

鸟类鸣声地理变异的形成机制

夏灿玮, 张雁云*

(北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

摘要: 鸣声在鸟类的通讯和性选择中具有重要的意义。鸣声地理变异广泛存在于鸟类中, 对其研究有助于了解近缘种的分类和演化历史。鸣声地理变异格局的形成是一个复杂的过程, 可能是某一因素起主导、多因素协同作用的结果。主要影响因素有奠基者效应、鸣声漂变、遗传差异、性选择、生境等。年际间鸣声的稳定性和种群内鸣声的变异性, 是鸣声地理变异研究中应该重视的问题, 通过鸣声学习和扩散机制来研究鸣声地理变异, 可能是将来本领域的研究热点。

关键词: 鸟类鸣声; 地理变异; 鸣声漂变

中图分类号: Q62; Q959.7 文献标识码: A 文章编号: 1000-7083(2009)05-0777-04

The Significance and Affection Factors of Bird Song's Geographical Variation

XIA Can-wei, ZHANG Yan-yun*

(College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: Bird song as one of the most important features of Aves has significance in communication and sexual selection. Geographical variation of bird song is a common phenomenon in birds, appearing among non-songbirds, sub-songbirds and songbirds. Research on the geographical variation of bird song can help clarify speciation. The major reasons for geographical variation may be due to founder effects, song drift, genetic difference, sexual selection, and habitat-dependent song divergence. Song changes over the years and song variation within a population need to be taken into account when dealing with geographical variation of bird song. The relationships among geographical variation, song learning and dispersal mechanisms may be the new hot topic for future research.

Key words: bird song; geographical variation; song drift

鸟类鸣声(bird song)地理变异(geographical variation)指同一物种不同种群间的鸣声差异(雷富民, 1999a), 这些差异具体体现在曲目量(repertoire size)、句型(songtype)、频率范围、音节长短等方面。鸣声地理变异在鸟类中很普遍, 广泛存在于非鸣禽、亚鸣禽和鸣禽中(Slabbekoorn, 2002)。

鸣声地理变异又可分为鸣声宏地理变异(macrogeographical variation)和微地理变异(microgeographical variation)。两者涉及的空间距离不同, 相对于微地理, 宏地理变异一般研究相距较远的种群, 种群间的个体极少有接触和交配的机会(Munding, 1982)。方言(dialect)是鸣声地理变异的一种表现形式, 强调鸣声差异在空间上和时间上的稳定性。一般情况下认为方言和地理变异这两个术语是相近的(雷富民, 1999a)。本文中除了特别强调的地方, 都使用“鸣声地理变异”这一术语。鸟类的鸣声可以分为鸣唱(song)和鸣叫(call)(Marler, 2004), 鸟类繁殖期的鸣唱是鸣声地理变异的热点, 但鸣叫和非繁殖期的鸣唱亦引起一些研究者的兴趣, 如对橙额鸚鵡 *Cyanoramphus malherbi* 鸣叫和铜色牛鹬 *Molothrus aeneus* 越冬期鸣唱地理变异的研究(Bradbury et al., 2001; Warren, 2003)。并且鸣唱和鸣叫本身也很难明确界

定, 本文中除了特别强调的地方, 都使用“鸣声”这一术语。

1 鸣声地理变异研究在进化和分类学上的意义

鸣声具有保卫领域、吸引异性、相互交流等功能, 在鸟类生活史中起着至关重要的作用(Slater, 2003; Collins, 2004)。鸣声比较研究已经被广泛用于现代鸟类分类学研究, 特别是在种级水平的研究中(雷富民, 1999b; Alstrom & Ranft, 2003)。鸟类可区分同一物种不同种群间鸣声的差异, 且本地区的鸣声往往能更好地吸引异性和保卫领域(Bolton, 2007; Seddon & Tobias, 2007)。这一现象限制了不同种群间的基因交流, 增大种群间的遗传差异, 导致亚种的形成和物种分化(Baker & Cunningham, 1985; Slabbekoorn, 2002; 雷富民, 王钢, 2002)。

Seddon 和 Tobias (2007) 研究了栗尾蚁鸟 *Myrmeciza hemimelaena* 同一亚种相隔不远的 1 个岛屿种群和 2 个大陆种群的鸣声, 发现岛屿种群和大陆种群的鸣声在音节数、首音节持续时间和频率变化幅度等方面有着显著的差异。而大陆种群之间没有明显差异, 回放实验也显示大陆的雌鸟对大陆雄鸟的鸣声有着明显的偏好。据此推测性选择信号的

收稿日期: 2008-12-30

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhangyy@bnu.edu.cn

致谢: 北京师范大学的研究生李建强、周智鑫、董路、周祯婷提出了宝贵意见, 谨致谢忱!

