

# 第二十一屆旺宏科學獎

## 成果報告書

參賽編號：SA21-520

作品名稱：由竊蛋龍類蛋窩的熱傳導實驗與數值模擬反映其生殖生物學的演化

姓名：蘇雋佑

關鍵字：竊蛋龍類、黃氏河源龍、接觸性熱調節孵蛋、不同步孵化、熱傳導數值模擬

## 摘要

自從多件趴伏於蛋窩上的竊蛋龍類標本相繼被發表後，古生物學家認為現生鳥類獨特的孵蛋行為與生殖生物學乃承襲自其祖先—恐龍。然而，許多細節皆顯示牠們與現生鳥類的接觸性熱調節孵蛋行為(thermoregulatory contact incubation)極為不同，例如竊蛋龍的蛋窩中央空區結構很可能使熱無法有效地進入蛋中。鑒於該推論尚欠缺實驗數據的支持，本研究製作黃氏河源龍(*Heyuannia huangi*)的身軀加熱器與雙層蛋圈模型，以此模擬竊蛋龍孵蛋時蛋窩的溫度變化。結果顯示，成體僅能接觸部分外圈蛋，導致不同蛋之間的溫度差異可高達 6.5°C，該現象說明其加熱蛋窩的效率遠不及鳥類。此外，同一蛋窩中不同位置的內外圈蛋，接近成體核心的部分：外圈蛋溫度較其正下方的內圈蛋高；但在遠離成體核心的部分：兩者溫度則無明顯差異。此趨勢經由數值模擬確認，推測可能為成體姿勢造成。若竊蛋龍類在完成蛋窩前便開始孵蛋，此溫度差異可能使靠近成體核心的蛋圈中，外圈蛋比內圈蛋早孵出，但在遠離成體核心的蛋圈，孵化順序則相反。此結果說明先前在不同化石蛋窩中觀察到內圈胚胎發育或快於、或慢於外圈胚胎的不同步孵化現象可能和蛋與成體間的距離差異有關係，並可能在環境溫度較低、成體覆蓋蛋窩較少的情況下更加明顯。本研究首次藉由實體模型與數值模倣量化竊蛋龍類的孵蛋行為，並推論竊蛋龍類效率較低的接觸孵蛋行為可能會使蛋窩產生溫度差並影響胚胎不同步孵化。

## 目錄

壹、文獻探討與研究動機.....	1
貳、研究目的與架構.....	2
參、研究方法.....	3
肆、研究結果.....	10
伍、討論.....	16
陸、結論.....	21
柒、參考資料.....	22
附錄.....	26
壹、描述蛋窩 NMNS004529 F003855 與物種辨別.....	26
貳、竊蛋龍加熱器尺寸量測方法.....	28
參、製作假竊蛋龍蛋的方法.....	28
肆、還原蛋的傾角.....	29
伍、計算熱對流係數的公式與參數.....	30
陸、模擬初始值的設定.....	32
柒、理想蛋窩中蛋與恐龍的接觸面積.....	33
捌、實驗二蛋窩內外重疊組溫度差.....	33
玖、實驗二重現模擬、自然對流模擬與實驗數據的對比.....	35
壹拾、附錄參考資料.....	36

## 壹、 文獻探討與研究動機

恐龍的生殖行為一直以來都是個謎。其現生的近親鱷類(Crocodylian)將蛋完全掩埋於土壤中，且利用如陽光、腐植質發酵等環境熱源孵蛋。由部分恐龍演化而來的鳥類(今鳥亞綱(Neornithes))的蛋則完全不掩埋於土壤中(除了塚雉科(Megapodiidae))。親鳥會透過腹部一塊脫去羽毛的皮膚，稱為孵卵斑(hatching patch)的構造以接觸孵蛋(Grellet-Tinner et al., 2006)。古生物學家仍無法確定鳥類的這種接觸性熱調節孵蛋(thermoregulatory contact incubation)行為是否起源於非鳥類恐龍中。

竊蛋龍類(Oviraptorosauria)，一種生存於白堊紀亞洲與北美洲的手盜龍類恐龍(maniraptoran)，不僅在形態上出現與鳥類相似的特徵，如尾綜骨(pygostyle) (Persons et al., 2013)、對稱的正羽(pennaceous feathers) (Foth et al., 2014; Ksepka, 2020)、以及無牙齒的喙(除了較基幹的竊蛋龍類外)。生殖上蛋的顏色、胚胎的姿勢、以及氣室的出現都使其成為研究鳥類生殖行為起源的良好對象(Grellet-Tinner et al., 2006; Wiemann et al., 2017, 2018; Xing et al., 2021)。然而，竊蛋龍類的蛋窩不同於任何現生動物。其不僅中央沒有蛋，其蛋靠近尖端的部分有一半以上掩埋於土壤中，其餘鈍端的部分暴露於空氣之中。蛋兩兩排列為一對，而大約五至六對圍繞成一圈。圈與圈之間則相疊，形成較下層、先產下的內圈蛋，與較上層、後產下的外圈蛋(Wiemann et al., 2017; Tanaka et al., 2018b; Yang et al., 2019b; Weiß, 2020)。這種高度排列且半掩埋的蛋窩使古生物學家無法確定竊蛋龍可能採取較接近鱷類還是鳥類生殖策略。不過，先前分別在古環境較寒冷的蒙古以及較熱的中國南部發現數具竊蛋龍類的成體臥臥在蛋窩上的標本。牠們不但展現出與鳥類孵蛋時相似的姿勢，成體的骨骼還直接接觸蛋。這些標本使部分古生物學家認為竊蛋龍類可能有孵蛋(brooding)，甚至如鳥類行接觸性熱調節孵蛋的行為(Osborn et al., 1924; Dong et al., 1996; Clark et al., 1999; Fanti et al., 2012; Norell et al., 2018; Bi et al., 2020)。

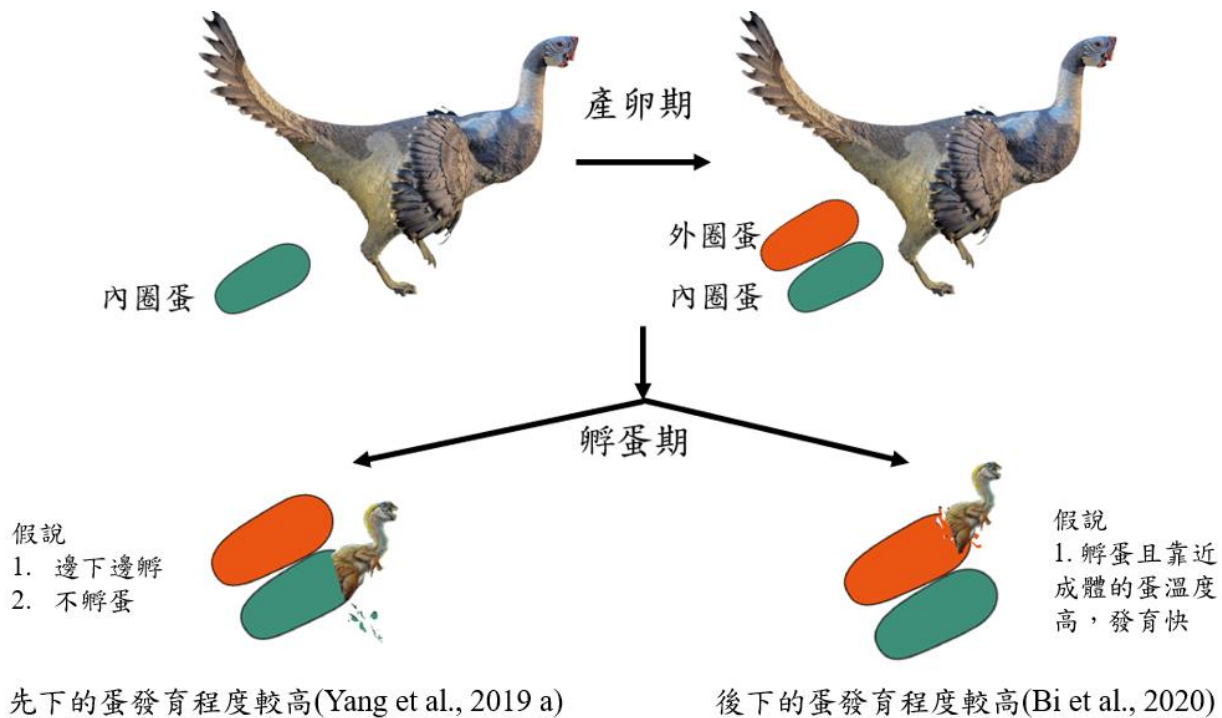
鳥類的接觸性熱調節孵蛋被認為須滿足三個條件(Deeming, 2002; Yang et al., 2019a)。首先親鳥透過腹部脫去羽毛的皮膚接觸所有蛋，並提供大部分胚胎發育的熱。部分研究認為竊蛋龍成體可能因蛋窩較外圈的蛋阻礙而無法與內圈蛋接觸，或是因腹部貼在中央空區之上，因而減少與蛋的接觸面積(Yang et al., 2019b)。在有些情況，成體無法完整的覆蓋所有的蛋，如在蒙古發現的巴氏奈美蓋特母龍(*Nemegtomaia barsboldi*) (Fanti et al., 2012)。

其次，蛋要由成體體溫維持在適合胚胎發育溫度，使其不會過高會過低而導致胚胎發育異常。先前研究透過同位素分析推測在中國南雄組(Nanxiong Group)的竊蛋龍蛋孵育溫度在30-40°C。雖然目前無法得知適合竊蛋龍的胚胎發育溫度，不過基於竊蛋龍胚胎與鳥類胚胎有相似的發育特性，且前述孵育溫度範圍與鳥類胚胎的重疊，先前研究認為竊蛋龍可能達成此條件(Amiot et al., 2017; Bi et al., 2020)。

第三，在同時開始孵蛋的前提下，蛋的發育溫度會相近，因此發育程度會一致(Yang et al., 2019a)。現生包含鳥、鱷魚、烏龜等物種的蜥蜴亞目(Sauria)，在孵育溫度不超過其致死溫度時，胚胎發育速率與孵育溫度有正相關(Hutton, 1987; Hepp et al., 2006; Parker & Andrews, 2007; Zhao et al., 2015)。鳥蛋因為每顆蛋孵育溫度相近，因此會有相近的發育速率。化石證據上有兩種竊蛋龍蛋不同步孵化的順序。Yang et al. (2019a) 發現先下的內圈胚胎的發育程度高於後下的外圈胚胎，並依此提出兩種假說：竊蛋龍可能進行接觸性熱調節孵蛋，且在蛋窩完成前就開始孵蛋，導致先孵育的內圈蛋先發育；或是竊蛋龍不進行接觸性熱調節孵蛋，因此蛋發

育程度與產下的順序有關。然而 Bi et al. (2020) 發表一窩有成體臥臥在胚胎蛋上的化石，且其中外圈胚胎的發育程度高於內圈胚胎的。該篇作者推測竊蛋龍可能會在蛋窩完成後孵蛋，且因外圈蛋較接近成體，因此接收到較多熱而發育較快(圖一)。

鑒於對竊蛋龍行接觸性熱調節孵蛋條件的首個推論欠缺實驗數據的支持，第二個推論可能因同位素逸失而造成實驗結果誤差，第三個推論則建立在分析胚胎的骨頭發育程度(ossification)，缺少內外圈間溫度的比對。因此本研究希望建立實體竊蛋龍孵蛋模型與利用有限元素的數值模擬(finite element numerical simulation)，模擬其蛋窩的熱傳導以探討竊蛋龍進行接觸性熱調節孵蛋的可能性以及了解溫度數據較支持何種不同步孵化的順序。



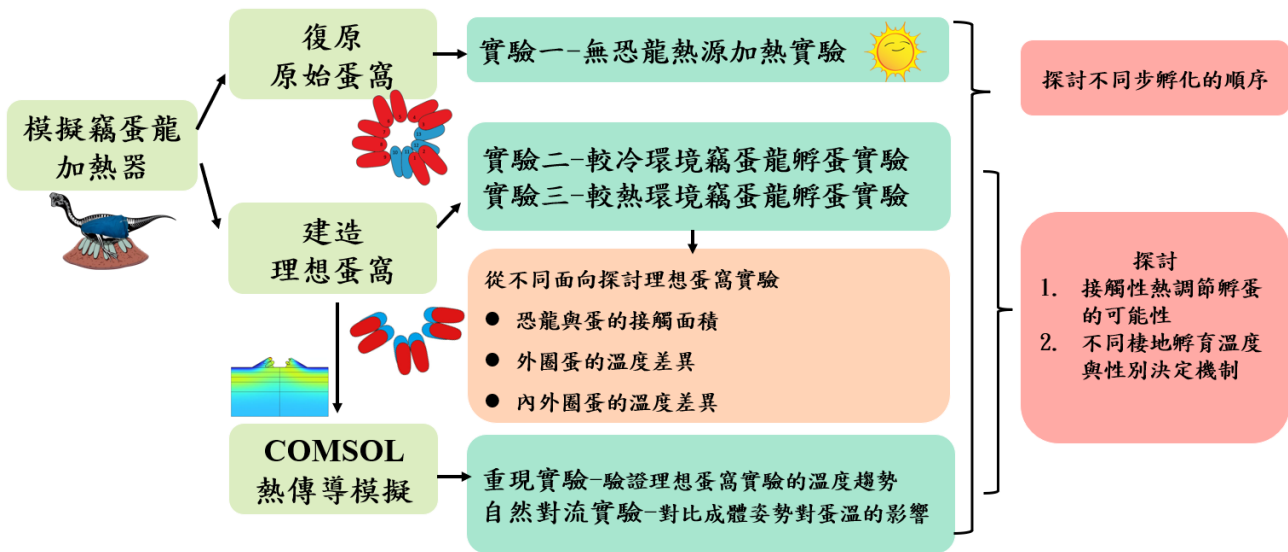
圖一、已發表的兩種不同步孵化的順序與作者提出的假說。

## 貳、研究目的

### 一、研究目的

- (一)、透過描述蛋窩標本還原竊蛋龍類(黃氏河源龍, *Heyuannia huangi*)的蛋窩型態
- (二)、依黃氏河源龍建造實體大小的竊蛋龍類的孵蛋模型進行孵蛋實驗
- (三)、利用 COMSOL Multiphysics 進行數值模擬重現竊蛋龍類蛋窩的熱傳導現象
- (四)、利用數值模擬了解蛋窩中溫度分布趨勢的可能影響因子
- (五)、探討竊蛋龍類進行接觸性熱調節孵蛋的可能性
- (六)、探討竊蛋龍蛋窩中不同步孵化的現象以及其生態意義
- (七)、探討不同棲息環境的竊蛋龍類恐龍蛋窩的孵育溫度了解其的性別決定機制

## 二、研究架構



圖二、研究架構圖。

## 參、研究方法

### 一、模擬竊蛋龍孵蛋裝置設計

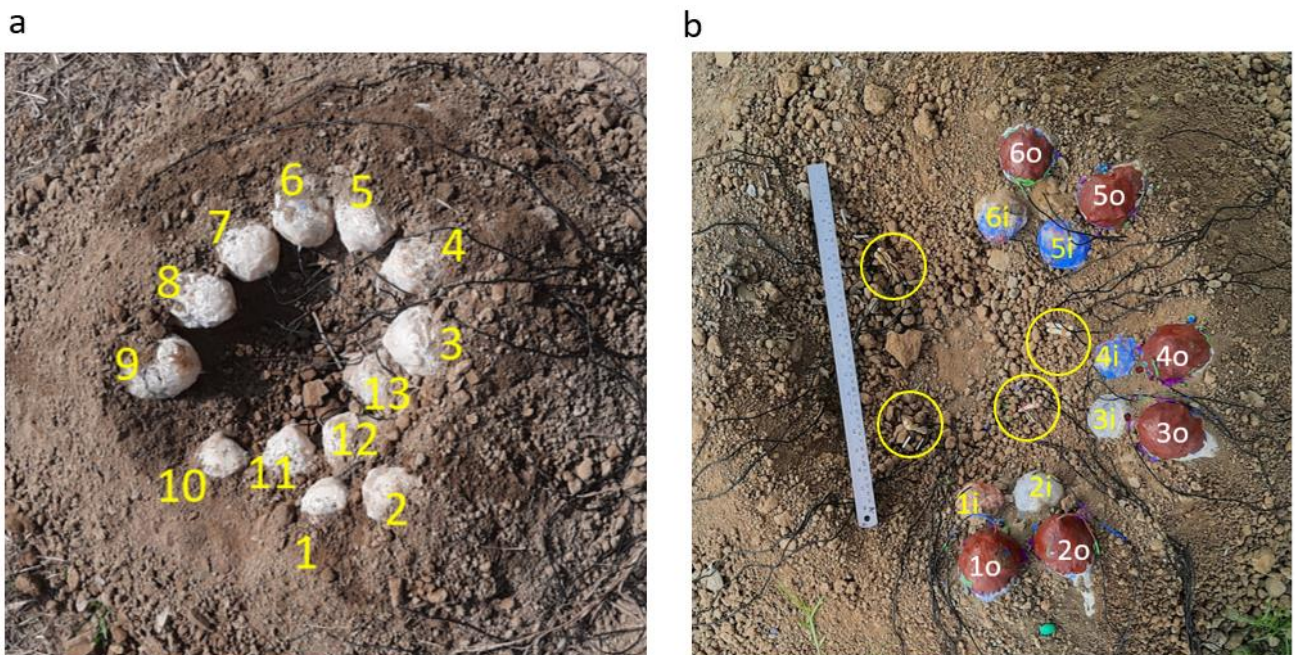
實驗復原實體大小的竊蛋龍加熱器以及蛋窩。加熱器因參考的蛋窩 NMNS004529 F003855 可能屬於黃氏河源龍的(請見附錄「壹、描述蛋窩 NMNS004529 F003855 與物種辨別」)，故其骨架參考黃氏河源龍的體型，製作背椎(dorsal vertebrae)前端到薦椎(sacral vertebrae)後端的模型(測量尺寸方法請見附錄「貳、竊蛋龍加熱器尺寸量測方法」)。在骨架外填充棉花與以布料包裹，與蛋接觸的腹部則包裹熱敷墊(THOMSON SW-W03BS)作為熱源。雖然尚未發現大型的竊蛋龍類有羽毛，但因為羽毛在獸腳類恐龍中普遍出現，因而在竊蛋龍加熱器的外圍則再包覆抓毛絨材質的毯子以模擬羽毛保溫(Ksepka, 2020; Varricchio & Jackson, 2016)。加熱器的位置參考標本 IGM100/979, IGM100/1004, 與 LDNHMF2008 的姿勢(Clark et al. 1999; Norell et al. 1999; Bi et al. 2020)，將第一節背椎(加熱器的前緣)擺在其中一對蛋的鈍端上方，腸骨末端(加熱器的後緣)擺在對面一對蛋的鈍端上方。竊蛋龍類的前肢張開包覆蛋窩，因此熱敷墊的側翼將會覆蓋蛋窩的側邊。與加熱器腹部接觸的蛋稱為核心蛋，而與側翼接觸的則稱為側邊蛋。

