

鸟类鸣声：录音、回放和分析

Bird Song: Record, Playback and Analysis

夏灿玮*

生物多样性与生态工程教育部重点实验室，生命科学学院，北京师范大学，北京

*通讯作者邮箱: xiacanwei@bnu.edu.cn

引用格式: 夏灿玮. (2021). 鸟类鸣声：录音、回放和分析. **Bio-101 e1010624. Doi: 10.21769/BioProtoc. 1010624.**

How to cite: Xia, C. W. (2021). Bird Song: Record, Playback and Analysis. Bio-101 e1010624. Doi: 10.21769/BioProtoc. 1010624. (in Chinese)

摘要: 鸣声是鸟类交流的重要手段，其中鸣禽繁殖季发出的鸣唱，是鸟类研究中了解最为深入的通讯信号。鸟类利用鸣声来保卫领域和吸引配偶。鸣声的差异是鸟类种间识别的关键特征。本章介绍鸟类鸣声录制技术，探讨野外获取高质量鸟类鸣声录音的方法。介绍鸟类鸣声的量化方式和鸣声特征的测量。对影响鸟类鸣声回放实验的因素进行探讨，并比较了不同回放实验设计的优缺点。结合研究案例，对鸟类鸣声的功能，以及鸣声特征的演化分析进行了介绍。

关键词: 鸟类，鸣声，录音，回放，语图

研究背景

声音通讯是鸟类交流的重要方式。声信号变化快，要求信号接收者快速地做出反应。从研究角度来说，声音研究的第一步是要将快速变化的声信号固定下来，并提取有用的信息。由于动物种间听觉系统的差异，人类提取动物声音的信息，未必在动物通讯中起关键作用。检验动物声音信号的作用，需要借助回放 (playback) 实验：将声音信号播放给目标动物，通过观测目标动物的反应来推断声音信号的功能。本文将介绍野外录音、语图制作、回放实验这三项声音研究的常用技术，探讨鸟类鸣唱的功能，并通过案例介绍鸟类鸣声在物种演化研究中的应用。

1. 野外录音

随着技术的进步和电子产品的普及，野外录制鸟类鸣声已经越来越容易。利用智能手机就有可能录制高质量的录音。但自然界中的鸟类通常距人较远，获取清晰的录音需要借助专业的录音设备。这些昂贵专业设备的目的是尽可能保留目标声音，减少失真。录音中的失真主要源于三个方面：背景噪音、声信号转换为电信号、连续信号转换为离散信号。

1.1 录音设备

背景噪音是造成录音失真的重要原因。目标动物声音之外的所有声音都可以看作是背景噪音，在录音中要尽可能消除，以突显目标声音。在录制位置较远的鸟类时，其鸣声易被距离话筒较近的声源所掩盖。因此，野外录制鸟类鸣声时，需要借助指向性话筒或集音罩话筒。指向性话筒和集音罩话筒都会放大正前方的声信号，并减弱其他方向的音量。

声音信号在记录到存贮介质（如录音带、SD 卡）时，需要先转换为电信号。理想情况下不同频率的声音转换为电信号时的响应是一致的，即电信号的强度只受声信号强度的影响。但是实际的录音设备无法做到这一点，导致记录频率不同的声音时会产生失真。专业的录音话筒会提供频响曲线这个参数。频响曲线越光滑、维持不变的频段越长，说明话筒造成的失真越小。盲目地追求高质量的频响曲线也是没有必要的，会导致硬件价格大幅上升。通常对录制目标声音的频率范围有一个大体的预期，在这个频率范围内有一个良好的频响曲线就足够了。

