

研究報告

五色鳥兩性在羽色及體形上的差異

葛兆年^{1,2)} 張靖¹⁾ 許詩涵¹⁾

摘 要

鳥類雌雄同型很常見，但有些種類在兩性間有細微的差異。五色鳥兩性外型究竟是相同或不同一直缺乏定論，故我們利用基因檢驗五色鳥性別並比較兩性在羽色及體形尺寸上的差異。結果顯示不論雌雄成鳥在上背部皆有紅色斑塊，證實是五色鳥成鳥羽色特徵。我們進一步發現五色鳥上背部羽毛中紅斑比例達50%以上的羽毛數，雄鳥明顯大於雌鳥，因此嚴格的說五色鳥兩性羽色並非完全相同。成鳥上背部紅斑之大小可以做為性別區分之參考，但個體間有相當差異，故建議謹慎使用。以上兩性羽色的差異，性擇可能是影響的機制之一。五色鳥兩性在嘴長、跗蹠長、翼長及體重皆沒有發現差異，以及野外未觀察過五色鳥兩性在資源利用上的區隔，因此兩性因競爭食物等資源而有形態上差異的適應結果，可能並未發生在五色鳥形質上。至於本研究測量形質中唯一有差異的尾羽長，來自於性擇的適應結果的可能性亦不大，而棲位區隔假說是否可解釋雄鳥尾羽長大於雌鳥，則需要更多五色鳥兩性生態習性的比較觀察。

關鍵詞：形質、性擇、擬鴛科。

葛兆年、張靖、許詩涵。2016。五色鳥兩性在羽色及體形上的差異。台灣林業科學31(3):161-8。

¹⁾ 林業試驗所森林保護組，10066台北市南海路53號 Division of Forest Protection, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

²⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:nien@tfri.gov.tw

2015年5月送審 2015年9月通過 Received May 2015, Accepted September 2015.

Research paper

Sexual Differences in Plumage Color and Body Size of the Taiwan Barbet (*Psilopogon nuchalis*)

Chao-Nien Koh,^{1,2)} Ching Chang,¹⁾ Shih-Han Hsu¹⁾

【 Summary 】

Sexual monomorphism is common in avian species. However, for many so-called monomorphic species, there may be subtle differences between males and females in plumage color and size. The sexes of the Taiwan Barbet (*Psilopogon nuchalis*) are hard to distinguish and there is a lack of a deciding statement on its monomorphism. We used a genetic-based approach to determine the sex of male and female Taiwan Barbets and examined the degree of plumage and size differences between males and females. It was found that adults of both sexes had a red patch on the upper back. The red patch on the Taiwan Barbet's upper back may be the most distinct character differentiating this species from other taxonomically closely related species. We found the number of feathers with $\geq 50\%$ coverage of the red patch on the upper back was larger in males. Strictly speaking, the Taiwan Barbet is not entirely monomorphic. Since the size of the red patch on the bird's upper back is fairly variable, it was suggested that it be used with caution as a reference for distinguishing males and females. We suggest that sexual selection might be responsible for the different size of the red patch on the birds' upper back. No significant difference was found in bill length, tarsus length, wing length, or mass between male and female Taiwan Barbets. In addition, resource partitioning between the sexes has not been observed in the field. We suggest that morphological adaptation from intersexual competition for food might not have occurred in the measured morphology of the Taiwan Barbet. The only sexual size dimorphism in the Taiwan Barbet we found was in tail length. However, sexual selection unlikely explains the variation in the Taiwan Barbet's tail length. To hypothesize that resource division had forced the sexes to variate their tail length, further work on comparing ecological habits between the sexes is warranted.

Key words: morphology, sexual selection, Megalaimadae.

Koh CN, Chang C, Hsu SH. 2016. Sexual differences in plumage color and body size of the Taiwan Barbet (*Psilopogon nuchalis*). Taiwan J For Sci 31(3):161-8.

