

# 红隼翼形态和附肢肌肉的反向性二态

刘明杰 李欣 张子慧\*

首都师范大学生命科学学院 北京 100048

**摘要:** 反向性别二态性是进化生物学探讨的一个深刻问题, 有助于理解物种的适应性和进化过程。猛禽是鸟类中为数不多的反向性别二态性的典型代表, 但有关的定量研究并不多见, 对体重的比较分析发现其反向性二态的程度与猎物类型有密切关系。表征猛禽飞行与抓捕能力的翼形态和附肢肌肉的性二态研究相对更少。本研究以 9 只雌性和 3 只雄性红隼 (*Falco tinnunculus*) 为研究对象, 测量了 6 个翼形态参数, 解剖分离了胸大肌和胸小肌, 以及 14 块与抓握相关的后肢肌肉, 并对各肌肉质量进行称量。对这些参数进行分析, 以探讨翼和肌肉的反向性二态。结果发现, 雌鸟的翼展、翼面积和翼负载均大于雄鸟, 但雄鸟的翼端比雌鸟更尖。虽然这些差异无统计学意义, 但在一定程度上也反映了雄鸟的飞行能耗低, 利于其高效觅食, 可为在巢雌鸟和雏鸟提供充足的食物。肌肉质量与功率输出成正比, 决定了总的做功能力。雌性胸大肌质量显著高于雄鸟, 14 块后肢肌肉中仅有第二趾深及浅屈肌和第二趾收肌呈现了显著的反向性二态。腿肌的结果一方面反映了雌鸟与雄鸟抓握能力近似, 另一方面也说明雌鸟第二趾在捕猎过程中具有力量优势, 使其能捕猎体型稍大的猎物, 比雄鸟有相对更大的猎物体型范围。综合前人的研究以及红隼的结果, 推测翼形态和附肢肌肉的反向性二态及其程度与体型的反向性二态程度类似, 均与食性存在密切关系。

**关键词:** 红隼; 翼形态; 胸肌; 腿肌; 性别差异

**中图分类号:** Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 05-687-07

## Reversed Sexual Dimorphism in Wing Shape and Limb Muscles of the Common Kestrel

LIU Ming-Jie LI Xin ZHANG Zi-Hui\*

College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China

**Abstract: [Objectives]** Reversed sexual dimorphism (RSD) is a deep issue in evolutionary biology, which helps us to understand the adaptation and evolutionary process of species. Predatory bird species are well known for their RSD in size, and the degree of RSD is closely related to the type of main prey. Unfortunately, little is known about the sexual dimorphism in wing shape and limb muscles that characterize the flight and grasping ability of predatory birds. **[Methods]** In this study, 12 adult individuals of Common Kestrel (9

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31970411);

\* 通讯作者, E-mail: zihuizhang@cnu.edu.cn;

**第一作者介绍** 刘明杰, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类学; E-mail: 2951996343@qq.com.

收稿日期: 2023-11-22, 修回日期: 2024-04-22 DOI: 10.13859/j.cjz.202423212

females and 3 males) were compared by the measurements of 6 wing morphological parameters, as well as the muscle masses of the pectoral muscles and 14 muscles related to toe's grasping, to detect the intersexual differences. Independent sample *t*-tests were used to evaluate whether there were significant differences between sexes in 6 wing parameters and 16 muscle masses. Given that the difference in body size was significant, differences in above-mentioned parameters between sexes for a given body size were tested using an analysis of covariance (ANCOVA) with body mass as covariate. **[Results]** The results showed that the wingspan, wing area, and wing loading of female birds were greater than those of males, but the wing tip of males was sharper than that of females (Table 1). Statistically, these differences were non-significant, but indicated the higher flight efficiency of male birds which was beneficial for providing sufficient food for the female and nestlings. Muscle mass is directly proportional to power output and determines the overall functional capacity of a muscle. The mass of the pectoralis muscle in females was higher than that in male birds, and showed significant RSD. But for the 14 pelvic muscles, only flexor perforans et perforatus digiti II and adductor digit II presented significant RSD (Table 2). Results in the leg muscles mainly suggested similar grasping capability between genders, and on the other hand, also indicated that the second toe of female birds has a strength advantage when hunting. **[Conclusion]** Based on previous studies and the results of Common Kestrel, it is speculated that the RSD and its degree in wing shape and limb muscle masses might be similar to that of RSD in size, and also highly related to the type of main prey.

