

A Review of the Relationship between Cooperative Breeding and Climate in Birds

Chen Li

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei
Email: li_chen@whu.edu.cn

Received: Apr. 26th, 2019; accepted: May 10th, 2019; published: May 17th, 2019

Abstract

In birds, the phenomenon that one or more non-breeders in the group help the breeder to raise the offspring together is called cooperative breeding. Interspecific variation in cooperative reproduction intensity of birds is influenced by many factors and has been a research hotspot. The climate hypothesis is one of the hypotheses to explain the evolution of cooperative reproduction in birds. Climate variability will produce ecological pressure, which is mainly reflected in two aspects: one is that precipitation will affect the abundance of food in the future, which will affect the quality and quantity of birds; the other is that temperature change will also affect the survival and gender of birds, etc. There are no clear answers about the relationship between climate and cooperative breeding of birds, and further research is required. This paper summarizes the current research and puts forward the prospect of future research.

Keywords

Cooperative Breeding, Climate, Birds

鸟类合作繁殖和气候之间的关系研究进展

李 晨

武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉
Email: li_chen@whu.edu.cn

收稿日期: 2019年4月26日; 录用日期: 2019年5月10日; 发布日期: 2019年5月17日

摘要

在鸟类中, 群体内有一只及以上的非繁殖者帮助繁殖者双亲共同抚育后代的现象被称为合作繁殖。鸟类

合作繁殖强度的种间变异受多种因素影响，并且一直都是研究的热点。气候假说是解释鸟类合作繁殖进化的假说之一。气候变异会产生生态压力，主要反映在两个方面，其一是降水量会影响到未来食物的丰度，进而影响鸟类的生存质量和数量，其二是温度的变化也会影响鸟类的存活和性别等。关于气候和鸟类合作繁殖之间的关系尚无很明确的答案，有必要进行深入研究。本文就目前的研究进行综述并提出了未来的研究展望。

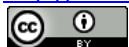
关键词

合作繁殖, 气候, 鸟类

Copyright © 2019 by author(s) 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

在鸟类社会系统中，存在一种非常有趣的社会行为：在一个群体内，有一只及以上的非繁殖者帮助繁殖者双亲共同抚育后代，即性成熟的个体放弃了自身繁殖的机会去帮助其它个体繁殖后代，这种现象被称为鸟类的合作繁殖[1] [2]。目前已有的研究表明约有 400 种鸟类存在这种利他的合作繁殖行为，因此这种行为仍然属于一种稀有的行为[3]。关于鸟类的合作繁殖行为，目前有多种进化理论，包括生态约束假说、生活史假说、广义适合度理论、亲缘选择假说、气候假说等。这些假说都能够在一定程度上解释鸟类合作繁殖的进化。

气候假说作为一种解释鸟类合作繁殖进化的假说，慢慢被大家认可。气候因子主要包含温度和降水，一方面，降水量会影响鸟类食物的获得量，进而影响鸟类的生存状况，另一方面，温度的变化也会影响鸟类的存活。这些降水和温度的变化会产生一定的生态压力，从而对鸟类的合作繁殖产生影响。目前关于气候和鸟类合作繁殖之间的研究虽然为我们理解两者之间的关系提供了线索，但仍需进行深入研究。结合已有研究，本文从气候在鸟类的合作繁殖进化中的作用、气候因子帮助预测帮助者性别、气候因子影响种群动态和帮助者效应 3 个角度对合作繁殖与气候的关系进行综述。

2. 气候在鸟类的合作繁殖进化中的作用

为什么个体帮助养育他人的后代，而不是完全投资自己的生育潜力，这被认为是一个进化的谜题。合作繁殖在不同种动物中随处可见，但关于鸟类合作繁殖的起源一直是研究的热点。鸟类的合作繁殖研究是目前对单个物种进行的最详细的长期研究。在探索促进鸟类合作繁殖进化的原因中，日益增加的研究表明，气候因子在介导鸟类合作社会的形成中起着不可忽视的作用，气候假说也应运而生，并且受到了高度评价[4]。

