

麻雀两性羽色的比较

胥帅帅 邓竹青 陈功 薛泊宁 夏灿玮* 张雁云

北京师范大学生命科学院 北京 100875

摘要: 鸟类对色彩有较强的区分能力。基于鸟类视觉模型的研究发现,在人类看来类似的羽色,在鸟类眼中存在差别。本研究通过量化麻雀 (*Passer montanus saturatus*) 羽毛的反射光谱以及身体量度和喉部、耳羽的黑色斑块面积,比较其在雌鸟和雄鸟之间的差异。研究发现,麻雀雌鸟和雄鸟的身体量度、喉部和耳羽的斑块面积在繁殖季和非繁殖季均无显著差异。基于鸟类的视觉模型,麻雀头顶、喉部、耳羽、腰部的羽色,在雌鸟和雄鸟间无明显分化。基于上述结果,我们认为麻雀的雌鸟和雄鸟在外形上没有表现出性二型。

关键词: 反射光谱; 视觉模型; 羽色; 性二型

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2018) 05-693-08

Is Tree Sparrow Sexual Dichromatic in Plumage Coloration?

XU Shuai-Shuai DENG Zhu-Qing CHEN Gong XUE Bo-Ning
XIA Can-Wei* ZHANG Yan-Yun

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

Abstract: Color discriminability in birds is enhanced both by tetrachromacy and colored oil droplets. Most sexually monochromatic passerine birds, from a human visual perspective, were actually sexually dichromatic from an avian visual perspective, based on comparisons of plumage reflectance data using a visual model. In this study, we compared the plumage reflectance, body measurements and patch sizes between male and female Tree Sparrow (*Passer montanus saturatus*). Totally, 45 individuals (18 males and 27 females) captured in 2014 and fed in the campus of Beijing Normal University were used in this study. In the non-breeding season (15 Jan. 2017) and breeding season (17 Apr. 2017), body size, area of black throat and ear patch, and reflectance spectrums of crown, throat, ear covert and rump were measured from 29 birds each time. Based on multivariate analysis of variance of body measurements (Table 1) and independent *t*-test of patch sizes (Fig. 1), we found there is no obvious difference between males and females, in both breeding season and non-breeding season. From an avian visual perspective, Tree Sparrow is a sexually monochromatic bird through analysis of bird vision model that based on the plumage reflectance data (Table 2 & 3, Fig. 2). Summarily, there is no sexual dichromatic in Tree Sparrow in our analysis. We wish the above results can provide basic information for the evolution of sexual dichromatism in Old World Sparrows.

* 通讯作者, E-mail: xiacanwei@bnu.edu.cn;

第一作者介绍 胥帅帅, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: xuss@mail.bnu.edu.cn.

收稿日期: 2018-04-16, 修回日期: 2018-07-07 DOI: 10.13859/j.ejz.201805003

Key words: Reflectance spectrophotometry; Visual modeling; Plumage color; Sexual dichromatic

麻雀属 (*Passer*) 共有 27 种鸟类, 广布于旧大陆 (欧洲、亚洲和非洲), 其中 19 种的雄鸟在喉部具有黑色斑块 (Summers-Smith et al. 2017)。黑色斑块的面积和亮度, 与个体的身体状况或社会等级有关 (Nakagawa et al. 2007)。在这些类群中, 除麻雀 (*P. montanus*) 外, 雌、雄两性的羽色均存在明显差异 (Anderson 2006): 雄鸟整体的颜色更深, 喉部斑块面积更大 (Summers-Smith et al. 2017)。麻雀是麻雀属分布最为广泛的鸟种, 雌、雄两性的羽色没有明显分化 (Summers-Smith 2017)。雌雄两性羽色的分化受到自然选择和性选择的影响 (Andersson 1994)。两性羽色差异在麻雀这一进化枝中缺失, 或是在其他麻雀属鸟类 (*Passer* spp.) 中获得, 目前还存在争论。