**Key words:** *Falco tinnunculus*; Wing shape; Pectoral muscles; Leg muscles; Intersexual differences

性别二态性是动物表型变异最显著和最广泛的来源之一, 大多数研究关注的是体型大小的性二态现象 (Gidaszewski et al. 2009)。在鱼类、蛇类以及龟鳖类等脊椎动物类群, 雌性体型通常比雄性大, 但对大多数鸟类和哺乳类而言, 雄性则显著大于雌性 (Nuñez-Rosas et al. 2017)。

少数鸟类表现为反向性别二态性 (reversed sexual dimorphism), 特别是体型上, 即雌性比雄性大。根据雄性和雌性在配对过程中的角色不同, 鸟类中的反向性二态可以分为两种类型。一种类型见于水雉科 (Jacanidae)、彩鹬科 (Rostratulidae)、鸻科 (Charadriidae)、鹬科 (Scolopacidae) 和三趾鹬科 (Turnicidae) 等, 在繁殖过程中, 与大多数鸟类雄性争夺雌性不同, 这些鸟类的性别角色是相反的, 即雌性为争夺雄性而竞争, 因而, 雌性的体型优势可以通过性选择来解释 (Andersson et al. 1981, Mueller 1990); 另一类反向性二态鸟类包括猛禽和海鸟 (如贼鸥科、鲣鸟科和军舰鸟科), 它

们均为单配制, 且在求偶时不存在性别角色的反转, 对于此类反向性二态的起源和维持尚无明确的解释 (Andersson et al. 1981, Mueller 1990)。但在海鸟中, 雌雄共同承担育雏的职责, 觅食差异可能与反向性二态的进化和维持有关 (Weimerskirch et al. 2006)。猛禽在繁殖期的角色分工截然不同: 雌鸟通常负责孵卵和保护后代, 而雄鸟则为雏鸟和在巢雌鸟提供食物 (Newton 1979)。

针对猛禽性二态的定量研究并不多见, 而且大多集中在体重的比较分析, 并发现捕食鸟类者的性二态程度最大, 其次是捕食哺乳动物、鱼类、爬行类、无脊椎动物的猛禽, 食腐者的性二态程度最低 (Newton 1979)。相比之下, 表征猛禽飞行与抓捕能力的翼形态和附肢肌肉的性二态研究比较缺乏。

高效运动是动物成功觅食、繁殖和生存的关键因素 (Nathan et al. 2008)。鸟类前肢特化为翼, 其飞行性能取决于飞行成本和动力的双重因素: 飞行成本主要由翼形态决定, 胸肌则

是飞行的动力来源 (Bowlin et al. 2008)。描述翼形态的参数分为两类, 即翼大小 (翼展、翼面积、翼负载) 与翼形状 (展弦比、翼端尖度和手翼指数)。与体重的性二态程度类似, 已有的研究发现, 猛禽翼形性二态程度也与食性相关, 主要捕食鸟类的灰背隼 (*Falco columbarius*) (Mueller et al. 2002)、纹腹鹰 (*Accipiter striatus*) 和库氏鹰 (*A. cooperii*) (Storer 1966) 雌雄翼形态差异显著, 食物中哺乳类占比较高的苍鹰 (*A. gentilis*) 的翼形性二态程度较低 (Storer 1966), 食腐的美洲鸢科 (Cathartidae) 鸟类的翼形则没有性别差异 (Graves 2017)。胸肌是鸟类最发达的前肢肌肉, 分为胸大肌 (pectoralis muscle) 和胸小肌 (supracoracoideus muscle) 两部分, 起点在胸骨, 止点在肱骨近端, 为飞行提供大部分动力 (Biewener 2011)。仅有的一例研究表明, 雌性库氏鹰胸肌质量比雄性大 48% (Marsh et al. 1981)。

