体重大的个体鸣声频率低(Fletcher 2004)；而喙的张合可改变气管和口腔形成的共振腔的长度，从而影响鸣声特征的调节(Hoese et al. 2000，Podos et al. 2004)。这两个推论在种间或亚种间已得到充分验证，在种内尚缺乏一致的规律(Cardoso et al. 2008，Patel et al. 2010)。在本研究中，我们量化了灰眉岩鹀鸣声的最高频率、最低频率、峰频和频宽(图 1)，但未发现上述任何一个鸣声特征与体型或喙长存在显著的相关性(表 3)。

本研究未发现灰眉岩鹀的鸣声频率特征受到身体量度的影响，一个可能的原因是由于鸣声的学习掩盖了发声器官造成的影响。鸣禽的鸣唱需要后天学习才能获得。鸣声的学习多发生在雏鸟期，以成鸟的鸣声为模板(Hultsch et al. 2004)。雏鸟可以对学习的模板加以编辑和调节(Gentner et al. 2006，Lahti et al. 2011)，但雏鸟性成熟后发出的鸣声，在很大程度上仍受到鸣声学习模板的影响(Beecher 1996)。体重大的个体，虽然理论上可以发出更低的频率(Fletcher 2004)，但可能由于在鸣声学习时期接触到模板的鸣声频率较高，从而没有机会学习和发出低频率的鸣声。喙小的个体，理论上可以更快地张、合，从而更高效地调节鸣声特征，表现出鸣声的频宽更大(Hoese et al. 2000)。但也可能因为在鸣声学习期没有接触到频宽较大的模板，从而在鸣声中没有

表 2 灰眉岩鹀的鸣声特征和身体量度($n=17$)

Table 2 Descriptive statistics of sound characteristic, and of morphological measurements for *Emberiza godlewskii*

变量 Variable	平均值 Mean	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation	变化范围 Variation range
最高频率 Maximum frequency (kHz)	9.81	0.36	0.04	9.15~10.43
最低频率 Minimum frequency (kHz)	2.19	0.31	0.14	1.79~2.68
峰频 Peak frequency (kHz)	6.31	0.84	0.13	4.87~7.69
频宽 Frequency range (kHz)	7.63	0.48	0.06	6.63~8.27
体重 Weight (g)	19.18	1.05	0.06	16.78~21.33
翅长 Wing (mm)	78.32	2.35	0.03	75.00~83.00
尾长 Tail (mm)	75.38	2.41	0.03	71.00~79.00
体长 Total length (mm)	157.00	5.26	0.03	149.00~165.00
喙长 Beak length (mm)	16.17	1.20	0.07	13.60~18.20

表 3 灰眉岩鹀鸣声特征与体重、体征综合指标、喙长的相关性($n=17$)

Table 3 Correlations of song frequency traits with body mass, morphological measurement, beak length of *Emberiza godlewskii*

鸣声变量 Variables	体重 Weight		体征综合指标 Morphological measurement		喙长 Beak length	
	相关系数 (95%置信区间) Correlations (95% CI)	*P*	相关系数 (95%置信区间) Correlations (95% CI)	*P*	相关系数 (95%置信区间) Correlations (95% CI)	*P*
最高频率 Maximum frequency	-0.24(-0.64~0.28)	0.36	-0.33(-0.70~0.19)	0.21	-0.27(-0.67~0.24)	0.29
最低频率 Minimum frequency	0.23(-0.28~0.64)	0.37	0.21(-0.30~0.63)	0.42	-0.18(-0.61~0.33)	0.49
峰频 Peak frequency	0.23(-0.28~0.64)	0.38	0.36(-0.15~0.72)	0.16	-0.33(-0.70~0.18)	0.19
频宽 Frequency range	-0.33(-0.70~0.18)	0.20	-0.38(-0.73~0.12)	0.13	-0.09(-0.55~0.41)	0.73

