

海南昌江家燕 (*Hirundo rustica*) 种群的卵色及其窝内窝间变异

牛楠¹ 霍娟¹ 栗通萍^{1,2} 杨灿朝¹ 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北京林业大学自然保护区学院, 北京 100083)

摘要 量化鸟类的卵色及其窝内、窝间变异, 对于理解鸟类卵色的进化及其适应性具有重要意义。具有较小的卵色窝内变异和较大的窝间变异, 有利于寄主反寄生行为对策的进化。最近的研究表明, 除了同种寄生, 家燕 (*Hirundo rustica*) 同时也是杜鹃 (*Cuculus* spp.) 的重要寄主之一。本研究利用光纤光谱仪, 对海南昌江家燕种群的卵色进行量化分析。结果表明: 家燕卵背景色的反射光谱明显高于斑点色, 斑点色在长波光部分有较高的波峰和波谷, 表明在黄色和红色光上具有较高的色彩饱和度; 虽然肉眼看到的家燕卵的背景和斑点颜色截然不同, 但基于鸟类视觉模型的统计分析表明, 两者的色调的可见光部分 (RGB) 并无显著差异, 而在人眼无法探测的紫外光 (UV) 部分及色度和亮度上均存在极显著差异; 家燕卵色的窝内、窝间变异分析结果表明, 家燕卵的背景色和斑点的窝内变异不显著; 而在窝间变异上, UV、色度和亮度均无显著差异, 但色调 RGB 具有显著差异, 斑点的窝间变异大于背景色。本研究是家燕卵色定量化分析的首次报道。

关键词 光纤光谱仪; 背景色; 斑点; 罗宾逊投射

Egg color and its intra- and inter-clutch variation of a barn swallow (*Hirundo rustica*) population in Changjiang, Hainan, China. NIU Nan¹, HUO Juan¹, SU Tong-ping^{1,2}, YANG Can-chao¹, LIANG Wei^{1*} (¹Ministry of Education Key Laboratory for Tropical Plant and Animal Ecology, College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158, China; ²College of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China).

Abstract: Quantization of egg color and intra- and inter-clutch variation plays an important role in understanding the evolution and adaptability of bird egg coloration. Host species utilized by cuckoos have less variation in egg appearance within a clutch and more variation between individuals while species with no history of cuckoo parasitism present opposite properties. In this study, fiber spectrophotometer was used to quantitatively analyze the egg color of a barn swallow (*Hirundo rustica*) population in Changjiang, Hainan, China. Egg reflectance of ground color in barn swallows was higher than that of the pattern color. The egg pattern reflectance had higher wave crest and lower wave vale, which indicated that egg pattern had bigger color saturation than ground color. Although ground and pattern colors look obviously different by human eyes, avian visual modeling showed that their difference in hue (red, green and blue-sensitive cones, RGB) was not statistically significant. However, the chroma, brilliance and ultraviolet (UV) of barn swallow eggs were highly different between ground color and pattern. The intra-clutch variation between ground color and pattern was not statistically different. As to the inter-clutch variation, the hue RGB of pattern was higher than that of the ground color while the UV, chroma and brilliance were not statistically different. To our knowledge, this is the first quantitative study of barn swallow egg coloration.

Key words: fiber spectrophotometer; ground color; pattern; Robinson Project.

国家自然科学基金项目 (31260514, 31272328 和 31472013) 和教育部新世纪优秀人才支持计划 (NCET-13-0761) 资助。

收稿日期: 2015-11-30 接受日期: 2016-04-06

* 通讯作者 E-mail: liangw@hainan.net

家燕(*Hirundo rustica*)的分布遍及全世界,繁殖于北半球,冬季南迁经非洲、亚洲、东南亚、菲律宾及印度尼西亚至新几内亚、澳大利亚(MacKinnon *et al.*, 1999)。有研究者对家燕的羽色进行光谱分析,探讨其羽色与性选择的关系(Perrier *et al.*, 2002; Safran *et al.*, 2004),也有人有家燕卵中的荷尔蒙和类胡萝卜素进行分析,研究其与亲鸟质量的关系(Saf-ran *et al.*, 2008)。但未见对其卵色进行光谱分析的研究报道。集群营巢的家燕具有种内巢寄生现象(Møller, 1987),巢寄生可增加鸟类卵色的多样性(Kilner, 2006),增大卵色的窝间变异和减小窝内变异是对巢寄生的适应(Swynnerton, 1916; Davies *et al.*, 1989; Jackson, 1998)。以往对鸟类卵色的研究,都是以人类自定的标准来对颜色进行分类(Bennett *et al.*, 1994),但鸟类的视锥细胞含有油滴,且具有探测紫外线的光感受器(Goldsmith *et al.*, 1984; Vorobyev *et al.*, 1998),利用光纤光谱仪可对卵色进行量化,包括人眼无法探测的紫外光区域,从而提供更加客观和科学的数据(杨灿朝等, 2009, 2011)。本文通过光纤光谱仪量化家燕卵的背景和斑点色,并分析其窝内、窝间变异,以探讨家燕卵色的功能及其进化适应性。

