

# 大山雀身体大小的性二态及其季节变化

尹江南 余高阳 努尔索力坦·恰汗 胡骞 王悦 李建强\*

北京林业大学生态与自然保护学院 北京 100083

**摘要:** 动物中普遍存在雌雄个体身体大小的性二态现象。了解近缘种之间身体大小性二态现象的差异, 可为深入探讨身体大小性二态现象的潜在驱动机制提供证据。国外对欧亚大山雀 (*Parus major*) 的研究发现, 其喙长、跗跖长、翅长等 6 项身体大小指标存在着明显的性二态, 且喙长的性二态存在季节间差异。大山雀 (*P. cinereus*) 曾被作为欧亚大山雀的一个亚种, 其形态和行为与欧亚大山雀存在着诸多相似之处。为探讨大山雀是否也存在身体大小性二态及季节性差异, 本研究分析了 2018 至 2020 年间在河南董寨国家级自然保护区捕捉的 226 只 (雌性 96 只和雄性 130 只) 大山雀的喙长、头喙长、跗跖长、翅长、尾长和体长这 6 项体征指标的两性差异及其季节变化。结果显示, 大山雀上述 6 项身体大小指标均存在不同程度的性二态现象, 且雄性个体仅喙长与雌性的差异不显著, 其余 5 项指标均显著大于雌性。此外, 身体大小指标的两性差异不随季节显著变化, 但两性的跗跖长在秋季均显著短于冬季和繁殖季, 尾长在繁殖季均显著长于秋季和冬季。上述结果表明, 大山雀身体大小的性二态及其季节性差异与欧亚大山雀并不完全相似。无论其身体大小存在性二态和季节变化的原因, 还是其与欧亚大山雀在身体大小性二态模式上的差别, 都有待今后进一步研究。

**关键词:** 大山雀; 身体量度; 身体大小性二态; 季节变化

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 06-826-10

## Sexual Size Dimorphism and Its Seasonal Variation in Cinereous Tit *Parus cinereus*

YIN Jiang-Nan YU Gao-Yang Nursoltan Qiahan HU Qian WANG Yue LI Jian-Qiang\*

School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

**Abstract:** Sexual size dimorphism is common in animals. Understanding the differences in sexual dimorphism of body size between closely related species could provide evidence for insight into the underlying mechanisms driving sexual dimorphism of body size. Previous studies on Great Tit (*Parus major*) and many other birds have reported obvious sexual size dimorphism in morphometric traits such as bill length, tarsus length and wing length, and that the sexual size dimorphism of bill length of Great Tit may vary by seasons. The Cinereous Tit (*P. cinereus*) was once regarded as a subspecies of the Great Tit and it is similar to the

**基金项目** 国家重点研发计划项目 (No. 2017YFC1403500), 国家自然科学基金项目 (No. 31970421);

\* 通讯作者, E-mail: lijianqiang@bjfu.edu.cn;

**第一作者介绍** 尹江南, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类行为学与生态学; E-mail: jiangnan\_yin@126.com。

收稿日期: 2021-05-06, 修回日期: 2021-06-28 DOI: 10.13859/j.cjz.202106004

Great Tit in various aspects of morphology and behaviors. Aiming to provide supplementary information about the interspecific difference in sexual size dimorphism between closely related species, we explored sexual and seasonal differences of Cinereous Tit in six morphometric traits including bill length, bill-head length, tarsus length, wing length, tail length and body length. From 2018 to 2020, a total of 226 individuals (96 females and 130 males) were captured in the Dongzhai National Nature Reserve of Henan Province, China. The relationships of each of the above morphometric traits with sex and season were analyzed using linear mixed models, in which each morphometric trait was treated as the dependent variable, and sex, season and their interaction as explanatory variables. Moreover, as there were three persons who attended the measurements of the birds, person ID was treated as a random factor to account for inter-person differences in measurements. The results showed that there were different degrees of sexual size dimorphism among the six morphological traits (Table 1), and the males were significantly larger than the females in all traits except bill length which showed no significant differences between the sexes. Moreover, seasonal variation was found for tarsus length and tail length: the tarsus length in autumn was significantly shorter than that in winter and breeding season, while the tail length in breeding season was significantly longer than that in autumn and winter. Despite of the seasonal differences in bill length and tail length, the sexual differences in the six morphological measurements did not significantly change with seasons. These results suggest that the patterns of sexual size dimorphism and seasonal differences of morphological traits of the Cinereous Tit are not same as those of the Great Tit. Future studies are warranted to investigate the reasons for the existence of sexual size dimorphism and seasonal variation of morphological traits in Cinereous Tit as well as the reasons for the inter-specific differences in sexual size dimorphism and seasonal patterns.