鸟类具有四种视觉细胞 (tetrachromatic visual systems), 能看到人类无法感知的紫外光 (Cuthill et al. 2000)。此外, 鸟类眼中的油滴 (oil droplets) 可增加颜色的分辨能力 (Hart 2001)。如, 紫翅椋鸟 (*Sturnus vulgaris*) 雌、雄两性的羽色在人眼看几乎无差异, 但在鸟类视觉中存在明显分化 (Cuthill et al. 1999); 裸鼻雀科 (Thraupidae) 163 种被人类认为两性羽色相同的鸟种, 其中的 152 种在鸟类视觉中存在两性羽色的分化 (Burns et al. 2012); 对 139 种人类看上去两性羽色相同的雀形目 (Passeriformes) 鸟类的研究, 发现其中超过 90% 的类群在鸟类视觉中存在羽色性二型的现象 (Eaton 2005)。

Eaton (2005) 对来自相同地点, 不同采集年代的 10 只麻雀标本的羽色进行量化分析, 发现除了颊部以外, 其余的 4 个部位 (头顶、喉部、胸部、耳羽) 两性的羽色均存在鸟类可感知的差异。但鸟类羽色会随着繁殖状态而变化 (Slagsvold et al. 1985), 并且羽色的反射光谱会受到保存时间的影响 (Doucet et al. 2009)。鉴于 Eaton (2005) 研究的样本量小, 两性各 5

只个体, 且没有排除标本采集时间和保存时间对羽色的影响, 麻雀两性间存在羽色差异这一结论尚待进一步验证。

为此, 我们对麻雀 *P. m. saturatus* 亚种的 45 只成年个体 (27 只雌鸟, 18 只雄鸟) 在繁殖季 (4 月) 和非繁殖季 (1 月) 的羽色进行了量化。除了羽色的不同, 鸟类的身体量度和羽毛斑块也可能存在性别差异。如, 猛禽雌鸟的体重和翼长多大于雄鸟 (Krüger 2005); 家麻雀 (*P. domesticus*) 雄鸟喉部存在黑色斑块, 而雌鸟没有 (Summers-Smith et al. 2017)。基于此, 我们测量了麻雀的体征, 以及喉部和耳羽的黑色斑块面积, 尝试从多个角度探讨麻雀两性表型的差异。

1 材料与方法

1.1 研究对象

研究对象为来自北京师范大学生物园 (39°57'45.36"N, 116°21'27"E, 海拔 54 m) 饲养的麻雀。这些麻雀于 2014 年在北京师范大学校园内通过雾网抓捕, 随后放在长 20 m、宽 15 m、高 3.5 m 的鸟舍中饲养。喂养家禽饲料, 每天喂食一次, 并将前一日剩余的饲料移除。参照郑光美 (2017), 分布于北京的麻雀属于 *P. m. saturatus* 亚种。

2017 年 1 月 15 日 (非繁殖季) 和 2017 年 4 月 17 日 (繁殖季), 每次各捕捉了 29 只个体, 其中有 13 只个体两次都捕捉到, 累计涉及 45 只个体。对于捕捉到的麻雀, 测量体征、采集血液、测量羽毛反射光谱、对喉部和耳羽拍照, 随后放回鸟笼。测量的体征包括喙长、喙高、喙宽、头喙长、跗跖长、跗跖粗、翼长、尾长、体长、体重。

1.2 鉴定性别

用血液组织细胞基因组试剂盒 (型号 TIANamp, 天根公司, 北京) 自血液中提取 DNA, 溶解于 TE 缓冲液。利用聚合酶链式反

应, 采用引物 *sex1'* 和 *sex2* (Wang et al. 2010) 扩增麻雀的 *CHD I* 基因。反应体系为 10 μ l, 其中上、下游引物(浓度均为 10 mg/L)各 0.5 μ l, 模板 DNA 3 μ l (浓度约为 30 mg/L), ExTaq (TaKaRa, Version2.0) 5.0 μ l, 双蒸水 1 μ l。聚合酶链式反应条件设置为: 94 $^{\circ}$ C 初始变性 5 min; 随后 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s、50 $^{\circ}$ C 退火 45 s、72 $^{\circ}$ C 延伸 45 s, 34 个循环; 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min。利用 1% 琼脂糖凝胶, 用 SYBR safe DNA Gel Stain 核酸凝胶染液染色, 对聚合酶链式反应产物进行电泳检测。电泳结果利用凝胶成像仪 (GDS-8000PC, GENE, 美国) 观察: 有两个条带为雌性, 而只有一个条带为雄性。经性别鉴定, 1 月 15 日网捕的个体, 17 只为雌性, 12 只为雄性; 4 月 17 日网捕的个体, 19 只为雌性, 10 只为雄性。

