

# 高寒草甸常见雀形目鸟类的卵壳特征

孙嘉辰<sup>①②</sup> 曹伊凡<sup>①</sup> 赵亮<sup>①\*</sup>

① 中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001; ② 中国科学院大学 北京 100049

**摘要:** 作为胚胎发育的屏障, 卵壳特征如卵壳厚度和气孔密度具有重要的生态学意义。本文研究了高寒草甸繁殖的 7 种代表性雀形目鸟类角百灵 (*Eremophila alpestris*)、小云雀 (*Alauda gulgula*)、黄头鹡鹩 (*Motacilla citreola*)、树麻雀 (*Passer montanus*)、粉红胸鹟 (*Anthus roseatus*)、黄嘴朱顶雀 (*Carduelis flavirostris*)、赭红尾鹀 (*Phoenicurus ochrurus*) 的卵与卵壳特征, 以探索在高寒缺氧环境下, 不同科鸟类的适应性调节。结果发现, 7 种鸟类中, 除小云雀和角百灵之外, 其他鸟类的卵与卵壳特征大部分具有显著的种间差异 (除卵壳厚度和气孔直径之外); 对 7 种鸟类卵壳厚度、气孔密度、卵体积、卵重之间进行线性拟合, 卵壳厚度、卵体积与气孔密度均无显著相关性 (卵壳厚度:  $P = 0.11$ , 卵体积:  $P = 0.09$ ), 卵重、卵体积与卵壳厚度呈显著正相关 (卵重:  $r^2 = 0.46$ ,  $P < 0.001$ ; 卵体积:  $r^2 = 0.44$ ,  $P < 0.001$ ); 对 7 种鸟卵的数据与繁殖期雌鸟平均体重线性拟合, 平均卵重、卵壳厚度的差异与雌鸟体重成正相关 (卵重:  $r^2 = 0.66$ ,  $P = 0.03$ ; 卵壳厚度:  $r^2 = 0.92$ ,  $P < 0.01$ ); 对 6 种鸟 (缺乏粉红胸鹟窝卵数数据) 卵的数据与孵卵相关变量线性拟合, 卵壳厚度及气孔率与窝卵数成负相关 (卵壳厚度:  $r^2 = 0.64$ ,  $P = 0.056$ ; 气孔率:  $r^2 = 0.87$ ,  $P < 0.01$ ), 6 种鸟 (缺乏树麻雀巢杯指数数据) 气孔率与巢杯指数或巢型无显著相关性 (巢杯指数:  $P = 0.49$ , 巢型:  $P = 0.435$ )。卵表面积和总气孔数解释了大部分气孔率差异 (87%), 卵重和气孔率与孵卵期无显著相关 ( $P = 0.77$ ), 气孔率显著低于预期气孔率 ( $P < 0.001$ )。这些结果表明, 种间的遗传性 (如成鸟的形态、窝卵数等) 决定了大部分卵与卵壳特性的差异, 但是为适应高寒低氧的气候特征, 不同种鸟都具有相对厚的卵壳和低的气孔率, 说明环境因素同样影响卵的进化。另外, 单纯的卵特性 (卵体积和气孔率) 并不能决定孵卵期长短, 亲鸟的孵卵行为同样具有重要的影响, 角百灵虽然离巢频率相对较高, 但是孵卵期却相对较短, 这可能与其较高的气孔率有关。

**关键词:** 高寒草甸; 雀形目鸟; 卵壳厚度; 气孔密度; 气孔率; 孵卵行为; 孵卵期

中图分类号: Q954 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2014) 06-841-11

## Eggshell Traits of Several Passerine Species Breeding in the Alpine Meadow, Qinghai-Tibetan Plateau

SUN Jia-Chen<sup>①②</sup> CAO Yi-Fan<sup>①</sup> ZHAO Liang<sup>①\*</sup>

① Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001; ② University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** The avian eggshell provides a protective barrier for the developing embryo, its traits such as eggshell thickness and porosity are known to be ecologically importance. This paper studied characteristics of eggs and eggshells of 7 passerine species breeding in alpine meadow, Qinghai-Tibetan plateau: Horned Lark (*Eremophila*

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30400058);

\* 通讯作者, E-mail: lzhaonwipb.ac.cn;

第一作者介绍 孙嘉辰, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: sunjiachen12@mails.ucas.ac.cn.

收稿日期: 2014-04-01, 修回日期: 2014-06-12

*alpestris*), Oriental Skylark (*Alauda gulgula*), Citrine Wagtail (*Motacilla citreola*), Tree Sparrow (*Passer montanus*), Rosy Pipit (*Anthus roseatus*), Twite (*Carduelis flavirostris*) and Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*) from May to August in 2013, to explore the potential correlation between those characteristics across species and how different species adapt to the alpine environment from the aspect of eggs. For each egg, we weighed its fresh mass, then measured its length and width to an accuracy of 0.01 mm, followed by dividing the whole egg into three circular observation regions (the pointed end, the equator and the blunt end), a sample of 0.25 cm<sup>2</sup> was taken from each region, and calculated the mean of three samples' mass of each egg, thickness was also measured on three shell samples. The shell samples were processed and then placed under a digital microscope, the pores were counted and recorded respectively. Pores were photographed to measure diameters. We then investigated differences in egg size, egg mass, shell thickness, pore density, pore diameter and porosity between different female body masses, nest types and clutch sizes. We examined the influence of these traits on incubation period as well as regional differences of shell thickness across species, indicating the primary effect of heredity across species. We found significant interspecies variation (except between Oriental Skylark and Horned Lark) in all traits except in egg elongation and pore diameter, suggested that in two closely related species that have a similar nest environment, there was a convergence in their egg's evolution. We conducted Linear Regression and found that shell thickness, egg size were unrelated to pore density ( $P = 0.11$ ,  $P = 0.09$ ), egg mass and egg size were positively related to shell thickness ( $r^2 = 0.46$ ,  $P < 0.001$ ;  $r^2 = 0.44$ ,  $P < 0.001$ ); egg size, egg mass and eggshell thickness were positively related to female body mass ( $r^2 = 0.66$ ,  $P = 0.03$ ;  $r^2 = 0.92$ ,  $P < 0.01$ ), suggesting that across species, heavier females lay larger eggs with thicker shells. Linear Regression of 6 species (we were unable to obtain Rosy Pipit's clutch size data) showed eggshell thickness and porosity were negatively related to clutch size ( $r^2 = 0.64$ ,  $P = 0.056$ ;  $r^2 = 0.87$ ,  $P < 0.01$ ), suggesting besides the hereditary side, different calcium content of food sources across species might also affect shell thickness, also supported that larger clutch size needed to reduce porosity to keep the rate of water loss and nest humidity remain constant. Linear Regression of 6 species (we were unable to obtain Tree Sparrow's nest-cup volume data) showed porosity was unrelated to nest-cup index or nest type ( $P = 0.49$ ,  $P = 0.435$ ), this result may be due to small sample size or the intercorrelation of egg mass and egg size. Principal Component Analysis showed egg surface area and total pores per egg explained 87% of interspecies variation of porosity, in contrast to our expectation, egg size and porosity were failed to explain interspecies variation of incubation period ( $P = 0.77$ ). However, it could be expected that differences in average shell thickness across all regions were mostly insignificant due to the unique shell structure of Passeriformes and porosities were significantly lower than the predicted porosities as the adaption to alpine habitat. We also found that porosity were significantly lower than predicted porosity in all 7 species ( $P < 0.001$ ). To conclude, our findings indicated that, hereditary factors such as body mass and clutch size decided most of interspecies eggshell traits variation, but different species might apply the same adaptation like reduced porosity to the cold and hypoxia environment. In addition, egg (egg size and porosity) alone could not determine incubation period among our studied species, with combined effects of incubation behavior might explain more of species-specific incubation period.