緒言

許多鳥類在兩性外型上有非常明顯的不同，像綠頭鴨(Mallard, *Anas platyrhynchos*)之雌雄鳥甚至曾被分為不同種類(Andersson 1994)。兩性外型差異常被解釋為源自於繁殖配對系統及親代照顧上之差異(Darwin 1874, Wallace 1889, 引自Andersson 1994)，例如被選擇的性別

有較大體形及鮮艷體色，而主要照顧子代的性別則趨向較隱密的體色。自從1874年Darwin提出性擇(sexual selection)造成兩性異型，此假說一直為多數學者接受；另一項亦常被提出的解釋則認為兩性適應不同的生態棲位(niche)而發展出各自的外型(Shine 1989)。例如啄木鳥兩性

在嘴及舌的趨異，是一種降低兩性競爭食物的適應結果，這項生態適應假說乃由兩性外型差異與取食方式差異有強烈的相關推測而來。因此性別外型上的特化，可說是一種區隔棲地但又可維持兩性配對關係的方法(Wallace 1974)。

藉由兩性外型上的差異，可以探討物種內演化受性擇等機制影響的可能性，在種間了解相近物種各自在兩性外型上的差異則能幫助尋找物種演化的原因及選擇機制的結果(Mays et al. 2006)。尤其是對於缺乏了解的類群，個別物種兩性外型上的研究，不僅增加了解不同選擇機制對該物種演化的影響，亦能促進物種間的比較分析，進而評估類群中物種的親緣關係。

五色鳥是台灣特有種(Feistein et al. 2008)，屬於啄木鳥目(Piciformes)、擬鴛科(Megalaimadae)之*Psilopogon*屬，為擬鴛科之最大屬共80種(Clements et al. 2015)，皆分布亞洲，絕大部分出現於低至中海拔森林地帶(Short and Horne 2002)。五色鳥之前曾認定為*Megalaima oorti*分布在台灣的亞種，外型特徵介於*M. o. sini*(中國大陸廣西)、*M. o. faber*(海南島)等2亞種與*M. o. annamensis*(寮國、越南)、指名亞種(馬來半島、蘇門答臘)等2亞種之間(Short and Horne 2002)。五色鳥與*M. oorti*其他亞種在外型上最大的不同是前者在上背部有紅色斑塊(Short and Horne 2001, Collar 2006)，後者僅*M. o. annamensis*上背部有淡紅色羽毛，其他亞種皆沒有(Short and Horne 2001)。Collar (2006)又進一步指出*M. o. annamensis*及*M. o. oorti*在後頸(非上背)有紅色斑塊。因此上背部的紅色斑塊應是五色鳥外型上的重要特徵，但Short and Horne (2001)又指出這項重要特徵在雌鳥不一定會有。

台灣以往對於五色鳥的上背部紅斑量眾說紛紜，從最早Goodwin (1964)認為雌雄同型，至近年趨向雌雄僅在上背部紅斑多寡有差異，其他羽色相同(Ho 1990)，而列為雌雄類似(Hsiao and Li 2014)，但目前沒有具規模的樣本或活體蒐集，故缺乏定論。除了羽色之外，對五色鳥兩性的其他外型特徵很少加以蒐集或觀察報導，僅有Short and Horne (2001)測量雌雄

鳥體重，Collar (2006)測量五色鳥之嘴、跗蹠、翼及尾羽長，但未比較兩性差異，以及台灣鳥類誌(Severinghaus et al. 2010)比對少數標本後認定雌雄外型沒有差異。因此本研究旨在檢驗五色鳥兩性在羽色及其他外型特徵上的差異，並探討形成差異的可能機制。

材料與方法

一、研究範圍

台北植物園(以下簡稱植物園)園區面積8公頃，屬於都市綠地的棲地類型，此區域含豐富多樣的植物資源，且園內植物種類超過1500種，可提供都市的鳥類與其他野生動物作為良好的棲地。研究範圍包括植物園(121.51018E, 25.031834N)及其週邊200公尺範圍內之行道樹，五色鳥在此有一穩定之族群(Lin et al. 2010)。於2009~2014年的五色鳥繁殖季及季後進行調查。