1.3 测量羽色的光谱

Eaton (2005) 发现麻雀的头顶、喉部、胸部、耳羽的羽色在两性别间存在差异。麻雀的胸部颜色为黄色和白色交错。我们使用探头直径为 0.2 mm 的光谱仪测量, 对于非纯色的胸部羽毛的光谱, 在个体内就会有较大的变化。故我们没有收集胸部羽毛的反射光谱。鸟类在求偶炫耀时, 常伴随着腰部羽色的展示 (Byers et al. 2010), 故我们增加了麻雀腰部羽色反射光谱的测量。对每只个体, 共测量了头顶、喉部、耳羽、腰部四处的羽色, 每处羽色采用光纤光谱仪 (型号 Avaspec-2048, Avantes 公司, 荷兰) 测量 3 次。测量时, 先将待测部位的羽毛抚平, 光谱仪的探头垂直于被测羽毛, 曝光时间为 100 ms。测量结果用 Ava-Soft 7.0 软件 (Avantes 公司, 荷兰) 进行数据的提取, 提取波长范围为 300 ~ 700 nm, 覆盖了鸟类可感知光线的波段。

1.4 喉部和耳羽斑块面积量化

喉部和耳羽是否具有黑色斑块, 以及斑块面积的大小, 是麻雀属鸟类雌雄差异的重要特征 (Summers-Smith et al. 2017)。我们对麻雀的喉部和耳羽进行拍照, 并测量喉部和耳羽黑色

斑块的面积。拍照时放置直尺作为参照 (Schuetz et al. 2014)。直尺与待测斑块位于同一平面, 正对着照相机的镜头。照片用 ImageJ 软件 (National Institutes of Health, USA) 进行处理。首先依据黑色斑块和周边白色区域的色差, 勾勒出黑色斑块所在的区域, 然后参照直尺的刻度, 计算出斑块的面积。

1.5 数据分析

统计分析用 SPSS 20.0 (Spss Inc, 美国) 完成。所有检验在 $P < 0.05$ 时认为差异显著。基于参数检验的数据, 均不拒绝正态分布的零假设 (K-S 检验, $P > 0.05$)。数据以“平均值 \pm 标准差”的形式呈现。对体征数据进行多变量方差分析, 其中性别为自变量, 测量的体征数值为应变量。对喉部和耳羽斑块面积, 分别利用独立样本 T 检验, 比较在两性别间的差异。

利用 R 软件的“PAVO”包 (Maia et al. 2013) 对羽色的反射光谱进行分析。基于青山雀 (*Parus caeruleus*) 的视觉模型 (Hunt et al. 1998), 在标准光源的条件下分别对头顶、喉部、耳羽、腰部的羽色进行分析。使用颜色在视觉空间的重叠程度 (overlap in cartesian space) 和区分度 (just noticeable differences) 来衡量雌、雄麻雀羽色的差异。颜色在视觉空间重叠程度的计算公式见 Villegger et al. (2011), 区分度的计算公式见 Endler et al. (2005)。雌鸟和雄鸟的羽色在视觉空间的重叠程度越大, 说明性内羽色变异大, 而性间羽色变异小; 两种颜色的区分度大于 1 时, 认为鸟类可以区分这两种颜色的差异 (Eaton 2005)。基于视觉空间的重叠程度和区分度对麻雀在繁殖季和非繁殖的羽色差异也进行了衡量。

2 结果

基于繁殖季和非繁殖季各 29 只个体的测量, 发现非繁殖季麻雀雄鸟身体量度略大于雌鸟, 但二者的差异并不显著 (多变量方差分析, Pillai's Trace = 0.538, $F_{10,18} = 2.094$, $P = 0.083$; 表 1); 繁殖季麻雀雄鸟与雌鸟身体量度大致相

表 1 麻雀的身体量度 (平均值 \pm 标准差)
Table 1 Body size of Tree Sparrow (Mean \pm SD)