1.2 参数设置

连续声音信号转换为存储的离散信号的过程也可能导致失真。单位时间内记录的次数越多，失真越少，但是占据的存储的容量也越大。考虑到人类可听声的上限大约是 20 kHz，而每个震动周期至少有 2 个采样点可以还原声音，所以通常设置每秒钟采样 4 万次，即采样频率为 40 kHz。每个采样点记录声音所用的字节越多，对声音的还原也越好。对于二进制的存储设备而言，1 个字节只能记录有、无声音，而 2 个字节可以记录无声音、低音量、中音量和高音量。占用的字节越多，越能够精确地还原录制的声音。对于多数人类的听力而言，利用 16 个字节记录声音，相邻音量的差异已经无法识别了。对于专业的调音师，利用 24 个字节记录声音，就很难区分相邻音量的差异。所以录音时的采样精度设置为 16

字节或是 24 字节。

2. 语图

2.1 语图制作

二十世纪初对动物声音的研究多是基于口耳相传。一方面是由于录音设备造价昂贵，且录音拷贝技术存在限制，另一方面是由于缺乏声音量化的方法。人类可听声的频率范围是 20-20,000 Hz，即声源每秒钟震动 20-20,000 次。在极短的时间内，声音就会有很大的改变。如此瞬息万变的信息，凭借人类感官系统，难以做到精确量化。人类曾尝试过使用拟声词和乐谱来量化鸟类的声音。但这两种方式都没有在科学界得到大范围的推广。拟声词带有很强的主观色彩、受到使用者母语的影响，而乐谱需要使用者具备一定的乐理知识。更重要的原因是基于人类语言的拟声词和基于人类感官的乐谱不适于描述鸟类的声音：鸟类的鸣声音调高、音素之间的间隔小、在时间上变化过于丰富，用语言或乐谱来精确地描述鸟鸣是很难实现的。

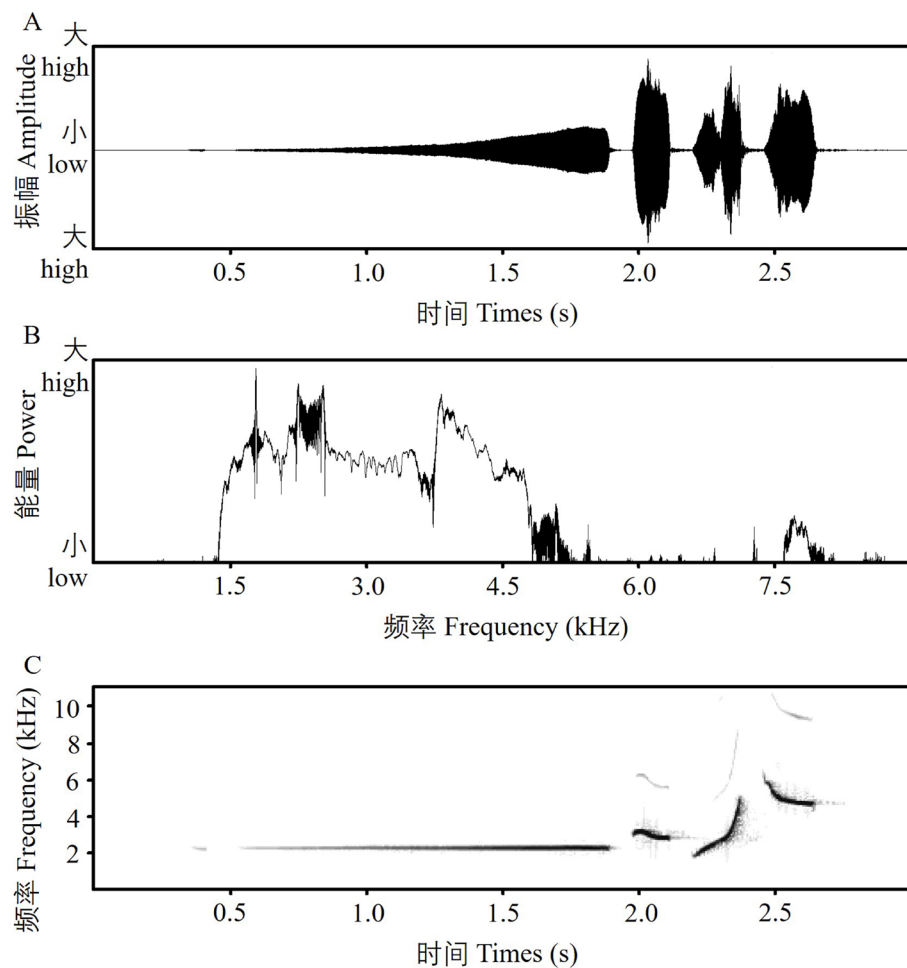


图 1. 强脚树莺鸣声的波形图 (A)、功率谱图 (B)、语图 (C)