二、五色鳥形質測量及繫放

盡量於非繁殖季之夜間，在五色鳥巢洞口張網捕捉五色鳥個體，將捕獲個體繫上金屬環及色環、抽血及測量形質，包括喙、跗蹠、自然翼長(以下簡稱翼長)、尾羽等長度、體重，以及頭部明顯色塊如黑色眉線(以下簡稱黑眉)、眼先紅色斑塊(以下簡稱眼先紅斑)、喉部黃色環帶(以下簡稱喉部黃帶)等之長度；惟上背部紅色斑塊之形狀為不規則，故長度測量以含紅色斑塊之羽毛數代之。上背部紅色斑塊之測量項目包括總羽毛數(以下簡稱上背部紅斑總羽毛數)、紅色斑塊佔羽毛比例 $\geq 50\%$ 或 $< 50\%$ 之羽毛數(以下分別簡稱上背部紅斑 $\geq 50\%$ 、 $< 50\%$ 羽毛數)，以上共11項測量項目，完成後於原捕捉地野放。五色鳥血液樣本採自翼下靜脈，以針頭採血封存於毛細管中並儲存於 -20°C 冰箱，以逢機增殖多態性DNA (random amplified polymorphism, RFLP)方法鑑定出個體性別。

三、資料分析

五色鳥之形質資料以二因子變異數分析

(two-way ANOVA, 以下簡稱ANOVA)並加入交互變相檢測公母鳥在不同年間的變化是否有所不同, 若性別及年間存在顯著交互作用, 則使用Tukey-Kramer HSD事後比較(Tukey-Kramer honest significant difference, 以下簡稱Tukey's test)比較五色鳥公母鳥於不同年間之差異; 若無顯著之交互作用則使用 t -test比較公母鳥形質間之差異。並使用Pearson correlation分析形質間之相關性。各項形質給予mean \pm SD。

結果

一、形質差異

五色鳥的上背部紅斑 $\geq 50\%$ 、 $< 50\%$ 羽毛數及上背部紅斑總羽毛數皆進行數據轉換以符

合常態分佈。使用two-way ANOVA檢測年份-性別交互作用變項, 除了體重在性別與年份有顯著交互作用($F_{6,50} = 4.992, p < 0.001$)外, 其餘形質的性別與年份間皆無顯著交互作用(Table 1), 由上述結果可知, 僅體重在性別與年份有顯著交互作用, 其餘形質公母鳥在不同年份間之變化趨勢並無顯著不同, 故除體重外之形質資料皆合併年份變項, 使用 t -test比較公母鳥形質間之差異。

結果顯示, 五色鳥身上明顯色塊的形質特徵中, 雄鳥的上背部紅斑 $\geq 50\%$ 羽毛數($t = -3.814, p < 0.001$)及上背部紅斑總羽毛數($t = -2.028, p < 0.05$)皆顯著高於雌鳥(Table 1)。雄鳥及雌鳥之上背部紅斑總羽毛數分別介於5~33 ($18.13 \pm 6.44, n = 31$)及3~40 ($14.8 \pm 9.35, n =$

Table 1. Differences in morphology and the plumage patch on the head and upper back between male and female Taiwan Barbets. The mean is given with the SD followed by the sample size

	Male	Female	t	P
Bill length (mm)	23.51 \pm 1.53 (n = 33)	23.79 \pm 1.47 (n = 31)	0.738	0.464
Tarsus length (mm)	27.98 \pm 1.11 (n = 25)	27.46 \pm 1.00 (n = 27)	-1.761	0.085
Wing length (mm)	98.79 \pm 3.73 (n = 33)	99.18 \pm 3.65 (n = 31)	0.426	0.671
Tail length (mm)	69.28 \pm 2.82 (n = 32)	67.16 \pm 4.43 (n = 31)	-2.259	0.028
Mass ¹⁾ (g)	81.80 \pm 6.70 (n = 33)	83.93 \pm 8.21 (n = 31)	1.131	0.263
Length of black eyebrow (mm)	30.16 \pm 2.16 (n = 32)	29.67 \pm 2.51 (n = 31)	-0.828	0.411
Length of red loreal spot (mm)	5.37 \pm 1.10 (n = 33)	5.68 \pm 0.66 (n = 31)	1.355	0.181
Length of yellow throat band (mm)	33.60 \pm 3.95 (n = 32)	33.47 \pm 3.66 (n = 31)	-0.132	0.896
No. of upper-back feathers with red patch $< 50\%$	11.39 \pm 4.92 (n = 31)	10.90 \pm 5.98 (n = 30)	-0.470	0.640
No. of upper-back feathers with red patch $\geq 50\%$	6.74 \pm 3.02 (n = 31)	3.90 \pm 3.98 (n = 30)	-3.814	< 0.001
No. of upper-back feathers with red patch	18.13 \pm 6.44 (n = 31)	14.8 \pm 9.35 (n = 30)	-2.028	0.048

¹⁾ Taiwan Barbet's mass had a significant interaction effect of sex \times year ($F = 4.992, p < 0.001$).