**Key words:** Cinereous Tit, *Parus major*; Morphological measurements; Sexual size dimorphism; Seasonal variation

性二态 (sexual dimorphism) 现象在动物中普遍存在, 体现在动物的身体大小、体色、鸣声等多个方面 (Owens et al. 1998)。作为动物性二态的一种形式, 身体大小性二态早在 20 世纪 70 至 80 年代就在国外得到了较多的研究 (Shine 1978, Fleagle et al. 1980, Kozłowski 1989)。身体大小性二态的进化一般被认为与雌雄个体生态位分化和性选择等因素有关。其中, 生态位分化假说认为雌雄个体因取食生态位的差异而产生了性状分化 (Shine 1989, Andersson 1994, Temeles et al. 2000), 而性选择假说则认为需要竞争领域和配偶的性别 (通常为雄性) 因为较大的身体往往会在竞争中带给它们优势, 所以该性别的个体会进化出比另一性别更大的身体 (Andersson 1994, Dale et al. 2007)。如果某一性别 (如雌性) 的个体因更

大的身体而增加的繁殖力比另一性别个体因与身体大小有关的交配优势而获得的繁殖力更大, 雌雄两性身体大小的性二态也会得以进化 (繁殖力假说, Andersson 1994)。此外, 在一些仅某一性别的个体参与亲代抚育的动物中, 由于较大的身体可能有助于为后代提供更好的资源, 如竞争食物和领域, 该性别也可能因此进化出比另一性别更大的身体 (Mueller 1990)。

对动物身体大小性二态现象的研究有助于理解动物的配偶选择、亲代抚育制度、两性冲突和亲子冲突等现象 (Vanpé et al. 2007, Cox et al. 2009, Samuk et al. 2014)。国内对脊椎动物身体大小性二态的研究多集中于两栖和爬行类动物 (如施林强等 2011, 陈绍勇等 2015, Liao et al. 2015, 万丽霞等 2018, 李仕泽等

2019, 姚冲学等 2020)。对于鸟类, 国内除一些志书中对雌雄个体的身体大小有分别描述外 (蔡其侃 1987, 赵正阶 2001), 仅有少量对我国鸟类的身体大小性二态的报道。如 Li 等 (2010) 发现, 红头长尾山雀 (*Aegithalos concinnus*) 和银喉长尾山雀 (*A. glaucogularis*) 雄性个体的体重、头喙长、跗跖长等 8 项身体大小指标要大于雌性个体; Liu 等 (2016, 2018) 发现, 橙翅噪鹛 (*Trochalopteron elliotii*) 和山噪鹛 (*Garrulax davidi*) 的雄性个体身体指标轻微大于雌性个体; 曾煜等 (2020) 对白头鹎 (*Pycnonotus sinensis*) 的 20 项和领雀嘴鹎 (*Spizixos semitorques*) 18 项身体指标进行了测量, 但可能由于样本量较小的原因, 仅翅长这一指标在白头鹎雌雄间的差异邻近显著性水平。此外, 史红全等 (2021) 对麻雀 (*Passer montanus*) 的身体大小性二态进行了研究, 发现雄鸟的跗跖长、翅长等 5 项身体大小指标均显著大于雌鸟。

动物身体大小的性二态存在着明显的种间或种群间差异, 而这种差异在很大程度上反应了物种的适应性进化 (Fairbairn 1997)。比如有研究发现, 壁虎属 (*Paroedura*) 物种存在着明显的身体大小性二态的种间差异, 且这种差异与环境温度有关 (Starostová et al. 2010)。了解近缘种之间身体大小性二态现象的差异, 可为深入探讨身体大小性二态现象的潜在驱动机制提供证据。大山雀 (*Parus cinereus*) 是一种在我国广泛分布的雀形目鸟类。该物种以前曾被归为现欧亚大山雀 (*P. major*) 的一个亚种 (郑光美 2011), 但近年来被划为一个独立种, 并包括以前欧亚大山雀下的 *minor*、*commixtus*、*hainanus*、*tibetanus* 和 *subtibetanus* 亚种 (郑光美 2017)。国外对欧亚大山雀的研究表明, 其雌雄个体在喙长、跗跖长、翅长等 6 项身体量度 (Ebenman 1986, Gosler 1987a, Matthysen et al. 1991) 和羽色 (Hörak et al. 2001) 上存在着明显的性二态, 且一些性状的性二态存在明显季节差异 (Matthysen et al. 1991) 和种群差

异 (Ebenman 1986)。国内对大山雀开展了许多研究, 如繁殖行为 (张维等 2009, 由玉岩等 2013, 万冬梅等 2017, 王海涛等 2019, Fan et al. 2021)、反巢寄生行为 (Wei et al. 2016)、个性 (Bibi et al. 2019)、鸣声 (王爱真等 2014, 柯雯丹等 2015, 夏灿玮等 2016) 等。而目前对我国大山雀的表型特征是否如欧亚大山雀那样也存在身体大小性二态及相应的季节间差异尚未见报道。为此, 本研究以河南董寨国家级自然保护区的大山雀为研究对象, 分析了不同季节捕捉的雌雄个体在喙长等身体指标上的两性差异, 以期了解鸟类近缘种间性二态差异以及其潜在进化机制进一步补充基础资料。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地点和研究对象

