

产卵次序对山麻雀卵色、卵大小和重量的影响

牛楠^① 杨灿朝^① 霍娟^① 李继祥^② 梁伟^{①*}

① 热带动植物生态学省部共建教育部重点实验室, 海南师范大学生命科学学院 海口 571158;

② 贵州宽阔水国家级自然保护区管理局 绥阳 563300

摘要: 产卵次序可对鸟类卵黄中的营养成分、卵壳色素以及卵壳厚度等产生影响。一些鸟类可通过产卵次序对不同卵的资源进行分配, 从而实现繁殖成效的最大化。本研究对不同产卵次序下山麻雀 (*Passer cinnamomeus*) 的卵色、卵大小和卵重量进行分析, 结果表明, 山麻雀的卵重和卵大小随着产卵次序并无显著变化, 卵色与卵的大小和重量均无显著相关性, 但卵背景的颜色随产卵次序有明显下降趋势, 而卵斑点密度则呈相反的变化。卵背景的颜色随产卵次序下降可能是山麻雀有限的色素在卵中不均匀分配的结果, 而卵斑点密度的增加则可能是对后期卵壳厚度变薄的一种补偿。

关键词: 色度; 卵斑密度; 卵色素分配; 山麻雀

中图分类号: Q955 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2016) 05-907-07

Effect of Egg Laying Order on Egg Coloration, Egg Size and Egg Mass in Russet Sparrow (*Passer cinnamomeus*)

NIU Nan^① YANG Can-Chao^① HUO Juan^① LI Ji-Xiang^② LIANG Wei^{①*}

① Ministry of Education Key Laboratory for Tropical Plant and Animal Ecology, College of Life Sciences, Hainan Normal University,

Haikou 571158; ② Kuankuoshui National Nature Reserve, Suiyang 563300, China

Abstract: Egg laying order in birds has important impact on the nutritional ingredients in egg yolk, egg shell pigments and egg shell thickness. Some bird species may control their resource allocation in eggs to achieve the optimal reproductive output by different egg laying order. Here we investigated egg coloration, egg size and egg mass with egg laying order in Russet Sparrow (*Passer cinnamomeus*) and analyzed their relationships. We found that egg mass increased with egg size in this sparrow, and both of them were not changed with the egg laying order. Furthermore, neither egg size ($F_{4,77} = 0.356$, $P = 0.839$, ANOVA) nor egg mass ($F_{4,77} = 0.391$, $P = 0.815$, ANOVA) correlated with egg coloration (Fig. 1). However, the chroma of egg background color decreased whilst egg markings density (Fig. 2) increased with the egg laying order. The decrease in egg background chroma (Fig. 3) may reflect the allocation of limited pigments within a clutch while the change in egg markings density implied that Russet Sparrow might increase egg markings density

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31260514, 31272328, 31472013), 教育部新世纪优秀人才支持计划项目 (NCET-13-0761);

* 通讯作者, E-mail: liangw@hainan.net;

第一作者介绍 牛楠, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: 310078208@qq.com。

收稿日期: 2015-12-08, 修回日期: 2016-06-12 DOI: 10.13859/j.cjz.201605021

to compensate for the decrease in eggshell thickness with the egg laying order.

Key words: Egg chroma; Egg markings density; Egg pigment allocation; Russet Sparrow, *Passer cinnamomeus*

鸟类的产卵次序可对其卵黄中的营养成分、卵壳色素以及卵壳厚度产生影响(Ruxton et al. 2001, Moreno et al. 2003)。雌鸟可通过产卵次序将自身资源分配到不同的卵中,而每一枚卵获得的资源可能是不均等的(Hall et al. 2010)。Boonstra等(2010)对加拿大黑雁(*Branta canadensis maxima*)进行研究,发现该种雁卵中卵黄的含量随着产卵次序而降低,而且代谢速率也随之降低。Saino等(2002)对家燕(*Hirundo rustica*)卵的研究表明,其蛋黄中的黄体素浓度随着产卵次序而降低。抗氧化剂、雄激素等在不同产出次序的卵中也有分配不均的现象(Hall et al. 2010, Boncoraglio et al. 2011)。由于这种资源的不均等分配,致使不同次序卵的质量产生差别,而这种差别有可能直接决定后代的命运(Lipari et al. 2000, Groothuis et al. 2005)。有些雌鸟在产卵期间,腺体分泌的色素随着窝卵数的增多而减少,结果导致卵色出现由深到浅的变化(Lowther 1988),这种现象在麻雀属(*Passer* spp.)鸟类中较为常见,但主要发现于对家麻雀(*P. domesticus*)的研究中(Yom-Tov 1980, Ruxton et al. 2001)。对于这种因产卵次序而导致卵色差异的现象,有5个相关的假说对其进行解释,包括色素用尽假说(Nice 1937)、预防同种巢寄生假说(Yom-Tov 1980)、应对捕食者假说(Ruxton et al. 2001)、提高鸟巢隐蔽度假说(Hockey 1982)和降低繁殖代价假说(Ruxton et al. 2001)。Nice(1937)在研究歌带鸫(*Melospiza melodia*)的生活史时发现,随着窝卵数的增加,巢中出现白化卵的频率也在增加。因此,Nice(1937)认为,随着产卵数量的增加,由于腺体分泌的色素已经用完,所以最后一枚卵不能得到足够的色素,因此呈现白化现象。Ruxton等(2001)对一些鸟的卵色进行分析时发现,雌鸟分泌色素来增