1 材料与方法

1.1 鸟卵收集和光谱测量

本工作开展于2011年3—6月的繁殖季,研究对象为海南昌江地区(19°18'N, 109°02'E)的家燕繁殖种群。家燕在该地区为夏候鸟,每年2月末至3月初开始繁殖于各个村落的居民区。有关该地区的自然概况见Yu等(2016)。

家燕进入繁殖期后,每天检查产卵情况。利用收集的家燕弃巢的卵,在家燕产完满窝卵后进行替换,带回室内测量。用Avaspec-2048 USB2型光纤光谱仪(Avantes, Inc.),配套一个Avalight-Hal-S卤钨灯光源,反射探头(FCR-7UV200-2-ME)和一个探头固定器(RPH-1)。可测量的波长范围200~1000 nm,测量间隔为0.594 nm。探头固定器将反射探头固定以相对鸟卵表面90°和距离鸟卵5 mm的位置进行反射光谱的测量,曝光时间(integration time)设置为100 ms。用聚四氟乙烯材料制成的白色漫射板(WS-2)来对测量进行标准化,它能反射所有波长范围98%的光线。在测量反射光谱时,每1枚鸟卵根据其长径从尖端到钝端被划分为3个区域,每个

区域随机取背景颜色和斑点颜色各测量点1个,即背景和斑点各3个测量点,并以其反射光谱平均值代表背景和斑点颜色的反射光谱值(杨灿朝等, 2009)。用Ava-Soft 7.0分析卵色反射光谱数据,所提取的光谱范围为300~700 nm,其中包括紫外光部分(300~400 nm)、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)。

1.2 数据处理

卵色比较分析基于鸟类视觉的四面体颜色空间(Endler *et al.*, 2005a),并通过Matlab 7.0(Math-Works, Inc.)计算卵的色调、色度和亮度。在模拟鸟类视觉的颜色空间里,每个投射在四面体中的点是以球形坐标(θ, φ, γ)来定位的,其中角 θ 和 φ 分别代表了色调的可见光(RGB)和紫外光(UV)成分,而 γ 是代表色度的矢量(Stoddard *et al.*, 2008)。为了在不依赖色度的情况下独立比较卵的色调,卵色被投射在基于罗宾逊投射(Robinson Project)的非彩色原点球形体,球形体中的U、S、M和L各代表紫外光、短波光、中波光和长波光,对于每个投射点, $\theta [-\pi; \pi]$ 与球形体的经度相对应,而 $\varphi [-\pi/2; \pi/2]$ 与纬度相对应(Endler *et al.*, 2005b)。用变异系数(CV)进行窝内变异的比较,窝间变异则通过不同巢之间卵色的平均反射光谱差异来进行计算和比较。

统计分析在SPSS 13.0(SPSS Inc, Chicago, Illinois)上进行,用单样本K-S检验(one-sample Kolmogorov-Smirnov test)来分析数据的正态性。当数据的正态性条件满足时,用t-检验或方差分析(one-way ANOVA)来对均值间进行比较,当方差不齐时采用Welch检验;若不服从于正态分布,则采用非参数检验,即Mann-Whitney U test(给出值为Z)和Kruskal-Wallis test(给出值 χ^2 , df)。显著性标准: $P < 0.05$ 为差异显著; $P < 0.01$ 为差异极显著; $P > 0.05$ 则差异不显著。除非特别说明,给出均值为Mean \pm SD,所有检验均为双尾(2-tailed)。