除支撑身体、运动的基本功能外, 猛禽的腿和脚在捕食活动中发挥了至关重要的作用。发达的趾屈肌和锋利弯曲的脚爪是强大抓握能力的结构保障 (Hertel et al. 2015)。后肢肌肉, 特别是与抓握相关的肌肉性二态研究仅有两例报道, 但结果截然不同。捕食鸟类的雀鹰 (*A. nisus*) 抓握相关肌肉的质量具有显著性二态 (Wang et al. 2023), 捕食鱼类的白尾海雕 (*Haliaeetus albicilla*) 虽然雌性体重显著大于雄性, 但是后肢肌肉质量雌雄无差异 (Mosto et al. 2021)。

红隼 (*F. tinnunculus*) 体型较小, 生活在开阔的环境中, 主要以田鼠和鼯鼠等小型兽类为食, 也捕食蜥蜴和大型昆虫 (Riegert et al. 2009)。和其他鹰、隼一样, 在育雏早期, 雌性红隼一直在巢中, 从雄鸟那里获取猎物并将它们处理成 0.6 g 左右的小块喂给雏鸟 (Fargallo et al. 2003)。待雏鸟独立进食后, 雌性红隼方能外出捕猎, 猎物大小在雄性和雌性间无明显差异 (Sonerud et al. 2013)。本研

究旨在通过解剖和测量得到红隼翼形态参数、胸肌以及后肢肌肉中与脚趾屈曲和控制有关的 14 块肌肉的数据, 并进行差异性分析, 探究红隼的性二型现象。考虑到红隼主要捕食哺乳动物且雌、雄的猎物大小相近, 推测大多数参数不存在显著的反向性二态。

## 1 材料与方法

材料来自北京猛禽救护中心, 均为成体红隼, 且为非消耗性疾病致死。翼形态研究样本为 9 雌 3 雄, 因为 2 只个体的肌肉保存不完整, 所以肌肉解剖的样本量为 7 雌 3 雄。样本储存在 -18 °C 冰柜中, 实验前取出在室温下解冻 24~36 h, 用于拍照和解剖。将鸟体背面向上、展开一侧翅膀固定在泡沫板上, 标记脊柱、肩关节、肘关节和腕关节位置后拍照, 用 ImageJ 测量并计算以下 6 个参数。

翼展 (cm): 翼完全展开, 脊柱到翼端的距离为半翼展, 2 倍的半翼展即为翼展。

翼面积 (cm<sup>2</sup>): 2 倍单侧翼面积和中间身体面积之和。用 ImageJ 软件对照片测量。

翼负载 (g/cm<sup>2</sup>): 翼负载即体重与翼面积之比。数值越高, 表示承受的体重越大。

展弦比: 即翼展的平方与翼面积之比。数值越高, 表示翼形越长。

手翼指数 ( $I_{HW}$ ):  $I_{HW} = 100 (A_S/L_w)$ , 式中,  $A_S$  为翼端到最远端次级飞羽的距离,  $L_w$  为腕关节到翼端的距离。数值越大表示翼端越尖。

翼端尖度 ( $T_i$ ):  $T_i = 100 [\Sigma p - (\Sigma d)/I_w]$ , 式中,  $\Sigma p$  为每一枚近端初级飞羽距翼尖的距离之和,  $\Sigma d$  为远端初级飞羽距翼尖的距离之和,  $I_w$  为翼长。数值越大表示翼端越尖。