加卵色是需要付出一定代价的,由于深色的卵不易被捕食者发现,因此,大多数雌鸟往往会产较深的卵来应对捕食者的捕食,进而降低其繁殖代价,但是雌鸟往往不可能随时分泌太多色素,产颜色较深的卵。当产到最后一枚卵时,亲鸟开始孵卵,因此最后一枚卵暴露在外的时间减少,颜色的深浅也就不是特别重要了。Hockey(1982)在研究非洲黑蜥鹑(*Haematopus moquin*)时发现,在同一种群中,雌鸟所产卵都大致相同,只是斑点的饱和度具有多样性。但在每一巢中,第1枚卵和第2枚卵斑点的颜色、形状都不相同。在这种情况下,同一巢里的第1枚卵和第2枚卵并没有因为外表的不同在被捕食率上产生差异。但整巢的复杂度和隐蔽性都有所提高。Yom-Tov(1980)则认为,一些种类的最后一枚卵出现白化现象,可作为产卵结束的信号“告知”同种巢寄生者。而Gosler(2005)的研究则发现,鸟卵斑点色素的沉积量会对卵壳的厚度产生影响,颜色越深的斑点区域其卵壳越厚,因此产卵次序导致色素的不均等分配会直接影响到卵壳的厚度。本研究对不同产卵次序下山麻雀(*Passer cinnamomeus*)的卵色、卵大小和卵重量进行了分析,卵黄和卵壳厚度等参数可能也随着产卵次序而变化,但其数据收集具有损伤性,本研究未采集这些数据。

1 研究方法

1.1 研究地点和研究物种

研究地位于贵州宽阔水国家级自然保护区(28°06'~28°19' N, 107°02'~107°14' E)。保护区位于贵州绥阳县北部,地处大娄山东南侧,总面积26 231 hm²,海拔650~1 762 m,植被为以亮叶水青冈(*Fagus lucida*)为主的原生性常绿落叶阔叶林(喻理飞等 2004)。研究时间

为 2008 年 4~8 月。

山麻雀属于麻雀科麻雀属的鸟类，国内除了新疆、内蒙古和东北外，其他省份均有分布。雄鸟背部呈栗红色，耳羽无斑点，雌鸟眼纹宽而且颜色较暗（傅桐生等 1998）。繁殖期在每年的 4~8 月，主要筑巢于居民的屋檐、墙壁和烟囱等形成的洞穴中，窝卵数大多 3~5 枚（Yang et al. 2012）。

1.2 野外工作

在研究地居民点周围的乔木、电线杆或木房子屋檐悬挂人工巢箱招引山麻雀，并每 5 d 检查一次巢箱。当发现山麻雀进驻巢箱进行繁殖后，每天对巢箱进行检查，以监测其何时产卵，用浅蓝色标记笔在每一枚卵的尖端进行标记，以确定其产卵次序。待其产满窝卵后，将全部卵取出，按产卵次序依次在 50% 中性灰度板上摆放好，用 Canon EOS 500 相机（Canon Inc.）进行拍照，标准化后的相片用于随后的卵斑密度和颜色分析（Yang et al. 2015）。用 EHA501 电子秤（广东香山衡器集团股份有限公司，量程 0~100 g，精确到 0.01 g）称量卵重，用 505-681 电子游标卡尺（日本 Mitutoyo，量程 0~150 mm，精度 0.02 mm）测量卵长和卵宽，测量完后将卵放回巢中让其继续孵化。