30)，至於上背部紅斑 $\geq 50\%$ 羽毛數則分別介於2~13 (6.74 ± 3.02)及0~15 (3.90 ± 3.98) (Fig. 1a, b)。五色鳥在形質尺寸上僅公鳥的尾長($t = -2.259, p < 0.05$)顯著大於母鳥(Fig. 1c)，公母鳥之體重於不同年間表現有顯著差異，以2013年捕捉到的雌鳥最重，顯著高於2009~2011年之雄鳥及2012年雌鳥，其餘形質於公母鳥性別間皆無明顯差異(Table 1)。

二、形質相關性

當五色鳥的嘴長越大，體重($p < 0.05$)、翼長($p < 0.001$)、上背部紅斑 $< 50\%$ 羽毛數($p < 0.05$)、上背部紅斑總羽毛數越大($p < 0.05$)；而跗蹠長則與嘴長成負相關($p < 0.01$)。此外，體重越重的五色鳥其黑眉長度越長($p < 0.05$)；背部紅斑羽毛數等形質則互成正相關($p < 0.001$)，其餘形質之間並無顯著相關(Table 2)。

討論

擬鴛屬中的黑眉擬啄木種群(*Megalaima oorti* species complex)分布自台灣至蘇門答臘，因羽色略有不同，曾被視為5個亞種(Short and Horne 2002)。後經Collar (2006)評估這5個類群在羽色及嘴長等的差異，建議重新分類為*M. nuchalis*等3種，又經Feistein等(2008)以

mitochondrial cytochrome-*b*序列認定*M. nuchalis*等4種為獨立種，並基於古老的演化血統及羽毛色塊分布之樣式，推估五色鳥同*M. faber*與其他兩種的分化已有數百萬年歷史，惟彼此間羽色差異小。本研究測量台北植物園五年間的五色鳥活體，得到不論雌或雄性成鳥，五色鳥在上背部都有紅斑的結果，證實上背部之紅斑是五色鳥成鳥體色上的特徵，亦可推翻五色鳥基於頭部色塊介於其他4亞種之間，因此非獨立種的看法(Short and Horne 2002)，也印證了這項特徵乃五色鳥與其他有密切關係的3種之間，在外型上最重要的差異(Collar 2006)。

目前所知約有69%的鳥類在外型上是雌雄同型(Barraclough and Harvey 1995)，但Eaton (2005)研究發現雖然號稱雌雄同型，其實大多數種類在雌雄間的羽色存有細微差異，不應視為雌雄同型。本研究亦發現五色鳥上背部羽毛上的紅斑 $\geq 50\%$ 的數量，在雄性明顯大於雌性；因為這項細微特徵的差異，嚴格論五色鳥兩性羽色不是完全相同；本研究建議五色鳥成鳥上背部紅斑羽毛多寡，尤其是紅斑 $\geq 50\%$ 的羽毛數，可作為判斷性別的參考，但無法絕對區分雌雄。而除了數量以外，兩性的羽毛顏色在色相(hue)、明度(brightness)、飽和度(saturation)等性質是否存在差異，需要更多的探討。從上背部羽毛上的紅斑 $\geq 50\%$ 的羽毛數