变量 Variables	非繁殖季 Non-breeding season		繁殖季 Breeding season	
	雌性 Female	雄性 Male	雌性 Female	雄性 Male
喙长 Beak length (mm)	9.13 \pm 0.81	9.24 \pm 0.50	9.73 \pm 0.97	10.29 \pm 0.78
喙高 Beak height (mm)	6.44 \pm 0.53	6.38 \pm 0.28	6.32 \pm 0.36	6.60 \pm 0.41
喙宽 Beak width (mm)	6.48 \pm 0.34	6.48 \pm 0.39	6.48 \pm 0.51	6.78 \pm 0.59
头喙长 Beak and head (mm)	28.58 \pm 0.81	28.78 \pm 0.54	27.77 \pm 1.07	28.36 \pm 1.18
跗跖长 Tarsus length (mm)	15.61 \pm 1.03	15.58 \pm 0.57	17.05 \pm 1.25	16.76 \pm 1.06
跗跖粗 Tarsus width (mm)	1.89 \pm 0.20	2.08 \pm 0.33	1.88 \pm 0.31	1.97 \pm 0.29
翼长 Wing length (mm)	65.76 \pm 3.36	69.25 \pm 1.36	65.95 \pm 2.97	68.90 \pm 3.11
尾长 Tail length (mm)	50.94 \pm 2.49	51.50 \pm 1.24	50.63 \pm 2.24	51.50 \pm 3.92
体长 Total length (mm)	121.41 \pm 7.17	124.33 \pm 2.42	127.47 \pm 7.15	126.60 \pm 3.63
体重 Weight (g)	17.91 \pm 1.75	19.27 \pm 1.80	18.28 \pm 1.72	19.14 \pm 2.46
样本量 Sample sizes	17	12	19	10

等 (多变量方差分析, Pillai's Trace = 0.377, $F_{10,18} = 1.089$, $P = 0.419$; 表 1)。

非繁殖季 (图 1), 雌鸟喉部黑色斑块面积 (0.51 ± 0.16) cm^2 , 雄鸟 (0.65 ± 0.19) cm^2 , 二者差异接近显著 (独立样本 T 检验, $t_{27} = 2.038$, $P = 0.051$); 雌鸟耳羽黑色斑块面积 (0.30 ± 0.10) cm^2 , 与雄鸟的 (0.34 ± 0.12) cm^2 无显著差异 ($t_{27} = 0.880$, $P = 0.387$)。繁殖季 (图 1), 雌鸟喉部黑色斑块面积 (0.69 ± 0.17) cm^2 , 与雄鸟的 (0.70 ± 0.17) cm^2 无显著差异 ($t_{27} = 0.168$, $P = 0.868$); 雌鸟耳羽黑色斑块面积 (0.39 ± 0.11) cm^2 , 与雄鸟的 (0.44 ± 0.10) cm^2 无显著差异 ($t_{27} = 1.258$, $P = 0.219$)。

测量的 4 个部位 (头顶、喉部、耳羽、腰部), 麻雀雌鸟和雄鸟的羽色相似 (图 2), 颜色的重叠程度在非繁殖季为 32.0% 至 85.8%, 繁殖季为 49.8% 至 82.6% (表 2)。麻雀雌鸟和雄鸟羽色的区分度, 在非繁殖季和繁殖季, 均小于 1 (表 2)。意味着鸟类无法感知麻雀两性羽色的差异。繁殖季和非繁殖季麻雀羽色的重叠程度变化较大, 从完全无重叠 (0%, 雌鸟喉部羽色、雄鸟头顶羽色、雄鸟喉部羽色) 到几乎全部重叠 (91.7%, 雌鸟腰部羽色), 但各部位羽色的区分度均大于 1 (表 3), 表明在鸟类

视觉模型中, 麻雀羽色在繁殖季和非繁殖存在差异。

3 讨论

本文基于 45 只 (27 只雌鸟, 18 只雄鸟) 麻雀 *Passer m. saturatus* 亚种的研究, 发现雌鸟和雄鸟在身体量度, 喉部和耳羽黑色斑块面积, 以及头顶、喉部、耳羽、腰部羽色上, 均没有显著的差别。考虑到鸟类对颜色的区分能力要强于人类 (Cuthill et al. 2000, Hart 2001), 我们采用了鸟类视觉模型 (杨灿朝等 2011, 2013) 来衡量麻雀雌鸟和雄鸟羽色的差异。在所测量的部位, 雌鸟和雄鸟羽色的反射光谱相似, 两性之间的差异小于鸟类能感知的区分度。

