

Akustische Gesangsanalyse beim Fitis (*Phylloscopus trochilus*) zur Untersuchung der Rolle der Luftröhre bei der Stimmerzeugung der Singvögel *)

Von Klaus Hinsch

Problemstellung

Die Stimme der Singvögel wird in der am unteren Ende der Luftröhre befindlichen Syrinx erzeugt (Abb. 1). Hier vereinigen sich die zwei Bronchialkanäle zur Luftröhre. An der Innenseite der Kanäle befindet sich je eine dünne Membran, die innere Paukenhaut, die durch den in einem Luftsack erzeugten Druck in den Luftstrom, der durch die Bronchien fließt, gedrückt werden kann. Die vorbeiströmende Luft regt die Häute zu Schwingungen an, deren Frequenz durch die von Muskeln regulierbare Spannung der Membranen bestimmt wird. Die schwingenden Membra-

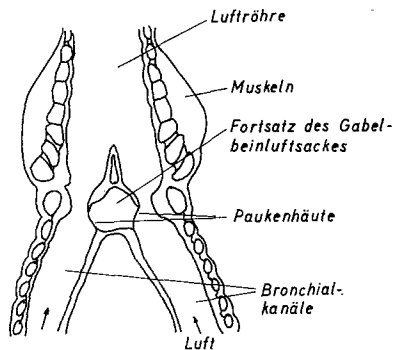


Abb. 1. Syrinx des Singvogels; nach GREENEWALT (1969).

nen erzeugen Schall, der die Luftröhre und die Mundhöhle durchläuft und vom Schnabel abgestrahlt wird. Während die Rolle der Paukenhäute als Schallquellen gesichert ist, ist der Einfluß der daran anschließenden Hohlräume, besonders der langen Luftröhre, auf den abgestrahlten Schall noch umstritten. Solche Hohlräume wirken als akustische Systeme, die an die Schallquelle angekoppelt sind. Im allgemeinen sind ihre Übertragungseigenschaften frequenzabhängig, so daß sie das ursprünglich an ihrem Eingang vorhandene Signal verändern. Diese Filterwirkung ist zum Beispiel vom menschlichen Stimmkanal bekannt. Mund-, Nasen- und Rachenhöhle modulieren Druckimpulse, die an den Stimmbändern im Kehlkopf erzeugt werden. Nach dem Vergleich der Klangspektrogramme von Vögeln, die die menschliche Stimme nachahmen, mit Spektrogrammen von menschlichen Lauten nahm

*) Überarbeitete Fassung eines am 9. 10. 1971 auf der 83. Jahresversammlung der DO-G in Bonn gehaltenen Vortrages.

THORPE (1959) bei diesen Vögeln eine ähnliche Modulation an. Andererseits gibt es Arbeiten von GREENEWALT (1968 und 1969), in denen ein Einfluß der Luftröhre auf die Stimmerzeugung bei Singvögeln weitgehend ausgeschlossen wird. In der vorliegenden Arbeit wird die Rolle der Luftröhre mit Hilfe einer akustischen Gesangsanalyse am Beispiel des Fitis (*Phylloscopus trochilus*) genauer untersucht.

Die Wirkungsweise der Luftröhre als Schallmodulator

Die akustischen Vorgänge in der Luftröhre lassen sich folgendermaßen anschaulich erklären: In die Luftröhre des Singvogels gelangt am unteren Ende die von den schwingenden Paukenhäuten abgestrahlte Schallwelle. Nach Durchlaufen der Röhre wird je nach Beschaffenheit des oberen Endes ein Teil der Welle abgestrahlt. Der Rest wird reflektiert und läuft in die Röhre zurück, um zum Teil am unteren Ende (Syrinx) wieder reflektiert zu werden. Durch fortgesetzte teilweise Reflexionen an den Enden überlagern sich im Innern der Luftröhre viele Teilwellen. Die resultierende Welle hängt von der jeweiligen Lage von Wellenbergen und Wellentälern (d. h. der Phase) der Teilwellen im Rohr und somit von der Wellenlänge oder der Schallfrequenz ab. Für die Phase der Teilwellen sind die Länge der Luftröhre und die Form des Überganges am Anfang und Ende der Röhre, die für die Reflexionen verantwortlich ist, von besonderer Bedeutung.