差异将阻碍基因交流,最终导致物种的分化(Seddon & Tobias, 2007)。Irwin 等(2000,2001a、b,2005)系统研究了暗绿柳莺 *Phylloscopus trochiloides viridanus* 亚种和 *P. t. plumbeitarsus* 亚种的鸣声,指出两个亚种之间在鸣声的最低频率、最高频率、语句持续时间(song length)和平均每个语句的音节数等方面存在显著差异,雌性只对本亚种的雄性鸣声反应,所以不会出现亚种间杂交现象。Toews 等(2008)对鹪鹩 *Troglodytes troglodytes pacificus* 亚种和 *T. t. hiemalis* 的研究也表明,鸣声差异是这两个亚种分化与稳定的基础。

2 鸣声地理变异产生的原因

鸣声地理变异受诸多因素的影响,主要有奠基者效应、鸣声漂变、种群的遗传差异、性选择和生境的影响。

2.1 奠基者效应(founder effects)

在由少数的个体建立起的新种群中,种群的鸣声特征很大程度上取决于最初的建群个体(Lack & Southern, 1949),所以对同一鸟种而言,位于主要分布区的种群,其鸣声往往与散布于各个小分布区的种群有较大差异(Brambilla *et al.*, 2008)。小种群的鸣声通常更单调,各个小种群之间鸟类的鸣声差别也很大。由于不同个体的扩散能力不同,其对新生境的适应能力也有差异,这种偏差将使奠基者效应更明显。如新种群的建立者常是一些扩散出来的年轻个体,其曲目库小于成年个体的曲目库,因此新种群的鸣声将比原种群的单调(Thielcke, 1973)。

Naugler 和 Smith(1991)比较了狐色雀鹀 *Passerella iliaca* 岛屿种群与大陆种群的鸣声差异:岛屿种群每个雄性个体只有 1 种句型,所有个体一共有 15 种音节型;大陆种群的雄性平均有 3.2 种句型,所有个体共有 49 种音节型(Naugler & Smith, 1991)。可见无论从个体水平还是种群水平,狐色雀鹀岛屿种群的鸣声都要比大陆种群的鸣声单调。对栖息于破碎生境中短翅刺莺 *Dasyornis broadbenti* 种群鸣声的研究发现,破碎化后的生境可以看作一个个“孤岛”,小生境中的种群鸣声要比大生境中的种群鸣声单调,并且不同小生境种群之间的鸣声差异很大(Rogers, 2003)。

2.2 鸣声漂变(song drift)

鸣声漂变指由于鸣声学习不精确性等随机因素的作用,导致曲目(repertoire)在世代间的变化(Lachlan & Slater, 2003)。很显然,鸣声漂变概念的提出参照了遗传漂变,鸣声中的每一个音素相当于一个 DNA 序列中的一个碱基,曲目库类似于基因库。鸣声学习是曲目传递的途径,学习的不精确性和新成员的迁入起到突变的作用(Baptista, 1996; Lynch, 1996)。鸣声漂变的随机性,将引起不同种群间的鸣声差异。

鸣声漂变不借助于任何选择压力的情况下解释鸣声地理变异的现象,虽然有很大的局限性,但其简洁的形式、准确的预测性,不失为一种零假设。Slater 等人利用鸣声漂变的模拟模型对苍头燕雀 *Fringilla coelebs* 鸣声变异进行了预测,期望值与野外调查的数据拟合得很好(Lachlan & Slater, 2003)。

岛屿生境中由于物种单调,种间识别(species-special)的

选择压力对鸣声的作用较小,鸣声漂变似乎更容易发生,而一些生境相似的岛屿种群的鸣声地理变异也可以考虑用鸣声漂变解释(Brambilla *et al.*, 2008; Foster *et al.*, 2008)。

