

DOI: 10.3969/j.issn.1000-7083.2014.05.003

高寒草甸几种雀形目鸟类的卵反射率分析

孙嘉辰^{1,2}, 褚晖^{1,2}, 刘力华^{1,2}, 赵亮^{1*}

(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: 于 2010~2013 年的繁殖季节, 在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站收集了 9 种青藏高原常见雀形目鸟类的卵, 分别进行了反射率测量。测量光谱范围为可见光(400~750 nm)和短波近红外(750~1050 nm)。卵在两个波段光谱的反射率分别是 0.066 和 0.123, 二者差异极显著。在可见光范围内, 除赭红尾鹀 *Phoenicurus ochruros* 的波峰在绿色光范围内, 其他物种都在黄色光范围内; 在短波近红外范围内, 反射率明显分为 3 个组, 以角百灵和小云雀的地面开放巢较高, 黄嘴朱顶雀和黄腹柳莺的灌丛巢较低, 其他种居中; 开放巢及封闭巢的卵反射率在可见光范围无显著差异, 但在短波近红外范围有显著差异。我们认为, 在青藏高原高寒草甸生态系统中, 植被郁闭度低, 地面营巢环境不利于巢与卵的遮阳, 造成营开放度高的地面巢的鸟卵近红外反射率相对较高, 而灌丛巢和封闭巢的雀形目鸟类鸟卵相对较低, 但对可见光谱的卵反射率各物种差异不显著。

关键词: 高寒草甸; 雀形目鸟类; 卵色; 卵反射率; 温度调节; 营巢类型; 巢捕食

中图分类号: Q959.7 文献标志码: A 文章编号: 1000-7083(2014)04-0652-07

Egg Reflectance Analysis of Several Alpine Meadow Nesting Passerines

SUN Jiachen^{1,2}, CHU Hui^{1,2}, LIU Lihua^{1,2}, ZHAO Liang^{1*}

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: To explore the potential relevance between egg coloration and incubation temperature in breeding seasons of Passeriformes, from 2010 to 2013, eggs of 9 species of Passeriformes were collected from alpine meadow and the egg reflectance were measured, respectively. The spectral range were 400~750 nm (visible light) and 750~1050 nm (near infrared spectrum). The mean egg reflectance in the two spectral range were 0.066 and 0.123, and the NIR reflectance was significantly different from the visible light reflectance, indicated that the heat control mechanism of eggshell is favored by passerines nesting in alpine meadow. Significant difference was also found in egg reflectance in the NIR range of different nest types, but not in the visible light range, suggesting different nest environments affected incubation temperature differently. Results also indicated no significant difference in egg color among 8 species except black redstart (*Phoenicurus ochruros*), suggesting predation pressure driven selection of crypsis eggshell coloration; but from the perspective of thermoregulation, there was significant difference in the NIR reflectance, which explained the breeding ecology in the alpine meadow favored plain but thermoregulatable eggshell colours instead of conspicuous ones.

Key words: alpine meadow; passerines; egg color; egg reflectance; thermoregulation; nest type; nest predation

卵是鸟类繁殖投入的关键部分, 卵的各种物理和化学特征都具有重要的适应性特征。早期对于卵壳颜色功能的一个假说是伪装(Darwin, 1859; Wallace, 1889; Poulton, 1890; Lack, 1958); 实验数据表明, 捕食效应不利于颜色鲜明的鸟卵形成(Montevicchi, 1976; Westmoreland & Best, 1986); 另外一些实验数据则表明, 卵壳的色素沉积能够增加卵的隐蔽性, 也容易导致卵在太阳直射时温度过高

(Kilner 2006)。近年来, 由于卵表面的反射率可以反映出鸟卵在接受阳光照射时温度的变化情况, 因此卵反射率与卵的温度调节和孵化行为之间的关系受到关注。例如, 营巢环境对于过滤光或强化光的质量有明显作用。开放巢的鸟卵受到太阳直射时有温度过高的风险, 会使选择压力偏向于浅色的卵壳(Gillis *et al.* 2012), 产白色卵能够通过反射太阳辐射降低卵温过高的风险(Castilla *et al.* 2007)。对卵

收稿日期: 2014-02-24 接受日期: 2014-05-07 基金项目: 国家自然科学基金项目(30400058)