翼部拍照完成后, 取下一侧完整的胸大肌和胸小肌, 去除肌腱和腱膜后用电子天平 (Ohaus, 量程 210 g, 精确到 0.000 1 g) 称重。同样, 对一侧后肢的 14 块肌肉进行解剖分离并称重, 这些肌肉包括 7 个趾屈肌, 即趾长屈肌、拇长屈肌、第二趾深及浅屈肌、第三趾深及浅

屈肌、第二趾浅屈肌、第三趾浅屈肌及第四趾浅屈肌, 5 个精细调控脚趾活动的足部内生肌, 即拇短屈肌、趾长伸肌、第二趾收肌、第四趾展肌和第四趾短伸肌, 以及有助于携带猎物或间接帮助脚趾闭合的股二头肌和胫骨前肌 (Ward et al. 2002)。

数据统计分析使用软件 SPSS 22.2 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA)。符合正态性的数据进行独立样本 *t* 检验, 不符合正态性的数据进行非参数检验。考虑到体型差异显著, 以体重为协变量, 通过协方差分析 (ANCOVA) 检验同一体型下雌雄间各参数的差异。

## 2 结果

### 2.1 翼形态

翼展、翼面积和翼负载三个表征翼大小的参数在雌雄间无显著差异 (表 1), 但雌性因其相对较大的体型有比雄性大的翼展和翼面积, 分别比雄性大 4.9% 和 10.9%; 雌性的翼负载比雄性高 26.1%。翼形状参数表明, 红隼雄鸟的翼端较雌性略尖, 其中, 雄鸟与雌鸟相比, 翼端尖度高约 1.7%, 手翼指数高 8.5%, 差异性接近显著 ( $P = 0.057$ )。

### 2.2 胸肌质量

雌性胸大肌质量为 ( $11.24 \pm 2.98$ ) g, 雄性 ( $7.38 \pm 1.87$ ) g, 雌性比雄性高 52.3%, 二者间存在显著差异 ( $t = 2.523, df = 8, P < 0.05$ )。雌性胸小肌质量 ( $0.66 \pm 0.13$ ) g, 雄性 ( $0.52 \pm 0.11$ ) g, 雌性比雄性高 26.9%, 但二者差异不

显著 ( $t = 1.641, df = 8, P > 0.05$ )。

### 2.3 后肢肌肉质量

除胫骨前肌外, 雌鸟其余 13 块肌肉质量均高于雄性 (表 2)。 *t* 检验表明, 雌性与雄性间第二趾深及浅屈肌 ( $t = 2.400, df = 8, P < 0.05$ ) 和第二趾收肌 ( $t = 1.099, df = 8, P < 0.05$ ) 的质量存在显著差异, 其余肌肉质量则差异不显著。协方差分析发现, 体重仅对股二头肌质量有显著影响 ( $F = 10.350, P < 0.05$ )。

## 3 讨论

本研究发现, 红隼雌鸟的翼展、翼面积和翼负载均大于雄鸟, 雄性的翼较雌性的略长、翼端更尖, 但这些差异并不显著, 这可能与其主要捕食小哺乳动物有关。前人对翼面积和翼负载的研究也发现, 主要捕食鸟类的地中海隼 (*F. biarrnicus*) 的反向性二态程度极其显著, 捕食节肢动物的黄眼隼 (*F. rupicoloides*) 只有翼面积存在显著反向性二态 (Mendelsohn et al. 1989); 食性主要为哺乳类的苍鹰翼形参数雌雄间差异较小 (Storer 1966)。鸟类猎物占比较高的猛禽物种, 其翼形态性二型非常明显, 例如灰背隼 (Mueller et al. 2002) 和纹腹鹰 (Mueller et al. 1981) 等, 其雌鸟的翼展、翼面积和翼负载均显著大于雄鸟。食腐的黑美洲鸢 (*Coragyps atratus*) 和红头美洲鸢 (*Cathartes aura*) 无论翼大小还是形状都为雌雄同型、无显著差异 (Graves 2017)。综合前人的研究以及红隼的结果, 推测翼形态的反向性二态及其