2.3 遗传差异(genetic difference)

不同地区种群间的遗传差异,使鸟类的一些结构或发声器官发生了细微改变,导致鸣声差异的产生(Grapputo *et al.*, 1998; Slater, 2003)。如芦鹀 *Emberiza schoeniclus intermedia* 亚种和 *E. s. schoeniclus* 亚种的喙的形态存在明显差异(Grapputo *et al.*, 1998),导致不同亚种间鸣声的差别。暗绿柳莺 *Phylloscopus trochiloides* (Irwin, 2000; Irwin *et al.*, 2001a)、黄林莺 *Dendroica petechia* (Mennill, 2001)、歌带鹀 (*Melospiza melodia*) (Stewart & Macdougall-Shackleton, 2008)、鹪鹩 *Troglodytes troglodytes* (Toews & Irwin, 2008) 亚种之间鸣声的差异,也主要源于遗传差异。

不过也有研究表明,鸣声不是简单的与基因平行演化。如缎蓝园丁鸟 *Ptilonorhynchus violaceus* (Nicholls & Goldizen, 2006)、肉垂钟伞鸟 *Procnias tricarunculata* (Saranathan *et al.*, 2007) 等的鸣声地理变异显著,但线粒体基因显示不同种群间的遗传差异甚微;有些鸟遗传差异明显,但鸣声地理变异较小,如红领带鹀 *Zonotrichia capensis* (Handford & Nottebohm, 1976);有些鸟方言的分界线与遗传差异划定的分界线不相关,如白冠带鹀 *Zonotrichia leucophrys* (Soha *et al.*, 2004)、歌带鹀 *Melospiza melodia* (Chan & Arcese, 2003) 等。可见,鸣声地理变异必然还受到其他非遗传因素的影响。

2.4 性选择(sexual selection)

Fisher 的脱缰理论(runaway sexual selection)表明和性选择有关的性状能得到快速的进化。当不同种群的鸣声存在差异,且雌性能识别这些差异并加以选择时,性选择将足以导致鸣声地理变异的产生(Baker & Cunningham, 1985)。回放实验显示,褐头牛鹂 *Molothrus ater* (O'loghlen & Rothstein, 2002)、栗尾蚁鸟 *Myrmeciza hemimelaena* (Seddon & Tobias, 2007) 和沼泽带鹀 *Melospiza georgiana* (Balaban, 1988) 等雌鸟偏爱本地区雄鸟的鸣声。即使有新个体侵入种群带来新的鸣声,但由于无法得到雌性的青睐,新的鸣声也会很快会在种群中消失。长此以往,种群间鸣声的差异将日益加剧。

但性选择没有回答雌性对某些鸣声偏爱的原因。性选择更可能起到加速鸣声地理变异的形成并维持其稳定的作用,而不是导致鸣声地理变异产生的根本原因。

2.5 生境的影响(habitat-dependent song divergence)

声音的高频部分更容易发生反射和衍射,造成能量的衰减和声源位置的模糊,减少接受者得到的信息量,这一现象在植被茂密的生境中尤其明显(Morton *et al.*, 2006; Barker, 2008)。例如生活在密林中的鸟种,相对于生活在开阔生境中的同类,往往鸣声的频率较低,并且较少用频率幅度变化大的音节。已有的研究支持生境导致鸣声地理变异的有如下鸟种:暗绿柳莺 *Phylloscopus trochiloides* (Irwin, 2000)、缎蓝园丁鸟 *Ptilonorhynchus violaceus* (Nicholls & Goldizen, 2006)、小绿鹀 *Andropadus virens* (Slabbekoorn & Smith, 2002) 和马岛寿带 *Terpsiphone mutata* (van Dongen & Mulder, 2006) 等。

但也有一些研究不支持生境影响导致鸣声地理变异的

假说,如金亭鸟 *Prionodura newtoniana* (Kroon & Westcott, 2006)和棕柳莺 *Phylloscopus collybita* (Naguib *et al.*, 2001)生活在郁闭度明显不同的生境中,但种群间鸣声没有可检测的差异。可能在这些研究中,非生境因素在鸣声地理变异中起主导作用,淹没了生境的影响。