2.1. 气候的相对稳定和合作繁殖

气候的相对稳定有利于合作关系的产生，这或许是促进鸟类合作繁殖进化的因素之一。在气候稳定的环境中，降水和环境温度适宜，食物供应相对稳定，环境的波动性较小，表现为个体存活率高，种群周转变慢，进而有利于合作型社会的形成。早在 1999 年便有证据表明在气候条件稳定的地区，合作繁殖更加有可能发生[5]。也有人提出，较好的气候条件可以促进合作繁殖[6] [7]。

Gonzalez 等(2013)对犀鸟的研究发现了同样的现象，正是环境条件的稳定性促进了犀鸟合作繁殖的进化[8]。犀鸟以树上的果实为主要食物来源，有时也捕食昆虫、两栖类、爬行类等小型的动物，是典型的热带森林鸟类。研究者们为我们提供了这么一个观点，即气候和鸟类合作繁殖的关系在不同种群之间是不一样的，而犀鸟的合作繁殖强度与年际气候稳定呈正相关，对气候变化则相对不敏感。

2.2. 气候变异性与合作繁殖

气候的相对稳定虽然具备了一些更易促进合作繁殖发生的环境条件，但也有的研究认为正是气候的变异性驱动了鸟类的合作繁殖的发生。气候变化导致的环境不确定性可能会驱动环境压力的产生，比如降水的不足，会影响鸟类食物的丰度，从而影响雌鸟的数量，形成雌性短缺的局面，因此可能影响合作繁殖行为的产生。Rubenstein 等研究发现干旱地区的降水比湿润地区的降水变化更大($F_1, 2169 = 6388, p < 0.0001, r = 0.87$)，沙漠上的变异比热带稀树草原大，而热带稀树草原又比森林大($F_2, 269 = 914, p < 0.0001$)。对 45 种非洲棕榈进行了系统的比较分析，结果发现在半干旱的稀树草原环境中，非洲棕榈的合作繁殖强度更高，表明了合作繁殖与栖息地降雨的时间变异性呈正相关[9]。稀树草原的栖息地具有很强的季节性特征，并且在时间上是多变且不可预测的，这种变化将直接影响棕榈的个体繁殖决定。

Jetz 和 Rubenstein 在 2011 年对全球鸟类的分析中也形成了相似的结论[10]。作者们研究了鸟类社会行为的全球环境、生物和地理预测因子。他们的研究发现在鸟类社会行为中存在着巨大的空间变化，其中降水的年间变异是合作行为重要的预测因子。

结合已有的研究，目前观点偏向认为鸟类的合作繁殖是一种与气候不稳定性相关的赌注策略。这种赌注策略允许鸟类在适合或者不适合独立繁殖的年份都可以获得最大的生存利益。总之，帮助者之所以选择提供帮助，被帮助者选择接受帮助，可以理解为是自身权衡其利益和代价的最终结果。

3. 气候因子预测帮助者性别

在鸟类的合作繁殖中，帮助者指帮助其他个体繁殖的个体。在这个社会系统中有一个非常有趣的现象，即帮助者是有性别特征的。在某些种中是两性帮助的，而在另一些种中则仅为雄性帮助，而只有雌性帮助的种却是十分少见的[11]。帮助者性别组成的种间变异是大家有目共睹的，然而这个问题在鸟类中的探索却是很少涉足[12]。

根据著名的“鸽笼原理”，在温带地区，成年的雌性都可以独立繁殖，雄性往往会因此而多出来，并发生雄性落单无法配对而被迫成为帮助者的情况[13]。而在热带地区的鸟类，由于繁殖空缺，雌雄两性的繁殖均受到影响，因此会发生两性帮助。Zhang 等(2017)用 138 个合作繁殖种来检验前面的理论，发现不管是年平均温度还是年内温度变异都对帮助者的性别组成有显著的预测作用，年间温度变异却没有显著性预测作用，这可能是因为年内的温度变异影响了鸟类的存活，从而对帮助者的性别产生影响。此外，不管是年总降水量，还是年内或年间的降雨变异都对帮助者的性别没有预测作用[14]。