1.3 数据分析

将野外拍摄的山麻雀卵照片输入电脑，用粒度分析（granularity analysis）对卵斑的密度进行量化（Yang et al. 2015）。该方法根据卵斑的不同大小，将其分成 7 种不同尺度，测量各个尺度上的标准化能量（代表卵斑密度）。7 种尺度分别以 7 种过滤尺寸来代表，分别为 f1、f2、f4、f8、f16、f32 和 f64，卵斑的大小与过滤尺寸成反比，即过滤尺寸越大代表卵斑越小（Stoddard et al. 2010）。用 Photoshop CS5（Adobe Systems Inc.）分别测量卵的背景及斑点的色调、色度和亮度。每一枚卵各随机选取 3 个点，对背景和斑点进行测量，然后取均值为代表。卵大小（体积）采用公式（卵长 × 卵宽² × 0.51）计算（Hoyt 1979）。用方差分析（ANOVA）对

不同产卵次序的卵重、卵大小、卵斑密度和颜色数据进行比较。统计分析在 IBM SPSS 20.0 for Windows 上进行（IBM Inc. USA），所有检测为双尾，显著水平为 $P < 0.05$ ，数据形式为平均值 ± 标准差（Mean ± SD）。

2 结果

2.1 产卵次序与卵重和卵大小

共测量 20 巢山麻雀的卵。卵重随产卵次序的变化，在第 3 枚卵以后有下降的趋势，但总体没有显著差异（ $F_{4,77} = 0.391$ ， $P = 0.815$ ，ANOVA）。同样，卵大小随产卵次序有小幅波动，但也没有显著差异（ $F_{4,77} = 0.356$ ， $P = 0.839$ ，ANOVA）（图 1）。

2.2 产卵次序与卵斑点密度

通过粒度分析，山麻雀卵斑的大小在不同过滤尺寸上表现不一。代表大斑点的 f1 在第 3 枚卵以后有下降趋势，但总体没有达到显著性差异（ $F_{4,77} = 0.624$ ， $P = 0.674$ ，ANOVA）；代表小斑点的 f32 和 f64 变化平稳（图 2），仅 f4 和 f8 在不同产卵次序的卵中差异显著（f4: $F_{4,77} = 3.292$ ， $P = 0.015$ ；f8: $F_{4,77} = 4.889$ ， $P = 0.001$ ，ANOVA），其他均无显著差异（图 2）。

2.3 产卵次序与卵色

分析不同产卵次序卵的背景和斑点颜色，卵斑点的色调、色度和亮度在不同产卵次序的卵之间均无显著差异（色调 $F_{4,77} = 1.464$ ， $P = 0.221$ ；色度 $F_{4,77} = 0.297$ ， $P = 0.879$ ；亮度 $F_{4,77} = 0.450$ ， $P = 0.772$ ，ANOVA）；卵的背景色在色调和亮度上也均无显著差异（色调 $F_{4,77} = 0.927$ ， $P = 0.453$ ；亮度 $F_{4,77} = 0.750$ ， $P = 0.561$ ，ANOVA），但在色度上从第 2 枚卵开始呈下降趋势（图 3），且差异显著（ $F_{4,77} = 2.725$ ， $P = 0.035$ ，ANOVA）。