Eaton (2005) 对 10 只 (5 只雄鸟, 5 只雌鸟) 麻雀标本进行研究, 发现麻雀雌鸟和雄鸟在头顶、喉部、胸部、耳羽, 均存在鸟类可感知的颜色差异。麻雀的亚种间存在羽色的差异 (Summers-Smith et al. 2017), 并且标本的颜色会随着采集时间而改变 (Doucet et al. 2009)。在 Eaton (2005) 的研究中, 没有提供亚种的来源和采集的年代, 这可能会影响结果的可靠性。并且 Eaton (2005) 的研究显示, 麻雀雌鸟和雄鸟羽色的区分度在 1.009 (胸部) 至 1.237

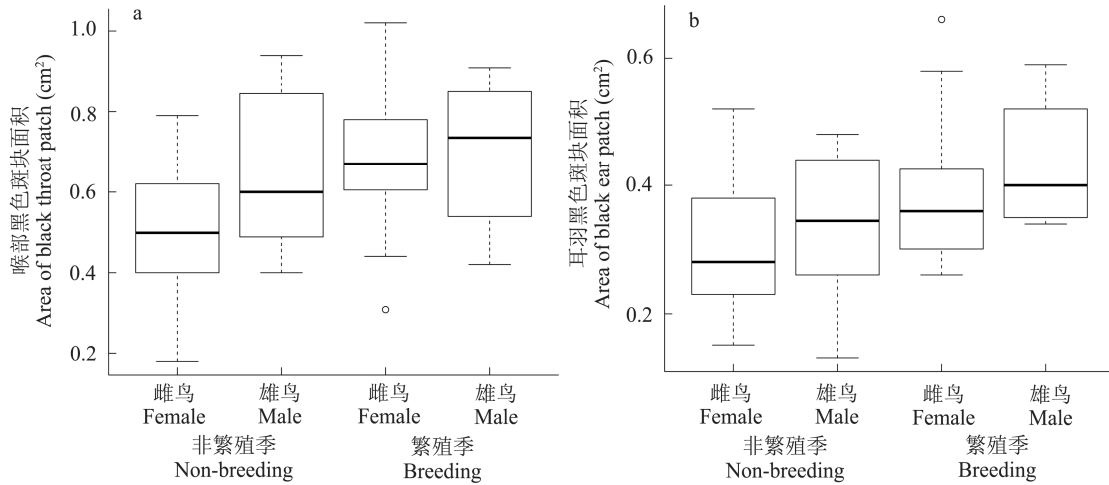


图 1 麻雀喉部 (a) 和耳羽 (b) 黑色斑块面积

Fig. 1 Area of black throat patch (a) and ear patch (b) in Tree Sparrow

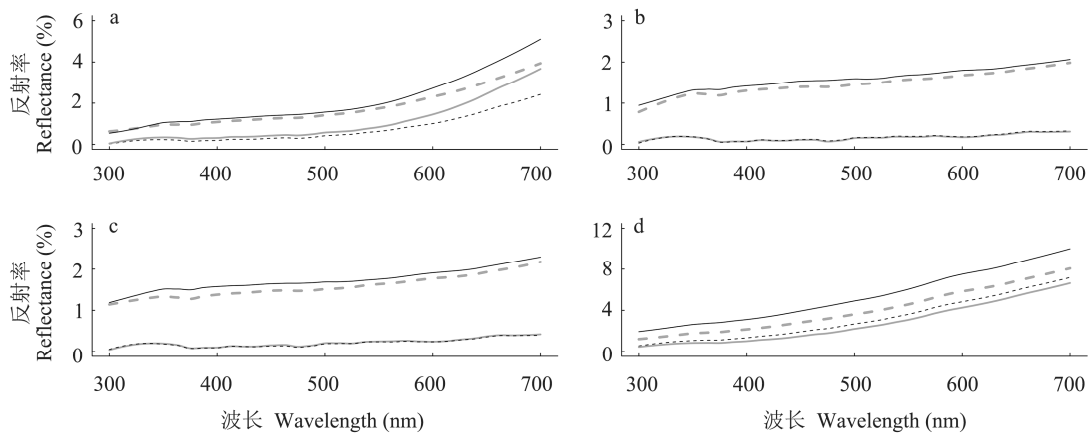


图 2 麻雀头顶 (a)、喉部 (b)、耳羽 (c)、腰部 (d) 的反射光谱

Fig. 2 Reflectance spectrum of crown (a), throat (b), ear covert (c), and rump (d) in Tree Sparrow

黑色实线为非繁殖季雄鸟；灰色虚线为非繁殖季雌鸟；灰色实线为繁殖季雄鸟；黑色虚线为繁殖季雌鸟。繁殖季雌鸟和雄鸟的喉部 (b) 和耳羽 (c) 反射光谱几乎重叠。

Black solid line indicates male in non-breeding season; gray dashed indicates female in non-breeding season; gray solid line indicates male in breeding season; black dashed indicates female in breeding season. Throat (b) and ear covert (c) reflectance spectrum, in male and female, are nearly coincident in breeding season.