GREENEWALT (1969) hat angenommen, die Enden der Luftröhre seien so beschaffen, daß an ihnen kein Schall reflektiert wird (akustische Anpassung der Luftröhre). Dies bedeutet, daß die Luftröhre den Gesang nicht beeinflusst. Nun erstreckt sich der Gesang eines Singvogels innerhalb kurzer Zeit häufig über einen breiten Frequenzbereich. Die von GREENEWALT gemachte Annahme bedeutet, daß innerhalb dieses Frequenzbereiches am Ein- und Ausgang der Luftröhre keine Reflexionen auftreten dürfen. Dies ist aber sehr unwahrscheinlich, denn aus der Akustik ist bekannt, daß sich reflexionsfreie Abschlüsse auf einer Strecke, die viel kürzer als die

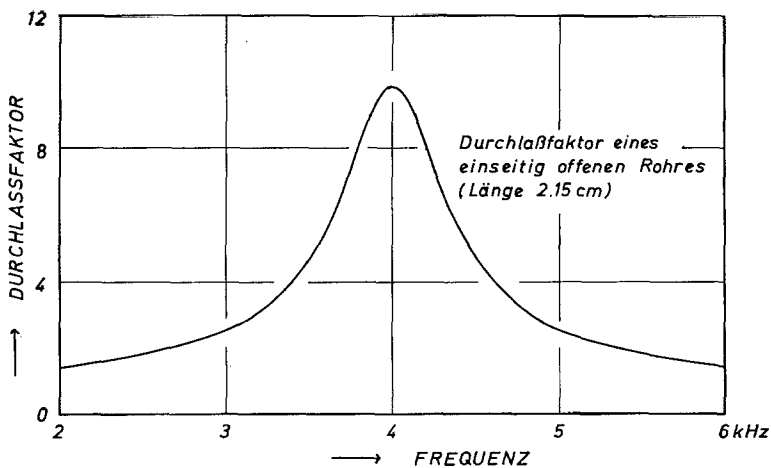


Abb. 2. Akustischer Durchlassfaktor eines einseitig offenen Rohres.

Wellenlänge ist, zwar für bestimmte Frequenzen herstellen lassen, dies für ein breites Frequenzband aus prinzipiellen Gründen aber fast unmöglich ist.

In einem realistischeren Modell wird die Luftröhre daher durch ein Rohr ersetzt, das an einem Ende, das dem Schnabelende entspricht, offen ist und an dessen anderem Ende (Syrinx) ein akustisches Signal mit konstanter Amplitude der Luftteilchen erzeugt wird. Nimmt man weiterhin an, das Rohr sei lang im Vergleich zur Quersdimension und es habe schallharte Wände, so läßt sich sein Durchlaßfaktor (= Verhältnis der Bewegung der Luftteilchen in der Schallwelle am Ausgang des Rohres zu der am Eingang), relativ leicht berechnen. Man erhält eine Kurve von der in Abb. 2 gezeigten Form. Ein Bereich um die Resonanzfrequenz, bei der die Kurve das Maximum erreicht, wird besonders gut durch das Rohr hindurchgelassen. Die Breite dieses Bereiches hängt von der akustischen Dämpfung im Rohr, zum Beispiel durch Luftreibung, ab. Die Resonanzfrequenz wird durch die Rohrlänge bestimmt. Bei einer Länge von 2,15 cm im abgebildeten Beispiel liegt sie bei 4 kHz; mit zunehmender Rohrlänge wird sie niedriger.

Auf die Luftröhre übertragen bedeutet dies: Wenn die Paukenhäute die Luftröhre mit ungefähr konstanter Stärke anregen, während die Frequenz ihrer Schwingungen durch Änderung der Muskelspannung verändert wird, so läuft das Schallsignal am Ausgang der Luftröhre auf einer Resonanzkurve entlang. Ein solcher Zusammenhang erklärt auch die häufig bei Singvögeln beobachtete Erscheinung, daß Amplitude und Frequenz über längere Zeiten gekoppelt sind. Sowohl positive Kopplung, bei der die Amplitude mit steigender Frequenz zunimmt, als auch negative Kopplung sind bekannt. Die Kopplung läßt sich folgendermaßen erklären: Solange die Frequenz der schwingenden Paukenhäute unterhalb der Resonanzfrequenz der Luftröhre liegt, durchläuft der vom Schnabel abgestrahlte Schall einen Abschnitt auf dem linken Ast der Resonanzkurve aus Abb. 2. Mit zunehmender Frequenz nimmt daher die Amplitude zu, und es wird positive Kopplung beobachtet. Liegt die Frequenz der Paukenhäute jedoch oberhalb der Luftröhrenresonanz, so erklärt der rechte Ast der Resonanzkurve das Auftreten negativer Kopplung. Es ist klar, daß auch ein Übergang von positiver zu negativer Kopplung auftreten kann, wenn nämlich der Bereich um das Maximum der Resonanzkurve überstrichen wird. GREENEWALT berichtet von einem solchen Fall beim nordamerikanischen Singammer (*Melospiza melodia*) bei 6,8 kHz. Seine Deutung der Kopplung durch ein kompliziertes Wechselspiel zwischen dem Einfluß des Druckes im Luftsack und dem Einfluß der Muskeln auf die Membranspannung erklärt diesen Fall nicht.

