

A Review of Extra-Pair Copulations in Birds

Jingwen Cao

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei
Email: cao033194@126.com

Received: Apr. 19th, 2018; accepted: May 3rd, 2018; published: May 10th, 2018

Abstract

It has been demonstrated in birds that social monogamy does not necessarily mean genetic monogamy. Extra-pair copulation (EPC) is a common breeding strategy in many species. Despite the recent 30 years of research, the reasons for the occurrence of EPCs and the significant differences in interspecies have not been well explained yet. This paper makes a review from three perspectives concerning, the trade-off between costs and benefits of male and female in EPCs, the factors that affect EPCs as well as the future prospects.

Keywords

Extra-Pair Copulations, Birds, Review

鸟类配偶外交配的研究进展

曹静文

武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉
Email: cao033194@126.com

收稿日期: 2018年4月19日; 录用日期: 2018年5月3日; 发布日期: 2018年5月10日

摘要

在鸟类中, 社会一夫一妻制不一定意味着遗传一夫一妻制。配偶外交配(extra-pair copulations, EPCs)是许多鸟类的常见繁殖策略。尽管经过了近30年的研究, 但EPCs发生的原因及其种间存在的巨大差异仍然没有得到很好的解释。本文从EPCs中两性成本与收益的权衡、影响EPCs的因素以及未来展望三个角度进行了综述。

关键词

配偶外交配, 鸟类, 综述

Copyright © 2018 by author and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

虽然 90% 的鸟类是社会上一夫一妻制[1], 但大部分物种并不是遗传上的一夫一妻制[2] (可能是一夫多妻制、一妻多夫制或混交制)。鸟类的交配系统远比我们想象中复杂。配偶外交配(extra-pair copulations, EPCs)是雄性或雌性个体与其社会伴侣以外的个体交配的行为。由此, 可能会产生配偶外受精(extra-pair fertilization, EPF)、配偶外父权(extra-pair paternity, EPP)、配偶外母权(extra-pair maternity, EPM)以及配偶外后代(extra-pair young, EPY)。遗传研究表明, 大约有 86% 一夫一妻制的雀形目鸟类追求 EPCs 作为混合交配策略的一部分[3]。本文从 EPCs 中两性成本与收益的权衡、影响 EPCs 的因素以及未来展望三个角度对 EPCs 现象进行了综述。

2. EPCs 中两性成本与收益的权衡

2.1. 基于雄性的观点

2.1.1. 雄性 EPCs 收益

EPP 为社会上一夫一妻制的雄性提供了一种通过在子女关系之外选择后代来增加繁殖成功的机会, 但通常不需要提供父母照顾。因此, EPP 会增加雄性繁殖的成功。

2.1.2. 雄性 EPCs 成本

雄性寻求 EPCs 可能是以减少配偶守卫为代价的, 从而会导致自身的巢室中产生 EPY [4]。

2.1.3. 雄性反 EPCs 策略

雄性为了降低在巢穴中亲子丧失的风险一般会制定交配策略, 如频繁交配、配偶守卫、和对雌性的直接“体罚”等[5]。研究者们对雄性黑喉蓝林莺(*Dendroica caerulescens*)的行为观察表明, 更密切地守卫其社会配偶的雄鸟巢内不太可能产生 EPY; 此外, 在“生育风险期”对雄鸟进行 1 小时的实验性拘留增加了其巢内 EPY 的可能性; 故雄性防护强度与巢内出现 EPY 的可能性呈负相关, 这一点支持“配偶守卫减少 EPF 的假设” [4]。

2.2. 基于雌性的观点

EPCs 可能是被迫的(即雌性抗拒), 被诱导(即雌性开始交配)或中性(即雌性既不表现抵抗也不诱导)。一些研究者提出: 雌性可以抵抗额外的交配, 并且对其社交伴侣以外的雄性采取积极行动[6]。目前, EPCs 到底是雌性的“适应策略”还是雄性的“强制策略”仍然无法确定。

