



揭秘鸟类合作繁殖的进化: 以青藏高原特有物种地山雀作为模式系统的一项长期努力

卢欣

武汉大学生命科学学院, 武汉 430072

E-mail: luxinwh@163.com

收稿日期: 2014-10-12; 接受日期: 2014-12-20; 网络版发表日期: 2015-02-03

国家自然科学基金(批准号: 30425036, 30830019)资助项目

doi: 10.1360/N052014-00300

摘要 鸟类合作繁殖系统的进化机制是行为生态学和进化生态学领域的热点, 许多基本理论问题依然悬而未决。青藏高原草甸荒漠气候恶劣、植被贫乏, 是地球上独特的生态地理区域。自2004年以来, 我们以此极端环境的特有物种地山雀(*Parus humilis*)为模式系统, 探讨合作繁殖系统的特征和适应方式。在掌握合作系统基本结构的基础上, 将继续进行长期数据的积累。通过比较帮助者和独立繁殖者的终生适合度, 检验亲属选择理论; 建立时空尺度上合作繁殖与气候因子的关系, 揭露生态压力的作用机制; 理清不同种群合作繁殖与婚外父权的关系, 阐明遗传单配制作为合作繁殖行为进化的驱动力; 联系外源与内源因素, 确定合作繁殖物种种群动态的调节机理。地山雀社会系统的神秘需要研究者用不懈的努力去探索。

关键词

地山雀
青藏高原
合作繁殖
进化
长期研究

合作繁殖(cooperative breeding)是指在一个种群中, 一些性成熟个体放弃自己的繁殖机会, 延迟扩散并援助其他个体, 特别是与自己有亲缘关系的个体繁殖的自然现象。目前, 有 9% 的现存鸟种被发现表现这种行为^[1]。自从被发现的一个世纪以来, 这种现象就一直激励着进化生态学家的探索热情, 同时, 它也带给人们深沉的哲学思考^[2]。理解为什么合作可以存在于达尔文的竞争世界, 是进化生物学研究的主题之一。1964年 Hamilton^[3]提出的亲属选择理论(kin selection)是解释“帮助”这种看似利他的行为悖论的一把钥匙。该理论强调, 帮助者通过帮助亲属获得间接的遗传利益而提高个体的广义适合度(inclusive fitness)。由此, 人们从达尔文的以个体为基础的自然

选择理论的束缚中解脱出来。

研究工作始终围绕“什么是导致一个物种或种群合作繁殖行为进化的选择压力”这一最基本的科学问题展开。几个标志性专著的出版, 包括 1987年 Brown^[4]的 *Helping and Communal Breeding in Birds*, 1990年 Stacey 和 Koenig^[5]的 *Cooperative Breeding in Birds: Long-Term Studies of Ecology and Behavior* 和 2004年由 Koenig 和 Dickinson^[6]编纂的 *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds*, 分别代表不同时期合作繁殖领域研究工作成果的综合, 显示出人们对这一自然之谜探索的轨迹。

1980年以前, 研究工作主要集中在基础资料的积累和合作繁殖模式多样性的描述。

引用格式: 卢欣. 揭秘鸟类合作繁殖的进化: 以青藏高原特有物种地山雀作为模式系统的一项长期努力. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 133-141

Lu X. Evolution of cooperative breeding in birds: a long-term fieldwork with the ground tits endemic to the Tibet plateau as a model system. SCIENTIA SINICA Vitae, 2015, 45: 133-141, doi: 10.1360/N052014-00300

1980~1990年, 随着大量长期性研究成果的发表, 人们确信, 帮助者通过饲育与自己具有血缘关系的后代, 的确改进了繁殖者的繁殖成功率, 同时它们也间接地获得了遗传适合度利益^[7]. 同时, 这一时期形成了生态约束假说^[8,9].

1990年以来, 随着更多证据的积累, 特别是分子生物学技术的广泛应用, 使得亲缘关系、后代性别和亲权识别成为可能, 这极大地推动了合作繁殖行为研究的进展. 进化生态学家对传统的观点进行重新审视, 并在此基础上提出新的理论和假说. 其中, 最引人注目的是单配制理论^[10].

现在, 人们开始重新审视亲属选择等有关社会合作的理论, 科学界正在酝酿着一场新的关于社会生物学的论战. *Science* 杂志把动物社会的进化列入了 125 个重要科学问题的前 25 个. 英国皇家学会主席 May 将生物进化过程和人类社会学中社会关系演化及其系统维持机制, 列为进化生物学和社会科学中最为重要的、未被解决的科学问题. 这些, 都召唤研究者拓展视野, 进行长期深入的工作. 研究成果将更好地理解包括人类在内的社会群体的运行机制.