研究地点位于河南省罗山县境内的董寨国家级自然保护区 (114°18' ~ 114°30' E, 31°28' ~ 32°09' N)。该保护区总面积 4.68 万  $\text{hm}^2$ , 地处秦岭-淮河一线以南的北亚热带向暖温带过渡区域, 气候温暖湿润, 1 月份最冷平均气温 1.9 °C, 7 月份最高平均气温 27.5 °C, 年平均降水量为 1 208.7 mm (宋朝枢等 1996)。保护区内动植物资源丰富, 现已记录鸟类 315 种 (阮祥锋 2011), 是一个以保护各种珍稀野生鸟类及其栖息地为主要目标的野生动物类型自然保护区。大山雀在该保护区为常见留鸟, 属 *minor* 亚种 (郑光美 2017)。*minor* 亚种分布于东北、华北、华东和华中等地, 其背部黄绿色, 尾羽蓝灰色较淡且无黑色轴纹, 以此区别于分布在青海、西藏、四川等地的背部黄绿色而尾羽表面近黑色且无黑色轴纹的 *tibetanus* 亚种, 分布在西藏、四川、云南等地的背部黄绿色而尾羽表面暗灰色且具显著黑色轴纹的 *subtibetanus* 亚种, 分布在华南地区的背部绿或蓝灰色而尾羽深蓝灰且具显著黑色轴纹的 *commixtus* 亚种, 以及仅分布在海南的背部无绿色渲染而尾羽暗蓝灰且无黑色轴纹的 *hainanus* 亚种 (李桂垣等 1982, 郑作新 2002)。

## 1.2 形态测量和性别鉴定

本研究中的大山雀个体于 2018 年 12 月至 2019 年 1 月（冬季）、2019 年 2 月至 6 月（繁殖季）、2019 年 10 月（秋季）、2019 年 12 月至 2020 年 1 月（冬季）以及 2020 年 10 月至 11 月（秋季）采用雾网捕捉。对捕捉到的大山雀，用游标卡尺（申韩牌，上海申韩量具有限公司，量程 0~100 mm，精度 0.01 mm）测量其喙长（自上喙喙尖至喙基部与羽毛交界处的距离）、头喙长（自喙尖至枕部的直线距离）和跗跖长（自胫跗骨与跗跖骨间关节至跗跖骨与中趾间关节的距离，本研究测量右侧跗跖长），利用直尺（永光牌，浙江省永康市世雅光明量具厂，量程 0~20 mm，精度 0.5 mm）测量其翅长（翅膀收至自然状态时，自翼角至翼尖的直线距离，本研究测量右翅长）、尾长（自尾羽基部至尾尖的距离）和体长（山雀腹面朝向平躺时，喙前伸于自然位置、无拉伸状态下，自喙尖至尾尖的距离），使用电子天平（南京好又多电器有限公司，量程 0~200 g，精度 0.01 g）称量体重。由于年龄、温度、季节、一天中的捕捉时间这些因素都会影响体重，所以在后续分析中未将体重纳入分析。根据胸腹部黑色条带的差异鉴定大山雀性别，雄性胸腹部的黑色条带较宽，而雌性胸腹部的条带较狭窄（约翰·马敬能等 2000）（图 1）。本研究中共有 3 人参与完成上述体征的测量，所以在分析数据时为控制不同测量人的测量差异对结果的影响，使用混合效应模型进行数据分析（详见“统计分析”部分）。体征测量结束后，以肱静脉穿刺法采集每只大山雀血液 10~30  $\mu$ l，以棉签蘸取后冻存于 -20  $^{\circ}$ C 冰箱。测量完成后，使用全国鸟类环志中心的金属环环志大山雀后放飞。利用采集的大山雀血样，本研究对部分个体使用分子生物学方法以引物 *sex1/sex2*’（Wang et al. 2010）进行了性别鉴定，以进一步确定利用胸腹部黑色条带鉴定性别的可靠性。

本研究共测量和分析了 226 只（包括繁殖

季 55 只，秋季 58 只和冬季 113 只）大山雀的身体大小指标，并对其中 2019 年采集的 148 只（包括雌性 63 只和雄性 85 只）个体使用分子生物学方法进行了性别鉴定。



图 1 大山雀雌性（左）和雄性（右）个体胸腹部黑色条带的对比

Fig. 1 Comparison of the black strips between female (left) and male (right) Cinereous Tit *Parus cinereus*

## 1.3 统计分析

身体大小的性二态（sexual size dimorphism, SSD）指数以  $[(\text{雄鸟体征}/\text{雌鸟体征}) - 1] \times 100\%$  来计算（Lovich et al. 1992）。根据 Kolmogorov-Smirnov 检验的结果，大山雀的 6 项体征指标中仅翅长（ $P < 0.05$ ）不符合正态分布，其余 5 项指标均符合正态分布（ $P > 0.05$ ）。但鉴于本研究的样本量较大（Lumley et al. 2002, Zar 2010），所以在比较包括翅长在内的 6 项体征的性别和季节间差异时，均使用具有正态分布的一般线性混合模型（linear mixed model, LMM）来分析性别（雌或雄）和季节（繁殖季、秋季或冬季）对大山雀体征的影响。在对每个体征进行分析的初始模型中，将体征作为因变量，以性别、季节以及二者间的交互作用（性别  $\times$  季节）作为自变量。此外，在模型中将测量人作为随机变量，以控制不同人员间测量误差对结果的影响。对初始模型进行简化时，采用逐步剔除法（stepwise removal）从模型中的交互作用开始逐步剔除模型中最不