2.4 卵色与大小和重量

不同产卵次序的卵色与卵大小和重量的相关性分析表明，山麻雀的卵大小和重量与卵色的各参数（色调、色度、亮度和卵斑点密度）均无显著相关性，仅第 4 枚卵的卵斑点亮度与

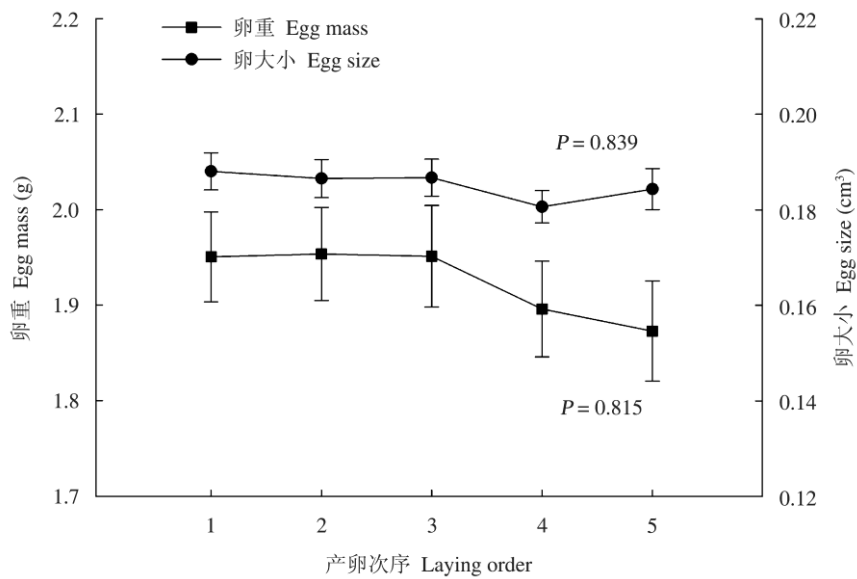


图 1 山麻雀卵重和卵大小随产卵次序的变化

Fig. 1 Changes of egg mass and egg size with egg laying order in Russet Sparrow

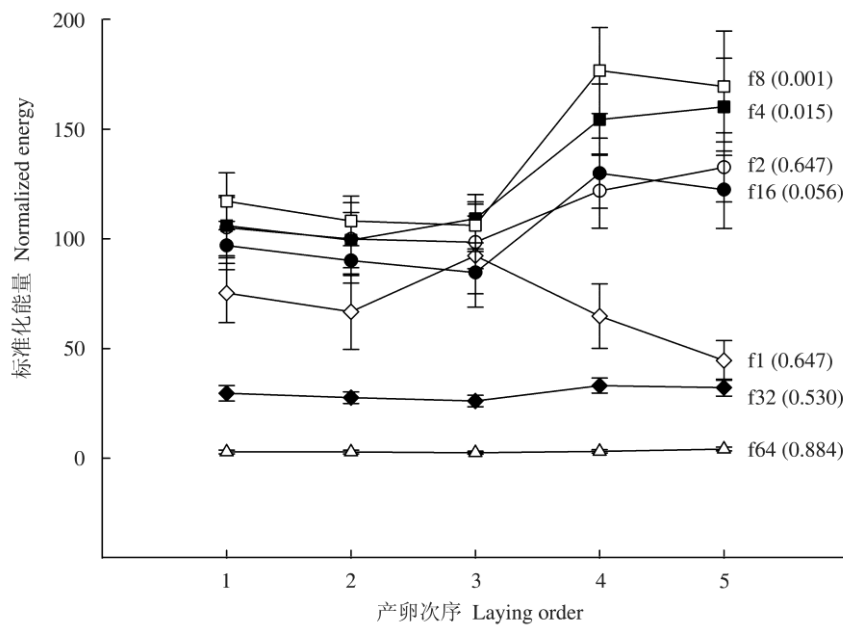


图 2 山麻雀的卵斑密度随产卵次序的变化

Fig. 2 Changes of egg marking sizes with egg laying order in Russet Sparrow

图中的 f1、f2、f4、f8、f16、f32 和 f64 分别代表卵斑的 7 种不同尺度，标准化能量则代表了卵斑的密度。括号中的数值为 *P* 值。

In graph f1, f2, f4, f8, f16, f32 and f64 represent 7 filter sizes whilst the density of egg markings was calculated by normalized energy. Numbers in brackets refer to the *P* value.