此外鸟类的鸣声要不被环境噪音和其他鸟类鸣声所淹没,其鸣声特征也要随环境而改变 (Gill & Murray, 1972; Slabbekoom & Peet, 2003)。如韩轶才等(2004)比较了城区和乡村的白头鹎 *Pycnonotus sinensis* 种群的鸣声差异,发现城区高噪音背景下白头鹎鸣声的低频部分要明显提高。

当然,鸟类鸣声地理变异的形成是一个非常复杂的过程,可能是某一因素起主导、多因素协同作用的结果。例如,鸣声频率的高低,可能是环境因素起主导作用;曲目的大小可能跟性选择关系密切;不受选择的部分则凸显出漂变的作用 (Slabbekoom, 2002)。因此,把鸣声的特征进行分类,再考虑各个因素对不同特征的影响,可能会得到更清晰的结论。

3 展望

鸣声地理变异因其普遍性和复杂性,得到了广泛的关注。我们认为在后续的研究中,以下方面需要得到相应的重视。

3.1 年际间鸣声的变化

Wright 等(2008)对黄颈鸚哥 *Amazona auropalliata* 跨越 11 年的研究表明,同一方言区鸟类的鸣声保持了高度的稳定性,并且方言区的边界也保持了稳定。但有些鸟类的鸣声年际变化十分显著,如黄腰首长鹇 *Cacicus cela* 的年际间语句的更新达到 78% (Trainer, 1989)。当鸣声在时间尺度上变化很大时,仅仅截取一个时间点来研究鸣声空间尺度的变化,很难得到有代表性的结论。

3.2 抽样问题

目前的鸣声地理变异的研究中,存在着样本量过小的问题 (Irwin *et al.*, 2001a)。如果个体间变异大的话,用少数个体的鸣声做为该种群鸣声的抽样,很可能反映不出整个种群的特征。如姜仕仁和陈水华(2006)指出同一生境一个小范围内强脚树莺 *Cettia fortipes* 有 6 种不同类型的鸣声,且这些鸣声的结构差异很大,并为不同个体所拥有。对白头鹎 *Pycnonotus sinensis* 的研究也发现在一个城市的范围内,不同小群体间的鸣唱就有了可检测的差异(丁平,姜仕仁,2005;杨晓菁,雷富民,2008)。可见在鸣声地理变异的研究中,每个种群录音的个体数、研究的尺度等问题也值得探究。

3.3 鸣声地理变异与鸣声学习和扩散机制

鸣声地理变异的形成,必然受到鸣声学习和扩散机制的影响。通过环志、稳定同位素等技术对鸟类扩散机制的研究,加上对鸣声学习的敏感时间等鸣声发育的深入研究,必将有助于更好地揭示鸟类鸣声地理变异这一现象。

4 参考文献

丁平,姜仕仁. 2005. 杭州市区白头鹎鸣声的微地理差异[J]. 动物学研究, 26(5): 453~459.
韩轶才,姜仕仁,丁平. 2004. 环境噪声对临安和阜阳两地白头鹎鸣