作者简介: 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

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lzhaol@nwipb.ac.cn

壳原卟啉 IX 和胆色素的量化分析表明,原卟啉集中的卵壳多见于封闭巢以及地面巢,而胆色素多见于开放巢和双亲投入繁殖的鸟类(Cassey *et al.* 2012)。这表明卵壳色素可能在确保鸟类胚胎成功发育中发挥重要作用(Maurer *et al.* 2011)。对 3 种 Icteridae 鸟类的研究发现,不同颜色和不同反射率的卵在不同光照条件下的升温没有显著差异,但是不同巢内卵的升温率不同,可能与巢容量和巢材料有关(Westmoreland & Kiltie, 2007)。对笛鸫 *Charadrius melodus* 的实验研究揭示,在卵色的隐蔽作用和温度调节之间存在一种潜在权衡,卵在短波近红外光谱的反射率很高,可能是对热胁迫的一种进化性适应(Mayer *et al.* 2009)。

孵化温度决定卵内胚胎的生长发育,亲鸟通过不同的孵化行为控制和调节卵温。温度条件对孵化成功率的直接影响使进化倾向于具有温度调节功能的各种孵化策略(Ricklefs & Hainsworth, 1969; Fitzpatrick & Guerra, 1988; Reid *et al.* 2002)。

本文比较了青藏高原几种具有不同营巢环境的鸟类在可见光谱和短波近红外光谱的卵反射率数据,旨在对捕食和温度调节对于孵化行为的影响进行探讨。

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究于 2010~2013 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。研究地位于青藏高原东北隅,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°37'N, 101°19'E。站区地形开阔,海拔 3200~3600 m;具明显的高原大陆性气候。受高海拔条件的制约,气温极低(年平均气温 -1.7℃,年极端最高气温 27.6℃,极端最低气温 -37.1℃),无明显四季之分,仅有冷暖二季之别,湿季分明;空气稀薄,大气透明度高。海北站太阳高度角最大为 81°64'(夏至日中午),在晴天状况下若不考虑四周高山遮蔽的影响,夏至日日照时间长达 14.62 h(周兴民,吴珍兰,2006)。5~8 月底为当地的鸟类繁殖季节(张晓爱,1982)。

1.2 研究对象

本研究中的雀形目鸟类,主要营巢类型包括草丛中的地面巢,如角百灵 *Eremophila alpestris*、小云雀 *Alauda gulgula*、黄头鹌鹑 *Motacilla citreola*、黄鹌鹑

Motacilla flava、粉红胸鹀 *Anthus roseatus*;灌丛中的地上巢,如黄嘴朱顶雀 *Carduelis flavirostris* 和黄腹柳莺 *Phylloscopus affinis*;以及建筑物缝隙中的地上巢,如赭红尾鹀 *Phoenicurus ochruros* 和树麻雀 *Passer montanus*(张晓爱等,2006)。

1.3 研究方法

1.3.1 反射率测量 卵反射率的测定时间为晴天 9:00~11:00,使用 FieldSpec FSR VNIR 光谱仪(ASD Inc., Boulder, CO),可测量的波长范围为 350~1050 nm,测量间隔为 1 nm,将反射探头固定在相对鸟卵表面 90°和距离鸟卵 5 mm 的位置进行反射光谱的测量,曝光时间设置为 100 ms,用聚四氟乙烯材料制成的白色漫射板(WS-2)对测量进行标准化。在测量反射光谱时,每枚鸟卵根据其长径从尖端到钝端被划分为 3 个区域,每个区域随机取测量点 2 个,6 个点的平均值为每个卵的反射率(杨灿朝等,2009;程成等,2011;Hargitai *et al.* 2011)。每种鸟每巢选取 1 枚卵测量反射率。

1.3.2 数据处理 截取反射波长为可见光谱(400~750 nm)和短波近红外光谱(750~1050 nm)范围内的反射率(Bakken *et al.*, 1978; Mayer *et al.* 2009)。可见光谱又划分为蓝色光部分(400~475 nm)、绿色光部分(475~550 nm)、黄色光部分(550~625 nm)和红色光部分(625~700 nm),蓝色光、绿色光、黄色光、红色光色度的计算分别用其反射比率 $R_{400-475}/R_{400-700}$ 、 $R_{475-550}/R_{400-700}$ 、 $R_{550-625}/R_{400-700}$ 、 $R_{625-700}/R_{400-700}$ 来表示(杨灿朝等,2009)。反射率数据符合正态分布,分别用配对样本 *T* 检验分析在 400~750 nm 范围内反射率与 750~1050 nm 范围内反射率之间的差异;用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 统计量分别检验所有数据的方差同质性,用单因素 ANOVA 分析 9 种鸟类在两个光谱范围内反射率的差异,用 Student-Newman-Keuls 检验进行两两比较,分析种内和种间的差异;采用单因素 ANOVA 进行不同巢型反射率均值的比较。统计分析在 SPSS 18.0 (SPSS Inc., Chicago, IL) 和 OriginPro 8.6 (OriginLab Corp., Northampton, MA) 上进行。文中数据均用 Mean ± SE 表示,所有检验均为双尾。