**Key words:** Alpine meadow; Passerine; Shell thickness; Pore density; Porosity; Incubation behavior; Incubation period

卵壳构成鸟类胚胎与外界环境之间的屏障 (Board et al. 1980), 胚胎通过气孔与外界环

境进行气体交换和水分蒸发。气孔的数量、密度以及卵壳厚度影响孵卵过程中能量和水分的

交换(Ar et al. 1974, Burton et al. 1983, Ar et al. 1985)。卵壳厚度决定气孔的长径,越厚的卵壳越不利于气体的交换和水分的蒸发,厚壳卵可能通过增加气孔数量来进行补偿(Tullett et al. 1977, Rahn et al. 1989)。鸟类通过气孔数量和气压调节卵的内环境与巢微环境之间的气体交换(Ar et al. 1974),通过调节孵卵行为来控制巢内温度(Walsberg 1980, Walsberg et al. 1983)。气孔数量和空气成分影响卵的内环境与巢微环境之间的气体交换(Ar et al. 1974)。高海拔地区同时存在缺氧与空气湿度低的情况,繁殖鸟类往往卵壳较厚,气孔密度较低,不利于气体交换但有利于水分保持,说明环境湿度对于卵壳结构形成影响作用较大(Rahn et al. 1977, Carey 1994, Deeming 2002),这也解释了营洞巢的鸟类卵壳气孔数比营开放巢的鸟类多(Birchard et al. 1980)。

气孔数量与窝卵数之间存在关系:为了维持湿度恒定,窝卵数大的巢需要通过减少气孔数量来平衡卵的水分损失与巢的湿度,对白领姬鹀(*Ficedula albicollis*)的研究数据表明,窝卵数大的卵壳气孔比窝卵数小的密度低(Hargitai et al. 2011)。气体交换率增加可以使孵卵期缩短(Rahn et al. 1974),卵壳气孔变化可能引起孵卵期随之改变(Massaró et al. 2005, Zimmermann et al. 2007),因此孵卵行为有可能受卵壳气孔数量调节,Stein等(2011)对3个不同种群家朱雀(*Carpodacus mexicanus*)的研究发现,扩散到环境湿热的阿拉巴马州的种群,其卵最大,卵壳最厚,气孔数最少,其孵卵行为可能随气孔数量减少作出相应调节。

卵壳厚度以及气孔的分布形式对卵的坚固性有重要作用(Tyler 1955, Birchard et al. 2009)。Birchard等(2009)发现孵卵亲鸟的体重大部分由卵的中部来承担,增加中部卵壳厚度具有重要意义。且中部卵壳厚度大有利于胚胎利用卵壳中的钙(Johnston et al. 1955)。Romanoff等(1949)对家鸡(*Gallus domesticus*)卵壳的研究发现,气孔在卵壳上的分布不均,通常在中部或钝端数量最多。Tullett(1975)观

察了34种鸟类卵壳的气孔分布,数据显示不同种的鸟,其卵壳气孔分布形式不同。

综上,气孔的数量、密度以及卵壳厚度与卵的特性、巢环境和亲代孵卵行为存在着密切关系。青藏高原属于高海拔、高寒地区,鸟类繁殖期气温相对较低,且空气稀薄、辐射高、含氧量低(赵新全 2009),植被结构层次性低(周兴民等 2006),造成了高寒地区特有的环境。生活在高寒地区的鸟类怎样适应此环境,亲代作出怎样应答,值得我们去证实。虽然已经对高寒地区雀形目鸟类的巢环境(张晓爱 1982, 赵亮等 2004)、生态形态学(刘力华等 2013)、巢型(张晓爱等 2006)、孵卵行为(张晓爱等 1995, 赵亮等 2002a, b)和繁殖对策(张晓爱等 2000, 赵亮等 2005)进行研究和分析,但是对卵壳气孔数量及分布,以及与卵的特性、巢环境和亲代孵卵行为关系还没有系统作出解释。本文选择具有代表性的7种高寒草甸繁殖雀形目鸟类为研究对象,测量卵的体积、卵重、卵壳厚度、卵壳气孔数量、卵壳气孔直径以及气孔分布,(1)探讨这些变量在不同物种之间的关系;(2)探索卵壳气孔数量与孵卵期之间是否存在协同变化;(3)验证是否不同巢型和窝卵数的鸟类其卵壳厚度及气孔率(由气孔数量、面积及卵壳厚度决定,Ar et al. 1974)存在差异;(4)比较高寒草甸繁殖的几种雀形目鸟类卵壳厚度在卵的不同区域(尖端、中部、钝端)的差异;(5)探讨高寒气候对鸟类卵的气孔数量等特征的影响。

## 1 材料与方法

**1.1 卵的收集** 本研究于2013年5~8月的繁殖季,在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。收集卵时每巢仅收集1枚卵,共收集了角百灵(*Eremophila alpestris*)卵3枚、小云雀(*Alauda gulgula*)卵4枚、黄头鹌鹑(*Motacilla citreola*)卵2枚、树麻雀(*Passer montanus*)卵3枚、粉红胸鹀(*Anthus roseatus*)卵2枚、黄嘴朱顶雀(*Carduelis flavirostris*)卵5枚、赭红尾鹀(*Phoenicurus ochruros*)卵3枚。研究

地处青藏高原东北隅,祁连山北支冷龙岭东段南麓的大通河河谷地区,地理位置为 $37^{\circ}37'N$ , $101^{\circ}19'E$ 。站区地形开阔,海拔 $3\ 200 \sim 3\ 600\text{ m}$ ;具明显的高原大陆性气候,东南季风及西南季风微弱。受高海拔条件的制约,气温极低,无明显四季之分,仅有冷暖二季之别,湿季分明,鸟类繁殖季节集中在当地的暖、湿季;空气稀薄,大气透明度高。