4. 气候因子影响种群动态和帮助者效应

预测气候的变化对鸟类种群动态的影响需要对这两者间的机制有一个细致的理解。有两种假设来解释一年内哪些季节的气候对种群的动态影响最大。一种假说认为，种群规模的波动与非繁殖季节的气候变化密切相关，天气条件决定了在一年的这一关键时期存活的鸟类数量。而另一种假说预测种群规模的年度变化与繁殖季节的天气有关，因为这将影响来年新成员的流入。研究者们通过研究种群规模与当地天气变量的关系来检验这些假设的有效性，他们发现在北温带晚成鸟中，种群规模的波动与非繁殖季节的气候变化相关。与此相反，繁殖季节的天气往往会影响许多生活在干旱条件下的物种的种群波动[15]。

这表明，不同种群间气候和种群动态之间的关系是不一致的。

气候的变化可能会促使繁殖行为的改变从而影响种群的稳定。例如，如果过高的温度对成年个体的身体状况有负面影响，这将增加父母的养育成本。在某些情况下，繁殖双亲可能会在帮助者的帮助下减少对幼鸟的投资，这种行为被称为负荷减轻[16] [17]。负荷减轻行为可以通过降低父母养育的成本而对父母的生存和状况产生积极影响，但对幼崽的总体照料却不减少[18]。帮助者通过分担繁殖任务，可以在一定程度上缓解环境条件变化对繁殖成功的影响[19]。

环境条件有时会对成年个体自身的生存产生不利影响(比如高温)，在这种情况下，父母会在自身和子代的身体状况和生存之间进行权衡。父母养育的权衡是存在的，但很少有人研究气候变化对父母投资策略的潜在影响。Elizabeth 等(2016)研究了高温和降雨的变异在多大程度上影响了父母对子代的供给，子代的发育以及合作繁殖的后代养育成本。他们发现，在炎热的天气里，成鸟为幼鸟准备的食物要少得多[20]。这项研究证明了较高的温度会影响合作繁殖者的投资决策。

5. 研究展望

由于气候的快速变化的威胁，生物对环境的变化采取何种反应方式正成为生物学中最受关注的问题之一。全球公认气候变化是生物多样性面临的最大威胁之一[21] [22]。确定气候变化对动物种群产生何种影响是现在生态学研究的首要任务。气候随纬度变化而变化，不同的气候条件往往有着不同的生态环境。目前大多数预测模型都认为气候正在发生变化，但尚不清楚这些变化将对动物种群产生何种影响。

气候变化是鸟类多样性面临的最大威胁之一，而鸟类的合作繁殖在鸟类生存和进化方面都有着不可忽视的作用。因此，弄清楚气候和鸟类合作繁殖的关系意义非凡。虽然很多研究已经证明了合作繁殖的进化和气候因子(温度和降水等)有关，但是不同鸟类类群间研究结论的不一致，也是一个难解决的问题。为了更好的研究这些科学问题，研究者们需要更加可靠的、长久的数据作为研究基础，这其中包括可靠的气候数据，准确的鸟类合作繁殖物种信息和更加精确的分析方法。随着越来越为深入的研究，相信我们对鸟类的合作繁殖和气候变化之间的联系会有更加深刻的认识。