Experimentelle Untersuchungen

Zur experimentellen Überprüfung der oben entwickelten Vorstellung von der Wirkungsweise der Luftröhre wurde der Zusammenhang von Amplitude und Frequenz des Gesanges am Beispiel des Fitis genauer untersucht. Die zur Analyse verwendeten Gesangstropfen wurden an freilebenden Vögeln im Frühjahr 1970 in der Nähe von Hannover aufgenommen. Für die Analyse dieser Stropfen sind Spektrogramme ungeeignet, da aus ihnen aus prinzipiellen Gründen Zeit und Frequenz nicht

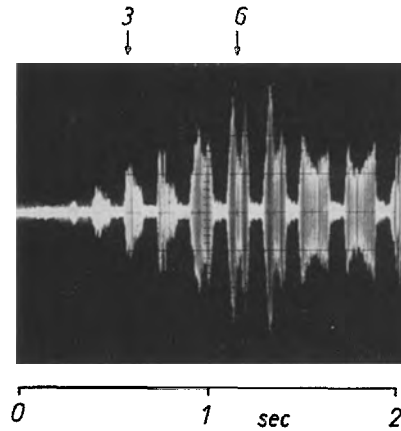


Abb. 3. Oszillogramm einer Strophe vom Fitislaubsänger (3 und 6 weisen auf entsprechende Gesangselemente hin).

gleichzeitig mit der erforderlichen Genauigkeit entnommen werden können. Da sich beim Fitislaubsänger Amplitude und Frequenz aber nur sehr langsam im Vergleich zur Schwingungsperiode ändern (der Gesang ist fast sinusförmig), läßt sich die Momentanfrequenz durch Ausmessen der jeweiligen Schallperiode zu jedem Zeitpunkt aus dem Oszillogramm des Gesanges bestimmen und die dazugehörige Amplitude ermitteln.

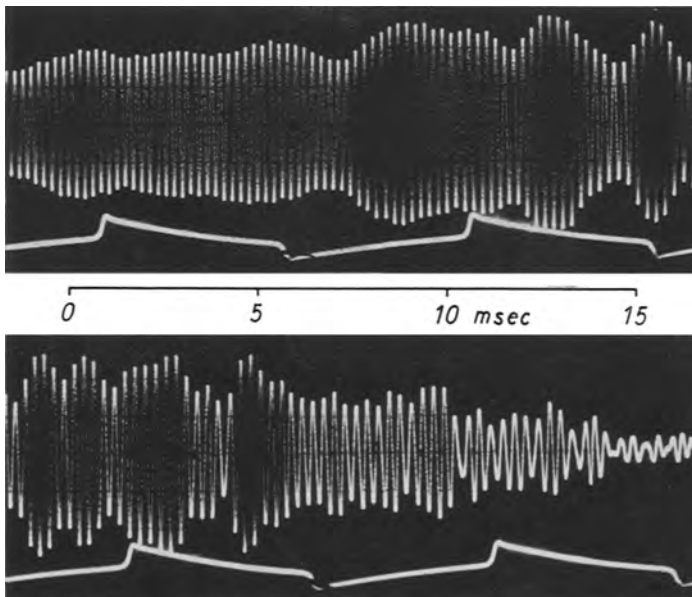


Abb. 4. Ausschnitt aus der Strophe von Abb. 3; Ende des sechsten Elementes.