显著的变量，直到最终模型中保留的所有变量都对因变量具有显著影响 (Bouwhuis et al. 2011, 2014)。在结果中报道某自变量对因变量影响的显著性时，以该变量在最终模型中的显著性为依据；如果某变量未被包括在最终模型中，则提供其被从模型中移除之前的显著性；当性别、季节以及二者的交互作用在模型简化过程中都被剔除于模型之外，即都对因变量无显著影响时，则在结果中报道这 3 个自变量在初始模型中的显著性。当分析发现季节对某个体征具有显著影响时，则使用经过顺序邦弗朗尼校正 (sequential Bonferroni adjustment) 的多重比较分析，比较不同季节 (繁殖季、秋季或冬季) 之间该体征的差异。

本研究的统计分析均采用 SPSS 25.0 软件 (IBM Corp., Chicago, IL, USA) 完成。当双尾检验的  $P$  值小于或等于 0.05 时，认为结果具有统计学意义。

## 2 结果

对 2019 年 148 只大山雀以分子生物学方法鉴定的性别与在野外依据其胸腹部黑色条带宽度所判定的性别完全一致，说明依据外部形态可以准确鉴定大山雀个体性别。所测量的大山雀雌雄个体 6 项身体大小指标均表现出不同程度的性二态，性二态指数在繁殖季为 0.3 ~ 6.2，秋季为 0.4 ~ 7.3，冬季为 1.0 ~ 6.5；三个季节均以尾长和翅长的性二态最为明显，而以喙长和头喙长的性二态最不明显；6 项体征的性二态指数均大于 0，说明在三个季节中，雄性个体的这 6 项体征均大于雌性个体 (表 1)。

一般线性混合模型分析发现，性别 ( $F_{1,220} = 1.63, P > 0.05$ ) 和捕捉季节 ( $F_{1,220} = 2.23, P > 0.05$ ) 以及二者间的交互作用 ( $F_{1,220} = 0.71, P > 0.05$ ) 均对大山雀的喙长没有显著影响，说明大山雀的喙长在两性之间和不同季节间不存在显著差异。雄性大山雀头喙长显著大于雌性 ( $F_{1,224} = 22.31, P < 0.01$ , 表 1)，但季节 ( $F_{2,222} = 2.26, P > 0.05$ ) 以及季节与性别间

的交互作用 ( $F_{2,220} = 0.30, P > 0.05$ ) 对头喙长没有显著影响，说明大山雀的头喙长不随季节改变，且雌雄个体间头喙长的差异在各个季节一致。雄性的跗跖长也显著长于雌性 ( $F_{1,222} = 20.47, P < 0.01$ , 表 1)，且跗跖长亦存在季节间的显著差异 ( $F_{2,222} = 12.27, P < 0.01$ )，而性别与季节间的交互作用不显著 ( $F_{2,220} = 0.61, P > 0.05$ )，说明虽然不同季节大山雀的跗跖长存在一定的差异，但雌雄个体跗跖长的差异在各季节类似。进一步的多重比较分析发现，秋季个体的跗跖长显著短于冬季 ( $t_{222} = -3.74, P < 0.01$ ) 和繁殖季 ( $t_{222} = -4.86, P < 0.01$ )，而冬季个体和繁殖季个体的跗跖长差异不显著 ( $t_{222} = -1.34, P > 0.05$ , 表 1)。

雄性大山雀的翅长显著大于雌性 ( $F_{1,224} = 193.92, P < 0.01$ , 表 1)，但季节 ( $F_{2,222} = 2.26, P > 0.05$ ) 以及季节与性别间交互作用 ( $F_{2,220} = 0.30, P > 0.05$ ) 对翅长没有显著影响，说明大山雀雌雄个体在各个季节均存在翅长的差异。雄性的尾长显著大于雌性 ( $F_{1,220} = 141.07, P < 0.01$ , 表 1)，且虽然尾长受季节的显著影响 ( $F_{2,220} = 4.73, P < 0.05$ )，但性别与季节间的交互作用不显著 ( $F_{2,218} = 0.39, P > 0.05$ )，说明雌雄个体间尾长的差异在各季节呈现类似的趋势。通过对不同季节尾长的多重比较分析发现，繁殖季个体的尾长显著长于秋季个体 ( $t_{220} = 2.89, P < 0.05$ ) 和冬季个体 ( $t_{220} = 2.27, P < 0.05$ )，而秋季个体与冬季个体的尾长差异不显著 ( $t_{220} = -0.50, P > 0.05$ ; 表 1)。此外，雄性大山雀的体长显著大于雌性 ( $F_{1,223} = 96.79, P < 0.01$ , 表 1)，且不受季节 ( $F_{2,221} = 1.41, P > 0.05$ ) 以及季节与性别间交互作用 ( $F_{2,219} = 1.58, P > 0.05$ ) 的影响，说明不同季节的大山雀体长无显著改变，而且其雌雄个体在各个季节中均表现出类似的体长差异。

## 3 讨论

本研究通过对河南董寨国家级自然保护区不同季节捕捉的大山雀体征的分析，发现所测

表 1 不同季节大山雀雌雄个体的体征量度及其性二态指数

Table 1 Body measurements and sexual size dimorphism of Cinereous Tit *Parus cinereus*