参考文献

- [1] Cockburn, A. (2006) Prevalence of Different Modes of Parental Care in Birds. *Proceedings of the Royal Society*, **273**, 1375-1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- [2] Ligon, J.D. (1999) The Evolution of Avian Breeding Systems. Oxford University Press, Oxford.
- [3] Koenig, W.D. and Dickinson, J.L. (2004) Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511606816>
- [4] Cockburn, A. and Russell, A.F. (2011) Cooperative Breeding: A Question of Climate? *Current Biology*, **21**, 195-197. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.01.044>
- [5] Arnold, K.E. and Owens, I.P.F. (1999) Cooperative Breeding in Birds: The Role of Ecology. *Behavioral Ecology*, **5**, 465-471. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.5.465>
- [6] Koenig, W.D., Pitelka, F.A., Carmen, W.J., Mumme, R.L. and Stanback, M.T. (1992) The Evolution of Delayed Dispersal in Cooperative Breeders. *The Quarterly Review of Biology*, **67**, 111-150. <https://doi.org/10.1086/417552>
- [7] Dickinson, J.L. and Hatchwell, B.J. (2004) Fitness Consequences of Helping. In: Koenig, W.D. and Dickinson, J.L., Eds., *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds*, University Press, Cambridge, 48-66. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511606816.004>
- [8] Gonzalez, J.C.T., Sheldon, B.C. and Tobias, J.A. (2013) Environmental Stability and the Evolution of Cooperative Breeding in Hornbills. *Proceedings of the Royal Society*, **21**, Article ID: 20131297. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1297>
- [9] Rubenstein, D.R. and Lovette, I.J. (2007) Temporal Environmental Variability Drives the Evolution of Cooperative Breeding in Birds. *Current Biology*, **17**, 1414-1419. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.07.032>
- [10] Jetz, W. and Rubenstein, D.R. (2011) Environmental Uncertainty and the Global Biogeography of Cooperative Breed-

- ing in Birds. *Current Biology*, **21**, 72-78. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.11.075>
- [11] Cockburn, A. (1998) Evolution of Helping Behaviour in Cooperatively Breeding Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 141-177. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.141>
- [12] Riehl, C. (2013) Evolutionary Routes to Non-Kin Cooperative Breeding in Birds. *Proceedings of the Royal Society, 280*, Article ID: 20132245. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2245>
- [13] Brualdi, R.A. (2010) Introductory Combinatorics. 5th Edition, Prentice Hall, Upper Saddle River.
- [14] Zhang, G., et al. (2017) Climate Predicts Which Sex Acts as Helpers among Cooperatively Breeding Bird Species. *Biology Letters*, **13**, Article ID: 20160863. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0863>
- [15] Saether, B.-E., Sutherland, W.J. and Engen, S. (2004) Climate Influences on Avian Population Dynamics. *Advances in Ecological Research*, **35**, 185-209. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(04\)35009-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(04)35009-9)
- [16] Crick, H.Q.P. (1992) Load-Lightening in Cooperatively Breeding Birds and the Cost of Reproduction. *IBIS*, **134**, 56-61. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb07230.x>
- [17] Johnstone, R.A. (2011) Load Lightening and Negotiation over Offspring Care in Cooperative Breeders. *Behavioral Ecology*, **22**, 436-444. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr190>
- [18] Allaine, D., Brondex, F., Graziani, L. and Coulon, J. (2000) Male-Biased Sex Ratio in Litters of Alpine Marmots Supports the Helper Repayment Hypothesis. *Behavioral Ecology*, **11**, 507-514. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.5.507>
- [19] Ridley, A.R. and Raihani, N.J. (2008) Task Partitioning Increases Reproductive Output in a Cooperative Bird. *Behavioral Ecology*, **19**, 1136-1142. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn097>
- [20] Wiley, E.M. and Ridley, A.R. (2016) The Effects of Temperature on Offspring Provisioning in a Cooperative Breeder. *Animal Behaviour*, **117**, 187-195. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.05.009>
- [21] Foden, W.B., Butchart, S.H.M., Stuart, S.N., Vie, J.C., Akçakaya, H.R., Angulo, A., et al. (2013) Identifying the World's Most Climate Change Vulnerable Species: A Systematic Trait-Based Assessment of All Birds, Amphibians and Corals. *PLoS ONE*, **8**, e65427. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065427>
- [22] Selwood, K.E., McGeoch, M.A. and Mac Nally, R. (2015) The Effects of Climate Change and Land-Use Change on Demographic Rates and Population Viability. *Biological Reviews*, **90**, 837-853. <https://doi.org/10.1111/bry.12136>

Hans 汉斯

知网检索的两种方式：

1. 打开知网首页 <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：ojns@hanspub.org