**1.2 卵的实验室处理与计量** 每枚卵称重,用数显游标卡尺(精度为 $0.01\text{ mm}$ ,上海恒量量具有限公司)测量其长径与短径,然后用铅笔将整个卵壳按等距离划分成3个环形观察区,即尖端、中部和钝端。在卵的任一端开一小孔,除去内容物,剥去壳膜,清洗卵壳(铅笔圆形保留),并晾干。在卵壳的尖端、中部和钝端各取面积为 $0.25\text{ cm}^2$ 正方形样品1小块,放入分析天平(精度为 $0.000\ 1\text{ g}$ ,Mettler Toledo Inc.)称重,其平均值为卵壳的平均密度[重量 $\times(4/3)\text{g}/\text{cm}^3$ ]。之后用数显游标卡尺测量该样品的厚度,其平均值为卵壳的平均厚度。随后将样品置于平皿中加二甲苯透明 $12\text{ h}$ ,在载玻片上滴加中性树胶液,放样品于封片液中,盖上 $20\text{ mm}\times 30\text{ mm}$ 的盖玻片,勿压,每个样品按上中下3个部位分别制片, $24\text{ h}$ 后,在显微镜下计数该面积内的通透光亮点数,每个通透光亮点即为一个气孔。记录和测量尖端、中部和钝端3个观察区的气孔数。装置的载玻片均用DMBS-223IPL-5数码生物显微镜通过Motic Images Advanced 3.1识别软件在计算机显示屏上对其观察、拍照和测量。

巢杯指数用来描述巢的拥挤度,用(卵体积 $\times$ 窝卵数)/巢杯体积表示(Lombardo 1994)。卵体积采用Hoyt公式计算(Hoyt 1979) $V(\text{cm}^3) = 0.51lb^2$ ,卵的延伸率采用Schonwetter  $K$ 系数(Schonwetter 1961), $K = 0.914 + 2.228k$ , $k = l/b$ ,卵表面积( $S$ )采用Nelson(1997)公式, $S(\text{cm}^2) = [(4.393 + 0.394l)/b] \times (0.51lb^2)$ ,式中, $l$ 为卵长径(length), $b$ 为卵横径(breadth)。卵的气孔率(porosity)采用Ar等(1974)的计算方法: $A_p/L$ , $A_p = n \times A_{mp}$ , $n = d$

$\times S$ , $A_{mp} = \pi \times R_{mp} \times 10^{-8}$ ;预期气孔率(predicted porosity) $A_p/L = 0.18 \times \text{卵重}^{0.78}$ ,式中, $A_p$ 为有效气孔面积(functional pore area), $L$ 为气孔长度或卵壳厚度(cm), $n$ 为平均气孔数(个/卵), $d$ 为气孔密度(pore density)(个/ $\text{cm}^2$ ), $S$ 为卵表面积( $\text{cm}^2$ ), $A_{mp}$ 为平均气孔面积(mean pore area)( $\text{cm}^2$ ), $R_{mp}$ 为平均气孔半径(mean pore radius)( $\mu\text{m}$ )。

**1.3 数据分析** 用单因素ANOVA分析检验卵与卵壳特征指标在7种鸟类间的差异,用Student-Newman-Keuls检验进行两两比较;对7种鸟类卵壳厚度、气孔密度、卵体积、卵重进行线性拟合;用单样本 $t$ 检验对卵壳气孔率与相关变量进行差异性分析;对7种鸟类的雌鸟体重与卵重和卵壳厚度进行线性拟合,对6种鸟类的窝卵数与卵壳厚度和气孔率,以及卵重、气孔率与孵卵期进行线性拟合;分别用配对样本 $t$ 检验分析卵壳厚度与气孔密度在卵的不同区域(尖端、中部和钝端)之间的差异;用单因素ANOVA分析两种不同巢型物种的卵壳气孔密度和气孔率差异。用Principal Component Analysis分析各个因子解释的气孔率差异,用Kolmogorov-Smirnov和Levene统计量分别检验所有数据的方差同质性。文中数据均用平均值 $\pm$ 标准误(Mean $\pm$ SE)表示,所有检验均为双尾。所有统计分析在SPSS 18.0和OriginPro 8.6上进行。

## 2 结果

以物种为自变量,卵与卵壳特征为因变量的单因素方差分析显示,卵的延伸率(Schonwetter's  $K$ )( $F_{6,21} = 2.401$ , $P = 0.79$ )和卵壳气孔直径( $F_{6,34} = 1.08$ , $P = 0.398$ )无种间差异,其他卵特征(卵重和卵体积)、卵壳特征(卵壳厚度和气孔密度)均表现出显著的种间差异(表1)。S-N-K两两比较显示,在测量的7种雀形目鸟类卵中,百灵科的两种鸟类小云雀和角百灵间,所比较的卵与卵壳特征均无显著差异;卵壳厚度的两两比较中,仅小云雀与黄嘴朱顶雀、角百灵与黄嘴朱顶雀表现出显

表 1 青藏高寒草甸 7 种雀形目鸟类的卵与卵壳特征(平均值 ± 标准误)

Table 1 Egg and eggshell traits of 7 passerine species of the Qinghai-Tibet Plateau (Mean ± SE)