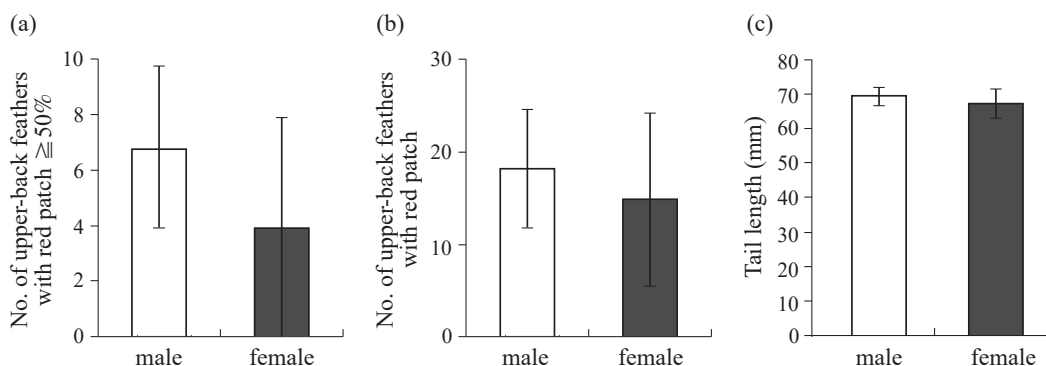


Fig. 1. Original data of differences in morphology and the plumage patch between male and female Taiwan Barbets: (a) No. of upper-back feathers with red patch $\geq 50\%$, (b) No. of upper-back feathers with red patch, and (c) tail length between male and female Taiwan barbets. Data were square root-transformed before being analyzed

Table 2. Pearson correlations of measures of morphology and the plumage patch on the Taiwan Barbet. The coefficient is given with the p value followed by the sample size

	Bill length (mm)	Tarsus length (mm)	Wing length (mm)	Tail length (mm)	Mass (g)	Length of black eyebrow (mm)	Length of red loreal spot (mm)	Length of yellow throat band (mm)	No. of upper-back feathers with red patch < 50%	No. of upper-back feathers with red patch ≥ 50%	No. of upper-back feathers with red patch
Bill length (mm)											
Tarsus length (mm)	-0.363 0.008 (n = 52)										
Wing length (mm)	0.451 < 0.001 (n = 64)	0.035 0.807 (n = 52)									
Tail length (mm)	0.001 0.991 (n = 63)	0.131 0.359 (n = 51)	0.229 0.071 (n = 63)								
Mass (g)	0.254 0.043 (n = 64)	0.190 0.180 (n = 52)	0.219 0.082 (n = 64)	0.137 0.283 (n = 63)							
Length of black eyebrow (mm)	0.083 0.520 (n = 63)	0.282 0.043 (n = 52)	0.044 0.731 (n = 63)	0.118 0.362 (n = 62)	0.319 0.011 (n = 63)						
Length of red loreal spot (mm)	0.224 0.075 (n = 64)	0.154 0.275 (n = 52)	0.140 0.270 (n = 64)	0.038 0.768 (n = 63)	0.212 0.093 (n = 64)	-0.056 0.661 (n = 63)					
Length of yellow throat band (mm)	0.034 0.790 (n = 63)	-0.020 0.890 (n = 51)	-0.035 0.788 (n = 63)	-0.112 0.385 (n = 62)	0.242 0.056 (n = 63)	0.118 0.360 (n = 62)	0.188 0.140 (n = 63)				
No. of upper-back feathers with red patch < 50%	0.325 0.011 (n = 61)	-0.001 0.993 (n = 51)	0.031 0.811 (n = 61)	0.170 0.193 (n = 60)	0.095 0.468 (n = 61)	0.147 0.258 (n = 61)	0.022 0.866 (n = 61)	0.067 0.611 (n = 61)			
No. of upper-back feathers with red patch ≥ 50%	0.234 0.070 (n = 61)	0.022 0.878 (n = 51)	0.247 0.055 (n = 61)	0.157 0.231 (n = 60)	0.018 0.889 (n = 61)	0.143 0.272 (n = 61)	-0.015 0.908 (n = 61)	0.084 0.521 (n = 61)	0.505 < 0.001 (n = 61)		
No. of upper-back feathers with red patch	0.316 0.013 (n = 61)	0.006 0.967 (n = 51)	0.139 0.287 (n = 61)	0.194 0.138 (n = 60)	0.087 0.503 (n = 61)	0.152 0.241 (n = 61)	0.039 0.767 (n = 61)	0.110 0.399 (n = 61)	0.909 < 0.001 (n = 61)	0.809 < 0.001 (n = 61)	