Der auf dem Tonband registrierte Gesang wurde auf einem Oszillographen dargestellt, dessen Auslöser sich einstellbar verzögern läßt. Damit können beliebige Teile aus dem Gesang in starker Zeitdehnung abgebildet werden, so daß die einzelnen Schwingungen zu erkennen sind. Das Oszillographenschirmbild wird photographiert, so daß längere Gesangsstücke aus Bildern von aufeinanderfolgenden Teilen zusammengesetzt werden können. Durch Zeitmarken auf der zweiten Spur des Tonbandes, die über den zweiten Eingang des Oszillographen ebenfalls auf dem Bildschirm erscheinen, wird das Zusammensetzen erleichtert.

Abb. 3 zeigt bei langsamer Ablenkung das Oszillogramm einer Gesangsstrophe und Abb. 4 als Beispiel das aus mehreren Oszillographenaufnahmen zusammengesetzte Ende des sechsten Elementes dieser Strophe in so stark gedehntem Zeitmaßstab, daß die Einzelschwingungen und Amplitudenschwankungen zu bestimmen sind. Bei der Auswertung der Amplituden- und Frequenzwerte aus solchen Oszillogrammen wurde über jeweils zwei Perioden gemittelt, um etwaige Nullpunktschwankungen zu eliminieren.

Die zusammengehörigen Amplituden- und Frequenzwerte einiger Ausschnitte aus Fitisstrophen sind in den Abbildungen 5 bis 7 dargestellt. Abb. 5 zeigt Werte aus dem dritten, Abb. 6 aus dem 6. Element der in Abb. 3 gezeigten Strophe. In beiden Fällen läßt sich durch die Meßpunkte eine Kurve zeichnen, die einer Resonanzkurve ähnlich ist. Die große Streuung der Punkte ist mit der Ungenauigkeit bei der Frequenzbestimmung zu erklären. Aus den Kurven entnimmt man Resonanzfrequenzen von 4,7 kHz bzw. 3,9 kHz. Dies entspricht Rohrlängen von 1,8 cm bzw. 2,2 cm. Punkte aus dem 11. Element eines anderen Fitislaubsängers (Abb. 7) liegen ebenfalls auf einem Teil einer Resonanzkurve mit einem Maximum bei 2,8 kHz entsprechend

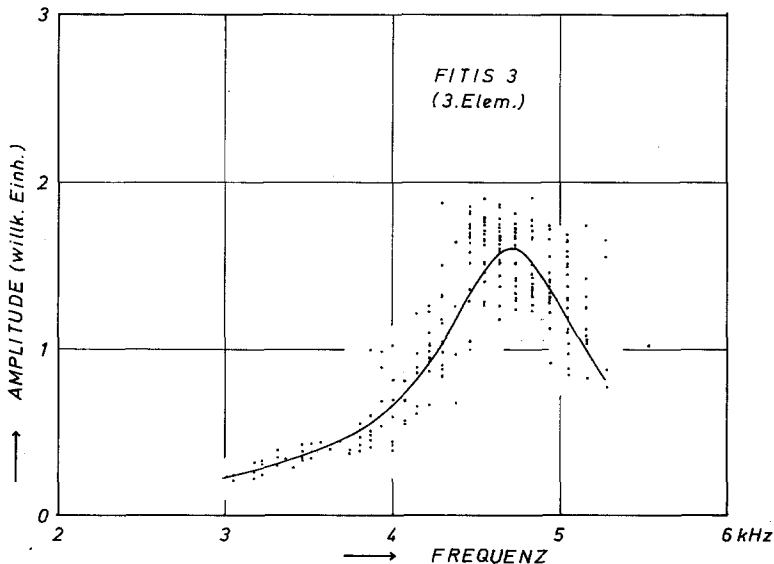


Abb. 5. Zusammenhang von Amplitude und Frequenz des Gesanges von Abb. 3; Werte aus dem dritten Element.