声谱仪的问世对动物声音研究具有划时代的意义。通过声谱仪，人们才精确地捕捉到鸟鸣的变化和结构。声谱仪又称声音摄谱仪，可实现动态音频频谱分析。声谱仪由信号记录器、频谱分析仪和频谱输出器三部分组成，能将声音信号转变为携带声音信息的可视化图谱。由声音信号转变成的可视化图谱主要有三种：波形图 (图 1A)、功率谱图 (图 1B)、语图 (图 1C)。波形图展示振幅随时间的变化。横坐标为时间，纵坐标为振幅，音量反映在纵轴峰值的高度上。功率谱图展示音频内信号功率随频率的变化，换言之，展示频域内能量的分布状况。语图展示频率与时间的关系。横坐标为时间，纵坐标为频率，振幅的大小由图形的颜色体现。在鸟类研究中，语图是最重要的声音展示方式。

从波形图到语图，实际上是声信号从时域到频域的转换过程。首先需要将波形图切割为短时间的信号，也就是加窗，然后对切割后的信号施加傅里叶变换转

换到频域空间，最后将频域空间的信号按照时间轴排列得到语图。需要注意的是，制作语图中不同的参数设置，会影响到语图的呈现效果及测量的精度。如，对于采样频率为 22.05 kHz 的声音，采用步长为 256 的傅里叶变换、汉明窗口、相邻窗口间重叠 50%，得到语图的时间分辨率为 5.8 ms、频率分辨率为 86 Hz；若是将相邻窗口间重叠设置为 75%，得到语图的时间分辨率为 2.9 ms、频率分辨率保持 86 Hz 不变。为了不同研究之间便于比较，通常同一类物种，或是声音结构大体相似的物种，使用相同的参数制作语图。所以在制作语图之前，需要查阅文献了解参数的设置；在稿件写作中，需要呈现出语图制作的参数，便于读者了解测量的精度。

2.2 声音测量

语图能呈现出声音频率、音量随时间的变化。音量受到录音者和目标鸟类之间距离的影响，而野外录音难以控制或量化距离，所以在声音分析时通常对音量的关注较少。与音量有关的常用量化指标有 2 个：最大音量出现的时间、最大音量对应的频率。这两个变量是音量的相对值，而非绝对值，只要录音过程中录音者与声源之间的距离大体保持不变，就可以较为准确地测量。研究中重点关注的是声音频率特征随时间的变化。常用的与频率有关的变量有：最高频率、最低频率、峰值频率、起始频率、终止频率。与时间有关的变量有：声音的持续时间、以及特定频率（如，最高频率）出现的时间。由于存在众多的测量变量，在利用假设检验分析声音时极易出现第一类错误膨胀的问题。针对这一问题，有两种常用的处理方式。一是先基于声音的整体比较（如，多变量方差分析），在整体存在差异的前提下，再逐一比较各变量的特征；另一种方法是对声音变量进行降维（如，主成分分析），只关注少数特征值大的维度。进行每个分量的比较，或是需要比较的主成分较多时，可以结合显著性水平的校正（如 Bonferroni 校正）来缓解假设检验时第一类错误的膨胀。

3. 回放实验

3.1 回放实验目的

回放是对目标个体播放录制的视频或音频信号，以观察目标个体的反应。在鸟类研究中，多使用音频信号回放。利用回放同种的声音模拟领域入侵，是诱捕鸟类、获取录音的常用手段。回放也广泛应用于实验研究，通过观测目标个体的反应，