(耳羽) 之间, 仅略大于鸟类可感知的颜色区分度。本研究选用活鸟代替标本测量羽色, 避免了标本保存时间对羽色的影响; 在非繁殖期和繁殖期分别测量了羽色, 避免了繁殖状态对羽色的影响。

在分析羽色的“PAVO”程序包(Maia et al. 2013) 中可选择的鸟类视觉模型有青山雀、紫

翅椋鸟和蓝孔雀 (*Pavo cristatus*) 的视觉模型。依据麻雀与上述三个鸟种的亲缘关系, 并参照相关研究 (Eaton 2005), 我们选用了青山雀的视觉模型来近似反应麻雀对颜色的感知能力。Hart (2001) 认为鸟类视觉感知能力较为保守, 已研究的鸟类具有相近的视觉感受能力。但随后的研究发现, 鸟类近缘种之间的颜色感受能

表 2 鸟类视觉模型中麻雀雌、雄两性羽色的差异程度

Table 2 Bird visual model calculations for color difference between female and male Tree Sparrow

身体部位 Feather patches	非繁殖季 Non-breeding season		繁殖季 Breeding season	
	重叠程度 (%)	区分度	重叠程度 (%)	区分度
	Overlap in cartesian space	Just noticeable differences	Overlap in cartesian space	Just noticeable differences
头顶 Crown	84.4	0.39	49.8	0.72
喉部 Throat	85.8	0.24	57.3	0.35
耳羽 Ear covert	32.0	0.37	82.6	0.28
腰部 Rump	64.5	0.63	54.3	0.42

表 3 鸟类视觉模型中麻雀在繁殖季和非繁殖季羽色的差异程度

Table 3 Bird visual model calculations for color difference between breeding and non-breeding season in Tree Sparrow

身体部位 Feather patches	雌性 Female		雄性 Male	
	重叠程度 (%)	区分度	重叠程度 (%)	区分度
	Overlap in cartesian space	Just noticeable differences	Overlap in cartesian space	Just noticeable differences
头顶 Crown	14.2	4.93	0.0	4.27
喉部 Throat	0.0	3.16	0.0	3.38
耳羽 Ear covert	2.8	3.46	6.8	3.44
腰部 Rump	91.7	1.61	15.0	3.12

力也会有较大的变化,尤其是在小于 400 nm 的紫外光波段 (Seddon et al. 2010)。如果麻雀和青山雀对颜色感受能力有较大的区别,这可能会影响我们的结论。基于目前分析,至少可以说,在青山雀“看来”本次研究的麻雀雌鸟和雄鸟的羽色没有分化。

对拟鹂科 (Icteridae) 鸟类的研究,雌、雄两性羽色的差异在该类群的进化中多次出现和丢失 (Price et al. 2014),暗示着鸟类羽色受选择压力的影响经历了快速演化的过程 (Edward et al. 2011)。麻雀属的多数鸟类,尤其是雄鸟喉部具有黑色斑块的类群,雌性和雄性羽色有明显的分化 (Summers-Smith et al. 2017)。麻雀作为该属分布最广泛的鸟种,却不具备雌、雄羽色差异 (Anderson 2006)。两性羽色差异在麻雀这一进化枝中丢失,或是在其他麻雀属鸟类中获得,是值得探究的进化问题。此外,鸟类近缘种羽色分化程度和鸣声分化程度表现出负相关关系 (Tobias et al. 2010)。以此类推,

没有两性羽色分化的麻雀在鸣声等其他行为特征上,是否表现出更明显的性二型,值得进一步研究。

麻雀有 11 个亚种,不同亚种的羽色存在差异,如 *Passer m. malaccensis* 亚种的腹部偏黄, *P. m. dilutus* 亚种的腹部偏白 (Summers-Smith 2017)。本研究只涉及了 *P. m. saturatus* 亚种,该结论对于麻雀其他亚种是否适用,有待探讨。此外,食物资源也会影响鸟类羽色,如人工投食会增加家朱雀 (*Carpodacus mexicanus*) 雄鸟羽色的亮度 (Montgomerie et al. 1994); 大山雀 (*Parus major*) 的雏鸟在食物缺乏时羽色暗淡 (Horak et al. 2000)。本文研究的对象来自人工饲养的麻雀,其食物供给与自然种群存在一定差异,这种差异对两性羽色的影响有待进一步探讨。