2 结果

野外共测量了 9 种青藏高原常见雀形目鸟类的卵,具体测量数值见表 1,反射曲线见图 1。

表 1 高寒草甸 9 种雀形目鸟类卵的反射率
Table 1 Egg reflectance of 9 passerine species in alpine meadow

种名 Species	测量卵数 n	反射率 400 ~ 750 nm	反射率 750 ~ 1050 nm	筑巢地点 Nesting site	营巢类型 Nest type
小云雀 <i>Alauda gulgula</i>	8	0.067 ± 0.005 ^{bc}	0.145 ± 0.003 ^a	地面, 草丛	O
角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	6	0.075 ± 0.005 ^b	0.152 ± 0.006 ^a	地面, 草丛	O
黄嘴朱顶雀 <i>Carduelis flavirostris</i>	6	0.068 ± 0.001 ^{bc}	0.094 ± 0.003 ^c	地上, 灌丛	O
赭红尾鹀 <i>Phoenicurus ochrurus</i>	6	0.093 ± 0.003 ^a	0.127 ± 0.004 ^b	地上, 建筑物	C
树麻雀 <i>Passer montanus</i>	6	0.042 ± 0.003 ^e	0.112 ± 0.005 ^b	地上, 建筑物	C
粉红胸鹀 <i>Anthus roseatus</i>	4	0.049 ± 0.004 ^{de}	0.118 ± 0.002 ^b	地面, 穹窿	O
黄头鹡鹑 <i>Motacilla citreola</i>	4	0.064 ± 0.004 ^{bcd}	0.123 ± 0.003 ^b	沼泽草地, 穹窿	O
黄鹡鹑 <i>Motacilla flava</i>	4	0.054 ± 0.005 ^{cde}	0.119 ± 0.007 ^b	沼泽草地, 穹窿	O
黄腹柳莺 <i>Phylloscopus affinis</i>	3	0.073 ± 0.006 ^b	0.086 ± 0.004 ^c	地上, 灌丛	C

注: 数据以平均值 ± 标准误差表示, 标有相同字母的平均值差异不显著; 巢型 O 代表开放巢, C 代表封闭巢; 筑巢地点、营巢类型数据引自张晓爱等 2006

Note: Values are presented as Mean ± SE, means with the same letter are not significantly different; Nest types are: O means open, C means cavity; Nesting site and nest type are adapted from Zhang et al., 2006

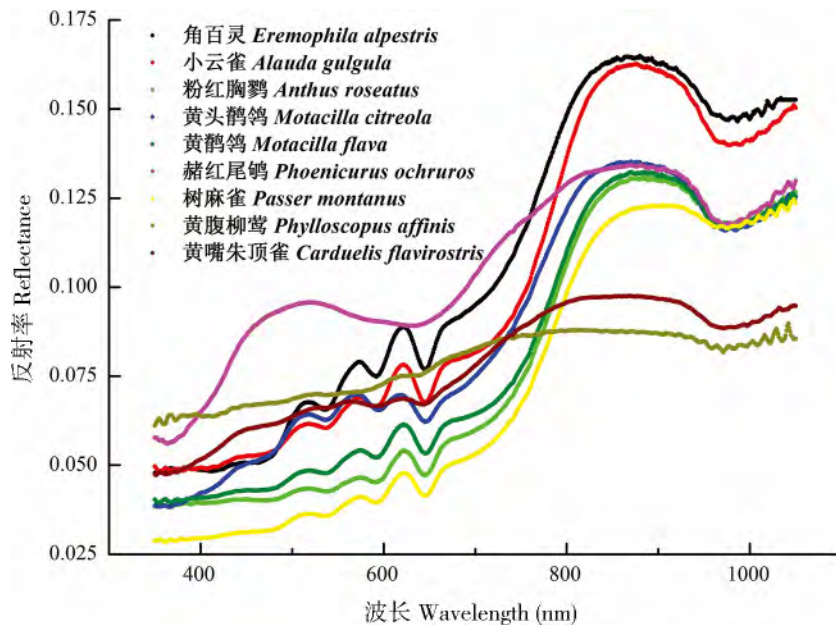


图 1 高寒草甸 9 种雀形目鸟类的卵反射曲线
Fig. 1 Egg reflectance curves of 9 passerine species in alpine meadow