声频率的影响[J]. 动物学研究, 25(2): 122~126.
姜仕仁,陈水华. 2006. 同一生境中强脚树莺鸣声的个体差异及多样性[J]. 动物学研究, 27(5): 473~480.
雷富民. 1999a. 鸟类鸣声结构地理变异及其分类学意义[J]. 动物分类学报, 24(2): 232~240.
雷富民. 1999b. 鸟类鸣声在鸟类系统学研究中的作用初探[J]. 动物分类学报, 24(4): 461~466.
雷富民,王钢. 2002. 鸟类鸣声行为对其物种分化和新种形成影响[J]. 动物分类学报, 27(3): 641~648.
杨晓菁,雷富民. 2008. 白头鹎的鸣唱结构及其鸣唱微地理变异[J]. 动物学报, 54(4): 630~639.
Alstrom P, Ranft R. 2003. The use of sounds in avian systematics and the importance of bird sound archives[J]. Bulletin of the British Ornithologists' Club, 123A(Supplement): 114~135.
Baker MC, Cunningham MA. 1985. The biology of bird-song dialects [J]. Behavioral and Brain Sciences, 8(1): 85~133.
Balaban E. 1988. Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*). I: Song variation, genetic variation, and their relationships[J]. Behaviour, 105(3-4): 250~291.
Baptista LF. 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development [A]. In: EK Donald, HM Edward. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds[M]. NY: Cornell University Press: 39~60.
Barker NK. 2008. Bird song structure and transmission in the neotropics: trends, methods and future directions[J]. Ornithologia Neotropical, 19(2): 175~199.
Bolton M. 2007. Playback experiments indicate absence of vocal recognition among temporally and geographically separated populations of Madeira Storm-petrels *Oceanodroma castro* [J]. Ibis, 149(2): 255~263.
Bradbury JW, Cortopassi KA, Clemmons JR. 2001. Geographical variation in the contact calls of orange-fronted Parakeets [J]. The Auk, 118(4): 958~972.
Brambilla M, Vitulano S, Spina F, *et al.* 2008. A molecular phylogeny of the *Sylvia cantillans* complex: cryptic species within the Mediterranean basin [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 48(2): 461~472.
Chan Y, Arcese P. 2003. Morphological and microsatellite differentiation in *Melospiza melodia* (Aves) at a microgeographic scale [J]. Journal of Evolution Biology, 16(5): 939~947.
Collins S. 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong [A]. In: P. Marler and H. Slabbekoom. Nature's music: the science of birdsong [M]. San Diego, CA: Elsevier Academic Press: 39~80.
Foster DJ, Podos J, Hendry AP. 2008. A geometric morphometric appraisal of beak shape in Darwin's finches [J]. Journal of Evolutionary Biology, 21(1): 263~276.
Gill FB, Murray JBC. 1972. Song variation in sympatric blue-winged and golden-winged warblers [J]. The Auk, 89(3): 625~643.
Grapputo A, Pilastro A, Marin G. 1998. Genetic variation and bill size dimorphism in a passerine bird, the reed bunting *Emberiza schoeniclus* [J]. Molecular Ecology, 7(9): 1173~1182.
Handford P, Nottebohm F. 1976. Allozymic and morphological variation in population samples of rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in relation to vocal dialects [J]. Evolution, 30(4): 802~817.
Irwin DE, Irwin JH, Price TD. 2001a. Ring species as bridges between microevolution and speciation [J]. Genetica, 112(1): 223~243.