1983~1994年, 我一直在黄土高原研究各种鸟类的自然历史. 虽然积累了丰富的野外经验, 但没有很好地建立系统的进化生物学理论基础. 1995~2004年, 我在雅鲁藏布江中游的高山上, 研究那里的藏马鸡 (*Crossopylon harmani*) 和其他鸟类. 期间, 关于生活史、社会行为的进化理论特别是性选择、精子竞争和合作繁殖的思想开始渗透到我的思考中. 那时, 便有了一个迫切的愿望, 就是找到一个理想的模式有机体, 能够方便地进行标记和个体识别, 从而解决一些理论问题.

2004年, 在从事野外科学研究 20 年后, 我确定把青藏高原特有鸟类地山雀 (*Parus humilis*), 作为一个长期的模式研究系统, 研究鸟类合作繁殖行为的一些普遍性问题.

这是一种栖息于草甸荒漠的鸟类(图 1). 关于它的归属问题, 近年来备受关注, 可以说是鸟类分类学上一个重要的事情. 这是因为, 在形态、习性和栖息地上, 它与地鸦属 (*Podoces*) 十分相似, 最初人们把它放在鸦科, 代表世界上最小的乌鸦, 其中文名字被赋予: 褐背拟地鸦. 2003年, 美国学者 James 等人^[11]在鸟类学期刊 *Ibis* 上发表论文, 凭借骨骼和 DNA 证据, 主张该鸟应该属于山雀科, 同年, 美国的 *Science* 对此发现做专文评论. 最近发表的一项全基因组序列, 证明这个主张是对的^[12]. 所以, 地山雀是一个合适的名字.

随后 10 年的努力, 我们已经在 12 个点获得数据, 包括环境极度恶劣的西藏安多(海拔 4700 m)和青海沱沱河(海拔 4600 m). 对该物种的社会组织有了初步认识^[13-21].

1 为什么地山雀是一个研究合作繁殖进化机制的理想模式系统?

1.1 地山雀的社会系统代表严酷环境下合作繁殖模式的一个稀少例子

大多数表现合作繁殖的物种分布在热带或亚热带地区, 特别是南半球的非洲萨瓦那地区和澳洲, 很少在温带和北半球^[22]. 一些物种或类群, 如鸦科 (*Corvidae*) 鸟类, 当分布穿过南半球延伸到北半球的高纬度地区时, 则很少表现合作繁殖行为. 如果说种



图 1 地山雀及其栖息地

系因素表明合作繁殖具有一个古老的起源, 那么对生态因子的响应则具有相对短的进化历史^[23].

我们前期研究发现, 地山雀表现典型的合作繁殖行为. 基于上述事实, 其合作繁殖行为在极端的高海拔地区的发生, 具有独特的意义. 青藏高原地域辽阔, 海拔高亢, 气候寒冷, 氧气稀薄, 是地球上生态条件最为严酷的地区之一. 研究这种极端环境下的合作表现, 有可能获得令人惊喜的发现, 更可能辨识导致这种行为进化的选择压力, 透视其作用的方式和机制.

1.2 青藏高原环境的巨大的异质性为合作繁殖行为的进化提供了不同的选择压力

青藏高原是地球上最年轻的高原, 剧烈的、不可预测的气候变化是青藏高原草甸荒漠环境的一个典型特征. 地山雀生活史和社会系统的进化是对高原生态环境剧烈变化的积极适应, 以至于它们成为高寒草甸荒漠生态系统鸟类群落中的优势物种, 分布范围遍及整个高原, 纬度跨度达到 15°, 分布海拔为 1500~5500 m. 这种巨大的纬度和海拔分布差异, 使得不同的地理种群经历不同的生态条件, 为检验生态压力与合作繁殖强度和婚外父系水平的关系提供了独一无二的机会. 特别地, 高原环境具有高度不可预测的特征, 这给予检验时间环境变量假说一个理想的场所.

1.3 地山雀社会系统的简化性和可操作性

我们前期研究发现, 在一个地方种群内, 地山雀社会系统同时包含 2 种类型: (i) 简单的非合作的单配制繁殖单位; (ii) 由 1 个繁殖对加上少数该繁殖者上一个季节产生的延迟扩散的儿子作为帮助者的繁殖群体, 这种合作繁殖行为属于典型的雄性在巢提供帮助(help at the nest)模式. 但是, 在一些情况下, 由于外来者的迁入, 导致家族矛盾频频发生. 这些特性, 为深入的研究提供了一个简化的、易于操作的系统. 此外, 地山雀作为一种优势的居留鸟类, 繁殖和夜宿在由它们自己挖掘的洞穴里^[24], 这有利于捕捉标记和搜集所有家族成员个体的血液样本.