表 1 红隼翼形态参数差异

Table 1 Intersexual difference in wing morphological parameters of *Falco tinnunculus*

	雄性 Male ( <i>n</i> = 3)	雌性 Female ( <i>n</i> = 9)	<i>t</i> 检验 <i>t</i> -test		
			<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
翼展 Wing span (cm)	72.84 ± 3.83	76.40 ± 5.00	1.304	10	0.221
翼面积 Wing area (cm <sup>2</sup> )	692.95 ± 49.96	768.74 ± 71.82	2.066	10	0.066
翼负载 Wing loading (g/cm <sup>2</sup> )	0.23 ± 0.04	0.29 ± 0.05	1.734	10	0.114
展弦比 Aspect ratio	7.68 ± 0.60	7.61 ± 0.56	0.178	10	0.863
翼端尖度 Wingtip pointedness	179.73 ± 20.16	176.91 ± 59.58	0.132	10	0.898
手翼指数 Hand wing index	32.29 ± 1.12	30.55 ± 1.55	2.146	10	0.057

表 2 红隼后肢抓握相关肌肉质量 (单位: g, 平均值  $\pm$  标准差)Table 2 Masses of selected muscles in the leg of *Falco tinnunculus* (Unit: g, Mean  $\pm$  SD)

肌肉名称 Muscle name	雌性 Female	雄性 Male
股二头肌 Muscle iliofibularis	0.736 $\pm$ 0.164	0.595 $\pm$ 0.142
胫骨前肌 Muscle tibialis cranialis	0.787 $\pm$ 0.505	0.890 $\pm$ 0.171
第二趾深及浅屈肌 Muscle flexor perforans et perforatus digiti II	0.125 $\pm$ 0.025	0.084 $\pm$ 0.025
第三趾深及浅屈肌 Muscle flexor perforans et perforatus digiti III	0.120 $\pm$ 0.015	0.095 $\pm$ 0.033
第二趾浅屈肌 Muscle flexor perforatus digiti II	0.085 $\pm$ 0.015	0.062 $\pm$ 0.033
第三趾浅屈肌 Muscle flexor perforatus digiti III	0.094 $\pm$ 0.021	0.075 $\pm$ 0.036
第四趾浅屈肌 Muscle flexor perforatus digiti IV	0.167 $\pm$ 0.020	0.111 $\pm$ 0.047
趾长屈肌 Muscle flexor digitorum longus	0.643 $\pm$ 0.247	0.508 $\pm$ 0.137
拇长屈肌 Muscle flexor hallucis longus	1.506 $\pm$ 0.505	1.019 $\pm$ 0.273
拇长伸肌 Muscle extensor hallucis longus	0.061 $\pm$ 0.018	0.052 $\pm$ 0.012
拇短屈肌 Muscle flexor hallucis brevis	0.076 $\pm$ 0.025	0.065 $\pm$ 0.012
第四趾展肌 Muscle abductor digit IV	0.015 $\pm$ 0.002	0.014 $\pm$ 0.005
第四趾短伸肌 Muscle extensor brevis digit IV	0.014 $\pm$ 0.002	0.013 $\pm$ 0.005
第二趾收肌 Muscle adductor digit II	0.008 $\pm$ 0.002	0.005 $\pm$ 0.001

程度与体型的反向性二态程度类似, 均与食性存在密切关系, 需要更多的研究加以验证。

本研究发现, 雄性红隼的翼端比雌性相对更尖, 手翼指数雌雄的差异接近显著。手翼指数反映鸟类飞行效率和扩散能力 (Sheard et al. 2020)。较尖的翼端可以降低诱导阻力, 从而降低飞行成本 (Swaddle et al. 2003)。因而, 与留鸟相比, 候鸟的翼端更尖 (Minias et al. 2015, MacPherson et al. 2022)。红隼雄鸟不仅体型小而且翼更尖, 因此飞行能耗低, 利于其高效觅食, 为在巢雌鸟和雏鸟提供充足的食物。