参 考 文 献

Anderson T R. 2006. Biology of the Ubiquitous House Sparrow:

- From Genes to Populations. Oxford: Oxford University Press.
- Andersson M B. 1994. Sexual Selection. Princeton: Princeton University Press.
- Burns K J, Shultz A J. 2012. Widespread cryptic dichromatism and ultraviolet reflectance in the largest radiation of neotropical songbirds: implications of accounting for avian vision in the study of plumage evolution. *The Auk*, 129(2): 211–221.
- Byers J, Hebets E, Podos J. 2010. Female mate choice based upon male motor performance. *Animal Behaviour*, 79(4): 771–778.
- Cuthill I C, Bennett A T D, Partridge J C, et al. 1999. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *The American Naturalist*, 153(2): 183–200.
- Cuthill I C, Partridge J C, Bennett A T D, et al. 2000. Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior*, 29(8): 159–214.
- Doucet S M, Hill G E. 2009. Do museum specimens accurately represent wild birds? A case study of carotenoid, melanin, and structural colours in long-tailed manakins *Chiroxiphia linearis*. *Journal of Avian Biology*, 40(2): 146–156.
- Eaton M D. 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually “monochromatic” birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(31): 10942–10946.
- Edward D A, Chapman T. 2011. The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(12): 647–654.
- Endler J A, Mielke P. 2005. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4): 405–431.
- Hart N S. 2001. Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 187(9): 685–697.
- Horak P, Vellau H, Ots I, et al. 2000. Growth conditions affect carotenoid-based plumage coloration of great tit nestlings. *Naturwissenschaften*, 87(10): 460–464.
- Hunt S, Bennett A T D, Cuthill I C, et al. 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1395): 451–455.
- Krüger O. 2005. The evolution of reversed sexual size dimorphism in hawks, falcons and owls: a comparative study. *Evolutionary Ecology*, 19(5): 467–486.
- Maia R, Eliason C M, Bitton P P, et al. 2013. Pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(10): 906–913.
- Montgomerie R, Hill G E, Montgomerie R. 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the House Finch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 258(1351): 47–52.
- Nakagawa S, Ockendon N, Gillespie D O S, et al. 2007. Assessing the function of house sparrows’ bib size using a flexible meta-analysis method. *Behavioral Ecology*, 18(5): 831–840.
- Price J J, Eaton M D. 2014. Reconstructing the evolution of sexual dichromatism: current color diversity does not reflect past rates of male and female change. *Evolution*, 68(7): 2026–2037.
- Schuetz C, Schulze C H. 2014. Measuring the eye size of mist-netted birds: a comparison of two non-invasive methods. *Journal of Ornithology*, 155(4): 1077–1079.
- Seddon N, Tobias J A, Eaton M, et al. 2010. Human vision can provide a valid proxy for avian perception of sexual dichromatism. *The Auk*, 127(2): 283–292.
- Slagsvold T, Lifjeld J T. 1985. Variation in plumage colour of the great tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 206(3): 321–328.
- Summers-Smith D. 2017. Eurasian Tree Sparrow (*Passer montanus*) // del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, et al. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Summers-Smith D, Bonan A. 2017. Old World Sparrows (Passeridae) // del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, et al. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Tobias J A, Seddon N, Spottiswoode C N, et al. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis*, 152(4): 724–746.
- Villegger S, Novack-Gottshall P M, Mouillot D. 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time.

- Ecology Letters, 14(6): 561–568.
- 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.
- 杨灿朝, 蔡燕, 梁伟. 2011. 黄喉鹀的羽色与雄鸟质量相关性分析. *四川动物*, 30(1): 1–5.
- 杨灿朝, 梁伟. 2013. 通过光谱与视觉模型研究动物体色. *动物学研究*, 34(6): 564–573.
- 郑光美. 2017. 中国鸟类分类与分布名录. 3 版. 北京: 科学出版社, 372–373.