以检验不同回放声音的差异，如：邻居-陌生者识别、方言的区分、鸟种的划分。在回放实验中，通常希望反应差异由回放声音的不同而造成。但实际研究中，除了回放声音对反应的影响，还有许多影响因素 (表 1)。需要通过实验设计，尽可能地排除干扰因素，突出回放声音的影响。

表 1. 回放实验中影响目标个体的因素

因素 Factors	可能的影响 Potential effects
回放的声音 Sound	不同回放声音诱发反应不同 Different responses to different sounds
音箱的位置 Location	领域不同位置保卫强度可能不同 Intensely defend some area (e.g., nest area)
回放实验的时间 Time	不同时段反应存在差异 Activity changes with day time
目标个体的繁殖状况 Breeding cycle	不同繁殖阶段反应不同 Variable aggression in different period
目标个体的身体状况 Individual quality	身体状况好的个体反应更激烈 High quality individuals show high aggressiveness
实验间的交互作用 Experiment	前一次实验使个体更兴奋或疲倦，影响下一个回放实验中的反应 The delay effect of previous playback, which may affect the following playback

3.2 回放实验设计

以检验邻居-陌生者鸣唱的识别为例，回放实验中需要排除音箱的位置、回放实验的时间、实验对象的繁殖状况、实验对象的身体状况对诱发行为的影响。有两

种单音箱的回放实验设计：第一种对同一只个体轮流播放邻居鸣唱和陌生者鸣唱，邻居鸣唱和陌生者鸣唱的顺序可以随机决定，或是参照惯例先播放邻居鸣唱。回放邻居鸣唱和陌生者鸣唱时音箱的位置在领域中保持不变。这种实验设计可以消除音箱的位置、实验对象的繁殖状况、实验对象的身体状况对回放诱发行为的影响。如果两次回放实验间隔时间不长，且天气等外部环境因素基本一致，回放实验的时间对目标个体行为的影响也可忽略。但前后两次回放实验可能产生交互作用：第一次回放可能导致目标个体在第二次回放时疲倦或是兴奋。第二种实验设计首先将实验对象随机分为两组，每组只回放一种声音。这种实验设计可以避免对同一只个体两次回放实验间的交互作用。但该实验设计中很难保证两组实验对象在繁殖状况、身体状况上是一致的。

双音箱回放法是利用两个音箱对目标个体同时播放两段不同的声音，分析目标个体对不同位置声音反应的差异。双音箱回放法可消除回放实验时间、目标个体繁殖状况和身体状况、回放实验间交互作用对回放诱发行为的影响。但该方法在雄性个体回放实验中使用较少。批评者认为该方法不能很好地区分目标个体对回放声音和音箱所在位置的响应，但通过重复两次双音箱回放，并交换两次回放的内容，可以有效地消除音箱位置对实验结果的影响 (Stoddard *et al.*, 1990)。并且双音箱回放使得目标个体处于二选一的抉择，能够凸显回放声音诱发反应的差异。

4. 鸟类鸣唱

4.1 鸣唱的功能

鸣唱指鸣禽 (通常为雄鸟) 在繁殖季发出的复杂的声音信号，具有吸引配偶和保卫领域的作用 (Kroodsma and Byers, 1991)。但鸣唱的这两个功能是尚存争议的。目前仍乏直接的证据支持吸引配偶的功能，比如观察到雌鸟飞到鸣唱的雄鸟身边、或者雌鸟听到雄鸟鸣唱后表现出独特的行为，并形成配对关系。雌鸟通常比较隐蔽，较难在野外观察到配偶选择的过程。利用野外捕捉的雌鸟进行实验时，常表现出较强的应激行为，难以体现对鸣唱的偏好。研究中常对雌鸟注射性激素，观察其对鸣唱的反应。在此状态下雌鸟可表现出对本种鸣唱的偏好，尤其偏好复杂的本种鸣唱。但这只是吸引注射性激素的雌鸟，不足以说明鸣唱在自然情况下能吸引配偶。