竊蛋龍蛋則參考 NMNS CYN-2004-DINO-05 (可能為黃氏河源龍的蛋)之大小(Wiemann et al., 2017)。利用油土塑造竊蛋龍蛋的形狀。利用樹脂與玻璃纖維布製造出空心的蛋殼(詳細方法請見附錄「參、製作假竊蛋龍蛋的方法」)。蛋液使用自來水。雖然蛋白與水在 20°C 的熱傳導性(thermal conductivity)不同(分別為 0.598 與 0.525W/m\*K)，但先前研究發現兩者在蛋中導熱表現相近(Sabliov et al., 2002; Huber et al., 2012; Abbasnezhad, 2014)。故本研究以水代表蛋液。當蛋完成後，預先校正、誤差值在中位數 0.3°C 以內的線式電子溫度計(NTC (10K/3435))的金屬探針插入蛋鈍端約 2.5-3 公分深處並密封以量測蛋的孵育溫度。雖然先前研究指出，竊蛋龍蛋可能是藍綠色的，顏色並沒有在本研究中復原(Wiemann et al., 2017)。

雙圈蛋窩的設計上參考先前對竊蛋龍蛋殼孔隙率(porosity)的研究，蛋鈍端(約占總蛋長度的 25%)暴露於空氣中，而其他部分則掩埋在土壤之中 (Wiemann et al., 2017)。內圈蛋與外圈蛋之間相隔約一公分厚的土壤，在外圈蛋之上也覆蓋約一公分厚的土壤。蛋相對於地面的傾角則透過測量 NMNS004529 F003855 中蛋的最寬寬度、最厚厚度以及蛋受地層壓密後相對於沉積平面的傾角，並參考 Yang et al. (2019b)中所描述的方法來還原蛋原本的傾角(方法與結果請見附錄「嗣、還原蛋的傾角」)。

在實驗之中有兩種蛋窩的排列型態，第一種為原始蛋窩。其根據 NMNS004529 F003855 的蛋排列。排除可能受地質作用影響而改變原本的排列模式的破損蛋後，依照蛋原本的順序與復原後的傾角排列(圖三 a)。

另外一種則是較規則理想蛋窩。其排列參考已被發表的蛋窩化石 (Yang et al., 2019b; Wiemann et al., 2017; Tanaka et al., 2018a)。其中中央空區的半徑約 12 公分。由於竊蛋龍為兩側對稱的生物，故僅有半邊的蛋窩被復原，其餘遠本應有蛋的區域則以土壤堆置相同高度。蛋窩內外圈各有三對蛋，共 12 顆。同一對的蛋之間相隔約 20°，且對與對之間相隔約 50°。並根據 NMNS004529 F003855 中所復原的蛋平均傾角，將每顆蛋的傾角設定為距離地面 30°。上下重疊的蛋重量相近(圖三 b)。



圖三：a. 原始蛋窩實驗照。中間為開口。外圈蛋為蛋 1 至 9，內圈蛋為蛋 10 至 13。b. 理想蛋窩實驗照。中間為開口，蛋對面的空缺由土壤堆疊至同一高度。蛋標號 1-o (outer)至 6-o 為外圈蛋，1-i (inner)至 6-i 為內圈蛋。同一編號的外圈蛋與內圈蛋組成一重疊組(set)。黃色圈起處為量測蛋窩內部空氣層溫度的裝置(詳細設計見圖三 a)。

## 二、模擬竊蛋龍類孵蛋實驗

### (一)、綜述

所有實驗皆在台中霧峰山丘上進行。蛋窩中的土壤由當地取得。該土壤經觀察具砂質外表，當乾燥時，其密度( $1460\text{kg/m}^3$ ) 接近砂質壤土(sandy loam) (Robin et al., 1996)。其

組成可能接近竊蛋龍孵蛋的環境的土壤。在發現有竊蛋龍蛋胚胎的南雄組土壤組成粉沙(silt)與沙壤(sandy soil)(Bi et al., 2020)。也有證據指出該乾燥環境富有古土壤 (Ma et al. 2018)。在實驗的過程中，土壤溼度(體積含水量)以兩個以 Arduino Uno 控制的電容式土壤濕度計(Capacitive Moisture Sensor v1.2)量測。溫度則以與量測蛋溫度相同的電子式溫度計以每 20 分鐘為區間紀錄，並依據不同的實驗調整紀錄的位置。

在有恐龍熱源加热的實驗結束後，為了瞭解竊蛋龍加熱器與蛋的接觸面積，竊蛋龍加熱器的腹部會被繫上白布，並將蛋暴露表面塗上廣告顏料，趁其未乾之時將恐龍以實驗中的姿勢與位置正立放置沾染顏料。其後使用 ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>)分析沾染顏料之面積做為竊蛋龍加熱器與蛋的接觸面積。

若蛋的溫度達到熱平衡，則參考 Hogan & Varricchio (2020)的方法，計算溫度最高與最低蛋的體溫傳導效率以代表相對於環境溫度，成體提供蛋多高比例的熱。公式如下。

$$\text{體溫傳導效率} = \frac{\text{蛋平均溫度} - \text{環境的平均溫度}}{\text{竊蛋龍加熱器的平均溫度} - \text{最低環境溫度}} * 100\% \quad (1)$$

#### (二)、實驗一：沒有恐龍熱源加熱下原始蛋窩蛋的溫度變化

探討原始蛋窩受太陽加热的溫度變化。其中，共使用二十九個溫度計，十三個密封在蛋裡用來量測每顆蛋的溫度，兩個用來量測環境溫度(陰涼處的氣溫)，其餘則分布在不同深度(底層、內層、外層)土壤之中量測溫度。

實驗於西元 2021 年 10 月 17 日 07:06 至 18:36。當天晴天少雲。

#### (三)、實驗二，較冷環境中有恐龍熱源加熱下理想蛋窩蛋的溫度變化

在理想蛋窩上，恐龍加熱器的頭部方向(cranial)朝向蛋 1、2，腹部觸碰到蛋 6 (圖三 b)。加熱器的熱源設定為 36.5 °C，此溫度因氣溫起伏而有升降。作為羽毛的毯子大約覆蓋至蛋窩窩緣下方 4 公分處 (圖四 c)。因竊蛋龍可能為內溫動物，且鳥類禦寒時會將羽毛豎起形成空氣層，因此在環境溫度約 22-24 °C 以及 18-19 °C 時分別加上同樣的毯子與睡袋以維持其體溫(Veghte et al., 1965)。

溫度計安插在蛋對之間，距離兩顆蛋的鈍端中點 8 公分處。總共分為上、中、下三層，距離地表高度分別為 0 公分、12 公分以及 19 公分高。另有溫度計安插在中心的開口和垂下自恐龍腹部以觀測中心開口的空氣溫度梯度。其他溫度計則量測周圍環境溫度(未受遮蔽的氣溫)、恐龍的核心和側邊的溫度(圖四 a 的溫度計 1)。總共使用 31 個溫度計。在實驗過程中，土壤的溼度約為 0.07mL/cm<sup>3</sup>。

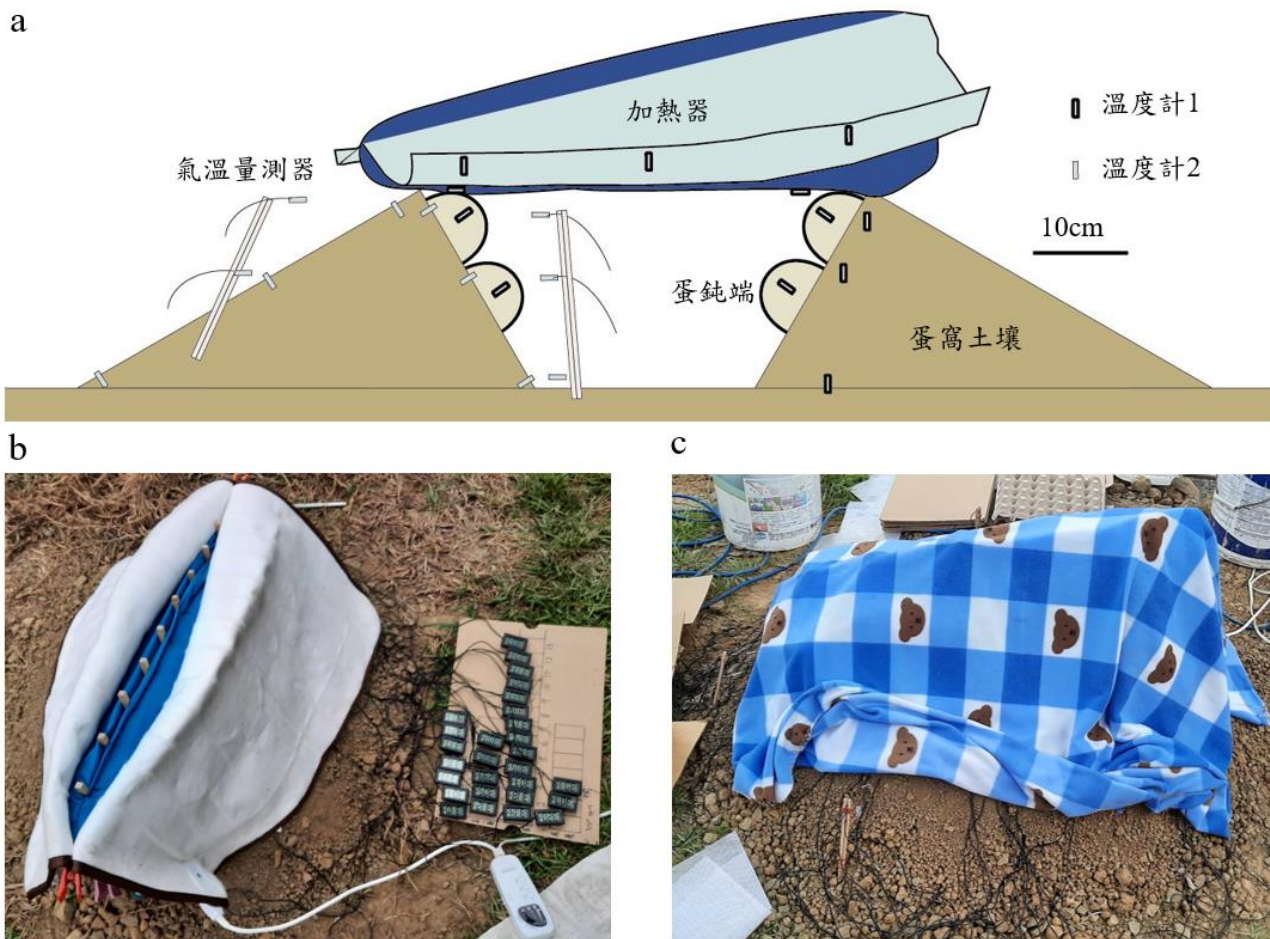
實驗於西元 2021 年 12 月 19 日 8:02 進行至 23:02。當天為陰天。

#### (四)、實驗三，較熱環境中有恐龍熱源加熱下理想蛋窩蛋的溫度變化

此實驗中除了恐龍以同樣姿勢孵育理想蛋窩以外，另於約兩公尺外以兩顆蛋作為內圈，一顆蛋作為外圈，建立參考蛋窩。在實驗進行前，蛋內的水補足至將近全滿。因部分舊有的理想蛋窩蛋有破損，故以三顆新的蛋取代之。



此實驗中，除了先前溫度的量測點外，更新增了蛋窩內與外在不同高度的土壤表面溫度(0、12、19公分)。還以竹筷與橡皮筋組成的表面氣溫量測器量測在中央空區內的空氣層與蛋窩外土壤附近的空氣溫度。加熱器的側邊新增一溫度計以更加細分溫度的分布(圖四 a，溫度計 2)。總共使用了 80 個溫度計。在實驗中，土壤的濕度約  $0.05\text{mL}/\text{cm}^3$ 。實驗由西元 2022 年 7 月 25 日 07:13 進行至西元 2022 年 7 月 26 日 13:13。實驗過程中天候大多為晴天，除了在 7 月 26 日 05:28 有下微雨。在下雨時有一帳篷籠罩溫度計以避免儀器損毀。在 05:44，雨停之後帳篷被移除。



圖四：a. 實驗裝置剖面設計圖。加熱器藍色的部分是恐龍軀幹模型，可對應圖 b 的藍色物；米白色的為熱敷墊，亦可對應圖 b 的白色黑邊的熱敷墊。溫度計 1 為在實驗二中所使用的，溫度計 2 為在實驗三中又新增上的。b. 圍上熱敷墊的竊蛋龍加熱器。黑色的線為包埋於蛋中和土壤的溫度計，溫度顯示在紙板上的螢幕。c. 加上毯子作為羽毛的竊蛋龍加熱器。

### 三、熱傳導模擬的模型與實驗設計

#### (一)、實驗設計

以雞蛋材質進行數值模擬以驗證實驗中所觀察到的趨勢是否吻合。其中分為重現模擬與自然對流模擬。重現實驗中的環境條件數據由實驗記錄取得或計算，用以了解在較少環境變因的實驗中是否能可觀察到實驗中的趨勢。

自然對流模擬則設計一幅射對稱的空氣層，測試當每顆蛋的接觸面積以及所受到蛋窩內部空氣層的影響一致時，蛋溫度的變化。用以對照，以了解實驗中所觀察到的趨勢否真為成體孵蛋時姿勢所造成的。

在較冷環境進行的實驗二與較熱環境進行的實驗三皆有進行兩種模擬。

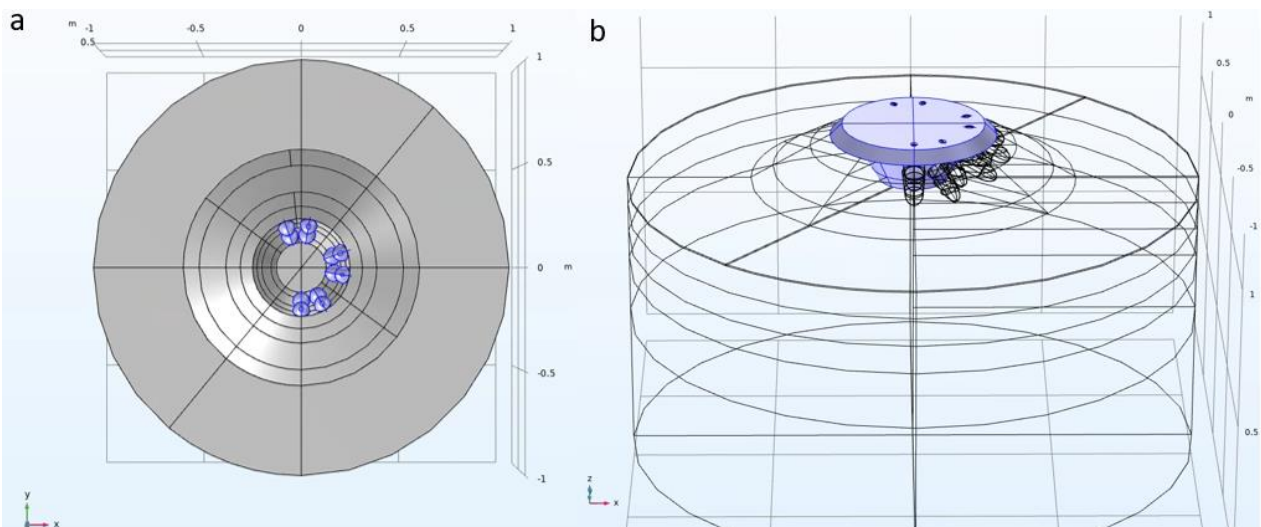
## (二)、幾何設計與網格

利用 COMSOL Multiphysics 建模器模擬三維的蛋窩與蛋。蛋的外層同樣參考 NMNS CYN-2004-DINO-05 的尺寸(Wiemann et al., 2017)。離外層 1.8 厘米有一相同形狀的內層，兩者之間聯集後形成內層的蛋液以及界在兩層之間的蛋殼，其厚度參考先前文獻的測量數值(Yang et al., 2019b; Weiß, 2020)。

模仿理想蛋窩的設計，模擬蛋窩的圓形中心開口半徑約 12 公分。並以 x-z 軸切面為 30-60-90 度的直角三角形作為蛋窩緣。蛋相對於地平線傾斜 30° 並突出自 30 度角對應的邊。蛋對與對之間的夾角約 50°，因繪圖軟體的限制，在同一對蛋之間相隔約 30°。蛋鈍端的尖端垂直向內 5.7 公分的表面皆暴露於空氣中，其餘掩埋在土壤內。內外圈蛋間同樣相隔一公分的土壤，且外圈蛋之上受一公分的土壤覆蓋。透過計算土壤的熱擴散長度(thermal diffusion length)發現在 48 小時內熱傳導的影響範圍約 0.3 公尺，故蛋窩底部設計為直徑一公尺，高度一公尺的圓柱(圖五)。

在重現模擬之中，每顆蛋依據測量到的接觸面積而有不同高度的切面。在自然對流模擬之中，蛋窩上籠罩 x-z 軸切面為八邊形的空氣層，其平行於蛋窩中心開口的面為平面，並與蛋窩相切於蛋窩上緣下方 2.5 公分處。且使每顆蛋暴露的表面積約為 11.34 平方公分(圖五 b)。

網格選用任意四邊形，尺寸為極端細化，唯最小元素尺寸手動設定為  $4.0 \times 10^{-5}$  公尺，套用範圍為整個幾何。在重現模擬之中，重現實驗二模擬與重現實驗三模擬各使用了 642018 個網格和 657107 個網格。在實驗二自然對流與實驗三自然對流的模擬中則各使用 729417 個與 732770 個網格。