2 结果与分析

共测量了12巢39枚家燕卵,平均反射光谱表明家燕卵的背景色反射光谱明显高于斑点色(图1),波形也较为相似;较大的差别在长波光部分,其中斑点色在黄色和红色光部分有较高的波峰和较低的波谷,曲线较为曲折。在色调上,背景和斑点色有相当部分重叠,且都是集中分布在罗宾逊投射的长

表 1 家燕卵的背景和斑点色的颜色参数比较
Table 1 Egg parameters of ground color and spot pattern in barn swallow

	色调		色度	亮度	n
	RGB	UV			
背景色	0.094±0.072	0.965±0.166	0.028±0.013	1.057±0.190	39
斑点色	0.090±0.075	0.709±0.166	0.039±0.016	0.781±0.207	39
Z 值	-0.365	-5.666	-3.438	-5.127	
P	0.715	0.001 * *	0.001 * *	0.001 * *	

* 差异显著, ** 差异极显著。

波部分, 基于鸟类视觉模型的分析(杨灿朝等, 2013)表明两者在色调的 RGB 并无显著差异($Z = -0.365, P = 0.715$)。但在人眼无法探测的色调 UV 部分、色度和亮度上, 均存在极显著差异(表 1, 图 2-图 4), 其中, 背景色 UV 大于斑点色($Z = -5.666, P < 0.001$), 色度斑点色大于背景色($Z = -3.438, P < 0.001$), 而亮度背景色大于斑点色($Z = -5.127, P < 0.001$)。家燕卵色的窝内窝间变异分析结果表明, 背景和斑点色的窝内变异无显著差异(表 2); 在窝间变异上, UV、色度和亮度均无显著差异, 但在色 VRGB 上具有显著差异, 斑点色的窝间变异大于背

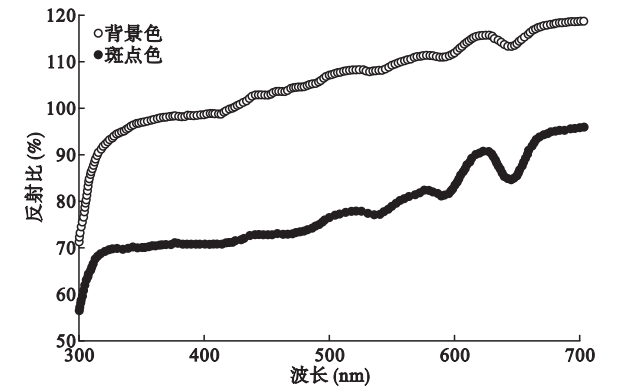


图 1 家燕卵色的反射光谱
Fig.1 Egg reflectance of barn swallow

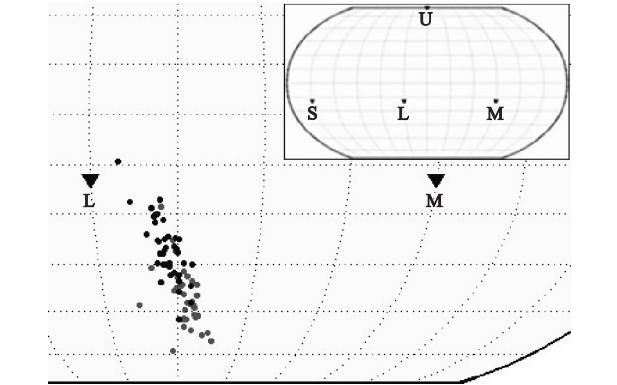


图 2 家燕卵色非彩色色调的罗宾逊投射
Fig.2 Egg color hue of barn swallow on Robinson Project
* 灰色点代表背景色; 黑色点代表斑点色。

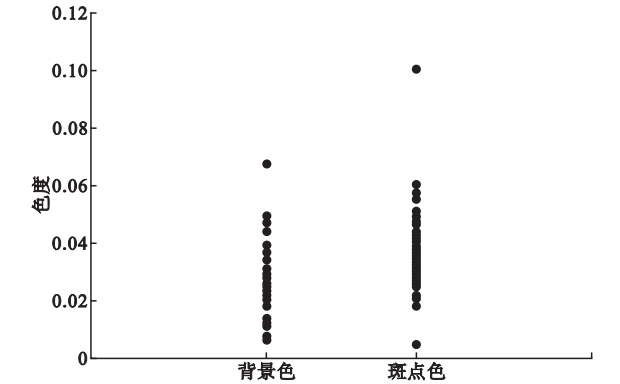


图 3 家燕卵背景和斑点色的色度
Fig.3 Chroma of egg ground color and spot pattern in barn swallow