2.2.1. 雌性 EPCs 收益

1) 直接收益: 非遗传性收益

Griffith 等(2002)表明: 雌性可以评估雄性所拥有的资源[2], 针对性寻求 EPCs 为后代获得非遗传性资源(食物、领土、配偶外雄性提供的保护等), 从而可以提高自身和后代的生存率, 降低被捕食风险。

2) 间接收益: 遗传性收益

优质基因假说认为, 雌性可以通过一些表型线索判断雄性的遗传质量, 针对性地寻求 EPCs 对象, 为后代获取“优质基因”。遗传相容性假说也表明, 雌性可以通过表型线索评估自己和雄性间的遗传相似程度, 寻求 EPCs 是为了追求其遗传相容性最大化。EPCs 被认为是雌性修改初选配偶的一种手段, 因为她们在选择社交配偶时往往受到限制[7]。参与 EPCs 可以起到一个“下注”策略的作用, 雌性可能试图在不可预测的环境中产生具有各种基因型的后代, 从而换来对后代适合度的间接益处, 大大增加后代的生存。当雌性与不育或精子枯竭的雄性交配时, EPCs 也可以作为雌性的“生育保险”[8]。雌性可能不主动选择 EPCs, 但也不拒绝其他雄性的额外交配要求, 因为作为“最好的一个坏行为”策略, 接受一个额外交配的成本比抗拒要小[9]。

2.2.2. 雌性 EPCs 成本

雌性不一定会从 EPCs 中受益, 在增加性接触性疾病或寄生虫暴露, 增加捕食率, 时间上的浪费或雌性“报复”方面, EPCs 可能会让雌性付出非常昂贵的代价[9]。

3. 影响 EPCs 的因素

EPP 受到许多因素的影响, 包括第二性征、身体大小、年龄、一夫多妻制、繁殖时机等。本文选取了第二性征和年龄两个表型因素进行了探讨。

3.1. EPCs 与第二性征

Møller 等(1994)的比较分析表明, EPP 在鸟类第二性征的演变中起了重要的作用[10]。对于社会上一夫一妻制的物种来说, 雌性在 EPCs 中获得的主要优势可能是增加其后代的遗传适应性。由于雄性(遗传)质量大多不能直接测量, 所以雌性在 EPCs 对象选择时主要基于雄性的一些次要性状。一些雀形目物种如 *Luscinia megarhynchos*, 雄鸟的鸣声和“曲目”作为一个表明雄鸟表型或遗传质量的“性装饰品”, 似乎影响着雌鸟 EPCs 的选择, 在对雌性的社会伴侣和婚外伴侣“曲目”大小的比较发现, 婚外伴侣有更大的曲目(signed Wilcoxon test, $n = 8$; $Z = -1.85$, $P = 0.08$) [11]。Møller 等(2003)在对西班牙南部的一种候鸟 *Hirundo rustica* 的研究表明: 身体状况良好, 尾羽长的雄鸟, 其巢内只有较小比例 of EPP [12]。此外, 雄性杂色姬鹀 (*Ficedula hypoleuca*)的一些表型特征也可以预测 EPP, 研究表明: “戴绿帽子者”相比“被戴绿帽子者”, 往往具有更大的跗骨和更具吸引力的“性装饰品”即更黑的背羽和更大的额斑[13]。

3.2. EPCs 与年龄

Lehtonen 等(2009)认为: 雄性在 EPP 中的成功取决于其表型, 特别是年龄有决定性的影响[14]。年龄越大的雄性 *Emberiza citrinella* 越有可能从 EPCs 中获益[15]。Bouwman 等(2007)也提出, 从事 EPCs 的雌性应该会选择年龄较大的雄性, 因此“长期生存”可被视为一个质量指标[16]。

4. 未来展望

分子遗传技术的应用已经彻底改变了我们对鸟类交配系统的看法。随着时间的推移, 各种关于鸟类配偶外交配的大尺度和长时间的数据积累, 必将刷新我们对鸟类的交配系统以及其繁殖策略的认识。当然, 这需要研究者们夜以继日的不断努力以及对科学问题的执着探索与思考。我们期待着: 越来越多全新的且具有普适意义的理论来对这一现象的完美解释。