圖五：a. 重現實驗中蛋窩的俯視圖。蛋頂端有不同面積的切面。b. 自然對流模擬蛋窩的側視圖。其中藍色部分為空氣層。

### (三)、材料與參數設定

材料的性質由測量、文獻、以及 COMSOL 內建的資料庫取得。當在計算土壤的熱傳導率(thermal conductivity)時，假設石英(SiO<sub>2</sub>)含量與沙壤(sandy loam)相同，為 0.9 (Tarnawski et al., 2011)。竊蛋龍蛋殼與蛋白的熱傳導性質假設與雞蛋相同。除了空氣以及部分內建材料性質以外，其餘的材料性質皆設為定值。材料的數值、計算方式與來源整理如表一。

在參數設定上，部份環境資料採用由中央氣象局位在霧峰的農業試驗所(G2F820)農業測站的測量值。因為在實驗中空氣的溫差不大，因此在計算有溫度變化的空氣的熱對流係數(heat transfer coefficient, h)時，會假設其性質皆與在該溫度變化的平均溫度的熱傳導性質相同。其計算方程式若是計算強制對流(forced convection)，則假設空氣的流動速率與該日測站於實驗時間區間內所量測到的平均風速相同。由於實驗中並無量測熱對流係數，亦無現有文獻探討竊蛋龍蛋窩結構的熱對流係數經驗公式，故針對蛋窩中不同的幾何拆解成較基本的形狀(計算方式詳見附錄「伍、計算熱對流係數的公式與參數」)。若參數為實驗所記錄到的溫度，則設以線性內差函式隨時間的變化。

對於模型中表面對表面輻射的設定，土壤的發射係數(emissivity)參考 Mira et al. (2007)中沙壤的值，為 0.975。太陽對地表的輻射取自自氣象局測站的全天空日射量(MJ/m<sup>2</sup>)，並設定為隨時間的線性內插函式。輻射入射方向依實驗的經緯度與時間由系統自動做移行。而地表對天空(環境)的輻射溫度，也就是天空的有效溫度(effective temperature, T<sub>s</sub>)，則以測站的露點溫度資料搭配記錄到的氣溫資料(T<sub>a</sub>)，以 Berdahl & Fromberg (1982) 先計算天空的在日與夜的發射係數(ε<sub>s</sub>)，再以公式(2)計算出每小時的有效溫度(Gliah et al., 2011)。

$$T_s = (\epsilon_s * T_a^4)^{1/4} \quad (2)$$

	密度 (kg/m <sup>3</sup> )	熱傳導率 (W × m <sup>-1</sup> × K <sup>-1</sup> )	熱容 (J/(kg·K))	來源
土壤	1460	土壤溼度為 0.07(mL/cm <sup>3</sup> ) 時： 0.793  土壤溼度為 0.05(mL/cm <sup>3</sup> ) 時： 0.488	土壤溼度為 0.07(mL/cm <sup>3</sup> )時： 968.89  土壤溼度為 0.05(mL/cm <sup>3</sup> )時： 926.31	計算自 Yang & Koike, 2005
蛋殼	2241	2.25	888	Carter, 1968; Denys et al., 2003
蛋白(25 °C 時)	1040.45	0.5449	3800	Abbasnezhad et al. 2016
空氣	$\frac{351.99}{T} + \frac{344.84}{T^2}$	$\frac{2.3340*10^{-3}*T^3}{164.54+T}$	1030.5 - 0.19975 T + 3.9734 × 10 <sup>-4</sup> T <sup>2</sup>	McQuillan et al., 1984、 COMSOL 材 料庫

表一：熱傳導數值模擬中的材料性質與來源。

#### (四)、統御方程式

對於固體熱傳，假設固體不可運動(translation)、不會產熱亦不可壓縮，故得：

$$\rho C_p \frac{\partial T}{\partial t} + \nabla \cdot (-k \nabla T + q_r) = Q_{total} \quad (3)$$

其中  $\rho$  為密度 (kg/m<sup>3</sup>)； $C_p$  為定壓下的比熱容 (J/(kg·K))； $T$  為絕對溫度 (K)； $k$  為材料的熱傳導係數(thermal conductivity)； $q_r$  為輻射熱通量； $Q_{total}$  為所有熱源(W/m<sup>3</sup>)

對於流體，不考量黏滯耗散(vicious dissipation)故得：

$$\rho C_p \left( \frac{\partial T}{\partial t} + \vec{V} \cdot \nabla T \right) + \nabla \cdot (-k \nabla T + q_r) = Q_{source} \quad (4)$$

其中  $\vec{V}$  為速度向量(m/s)； $Q_{source}$  為熱源。

對自然對流中的層流(laminar flow)，假設為可壓縮(compressible)的流體。並考慮進重力。

質量守恆連續方程式：

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \nabla \cdot (\rho \vec{V}) = 0 \quad (5)$$

線動量守恆動量方程式：

$$\rho \frac{\partial \vec{V}}{\partial t} + \rho (\vec{V} \cdot \nabla) \vec{V} = \mu \nabla^2 \vec{V} + \rho \vec{g} \quad (6)$$

其中  $\vec{g}$  為 z 軸方向的重力。

對輻射，假設天空(地表輻射至的表面)為黑體。

$$J = \varepsilon e_b(T) + \rho_d G \quad (7)$$

$$G = G_m + G_{amb} + G_{ext} \quad (8)$$

$$G_{amb} = F_{amb} \varepsilon_{amb} e_b(T_{amb}) \quad (9)$$

$$e_b(T) = n^2 \sigma T^4 \quad (10)$$

其中  $J$  為出射(radiosity) (W/m<sup>2</sup>)； $\rho_d$  為漫反射率(diffuse reflectivity)，不考慮穿透下  $1-\varepsilon$ ； $G_{ext}$  為外部強輻射熱源(W/m<sup>2</sup>)，在模擬中為太陽，並在計算時考量入視因子(view factor)，以與實驗相同的方向運行； $G_m$  為共同輻射(mutual irradiation) (W/m<sup>2</sup>)； $G_{amb}$  為環境輻射 (W/m<sup>2</sup>)並假設其為黑體； $e_b(T)$  為黑體發射功率(blackbody hemispherical total emissive power)； $n$  為折射率(refractive index)； $\sigma$  為史波二氏常數(Stefan-Boltzmann constant)。

#### (五)、初始以及邊界條件

初始條件在地表上蛋窩以及蛋周遭的土壤根據實驗中所記錄的溫度取平均設定。對地表以下的土壤，因為蛋窩結構使底部土壤溫度較高，故採取氣象局測站在該深處加上 20 公分(約為蛋窩高度)深的溫度紀錄(例如，氣象局 20 公分深的溫度設定給模型中 0 公分深)，並假設比 50 公分深的土壤保持與氣象局紀錄到的溫度相同(詳細

溫度分佈請見附錄「陸、模擬初始值的設定」)。太陽輻射面積包含至蛋窩外源地表上 12 公分處。

在自然對流模擬中，空氣層的初始條件為

$$T=T_{\text{airgap}}; u_x=0, u_y=0, u_z=0 \quad (11)$$

其中  $T_{\text{airgap}}$  為空氣層溫度， $u$  則為速度場(velocity field)。

兩種模擬共同的邊界條件(boundary conditions)為設定土壤圓柱的曲面為熱絕緣(thermal insulation)、蛋窩外與地表之上的土壤與虛擬空氣的界面設定為強制對流(forced convection)。在重現模擬中，蛋窩內部的蛋與土壤設定為自然對流(natural convection)。熱對流係數  $h$  以及實驗所量測的氣溫( $T_{\text{amb}}$ )來計算熱通量(heat flux,  $q$ ) (公式 13)。

$$-n \cdot q = q_0 \quad (12)$$

$$q_0 = h (T_{\text{amb}} - T) \quad (13)$$

在重現模擬中，外圈蛋鈍端以幾何的方式切割出與實驗量測到的接觸面積相同的面。在重現實驗二模擬中溫度設為加熱器在達到平衡後的溫度。在重現實驗三模擬的模擬為考慮進加熱器溫度起伏，以實驗中加熱器的溫度設定隨時間變化的溫度線性內插函式。

在自然對流模擬中，空氣層平行於  $xy$  軸的邊界恆定設定  $36^\circ\text{C}$ ，並在其餘的外部邊界定為開放邊界(open boundary)。內部流體與固體交界設定流體速率為零的不滑移條件(no-slip condition)；蛋受空氣層切割出，面積約 11.3 平方公分的邊界則設定較高的  $37^\circ\text{C}$ 。

#### (六)、數值模擬解

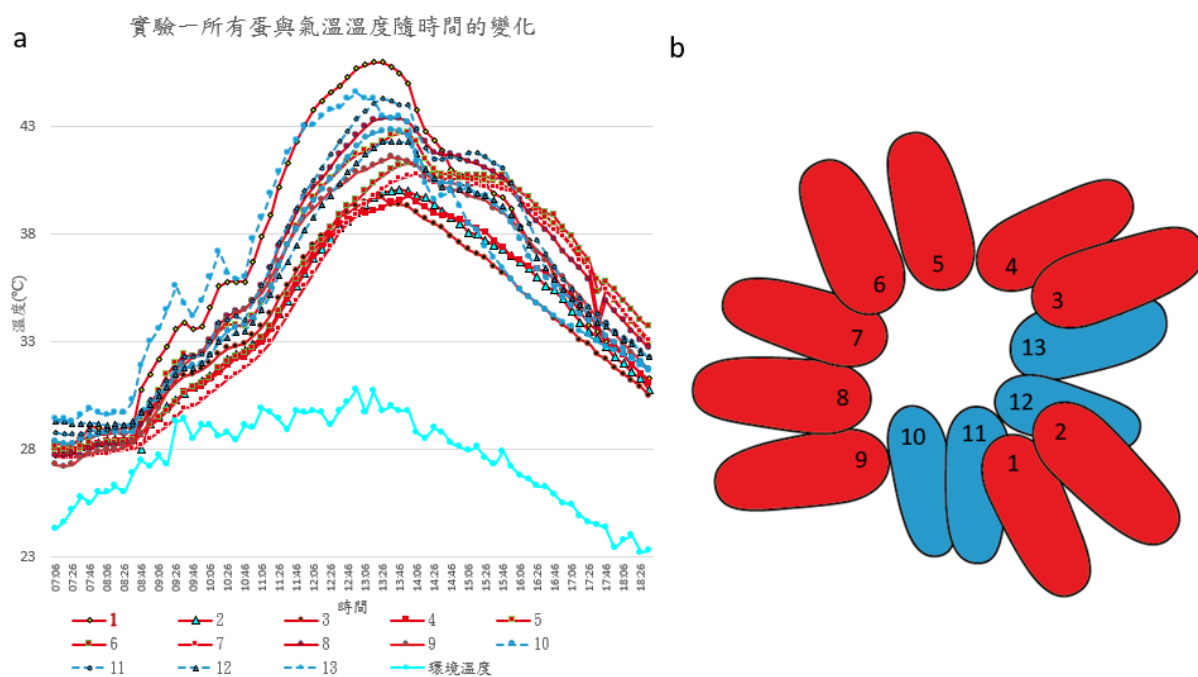
時間相依的顛態熱傳，模擬時間與實驗時間相同，分別為 900 分鐘與 1800 分鐘。

## 肆、研究結果

### 一、實驗一，沒有恐龍熱源加熱下原始蛋窩蛋的溫度變化

內圈蛋(圖五 a 中藍線)，在實驗開始時溫度比外圈蛋(圖五 a 中紅線)都高，差值可到  $2.1^\circ\text{C}$ 。整體而言，內圈蛋沒有全部比外圈蛋的溫度低或高的趨勢，且同一圈的最大溫度差出現在外圈蛋之中。升溫時，所有蛋的平均蛋溫由  $28.2^\circ\text{C}$  上升至於 13:26 的  $42.0^\circ\text{C}$ 。當溫度最高的蛋，蛋 1 在同一時間達到最高溫時( $46^\circ\text{C}$ )，其與該時刻溫度最低的蛋 4( $39.2^\circ\text{C}$ )相差  $6.8^\circ\text{C}$ 。重疊的內外圈蛋有外圈比內圈高溫(蛋 1、11)，也有內圈比外圈高溫(蛋 2、12；3、13)的現象。蛋起始溫度( $27.3\text{-}29.4^\circ\text{C}$ )與其最高溫度( $39.8^\circ\text{C}\text{-}46^\circ\text{C}$ )差距界在  $11.3\text{-}18.3^\circ\text{C}$  之間(蛋 3 與蛋 1)。

土壤與蛋還有環境溫度都展現相似的升降趨勢，而且隨著土壤越接近蛋窩表面，其最高溫度越高。不過蛋的溫度仍然較土壤的或是有遮蔭的氣溫來的高。



圖六：a. 實驗一所有蛋溫度隨時間變化。其中外圈蛋為紅色，內圈蛋為藍色。b. 原始蛋窩示意圖，顏色與圖 a 對應。

## 二、實驗二，恐龍熱源在較冷環境加熱下理想蛋窩蛋的溫度變化

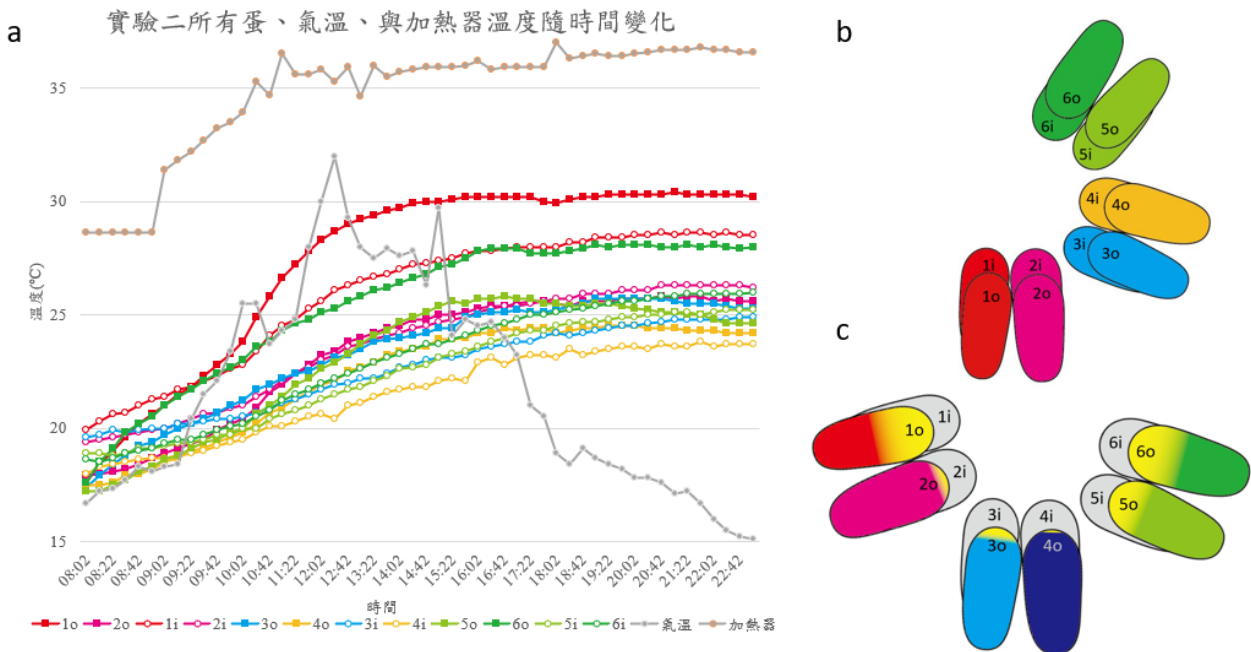
實驗開始時，加熱器溫度下降到 28.6 °C。在三小時後上升到 36.5 °C。從 15:02 到 23:02 實驗結束，加熱器的溫度平均為 36.4 °C。無遮蔭的氣溫在 12:22 上升到高峰 32 °C，此數值沒有超過加熱器的溫度。之後大致保持下降的趨勢，並在 17:22 降至低於所有的蛋溫度的 21 °C。在實驗結束時，其值為 15.1 °C。整個實驗的平均氣溫為 18.9 °C。

從接觸面積來看，只有外圈蛋與恐龍接觸，內圈蛋則完全未與恐龍接觸。蛋 1-o 接觸的最多，其面積約為 12.3 平方公分。接觸面積最小的蛋是蛋 4-o，其接觸面積為 0.76 平方公分。加熱器的核心接觸蛋 1-o、2-o、6-o。加熱器的側翼則接觸其他蛋 (圖七 c)。(其他數值請參考附錄「柒、參考蛋窩中蛋與恐龍的接觸面積」)。

與實驗一相同，內圈蛋的平均初始溫度比外圈蛋的高，分別為 19.1 °C 和 17.5 °C。隨著實驗的進行，靠近核心的外圈蛋，即蛋 1-o、2-o 和 6-o，在 17:02 左右達到平衡，並保持在 ±0.2 °C 以內。對於其他外圈蛋，即 3-o、4-o 和 5-o，它們的溫度首先上升，然後在 17:42 日落後逐漸下降。對於內圈蛋，它們比同組的外圈蛋更晚達到熱平衡，並且直到實驗結束都沒有出現下降的跡象。內圈蛋的溫度曲線與相同高度的土壤溫度相似，而外圈蛋的溫度一般高於周圍土壤。