表现出更大的频宽。

其次，身体量度的变异较小时，其对鸣声特征的影响也可能不易发现。Cardoso 等(2008)指出在小型雀形目鸟类中，由于身体量度在个体间变化较小，从而对鸣声特征的影响也较弱。Patel 等(2010)发现身体量度与鸣声特征的相关性，与研究对象的身体量度变异大小有关:种间比较时，身体量度差异大，多表现出身体量度与鸣声特征的相关性；体重大的鸟类，如黑天鹅(*Cygnus atratus*)，个体间体重差异较大，也表现出身体量度对鸣声特征的影响；中小型鸟类本身体重较小，个体间变异不大，所以身体量度对鸣声特征的影响不明显。本文研究对象灰眉岩鹀的体重为 19.2 g(表 2)，小于 70.2% 的鸟类(数据参见 Lislevand et al. 2007)。很可能是由于身体量度变异较小，从而没有发现对鸣声特征的影响。

性间和性内的选择作用也可能掩盖了鸣声频率随体征的变化。如在多数雀形目鸟类中，雌性偏爱频率较高的鸣唱(Cardoso 2012)；雄性间鸣声的交流会导致鸣声特征的改变(Byers et al. 2009)。最后，体型对鸣声影响的前提假设是体重近似反应了鸣管的体积(Ryan et al. 1985)。而雀形目鸟类鸣肌发达，可通过调节

鸣管的体积和形状，使得发声时鸣管的体积受体型的影响较小(Fletcher 2005)，故此也可能不表现出身体量度与鸣声特征的相关性。

鸣声的频率受到发声器官的影响，粗短的发声器官可发出更低的频率(Fletcher 2004)。通过体征来近似发声器官的大小，在种间比较研究中普遍得出鸣声频率与体重负相关的关系(如 Badyaev et al. 1997，Bertelli et al. 2002)。但在同一物种内鸣声频率与体征的研究结论却不一致。如灰胸绣眼鸟和红腹灰雀表现出体型大鸣声频率低(Schubert 1976，Potvin 2013)，暗眼灯草鹀和欧洲丝雀鸣声频率不随体型变化(Cardoso et al. 2008)，而体型小的暗绿柳莺鸣声频率反而低。雀形目鸟类发声时对鸣管的调节，以及种内个体间体型差异较小，可能弱化了体型对鸣声频率特征的影响(Cardoso et al. 2008，Patel et al. 2010)；并且性间选择的压力和方向不同，雌鸟偏爱较低或较高的频率，可以进一步强化或弱化体型与鸣声频率特征的关系(Cardoso et al. 2008)。通过增大样本量(录音的个体数、测量的语句数)，可以消除鸣管调节、体型差异较小的影响，从而发现体型与鸣声频率特征的关系；通过研究不同的物种在种内体型与鸣声频率的关系，进行 Meta 分析(如 Patel et al. 2010)，并将性选择的方向(如 Price 2004)和强度(如 Soma et al. 2011)作为变量加以考虑，可以有效量化性选择、体型及二者间的交互作用对鸣声频率特征的影响。本研究对灰眉岩鹀不同个体鸣声的频率与体重、喙长进行相关性分析，发现相关性不显著，支持 Cardoso 等(2008)和 Patel 等(2010)的观点:在中小型雀形目鸟类中体型对繁殖期鸣唱频率特征的影响并不显著。本文结果可为身体量度与鸣声频率特征关系的比较研究提供基础资料。

参　考　文　献

Badyaev A V, Leaf E S. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. Auk, 114(1): 40 – 46.

Beecher M D. 1996. Birdsong learning in the laboratory and field // Kroodsma D E, Miller E H. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. New York: Cornell University Press, 61 – 78.

Bertelli S, Tubaro P L. 2002. Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. Biological Journal of the Linnean Society, 77(4): 423 – 430.

Byers B E. Kroodsma D E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. Animal Behaviour, 77(1): 13 – 22.

Cardoso G C. 2012. Paradoxical calls: the opposite signaling role of sound frequency across bird species. Behavioral Ecology, 23(2): 237 – 241.

Cardoso G C, Hu Y, Mota P G. 2012. Birdsong, sexual selection, and the flawed taxonomy of canaries, goldfinches and allies. Animal Behaviour, 84(1): 111 – 119.

Cardoso G C, Mamede A T, Atwell J W, et al. 2008. Song frequency does not reflect differences in body size among males in two oscine species. Ethology, 114(11): 1084 – 1093.

Catchpole C K, Slater P J B. 2008. Bird Song: Biological Themes and Variations. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 20 – 28, 85 – 112, 71 – 202.

Derryberry E P. 2009. Ecology shapes birdsong evolution: variation in morphology and habitat explains variation in white-crowned sparrow song. American Naturalist, 174(1): 24 – 33.