2 关于地山雀的社会进化: 我们已经知道的

2.1 家族结构: 帮助亲属至上

地山雀社会系统最典型的特征是群体生活, 并

且全年都保持在领域里. 正是因为这种特性, 它们表现合作繁殖行为. 地山雀社会系统表现为兼性合作繁殖(facultative cooperation). 即在同一个地方种群内, 繁殖单位既有简单的非合作繁殖者, 又有由一对繁殖个体加上帮助者组成的合作群体.

依赖于连续多年的标记重捕记录, 可以确定地山雀家族结构方式(表 1). 发现下述特点: (i) 繁殖为社会单配制, 30%左右的巢有助手存在, 助手的数量 1~3 个, 都是雄性个体; (ii) 帮助者与被帮助者有密切的亲属关系, 更多的是儿子帮助父母, 也有帮助兄弟的现象, 只有极少数长辈帮助晚辈的例子; (iii) 帮助者通常只帮助 1 年, 随后, 它们继承繁殖领域, 或在亲属领域旁边获得自己的领域.

亲属选择理论可以解释这些发现. 基于自然界任何动物个体生存的唯一目的就是最大程度地传递自己遗传基因的前提, 该理论认为, 帮助这种貌似利他的行为之所以能够不被自然选择所淘汰, 就是因为它发生在亲属之间, 因为助手与被帮助者有血缘关系, 通过帮助以提高亲属的繁殖成功, 就相当于把自己的遗传基因通过亲属传递下去.

2.2 合作繁殖: 为什么出现帮助者?

实际上, 在鸟类中, 独立繁殖所获得利益显然要大于帮助, 即使是帮助亲属. 因此, 帮助行为是一种无奈之举. 那么, 哪些因素限制了个体独立繁殖的机会? 显然, 这些因素必然包括: 合适的繁殖领域和配偶. 这构成合作繁殖研究中生态压力理论的核心.

对地山雀来说, 究竟是领域限制还是配偶限制? 在地山雀生活的高海拔地区, 气候的季节变化十分

表 1 地山雀合作繁殖系统的基本结构

	类别	观察的巢数	%
助手的数量	0	114	71.7
	1	38	23.9
	2	6	3.8
	3	1	0.6
帮助的对象	双亲	21	39.6
	父亲	9	17.0
	母亲	2	3.8
	兄弟	8	15.1
	叔叔	1	1.9
	儿子	3	5.7
帮助的年数	未知	9	17.0
	1	48	90.6
	2	4	7.5
	3	1	1.9

明显, 许多个体死亡于严酷的冬季. 结果, 种群更替快, 领域饱和的可能性不大. 因为所有地山雀助手都是雄性, 并且种群中没有多余的雌鸟, 所以, 配偶缺乏是一些个体沦为助手的主要原因.

我们发现, 大多数的地山雀助手是 1 年龄的雄性, 这又是为什么呢?

要回答这个问题, 要从扩散模式(*dispersal model*)说起. 与大多数鸟类一样, 繁殖之后, 当年出生的雌性幼鸟就离开出生地, 这种离开出生地的扩散运动一直持续到下一个繁殖季节开始之前. 其目的只有一个, 到陌生的地方寻找陌生的雄鸟作为配偶, 从而避免在出生地与亲属配对从而承担近亲繁殖的风险.

地山雀遵守严格的一夫一妻制. 大量数据证明, 配偶关系保持多年不变, 除非一方死亡. 不过, 每年有 40% 左右的雄鸟成为鳏夫, 另外 40% 左右的雌鸟成为寡妇. 但值得注意的是, 更多的雌性幼鸟在非繁殖期死亡, 致使种群的性比偏向雄性, 这是更多的雄性幼鸟存在之故. 当一个外来的雌鸟进入一个非繁殖群体里, 它们更喜欢鳏夫作为配偶, 结果, 多出来的年幼雄性就不得不成为帮助者.

以上的发现, 对于理解鸟类合作系统的形成和维持具有很大的启发意义.