2.1 两个光谱范围与卵反射率之间的差异分析

如图 1 所示, 高寒草甸雀形目鸟类卵反射率随着波长的变化而发生显著差异, 主要差异表现在 400 ~ 750 nm 范围内的平均反射率 (Mean ± SE: 0.066 ± 0.003) 和 750 ~ 1050 nm 范围内的平均反射率 (Mean ± SE: 0.123 ± 0.003) 二者配对比较 (配对 t 检验) 存在显著差异 (n = 47, t = -16.917, P < 0.001)。

2.2 可见光谱的卵反射率分析

用单因素 ANOVA 分析 9 种雀形目鸟类卵在可见光谱 (400 ~ 750 nm) 的反射率, 结果表明在可见光谱的平均卵反射率差异显著 (n = 4, df = 8, F = 12.607, P < 0.001)。从波形上来看, 除赭红尾鹀反

射率波峰出现在绿色光部分, 黄嘴朱顶雀与黄腹柳莺的波形无明显起伏, 其他物种波峰均出现在黄色光部分 (表 2)。除赭红尾鹀绿色色度最高且与其他种鸟卵的绿色色度差异显著以外, 其余 8 种鸟卵均为红色色度最高。

2.3 短波近红外光谱的卵反射率分析

短波近红外光谱中的卵反射曲线可明显划分为 3 组: 第 1 组包括角百灵和小云雀, 反射率较高; 第 2 组包括黄嘴朱顶雀和黄腹柳莺, 反射率较低; 第 3 组包括粉红胸鹀、赭红尾鹀、黄头鹡鹑、黄鹡鹑和树麻雀, 反射率居中 (图 1)。且这 3 组光谱的卵反射率差异极显著 (n = 47, df = 8, F = 22.696, P < 0.001)。

表 2 高寒草甸 9 种雀形目鸟类的卵色比较
Table 2 Comparison of egg colors from 9 passerine species in alpine meadow

物种 Species	蓝色 Blue	绿色 Green	黄色 Yellow	红色 Red
角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	0.180 ± 0.001	0.227 ± 0.005	0.283 ± 0.005	0.310 ± 0.006*
小云雀 <i>Alauda gulgula</i>	0.202 ± 0.001	0.231 ± 0.003	0.271 ± 0.004	0.295 ± 0.005*
赭红尾鹀 <i>Phoenicurus ochruros</i>	0.225 ± 0.009	0.263 ± 0.001*	0.252 ± 0.001	0.260 ± 0.004
黄头鹡鹩 <i>Motacilla citreola</i>	0.197 ± 0.003	0.250 ± 0.004	0.277 ± 0.001	0.279 ± 0.004*
黄鹡鹩 <i>Motacilla flava</i>	0.210 ± 0.001	0.230 ± 0.001	0.268 ± 0.003	0.292 ± 0.004*
粉红胸鹀 <i>Anthus roseatus</i>	0.220 ± 0.001	0.230 ± 0.001	0.258 ± 0.003	0.293 ± 0.004*
树麻雀 <i>Passer montanus</i>	0.200 ± 0.001	0.225 ± 0.002	0.269 ± 0.003	0.306 ± 0.004*
黄嘴朱顶雀 <i>Carduelis flavirostris</i>	0.223 ± 0.003	0.247 ± 0.002	0.258 ± 0.001	0.272 ± 0.003*
黄腹柳莺 <i>Phylloscopus affinis</i>	0.232 ± 0.001	0.241 ± 0.001	0.252 ± 0.002	0.275 ± 0.003*

注: 数据以平均值 ± 标准误差表示, 标有星号的平均值为色度显著最大值
Note: Values are presented as Mean ± SE, means with the asterisk indicates significantly maximum chrominance