Derryberry E P, Seddon N, Claramunt S, et al. 2012. Correlated evolution of beak morphology and song in the Neotropical woodcreeper radiation. Evolution, 66(9): 2784 – 2797.

Fletcher N H. 2004. A simple frequency-scaling rule for animal communication. Journal of the Acoustical Society of America, 115(5): 2334 – 2338.

Fletcher N H. 2005. Acoustic systems in biology: from insects to elephants. Acoustic Australia, 33(3): 83 – 88.

Gentner T Q, Fenn K M, Margoliash D, et al. 2006. Recursive syntactic pattern learning by songbirds. Nature, 440(7088): 1204 – 1207.

Gill F B. 2007. Ornithology. 3rd ed. New York: W. H. Freeman and Company, 215 – 242.

Hoese W J, Podos J, Boetticher N C, et al. 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. Journal of Experimental Biology, 203(12): 1845 – 1855.

Huber S K, Podos J. 2006. Beak morphology and song features covary in a population of Darwin's finches (*Geospiza fortis*). Biological Journal of the Linnean Society, 88(3): 489 – 498.

Hultsch H, Todt D. 2004. Learning to sing // Marler P,

Slabbekoorn H. Nature′s Music The Science of Birdsong. New York: Elsevier Academic Press, 80 – 107.

Irwin D E, Thimgan M P, Irwin J H. 2008. 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, 21(2): 435 – 448.

Lahti D C, Moseley D L, Podos J. 2011. A tradeoff between performance and accuracy in bird song learning. Ethology, 117(9): 802 – 811.

Lerch A, Rat-Fischer L, Nagle L. 2013. Condition-dependent choosiness for highly attractive songs in female canaries. Ethology, 119(1): 58 – 65.

Lindholm A, Linden A. 2007. Some notes on the distribution and songs of two Oriental Cuckoo taxa, *Cuculus* (*saturatus*) *saturatus* and *Cuculus* (*saturatus*) *optatus*. Forktail, 23(1): 12 – 16.

Lislevand T, Figuerola J, Szekely T. 2007. Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behavior, and resource sharing. Ecology, 88(6): 3218 – 3218.

Nemeth E, Pieretti N, Zollinger S A, et al. 2013. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280 (1754): 2012279B, doi: 10.1098/rspb.2012.2798.

Patel R, Mulder R A, Cardoso G C. 2010. What makes vocalisation frequency an unreliable signal of body size in birds? a study on black swans. Ethology, 116(6): 554 – 563.

Perrins C M. 1964. Weight//Thomson A L. A New Dictionary of Birds. London: Nelson, 883 – 884.

Podos J, Southall J A, Rossi-Santos M R. 2004. Vocal mechanics in Darwin′s finches: correlation of beak gape and song frequency. Journal of Experimental Biology, 207(4): 607 – 619.

Potvin D A. 2013. Larger body size on islands affects silvereye *Zosterops lateralis* song and call frequency. Journal of Avian Biology, 44(3): 221 – 225.

Price J J, Lanyon S M. 2004. Patterns of song evolution and sexual selection in the Oropendolas and Caciques. Behavioral Ecology, 15(3): 485 – 497.

Ryan M J, Brenowitz E A. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. The American Naturalist, 126(1): 87 – 100.

Savage V M, Gillooly J F, Woodruff W H, et al. 2004. The predominance of quarter-power scaling in biology. Functional Ecology, 18(2): 257 – 282.

Schubert M. 1976. Über die variabilität von lockrufen des gimpels, *Pyrrhula pyrrhula*. Ardea, 64: 61 – 71.

Slabbekoorn H, Peet M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise-great tits hit the high notes to ensure that their mating calls are heard above the city′s din. Nature, 424 (6946): 267 – 267.

Soma M, Garamszegi L Z. 2011. Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. Behavioral Ecology, 22(2): 363 – 371.

Wallschlager D. 1980. Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. Experientia, 36(4): 412.

覃歆, 王乙霞, 何田, 等. 2011. 灰眉岩鹀(*Emberiza godlewskii*)的鸣唱特征分析. 北京师范大学学报: 自然科学版, 47(4): 405 – 408.

夏灿玮, 王乙霞, 覃歆, 等. 2011. 灰眉岩鹀种群内鸣声的空间格局. 生态学杂志, 30(6): 1131 – 1136.