肌肉质量与功率输出成正比, 决定了总的做功能力 (Smith et al. 2006), 因而是与肌肉功能相关的基本参数之一。胸大肌是最发达的翼肌。作为翼的降肌, 胸大肌为鸟类的动力飞行提供了最大的力量 (Biewener 2011)。红隼胸大肌质量的显著反向性二态与雌性个体的大体型有关, 有利于雌鸟在父母的角色分工中发挥保护后代的职责 (Newton 1979)。猎物大小是猛禽足部形态进化的重要选择压力 (Snyder et al. 1976, Fowler et al. 2009)。红隼 14 块抓握相关肌肉的质量绝大多数没有明显性别差异, 说

明雌雄抓握能力近似, 与对红隼活体的足部挤压力研究结果一致 (Csermely et al. 1998), 也符合食性分析所发现的不同性别红隼猎物大小近似的研究结果 (Sonerud et al. 2013)。捕食鸟类为主的猛禽在猎物大小上存在明显的性别差异, 以雀鹰为例, 雄鸟通常捕获体重低于 15 g 的猎物, 而雌鸟则通常捕猎体重超过 60 g 的鸟类 (Newton 1978)。因而, 雌性雀鹰后肢抓握相关肌肉具有广泛且显著的反向性二态现象, 反映了雌雄抓握能力的差异 (Wang et al. 2023)。对以鱼类为食的白尾海雕的相关研究则未发现后肢肌肉的性二态现象 (Mosto et al. 2021)。本文对红隼肌肉的研究结果支持前人关于猛禽体型反向性二态与食性有关的观点。昼行性猛禽中第一趾和第二趾形成强力的对握结构, 在捕食中发挥尤为重要的作用 (Wang et al. 2023)。红隼在第二趾深及浅屈肌和第二趾收肌呈现显著的反向性二态, 说明红隼雌鸟在第二趾的挤压和控制能力上具有优势, 或可反映该趾在捕猎过程中发挥了更大的作用, 能捕猎和控制的猎物体型比雄鸟的相对更大, 猎物体型范围因而相对更广。由于材料获取困难,