在兩性間的差異，看到性擇在五色鳥兩性差異演化上的可能性。紅斑 ≥ 50% 的羽毛數與嘴長及翼長有正向關係，而雌性選擇體形大且體色顯著配偶的性擇機制，或許能解釋五色鳥兩性在紅斑 ≥ 50% 羽毛數上的差異。大部分的啄木鳥在兩性間有不同體色，雄性多半有較明顯的體色，例如頭部有紅色或黃色區塊，雌性則沒有或區塊較小，不過目前尚未出現可以符合各種差異現象的解釋 (Short and Horne 2002)。

台北植物園五色鳥的嘴長在雌雄間沒有差異，在跗蹠長、翼長及體重等形質亦無差異，不像啄木鳥兩性在尺寸上的差異是廣泛的現象 (Short and Horne 2002)。雌雄鳥在身體長度及重量上的差異常見於啄木鳥類，尤其嘴長差異已有許多研究，例如 Wallace (1974) 研究 5

種 *Melanerpes formicivorus* Woodpecker 的兩性形質及取食方式。他發現兩性在嘴及舌形質的差異與取食方式互有相關，例如 Puerto Rican Woodpecker (*Melanerpes portoricensis*) 雄鳥嘴喙明顯比雌鳥長，而前者在冬季最常用敲啄 (hammering) 方式取食 (45%)，與後者最常用撿拾 (gleaning) (54%) 明顯不同。作者推測兩性形質差異可能是藉由不同取食方式減少資源競爭的一種適應結果，尤其當兩性在同一棲地活動且彼此有密切互動來維持配對關係時。Short and Horne (2002) 綜合多項啄木鳥兩性形質與食性差異研究，認為資源越稀少、雌雄啄木鳥食性差異越大，例如冬季昆蟲資源較短缺，雌雄鳥取食差異便比其他季節更為明顯。然而五色鳥以果實為主食，果實的供應在季節間的變化不似昆蟲

明顯，五色鳥兩性對食物資源的競爭應不比啄木鳥在冬季昆蟲短缺下兩性面臨的競爭強度；野外觀察因難以辨別雌雄，缺乏對於五色鳥兩性在取食方式、高度或部位等的差異，未來將針對上腳環的雌雄個體觀察取食行為，可進一步解釋五色鳥兩性在嘴長、跗蹠長、翼長及體重等方面形質的選擇作用與食物資源的關係。

台北植物園五色鳥雄鳥之尾羽明顯比雌鳥長，是本研究中唯一一項形質測量上的差異。鳥類兩性尾羽長差異的探討大多針對雄性具有特別長尾羽的種類如長尾寡婦鳥(*Euplectes progne*)、家燕(*Hirundo rustica*)等，並且已證實其特別長的尾羽是來自於性擇機制下的產物(Andersson 1982, 1994, Møller et al. 1998)。五色鳥雄鳥尾羽雖然比雌鳥長，但尾羽形式不同於寡婦鳥等雄鳥其誇張的長尾羽，尾羽上亦無任何色塊或斑點可供展示，推測展示用途的性擇機制出現在五色鳥兩性不同尾羽長的可能性不大。啄木鳥兩性差異較少出現在尾羽上，但Jackson (1971)調查Red-cockaded Woodpecker (*Dendrocopos borealis*)及Downy Woodpecker (*D. pubescens*)形質發現這兩種啄木鳥在雌性都有較長尾羽，作者提出雌性較常在樹木主幹取食，身體比在枝條上需要更強的支撐力，並假設尾羽較長較能克服鳥身被重力牽引遠離樹幹的力量，故推測雌性尾羽較長與其在主幹上覓食的習性有關。五色鳥因雌雄辨識不易，除了在兩性的繁殖行為有初步比較分析之外(Lin et al. 2010)，對兩性在其他生態習性差異的觀察極為缺乏，建議加強兩性行為比較研究，或可提出與台北植物園五色鳥兩性尾羽長差異有關的假說。

謝誌

本研究承行政院農業委員會林業試驗所101農科-13.5.2-森-G2及102農科-13.5.7-森-G1科技計畫經費補助，林業試驗所植物園組提供研究樣區及電力等後勤支援，陳銘瑄先生、呂芳千先生、鄭惟仁先生、羅英元先生、吳建龍先生、山夢嫻小姐、黃尹宜小姐、陳柏因小姐及