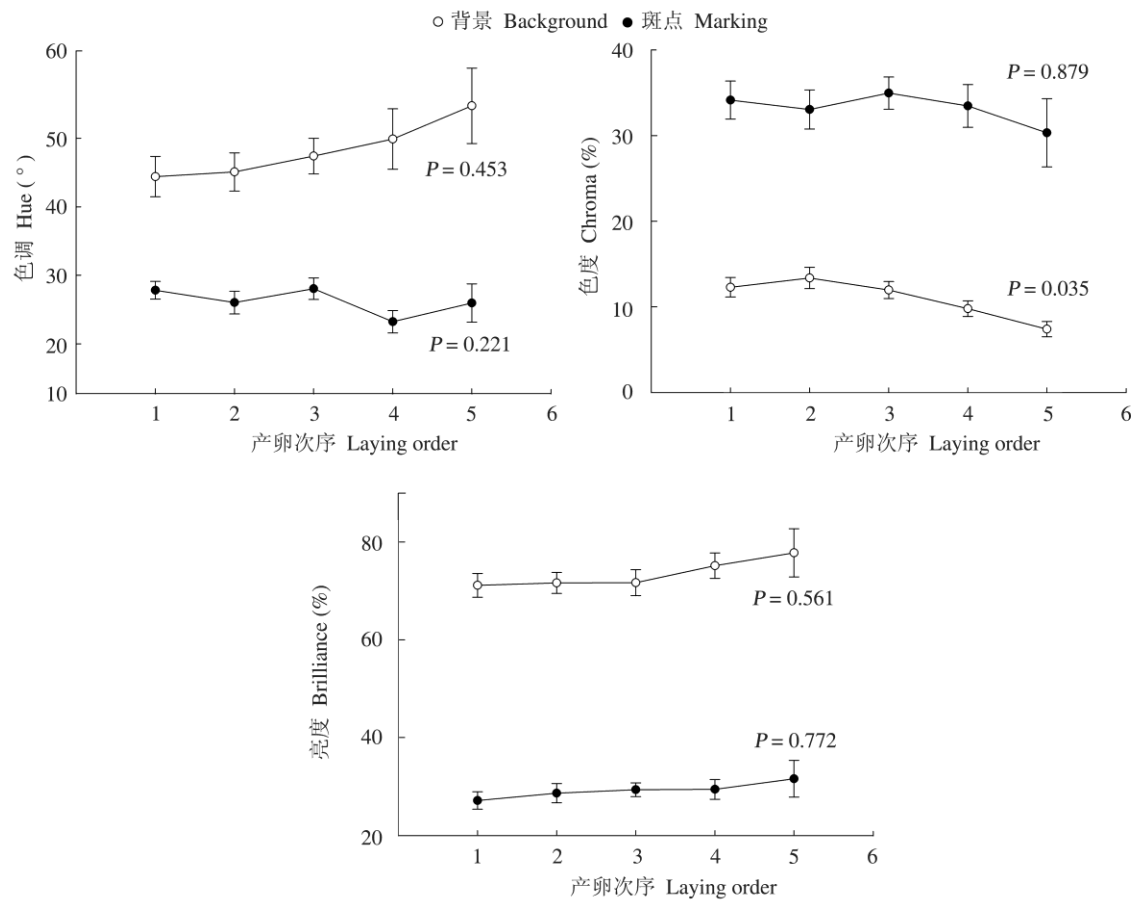


图 3 山麻雀卵的背景及斑点的色调、色度和亮度随产卵次序的变化

Fig. 3 Changes of egg color hue, chroma and brilliance with egg laying order in Russet Sparrow

卵重存在较弱的显著正相关($r = 0.498$, $df = 17$, $P = 0.042$, Pearson Correlation)。本研究中由于产第 5 枚卵的巢较少, 样本量很少, 所以第 5 枚卵的数据无法参与相关性分析。

3 讨论

对山麻雀不同产卵次序下卵重和卵大小的分析发现, 卵重随着卵体积的增大而增大, 而卵重和卵大小并不随着产卵次序而变化。Whittingham 等 (2007) 对美国威斯康星州的双色树燕 (*Tachycineta bicolor*) 产卵次序、卵大小和卵重进行测量后发现, 卵重和卵大小有明显的正相关性, 但产卵次序与卵重和卵大小并无显著相关。孙嘉辰等 (2014) 对高寒草甸常见雀形目鸟类的卵进行测量分析, 也发现卵重

和卵大小呈显著正相关。本研究中, 山麻雀的结果与上述研究类似。

鸟类的卵色与其产卵次序关系密切, 有些学者认为, 鸟类的卵色可能会对卵质量有影响, 不同卵色反映了不同的卵质量 (Newbrey et al. 2014), 但本研究结果表明, 山麻雀卵的卵色与卵大小和重量并无相关性。由于本研究通过卵大小和重量来间接衡量卵的质量 (或营养状况), 所以研究结果尚不能排除卵色对卵质量的影响。鸟类卵色进化的动力主要包括巢捕食 (Stevens 2013)、巢寄生 (Davies 2000) 和性选择压力 (Grim et al. 2007) 等。Lowther (1988) 在对家麻雀进行研究时发现, 鸟类腺体分泌的色素是有限的, 随着产卵次序的不同, 色素会逐渐减少, 当产到最后 1 枚卵时可能由于色素