本研究只针对一个物种开展研究,而且样本量较小。如果条件允许,我们会在尽可能多的猛禽物种(不论是否在体型上具有显著的反向性二态)开展此类工作。

## 参 考 文 献

- Andersson M, Norberg R Å. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15(2): 105–130.
- Biewener A A. 2011. Muscle function in avian flight: achieving power and control. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366(1570): 1496–1506.
- Bowlm M S, Wikelski M. 2008. Pointed wings, low wingloading and calm air reduce migratory flight costs in songbirds. *PLoS ONE*, 3(5): e2154.
- Csermely D, Gaibani G. 1998. Is foot squeezing pressure by two Raptor species sufficient to subdue their prey? *The Condor*, 100(4): 757–763.
- Fargallo J A, Laaksonen T, Korpimäki E, et al. 2003. Size-mediated dominance and begging behaviour in Eurasian kestrel broods. *Evolutionary Ecology Research*, 5(4): 549–558.
- Fowler D W, Freedman E A, Scannella J B. 2009. Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique. *PLoS ONE*, 4(11): e7999.
- Gidaszewski N A, Baylac M, Klingenberg C P. 2009. Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 110.
- Graves G R. 2017. Sexual monomorphism in wing loading and wing aspect ratio in Black Vulture (*Coragyps atratus*) and Turkey Vulture (*Cathartes aura*). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 130(1): 240–249.
- Hertel F, Maldonado J E, Sustaíta D. 2015. Wing and hindlimb myology of vultures and raptors (Accipitriformes) in relation to locomotion and foraging. *Acta Zoologica*, 96(3): 283–295.
- MacPherson M P, Jahn A E, Mason N A. 2022. Morphology of migration: associations between wing shape, bill morphology and migration in kingbirds (*Tyrannus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 135(1): 71–83.
- Marsh R L, Storer R W. 1981. Correlation of flight-muscle size and body mass in Cooper's Hawks: a natural analogue of power training. *Journal of Experimental Biology*, 91(1): 363–368.
- Mendelsohn J M, Kemp A C, Biggs H C, et al. 1989. Wing areas, wing loadings and wing spans of 66 species of African raptors. *Ostrich*, 60(1): 35–42.
- Minias P, Meissner W, Włodarczyk R, et al. 2015. Wing shape and migration in shorebirds: a comparative study. *Ibis*, 157(3): 528–535.
- Mosto M C, Cassini G H, Picasso M B J, et al. 2021. Grasping behavior in the white-tailed sea eagle (Accipitridae, Aves) explained by muscle architecture. *Journal of Zoology*, 314(3): 234–244.
- Mueller H C. 1990. The evolution of reversed sexual dimorphism in size in monogamous species of birds. *Biological Reviews*, 65(4): 553–585.
- Mueller H C, Berger D D, Allez G. 1981. Age and sex differences in wing loading and other aerodynamic characteristics of sharp-shinned Hawks. *The Wilson Bulletin*, 93(4): 491–499.
- Mueller H C, Berger D D, Mueller N S, et al. 2002. Age and sex differences in wing loading and other aerodynamic characteristics of merlins. *The Wilson Bulletin*, 114(2): 272–275.
- Nathan R, Getz W M, Revilla E, et al. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49): 19052–19059.
- Newton I. 1978. Feeding and development of Sparrowhawk *Accipiter nisus* nestlings. *Journal of Zoology*, 184(4): 465–487.
- Newton I. 1979. *Population Ecology of Raptors*. Hertfordshire, England: T and AD Poyser. Ltd.
- Núñez-Rosas L, Arizmendi M C, del Castillo R, et al. 2017. Mating system, male territoriality and agility as predictors of the evolution of sexual size dimorphism in hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Behaviour*, 154(13): 1297–1341.
- Riegert J, Lövy M, Fainová D. 2009. Diet composition of Common Kestrels *Falco tinnunculus* and Long-eared Owls *Asio otus* coexisting in an urban environment. *Ornis Fennica*, 86(4):

- 123–130.
- Sheard C, Neate-Clegg M H C, Alioravainen N, et al. 2020. Ecological drivers of global gradients in avian dispersal inferred from wing morphology. *Nature Communications*, 11(1): 2463.
- Smith N C, Wilson A M, Jespers K J, et al. 2006. Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Anatomy*, 209(6): 765–779.
- Snyder F, Wiley J. 1976. Sexual size dimorphism in Hawks and owls of North America. *Ornithological Monographs*, 20: 1–95.
- Sonerud G A, Steen R, Løw L M, et al. 2013. Size-biased allocation of prey from male to offspring via female: family conflicts, prey selection, and evolution of sexual size dimorphism in raptors. *Oecologia*, 172(1): 93–107.
- Storer R W. 1966. Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters. *The Auk*, 83(3): 423–436.
- Swaddle J, Lockwood R. 2003. Wingtip shape and flight performance in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis*, 145(3): 457–464.
- Wang L, Liu M J, Zhang Z H. 2023. Reversed sexual dimorphism in the leg muscle architecture of the Eurasian sparrowhawk. *Anatomical Record*, 306(2): 437–445.
- Ward A B, Weigl P D, Conroy R M. 2002. Functional morphology of Raptor hindlimbs: implications for resource partitioning. *The Auk*, 119(4): 1052–1063.
- Weimerskirch H, Le Corre M, Ropert-Coudert Y, et al. 2006. Sex-specific foraging behaviour in a seabird with reversed sexual dimorphism: the red-footed booby. *Oecologia*, 146(4): 681–691.