| 物种<br>Species                          | 测量<br>卵数<br>Eggs<br><i>n</i> | 卵重(g)<br>Egg mass | 卵长径<br>(mm)<br>Egg<br>length | 卵横径<br>(mm)<br>Egg<br>breadth | 卵延伸率<br>Egg<br>elongation | 卵体积<br>(cm <sup>3</sup> )<br>Egg size | 卵壳厚度<br>(mm)<br>Eggshell<br>thickness | 气孔密度<br>(个/cm <sup>2</sup> )<br>Pore density<br>(no.<br>pores/cm <sup>2</sup> ) | 气孔直径<br>(μm)<br>Pore<br>diameter |
|--|------------------------------|-------------------|------------------------------|-------------------------------|---------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---|----------------------------------|
| 小云雀<br><i>Alauda gulgula</i>           | 4                            | 3.25 ± 0.06       | 22.76 ± 0.62                 | 16.11 ± 0.26                  | 4.07 ± 0.11               | 3.01 ± 0.11                           | 0.13 ± 0.01                           | 55.67 ± 3.71  | 12.92 ± 1.46                     |
| 角百灵<br><i>Eremophila alpestris</i>     | 3                            | 3.30 ± 0.10       | 23.03 ± 0.10                 | 16.10 ± 0.93                  | 4.10 ± 0.00               | 3.04 ± 0.05                           | 0.15 ± 0.01                           | 55.56 ± 1.94  | 18.48 ± 2.94                     |
| 黄嘴朱顶雀<br><i>Carduelis flavirostris</i> | 5                            | 1.38 ± 0.04       | 17.51 ± 0.16                 | 12.04 ± 0.79                  | 4.16 ± 0.05               | 1.29 ± 0.01                           | 0.11 ± 0.00                           | 37.87 ± 3.28  | 18.90 ± 4.04                     |
| 赭红尾鹀<br><i>Phoenicurus ochruros</i>    | 3                            | 2.13 ± 0.03       | 19.69 ± 0.19                 | 14.40 ± 0.18                  | 3.96 ± 0.03               | 2.08 ± 0.06                           | 0.12 ± 0.01                           | 24.89 ± 2.35  | 13.06 ± 2.13                     |
| 树麻雀<br><i>Passer montanus</i>          | 3                            | 1.73 ± 0.03       | 19.47 ± 0.14                 | 14.31 ± 0.10                  | 3.95 ± 0.02               | 2.03 ± 0.04                           | 0.12 ± 0.01                           | 25.33 ± 2.04  | 17.26 ± 3.74                     |
| 粉红胸鹀<br><i>Anthus roseatus</i>         | 2                            | 2.25 ± 0.05       | 21.04 ± 0.04                 | 15.82 ± 0.03                  | 3.88 ± 0.00               | 2.68 ± 0.01                           | 0.13 ± 0.00                           | 11.33 ± 6.00  | 17.70 ± 0.81                     |
| 黄头鹡鹩<br><i>Motacilla citreola</i>      | 2                            | 2.80 ± 0.00       | 21.51 ± 0.48                 | 15.56 ± 0.35                  | 3.99 ± 0.00               | 2.66 ± 0.18                           | 0.12 ± 0.00                           | 26.00 ± 2.00  | 13.36 ± 1.22                     |

著差异,其他种类的卵壳厚度无显著差异。

对 7 种鸟类卵壳厚度、气孔密度、卵体积、卵重之间进行相关性分析(图 1),卵壳厚度与气孔密度无显著相关性( $r^2 = 0.13$ ,  $P = 0.11$ ),卵体积与气孔密度无显著相关性( $r^2 = 0.13$ ,  $P = 0.09$ ),卵重与卵壳厚度拟合良好,呈现显著正相关( $r^2 = 0.46$ , 斜率 = 0.015,  $P < 0.001$ ),卵体积与卵壳厚度拟合良好,呈现显著正相关( $r^2 = 0.44$ , 斜率 = 0.017,  $P < 0.001$ )。

对卵壳气孔率与相关变量的单样本  $t$  检验结果显示,7 种雀形目鸟间,卵表面积( $t = 10.23$ ,  $P < 0.001$ )、总气孔数( $t = 3.82$ ,  $P < 0.01$ )、气孔面积( $t = 8.09$ ,  $P < 0.001$ )、有效气孔面积( $t = 3.29$ ,  $P = 0.017$ )、气孔率( $t = 3.86$ ,  $P < 0.01$ )及预期气孔率( $t = 10.88$ ,  $P < 0.001$ )均具有显著差异(表 2)。对气孔率和预期气孔率的配对  $t$  检验结果显示,两者之间差异显著( $t = -10.693$ ,  $df = 6$ ,  $P < 0.001$ ),气孔率为预期气孔率的 8% ~ 31%。

加入孵卵期和窝卵数(表 3)对气孔率的影

响,所有因子的主成分分析(principal component analysis)结果,卵表面积和总气孔数解释了气孔率的 87%。

对 7 种鸟类的雌鸟体重与卵重和卵壳厚度进行线性拟合,拟合效果良好,呈显著正相关( $r^2 = 0.66$ , 斜率 = 0.097,  $P = 0.03$ ) (图 2a),雌鸟体重与卵壳厚度存在显著的正相关( $r^2 = 0.92$ , 斜率 = 0.002,  $P < 0.01$ ) (图 2b)。对 6 种鸟类(角百灵、小云雀、黄头鹡鹩、树麻雀、黄嘴朱顶雀、赭红尾鹀)的窝卵数与卵壳厚度和气孔率的线性拟合结果,窝卵数与卵壳厚度成轻微的负相关( $r^2 = 0.64$ , 斜率 = -0.011,  $P = 0.056$ ) (图 2c),窝卵数与气孔率存在显著的负相关( $r^2 = 0.87$ , 斜率 = -0.038,  $P < 0.01$ ) (图 2d)。巢杯指数与气孔率之间的线性拟合结果,其间无显著相关性( $r^2 = 0.17$ ,  $P = 0.49$ )。

对 6 种鸟类(粉红胸鹀孵卵期数据缺乏)孵卵期相关变量的线性拟合结果,卵重与气孔率( $r^2 = 0.32$ ,  $P = 0.25$ ),孵卵期与卵重( $r^2 = 0.16$ ,  $P = 0.44$ ),孵卵期与气孔率( $r^2 = 0.068$ ,