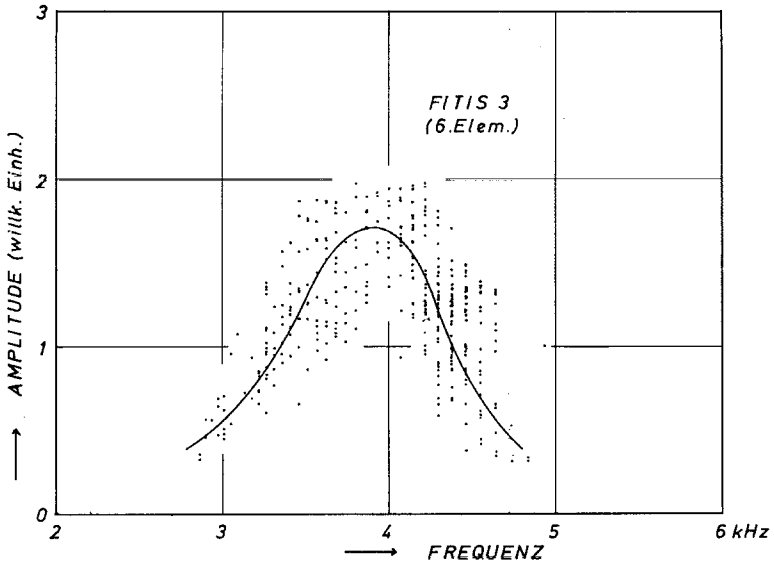


Abb. 6. Zusammenhang von Amplitude und Frequenz des Gesanges von Abb. 3; Werte aus dem sechsten Element.

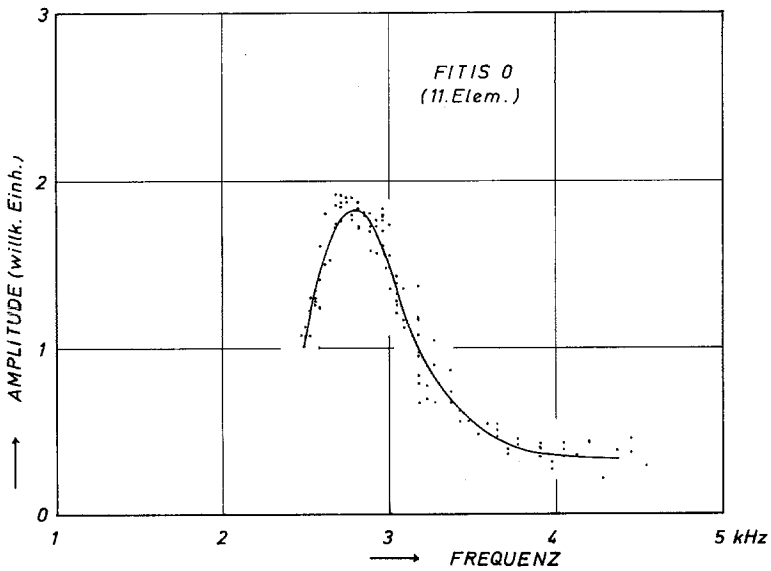


Abb. 7. Zusammenhang von Amplitude und Frequenz aus dem Gesang eines anderen Vogels als in Abb. 3; Werte aus dem elften Element.

einer Rohrlänge von 3,1 cm. Es gibt außerdem Gesangsabschnitte, in denen keine Kopplung beobachtet wird. Hier ist anzunehmen, daß der Vogel die Amplitude durch die Stärke des Luftstromes unabhängig von der Frequenz reguliert.

Diskussion

Die gewonnenen Ergebnisse zeigen, daß sich die Kopplung von Schallamplitude und Frequenz beim Gesang des Fitis mit einem vereinfachten Modell, das die Luftröhre dieses Vogels als Resonanzrohr betrachtet, erklären läßt. Diese Rolle der Luftröhre ist akustisch verständlicher als ihre Funktion als ein vollkommen angepaßtes akustisches System. Die aus den Resonanzfrequenzen berechneten Werte für die maßgebliche Länge des Rohres sind von der Größenordnung der Länge einer Singvogelluftröhre. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß der offene Abschluß am Schnabelende die wirklichen Verhältnisse wahrscheinlich nur näherungsweise beschreibt. Die Änderung der Resonanzfrequenz im Verlauf einer Strophe ist auf entsprechende Änderungen der physikalischen Eigenschaften der Luftröhre zurückzuführen. Zum Beispiel kann die Länge der aus knorpeligen Ringen zusammengesetzten Luftröhre verändert werden. Nach dem obigen Ergebnis müßte der Vogel während des Gesanges die Luftröhre durch Halsrecken verlängern. Eine andere Möglichkeit, die Resonanzfrequenz zu beeinflussen, bieten aber auch Veränderungen am Rohrende, zum Beispiel durch die Schnabelstellung. Diese Fragen könnten durch synchrone Filmaufnahmen genauer untersucht werden.