鸣唱保卫领域功能的直接证据来自移除实验 (speaker-replacement experiment) 和致哑实验 (muting experiment)。移除实验将领域内的原有雄鸟移除,用音箱播放其鸣唱能够减少其它雄鸟对该领域的入侵。致哑实验通过破坏领域内雄鸟的发声器官使其不能鸣唱,发现其它雄鸟入侵该领域的频率增加。移除实验和致哑实验只在少数鸟类中验证过,如海滨沙鹀 (*Ammodramus maritimus*) (McDonald, 1989) 和歌带鹀 (*Melospiza melodia*) (Nowicki *et al.*, 1998)。在多数鸟类中,对领域内雄鸟播放同种其它雄鸟的鸣唱,能诱发领域内雄鸟的攻击行为,从而认为鸣唱具有保卫领域的功能。但实际上,该实验证实的是鸣唱具有入侵领域的功能,而非保卫领域的功能。

4.2 鸣唱与适合度

可能与适合度相关的鸣唱特征包括语句的长度、频域的宽度、节奏、复杂性。其中鸣唱复杂性与适合度的关联得到的关注最多。对于鸣唱简单的鸟种,鸣唱复杂性指的是个体能鸣唱的所有不同句子的总数;而对于鸣唱复杂的鸟种,由于很难穷尽所有鸣唱的句子,鸣唱复杂性多指单位时间内个体鸣唱的不同句子数量。基于 4 种鸟类的 13 个种群的研究,我们发现鸣唱复杂的个体存活的时间更长 (夏灿玮和张雁云, 2016)。但尚无法判断鸣唱复杂的个体是否普遍获得更多的繁殖机会 (Byers and Kroodsma, 2009)。

脱缰 (run away) 理论认为性选择性状会夸张地表达,直至影响个体的存活。按照脱缰理论,个体将最大化地表达鸣唱特征直至影响存活,即鸣唱特征存在个体间的差异但个体质量 (以存活能力衡量) 却无差异。其它的性选择理论,允许高质量的个体更好地表达性状,如累赘 (handicap) 理论认为当高质量个体表达性状花费的代价更小时,性状在高质量个体中表达得更强。但鸟类鸣唱的成本有多高,目前还知之甚少。不同质量的个体维持鸣唱的代价不同,目前更是缺乏详实的证据。

有研究认为鸣唱特征与适合度的关联,并不是通过雄鸟自身的质量,而是通过吸引优秀的雌鸟而获得适合度的增加 (Prum, 2012)。为什么优秀的雌鸟会对某种鸣唱特征产生青睐,却没有很好的解释。考虑到鸣唱未必需要很高的代价,如何避免劣势的个体夸张地表达鸣唱特征从而在配偶竞争中获胜,也缺乏相应的解释。动物可以主动改变鸣唱特征,比如身体状况下降的个体会增加鸣叫的投

入 (An and Waldman, 2016)。鸣唱特征的短期变化，也使得其与适合度的关联更加的复杂。

4.3 鸣唱与鸟种的分化

鸣唱具有种的特异性。近年来鸟类新种的发现，普遍使用了鸣声的特征。按照生物物种的标准，生殖隔离是划分物种的重要特征。两个种群相互间不能识别对方鸣唱，被认为是生殖隔离的体现。繁殖是雌鸟和雄鸟共同的需求，理论上应该是雌鸟不能识别对方种群雄鸟的鸣唱，从而产生生殖隔离。但由于野外不容易观察到雌鸟的行为，通常是对雄鸟进行回放实验。虽然有证据表明雌鸟和雄鸟对鸣唱的区分能力是不同的 (Yang *et al.*, 2011; Branch and Pravosudov, 2016)，但由于操作上的便捷，在研究中仍然以对雄鸟的回放为主。