2.3 社会进化: 亲权作为推动的力量

精子竞争理论(*sperm competition theory*)认为, 为了达到最大的繁殖成功, 拥有大量廉价精子的雄性个体应当与尽可能多的雌性交配, 把自己的基因传递给更多后代; 同时, 他也应当努力保卫自己的社会配偶, 以降低自身父系损失的风险. 对雌性而言, 与低质量雄性配对的雌鸟应当积极寻求与高质量(*good gene hypothesis*, 优良基因假说)或遗传更兼容的(*genetic compatibility hypothesis*, 遗传兼容性假说)婚外雄性交配, 以提高后代的生存适合度^[25]. 在社会单配制的物种, 雄鸟始终面临着父权损失的风险, 这是因为雄性个体企图与更多的雌鸟交配, 以传递自己的遗传基因; 同时, 雌鸟也企图与高质量的婚外雄鸟交配, 以改进自己后代的遗传质量, 特别是当自己无奈选择了一个低质量的社会配偶.

不同雄性所面临的父权损失风险的程度不同, 低质量的要大. 我们搜集了每个地山雀繁殖单位所有大鸟和小鸟的血液样本, 然后在实验室通过 DNA 进行亲子鉴定. 结果发现, 成对繁殖地山雀窝内的婚

外父权比合作繁殖者的明显要低. 特别地, 对于前者, 婚外雄性的 88% 来自其他成对繁殖者, 而后者婚外雄性的 87% 来自群体内的助手. 在这 2 种社会系统, 每个窝产的幼鸟总数并无差异, 但帮助者对亲权的瓜分降低了被帮助雄性的实际繁殖输出. 然而, 因为帮助者与繁殖雄有更近的亲缘关系. 如果考虑广义适合度利益, 最后的繁殖成功在两种雄性类型间的差异消失.

无帮助和有帮助的繁殖雄性的身体大小是一个雄性质量的标准. 比较发现, 前者体型要小于后者. 所以, 根据亲权分析的结果, 这些小体型的雄性可能面临更大的亲权丧失风险. 因此, 它们愿意接纳亲戚作为帮助者并妥协一些父权, 从而使得自己的遗传利益最大化.

这项工作从父权保护的角度, 提出一个关于合作繁殖行为进化的新途径^[13].

如果进一步分析雌鸟与它们选择的婚外性伙伴的遗传关系, 结果令人惊奇: 它们喜欢亲属. 基于遗传利益, 3 个假说可以解释社会单配制鸟类的雌性的婚外性行为: (i) 近亲回避, 如果雌性与其社会配偶的遗传关系较近的话, 它们应当与遗传关系远的雄性交配, 从而避免由于近亲导致的适合度下降; (ii) 远亲回避, 与近亲回避假说的预测相反; (iii) 亲属选择, 不管社会配偶的亲缘度, 雌性应当把婚外交配的机会提供给亲属以获得广义适合度利益, 但前提是近亲交配的代价要低. 显然, 我们的发现符合第 3 个假设. 并且, 没有证据表明, 婚外后代有低的适合度. 究其原因, 可能是因为地山雀的婚外近亲发生在一个中等程度, 不会导致近亲繁殖衰退^[17].

Molecular Ecology 把我们的工作作为一个亮点论文, 刊登专文进行评论. 评论这样写到: 本研究的发现是令人激动的, 对于理解鸟类交配系统的多样性和合作繁殖的进化具有重要意义. *Faculty of 1000* 的评论者认识到我们发现的更一般意义: 与无性生殖比较, 有性生殖是有代价的, 因为每一个亲本只能把自己基因组的 50% 传递给后代. 然而, 本项研究说明, 个体可以通过与亲属交配, 把 50% 以上的基因组传递下去.

3 关于地山雀的社会进化: 我们希望知道的

虽然历经 10 年的努力, 我们对地山雀社会系统

的认识依然是冰山一角. 一些合作繁殖进化机制的基本问题, 依然等待长期的、大尺度野外数据的积累. 在未来的研究中, 最希望回答以下几个问题, 这些也是合作繁殖进化领域最关键的问题.

3.1 帮助者 vs 独立繁殖者的终生适合度: 亲属选择理论的最有力检验

1964年 Hamilton^[3]所提出的亲属选择理论为理解帮助行为的进化打开了一扇方便之门. 大量关于鸟类合作繁殖的经验研究为亲属选择理论提供了有力支持的证据. 大量工作清楚地表明, 由亲属构成的群体, 繁殖合作的可能性更大; 相对于自己独立繁殖而言, 帮助者作为繁殖者的亲属, 其帮助行为显著地提高了繁殖鸟的繁殖成功率^[4]. 1994年, Komdeur^[26]定量测量了帮助者与被帮助的雏鸟在各种亲缘度的情况下的帮助投入. 结果发现, 亲缘度越高, 其帮助努力越强. 2003年, Griffin和West^[27]使用种系比较分析的方法, 证明个体间的亲缘度与帮助努力存在正相关.