捕捉季节 Season	体征指标 Body metrics	性别 Sex	样本量 Sample size (ind)	长度 Length (mm)		性二态指数 Sexual size dimorphism (%)	
				平均值 Mean	标准误 SE		
繁殖季 Breeding	喙长 Bill length	雌性 Female	24	9.98	0.58	0.3	
		雄性 Male	31	10.01	0.47		
	喙枕长 Bill-head length	雌性 Female	24	28.35	0.81	0.8	
		雄性 Male	31	28.57	0.63		
	跗跖长 Tarsus length	雌性 Female	24	17.80	0.72	3.1	
		雄性 Male	31	18.35	0.89		
	翅长 Wing length	雌性 Female	24	65.08	2.62	6.2	
		雄性 Male	31	69.10	1.66		
	尾长 Tail length	雌性 Female	23	61.54	4.19	7.8	
		雄性 Male	31	66.37	3.27		
	体长 Body length	雌性 Female	23	121.28	5.25	5.9	
		雄性 Male	31	128.47	5.18		
	秋季 Autumn	喙长 Bill length	雌性 Female	23	9.87	0.53	0.4
			雄性 Male	35	9.90	0.36	
喙枕长 Bill-head length		雌性 Female	23	28.45	0.43	1.4	
		雄性 Male	35	28.84	0.54		
跗跖长 Tarsus length		雌性 Female	23	17.06	0.57	1.6	
		雄性 Male	35	17.33	0.58		
翅长 Wing length		雌性 Female	23	65.39	1.68	4.6	
		雄性 Male	35	68.39	1.29		
尾长 Tail length		雌性 Female	23	61.44	2.21	7.3	
		雄性 Male	35	65.90	2.57		
体长 Body length		雌性 Female	23	124.15	3.82	3.5	
		雄性 Male	35	128.44	3.98		
冬季 Winter		喙长 Bill length	雌性 Female	49	9.74	0.51	1.9
			雄性 Male	64	9.92	0.41	
	喙枕长 Bill-head length	雌性 Female	49	27.91	0.63	1.0	
		雄性 Male	64	28.20	0.67		
	跗跖长 Tarsus length	雌性 Female	49	17.84	0.68	2.8	
		雄性 Male	64	18.33	0.78		
	翅长 Wing length	雌性 Female	49	64.75	1.72	4.5	
		雄性 Male	64	67.68	1.73		
	尾长 Tail length	雌性 Female	48	60.14	3.07	6.5	
		雄性 Male	64	64.04	3.08		
	体长 Body length	雌性 Female	49	120.09	7.18	4.6	
		雄性 Male	64	125.64	3.76		

性二态指数 = [(雄鸟体征均值/雌鸟体征均值) - 1] × 100% (Lovich et al. 1992)。

Sexual size dimorphism is calculated as [(male measurement mean/female measurement mean) - 1] × 100% (Lovich et al. 1992).

量的 6 项体征指标均表现出了不同程度的性二态,且均为雄性偏向。同时,这些形态特征的性二态在不同季节相对稳定,比如各个季节均以尾长和翅长的性二态最为明显,而以喙长和头喙长的性二态最不明显。此外,大山雀身体大小性二态在不同季节的相对稳定也体现于在分析性别和季节对身体大小的影响时,性别与季节的交互作用对身体大小指标不存在显著影响。

国外研究曾发现,欧亚大山雀和青山雀 (*Cyanistes caeruleus*) 在繁殖季节雌鸟的平均喙长长于雄鸟,冬季雄鸟的平均喙长长于雌鸟 (Gosler 1987b, Matthysen et al. 1991), 而且欧亚大山雀喙长的性二态指数秋季比繁殖季小 (Gosler 1987a)。不同季节中雌雄个体喙长差异的不同在绿背山雀 (*P. monticolus*) 中也有发现,其雄鸟喙长在冬季显著长于雌鸟,而在夏季二者无显著差异 (Barve et al. 2017)。本研究的结果有所不同,在所分析的繁殖季、秋季和冬季中,大山雀雌性和雄性个体喙长的差异均不显著,但三个季节中雄性喙长平均值都大于雌性,且它们喙长的性二态指数在秋季为 0.4,在繁殖季为 0.3,二者差别不多,即两性的喙长相似程度在秋季与繁殖季近似。需要注意的是,绿背山雀雌雄个体的喙长在夏季虽然差异不显著,但也表现为雄性喙长的均值长于雌性 (Barve et al. 2017), 这不同于欧亚大山雀 (Gosler 1987b, Matthysen et al. 1991), 而与本研究中大山雀雄性喙长的平均值在各个季节都长于雌性的状况相似。

欧亚大山雀曾被观察到在春季存在可能与喙大小改变有关的喙蜕皮现象 (Gosler 1987c), 并且春季时雄性个体的喙长与年龄有关,而雌性个体的喙长不受年龄影响,雄性个体在其他季节的喙长与年龄也无关 (Gosler 1987a), 这说明年龄和季节都会影响雄性欧亚大山雀喙的生长发育。喙的形状和大小差异在一定程度上反映了取食生态位的不同 (Olsen 2017, Navalón et al. 2019)。研究发现,欧亚大山雀雌雄亲鸟