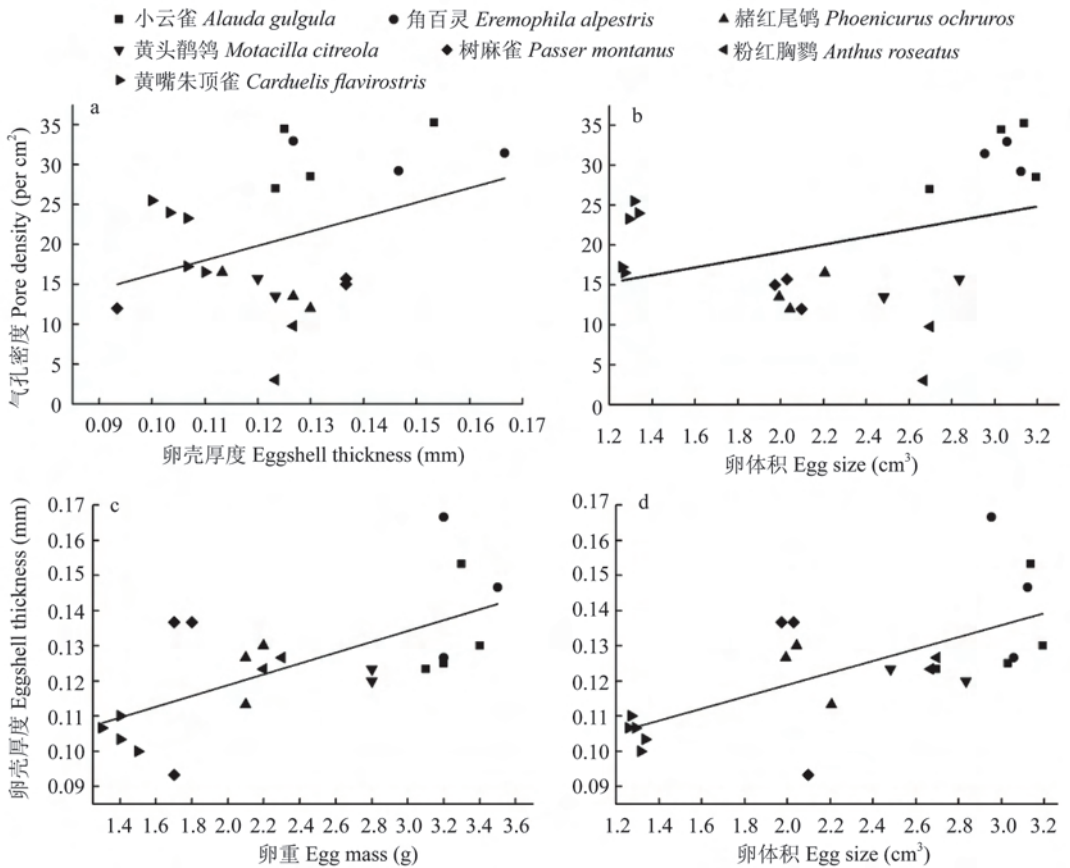


图1 青藏高寒草甸7种雀形目鸟类卵与卵壳特征的相关关系

Fig. 1 Associations between egg and eggshell traits of 7 passerine species of the Qinghai-Tibet Plateau

a. 卵壳厚度与气孔密度的线性相关关系；b. 卵体积与气孔密度的线性相关关系；c. 卵重与卵壳厚度的线性相关关系；d. 卵体积与卵壳厚度的线性相关关系。

a. Linear Regression between shell thickness and pore density; b. Linear Regression between egg size and pore density; c. Linear Regression between egg mass and shell thickness; d. Linear Regression between egg size and shell thickness.

$P = 0.62$ ) 之间均无显著相关性。以卵重和气孔率为自变量的多元线性拟合 (multiple linear regression) 结果, 孵卵期与卵重和气孔率之间亦无显著相关性 ( $r^2 = 0.16$ ,  $P = 0.77$ )。

对两种不同巢型 (洞巢:  $n = 2$ , 开放巢:  $n = 5$ ) 物种卵的气孔密度和气孔率的单因素 ANOVA 分析, 两种巢型物种卵的气孔密度无显著差异 ( $F_{1,5} = 0.715$ ,  $P = 0.435$ ), 气孔率之间亦无显著差异 ( $F_{1,5} = 0.938$ ,  $P = 0.377$ )。

对7种鸟类的卵壳厚度和气孔数量在尖端、中部、钝端3个区域之间的数据分别配对  $t$  检验, 差异显著的有: 小云雀尖端与钝端及中部与钝端的卵壳厚度 ( $P = 0.015$  和  $0.014$ );

赭红尾鸫尖端与钝端的卵壳厚度 ( $P = 0.02$ ); 黄嘴朱顶雀尖端与钝端 ( $P = 0.004$ ) 及中部与钝端 ( $P = 0.004$ ) 和尖端与中部 ( $P = 0.034$ ) 的卵壳厚度, 以及尖端与中部 ( $P = 0.013$ ) 和尖端与钝端 ( $P = 0.015$ ) 的气孔数量 (图3)。

### 3 讨论

对于卵与卵壳结构特征的演化问题辩论一直集中在物种的遗传学与环境因素的选择作用上, Carey 等 (1980) 研究发现, 卵体积与孵卵期具有很强的种间正相关性; Ar 等 (1974) 的研究认为环境因素能够强烈影响卵壳结构的演化。我们研究的7种高寒草甸繁殖的雀形目鸟

表 2 青藏高寒草甸 7 种雀形目鸟类的卵壳气孔率及相关变量

Table 2 Eggshell porosity and variables of 7 passerine species of the Qinghai-Tibet Plateau

| 种名<br>Species                          | 卵表面积(cm <sup>2</sup> )<br>Egg surface area | 总气孔数<br>Pores per egg | 气孔面积(μm <sup>2</sup> )<br>Mean pore area | 有效气孔面积(mm <sup>2</sup> )<br>Functional pore area ( $A_p$ ) | 气孔率( $A_p/L$ )<br>Porosity | 预期气孔率<br>Predicted porosity |
|--|--|-----------------------|--|--|----------------------------|-----------------------------|
| 小云雀<br><i>Alauda gulgula</i>           | 13.98                                      | 781                   | 131.02                                   | 0.102  | 0.077                      | 0.451                       |
| 角百灵<br><i>Eremophila alpestris</i>     | 14.12                                      | 784                   | 268.34                                   | 0.210  | 0.143                      | 0.457                       |
| 黄嘴朱顶雀<br><i>Carduelis flavirostris</i> | 6.11                                       | 232                   | 280.49                                   | 0.065  | 0.062                      | 0.231                       |
| 赭红尾鹀<br><i>Phoenicurus ochruros</i>    | 9.72                                       | 243                   | 134.04                                   | 0.033  | 0.026                      | 0.325                       |
| 树麻雀<br><i>Passer montanus</i>          | 9.50                                       | 240                   | 233.92                                   | 0.056  | 0.046                      | 0.276                       |
| 粉红胸鹀<br><i>Anthus roseatus</i>         | 12.46                                      | 142                   | 246.17                                   | 0.035  | 0.028                      | 0.339                       |
| 黄头鹡鹑<br><i>Motacilla citreola</i>      | 12.35                                      | 323                   | 140.14                                   | 0.045  | 0.037                      | 0.402                       |

表 3 青藏高寒草甸 7 种雀形目鸟类的孵卵相关变量

Table 3 Incubation variables of 7 passerine species of the Qinghai-Tibet Plateau

| 种名<br>Species                          | 雌性体重(g)<br>Female body mass | 窝卵数<br>Clutch size | 孵卵期(d)<br>Incubation period | 巢杯体积(cm <sup>3</sup> )<br>Nest-cup volume | 巢型<br>Nest type |
|--|-----------------------------|--------------------|-----------------------------|---|-----------------|
| 小云雀<br><i>Alauda gulgula</i>           | 30.11                       | 2.92               | 12                          | 100.44                                    | 开放巢 Open        |
| 角百灵<br><i>Eremophila alpestris</i>     | 32.22                       | 2.28               | 11                          | 74.7                                      | 开放巢 Open        |
| 黄嘴朱顶雀<br><i>Carduelis flavirostris</i> | 13.32                       | 4.30               | 14.5                        | 70.78                                     | 开放巢 Open        |
| 赭红尾鹀<br><i>Phoenicurus ochruros</i>    | 24.96                       | 4.67               | 11                          | 156.50                                    | 洞巢 Cavity       |
| 树麻雀<br><i>Passer montanus</i>          | 23.84                       | 4.30               | 11.5                        | —   | 洞巢 Cavity       |
| 粉红胸鹀<br><i>Anthus roseatus</i>         | 22.68                       | —                  | —                           | 102.37                                    | 开放巢 Open        |
| 黄头鹡鹑<br><i>Motacilla citreola</i>      | 20.88                       | 4.75               | 13.5                        | 125.64                                    | 开放巢 Open        |