- Irwin DE. 2000. Song variation in an avian ring species[J]. *Evolution*, 54(3): 998 ~ 1010.
- Irwin DE, Bensch S, Irwin JH, *et al.* 2005. Speciation by Distance in a Ring Species[J]. *Science*, 307(5708): 414 ~ 416.
- Irwin DE, Bensch S, Price TD. 2001b. Speciation in a ring[J]. *Nature*, 409(6818): 299 ~ 300.
- Johnson NK. 2002. Leapfrogging revisited in Andean birds; geographical variation in the Tody-tyrant superspecies *Poecilatriccus ruficeps* and *P. luluae*[J]. *Ibis*, 144(1): 69 ~ 84.
- Kroon FJ, Westcott DA. 2006. Song variation and habitat structure in the Golden Bowerbird[J]. *Emu*, 106(4): 263 ~ 272.
- Lachlan RF, Slater PJB. 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? [J]. *Animal Behaviour*, 65(5): 957 ~ 969.
- Lack D, Southern HN. 1949. Birds on tenerife[J]. *Ibis*, 91(4): 607 ~ 626.
- Lynch A. 1996. The population memetics of birdsong [A]. In: D. Kroodsma and E. Miller. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. NY: Cornell University Press; 181 ~ 197.
- Marler P. 2004. Science and birdsong; the good old days [A]. In: P Marler, H Slabbekoom. *Nature's Music: The Science of Birdsong*[M]. San Diego, CA: Elsevier Academic Press; 1 ~ 38.
- Mennill DJ. 2001. Song characteristics and singing behavior of the Mangrove Warbler (*Dendroica petechia bryanti*) [J]. *Journal of Field Ornithology*, 72(3): 327 ~ 337.
- Morton ES, Howlett J, Kopysh NC, *et al.* 2006. Song ranging by incubating male Blue-headed Vireos: the importance of song representation in repertoires and implications for song delivery patterns and local/foreign dialect discrimination[J]. *Journal of Field Ornithology*, 77(3): 291 ~ 301.
- Mundinger PC. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds[A]. In: Kroodsma D. E., Miller E. H. editor. *Acoustic Communication in Birds*[C]. Vol. 21 New York; Academic Press; 147 ~ 208.
- Naguib M, Hammerschmidt K, Wirth J. 2001. Microgeographic variation, habitat effects and individual signature cues in calls of chiffchaffs *Phylloscopus collybita canarensis*[J]. *Ethology*, 107(4): 341 ~ 355.
- Naugler CT, Smith PC. 1991. Song similarity in an isolated population of fox sparrows (*Passerella iliaca*) [J]. *The Condor*, 93(4): 1001 ~ 1003.
- Nicholls JA, Goldizen AW. 2006. Habitat type and density influence vocal signal design in Satin Bowerbirds[J]. *Journal of Animal Ecology*, 75(2): 549 ~ 558.
- O'loghlen AL, Rothstein SI. 2002. East and west coast female brown-headed cowbirds agree: both categories of male song are sexy[J]. *Animal Behaviour*, 64(4): 609 ~ 617.
- Podos J. 2007. Discrimination of geographical song variants by Darwin's finches[J]. *Animal Behaviour*, 73(5): 833 ~ 844.
- Rogers DJ. 2003. Geographic song variation within and between populations and subspecies of the rufous bristlebird, *Dasyornis broadbenti*[J]. *Australian Journal of Zoology*, 51(1): 1 ~ 14.
- Saranathan V, Hamilton D, Powell GVN, *et al.* 2007. Genetic evidence supports song learning in the three-wattled bellbird *Procnias tricarunculata* (Cotingidae)[J]. *Molecular Ecology*, 16(17): 3689 ~ 3702.
- Seddon N, Tobias JA. 2007. Song divergence at the edge of Amazonia: an empirical test of the peripatric speciation model[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(1): 173 ~ 188.
- Slabbekoom H. 2002. Bird song, ecology and speciation[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1420): 493 ~ 503.
- Slabbekoom H, Peet M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise [J]. *Nature*, 424(6946): 267.
- Slabbekoom H, Smith TB. 2002. Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: An analysis of environmental selection pressures on acoustic signals[J]. *Evolution*, 56(9): 1849 ~ 1858.
- Slater PJB. 2003. Fifty years of bird song research: a case study in animal behaviour[J]. *Animal Behaviour*, 65(4): 633 ~ 639.
- Soha JA, Nelson DA, Parker PG. 2004. Genetic analysis of song dialect populations in puget sound white-crowned sparrows [J]. *Behavioral Ecology*, 15(4): 636 ~ 646.
- Stewart KA, Macdougall-Shackleton EA. 2008. Local song elements indicate local genotypes and predict physiological condition in song sparrows *Melospiza melodia*[J]. *Biology Letters*, 4(3): 240 ~ 242.
- Thielcke G. 1973. On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations[J]. *Ibis*, 115(4): 511 ~ 516.
- Toews DPL, Irwin DE. 2008. Cryptic speciation in a Holarctic passerine revealed by genetic and bioacoustic analyses[J]. *Molecular Ecology*, 17(11): 2691 ~ 2705.
- Trainer JM. 1989. Cultural evolution in song dialects of yellow-rumped caciques in Panama[J]. *Ethology*, 80(1): 190 ~ 204.
- van Dongen WFD, Mulder RA. 2006. Habitat density, song structure and dialects in the Madagascar paradise flycatcher *Terpsiphone mutata* [J]. *Journal of Avian Biology*, 37(4): 349 ~ 356.
- Warren PS. 2003. Winter dialects in the bronzed cowbird and their relationship to breeding-season dialects [J]. *Animal Behaviour*, 65(6): 1169 ~ 1178.
- Wright TF. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1467): 609 ~ 616.
- Wright TF, Dahlin CR, Salinas-Melgoza A. 2008. Stability and change in vocal dialects of the yellow-naped amazon[J]. *Animal Behaviour*, 76(3): 1017 ~ 1027.