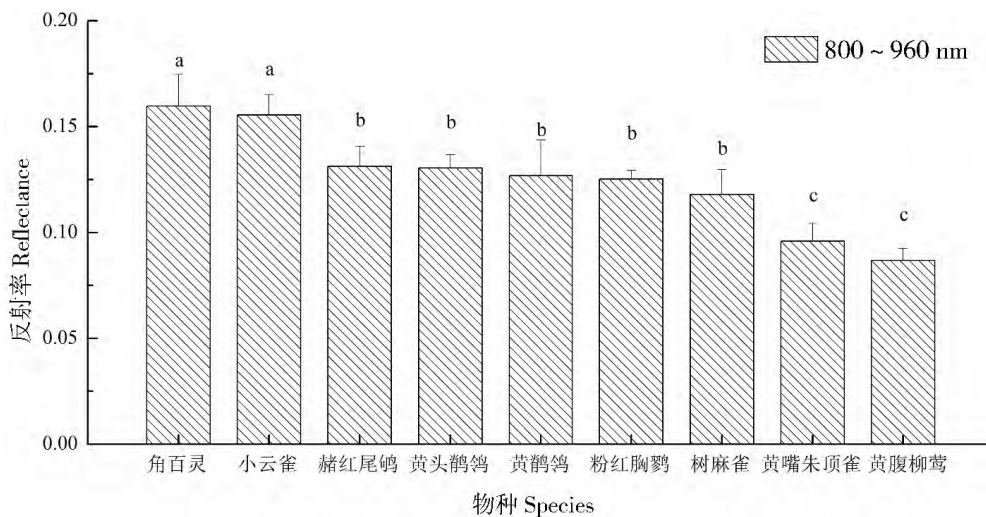


图 2 青藏高寒草甸 9 种雀形目鸟类的短波近红外光谱波峰 (800~960 nm) 卵反射率
Fig. 2 Egg reflectance in the NIR wave crest (800~960 nm) of 9 passerine species in alpine meadow

S-N-K 检验两两比较结果显示, 这 3 个组内部种间差异不显著, 3 个组之间差异显著(图 2)。

2.4 巢型与不同光谱范围反射率之间的关系

以巢型为自变量, 以两个波段的反射率为因变量, 用单因素 ANOVA 分析两种不同巢型(开放巢, n = 32; 封闭巢, n = 15) 卵的反射率差异。可见光反射率不符合方差齐性检验 (df = 45, F = 0.547, P = 0.463), 无显著差异; 短波近红外反射率符合方差齐性检验 (df = 45, F = 4.527, P = 0.039), 有显著差异(图 3)。

3 讨论

3.1 颜色分析

可见光谱的形状描述了材料的颜色特性, 其中光谱中的峰值反映出了材料的原色(例如, 红, 紫等; Clark, 1999)。具有较高的整体反射率的材料显示浅色。造成鸟卵颜色的种间差异主要是构成色素沉着

的两种物质: 原卟啉和胆色素 (Kennedy & Vevers, 1976; Miksik et al., 1996)。从反射率曲线上看(图 1),

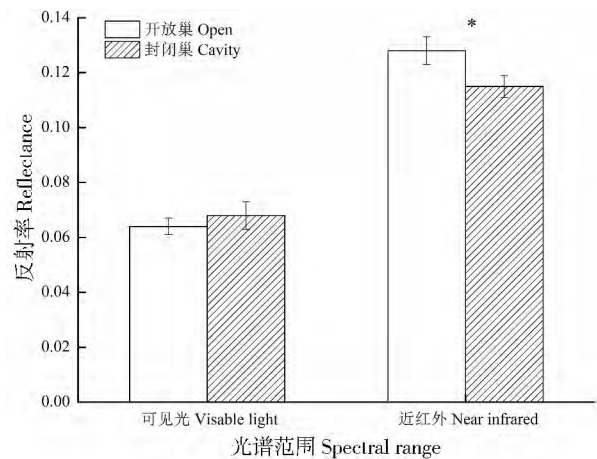


图 3 青藏高寒草甸两种不同巢型雀形目鸟类的卵反射率
Fig. 3 Spectral reflectance of 2 different nest-type eggs from 9 passerine species in alpine meadow

注: * 代表有显著差异
Note: * indicates significant difference

在可见光谱内,除赭红尾鹟卵反射率波峰出现在绿色光部分(470~550 nm),其他物种均出现在黄色光部分(550~625 nm)。因此赭红尾鹟的卵在视觉上呈现绿色。从反射率数据上来看,在可见光谱,除赭红尾鹟的卵色泽上绿色色度显著最高之外,其他鸟类均为红色色度最高(表2)。Cassey等(2010)对博物馆馆藏251个鸟类物种的卵反射率的研究表明,近缘种之间卵颜色变异最大的区域与500 nm附近的中波长敏感区域密切相关。根据对笛鹟卵和巢材的可见光谱反射率分析,卵、巢及周围环境的颜色需协同一致才能最大程度上保证卵的隐蔽性(Mayer *et al.* 2009)。