的喙长差异越大,其喂养后代的体重愈重,所以雌雄亲鸟喙长的差异可能有助于减少其对相似食物的竞争、提高对不同资源的利用效率,进而为后代提供更多的食物 (Gosler 1987a)。然而,对青山雀和另一个欧亚大山雀种群的研究并未发现雌雄亲鸟的喙长差异与后代体重间存在相关性 (Matthysen et al. 1991), 说明这一解释是否成立还有待通过更多研究进行确认。鸟类喙的形状和大小还影响其保温及散热性能,所以其进化也与体温调节有关 (Tattersall et al. 2017)。比如有研究分析了北美的歌带鸫 (*Melospiza melodia*) 和稀树草鸫 (*Passerculus sandwichensis*) 等 5 种鸟类喙的表面积与夏季最高温度的关系,发现在温度越高地区生活的种群喙越大 (Greenberg et al. 2012)。而且,对歌带鸫的研究还发现,其岛屿种群的喙大小性二态程度与气温高低有关,当地气温越高的种群,其喙大小的性二态表现得越明显,这种现象被认为可能与歌带鸫雌雄个体面临不同热调节压力有关 (Greenberg et al. 2013)。

除喙长外,本研究所测量的大山雀的跗跖长、翅长、尾长等其他 5 项体征的量度均表现为雄性显著大于雌性,这在雀形目鸟类中是较为普遍的现象,如长尾山雀 (Li et al. 2010)、橙翅噪鹛 (Liu et al. 2016) 及山噪鹛 (Liu et al. 2018)。其中,雄性的跗跖长和翅长大于雌性的现象在山雀科的欧亚大山雀 (Gosler 1987a) 和绿背山雀 (Barve et al. 2017) 中也存在。性选择假说是解释动物身体大小性二态的最常见假说之一 (Webster 1997, Raihani et al. 2006, Dale et al. 2007)。一般认为,性选择促进了动物性二态的进化,使雌雄个体表现出形态和行为上的差异,比如身体大小、体色、鸣唱等 (Andersson 1994)。大山雀的雌雄个体存在胸腹部黑色条带的明显差异,并且大山雀雄性个体在繁殖季还会通过鸣唱来占据领域和吸引雌性 (王爱真等 2014, 柯雯丹等 2015, 夏灿玮等 2016)。国外对欧亚大山雀的研究还发现,其雌雄个体羽毛亮度和色度有所不同 (Isaksson

et al. 2008)。在大山雀雌雄个体间已经存在这些比身体大小的差异更加明显的性二态性状的情况下, 其身体性二态指数是否也主要归因于性选择是一个非常值得探究的问题。

除雌雄个体间身体大小的差异外, 本研究还发现, 秋季所捕捉大山雀的跗跖长显著短于冬季和繁殖季, 而冬季和繁殖季的个体间跗跖长差异不显著。这一方面可能是由于跗跖长与年龄有关 (Francis et al. 1991, Fox et al. 1992), 秋季捕捉的个体中有一些当年出生的个体, 其跗跖尚未发育完全, 而到冬季时这些个体的跗跖已完成发育, 所以冬季和繁殖季所捕捉个体的跗跖平均长度要长于秋季捕捉的个体。另一方面, 国外对一些鸟类的研究发现, 具有较长跗跖的个体存活率更高, 如家麻雀 (*Passer domesticus*, Ringsby et al. 1998), 所以如果长跗跖的大山雀也具有更高的存活率, 那么那些存活至冬季和繁殖季的个体其平均跗跖长就可能比秋季个体的平均跗跖长更长。

此外, 繁殖季大山雀个体的尾长显著长于秋季和冬季, 而秋季与冬季的个体间尾长差异不显著。一般而言, 鸟类的羽毛会随着时间的推移而磨损, 且鸟类在秋季新更换的羽毛通常更加完好 (郑光美 2012, Morrison et al. 2018)。本研究中秋季的大山雀均捕捉于 10 月和 11 月, 此时大山雀已经完成换羽, 所以这些大山雀的尾羽在秋季应该较冬季以及次年繁殖季更加完好, 因而长度应该更长。然而, 本研究的结果却相反, 繁殖季的尾羽长于秋季和冬季。我们认为这可能有两种原因, 第一, 大山雀尾羽长的个体较尾羽短的个体具有更高的存活率, 所以存活至繁殖季的个体的平均尾长比秋季和冬季个体更长; 第二, 本研究中繁殖季的个体多捕捉于其巢旁, 即这些个体主要是参与了繁殖的个体。如果尾长的个体在占据领域进行繁殖方面更有优势, 那很可能导致本研究在取样上出现偏差, 使繁殖季所捕捉个体的平均尾长较整个种群的平均尾长偏长。无论哪一种可能性, 都需要在今后通过更加深入的研究来进行

核实。

综上所述, 本研究表明大山雀雌雄个体在头喙长、跗跖长、翅长、尾长和体长 5 个身体大小指标上存在显著差异, 且其跗跖长和尾长还存在季节性差异。与国外对欧亚大山雀、青山雀等山雀科鸟类的研究结果不同的是, 本研究中大山雀雌性和雄性个体的喙长在繁殖季和非繁殖季无显著差异。无论是大山雀身体大小存在性二态和季节变化的原因, 还是其与国外欧亚大山雀在身体大小性二态模式上的差异, 都有待今后进一步的研究。