5. 鸟类鸣声的演化

5.1 研究方法评述

由于鸣声不会留下化石资料，通过追溯历史上鸟类的鸣声，探究鸣声在鸟类演化中的作用，长期被认为是不可行的事情。随着近乎涵盖所有鸟种的系统发育树的构建 (Jetz *et al.*, 2012)，以及重塑祖先状态 (reconstructing ancestral states) 算法的建立，为了解历史上鸟类的性状提供了可能。比如 Odom *et al.* (2014) 通过将雌鸟是否鸣唱的性状，叠加到鸟类系统发育树后，提出雌鸟鸣唱在雀形目 (Passeriformes) 鸟类演化早期是普遍现象，这与现今主要由雄鸟发出鸣唱存在很大的差异；Lachlan *et al.* (2018) 对沼泽带鹀 (*Melospiza georgiana*) 的研究显示，其现今鸣唱的曲目，可能在种群中存在于 500 年。目前重塑祖先状态的算法多借鉴于 DNA 突变的模型，其前提假设是性状突变的速率要足够的低。但在鸟类鸣声特征的演化方面，不乏快速演化的案例，如褐头牛鹀 (*Molothrus ater*) 种群中多数个体鸣唱句型的特征，在 30 年间都发生了改变 (O’Loghlen *et al.*, 2011)；黄脸林莺 (*Dendroica occidentalis*) 种群中的优势句型在 12 年间就发生了更替 (Janes and Ryker, 2013)。鸣声特征的变化与 DNA 突变还存在两点明显的差异：首先，DNA 碱基的突变在多数情况下是中性的，而鸣声特征牵涉到配偶的选择，从而影响个体适合度，即鸣声特征的变化通常是非中性的；其次，DNA 碱基只有 4 个状态，而鸟类鸣声的状态则要多很多。正是因为鸟类鸣声特征的变化与 DNA 突变在诸多方面 (演化速率，中性突变，状态数量) 有明显的

差异，需要以一个审慎的态度去评估鸣声演化的研究。

在鸟类鸣声演化的研究中，首先要处理的是共同祖先的影响。具有共同祖先的物种存在着相互关联。若将每个物种的数据作为独立的观测，则会犯假重复 (pseudoreplication) 的错误。而物种间的关联又因物种分化的时间和具体的性状而变化，故直接校正第一类错误的阈值 (如 Bonferroni 校正) 在跨物种比较时并不推荐。因为该校正容易导致苛刻的标准从而减弱统计分析的功效。针对共同祖先的影响，主要有两类处理方法：将谱系关系纳入分析的模型中，或是依据谱系关系选择独立的数据进行分析。前者先计算谱系树上任意两个相邻节点的差值，再将该差值纳入分析的模型中。当性状是无方向的随机演化时，谱系树上各相邻节点的差值之间是相互独立的。含谱系关系的广义最小二乘法 (phylogenetic generalized least squares) 可以进一步放宽性状无方向随机演化的假定。另一类方法将姊妹种性状的差值作为独立的数据纳入分析的模型中。该方法隐含的假设是：姊妹种之间的相互影响要远大于受其他物种的影响。这类方法对谱系树的要求较低，只需要谱系树末端的拓扑结构和枝长准确即可，但可用的信息损失量较多，会导致统计分析的功效降低。

5.2 鹤科鸟类鸣声演化

以侯雨辰等 (2015) 对鹤科 (Gruidae) 鸟类鸣声研究为例，介绍研究鸟类鸣声演化的步骤。本文将偏重介绍分析的思路，分析的细节和结果可参阅原文。

鹤科鸟类属于非鸣禽，该科共有 4 属 15 种鸟类，广布于世界各地。鸣声通讯在鹤类的生活中起到重要作用，如丹顶鹤 (*Grus japonensis*) 配偶间相互影响使得鸣声特征趋同 (Klenova *et al.*, 2008)；白枕鹤 (*Grus vipio*) 长距离通讯时鸣声特征具有性别差异 (Bragina *et al.*, 2013)。侯雨辰等 (2015) 的研究目的有两个：重塑鹤科祖先类群的鸣声特征；检验体重对鸣声特征演化的影响。鸟类的体重会影响到发声器官的形态，从而对鸣声特征产生影响。