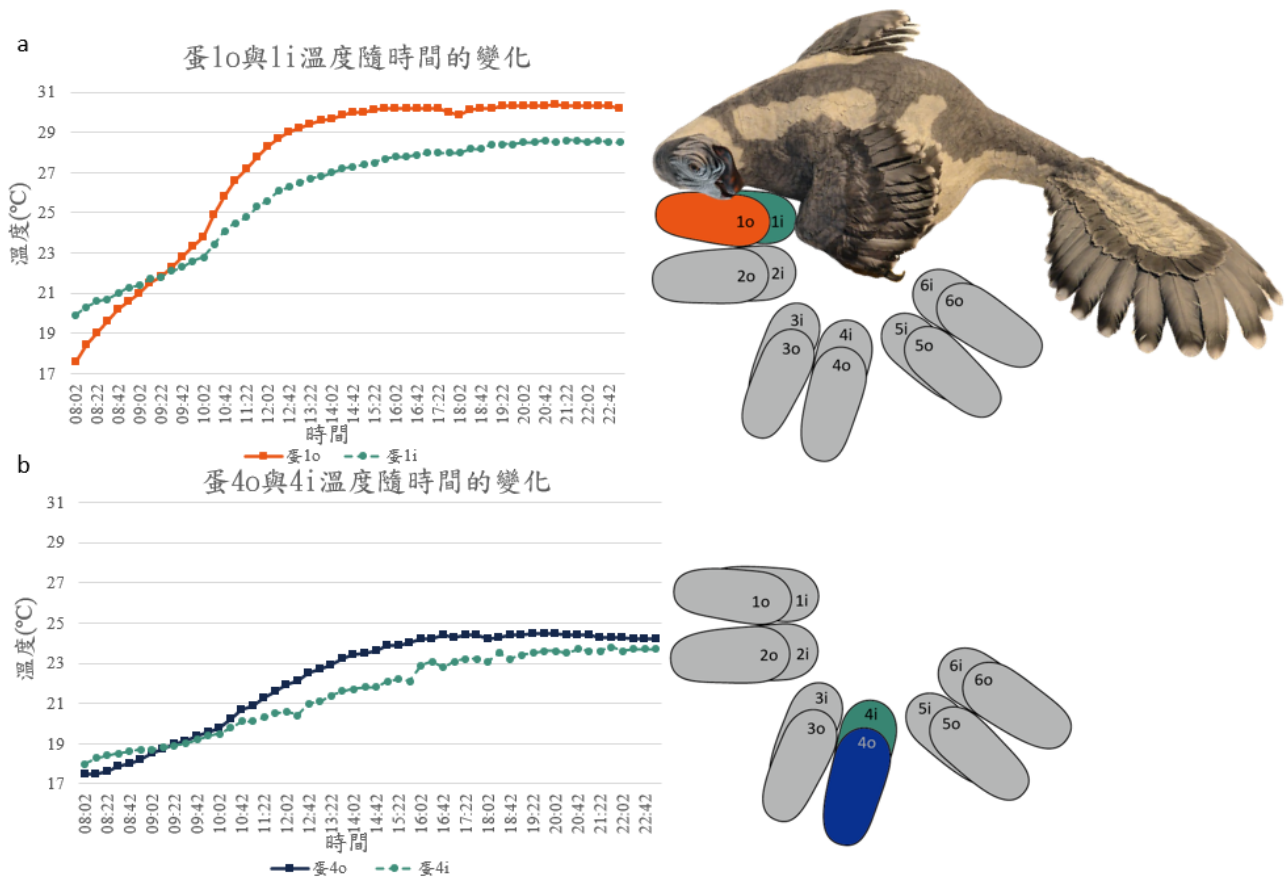
在實驗結束時，外圈中最大的溫差為蛋 1-o 和蛋 4-o 之間的 6 °C (分別為 30.2 °C 和 24.2 °C)。內圈蛋之間的溫差，最高的是蛋 1-i，最低的是蛋 4-i，溫差為 3.8 °C (28.5 °C 和 23.7 °C)。溫度最高的蛋 1-o 與最低的蛋 4-i 相差 6.5 °C (30.2 °C 與 23.7 °C) (圖七 a)。

以溫度最高與最低的蛋做計算。在 16:02-23:02，蛋 1-o 與蛋 4-i 的平均溫度分別為 30.2°C 與 23.4°C，平均環境溫度為 18.9°C。竊蛋龍加熱器的最高溫為 36.8°C，環境的最低溫為 15.1°C。經計算，兩顆蛋的體溫傳導效率分別為 52.1% 與 20.7%。



圖七：a. 實驗二所有蛋、氣溫與加熱器溫度隨時間的變化。其中方形實心者為外圈蛋，圓形空心白圈者為內圈蛋 b. 蛋編號圖。顏色與圖 a 的顏色對應。c. 與加熱器相對接觸面積。黃色的部分僅代表相對的接觸面積。面積越大，與恐龍的接觸面積越大。

所有的重疊組除了蛋 2-o 與 2-i 幾乎沒有溫度差，大致可分為兩種溫度差異模式(對個別重疊組的溫度比較請見附錄「捌、實驗二蛋窩內外重疊組溫度差」)。一種是較靠近成體核心的蛋。其外圈蛋的溫度在達到熱平衡時較內圈蛋高，且並不隨環境溫度下降而下降(圖八 a)。如第一組中，蛋 1-o 的平衡溫度比蛋 1-i 高 1.7°C。另一種則是較遠離成體核心的蛋。其外圈蛋與內圈蛋的溫度相近，且在環境溫度下降後外圈蛋的溫度有下降(圖八 b)。如蛋 4-o 與蛋 4-i 的平衡溫度只有 0.5°C 的差異。而在第五組中，外圈蛋的溫度比內圈的溫度低 0.6°C。以平衡溫度來看，受成體核心接觸的重疊組平衡溫度大多比受成體側邊接觸的高。



圖八：a. 靠近成體核心(腹部)的蛋1與7的溫度隨時間變化圖。蛋1-o為橘色線，蛋1-i為綠色線。蛋窩上方的竊蛋龍與加熱器姿勢相同。b. 遠離成體核心(腹部)的蛋4-o與4-i的溫度隨時間變化圖。蛋4-o為藍色線，蛋4-i為綠色線。

### 三、實驗三，恐龍熱源在較熱環境加熱下理想蛋窩蛋的溫度變化

因為預熱，核心的初始溫度為 39.6 °C，但這個數值在四十分鐘後很快降至 36.5 °C，並在實驗的其餘時間保持在平均 37.1 °C。對於側邊，溫度相對而言較不穩定。它首先從初始值 34.4 °C 上升到 14:13 的 41.5 °C，然後在 18:53 下降到 32.5 °C。蛋溫維持在 32.8 °C 左右至 06:33，然後在黎明時分再次上升，直到第二天 12:53 時達到 41.6 °C。

環境溫度從 29.7 °C 上升到 12:53 的最高點 43.8 °C，然後迅速下降到 19:13 的 27.4 °C，從那時起逐漸下降到 03:33 的 24.9 °C，然後在 06:33 上升到 27.3 °C，從那時起溫度又迅速上升。24 小時內 (7/25 12:33-7/26 12:33) 的平均環境溫度為 30.5 °C。

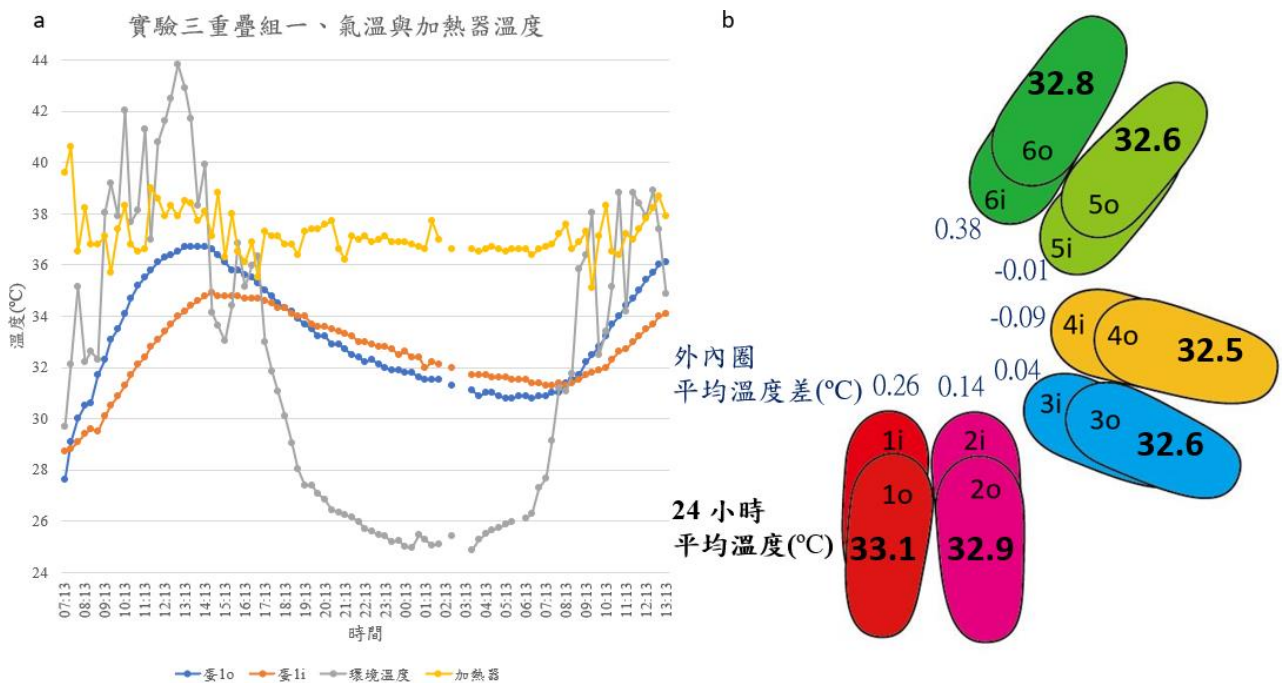
被太陽直接加熱的參考蛋窩有急劇的溫度上升和下降。外圈蛋在 14:13 達到最高溫度 54.1 °C，相較內圈蛋的最大值溫度較高。不過，所有蛋的最高溫都超過了無遮蔭環境溫度。在夜間，外圈蛋的最低溫度為 26.4 °C，仍然稍高於環境溫度的 24.9 °C。整體來看，環境溫度比蛋更早達到其最大值和最小值，顯示蛋對環境溫度延遲反映。在實驗中外圈溫度的上升和下降比內圈更劇烈，最大溫差為 27.6 °C。

對於理想蛋窩，與較冷的實驗二相同，加熱器沒有接觸任何內圈的蛋。在外圈中，核心蛋 6-o 沒有接觸，蛋 1-o 和 2-o 是由加熱器的核心部分接觸的，而其餘接觸的外圈蛋



則由側邊接觸。而接觸面積最多的為側邊蛋 4-o，約為 10.2 平方公分。接觸面積最少的為側邊蛋 3-o，為 5.3 平方公分（其他數值請參考附錄「柒、參考蛋窩中蛋與恐龍的接觸面積」）。

蛋溫度有晝夜波動。與內圈蛋相比，外圈蛋的最高溫度較高，最低溫度較低。如在實驗中蛋 1-o 的溫度範圍為 5.2 °C，蛋 1-i 為 3.5 °C（圖九 a）。然而，對於靠近核心區的蛋組來說，它們比周邊的蛋組早一個小時左右達到最高溫，大致在 14:33。除了時間上的差異，核心區的蛋比側邊區的蛋有較低的最高溫度（例如，蛋 2-o 為 36.2 °C，蛋 4-o 為 37.4 °C）。最低溫度則顯示出相反的趨勢，即核心區的溫度最高，側邊區的溫度最低。從 7 月 25 日 12:13 到 7 月 26 日 12:13 的 24 小時平均蛋溫顯示，平均溫度從核心（蛋 1-o，33.1 °C）下降到側邊（蛋 4-o，32.5 °C），然後在接近核心時回升（蛋 6-o，32.8 °C）。對於同一組中外圈和內圈蛋的平均溫差（外圈減去內圈），也有這樣的趨勢：在靠近核心的一組中，外圈蛋的溫差比側邊覆蓋的組來的要高。在某些組中，如第四組，溫差略微為負（圖九 b）。



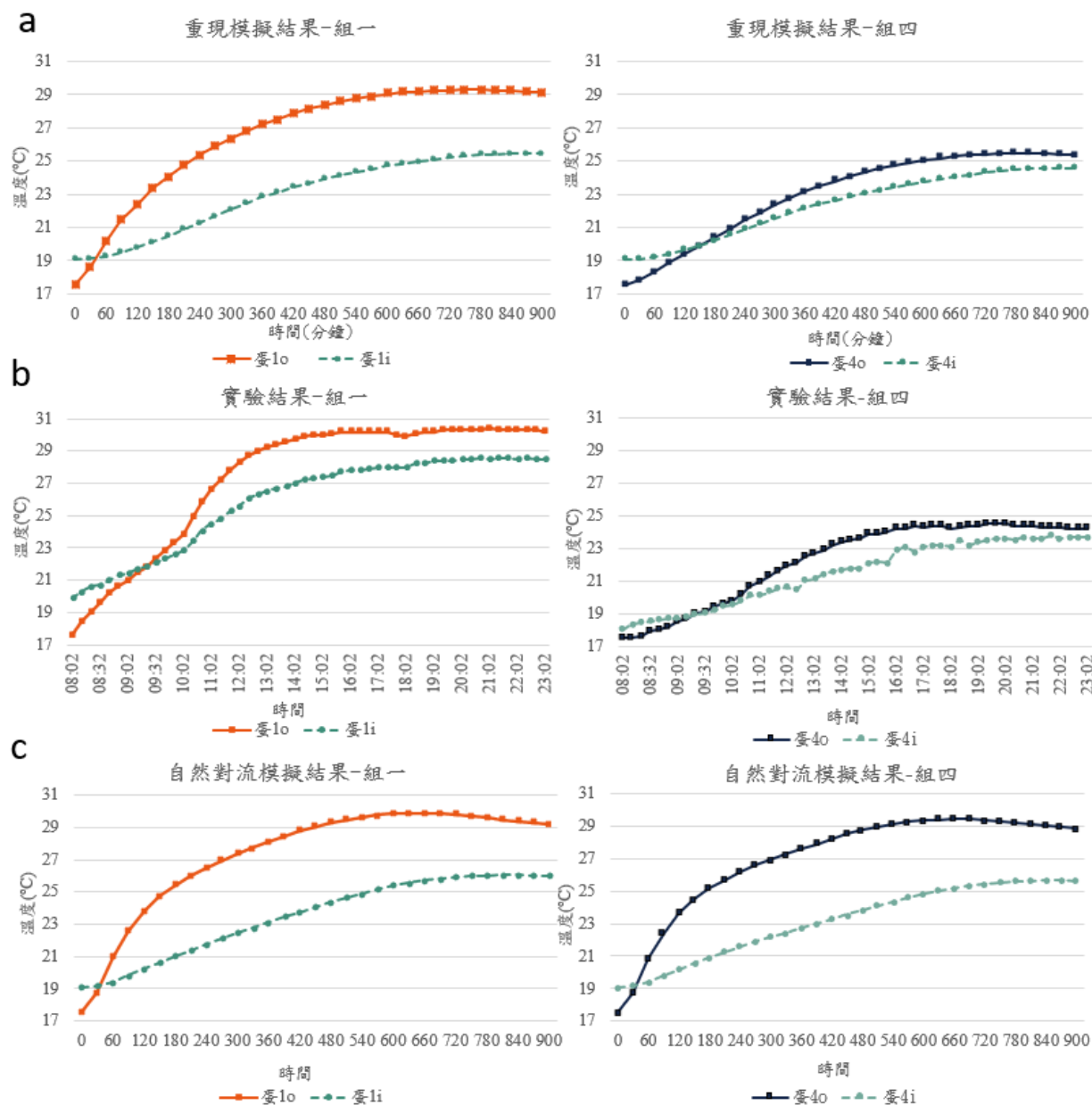
圖九：a. 重疊組一、氣溫與加熱器的溫度隨時間的變化。b. 外圈蛋在 24 小時區間內的平均溫度與外內圈 24 小時內平均溫度差(外圈減內圈)。

#### 四、在較冷環境的重現實驗二模擬與自然對流模擬

就重現模擬的結果來看，靠近成體核心的外圈蛋其平衡溫度較靠近成體側邊的蛋：由蛋 1-o 的 29.1 °C 降到蛋 4-o 的 25.4 °C，再升至蛋 6-o 的 29.3 °C（圖十 a）。對比重疊組內外圈之間的溫度差。靠近核心的組一及組六其溫度差大於遠離的組四（其他重疊組別的對照請見附錄「玖、實驗二重現模擬、自然對流模擬與實驗數據的對比」）。

相較於重現模擬，自然對流模擬的外圈蛋雖然也有核心蛋溫度較高，側邊蛋溫度較低的趨勢（蛋 1-o 29.1 °C 與蛋 4-o 28.8 °C）但是此差值相較重現模擬以及實驗結果並不明顯。當太陽行徑方向相對於 z 軸轉 90 度後，此趨勢即消失，但是重現模擬仍有相同的趨勢。

對比重疊組內外圈之間的溫度差，重疊組一以及重疊組四的內外層皆相差 3.2°C，並無實驗以及重現模擬所觀察到的趨勢（圖十 c）。



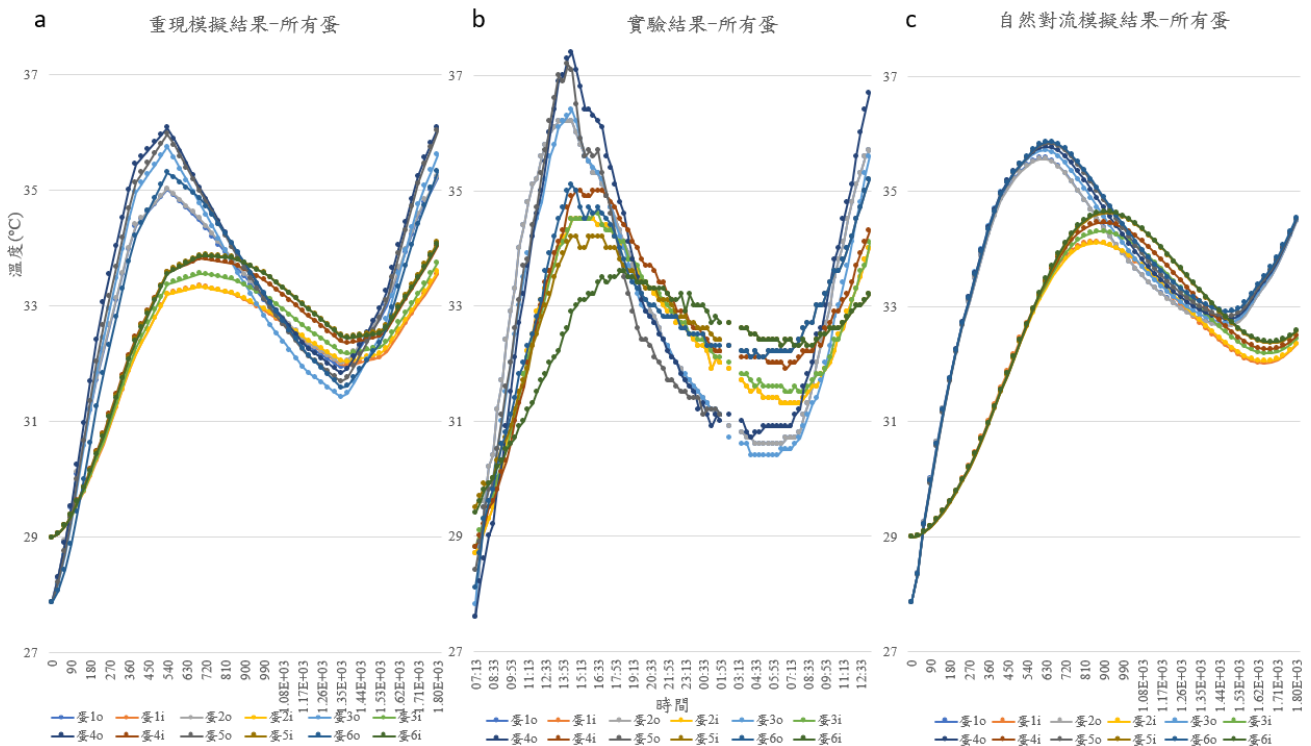
圖十：a. 核心的重疊組一與側邊重疊組四重現模擬的結果。b. 重疊組一與組四實驗二結果。c. 重疊組一與組四自然對流模擬結果。所有縱軸與橫軸為同尺度。