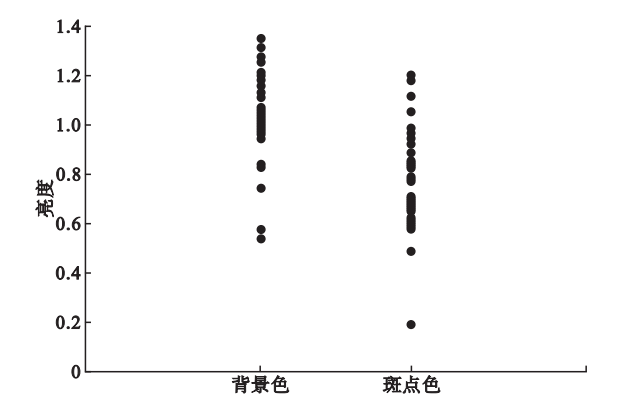


图 4 家燕卵背景和斑点色的亮度
Fig.4 Brilliance of egg ground color and spot pattern in barn swallow

景色($t = -0.404, P = 0.01$)。

3 讨论

对家燕卵色的定量分析结果显示, 家燕卵的斑点色在长波光部分有较高的波峰和波谷, 表明在黄色和红色光上具有较高的色彩饱和度。色调就是我们通常所说的颜色, 虽然从肉眼上看家燕卵的背景和斑点颜色截然不同, 前者为乳白色而后者为浅褐色, 但统计分析表明, 两者的色调 RGB 并无显著差异。鸟类卵壳的褐色调是由于含原卟啉(Kennedy

表 2 家燕卵色的窝内与窝间变异
Table 2 Intra- and inter-clutch variation of egg color in barn swallow

	色调		色度	亮度	<i>n</i>
	RGB	UV			
窝内变异					
背景色	69.01±31.51	13.57±8.14	30.82±17.76	15.23±8.99	12
斑点色	60.60±44.42	16.49±10.12	25.51±24.26	18.03±14.96	12
<i>t</i> 值/ <i>Z</i> 值	-2.618	-1.347	-1.217	-1.361	
<i>P</i>	0.686	0.525	0.299	0.773	
窝间变异					
背景色	0.046±0.033	0.131±0.119	0.011±0.007	0.149±0.096	66
斑点色	0.067±0.054	0.145±0.094	0.012±0.008	0.182±0.120	66
<i>t</i> 值/ <i>Z</i> 值	-0.404	-0.635	-1.039	-0.289	
<i>P</i>	0.01 *	0.178	0.223	0.174	

* 差异显著, ** 差异极显著。

et al., 1976), 从反射光谱、罗宾逊投射和颜色统计分析结果看, 卵背景和斑点的颜色存在一定的相关性, 似乎斑点的颜色是背景色集中沉积的结果, 两者色调相似, 但斑点的色彩饱和度较高。营洞巢的鸟类一般产白色无斑点的卵 (Wallace, 1889), 但家燕的卵具有浅褐色斑点, 对于斑点的功能, 有人认为有利于增加隐蔽性, 是对捕食的适应 (Wallace, 1889); 有人认为是 对卵壳厚度不足的补充 (Golser *et al.*, 2005); 也有研究表明是起到卵色识别的信号作用 (Davies, 2000; Moskát *et al.*, 2002)。鸟类卵色窝内与窝间变异的假说认为, 寄主卵色的窝内变异越小, 窝间变异越大, 越有利于寄主探测外来的寄生卵 (包括同种和种间巢寄生), 所以对卵色识别能力越强的个体, 应该具有较小的窝内变异和较大的窝间变异 (Swynnerton, 1916; Davies *et al.*, 1989; Jackson, 1998; Yang *et al.*, 2015a)。集群营巢的家燕, 其种内寄生比例高达 16.5% (Møller, 1987); 而最近的研究还表明, 家燕同时也是大杜鹃 (*Cuculus canorus*) 的寄主之一 (Liang *et al.*, 2013), 因此, 家燕卵色的窝内与窝间变异对家燕卵识别能力的进化具有重要作用。家燕具有卵色识别能力 (Liang *et al.*, 2013; Yang *et al.*, 2015b), 但窝内变异较小而窝间变异较大的个体是否有较强的卵识别能力, 这尚需进一步的实验研究。

致谢 本研究得到海南昌江保梅岭自然保护区及其居民的大力支持和帮助; 刘蕾、蔡珊珊、林沙平、吴慧、李珊珊、黄秋丽参与野外工作并协助光谱测量。谨一并感谢!