对于多个类群声音的比较，可从网络鸣声数据库获取录音。常用的网络鸣声数据库有：Macaulay Library (<http://macaulaylibrary.org>)，Xeno-canto (<http://www.xeno-canto.org>)，Borror Laboratory of Bioacoustics (<http://blb.osu.edu>) 和 AVoCet: Avian Vocalizations Center (<http://avocet.zoology.msu.edu>)。使用网络鸣声数据库的录音需要注意版权问题。多数的录音可以免费用于学术

研究，少部分录音需要购买使用的版权。声音量化的特征易粗不易细。要选用各个类群都具有的特征进行量化，避免迷失在少数类群独有的声音细节上。常用于跨物种比较的声音特征有：持续时间、最高频率、最低频率、频宽、峰频、音素数量。侯雨辰等 (2015) 对鹤类研究中量化的声音变量见图 2。依据种内鸣声的变异程度，决定测量的声音数量。对于鸣声简单的类群，测量 10 只个体差不多就足够了。对于鸣声繁杂多变的类群，可以考虑增加样本量，以体现鸣声特征的变异程度。

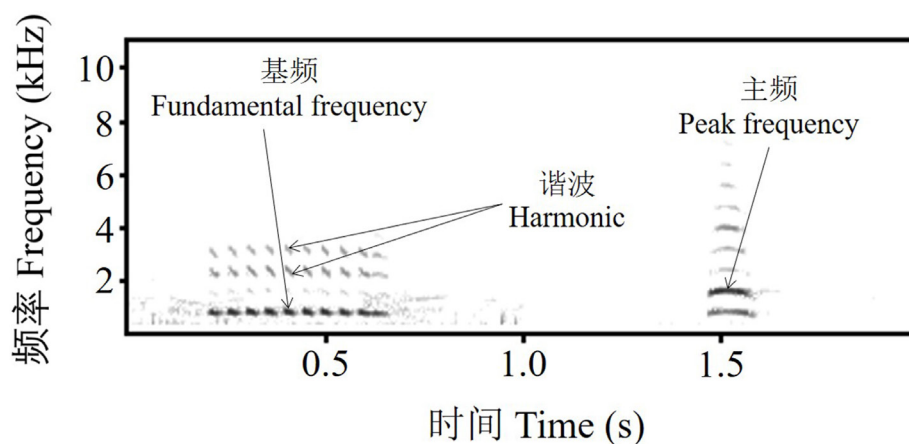


图 2. 白鹤鸣声测量的变量

Krajewski *et al.* (2010) 构建的鹤科鸟类的系统树基于线粒体全基因序列，所有分化节点的支持率 (Bayesian posterior probability) 均大于 94%。在获取现生类群的鸣声特征和谱系树以后，即可开展溯祖分析。推荐使用 R 语言的"ape"包进行溯祖分析。"ape"包有两大优点，一是功能全面，二是免费使用。在溯祖分析的过程中，需要选择合适的演化模型。由于鸣声资料没有化石证据，所以在选用演化模型时带有很大的主观性。

结果解读的原则是：在现今起作用的因素，在演化历史中也可能起作用。除非有充足的理由和大量的证据，否则不应该轻易得出违反现今常识的结论。如，现今鸟类鸣声频率特征普遍与体重负相关，若在演化中发现鸣声频率增加伴随着体重的增加，就不能轻易给出体重增加导致鸣声频率上升的结论。体重和鸣声频率特征的正相关，很可能是其他协变量作用的结果，也有可能是错误的选择演

化模型导致的虚假结论。关于宏观性状演化的分析和结果的解读可参阅 Garamszegi 主编的书籍《Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology》。