Neben der Kopplung von Amplitude und Frequenz sind auch andere Eigenschaften des Singvogelgesanges mit dem beschriebenen Luftröhrenmodell in Einklang. Beim zweistimmigen Singen der Vögel z. B. senden die mit verschiedenen Frequenzen schwingenden Paukenhäute als zwei unabhängige Quellen Schall in die Luftröhre, so daß der Vogel zweistimmig singt. Die Analyse der Amplitudenverhältnisse der beiden Komponenten zeigt, daß abwechselnd jeweils eine erheblich lauter als die andere ist. Es kann sein, daß der Vogel die Länge der Luftröhre jeweils auf eine der Paukenhautschwingungen in Resonanz einstellt, um auf dieser Frequenz maximal zu singen. Der allgemein niedrige Gehalt an Oberschwingungen, den GREENEWALT (1969) anführt, spricht nicht gegen den Einfluß der Luftröhre. Oberschwingungen werden nämlich kaum durch die Luftröhre erzeugt, sondern müßten bereits in der Bewegung der Paukenhäute enthalten sein.

Zusammenfassung

Der Einfluß der Luftröhre bei der Lauterzeugung von Singvögeln ist bisher noch relativ ungeklärt. Während der Luftröhre einerseits eine ähnliche, modulierende Funktion zugesprochen wird wie dem menschlichen Stimmtrakt, wird sie von anderen Autoren als angepaßtes akustisches System betrachtet, das keinen Einfluß auf den in der Syrinx erzeugten Schall ausübt. Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden Teile aus dem Gesang des Fitislaubsängers (*Phylloscopus trochilus*) zur Behandlung dieser Frage analysiert. Der dabei gewonnene Zusammenhang zwischen Schallintensität und Momentanfrequenz liefert Kurven, die deutlich Resonanzkurven einer bedämpften schwingenden Luftsäule in einem Rohr ähneln. Aus der Resonanzfrequenz läßt sich die Rohrlänge bestimmen. Es wurde gefunden, daß sie von der Größenordnung der Länge einer Singvogelluftröhre ist. Diese Ergebnisse sprechen dafür, daß die an den Paukenhäuten erzeugten Luftschwingungen durch die Luftröhre moduliert werden, was auch im Einklang mit anderen bekannten Eigenschaften des Singvogelgesanges steht.

Summary

Acoustic analysis of the song of the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) to determine the influence of the trachea on the voice production in song birds

The influence of the trachea on the sound production in song birds is yet quite uncertain. On the one side, a modulating effect is attributed to the trachea similar to the human vocal tract. On the other side, the trachea is considered a matched acoustic system which exerts no influence upon the sound produced. In the present investigation parts of the song of the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) are analyzed to answer this question. The relation between sound intensity and momentary frequency yields curves which clearly resemble resonance curves of a damped vibrating air column in a tube (Fig. 5, for example). The tube length can be determined from the resonance frequency. It was found to be approximately of the length of the trachea of a song bird. These results favour the assumption that the air oscillations generated by the tympanic membranes are modulated by the trachea which is in agreement with known properties of the voice of song birds.

Literatur

- GREENEWALT, C. H. (1968): Bird Song: Acustics and Physiology. Washington. Smithsonian Institution Press.
- (1969): How Birds Sing. Scientific American 221: 126—139.
- THORPE, W. H. (1959): Talking Birds and the Mode of Action of the Vocal Apparatus of Birds. Proc. Zool. Soc. London 132: 441—455.

Anschrift des Verfassers: 34 Göttingen, Friedländer Weg 4.

Acoustic Analysis of the Song of the Willow Warbler
(Phylloscopus trochilus) in Investigating the Role of the Trachea
in the Voice Production of Song Birds*

by Klaus Hinsch

File _____ No. _____
Author(s) / date OAHK
Subjects GRV/BCAA

*Revised version of a lecture given Oct. 9, 1971 at the Annual Meeting of the DO-G in Bonn. (Note: DO-G may stand for German Ornithological Society.)

Statement of the Problem

The song bird's voice is produced in the syrinx located at the lower end of the trachea (Fig. 1). Here the two bronchial tubes join to form the trachea. On the inside of each of these tubes is a thin membrane, the inner tympanic membrane, which can be compressed by the pressure created in an air sack and thus exert pressure on the air stream that flows through the bronchia. The air flowing past creates vibrations in the membranes; the frequency of these vibrations is determined by the tension of the membranes, which is controlled by muscles. The vibrating membranes produce sound, which issues through the trachea and the oral cavity and is radiated from the beak. Although the role of the tympanic membranes as sound sources is unquestioned, the influence of the adjacent cavities, and especially of the long trachea, on the radiated sound is still disputed. Such cavities act as acoustic systems connected with the source of sound. In general their transmission characteristics depend on frequency, so that they change the signal from its original form at their entrance. This filter effect is well known, for example, from the human voice tube. Oral, nasal, and throat cavities modify pressure impulses produced in the vocal chords in the larynx. After