本文测量的9种雀形目鸟类中,角百灵、小云雀亲缘关系较近,营巢环境相似,卵表面密布原卟啉沉着形成的褐色细斑,卵色的视觉分辨性较低;黄头鹌鹑、黄鹌鹑亦为近缘种,卵壳也具有褐色暗纹;粉红胸鸚营地面穹窿巢,卵壳具褐色细斑;黄嘴朱顶雀、黄腹柳莺营巢于灌丛,卵白色于钝端具褐色细斑;树麻雀和赭红尾鹟营巢于建筑物缝隙,但树麻雀的卵外观与角百灵和小云雀的卵差异不大,均有原卟啉沉着形成的褐色斑点,而赭红尾鹟的卵呈蓝绿色,不具斑点。蓝绿色卵壳能够反射紫外线,对于光线透过率低的封闭巢来说,有利于亲鸟的辨别(Hunt *et al.* 2003);而地面开放巢,原卟啉色素斑点的隐蔽性则充分体现出来,灌丛开放巢相比地面开放巢隐蔽性略强,类似于树栖鸟类的巢,而且黄嘴朱顶雀的孵化强度高,卵暴露的机率较小,因此卵壳基色为白色。除赭红尾鹟外,8种鸟类卵的色度上无显著差异,说明高寒草甸的繁殖环境中隐蔽性在卵色的进化上发挥了主要作用,尤其是开放巢的捕食压力较大,并不利于颜色鲜明的卵壳色素沉着形成。

3.2 热反射性分析

通过对两种不同波段光谱的反射率分析表明,在可见光范围(400~750 nm)和短波近红外范围(750~1050 nm),卵的反射率有极显著的差异,在短波近红外范围内,卵的反射率要显著高于可见光范围内的反射率。近红外光谱的形状由材料的矿物成分决定(Clark, 1999)。较高的近红外反射率也与热反射能力相关(Bakken *et al.* 1978)。因为鸟卵在孵化过程中对于高温的耐受比较低,过热在任何时候都是一个有害因子(王培潮, 1991)。通常情况下,亲鸟的孵化行为可以调节卵温(Conway & Martin, 2000a, 2000b; Cooper *et al.* 2005),例如抱卵(incuba-

ting)和遮阳(panting)。但是在亲鸟离巢的情况下,开放巢的卵会直接受到太阳照射,如果亲鸟离巢时间较长,卵就会面临过热的风险(Grant, 1982)。太阳光谱中,红外线的热效应最强,因此在近红外光谱中较高的反射率有利于鸟卵在亲鸟离巢时避免过热,使胚胎能够得到有利的发育环境。

近红外光谱反射率以不同的营巢环境分为3个组,草丛地面开放巢的反射率最高,灌丛巢最低,其他居中(图2)。而9种鸟类中,角百灵和小云雀为典型的草甸环境营巢,且开放度是9种鸟类中最高的,二者巢的内外温度日变化差异显著(赵亮等, 2002a),二者均为雌性单独孵卵,雄性无情饲行为,孵卵亲鸟必须牺牲孵卵时间来觅食(张晓爱,邓合黎, 1995),其离巢频率高,卵暴露于阳光下的机率大,因此近红外反射率也是最高的。营灌丛巢的鸟类,如黄嘴朱顶雀,其卵和巢的遮阳率较高,加上其较高的繁殖投入,雌性在产下倒数第二枚卵后开始全天孵卵,食物由雄鸟供给,直至雏鸟出壳(张晓爱,邓合黎, 1995;赵亮等, 2002b),使卵暴露于阳光下的机率较小,因此虽然为开放巢,但卵的近红外反射率不高。而以黄头鹌鹑为代表的双亲共同投入孵卵,其雌性的孵化强度为57.66%,雄性为7.56%,两性总的孵化强度为64.15%(张晓爱,邓合黎, 1992),营巢环境虽为地面开放巢,开放度较灌丛巢大,但较高的孵化强度使卵暴露的机率小,因此其近红外反射率与封闭巢的卵较为一致。这表明营巢环境和孵化行为对于卵结构和功能的形成产生了一定程度的影响,卵反射率并非一成不变的,在长期进化过程中,亲鸟通过改变卵的结构和功能能为胚胎营造最适宜的生存环境。

3.3 巢型与孵化行为分析

在可见光谱内,两种巢型的卵反射率并无显著差异,可能是由于开放巢内的卵承受较高的捕食压力(Martin, 1993, 1998)。小云雀和角百灵的巢捕食率很高,小云雀61%,角百灵43%(张晓爱等, 2000;赵亮, 张晓爱, 2005)。且潜在捕食者中,存在靠视觉捕食的鸚科鸟类。因此较低的可见光反射率有利于卵和巢的隐蔽,加上卵本身的保护色(原卟啉沉着形成的褐色斑点),有利于降低捕食率。根据Bakken等(1978)的研究,原卟啉和胆色素在近红外光谱的吸收率比较低,对卵的温度影响非常小,本文数据中,角百灵和小云雀在近红外光谱的高反射率也充分支持了这一观点。由此可以推断,卵的颜色和反