### 五、在較熱環境的重現實驗三模擬與自然對流模擬

重現模擬展現出與實驗三結果相像的曲線：外圈蛋的最高溫高於內圈蛋的，且最低溫低於內圈蛋的。雖然自然對流模擬外圈蛋的最高溫也比內圈蛋高，但是其最低溫並沒有此趨勢。比較重現模擬與自然對流模擬的結果，自然對流模擬的外圈蛋有較高的最低溫，且整體而言有更多時間溫度比內圈蛋高。內圈蛋不但有較高的最高溫度，時間上還更晚達到最低溫（圖十一 a、c）。

即便在大致的趨勢上與實驗結果相同，重現模擬的外圈蛋以及重疊組經同樣的平均溫度分析並沒有顯示與實驗中相似的趨勢。外圈蛋的分析結果反倒呈現越往蛋 5-o，其平

均溫度越高，與自然對流模擬的趨勢相近。而內外重疊圈則沒有特別的趨勢。



圖十一：a 重現模擬所有蛋的溫度隨時間的變化。時間軸長度與實驗的相同，單位為分鐘。b. 實驗三結果。c. 自然對流模擬結果。所有縱軸與橫軸為同一尺度。

## 伍、 討論

### 一、較冷的實驗二與實驗三不同的溫度曲線圖

在較冷和較熱的環境中進行的實驗顯示了不同的溫度曲線，其中只有較冷的實驗溫度達到長時間的熱平衡。考慮到在較冷的實驗中，環境溫度總是保持在加熱器溫度之下。當從加熱器流到蛋以及從蛋逸散到環境的熱相等時，就形成了穩定的平衡。這一推論得到了 Hogan & Varricchio (2020) 的支持，在該環境溫度低於加熱器的溫度實驗中，蛋也達到熱平衡。

在環境較熱的實驗中，當環境溫度高於蛋溫度時，環境熱流與加熱器熱一起流入蛋，可能將蛋溫度提高到比實驗二記錄到更高的平衡溫度（如在第一組和第二組中看到在最高溫短暫出現的）。當環境溫度下降到蛋溫度以下時，熱改由蛋流入環境，且成體因與蛋之間的溫差比更冷的實驗二中較小，而根據傅立葉定律，流入的熱較少。因此蛋溫度持續下降，直到達到另一個平衡點。

在檢視趨勢時，環境溫度較高的實驗三的蛋溫度取 24 小時的平均做比較。在非胚胎發育溫度範圍的極端情況下，胚胎的發育速率大多與溫度成正比 (Georges et al., 2005)。在假設實驗中蛋的溫度都沒有超過竊蛋龍胚胎發育溫度的極端下，平均溫度便能代表胚胎發育的速率。

雖然兩個實驗的曲線不同，但是都展現相似的溫度趨勢：外圈蛋中，靠近成體核心的平均溫度較高，遠離成體、靠近側邊的較低；重疊組中，靠近成體核心的內外圈蛋溫度差較大，遠離成體核心的較小。雖然這些趨勢有可能同時也受太陽入射的角度影響，如自然對流模擬實驗二中所見，但是對比於實驗以及重現模擬的結果，其影響相對於成體姿勢所造成的影響微乎其微。

這些趨勢在較冷的實驗二中較為明顯，並在較熱的實驗三中減弱。推測可能是因為在較熱的環境中，環境熱源為主要的熱源提供者，如蛋受太陽加熱而有溫度的升降(圖九)。故成體姿勢所造成核心與側邊的差異減弱。

然而在實驗三模擬實驗中，這樣的趨勢並沒有被呈現。模擬模型中並無復原竊蛋龍立體模型，造成模擬中太陽的輻射無法被模型擋下形成陰影，因而可能促使蛋窩周邊土壤的溫度較實驗的高攝氏數度，並模糊掉原本差異較小的趨勢。

## 二、胚胎發育熱源的來源與接觸性熱調節孵蛋的可能性

### (一)、竊蛋龍類胚胎的發育模式與可能的熱源

竊蛋龍類胚胎發育的熱源可能來自。(1) 環境熱源 (2) 接觸性熱調節孵蛋(TCI) (3) 同時使用環境熱與體溫孵蛋。以下將討論竊蛋龍類利用上述三種孵蛋方式的可能性。

#### 1、環境熱源

若熱源來自環境，則比較可能的是陽光與土壤和空氣的熱。雖然恐龍中如部分蜥腳類(sauropods)利用地熱或是腐植質來孵蛋，類似行為目前並沒有在竊蛋龍類的化石紀錄中被觀察到(Grellet-Tinner & Fiorelli, 2010)。在直接曝曬的情況，蛋的溫度可以達到如實驗一的 46°C 或實驗三的 54.1 °C，並且保持在 41 °C 以上長達數小時。對鳥類胚胎來說，其最多僅能承受 41 °C 達數小時而不致死，而高溫還會提高胚胎不良發育的可能性(Webb, 1987)。同樣在炎熱環境的駝鳥蛋以較大的熱容與白色反光的蛋殼來減低過熱的機會，但是竊蛋龍類的蛋為藍綠色且體積較小，可能比駝鳥蛋更容易過熱(Bertram, 1992; Wiemann et al., 2017)。

竊蛋龍的胚胎還可能因溫度變異過大而發育異常或死亡。在白堊紀的南雄與實驗三中，其環境溫度可能超過使河源龍胚胎開始發育的生理零度(physiological zero)，並達到其最適發育溫度(optimal development temperature) (Ma et al., 2018)。不過由於竊蛋龍類的蛋窩為半開放式，因而在溫度上有晝夜升落的現象，如在實驗三中參考蛋窩蛋的高低溫度差為 27.6 °C。對利用環境溫度作為蛋窩熱源來源的鱷魚，其封閉的蛋窩在環境溫度在 24 小時內波動超過 20°C 情況下，蛋窩的溫度變動不超過 3°C (Magnusson, 1979)。對鳥類胚胎，蛋溫度在生理零度以及最適發育溫度之間波動會導致不正常發育或死亡(Stoleson & Beissinger, 1999)。雖然部分研究顯示未孵育的胚胎蛋能忍受較大的溫度變化(Stoleson & Beissinger, 1995; Booth, 1987)，不過先前實驗顯示暴露於陽光下的駝鳥胚胎在 15 天後全數死亡(Bertram & Burger 1981)。因此，竊蛋龍類可能不會僅仰賴環境的熱源來孵蛋。

#### 2、接觸性熱調節孵蛋(TCI)

TCI 中，親龍腹部與所有蛋直接接觸的條件並沒有達成。從實驗二與三的理想蛋窩的接觸面積來看，內圈蛋完全不會與恐龍加熱器接觸。這個發現與之前文獻的預測吻合(Deeming, 2002; Yang et al., 2019b)。與加熱器接觸的外圈蛋，

其最大接觸面積佔總體(396cm<sup>2</sup> (Wiemann et al., 2017))的僅 3.1%，相較於雞的 8-10% 較小(Ar et al., 2012)。雖然說蛋與恐龍的實際接觸面積可能會因為恐龍的重量下壓而增加，不過這僅限較外圈的蛋，內圈的蛋在沒有充分接觸或未接觸的情況下，可能沒辦法直接接收成體的熱。

因為不知道正常竊蛋龍胚胎發育的溫度範圍，故無法評估 TCI 中將蛋保持在此範圍內的條件。儘管如此，在現生近親的孵化範圍進行比較，這一條件可能被滿足。對於較冷實驗二中的孵化溫度，蛋的溫度在平衡狀態下為 23.7°C 至 30.2°C。這與短吻鱷(*Alligator mississippiensis*)的溫度相似，其範圍為 23.3°C 至 32.8°C (Lutz & Dunbar-Cooper, 1984)。在較熱的實驗三中，蛋最低溫度為 30.4°C，最高溫為 37.4°C。這個範圍不僅在前面的研究中竊蛋龍類孵化溫度 30°C 至 38°C 的範圍內 (Amiot et al., 2017; Bi et al., 2020)，且其平均溫度為 30 初度，接近於不同支系鳥類的平均孵蛋溫度(Webb, 1987)。鑒於鳥類在野外的孵化溫度有很大的差異，從 20°C 以下到 40°C 以上不等(Webb, 1987)，實驗記錄到的蛋溫很可能在其正常的孵育範圍內。

即便如此，其熱的來源可能不滿足 TCI 中「大部分熱來自成體」的描述。以體溫傳導效率，也就是成體提供蛋多少比例熱來看，實驗二中最高與最低者分別為 52.1% 與 20.7%。相較於現生鳥類歐絨鴨(*Somateria mollissima*)的 84.3%，此一數值相差甚大 (Hogan & Varricchio, 2020)，代表竊蛋龍可能無法以鳥類的效率孵蛋並相當程度仰賴環境熱源來孵蛋。

竊蛋龍可能無法達成 TCI 沒有不同步孵化的條件。雖然未知溫度對竊蛋龍胚胎發育確切的影響，但是以現生物種的標準實驗中蛋之間的溫度差可能造成發育速率的差異。在較冷的實驗二中，外圈的最高溫與最低溫蛋有 6°C 的溫度差異(圖七 a)。在野生鳥類巢穴中觀察到的溫度變化僅在 2°C 之內 (Boulton and Cassey, 2012)。在某些爬蟲類之中，2°C 的變化足以改變胚胎發育速率而產生性別比失衡的現象，由此可見溫度變動超出此範圍可能影響胚胎生理(Deeming & Reynolds 2015)。就發育速率來看，在恆定 37.5°C 孵育的駝鳥蛋孵育期為 39.3 天 (Hoyt et al., 1978)。但是當孵育溫度下降至 35°C，其孵育期延長至 47 天 (Hoyt et al., 1978)。綜上來看，倘若竊蛋龍在完成蛋窩後開始孵蛋，可能會因為蛋溫度不同而有不同步孵化的現象。

據歸納法，本研究的結果並不支持竊蛋龍類進行 TCI。

### 3、同時使用環境熱與體溫孵蛋

竊蛋龍類不但以較鳥類低的體溫傳導效率孵蛋，且對比實驗二、三，蛋的最高溫度會受到環境影響，並隨環境溫度變動而起伏。即便如次，孵蛋行為仍然有助於維持蛋窩溫度，使蛋的最低溫度高於環境溫度。此外，在有竊蛋龍類成體的情況下，蛋窩能夠避免極端的升降溫。跟沒有恐龍供熱的實驗一相比，有恐龍供熱的實驗二、三的的升溫幅度較小。

### 三、不同步孵化與竊蛋龍類孵蛋的行為對蛋發育順序的影響

#### (一)、同圈的不同步孵化

本研究中觀察到最外圈的蛋有溫度上的差異，經與自然對流模擬對比，推測主要為成體姿勢所造成的。在較冷的實驗二與較熱的實驗三當中，核心蛋的溫度比側邊蛋的溫度高。造成的原因除了成體接觸較多核心蛋，因而提供較多熱以外，較遠離核心的蛋可能較易與外界對流的空氣接觸，如實驗二中遠離核心的蛋有入夜後溫度下降的趨勢。這與現生鳥類蛋窩中所觀察到靠外圈的蛋因為接觸到外界的空氣而在親鳥離窩後溫度下降較快的結果一致 (Boulton & Cassey, 2012)。此結果支持 Bi et al. (2020) 成體姿勢造成同圈蛋的溫度分布不均。若外圈蛋之間彼此被產下的時間相近，如此的溫度差可能造成靠近成體的核心蛋較早孵化。

#### (二)、重疊組的不同步孵化

竊蛋龍生活在較乾燥炎熱的環境中 (Clark et al., 1999; Fanti et al., 2012; Norell et al., 2018)。在此種環境中且不一定有遮陰的情況下，已產下的蛋若暴露於環境之中則可能過熱而不正常發育或夭亡 (Stoleson & Beissinger, 1999)。竊蛋龍類為了避免蛋窩完成前胚胎的死亡而可能有類似鴛鴦幫蛋遮陰的護蛋行為 (guarding behavior)，或者如鴛鴦 (*Dromaius novaehollandiae*) 在蛋窩完成前就開始孵蛋的行為 (Bertram & Burger 1981; Buttemer et al., 1988)。因而使先產下的蛋先發育，漸而在蛋窩完成時，先產下的內圈蛋會較外圈蛋有較高的發育程度。

當蛋窩完成後，較遠離成體核心的外圈蛋溫度與其之下的內圈蛋相近甚至更低 (圖十)。由於孵育溫度增加，胚胎的發育速率也會隨之增加，因而推測內圈蛋的發育速率與外圈蛋相近或更快，保持蛋窩完成前孵蛋所造成內外圈間蛋發育程度上的差距，使內圈蛋較外圈蛋較早完成發育。最終形成如 Yang et al. (2019a) 所觀察到內圈蛋發育程度比外圈蛋發育程度高的現象。

相對而言，較靠近成體核心的外圈蛋因為接觸面積較多、較少受氣溫變動影響而維持較內圈蛋高的孵育溫度 (圖七 a)。因此，即便外圈蛋較晚被產下，其可能有相對於重疊的內圈蛋較高的發育速率與程度，因而較內圈蛋早完成發育，形成如 Bi et al. (2020) 所觀察到外圈蛋發育程度比內圈蛋高的現象。

此因為相對成體位置不同而有不同孵化順序的現象會因為環境以及成體對蛋的覆蓋程度變化而有所差異。在覆蓋程度更差、環境溫度低的情況，內圈蛋比外圈蛋早完成發育的現象會較明顯。如無法完全覆蓋蛋窩且最暖月月均溫約在 18°C 的巴氏奈美蓋特母龍。在覆蓋程度更佳、環境溫度較高的情況，外圈蛋比內圈蛋早完成發育的現象會較明顯。

### 四、竊蛋龍類孵育溫度範圍與性別決定機制

現生動物之中，性別決定的機制可分為透過性染色體或是特定基因產物的積累所造成性器官的分化，稱為遺傳性性別決定機制 (genotypic sex determination, GSD)，或是透過環境，如生存壓力、族群動態 (social dynamics)、或溫度所決定性別的環境性性別決定機制 (environmental sex determination, ESD)。其中，鱷類有 ESD 中的溫度依賴型性別決定機制 (Temperature-dependent sex determination, TSD) (Weber & Capel, 2021)。先前研究透過胺基酸組成的分析，認為 TSD 是包含鳥類在內爬行類 (reptilia) 的祖徵 (Janes et al., 2014)。

因此現生鳥類透過 Z 染色體上 *DMRT1* 基因的基因量(dosage)決定性別的 GSD 系統為特徵(Ioannidis et al., 2021)。而因為兩種與恐龍親源最近的物種使用不同的性別決定方式，因此無法與用親緣包夾法(phylogenetic bracketing)推測恐龍的性別決定機制。不過竊蛋龍在不同棲地的孵育溫度或許可以幫助了解這個謎團。

在實驗二中，環境的平均為 18.9 °C，相較於奈美蓋特層(Negmet Formation)18 °C (Owoccki et al., 2019)。因為蛋的溫度會受到環境溫度高低而影響，因此該地區的竊蛋龍蛋可能有跟實驗相近的 23.7 至 30.2 °C 或更高的孵育溫度。在實驗三中，平均環境溫度為 30.5 °C，較南雄群的平均 34 °C 來的低 (Ma et al., 2018)。基於相同原因，在南雄最暖月孵蛋的竊蛋龍可能有跟實驗三相近或更高的孵育溫度，如 Bi et al. (2020) 所推測竊蛋龍蛋孵育溫度 30 至 38 °C 即與實驗的 30.4 至 37.4 °C 相近。

現生動物中，使用 TSD 的物種會在使後代性別比相等的關鍵溫度(pivotal temperature)範圍 20-35 °C 內孵蛋(Ferrando-Bernal et al., 2022)。同種的關鍵溫度並沒有因不同族群而變化(Tilley et al., 2019)。親緣相近的物種其關鍵溫度也相近。舉鱷科(Crocodylidae)為例，不同物種間的關鍵溫度約落在 31.5-31.8 °C(對雌-雄轉變)和 32.5 °C 至 34 °C 之間(對雄-雌轉變)。而野外觀察灣鱷(*Crocodylus porosus*)的蛋窩內部孵育溫度約在 32.5 °C (Magnusson, 1979; Lang & Andrews, 1994)。Ferrando-Bernal et al. (2022) 認為此舉是為了避免性別比失衡導致族群滅絕。在最簡原則下，對為姊妹群的黃氏河源龍與奈美蓋特母龍，若兩物種皆使用 TSD，其關鍵溫度應相近。不過黃氏河源龍與奈美蓋特母龍的孵育溫度並沒有重疊(分別為 30.4 °C & 30.2 °C)。在關鍵溫度相近的情況下，使一種物種有相同的性別比的溫度會使另一種物種性別比失衡。

此外，現生使用 GSD 的內溫動物的胚胎發育溫度統計上較關鍵溫度高。既然竊蛋龍可能是內溫動物(Amiot et al., 2006; Wiemann et al., 2022)，且其孵育溫度更高於最高關鍵溫度的 35 °C。因此其更可能使用 GSD。