雌性体重数据引自刘力华 2013; 窝卵数、孵卵期数据引自张晓爱 1982; 巢型数据引自张晓爱等 2006; “—”表示数据缺乏。

Female body mass adapted from Liu et al. 2013; Clutch size, Incubation period adapted from Zhang 1982; Nest type adapted from Zhang et al. 2006; “—” indicates data were unable to obtain.

类分属 4 科, 小云雀和角百灵隶属百灵科, 粉红胸鹀与黄头鹡鹑隶属鹡鹑科, 赭红尾鹀隶属鹀科, 黄嘴朱顶雀隶属燕雀科, 树麻雀隶属雀科。这 7 种鸟类在生存环境方面, 经纬度、海

拔、气温、空气湿度都是相同的, 唯一不同的就是不同营巢类型和孵卵行为创造的不同巢内微环境。对卵与卵壳特征的种间比较结果发现, 卵的延伸率和卵壳气孔直径没有显著的种间差

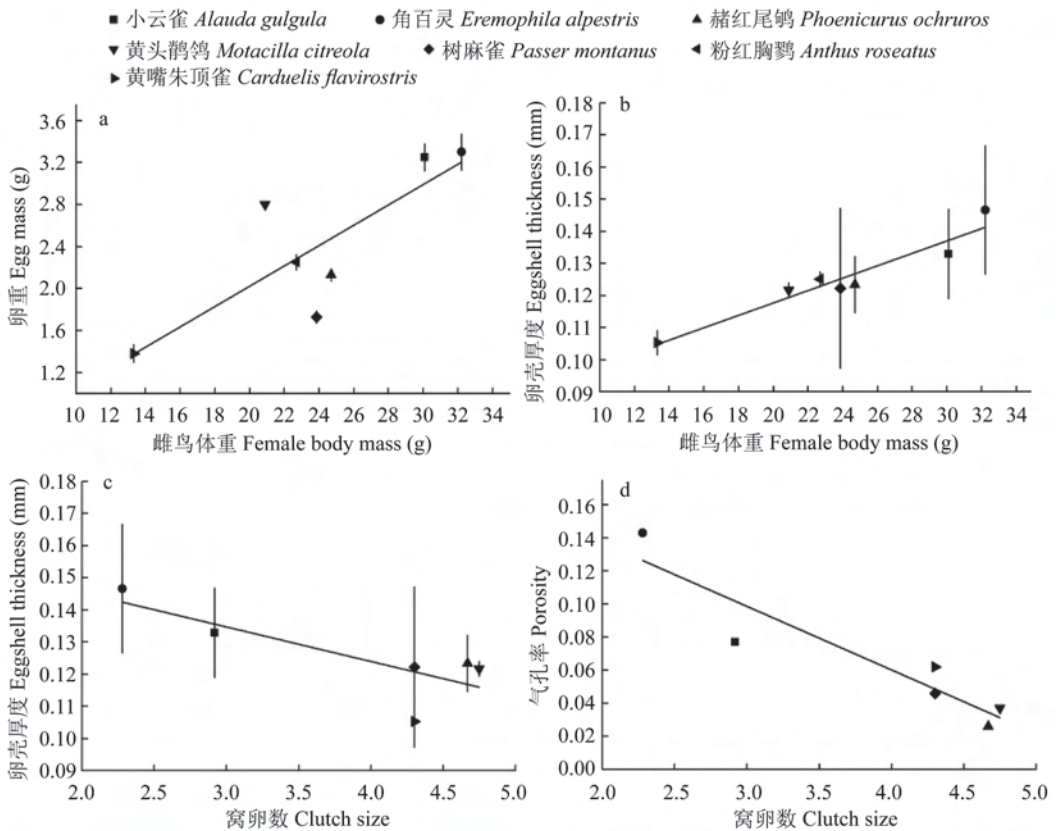


图 2 青藏高寒草甸几种雀形目鸟类卵、卵壳特征与孵卵相关变量的相关关系

Fig. 2 Associations between egg (shell) traits and incubation variables of several passerine species of the Qinghai-Tibet Plateau

a. 雌鸟体重与卵重的线性相关关系; b. 雌鸟体重与卵壳厚度的线性相关关系; c. 窝卵数与卵壳厚度的线性相关关系; d. 窝卵数与气孔率的线性相关关系。

a. Linear Regression between female body mass and egg mass; b. Linear Regression between female body mass and eggshell thickness; c. Linear Regression between clutch size and eggshell thickness; d. Linear Regression between clutch size and porosity.

异,雀形目鸟类卵的形状多为典型的椭圆形(卵的长径与横径比 $>1$ ),而气孔直径可能与气孔的形成有关。在卵重、卵体积、卵壳厚度、气孔密度、卵表面积、总气孔数、气孔面积、有效气孔面积、气孔率方面,均发现了种间的显著差异,小云雀与角百灵在两两比较中未发现显著差异,提示营巢环境与亲缘关系均相近的两个种,其卵的演化也是趋同的。

与预期一致,我们发现,卵重、卵体积与卵壳厚度之间存在显著正相关(图 1c, d),雌鸟的体重指标与卵体积、卵壳厚度之间均具有显著相关性(图 2a, b), Hargiti 等(2005,

2011)的研究发现,雌鸟的身体状况与卵体积、卵壳厚度之间存在正相关,我们的研究表明,在种间亦存在这种关系,体重大的雌鸟会产更大、卵壳更厚的卵,而且卵的重量和体积与卵壳厚度也成正相关,由于卵壳构成胚胎与外界环境之间的物理屏障,抵御病菌侵袭的同时需要承担孵卵亲鸟的体重,因此增加卵壳的厚度能够更好地保证孵化率。