comparing the sound spectrograms of birds that imitated the human voice with spectrograms of human sounds, Thorpe (1959) assumed a similar modulation in these birds. On the other hand, there are studies by Greenewalt (1968 and 1969) in which the influence of the trachea on voice production in song birds is almost entirely ruled out. In the present study the role of the trachea is investigated more precisely by using an acoustic analysis of the song of the willow warbler (*Phyll. troch.*).

The Operation of the Trachea as Sound Modulator

The acoustic events in the trachea can be clearly explained as follows: The sound wave radiated from the vibrating tympanic membranes arrives at the lower end of the trachea of the song bird. After it passes through the trachea, part of the wave is radiated, depending on the nature of the upper end. The remainder is reflected and passes back into the trachea, to be again reflected in part at the lower end (syrinx). As a result of continued partial reflections at the ends, many partial waves overlap inside the trachea. The resulting wave depends at any given moment on the position of the wave peaks and troughs (i.e. the phase) of the partial wave in the tube, and thus on the wave length or the sound frequency. For the phase of the partial waves, the length of the trachea and the form of the transition at the beginning and end of the trachea, which is responsible for the reflections, are of particular importance.

Greenewalt (1969) assumed that the ends of the trachea were so constituted that no sound was reflected at these points (acoustic adaptation of the trachea). This means that the trachea has no effect upon the song. Now the song of a song bird frequently extends withⁱⁿ a short time over a wide range of frequency. Greenewalt's assumption means that within this frequency range no reflections

can occur at the entrance or the exit of the trachea. This, however, is very unlikely, since it is well known in acoustics that reflexion-free sound sequences [?] over a stretch that is much shorter than the wave length can be produced for certain frequencies, but that this is almost impossible for a wide frequency band for fundamental reasons.

To create a more realistic model the trachea is therefore replaced by a tube that is open at one end, corresponding to the beak end; at the other end, corresponding to the syrinx, an acoustic signal with a constant amplitude of ^{the} air particles is produced. If ^{it} is further assumed that the tube is longer than its cross-section [diameter] and that it has sound-impervious walls, then its traversal factor (i.e. the relationship of the movement of air particles in the sound wave at the exit of the tube to that at the entrance) can be rather easily calculated. A curve is obtained with the contour shown in Fig. 2. A zone around the resonance frequency at which the curve reaches the maximum is passed through the tube especially well. The breadth of this range depends on the acoustic damping in the tube, for example from air friction. The resonance frequency is determined by the length of the tube. With a length of 2.15 cm (shown in the example in Fig. 2), it is at 4 kHz; with greater length it becomes lower.

Transferred to the trachea, this means: If the tympanic membranes stimulate the trachea at an approximately constant level, while their vibration frequency is changed by modification of muscular tension, then the sound signal at the exit of the trachea moves along a resonance curve. Such a correlation also explains the phenomenon frequently observed in song birds, that amplitude and frequency are coupled over rather long time periods. Not only

positive coupling, in which the amplitude increases with rising frequency, but also negative coupling is well known. Coupling can be explained as follows: As long as the frequency of the vibrating tympanic membranes lies below the resonance frequency of the trachea, the sound radiated from the beak traverses a section on the left branch of the resonance curve from Fig. 2. With increasing frequency, the amplitude thus increases, and positive coupling is observed. If, however, the frequency of the tympanic membranes lies above the resonance of the trachea, then the right branch of the resonance curve explains the occurrence of negative coupling. It is clear that a transition from positive to negative coupling can even occur, if namely the zone around the maximum of the resonance curve is crossed off. Greenewalt reports such a case in the North American bunting (*Melospiza melodia*) at 6.8 kHz. His interpretation of the coupling by a complicated game of exchange between the influence of the pressure in the air bag and the influence of the muscles on the membrane tension does not explain this case.

Experimental Studies

To check experimentally the above developed concept of the operation of the trachea, the correlation of amplitude and frequency in the song of the willow warbler was investigated more precisely. The song stanzas used for analysis were recorded from birds living under natural conditions in the spring of 1970 near Hannover. For the analysis of these stanzas spectrograms are inappropriate, since for fundamental reasons data on time and frequency can not be gathered from them simultaneously with the requisite accuracy. But since in the case of the singing willow warbler amplitude and frequency change very slowly in comparison with the vibration period

(the song is almost sinoidal in form), the momentary frequency can be determined by measuring the song period at each point of time from the oscillogram of the song and the appropriate amplitude obtained.