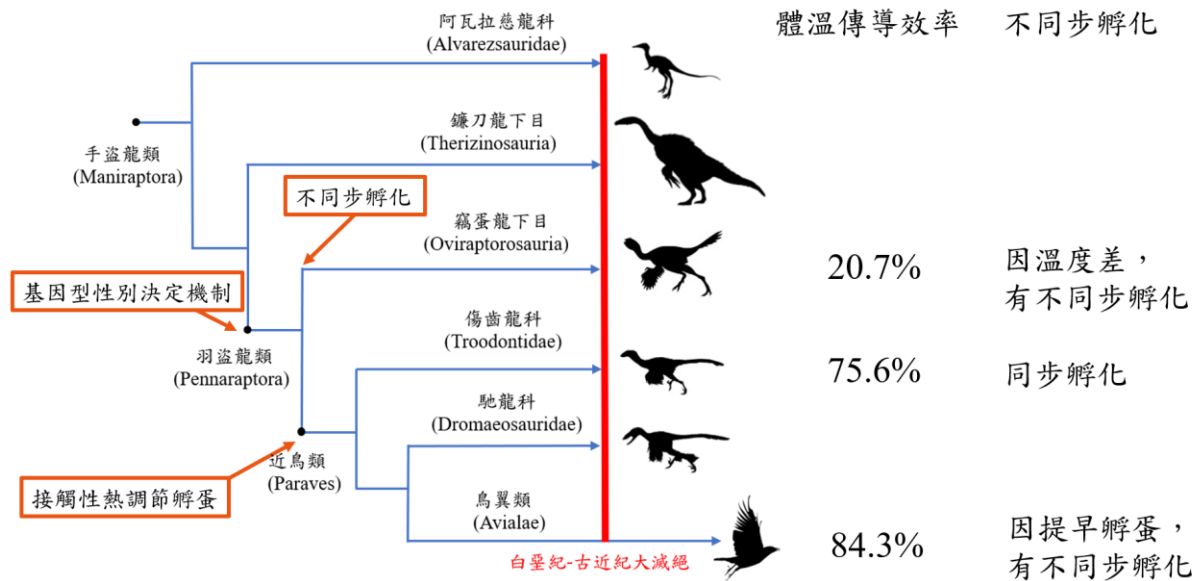
以地理分布來看，使用 TSD 的物種會在統計上較高溫(中位數 25 °C)的地區棲息，但是使用 GSD 且發育時間在 4 個月以下的物種則顯著的棲息在比該溫度更低的環境(Cornejo-Páramo et al., 2020)。以爬行類蛋重量與發育時間的異數關係(allometric relationship)來看，竊蛋龍最長的孵育時間不超過四個月(Deeming et al., 2006)。而奈美蓋特母龍分布在最暖月以現生物種的標準來看較低溫環境，與現生短孵育時間的 GSD 物種的生物地理特性相似。

分子時鐘(molecular clock)對鳥類 ZW 染色體的分析並不牴觸竊蛋龍可能使用 GSD 的假說。雖然最早 132-150 百萬年前部分 ZW 染色體體節(chromosomal segments)停止互換(recombination suppression)(Nam & Ellegren, 2008)，晚於鳥翼類(Avialae)與恐龍分家時間 155 百萬年前(Wang & Lloyd 2016)。即便如此原始性染色體(proto-sex chromosome)需要足夠突變累積使染色體停止互換，而性染色體可以數百萬年保持未分化(undifferentiated)。再加上分子時鐘仍無法確定 ZW 染色體出現的確切時間(Organ, 2008; Ellegren, 2013)。因此不與此假說矛盾。

## 五、生殖特徵的起源與演化

如果以上的推論為真，則基因性性別決定機制可能在包含竊蛋龍類以及鳥類的羽盜龍類(pennaraptora)的演化支即出現 (Foth et al., 2014)。對接觸性熱調節孵蛋的行為，實驗結果顯示，竊蛋龍類的孵蛋效率遠不及鳥類。而相近於鳥類的體溫傳導效率且沒有因蛋窩溫度差的同步孵化要直到美麗傷齒龍(*Troodon formosus*)才出現(Varricchio et al., 2002; Hogan & Varricchio, 2020)。因此推測接觸性熱調節孵蛋可能在近鳥類(paraves)此支系中出現。對於不同步孵化的行為的形成原因除了與現生鳥類透過在蛋窩完成前孵蛋的行為相似，竊蛋龍更由蛋窩孵育溫度差異造成不同步孵化。此結論同時支持現生鳥類的不同步孵化行為獨立衍化的結果與不同步孵化為竊蛋龍的共衍徵(synapomorphy)的假說 (Stoleson & Beissinger, 1995; Yang et al., 2019a)。

## 生殖特徵的起源與演化



圖十二：基因型性別決定機制、接觸性熱調節孵蛋與不同步孵化的可能起源。支系圖修改自 Hendrickx et al. (2015) 與 Pei et al. (2020)。

## 陸、結論

本研究首次復原實體大小竊蛋龍加熱器、蛋窩模型與利用有限元素數值模擬進行竊蛋龍的熱傳導孵蛋實驗。實驗結果發現竊蛋龍因未與內圈蛋接觸、未提供蛋孵育大部分的熱、以及未使所有蛋溫度相近，因此可能無法進行鳥類的接觸性熱調節孵蛋，只能以比鳥類低的體溫傳導效率孵蛋。在較冷(平均環境溫度 18.9 °C)與較熱(平均環境溫度 30.5 °C)的實驗皆發現兩種溫度分布趨勢：靠近成體核心的外圈蛋的平均溫度較高，且靠近成體核心的外圈蛋與其下面的內圈蛋之間溫度差異較遠離成體核心的大。數值模擬結果支持此趨勢可能為成體姿勢所造成的。此溫度分佈可能造成同圈靠近核心的蛋較早孵化。對相同位置重疊的外圈蛋與其下的內圈蛋來說，靠近成體核心的蛋圈中，外圈蛋先孵出，遠離成體核心的則是內圈蛋先孵出。此一現象可能在環境溫度較低以及成體覆蓋程度較差的情況下較為明顯。以環境較冷與較熱的實驗結果推測，倘若竊蛋龍類使用溫度型性別決定機制，則可能會性別比失衡，且竊蛋龍類展現與現生使用遺傳性性別決定機制(GSD)的生理以及生物地理特性。因此竊蛋龍較可能使用 GSD。



## 柒、參考資料

- Abbasnezhad, B., Hamdami, N., Monteau, J. Y., & Vatankhah, H. (2016). Numerical modeling of heat transfer and pasteurizing value during thermal processing of intact egg. *Food science & nutrition*, 4(1), 42-49.
- Abbasnezhad, B., Hamdami, N., Shahedi, M., & Vatankhah, H. (2014). Thermophysical and rheological properties of liquid egg white and yolk during thermal pasteurization of intact eggs. *Journal of Food Measurement and Characterization*, 8(4), 259-269.
- Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Escarguel, G., Fluteau, F., & Martineau, F. (2006). Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. *Earth and Planetary Science Letters*, 246(1-2), 41-54.
- Amiot, R., Wang, X., Wang, S., Lécuyer, C., Mazin, J. M., Mo, J., . . . Xu, X. (2017).  $\delta^{18}\text{O}$ -derived incubation temperatures of oviraptorosaur eggs. *Palaeontology*, 60(5), 633-647.
- Ar, A., Posmanik, R., Shmueli-Bauer, I., & Rozenboim, I. (2012). The dynamic role of the brood patch as part of the microclimate of the egg in the nest. *Abstracts: Nest construction and function*, 183.
- Berdahl, P., & Fromberg, R. (1982). The thermal radiance of clear skies. *Solar Energy*, 29(4), 299-314.
- Bertram, B., & Burger, A. (1981). Aspects of incubation in ostriches. *Ostrich*, 52(1), 36-43.
- Bertram, B. C. (1992). *The ostrich communal nesting system*: Princeton University Press.
- Bi, S., Amiot, R., Peyre de Fabrègues, C., Pittman, M., Lamanna, M. C., Yu, Y., . . . Xu, X. (2020). An oviraptorid preserved atop an embryo-bearing egg clutch sheds light on the reproductive biology of non-avian theropod dinosaurs. *Science Bulletin*. doi:10.1016/j.scib.2020.12.018
- Booth, D. T. (1987). Effect of temperature on development of mallee fowl *Leipoa ocellata* eggs. *Physiological Zoology*, 60(4), 437-445.
- Boulton, R. L., & Cassey, P. (2012). How avian incubation behaviour influences egg surface temperatures: relationships with egg position, development and clutch size. *Journal of avian biology*, 43(4), 289-296.
- Buttner, W. A., Astheimer, L. B., & Dawson, T. J. (1988). Thermal and water relations of emu eggs during natural incubation. *Physiological Zoology*, 61(6), 483-494.
- Carter, T. (1968). The hen's egg: density of egg shell and egg contents. *British Poultry Science*, 9(3), 265-271.
- Cornejo-Páramo, P., Lira-Noriega, A., Ramírez-Suástegui, C., Méndez-De-La-Cruz, F. R., Székely, T., Urrutia, A. O., & Cortez, D. (2020). Sex determination systems in reptiles are related to ambient temperature but not to the level of climatic fluctuation. *BMC Evolutionary Biology*, 20(1), 1-14.
- Deeming, C. (2002). *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*: Oxford University Press.
- Deeming, D. C., & Reynolds, S. J. (2015). *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*: Oxford University Press, USA.
- Denys, S., Pieters, J., & Dewettinck, K. (2003). Combined CFD and experimental approach for determination of the surface heat transfer coefficient during thermal processing of eggs. *Journal of Food Science*, 68(3), 943-951.
- Dong, Z.-M., & Currie, P. J. (1996). On the discovery of an oviraptorid skeleton on a nest of eggs at Bayan Mandahu, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33(4), 631-636. doi:10.1139/e96-046
- Ellegren, H. (2013). The evolutionary genomics of birds. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 44, 239-259.
- Fanti, F., Currie, P. J., & Badamgarav, D. (2012). New Specimens of *Nemegtomaia* from the Baruungoyot and Nemegt Formations (Late Cretaceous) of Mongolia. *PLoS one*, 7(2), e31330. doi:10.1371/journal.pone.0031330

- Ferrando-Bernal, M., & Lao, O. (2022). Genotypic Sex Determination Systems could be Adaptations to Extreme Temperature Environments in Reptiles and to Endothermy in Mammals and Birds. *bioRxiv*.
- Foth, C., Tischlinger, H., & Rauhut, O. W. (2014). New specimen of Archaeopteryx provides insights into the evolution of pennaceous feathers. *Nature*, *511*(7507), 79-82.
- Gliha, O., Kruczek, B., Etemad, S. G., & Thibault, J. (2011). The effective sky temperature: an enigmatic concept. *Heat and mass transfer*, *47*(9), 1171-1180.
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L., Norell, M., & Bottjer, D. (2006). Dinosaur eggs and nesting behaviors: a paleobiological investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *232*(2-4), 294-321.
- Grellet-Tinner, G., & Fiorelli, L. E. (2010). A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications*, *1*(1), 1-8.
- Grellet-Tinner, G., & Makovicky, P. (2006). A possible egg of the dromaeosaur Deinonychus antirrhopus: phylogenetic and biological implications. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *43*(6), 705-719.
- Hendrickx, C., Hartman, S. A., & Mateus, O. (2015). AN OVERVIEW OF NON-AVIAN THEROPOD DISCOVERIES AND CLASSIFICATION. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, *12*(1).
- Huber, M. L., Perkins, R. A., Friend, D. G., Sengers, J. V., Assael, M. J., Metaxa, I. N., . . . Vogel, E. (2012). New international formulation for the thermal conductivity of H<sub>2</sub>O. *Journal of Physical and Chemical Reference Data*, *41*(3), 033102.
- Ioannidis, J., Taylor, G., Zhao, D., Liu, L., Idoko-Akoh, A., Gong, D., . . . Clinton, M. (2021). Primary sex determination in birds depends on DMRT1 dosage, but gonadal sex does not determine adult secondary sex characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(10).
- Janes, D. E., Organ, C. L., Stiglec, R., O'Meally, D., Sarre, S. D., Georges, A., . . . Rutherford, K. (2014). Molecular evolution of Dmrt1 accompanies change of sex-determining mechanisms in reptilia. *Biology Letters*, *10*(12), 20140809.
- Ksepka, D. T. (2020). Feathered dinosaurs. *Current Biology*, *30*(22), R1347-R1353.
- Lang, J. W., & Andrews, H. V. (1994). Temperature-dependent sex determination in crocodylians. *Journal of Experimental Zoology*, *270*(1), 28-44.
- Lutz, P. L., & Dunbar-Cooper, A. (1984). The nest environment of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). *Copeia*, 153-161.
- Ma, M., Liu, X., & Wang, W. (2018). Palaeoclimate evolution across the Cretaceous–Palaeogene boundary in the Nanxiong Basin (SE China) recorded by red strata and its correlation with marine records. *Climate of the Past*, *14*(3), 287-302.
- Magnusson, W. E. (1979). Maintenance of temperature of crocodile nests (Reptilia, Crocodylidae). *Journal of Herpetology*, 439-443.
- McQuillan, F., Culham, J., & Yovanovich, M. (1984). Properties of Dry Air as One Atmosphere, Microelectronics Heat Transfer Lab. *Rept. UW/M HTL*, 8406.
- Mira, M., Valor, E., Boluda, R., Caselles, V., & Coll, C. (2007). Influence of soil water content on the thermal infrared emissivity of bare soils: Implication for land surface temperature determination. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, *112*(F4).
- Nam, K., & Ellegren, H. (2008). The chicken (*Gallus gallus*) Z chromosome contains at least three nonlinear evolutionary strata. *Genetics*, *180*(2), 1131-1136.
- Norell, M. A., Balanoff, A. M., Barta, D. E., & Erickson, G. M. (2018). A Second Specimen of *Citipati Osmolskae* Associated With a Nest of Eggs from Ukhaa Tolgod, Omnogov Aimag, Mongolia. *American Museum Novitates*, *2018*(3899), 1-44, 44.
- Organ, C. L., & Janes, D. E. (2008). Evolution of sex chromosomes in Sauropsida. *Integrative and*

- Comparative Biology*, 48(4), 512-519.
- Osborn, H. F., Kaisen, P. C., & Olsen, G. (1924). Three new theropoda, protoceratops zone, central Mongolia.
- Parker, S. L., & Andrews, R. M. (2007). Incubation temperature and phenotypic traits of *Sceloporus undulatus*: implications for the northern limits of distribution. *Oecologia*, 151(2), 218-231.
- Pei, R., Pittman, M., Goloboff, P. A., Dececchi, T. A., Habib, M. B., Kaye, T. G., . . . Xu, X. (2020). Potential for powered flight neared by most close avialan relatives, but few crossed its thresholds. *Current Biology*, 30(20), 4033-4046. e4038.
- Persons, W. S., Currie, P. J., & Norell, M. A. (2013). Oviraptorosaur tail forms and functions. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(3), 553-567.
- Sabliov, C. M., Farkas, B. E., Keener, K. M., & Curtis, P. A. (2002). Cooling of shell eggs with cryogenic carbon dioxide: a finite element analysis of heat transfer. *LWT-Food Science and Technology*, 35(7), 568-574.
- Stoleson, S. H., & Beissinger, S. R. (1995). Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited. In *Current ornithology* (pp. 191-270): Springer.
- Stoleson, S. H., & Beissinger, S. R. (1999). Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high ambient temperatures. *Journal of Animal Ecology*, 68(5), 951-962.
- Tanaka, K., Zelenitsky, D. K., Lü, J., DeBuhr, C. L., Yi, L., Jia, S., . . . Shen, C. (2018). Incubation behaviours of oviraptorosaur dinosaurs in relation to body size. *Biology Letters*, 14(5), 20180135.
- Tanaka, K., Zelenitsky, D. K., Therrien, F., & Kobayashi, Y. (2018). Nest substrate reflects incubation style in extant archosaurs with implications for dinosaur nesting habits. *Scientific reports*, 8(1), 1-10.
- Tarnawski, V. R., Momose, T., Leong, W. H., & Piper, D. J. W. (2011). Estimation of Quartz Content in Mineral Soils. In J. Gliński, J. Horabik, & J. Lipiec (Eds.), *Encyclopedia of Agrophysics* (pp. 275-280). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Tilley, D., Ball, S., Ellick, J., Godley, B. J., Weber, N., Weber, S. B., & Broderick, A. C. (2019). No evidence of fine scale thermal adaptation in green turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 514, 110-117.
- Varricchio, D. J., & Jackson, F. D. (2016). Reproduction in Mesozoic birds and evolution of the modern avian reproductive mode. *The Auk: Ornithological Advances*, 133(4), 654-684.
- Veghte, J. H., & Herreid, C. F. (1965). Radiometric determination of feather insulation and metabolism of arctic birds. *Physiological Zoology*, 38(3), 267-275.
- Wang, M., & Lloyd, G. T. (2016). Rates of morphological evolution are heterogeneous in Early Cretaceous birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1828), 20160214.
- Webb, D. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *The Condor*, 89(4), 874-898.
- Weber, C., & Capel, B. (2021). Sex determination without sex chromosomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 376(1832), 20200109.
- Weiß, R. (2020). Reproductive biology of Oviraptorosauria: Evidence from a historic eggshell collection from the Late Cretaceous Nanxiong Basin, South China. *Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn*.
- Wiemann, J., Menéndez, I., Crawford, J. M., Fabbri, M., Gauthier, J. A., Hull, P. M., . . . Briggs, D. E. (2022). Fossil biomolecules reveal an avian metabolism in the ancestral dinosaur. *Nature*, 1-5.
- Wiemann, J., Yang, T.-R., & Norell, M. A. (2018). Dinosaur egg colour had a single evolutionary origin. *Nature*, 563(7732), 555-558.
- Wiemann, J., Yang, T.-R., Sander, P. N., Schneider, M., Engeser, M., Kath-Schorr, S., . . . Sander, P. M. (2017). Dinosaur origin of egg color: oviraptors laid blue-green eggs. *PeerJ*, 5, e3706.
- Xing, L., Niu, K., Ma, W., Zelenitsky, D. K., Yang, T.-R., & Brusatte, S. L. (2021). An exquisitely preserved in-ovo theropod dinosaur embryo sheds light on avian-like prehatching postures.

*iScience*, 103516.