楊蕙瑄小姐協助五色鳥繫放及形質測量，國立嘉義大學動物科學系動物遺傳鳥類性別鑑定實驗室協助五色鳥性別鑑定，特此致謝。

引用文獻

- Andersson M. 1982.** Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299(5886):818-20.
- Andersson MB. 1994.** Sexual selection. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. 624 p.
- Barracough TG, Harvey PH, Nee S. 1995.** Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proc Roy Soc Lond. Ser B: Biol Sci* 259(1355):211-5.
- Caruso NM, Sears MW, Adams DC, Lips KR. 2014.** Widespread rapid reductions in body size of adult salamanders in response to climate change. *Glob Change Biol* 20(6):1751-9.
- Clements JF, Schulenberg TS, Iliff MJ, Roberson D, Fredericks TA, Sullivan BL, Wood CL. 2015.** The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2015. Available at <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>. Accessed 15 April 2015.
- Collar NJ. 2006.** A taxonomic reappraisal of the Black-browed Barbet *Megalaima oorti*. *Forktail* 22:170-3.
- Darwin C. 1874.** The descent of man, and selection in relation to sex. [Reprinted by Rand, McNally, and Co., Chicago, 1974].
- Eaton MD. 2005.** Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually “monochromatic” birds. *Proc Natl Acad Sci USA* 102(31):10942-6.
- Feinstein J, Yang X, Li SH. 2008.** Molecular systematics and historical biogeography of the Black-browed Barbet species complex (*Megalaima oorti*). *Ibis* 150(1):40-9.
- Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R. 2011.** Declining body size: a third universal response to warming? *Trends*

Ecol Evol 26(6):285-91.

Goodwin D. 1964. Some aspects of taxonomy and relationships of barbets (Capitonidae). *Ibis* 106(2):198-220.

Ho YC. 1990. The biological study of Muller's Barbet, *Megalaima oorti nuchalis*, in Yangmingshan [MS thesis]. Taipei, Taiwan; National Taiwan Univ. 58 p. [in Chinese].

Hsiao MC, Li CL. 2014. Field guide of wild bird in Taiwan. Taipei, Taiwan: Wild Bird Society of Taipei. [in Chinese].

Jackson JA. 1971. The adaptive significance of reversed sexual dimorphism in tail length of woodpeckers: an alternative hypothesis. *Bird-Banding* 42(1):18-20.

Lin SY, Lu FC, Shan FH, Liao SP, Weng JL, Cheng WJ, Koh CN. 2010. Breeding biology of the Taiwan Barbet (*Megalaima nuchalis*) in Taipei Botanical Garden. *Wilson J Ornithol* 122:681-8.

Mays HL, Doucet SM, Yao CT, Yuan HW. 2006. Sexual dimorphism and dichromatism in Steere's Liocichla (*Liocichlasteeri*). *J Field Ornithol* 77(4):437-43.

Millien V, Lyons SK, Olson L, Smith FA, Wilson AB, Yom-Tov Y. 2006. Ecotypic variation in the context of global climate change:

revisiting the rules. *Ecol Lett* 9(7):853-69.

Møller AP, Barbosa A, Cuervo JJ, De Lope F, Merino S, Saino N. 1998. Sexual selection and tail streamers in the barn swallow. *Proc Roy Soc Lond. Series B: Biol Sci* 265(1394):409-14.

Severinghaus LL, Ding TS, Fang WH, Lin WH, Tsai MC, Yen CW. 2010. The avifauna of Taiwan. Taipei, Taiwan: Forestry Bureau, Council of Agriculture. [in Chinese].

Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Q Rev Biol* 64(4):419-61.

Short LL, Horne JFM. 2001. Toucans, barbets, and honeyguides: Ramphastidae, Capitonidae and Indicatoridae, Vol. 8. Oxford, UK: Oxford Univ. Press. p 257-60.

Short LL, Horne JFM. 2002. Family Ramphastidae (Toucans). In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, editors. *Handbook of the birds of the world*. Vol. 7. Barcelona: Lynx Edicions. p 220-72.

Wallace AR. 1889. *Darwinism*, 2nd edn. London: Macmillan. 494 p.

Wallace RA. 1974. Ecological and social implications of sexual dimorphism in five melanerpine woodpeckers. *Condor* 76(3):238-48.