在窝卵数和孵卵期方面,由于未能获得粉红胸鹀的数据,我们只分析了另外 6 种鸟类窝卵数和孵卵期与卵壳厚度以及气孔率的相关关系。窝卵数与卵壳厚度成轻微的负相关(图



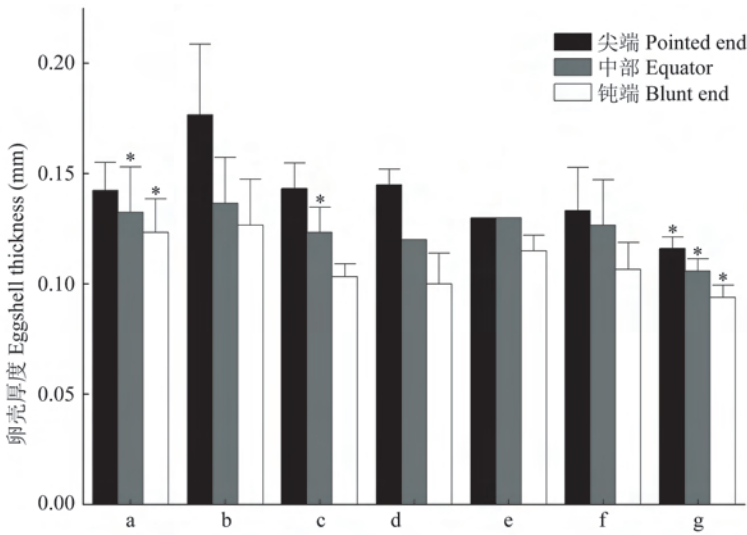


图3 青藏高寒草甸几种雀形目鸟类不同区域卵壳厚度

Fig. 3 Difference of shell thickness taken from different part of egg in seven passerines of alpine meadow

a. 小云雀; b. 角百灵; c. 赭红尾鹀; d. 黄头鹡鸰; e. 粉红胸鹀; f. 树麻雀; g. 黄嘴朱顶雀。星号代表种内显著差异。

a. *Alauda gulgula*; b. *Eremophila alpestris*; c. *Phoenicurus ochruros*; d. *Motacilla citreola*; e. *Anthus roseatus*; f. *Passer montanus*; g. *Carduelis flavirostris*. Asterisk indicates intraspecific significant differences.

2c), 与气孔率成显著的负相关(图 2d)。雀形目鸟类无法利用髓骨里的钙来形成卵壳, 在产卵期需要依赖每日食物中的钙来源(Pahl et al. 1997), 如果食物中钙来源足够, 窝卵数多可能不会影响卵壳厚度。我们的研究发现种间窝卵数与卵壳厚度存在一定的负相关关系, 这可能与物种的遗传性有关, 也可能与不同种鸟的食物来源中钙含量不同有关。表 3 中, 黄嘴朱顶雀的窝卵数与树麻雀相同, 比黄头鹡鸰和赭红尾鹀要低, 但是其平均卵壳厚度比这几种鸟类都低(图 2c), 可能与黄嘴朱顶雀的食性有关, 其为草食性, 以草籽为主, 而树麻雀为杂食, 黄头鹡鸰和赭红尾鹀以食虫为主(张晓爱 1982)。在窝卵数与气孔率的关系方面, 前人研究证实, 在卵壳结构(主要是气孔)的形成上湿度比温度具有更重要的作用(Ar et al. 1974, Rahn et al. 1977, Deeming 2002, Stein et al. 2011), 我们研究结果支持在巢内湿度一定的情况下, 窝卵数较多就需要减少气孔率来保证水分平衡。Zimmermann 等(2007)对海雀科的

7 种鸟类卵壳气孔率与孵卵期的研究发现, 卵重与气孔率的共同作用可以解释 87% 的孵卵期变化。但是我们研究的鸟类中, 孵卵期与卵重和气孔率均无显著的相关性。孵卵期可能受其他因素如卵黄激素水平(Groothuis et al. 2005)、种间孵卵持续性差异(Conway et al. 2000)等影响较大。值得注意的是, 在我们研究的鸟类中, 角百灵和黄嘴朱顶雀的孵卵持续性相差最大, 角百灵间断性孵卵且离巢频率高, 而黄嘴朱顶雀为典型的连续性孵卵(张晓爱等 1995), 而且角百灵的卵重与卵体积均显著高于黄嘴朱顶雀, 但其孵卵期显著低于黄嘴朱顶雀, 可能与角百灵较高的气孔率有关。

营洞巢的鸟类卵壳气孔数比营开放巢的鸟类多(Birchard et al. 1980), 但是我们的研究未能发现种间不同巢型与气孔率之间存在相关关系, 可能由于样本量相对较小, 以及卵重与卵体积的交互影响。对于卵不同区域(尖端、中部和钝端)的卵壳厚度和气孔率的差异研究, 只有小云雀存在厚度差异, 黄嘴朱顶雀存

在厚度和气孔率的差异,其他5种鸟类均未发现显著差异(图3)。前人研究证实,很多雀形目鸟类不存在卵壳不同区域的厚度差异,因为雀形目鸟类卵壳形成的机制与其他非雀形目鸟类不同,雀形目鸟类卵壳有独特的、低序的栅栏层分布(Mikhailov 1997)。在未来研究中,有必要在不影响野外种群繁殖的条件下加大样本量,以更好地探索高寒草甸繁殖雀形目鸟类的卵壳结构与功能。

卵壳厚度决定气孔长度,厚的卵壳不利于水分和气体交换(Ar et al. 1974, 1985),但是我们的研究并未发现在7种鸟类中存在卵壳厚度与气孔密度的相关关系,卵体积与气孔密度亦无显著相关性(图1a, b)。另外,气孔率和预期气孔率之间差异显著,气孔率仅为预期气孔率的8%~31%。高海拔地区缺氧与低空气湿度同时存在,繁殖鸟类往往卵壳较厚,气孔密度较低,不利于气体交换但有利于水分保持(Rahn et al. 1977, Carey 1994, Deeming 2002),Rahn等(1977)对几种鸟类在海平面和高海拔地区种群的卵结构进行分析,发现卵壳厚度一致,但是高海拔地区鸟类卵壳有效气孔面积( $A_p$ )显著低于海平面地区,可能与减少水分蒸发有关。本研究中的鸟类繁殖海拔均在3200 m以上,虽然未进行不同海拔种群的气孔率对比,但是气孔率和预期气孔率之间差异显著可能是由于有效气孔面积减少,由此也导致卵壳厚度与气孔密度未出现明显的相关关系。

综上所述,与前人研究一致,我们的研究发现大部分卵与卵壳特征具有显著的种间差异,种间雌鸟体重和窝卵数的差异也反映到卵的体积,卵壳重量和气孔数上;在卵壳厚度和气孔密度的区域分布上,除黄嘴朱顶雀和小云雀以外,其他种均没有发现显著差异。与前人研究不一致的是,我们没有发现不同巢型对气孔率的影响,气孔率和卵重亦不能解释孵卵期长短的种间差异。但是,预期气孔率与气孔率的显著差异反映了高寒草甸气候对于卵壳结构的影响是与预期一致的,高寒草甸繁殖鸟类降低卵壳气孔率以更好地适应低空气湿度的