耗尽或不足而导致最后 1 枚卵颜色变浅（白化现象）。我们对于山麻雀不同产卵次序下卵色和斑点密度的分析表明，卵背景色度随产卵次序有明显下降趋势，而卵斑点密度则呈相反变化趋势。色度，即色彩饱和度，是衡量色素浓度的重要指标（杨灿朝等 2013），所以本研究结果表明，卵背景色素随产卵次序而降低。卵斑点密度随产卵次序的变化情况则与 Gosler (2005) 的研究一致，即鸟卵斑点的沉积量对卵壳的厚度具有影响，产卵次序靠后卵的卵壳较薄，但可通过增加斑点的沉积量来补偿卵壳厚度。

参 考 文 献

- Boncoraglio G, Groothuis T G G, von Engelhardt N. 2011. Differential maternal testosterone allocation among siblings benefits both mother and offspring in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *The American Naturalist*, 178(1): 64–74.
- Boonstra T A, Clark M E, Reed W L. 2010. Position in the sequence of laying embryonic metabolic rate and consequences for hatching synchrony and offspring survival in Canada geese. *The Condor*, 112(2): 304–313.
- Davies N B. 2000. Cuckoo, cowbirds and other cheats. London: T & A. D. Poyser.
- Gosler A G, James P H, Reynolds S J. 2005. Why are birds' eggs speckled? *Ecology Letters*, 8(10): 1105–1113.
- Grim T, Krist M. 2007. Are blue eggs a sexually selected signal of female collared flycatchers? A cross-fostering experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(6): 863–876.
- Groothuis T G, Müller W, von Engelhardt N, et al. 2005. Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29(2): 329–352.
- Hall M E, Blount J D, Forbes S, et al. 2010. Does oxidative stress mediate the trade-off between growth and self-maintenance in structured families? *Functional Ecology*, 24(2): 365–373.
- Hockey P A R. 1982. Adaptiveness of nest site selection and egg coloration in the African black oystercatcher *Haematopus moquini*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11(2): 117–123.
- Hoyt D F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk*, 96(1): 73–77.
- Lipar J L, Ketterson E D. 2000. Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1456): 2005–2010.
- Lowther P E. 1988. Spotting pattern of the last laid egg of the house sparrow. *Journal of Field Ornithology*, 59(1): 51–54.
- Moreno J, Osorno J L. 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology Letters*, 6(9): 803–806.
- Newbrey J L, Paszkowski C A, McGraw K J, et al. 2014. Laying sequence variation in yolk carotenoids and egg characteristics in the red winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Journal of Avian Biology*, 46(1): 46–54.
- Nice M M. 1937. Studies in the life history of the song sparrow: Part I. *Transactions of the Linnaean Society of New York*. New York: Linnaean Society of New York, 1–247.
- Ruxton G D, Broom M, Colegrave N. 2001. Are unusually colored eggs a signal to potential conspecific brood parasites? *The American Naturalist*, 157(4): 451–458.
- Saino N, Bertacche V, Ferrari R P, et al. 2002. Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order maternal infection and paternal ornamentation. *The Royal Society*, 269(1501): 1729–1733.
- Stevens M. 2013. Evolutionary ecology: Knowing how to hide your eggs. *Current Biology*, 23(3): 106–108.
- Stoddard M C, Stevens M. 2010. Pattern mimicry of host eggs by the common cuckoo, as seen through a bird's eye. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1686): 1387–1394.
- Whittingham L A, Jantlifield P D. 2007. Egg mass influences nestling quality in tree swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. *The Condor*, 109(3): 585–594.
- Yang C, Hu Y, Ma M, et al. 2015. Absence of egg rejection in an Asian population of house sparrow (*Passer domesticus*), a conspecific brood parasite in Europe. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(5): 723–727.
- Yang C, Liang W, Cai Y, et al. 2012. Variation in russet sparrow (*Passer cinnamomeus*) breeding biology in relation to small-scale altitudinal differences in China. *Zoological Science*, 29(7): 419–422.

- Yom-Tov Y. 1980. Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews*, 55(1): 93-108.
- 傅桐生, 宋榆钧, 高玮, 等. 1998. 中国动物志: 鸟纲. 北京: 科学出版社, 13-27.
- 孙嘉辰, 曹伊凡, 赵亮. 2014. 高寒草甸常见雀形目鸟类的卵壳特征. *动物学杂志*, 49(6): 841-851.
- 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.
- 喻理飞, 谢双喜, 吴太伦. 2004. 宽阔水自然保护区综合科学考察集. 贵阳: 贵州科技出版社, 1-18.