射率,是温度调节和隐蔽作用之间的一种权衡。高寒草甸的生态系统繁殖鸟类以地面开放巢居多(张晓爱等 2006),同时存在热胁迫和巢捕食的风险,为了保证卵不受过热的影响,并保证一定程度的隐蔽而形成了具有统一保护色的卵壳色素沉着,导致卵色的分辨率较低,没有封闭巢鸟类(如赭红尾鸲)那样鲜明的蓝绿色卵壳,但是同时也形成了较高热反射性能的卵壳结构,为胚胎发育提供了更好的温度调节条件。

由于雀形目鸟类可以看到紫外线反射(Cuthill *et al.* 2000),因此紫外线视觉对于鸟类的重要性也从多个角度得到数据支持。与开放巢的卵色隐蔽不同,封闭巢由于捕食压力较小,且光线较暗,卵偏向于较为鲜明的颜色(Götmark 1992)。近年来研究表明,很多封闭巢的雀形目鸟类产下可以反射紫外线的卵,有利于亲鸟的识别(Hunt *et al.* 2003; Aviles *et al.* 2006)。本研究未能涉及紫外线光谱部分。为了更好地理解青藏高原不同营巢类型雀形目鸟类的孵化行为,有待进一步深入卵反射率的测量研究。目前对于鸟类卵反射率与孵化温度之间的关系研究不多,Westmoreland 等(2007)的数据不支持卵反射率有利于降低卵的温度。本文数据则显示了卵反射率与巢开放度之间存在一定关系:根据赵亮和张晓爱(2004)的数据,角百灵巢开放度大于小云雀巢开放度,且二者巢的微环境对光能的分散不同,角百灵的巢内外温度日变化显著,小云雀不显著。角百灵的孵化持续时间也低于小云雀。从卵反射率数据上看(图 1),无论在可见光谱还是短波近红外光谱,角百灵卵反射率都高于小云雀卵反射率。对于较多利用光能孵化的角百灵,较高的反射率有利于防止卵在亲鸟离巢时升温过高,增加胚胎存活率。未来研究中,有必要增加孵化温度与孵化时间的数据,以更好地探讨卵的结构和功能与环境之间的权衡与进化。

4 参考文献

程成,刘蕾,吴慧,等. 2011. 海南临高和澄迈池鹭种群的卵色光谱分析[J]. 生态学杂志, 21(8): 1674-1677.
 王培潮. 1991. 鸟卵孵化生理生态学[J]. 四川动物, 10(4): 23-25.
 杨灿朝,蔡燕,张淑萍,等. 2009. 利用光纤光谱仪量化和分析鸟类的卵色[J]. 生态学杂志, 28(2): 346-349.
 张晓爱,邓合黎. 1992. 黄头鹡鸰的繁殖生物学: 孵化和育雏[J]. 高原生物学集刊, 11: 55-61.
 张晓爱,邓合黎. 1995. 三种雀形目鸟类伴巢行为的时间分配[C]//

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站主编. 高寒草甸生态系统第 4 集. 北京: 科学出版社: 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[J]. 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[J]. 动物学报, 46(3): 265-270.
 张晓爱. 1982. 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究[J]. 动物学报, 28(2): 190-199.
 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[J]. 动物学研究, 23(1): 25-30.
 赵亮,张晓爱,李来兴. 2002b. 角百灵和小云雀的孵化行为[J]. 动物学报, 48(5): 695-699.
 赵亮,张晓爱. 2004. 角百灵和小云雀的巢址选择与竞争共存[J]. 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[J]. 动物学研究, 26(2): 129-135.
 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[M]. 西宁: 青海人民出版社: 3-6.
 Aviles JM, Soler JJ, Perez-Contreras T. 2006. Dark nests and egg colour in birds: a possible functional role of ultraviolet reflectance in egg detectability[J]. Proc Biol Sci, 273(1603): 2821-2829.
 Bakken GS, Vanderbilt VC, Buttemer WA, *et al.* 1978. Avian eggs: thermoregulatory value of very high near-infrared reflectance[J]. Science, 200(4339): 321-323.
 Cassey P, Portugal SJ, Maurer G, *et al.* 2010. Variability in avian eggshell colour: a comparative study of museum eggshells[J]. PLoS One, 5(8): e12054.
 Cassey P, Thomas GH, Portugal SJ, *et al.* 2012. Why are birds' eggs colourful? Eggshell pigments co-vary with life-history and nesting ecology among British breeding non-passerine birds[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 106(3): 657-672.
 Castilla AM, Dhondt AA, Díaz-Uriarte R, *et al.* 2007. Predation in ground-nesting birds: an experimental study using natural egg-color variation. Prédation chez les oiseaux nichant au sol: tude expérimentale fondée sur la variation naturelle de la coloration des œufs[J]. Avian Conservation and Ecology-Écologie et conservation des oiseaux, 2(1): 2.
 Clark RN. 1999. Spectroscopy of rocks and minerals, and principles of spectroscopy[J]. Manual of remote sensing, 3: 3-58.
 Conway CJ, Martin TE. 2000a. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior[J]. Behavioral Ecology, 11(2): 178-188.
 Conway CJ, Martin TE. 2000b. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation[J]. Evolution, 54(2): 670-685.
 Cooper CB, Hochachka WM, Butcher G, *et al.* 2005. Seasonal and latitudinal trends in clutch size: thermal constraints during laying and incubation[J]. Ecology, 86(8): 2018-2031.
 Cuthill IC, Hart NS, Partridge JC, *et al.* 2000. Avian colour vision and avian video playback experiments[J]. Acta Ethologica, 3(1): 29-37.
 Darwin C. 1859. The origin of species[M]. Murray: London.
 Fitzpatrick L, Guerra C. 1988. Microclimatic features of gray gull, *Larus*