The song recorded on the sound track was depicted on an oscillograph, on which the release can be adjusted to slow down to a desired speed. In this way selected parts of the song can be reproduced in a slowed-down time sequence, so that the individual vibrations can be distinguished. The oscillograph radiograph (X-ray) is photographed so that rather long parts of the song can be assembled from images of successive parts. By means of time marks on the second track of the sound tape, which also appear above the second entrance of the oscillograph and likewise on the film image, the assembling of the sequence is facilitated.

Fig. 3 shows the oscillogram of a song stanza in slowed-down form and Fig. 4, as an example, shows the sixth element of this stanza assembled from several oscillograph photos slowed down so that the individual vibrations and amplitude variations can be ascertained. In interpreting the amplitude and frequency values from such oscillograms two periods were obtained in each case, in order to eliminate possible zero-point variations.

The related amplitude and frequency values of some sections of warbler song stanzas are shown in Figs. 5 through 7. Fig. 5 shows values from the third, Fig. 6 from the sixth element of the stanza shown in Fig. 3. In both cases a curve can be drawn through the measuring points; this curve is similar to a resonance curve. The wide scattering of the points can be explained by inaccuracy in determining frequency. From the curves are derived resonance frequencies of 4.7 kHz and 3.9 kHz, corresponding to tube lengths

of 1.8 cm and 3.9 cm. Points from the 11th element of another warbler's song (Fig. 7) likewise lie on a part of a resonance curve with a maximum at 2.8 kHz, corresponding to a tube length of 3.1 cm. In addition, there are song sections in which no coupling is observed. Here it can be assumed that the bird controls the amplitude through the strength of the air stream independently of the frequency.

Discussion

The results obtained show that the coupling of sound amplitude and frequency in the song of the warbler can be explained with a simplified model that regards the trachea of this bird as a resonance tube. This role of the trachea is acoustically more understandable than its function as a perfectly adapted acoustical system. The values for the standard length of the tube, calculated from the resonance frequencies, are of the order of magnitude of the length of a song bird's trachea. Here it must be kept in mind that the open exit at the beak end ^{probably} only approximately describes the actual relationships. The change of resonance frequency in the course of a stanza can be ascribed to corresponding changes in the physical characteristics of the trachea. For example, the length of the trachea, which is composed of cartilaginous rings, can be changed. According to the conclusion described above, the bird must increase the length of the trachea by stretching its neck while it is singing. Another possible way of influencing the resonance frequency is offered by changes at the end of the tube, for example by the position of the beak. These questions could be more precisely investigated by synchronous film photos.

Besides the coupling of amplitude and frequency, other

characteristics of the song bird's song are in agreement with the model of the trachea described above. When a bird sings in two voices, for example, the tympanic membranes, vibrating with different frequencies and acting as two independent sources, transmit sound into the trachea, so that the bird sings in two parts. An analysis of the amplitude relationships of the two components shows that each one is alternately considerably louder than the other. It may be that the bird makes an adjustment in the length of the trachea at any given time to bring it into resonance with one of the membrane vibrations, so that it can sing with maximum force at this frequency. The generally low ^{proportion} ~~content~~ of overtones cited by Greenewalt (1969) does not argue against the influence of the trachea. Overtones are in fact scarcely produced by the trachea, but must already result ~~from~~ in the movement of the tympanic membranes.

List of Captions

- Fig. 1 - Syrinx of the Song Bird; from Greenewalt (1969).
- Fig. 2 - Acoustic Transmission Factor of a Tube Open at One End.
- Fig. 3 - Oscillogram of a Stanza from the Song of the Willow Warbler (3 and 6 point to corresponding song elements).
- Fig. 4 - Section of the Stanza from Fig. 3; End of the Sixth Element.
- Fig. 5 - Correlation of Amplitude and Frequency of the Song from Fig. 3; Values from the Third Element.
- Fig. 6 - Correlation of Amplitude and Frequency of the Song from Fig. 3; Values from the Sixth Element.
- Fig. 7 - Correlation of Amplitude and Frequency from the Song of a Different Bird From the One in Fig. 3; Values from the 11th Element.

#