Yang, T.-R., Engler, T., Lallensack, J. N., Samathi, A., Makowska, M., & Schillinger, B. (2019). Hatching Asynchrony in Oviraptorid Dinosaurs Sheds Light on Their Unique Nesting Biology. *Integrative Organismal Biology*, 1(1). doi:10.1093/iob/obz030

Yang, T.-R., Wiemann, J., Xu, L., Cheng, Y.-N., Wu, X.-C., & Sander, P. M. (2019). Reconstruction of oviraptorid clutches illuminates their unique nesting biology. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64(3).

Zhao, B., Chen, Y., Lu, H.-L., Zeng, Z.-G., & Du, W.-G. (2015). Latitudinal differences in temperature effects on the embryonic development and hatchling phenotypes of the Asian yellow pond turtle, *Mauremys mutica*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114(1), 35-43.

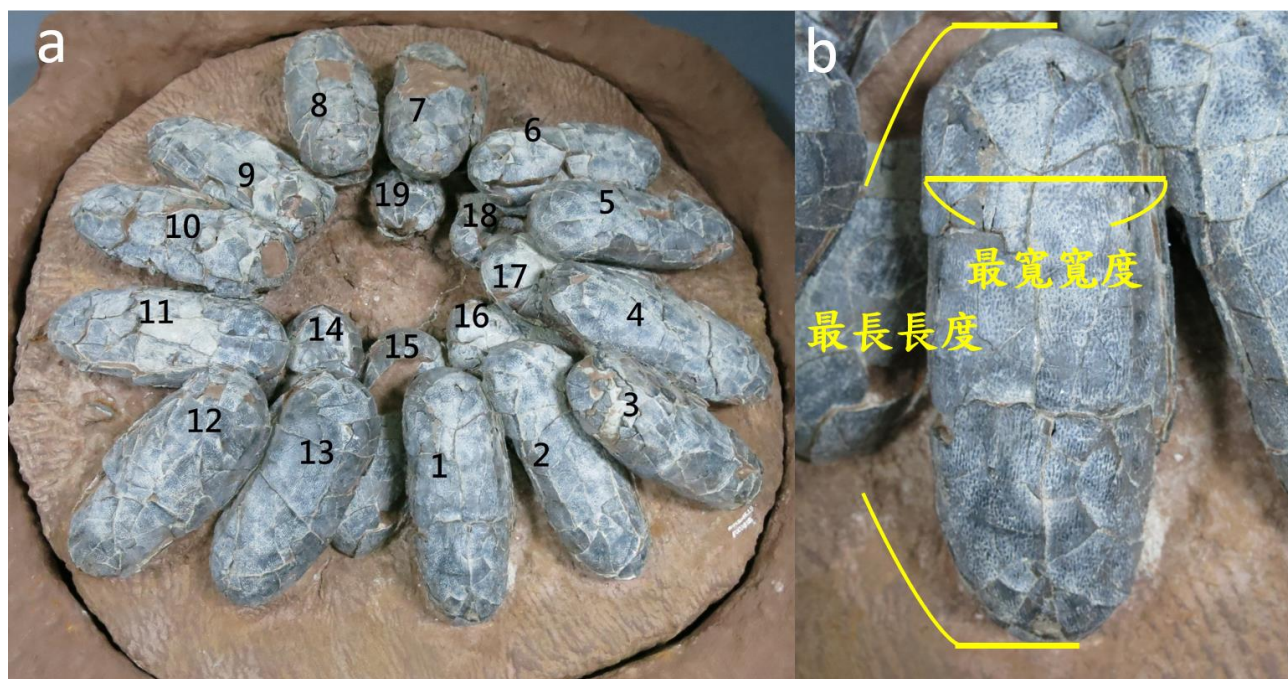
# 由竊蛋龍類蛋窩的熱傳導實驗與數值模擬反映其生殖生物學的演化

## 附錄

### 壹、 描述蛋窩 NMS042 F003855 與物種辨別

#### 一、描述蛋窩 NMS042 F003855

NMS042 F003855(圖一 a)。此窩蛋共有 19 顆，分成內外兩圈。外圈蛋為蛋 1-13，內圈蛋為蛋 14-19。內圈中心開口為一橢圓形，大小約為 11 公分\*7 公分。蛋有明顯兩兩配對的現象，蛋對(egg pairs)分別有蛋 1、2; 蛋 3、4; 蛋 5、6; 蛋 7、8; 蛋 9、10; 蛋 12、13; 蛋 14、15; 蛋 16、17。外圈編號 11 的蛋與內圈編號 18 和 19 的蛋沒有明顯的配對。蛋受保存的程度不一，較完整的蛋其鈍端剖面較接近圓形，且蛋身所形成的裂紋也較少，如編號 1、3、12、13。相較而言，較破碎的蛋其蛋殼有明顯的位移，也可以看到較多蛋內的填充物暴露，如編號 7、8、10。用游標尺量測蛋的最長長度與最寬寬度(圖一 b)。蛋的長度介於 167 到 187 毫米，寬度介於 65 到 76 毫米(表一)。



圖一：a. NMS042 F003855 的俯視圖與蛋的編號。其中蛋 1-13 為外圈蛋，14-19 為內圈蛋 b. 最長長度與最寬寬度的圖示。最長長度為鈍端中點到尖端中點的直線距離；最寬寬度為鈍端最寬處兩側的直線距離。

蛋編號	蛋最長長度(mm)	蛋最寬寬度(mm)
1	176.09	67.33
2	183.32	無法測量
3	170.6	71.27
4	187.3	76.73
5	172.63	65.21
6	169.3	58.59
7	177.99	82.83
8	174.15	70.2
9	175.6	無法測量
10	178.96	66.82
11	176.87	73.22
12	168.4	76.38
13	167.38	76.45
14	無法測量	無法測量
15	166.81	無法測量
16	無法測量	無法測量
17	166.26	75.66
18	無法測量	無法測量
19	無法測量	無法測量

表一：NMS042 F003855 每顆蛋的最長長度與最寬寬度測量值。若化石未被完全清修出或是被其他顆蛋遮擋，則標註無法測量。蛋編號請參考圖一。

## 二、蛋窩 NMS042 F003855 的物種辨別

Yang (2012)曾鑑定此窩為竊蛋龍類的蛋。進一步檢視發現其有線型瘤狀紋飾 (linearituberculate ornamentation)。在先前發現的長型蛋科之中，只有(Macroolithus sp.) (Yang et al., 2019)和瑤屯巨型蛋(Macroolithus yaotuensis) (Zhao 1975)的蛋表面紋飾是線型瘤狀紋飾。兩種蛋的蛋長度以及最寬度範圍，分別是 175-190 毫米、67-94 毫米與 152-197 毫米、58-86 毫米也與 NMS042 F003855 的長寬重疊(見表一)。但因為沒有進行蛋殼切片觀察乳突層與連續層(continuous layer)的厚度比，因而無法斷定是兩者之一。瑤屯巨型蛋曾被歸類於黃氏河源龍 (*Heyuannia huangi*) (Cheng et al., 2008)，因此，竊蛋龍加熱器參考黃氏河源龍的體型。

蛋種	蛋長度	蛋寬度	蛋殼厚度	表面紋飾	文獻來源
Macroolithus sp.	152-197mm	58-86mm	1.4-1.9mm	線型瘤狀紋飾	Yang et al., 2019
Macroolithus yaotuensis	175-210mm	67-94mm	1.0-1.8mm	線型瘤狀紋飾	Zhao, 1975; Weiß, 2021
NMS042 F003855	167-179mm	65-76mm	未量測	線型瘤狀紋飾	此篇研究

表二：NMS042 F003855 蛋與未定種巨型蛋和瑤屯巨型蛋蛋種比較。

## 貳、 竊蛋龍加熱器尺寸量測方法

依黃氏河源龍的模式標本(Lü, 2003)、國立自然科學博物館內的奈美蓋特母龍(Nemegtomaia)骨架模型與 Scott Hartman 的黃氏河源龍復原圖作為體型參考來製作竊蛋龍加熱器。

由於無法從 Lü (2003)中得知寬度(左肋骨經棘突到右肋骨的距離)，因而利用國立自然科學博物館內的奈美蓋特母龍(Nemegtomaia)骨架模型來縮放。取骨架總長的 2.5%間距。依此間距從背椎(dorsal vertebrae)到薦椎(sacral vertebrae)測量寬度。並以長骨(肱骨(humerus)和股骨(femur))的長短比值為縮放比例。

河源龍的厚度(背腹側的長度)以 Scott Hartman 的黃氏河源龍復原圖為參考，取與量測骨架寬度的同樣間距作為間隔，量出該位置的厚度(依比例放大)，再減去骨架的脊椎頂端到肋骨最寬處的距離，作為模型下方木材的突出長度。

骨架的部分以保麗龍和木材做為中心支架，模型骨架最外層以布料包覆，布料與模型骨架之間以氣泡紙與棉花填充，成品長 63.9 公分，最寬處 45.6 公分(於長軸 14.2 公分處)，最深處 33.2 公分(於長軸 49.7 公分處)。

## 參、 製作假竊蛋龍蛋的方法

加熱油土來塑造竊蛋龍蛋的形狀，並對照 NMNS CYN-2004-DINO-05 的尺寸確保大小相近。在其表面塗上樹脂加上其重量 5%的硬化劑，先刷上約 60 克的樹脂作為第一層。貼上準備好的玻璃纖維布。待其稍乾燥後，均勻的刷上約 40-50 克的第二層。放置等待樹脂硬化(圖二 a、b)。等到樹脂充分硬化後，將蛋放入約 60°C 的烤箱烤大約 2 小時。完成後取出將其中的油土挖出，留下空心，厚度約在 1.6-1.9 毫米之間的蛋殼。再以油土捏塑出鈍端的蓋子。刷上兩層樹脂，留直徑約 0.6 公分的圓不刷，作為放入溫度計以及灌入假蛋液的開口。

待樹脂硬化後，將底部油土加熱脫去。完成後蓋子的厚度大約在 1.6-2.5 毫米之間。以樹脂連接蓋子與蛋之後，將蛋裝自來水裝接近全滿(圖二 c)。距離溫度計金屬感測器三公分處捏一團油土，將溫度計通過先前預留的開口放入蛋中，確保充分浸泡在水中後，用樹脂加玻璃纖維布輔助封起。確定一切都妥當而蛋不會漏水後才開始進行實驗。

成品蛋的長度介在 19.3 到 21.2 公分，寬度介在 7.3 公分到 8.3 公分之間。蛋有形狀以及大小的差異，且蛋殼的厚度不均。但考量到即便是同一窩的竊蛋龍蛋都有大小與形狀的差異，且先前曾經發現同一顆蛋不同部位的蛋殼的厚度不一樣(Yang, 2012; Wiemann et al., 2017; Weiß, 2020)。因此本研究認為這些差異可能在自然情況下出現。



圖二：a. 竊蛋龍蛋形狀的油土。b. 刷上第一層樹脂與貼上玻璃纖維布的竊蛋龍蛋。c. 加熱脫去油土的竊蛋龍蛋。可以看到空心的蛋身以及留有孔洞給溫度計穿過的的蓋子。d. 蛋的最寬寬度與最厚厚度。黑色垂直軸為蛋的最厚厚度，黃色水平軸為蛋的最寬寬度。

### 嗣、還原蛋的傾角

蛋垂直於其長軸的截面在形成時為圓形，在母體骨盆中的蛋即呈現如此 (Sato et al., 2005)。掩埋過程所受到地質作用使垂直於地面的那端產生形變，而平行地面的另一端則因蛋被岩層固定而維持原貌，因而形成長軸與短軸。長軸代表的是蛋原始圓剖面的直徑，在測量上是最寬寬度；而短軸則代表壓縮後長度，在測量上是最厚厚度 (圖二 d)。可以利用這兩個數值計算出原始傾角，公式為 (Yang et al., 2019)：

$$\text{量測角度} * \left(1 + \frac{\text{長軸} - \text{短軸}}{\text{長軸}}\right) = \text{原本角度}。 \quad (1)$$

在計算時，倘若蛋在埋藏之前已經破裂，則復原的傾角會更較正常的小，如蛋 6、8、11。因此角度僅參考鈍端保持完整形狀近乎圓形的標本 (表三)。



蛋編號	蛋傾斜角度 (度)	蛋鈍端情況	還原角度 (度)
1	23.9	完整	32.33759
2	無法測量	無觀測	無
3	23.9	完整(被抬升)	35.22458
4	無法測量	無觀測	無
5	18.67	完整	25.38673
6	12.9	凹陷	14.47424
7	無法測量	無觀測	無
8	14.466	破碎	19.00569
9	9.33	無觀測	無
10	無法測量	無觀測	無
11	7.7	蛋身碎	11.4501
12	21.43	完整	31.85882
13	18.83	完整	28.93835
14	無法測量	無觀測	無
15	無法測量	無觀測	無
16	無法測量	無觀測	無
17	無法測量	無觀測	無
18	無法測量	無觀測	無
19	無法測量	無觀測	無

表三：NMS042 F003855 中蛋傾斜角度的測量值與還原值。其中僅特別觀察可測量到蛋角度的蛋鈍端情形。蛋 3 的位置在蛋 2 之上，因不確定是地質作用造成或是原始埋藏情況，因而特別註記。

## 伍、計算熱對流係數的公式與參數

### (一)、計算熱對流係數

依照空氣的性質計算在該溫度下無因次的格拉秀夫數(Grashof number, Gr)、卜然托數(Prandtl number, Pr)與瑞立數(Rayleigh number, Ra) (公式 1、2、3)。後以關係式計算出紐賽數(Nusselt Number, Nu)，回推熱對流係數(heat transfer coefficient, h)(4) (Incropera et al., 2006)。

$$Gr = \frac{L^3 \rho^2 g \Delta T \beta}{\mu^2} \quad (2)$$

$$Pr = \frac{\mu C_p}{k} \quad (3)$$

$$Ra = Gr Pr \quad (4)$$

$$h = \frac{k \cdot Nu}{L} \quad (5)$$

其中 L 為特徵長度(characteristic length)，會根據幾何不同而不同。 $\rho$  為空氣密度；g 為重力； $\mu$  為動黏滯性(kinematic viscosity)； $\beta$  為熱膨脹係數(thermal expansion coefficient)，在假設其表現如理想氣體的情況下計算方式為

$$\beta = 1/T_f ; T_f \text{ 為空氣溫度與接觸表面溫度的平均} \quad (6)$$

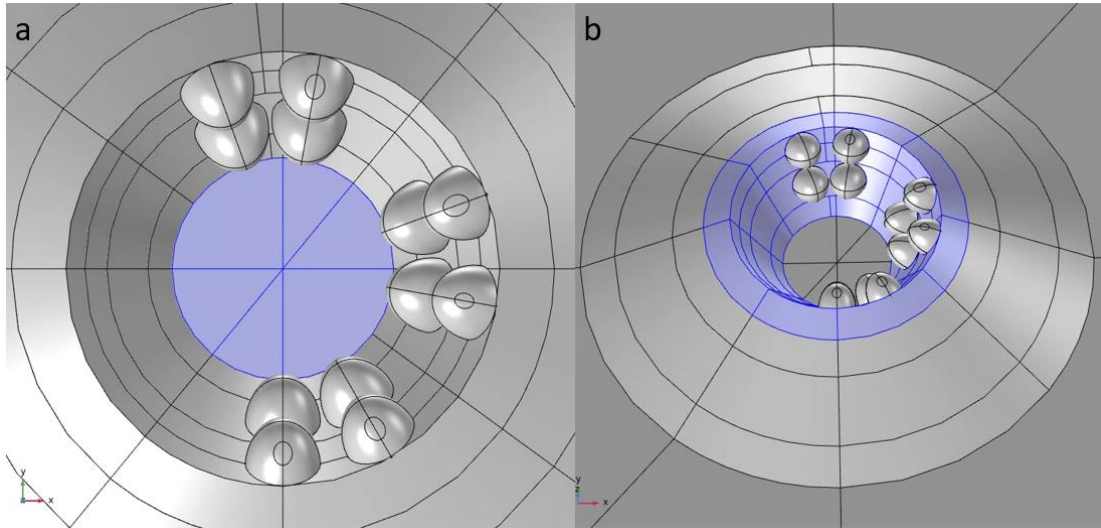
對於蛋窩中心的水平平面，假設其自然對流與水平平板的自然對流相同(圖三 a)。其經驗式為：

$$Nu = 0.27Ra^{\frac{1}{4}} \quad (7)$$

特徵長度在模擬中為 0.12m。

對於蛋窩內壁以及外壁的曲面，假設其與傾斜平面的自然對流相同。在計算時重力項還要乘上  $\cos(\theta)$ ，對於蛋窩內壁  $\theta$  為  $30^\circ$ ，特徵長度為 0.1m。對於蛋窩外壁， $\theta$  為  $60^\circ$ ，特徵長度為 0.075m(圖三 b)。其經驗式為：

$$Nu = \left\{ 0.825 + \frac{0.387Ra^{\frac{1}{4}}}{\left[ 1 + \left( \frac{0.492}{Pr} \right)^{\frac{9}{16}} \right]^{\frac{8}{27}}} \right\}^2 \quad (8)$$