**致谢** 河南董寨国家级自然保护区为本研究提供了便利, 张鹏、周游、陶晓娜、闫一凡、黄凯、姜尚易、王金凤、胡钰晨等人参与了本研究的部分野外工作, 在此一并感谢。

## 参 考 文 献

- Andersson M. 1994. Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Barve S, Dixit S, Dhondt A A. et al. 2017. Sexual dimorphism in breast stripe width and beak eco-morphology in Himalayan Green-backed Tits (*Parus monticolus*). *Avian Biology Research*, 10(4): 259–263.
- Bibi N, Wei Y, Xu H, et al. 2019. Personality is associated with dominance in a social feeding context in the great tit. *Behaviour*, 156(13/14): 1419–1434.
- Bouwhuis S, Quinn J L, Sheldon B C, et al. 2014. Personality and basal metabolic rate in a wild bird population. *Oikos*, 123(1): 56–62.
- Bouwhuis S, Sheldon B C, Verhulst S. 2011. Basal metabolic rate and the rate of senescence in the great tit. *Functional Ecology*, 25(4): 829–838.
- Cox R M, Calsbeek R. 2009. Sexually antagonistic selection, sexual dimorphism, and the resolution of intralocus sexual conflict. *American Naturalist*, 173(2): 176–187.
- Dale J, Dunn P O, Figuerola J, et al. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 274(1628): 2971–2979.
- Ebenman B. 1986. Sexual size dimorphism in the great tit *Parus*

- major* in relation to the number of coexisting congeners. *Oikos*, 47(3): 355–359.
- Fairbairn D J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1): 659–687.
- Fan Q, E M, Wei Y, et al. 2021. Mate choice in double-breeding female Great Tits (*Parus Major*): Good males or compatible males. *Animals*, 11(1): 140.
- Feagle J G, Kay R F, Simons E L. 1980. Sexual dimorphism in early anthropoids. *Nature*, 287(5780): 328–330.
- Fox A D, King R, Watkin J. 1992. Seasonal variation in weight, body measurements and condition of free-living Teal. *Bird Study*, 39(1): 53–62.
- Francis I S, Fox A D, McCarthy J P, et al. 1991. Measurements and moult of the Lapland Bunting *Calcarius lapponicus* in West Greenland. *Ringling & Migration*, 12(1): 28–37.
- Gosler A. 1987a. Pattern and process in the bill morphology of the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 129(suppl 2): 451–476.
- Gosler A. 1987b. Sexual dimorphism in the summer bill-length of the Great Tit. *Ardea*, 75(1): 91–98.
- Gosler A. 1987c. Some Aspects of Bill Morphology in Relation to Ecology in the Great Tit *Parus major*. Oxford: Oxford University Press.
- Greenberg R, Danner R M. 2013. Climate, ecological release and bill dimorphism in an island songbird. *Biology Letters*, 9(3): 20130118.
- Greenberg R, Danner R, Olsen B, et al. 2012. High summer temperature explains bill size variation in salt marsh sparrows. *Ecography*, 35(2): 146–152.
- Hörak P, Ots I, Vellau H, et al. 2001. Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia*, 126(2): 166–173.
- Isaksson C, Ornborg J, Prager M, et al. 2008. Sex and age differences in reflectance and biochemistry of carotenoid-based colour variation in the great tit *Parus major*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(4): 758–765.
- Kozłowski J. 1989. Sexual size dimorphism: a life history perspective. *Oikos*, 54(2): 253–255.
- Li J, Wang N, Wang Y, et al. 2010. Sexual size dimorphism and sex identification using morphological traits of two Aegithalidae species. *Zoological Science*, 27(12): 946–951.
- Liao W B, Liu W C, Merilä J. 2015. Andrew meets Rensch: sexual size dimorphism and the inverse of Rensch's rule in Andrew's toad (*Bufo andrewsi*). *Oecologia*, 177(2): 389–399.
- Liu P, Sun Y. 2016. Sexual size dimorphism and assortative mating in Elliot's Laughingthrush *Trochalopteron elliotii*. *Ardea*, 104(2): 177–181.
- Liu P, Sun Y. 2018. Sexual size dimorphism and assortative mating in the Plain Laughingthrush (*Garrulax davidi concolor*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(2): 510–515.
- Lovich J E, Gibbons J W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development and Aging*, 56(4): 269–281.
- Lumley T, Diehr P, Emerson S, et al. 2002. The importance of the normality assumption in large public health data sets. *Annual Review of Public Health*, 23(1): 151–169.
- Matthysen E, Dhondt A A, Adriaensen F. 1991. Sexual dimorphism in bill length and breeding success in Great and Blue Tits (*Parus major*, *P. caeruleus*). *Ornis Scandinavica*, 22(2): 171–173.
- Morrison M L, Rodewald A D, Voelker G, et al. 2018. *Ornithology: Foundation, Analysis, and Application*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Mueller H C. 1990. The evolution of reversed sexual dimorphism in size in monogamous species of birds. *Biological Review*, 65(4): 553–585.
- Navalón G, Bright J A, Marugán-Lobón J, et al. 2019. The evolutionary relationship among beak shape, mechanical advantage, and feeding ecology in modern birds. *Evolution*, 73(3): 422–435.
- Olsen A M. 2017. Feeding ecology is the primary driver of beak shape diversification in waterfowl. *Functional Ecology*, 31(10): 1985–1995.
- Owens I P F, Hartley I R. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 265(1394): 397–407.
- Raihani G, Székely T, Serrano-Meneses M A, et al. 2006. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Animal Behaviour*, 71(4): 833–838.
- Ringsby T H, Sæther B-E, Solberg E J. 1998. Factors affecting juvenile survival in house sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology*, 29(3): 241–247.