参考文献

- [1] Lack, D.L. (1968) Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen, London.
- [2] Griffith, S.C., Owens, I.P.F. and Thuman, K.A. (2002) Extra Pair Paternity in Birds: A Review of Interspecific Variation and Adaptive Function. *Molecular Ecology*, **11**, 2195. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01613.x>
- [3] And, D.F.W. and Stewart, I.R.K. (2003) Extra-Pair Paternity in Birds: Causes, Correlates, and Conflict. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, **34**, 365-396.
- [4] Chuangdobbs, H.C., Webster, M.S. and Holmes, R.T. (2001) The Effectiveness of Mate Guarding by Male Black-Throated Blue Warblers. *Behavioral Ecology*, **12**, 541-546. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.5.541>
- [5] Perlut, N.G., Kelly, L.M., Zalik, N.J. and Strong, A.M. (2012) Male Savannah Sparrows Provide Less Parental Care with Increasing Paternity Loss. *Northeastern Naturalist*, **19**, 335-344. <https://doi.org/10.1656/045.019.0214>
- [6] Lanctot, R.B., Sandercock, B.K. and Kempnaers, B. (2000) Do Male Breeding Displays Function to Attract Mates or Defend Territories? The Explanatory Role of Mate and Site Fidelity. *Waterbirds the International Journal of Waterbird Biology*, **23**, 155-164.
- [7] Albrecht, T., Schnitzer, J., Kreisinger, J., Exnerová, A., Bryja, J. and Munclinger, P. (2007) Extrapair Paternity and the Opportunity for Sexual Selection in Long-Distant Migratory Passerines. *Behavioral Ecology*, **18**, 477-486. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm001>
- [8] Sheldon, B.C. (1994) Male Phenotype, Fertility, and the Pursuit of Extra-Pair Copulations by Female Birds. *Proceedings of the Royal Society of London*, **257**, 25-30. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0089>
- [9] Arnqvist, G. and Kirkpatrick, M. (2005) The Evolution of Infidelity in Socially Monogamous Passerines: The Strength of Direct and Indirect Selection on Extrapair Copulation Behavior in Females. *American Naturalist*, **165**, S26. <https://doi.org/10.1086/429350>
- [10] Møller, A.P. and Birkhead, T.R. (1994) The Evolution of Plumage Brightness in Birds Is Related to Extrapair Paternity. *Evolution*, **48**, 1089. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb05296.x>
- [11] Landgraf, C., Wilhelm, K., Wirth, J., Weiss, M. and Kipper, S. (2017) Affairs Happen—To Whom? A Study on Extrapair Paternity in Common Nightingales. *Current Zoology*, **63**, 421-431. <https://doi.org/10.1093/cz/zox024>
- [12] Møller, A.P., Brohede, J., Cuervo, J.J., de Lope, F. and Primmer, C. (2003) Extrapair Paternity in Relation to Sexual Ornamentation, Arrival Date, and Condition in a Migratory Bird. *Behavioral Ecology*, **14**, 707-712. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg051>
- [13] Canal, D., Potti, J. and Dávila, J.A. (2011) Male Phenotype Predicts Extra-Pair Paternity in Pied Flycatchers. *Behaviour*, **148**, 691-712. <https://doi.org/10.1163/000579511X573917>
- [14] Lehtonen, P.K., Primmer, C.R. and Laaksonen, T. (2009) Different Traits Affect Gain of Extrapair Paternity and Loss of Paternity in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, **77**, 1103-1110. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.01.014>
- [15] Sundberg, J. and Dixon, A. (1996) Old, Colourful Male Yellowhammers, *Emberiza citrinella*, Benefit from Extra-Pair Copulations. *Animal Behaviour*, **52**, 113-122. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0157>
- [16] Bouwman, K.M., Dijk, R.E.V., Wijmenga, J.J. and Komdeur, J. (2007) Older Male Reed Buntings Are More Successful at Gaining Extrapair Fertilizations. *Animal Behaviour*, **73**, 15-27. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.01.031>

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2330-1724, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: ojs@hanspub.org