圖三。a. 設定水平平面的自然對流。b. 設定傾斜平面自然對流的表面。

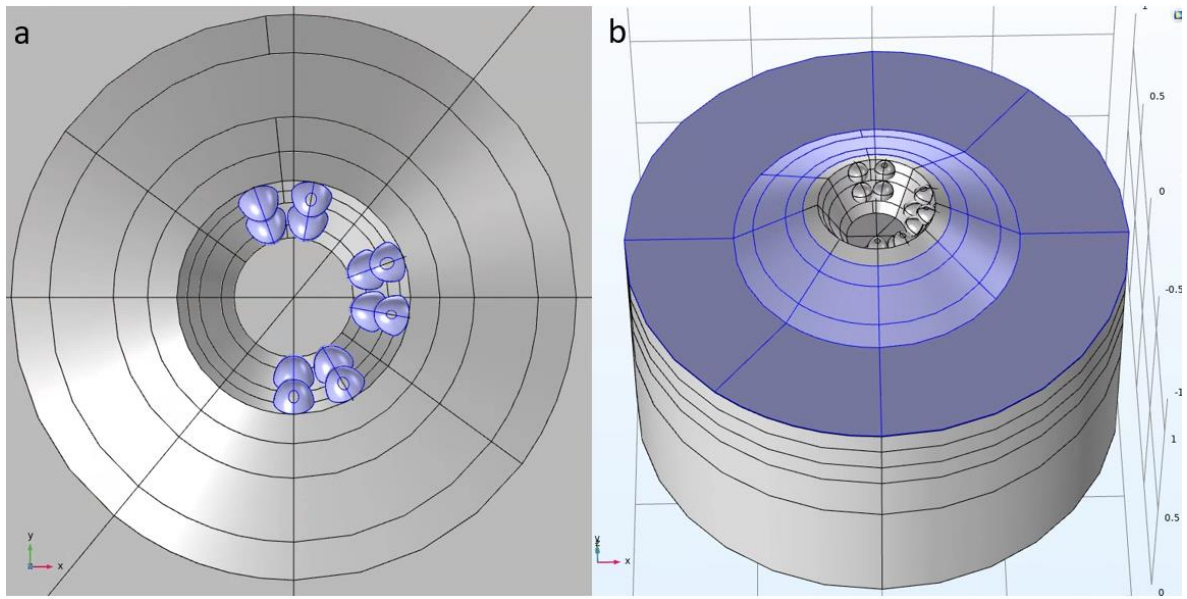
對蛋鈍端露出蛋窩的表面，假設其與球體的自然對流相同。特徵長度為橢球兩軸的平均 0.04875m。其經驗式為：

$$Nu = 2 + \frac{0.589Ra^{\frac{1}{4}}}{\left[ 1 + \left( \frac{0.469}{Pr} \right)^{\frac{9}{16}} \right]^{\frac{4}{9}}} \quad (9)$$

對其餘受外界空氣影響的蛋窩外壁，假設其熱對流與平面的強制對流相同(圖四 b)。特徵長度假定為 0.611m，其經驗式為：(Kumar & Mullick, 2010)

$$6.63 + 3.87 * Vw^{0.8} \left( \frac{L}{0.925} \right)^{-0.2} \quad (10)$$

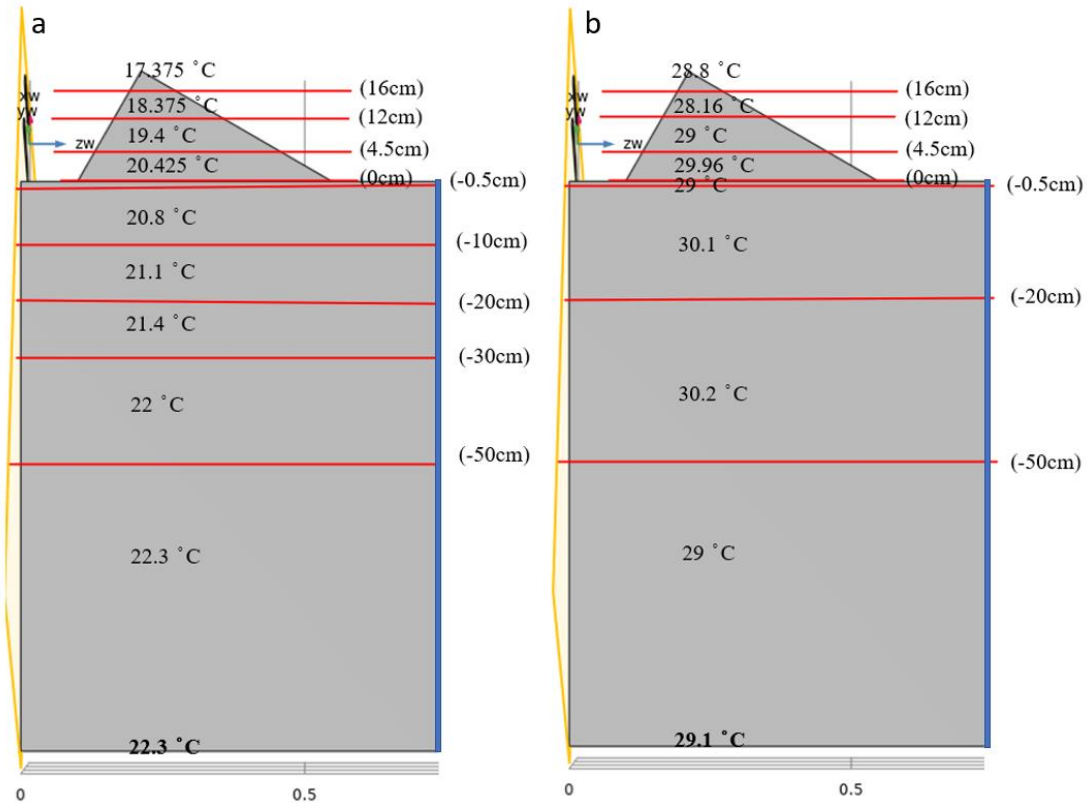
其中  $V_w$  為該實驗時間區間內的平均風速(m/s)



圖四。a. 設定球體自然對流的表面。b. 設定強制對流的表面。

### 陸、模擬初始值的設定

實驗二中，內圈蛋的初始值為  $19.06^{\circ}\text{C}$ 、外圈蛋的初始值為  $17.53^{\circ}\text{C}$ 。實驗三中，內圈蛋的初始值為  $28.983^{\circ}\text{C}$ 、外圈蛋的初始值為  $27.85^{\circ}\text{C}$ 。土壤的初始溫度設定如圖五。



圖五。a. 較冷的實驗二土壤初始值溫度分布。最底土壤為粗體的  $22.3^{\circ}\text{C}$ 。b. 較熱的實驗三土壤初始值溫度分布。最底土壤為粗體的  $29.1^{\circ}\text{C}$ 。黃色邊界為蛋窩旋轉軸，藍色邊界為熱絕緣。

### 柒、理想蛋窩中蛋與恐龍的接觸面積

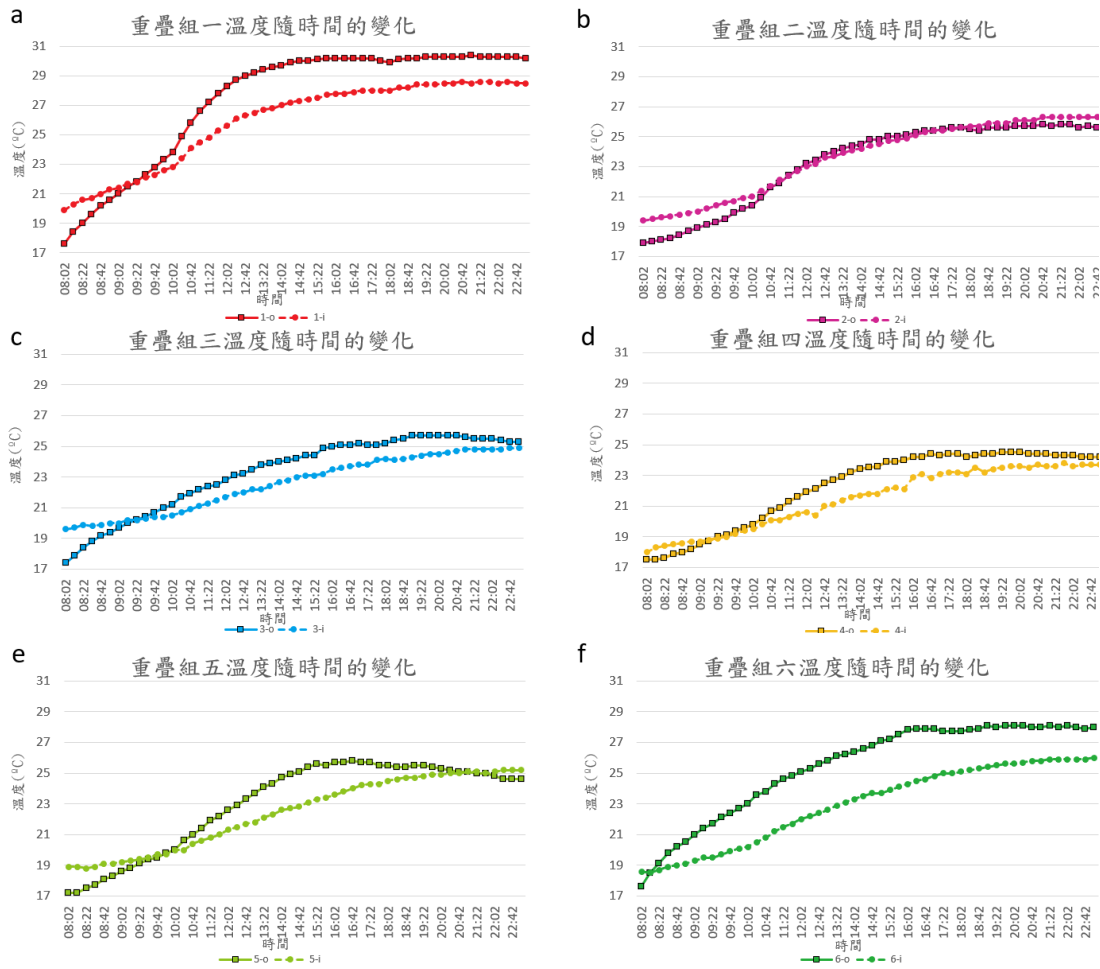
透過 Image J 分析繫在竊蛋龍加熱器腹部的白布所沾染到的染料面積(圖四 b)所得到的結果如表四。

蛋編號	實驗二接觸面積(cm <sup>2</sup> )	實驗三接觸面積(cm <sup>2</sup> )
1-o	12.32	7.93
2-o	1.93	8.10
3-o (側翼)	2.85	5.29
4-o (側翼)	0.76	10.22
5-o (側翼)	8.13	8.72
6-o	11.28	0
1-i	0	0
2-i	0	0
3-i	0	0
4-i	0	0
5-i	0	0
6-i	0	0

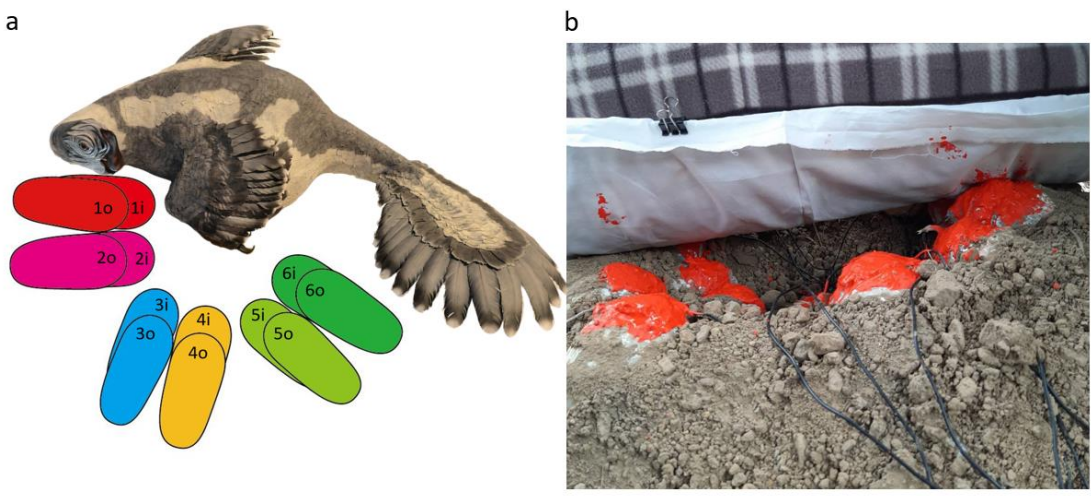
表四：竊蛋龍加熱器與蛋的接觸面積。「側翼」代表由熱敷墊的側翼所接觸到的面積。

### 捌、實驗二蛋窩內外重疊組溫度差

所有的重疊組除了蛋 2-o 與 2-i，其他的蛋在大部分的時間外圈蛋的溫度都比內圈蛋來的高(比較的蛋窩示意圖請見圖七 a)。外圈與內圈的溫度差，最小的為蛋 2-o 與蛋 2-i，相差 0.6°C。最大的為蛋 6-o 與蛋 6-i，相差 2°C。蛋 5-o 溫度在實驗中大部分都比蛋 5-i 高，並在入夜之後其溫度開始下降，約 21:22 降的比蛋 5-i 低(圖六 e)。這個也見於其他遠離恐龍的蛋，如蛋 3-o、4-o(圖六 c、d)。



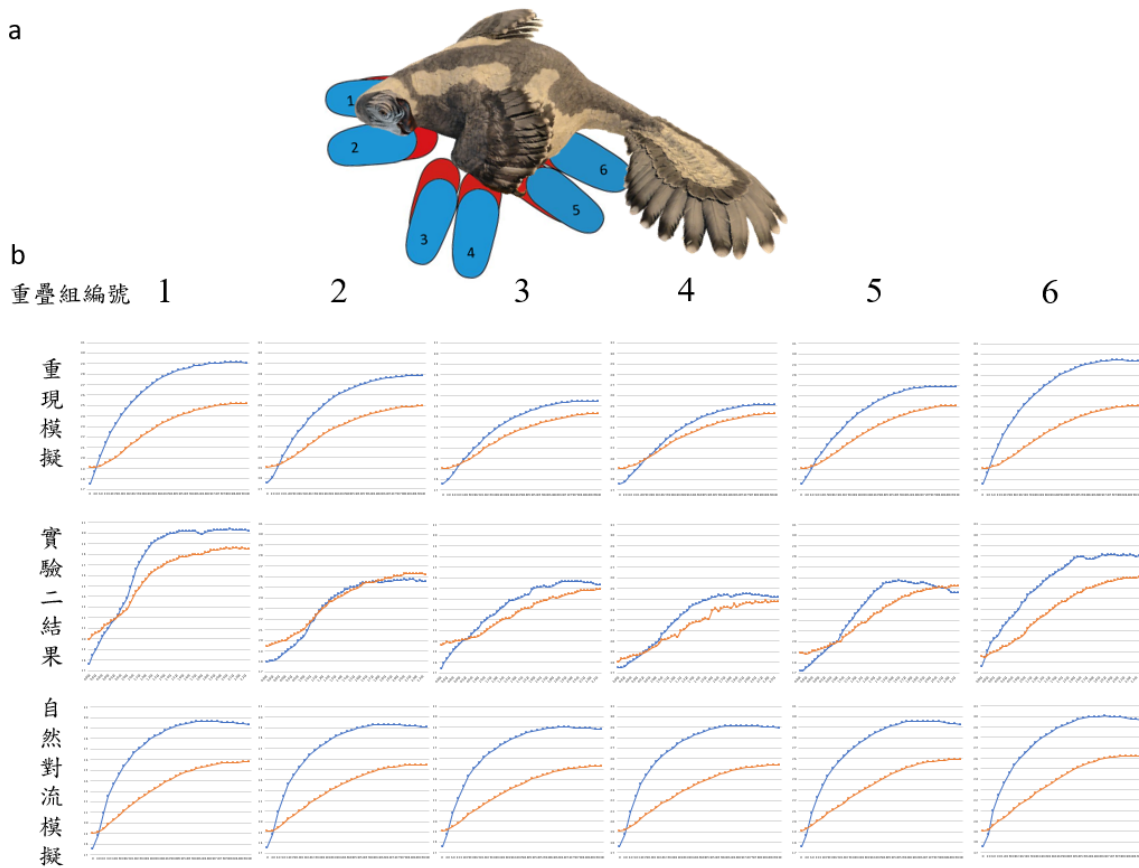
圖六：內外重疊組溫度之比較。黑色框者為外圈蛋，內圈蛋無框。a：蛋 1 與 7 溫度隨時間的變化。b：蛋 2 與 8 溫度隨時間的變化。c：蛋 3 與 9 溫度隨時間的變化。d：蛋 4 與 10 溫度隨時間的變化。e：蛋 5 與 11 溫度隨時間的變化。f：蛋 6 與 12 溫度隨時間的變化。蛋的編號請參考圖七 a。



圖七：a. 參考蛋窩示意圖，上下重疊的蛋為比較的單元，故以相同顏色表示。b. 測量參考蛋窩中蛋與恐龍的接觸面積實驗圖。

## 玖、實驗二重現模擬、自然對流模擬與實驗數據的對比

如圖八，在重現模擬與實驗數據皆可見外圈蛋(藍色線)隨位置越接近側邊而下降，並在接近核心後上升；外圈與內圈蛋(紅色線)的差值隨位置越接近側越小。這樣的趨勢並沒有在自然對流模擬中呈現。



圖八、a. 蛋窩重疊組與相對恐龍位置對照圖。藍色蛋上的數字對應到圖 b 中重疊組的編號。b. 列為不同模擬與實驗所有重疊組的溫度隨時間變化圖，行為重疊組在不同模擬與實驗結果的對照。

## 壹拾、附錄參考資料

- CHENG, Y. n., Qiang, J., WU, X. c., & SHAN, H. y. (2008). Oviraptorosaurian eggs (Dinosauria) with embryonic skeletons discovered for the first time in China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 82(6), 1089-1094.
- Incropera, F. P., DeWitt, D. P., Bergman, T. L., & Lavine, A. S. (2006). *Fundamentals of heat and mass transfer 6th ed.* (Vol. 6): Wiley New York.
- Kumar, S., & Mullick, S. (2010). Wind heat transfer coefficient in solar collectors in outdoor conditions. *Solar Energy*, 84(6), 956-963.
- Lü, J. (2003). A new oviraptorosaurid (Theropoda: Oviraptorosauria) from the Late Cretaceous of southern China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(4), 871-875.
- Sato, T., Cheng, Y. N., Wu, X. C., Zelenitsky, D. K., & Hsiao, Y. F. (2005). A pair of shelled eggs inside a female dinosaur. *Science*, 308(5720), 375. doi:10.1126/science.1110578
- Weiß, R. (2020). Reproductive biology of Oviraptorosauria: Evidence from a historic eggshell collection from the Late Cretaceous Nanxiong Basin, South China. *Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn*.
- Wiemann, J., Yang, T.-R., Sander, P. N., Schneider, M., Engeser, M., Kath-Schorr, S., . . . Sander, P. M. (2017). Dinosaur origin of egg color: oviraptors laid blue-green eggs. *PeerJ*, 5, e3706.
- Yang, T.-R., Wiemann, J., Xu, L., Cheng, Y.-N., Wu, X.-C., & Sander, P. M. (2019). Reconstruction of oviraptorid clutches illuminates their unique nesting biology. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64(3).
- Zhao, Z.-K. (1975). The microstructure of the dinosaurian eggshells of Nanxiong Basin, Guangdong Province. 1. On the classification of dinosaur eggs. *Vertebrata Palasiatica*, 13(2), 105-117.