环境。

## 参 考 文 献

- Ar A, Paganelli C V, Reeves R, et al. 1974. The avian egg: water vapor conductance, shell thickness, and functional pore area. *The Condor*, 76(2): 153–158.
- Ar A, Rahn H. 1985. Pores in avian eggshells: Gas conductance, gas exchange and embryonic growth rate. *Respiration Physiology*, 61(1): 1–20.
- Birchard G F, Deeming D C. 2009. Avian eggshell thickness: scaling and maximum body mass in birds. *Journal of Zoology*, 279(1): 95–101.
- Birchard G F, Kilgore Jr D L. 1980. Conductance of water vapor in eggs of burrowing and nonburrowing birds: implications for embryonic gas exchange. *Physiological Zoology*, 53(3): 284–292.
- Board R, Scott V. 1980. Porosity of the avian eggshell. *American Zoologist*, 20(2): 339–349.
- Burton F G, Tullett S G. 1983. A comparison of the effects of eggshell porosity on the respiration and growth of domestic fowl, duck and turkey embryos. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 75(2): 167–174.
- Carey C. 1980. Adaptation of the avian egg to high altitude. *American Zoologist*, 20(2): 449–459.
- Carey C. 1994. Structural and physiological differences between montane and lowland avian eggs and embryos. *Journal of Biosciences*, 19(4): 429–440.
- Conway C J, Martin T E. 2000. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology*, 11(2): 178–188.
- Deeming C. 2002. *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. London: Oxford University Press.
- Groothuis T G, Eising C M, Dijkstra C, et al. 2005. Balancing between costs and benefits of maternal hormone deposition in avian eggs. *Biology Letters*, 1(1): 78–81.
- Hargitai R, Mateo R, Török J. 2011. Shell thickness and pore density in relation to shell colouration, female characteristics, and environmental factors in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Journal of Ornithology*, 152(3): 579–588.
- Hargitai R, Török J, Tóth L, et al. 2005. Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The Auk*, 122(2): 509–522.
- Hoyt D F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk*, 96(1): 73–77.
- Johnston P M, Comar C L. 1955. Distribution and contribution of calcium from the albumen, yolk and shell to the developing

- chick embryo. *American Journal of Physiology: Legacy Content*, 183(3): 365–370.
- Lombardo M P. 1994. Nest architecture and reproductive performance in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk*, 111(4): 814–824.
- Massaro M, Davis L S. 2005. Differences in egg size, shell thickness, pore density, pore diameter and water vapour conductance between first and second eggs of Snares Penguins *Eudyptes robustus* and their influence on hatching asynchrony. *Ibis*, 147(2): 251–258.
- Mikhailov K E. 1997. *Avian Eggshells: An Atlas of Scanning Electron Micrographs*. London: British Ornithologists' Club.
- Nelson K. 1997. Marbled Murrelet (*Brachyramphus marmoratus*). *The Birds of North America*, no. 267. Washington DC: Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and American Ornithologists' Union.
- Pahl R, Winkler D, Graveland J, et al. 1997. Songbirds do not create long-term stores of calcium in their legs prior to laying: results from high-resolution radiography. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1379): 239–244.
- Rahn H, Carey C, Balmas K, et al. 1977. Reduction of pore area of the avian eggshell as an adaptation to altitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 74(7): 3095–3098.
- Rahn H, Paganelli C. 1989. Shell mass, thickness and density of avian eggs derived from the tables of Schönwetter. *Journal für Ornithologie*, 130(1): 59–68.
- Romanoff A L, Romanoff A J. 1949. *The Avian Egg*. New York: John Wiley & Sons, Second Printing, 1963.
- Schönwetter M. 1961. *Handbuch der oologie. Anzeiger für Schödlingskunde*, 34(11): 173–173.
- Stein L R, Badyaev A V. 2011. Evolution of eggshell structure during rapid range expansion in a passerine bird. *Functional Ecology*, 25(6): 1215–1222.
- Tullett S G. 1975. Regulation of avian eggshell porosity. *Journal of Zoology*, 177(3): 339–348.
- Tullett S G, Board R G. 1977. Determinants of avian eggshell porosity. *Journal of Zoology*, 183(2): 203–211.
- Tyler C. 1955. Studies on egg shells. VI.—The distribution of pores in egg shells. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 6(3): 170–176.
- Walsberg G E. 1980. The gaseous microclimate of the avian nest during incubation. *American Zoologist*, 20(2): 363–372.
- Walsberg G E, Voss-Roberts K A. 1983. Incubation in desert-nesting doves; mechanisms for egg cooling. *Physiological Zoology*, 56(1): 88–93.
- Zimmermann K, Hipfner J M, Burger, A E. 2007. Egg size, eggshell porosity, and incubation period in the marine bird family Alcidae. *The Auk*, 124(1): 307–315.
- 刘力华, 陈晓澄, 褚晖, 等. 2013. 高寒草甸常见雀形目鸟类共存机制的生态形态学解释. *动物学研究*, 34(3): 160–165.
- 张晓爱. 1982. 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究. *动物学报*, 28(2): 190–199.
- 张晓爱, 邓合黎. 1995. 三种雀形目鸟类产巢行为的时间分配. *高寒草甸生态系统*, 4: 107–116.
- 张晓爱, 刘泽华, 赵亮, 等. 2006. 青藏高原常见雀形目鸟类的筑巢特征. *动物学研究*, 27(2): 113–120.
- 张晓爱, 赵亮, 刘泽华. 2000. 青海省海北地区高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生产力. *动物学报*, 46(3): 265–270.
- 赵亮, 李来兴, 张晓爱. 2002a. 两种雀形目鸟类孵化行为对子代质量的影响. *动物学研究*, 23(1): 25–30.
- 赵亮, 张晓爱. 2004. 角百灵和小云雀的巢址选择与竞争共存. *动物学研究*, 25(3): 198–204.
- 赵亮, 张晓爱. 2005. 营巢类型, 巢捕食和窝卵数对高寒草甸雀形目雏鸟生长期的影响. *动物学研究*, 26(2): 129–135.
- 赵亮, 张晓爱, 李来兴. 2002b. 角百灵和小云雀的孵化行为. *动物学报*, 48(5): 695–699.
- 赵新全. 2009. *高寒草甸生态系统与全球变化*. 北京: 科学出版社, 41–51.
- 周兴民, 吴珍兰. 2006. *中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站植被与植物检索表*. 西宁: 青海人民出版社, 22–23.