参考文献

杨灿朝, 蔡 燕, 梁 伟. 2011. 黄喉鹀的羽色与雄鸟质量相关性分析. 四川动物, **30**(1): 1–5.

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. 生态学杂志, **28**(2): 346–349.

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.

Bennett ATD, Cuthill IC, Norris KJ. 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. *The American Naturalist*, **144**: 848–860.

Davies NB, Brooker M. 1989. An experimental study of co-evolution between cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology*, **58**: 207–224.

Davies NB. 2000. Cuckoo, Cowbirds and Other Cheats. London: T. & A. D. Poyser.

Endler JA, Paul WM. 2005a. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society*, **86**: 405–431.

Endler JA, Wescott DA, Madden JR, *et al.* 2005b. Animal visual systems and the evolution of color patterns: Sensory processing illuminates signal evolution. *Evolution*, **59**: 1795–1818.

Goldsmith TH, Collins JS, Licht S. 1984. The cone oil droplets of avian retinas. *Vision Research*, **24**: 1661–1671.

Golser AG, Higham JP, Reynolds SJ. 2005. Why are birds' eggs speckled. *Ecology Letters*, **8**: 1105–1113.

Jackson WM. 1998. Egg discrimination and egg-color variability in the northern masked weaver: The importance of conspecific versus interspecific parasitism// Rothstein SI, Robinson SK, eds. *Parasitic Birds and Their Hosts*. Oxford: Oxford University Press: 407–416.

Kennedy GY, Vevers HG. 1976. A survey of eggshell pigments. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, **55**: 117–123.

Kilner RM. 2006. The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews*, **81**: 383–406.

Liang W, Yang C, Wang L, *et al.* 2013. Avoiding parasitism by breeding indoors: Cuckoo parasitism of hirundines and rejection of eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67**: 913–918.

MacKinnon J, Phillipps K. 1999. A Field Guide to the Birds of

- China. Oxford: Oxford University Press.
- Møller AP. 1987. Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in swallows, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, **35**: 247–254.
- Moskát C, Szentpéteri J, Barta Z. 2002. Adaptations by great reed warblers to brood parasitism: A comparison of populations in sympatry and allopatry with the common cuckoo. *Behaviour*, **139**: 1313–1329.
- Perrier C, Lope FD, Møller AP, *et al.* 2002. Structural coloration and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology*, **13**: 728–736.
- Safran RJ, McGraw KJ. 2004. Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behavioral Ecology*, **15**: 455–461.
- Safran RJ, Pilz KM, McGraw KJ, *et al.* 2008. Are yolk androgens and carotenoids in barn swallow eggs related to parental quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**: 427–438.
- Stoddard MC, Prum RO. 2008. Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: A phylogenetic analysis of new world buntings. *American Naturalist*, **171**: 755–776.
- Swynnerton CFM. 1916. On the coloration of the mouths and eggs of birds. II. On the coloration of eggs. *Ibis*, **58**: 529–606.
- Vorobyev M, Osorio D, Bennett ATD, *et al.* 1998. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A*, **183**: 621–633.
- Wallace AR. 1998. Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection with Some of its Applications. London: Cambridge University Press.
- Yang C, Liu Y, Liang W. 2015a. Egg trait variation in a large hawk-cuckoo (*Hierococcyx sparveroides*) host population of Chinese babax (*Babax lanceolatus*). *Integrative Zoology*, **10**: 295–301.
- Yang C, Wang L, Liang W, *et al.* 2015b. Nest sanitation behavior as a pre-adaptation of egg rejection to counter parasitism in hirundines. *Animal Cognition*, **18**: 355–360.
- Yu J, Wang L, Xing X, *et al.* 2016. Barn swallows (*Hirundo rustica*) differentiate between common cuckoo and sparrowhawk in China: Alarm calls convey information on threat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **70**: 171–178.
-
- 作者简介** 牛楠,女,1989年生,硕士研究生,研究方向为鸟类生态学。E-mail: 310078208@qq.com
- 责任编辑** 魏中青
-