- Samuk K, Iritani D, Schluter D. 2014. Reversed brain size sexual dimorphism accompanies loss of parental care in white sticklebacks. *Ecology and Evolution*, 4(16): 3236–3243.
- Shine R. 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*, 33(3): 269–277.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4): 419–461.
- Starostová Z, Kubička L, Kratochvíl L. 2010. Macroevolutionary pattern of sexual size dimorphism in geckos corresponds to intraspecific temperature-induced variation. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(4): 670–677.
- Tattersall G J, Arnaout B, Symonds M R. 2017. The evolution of the avian bill as a thermoregulatory organ. *Biological Reviews*, 92(3): 1630–1656.
- Temeles E J, Pan I L, Brennan J L, et al. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science*, 289(5478): 441–443.
- Vanpé C, Kjellander P, Galan M, et al. 2007. Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology*, 19(2): 309–316.
- Wang N, Li J, Liu Y, et al. 2010. Improvement on molecular sex identification primers for Passeriform bird species. *Chinese Birds*, 1(1): 65–69.
- Webster M S. 1997. Extreme sexual size dimorphism, sexual selection, and the foraging ecology of *Montezuma oropendolas*. *Auk*, 114(4): 570–580.
- Wei L, Pape M A, Gunnar S B, et al. 2016. Geographic variation in egg ejection rate by great tits across 2 continents. *Behavioral Ecology*, 27(5): 1405–1412.
- Zar J H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th ed. Upper Saddle River, New Jersey: Pearson Prentice Hall.
- 蔡其侃. 1987. 北京鸟类志. 北京: 北京出版社.
- 陈绍勇, 毕俊怀, 何志超, 等. 2015. 鄂尔多斯丽斑麻蜥两性异形及繁殖输出. *动物学杂志*, 50(2): 214–220.
- 柯雯丹, 杨晓菁. 2015. 武汉地区大山雀(*Parus major minor*)对 *major* 与 *minor* 亚种组鸣唱回放的差别反应. *动物学杂志*, 50(1): 41–51.
- 李桂垣, 郑宝贻, 刘光佐. 1982. 中国动物志: 鸟纲 第十三卷 雀形目 (山雀科—绣眼鸟科). 北京: 科学出版社, 5–15.
- 李仕泽, 宋志红, 梁芬, 等. 2019. 繁殖期雷山髭蟾性二态分析及求偶鸣声初探. *贵阳学院学报: 自然科学版*, 14(2): 104–110.
- 阮祥锋. 2011. 董寨鸟类图鉴. 郑州: 河南文艺出版社.
- 施林强, 张秀琴, 马小梅. 2011. 泽陆蛙 (*Fejervarya limnocharis*) 两性异形的个体发育和雌体繁殖. *生态学杂志*, 30(4): 717–723.
- 史红全, 柏军鹏, 范俊功. 2021. 麻雀身体大小的性二态和基于身体量度的性别判定. *四川动物*, 40(3): 261–269.
- 宋朝枢, 瞿文元. 1996. 董寨鸟类自然保护区科学考察集. 北京: 中国林业出版社.
- 万冬梅, 刘亚男, 张雷, 等. 2017. 山雀类洞巢鸟对不同巢口大小人工巢箱的选择研究. *辽宁大学学报: 自然科学版*, 44(1): 45–50.
- 万丽霞, 张海军, 李海娇. 2018. 甘肃密点麻蜥三个地理种群的两性异形研究. *四川动物*, 37(2): 139–148.
- 王爱真, 鲁国元, 刘苏冕, 等. 2014. 青海西宁大山雀的鸣唱模式分析. *四川动物*, 33(1): 45–50.
- 王海涛, 尹大科, 张安莉, 等. 2019. 三种次级洞巢鸟对巢洞口的选择与生态适应. *东北师大学报: 自然科学版*, 51(1): 103–107.
- 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.
- 姚冲学, 王智红, 王方, 等. 2020. 饰纹姬蛙的两性异形及雌性繁殖能力. *动物学杂志*, 55(3): 317–322.
- 由玉岩, 杜江峰, 邓秋香, 等. 2013. 巢址因子对大山雀繁殖成功的影响. *东北师大学报: 自然科学版*, 45(4): 103–106.
- 约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇. 2000. 中国鸟类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- 曾煜, 李贺, 逯金瑶, 等. 2020. 两种鸭科鸟类的性别鉴定. *野生动物学报*, 41(4): 131–140.
- 张维, 刘宇, 左斌, 等. 2009. 人工巢箱条件下大山雀的窝卵数与繁殖成功的关系. *东北林业大学学报*, 37(3): 69–71.
- 赵正阶. 2001. 中国鸟类志: 下卷 雀形目. 长春: 吉林科学技术出版社.
- 郑光美. 2011. 中国鸟类分类与分布名录. 2 版. 北京: 科学出版社, 339–340.
- 郑光美. 2012. 鸟类学. 2 版. 北京: 北京师范大学出版社, 19–23.
- 郑光美. 2017. 中国鸟类分布与分类名录. 3 版. 北京: 科学出版社, 204–205.
- 郑作新. 2002. 中国鸟类系统检索. 3 版. 北京: 科学出版社, 269–270.