致谢

感谢中国科学院宋刚博士的邀稿；感谢北京师范大学张雁云教授对初稿的修改；感谢北京师范大学张屹美研究生对返修稿的校对。

参考文献

1. 侯雨辰, 丁楠, 夏灿玮. (2015). [鹤科鸟类鸣声特征的演化](#). *动物学杂志* 50(1): 31-40.
2. 夏灿玮, 张雁云. (2016). [四种鸣禽个体间曲目的差异与领域维持时间的 Meta 分析](#). *动物学杂志* 51(3): 353-362.
3. An, D. and Waldman, B. (2016). [Enhanced call effort in Japanese tree frogs infected by amphibian chytrid fungus](#). *Biol Lett* 12(3): 20160018.
4. Bragina, E. and Beme, I. (2013). [Sexual and individual features in the long-range and short-range calls of the white-naped crane](#). *The Condor* 115(3): 501-507.
5. Branch, C. L. and Pravosudov, V. V. (2016). [Do male mountain chickadees discriminate between local and non-Local elevation intruders?](#) *Ethology* 122(5): 376-388.
6. Byers, B. E. and Kroodsma, D. E. (2009). [Female mate choice and songbird song repertoires](#). *Anim Behav* 77(1): 13-22.
7. Garamszegi, L. Z. (2014). [Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology](#). Springer. Berlin. ISBN: 9783662512913.
8. Janes, S. W. and Ryker, L. (2013). [Rapid change in a type I song dialect of hermit warblers \(*Setophaga occidentalis*\)](#). *The Auk* 130(1): 30-35.
9. Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. and Mooers, A. O. (2012). [The global diversity of birds in space and time](#). *Nature* 491: 444-448.
10. Klenova, A. V., Volodin, I. A. and Volodina, E. V. (2008). [Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane \(*Grus japonensis*\)](#). *J Ethol* 26: 317-325.

11. Krajewski, C., Sipiorski, J. T. and Anderson, F. E. (2010). [Complete mitochondrial genome sequences and the phylogeny of cranes \(Gruiformes: Gruidae\)](#). *The Auk* 127(2): 440-452.
12. Kroodsma, D. E. and Byers, B. E. (1991). [The function\(s\) of bird song](#). *Am Zool* 31(2): 318-328.
13. Lachlan, R. F., Ratmann, O. and Nowicki, S. (2018). [Cultural conformity generates extremely stable traditions in bird song](#). *Nat Commun* 9: 2417.
14. McDonald, M. V. (1989). [Function of song in Scott's seaside sparrow, *Ammodramus maritimus peninsulae*](#). *Anim Behav* 38(3): 468-485.
15. Nowicki, S., Searcy, W. A. and Hughes, M. (1998). [The territory defense function of song in song sparrows: a test with the speaker occupation design](#). *Behaviour* 135(5): 615-628.
16. O'Loghlen, A. L., Ellis, V., Zaratzian, D. R., Merrill, L. and Rothstein, S. I. (2011). [Cultural evolution and long-term song stability in a dialect population of brown-headed cowbirds](#). *The Condor* 113(2): 449-461.
17. Odom, K. J., Hall, M. L., Riebel, K., Omland, Kevin. E. and Langmore, N. E. (2014). [Female song is widespread and ancestral in songbirds](#). *Nat Commun* 5: 3379.
18. Prum, R. O. (2012). [Aesthetic evolution by mate choice: Darwin's really dangerous idea](#). *Philos T R Soc B* 367(1600): 2253-2265.
19. Stoddard, P. K., Beecher, M. D., Horning, C. L. and Willis, M. S. (1990). [Strong neighbor-stranger discrimination in song sparrows](#). *The Condor* 92(4): 1051-1056.
20. Yang, C., Zhang, Y., Cai, Y., Stokke, B. G. and Liang, W. (2011). [Female crowing and differential responses to simulated conspecific intrusion in male and female hainan partridge \(*Arborophila ardens*\)](#). *Zool Sci* 28(4): 249-253.