- modestus*, nests in the atacama desert [J]. *Le Gerfaut*, 78 (4): 421-428.
- Gillis H, Gauffre B, Huot R, *et al.* 2012. Vegetation height and egg coloration differentially affect predation rate and overheating risk: an experimental test mimicking a ground-nesting bird [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 90(6): 694-703.
- Götmark F. 1992. Blue eggs do not reduce nest predation in the Song Thrush, *Turdus philomelos* [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(3-4): 245-252.
- Grant GS. 1982. Avian incubation: egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment [J]. *Ornithological monographs*, (30): iii-75.
- 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* [J]. *Journal of Ornithology*, 152(3): 579-588.
- Hunt S, Kilner RM, Langmore NE, *et al.* 2003. Conspicuous, ultraviolet-rich mouth colours in begging chicks [J]. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(Suppl 1): S25-S28.
- Kennedy GY, Vevers HG. 1976. A survey of avian eggshell pigments [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 55(1): 117-123.
- Kilner RM. 2006. The evolution of egg colour and patterning in birds [J]. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 81(3): 383-406.
- Lack D. 1958. The significance of the colour of Turdine eggs [J]. *Ibis*, 100(2): 145-166.
- Martin TE. 1993. Nest predation and nest sites [J]. *BioScience*, 43 (8): 523-532.
- Martin TE. 1988. Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest predation? [J]. *Evolutionary Ecology*, 2 (1): 37-50.
- Maurer G, Portugal SJ, Cassey P. 2011. Review: an embryo's eye view of avian eggshell pigmentation [J]. *Journal of Avian Biology*, 42(6): 494-504.
- Mayer P, Smith L, Ford R, *et al.* 2009. Nest construction by a ground-nesting bird represents a potential trade-off between egg crypticity and thermoregulation [J]. *Oecologia*, 159(4): 893-901.
- Montevicchi WA. 1976. Field experiments on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation [J]. *Behaviour*, 58(1-2): 1-2.
- Mikšík I, Holáň V, Deyl Z. 1996. Avian eggshell pigments and their variability [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 113(3): 607-612.
- Poulton EB. 1890. The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects [M]. Appleton: New York.
- Reid J, Cresswell W, Holt S, *et al.* 2002. Nest scrape design and clutch heat loss in Pectoral Sandpipers (*Calidris melanotos*) [J]. *Functional Ecology*, 16(3): 305-312.
- Ricklefs RE, Hainsworth FR. 1969. Temperature regulation in nestling Cactus Wrens: the nest environment [J]. *Condor*, 71(1): 32-37.
- Wallace AR. 1889. Darwinism [M]. New York: Humboldt.
- Westmoreland D, Best LB. 1986. Incubation continuity and the advantage of cryptic egg coloration to Mourning Doves [J]. *Wilson Bull*, 98 (2): 297-300.
- Westmoreland D, Kiltie RA. 2007. Egg coloration and selection for cryptic coloration in open-nesting blackbirds [J]. *Journal of Avian Biology*, 38(6): 682-689.
- Westmoreland D, Schmitz M, Burns KE. 2007. Egg color as an adaptation for thermoregulation [J]. *Journal of Field Ornithology*, 78(2): 176-183.