然而, 近年来人们开始质疑, 是否亲属选择理论能够解释发生自然界所有的合作繁殖现象? 即帮助者付出帮助只是为了获得广义的适合度利益吗? 生态约束理论认为, 帮助所得到的间接适合度的利益很少高得足以抵偿独立繁殖的利益, 推迟繁殖并提供帮助的个体, 一旦配偶或领域的约束消失, 则进行独立繁殖^[22]. 特别是在一些物种, 帮助者与被帮助者并没有亲缘关系^[28]. 因此, 帮助的直接利益成为人们兴趣的焦点, 并认为这是解释许多合作行为发生和进化的原因^[29,30]. 帮助对帮助提供者的直接利益包括: (i) 通过推迟繁殖而继承高质量的领域^[31]; (ii) 集群利益(group augmentation), 从生活在大的群体里获得利益, 如共享警惕、有效地摄食^[32]; (iii) 社会地位标志(social prestige), 帮助者通过帮助获得一定的社会地位, 从而有利于在未来获得配偶^[33]. 一些进化生态学家假设, 帮助行为本身并不受自然选择的作用, 它仅是对变化的社会条件响应, 或这种行为具有可塑性^[34].

显然, 确定帮助行为是否是自然选择的结果, 一个最有效的途径就是比较帮助者与独立繁殖者的终生繁殖成功(lifetime reproductive success), 即一个特定个体一生所产生的后代数量的总和. 与昆虫的真社会组织不同, 鸟类帮助者只是推迟繁殖时间; 同时,

在一个种群中, 同样年龄甚至来自同一个家庭的个体, 只有一些充当帮助者, 而其他个体独立繁殖. 推迟繁殖时间意味着繁殖寿命的潜在缩短, 同时也承担在没有得到任何繁殖机会之前死亡的风险. 当然, 通过帮助而获得高质量的领域, 生活在更大的群体里和学习繁殖经验, 可以补偿推迟繁殖的代价.

由于受到研究条件的限制, 仅2个研究比较了帮助者和独立繁殖者的终生繁殖成功. 基于14年的关于塞舌尔苇莺(*Acrocephalus sechellensis*)的野外资料, Komdeur^[35]发现, 对于两性, 开始繁殖早的个体比开始繁殖晚的个体一生中产生更多的后代. 在24年研究的基础上, Hawn等人^[36]发现, 绿林戴胜(*Phoeniculus purpureus*)推迟繁殖的代价具有性别差异, 开始繁殖早的雄性个体比开始繁殖晚的个体具有更大的终生繁殖成功, 而雌性的情况恰好相反. 因为每个繁殖巢出飞的幼鸟数量没有差异, 导致这种性别差异的原因在于繁殖寿命. 显然, 这2项研究, 前者不支持亲属选择理论, 而后者从雌性的结论支持该理论.

尽管这些结果令人信服, 但这些作者的分析并没有考虑帮助者通过帮助亲属所获得的广义适合度, 以至在是否支持亲属选择理论这个关键问题上, 依然缺乏最有力的证据. 我们希望对地山雀这一模式系统积累15年左右的数据, 来解决这一问题. 有利条件在于: (i) 地山雀谱系结构清晰, 允许研究者充分地考虑广义适合度的成分; (ii) 与热带低地比较, 高海拔地区的鸟类包括地山雀有相对短的寿命, 从而可以获得用于解析个体终生繁殖成功的足够的样本量; (iii) 在地山雀的合作繁殖系统, 仅雄性个体充当帮助者, 这使得问题更为简化.

3.2 时间和空间尺度合作繁殖与气候因子的关系: 生态压力的作用机制

基于帮助行为的广义适合度回报总是低于独立繁殖的前提, 生态约束假说认为, 生态因素, 包括繁殖领地或配偶, 是限制独立繁殖的直接因素, 帮助行为是一个“不利形势下的最佳选择策略(make the best of a bad job)”, 一旦条件具备, 帮助者将独立繁殖^[37]. 配偶限制更可能发生在季节性的环境, 因为在这种环境, 严酷的冬季气候导致大量个体死亡, 以至次年春季种群密度很低, 繁殖领域空缺大量出现. 领域限制更可能发生在稳定的环境, 这里, 鸟类有低的死亡率, 结果种群周转率慢, 繁殖空缺有限, 导致一些个

体不能独立繁殖。

然而, 现有的生态约束理论对限制配偶短缺的机制依然没有明确。我们对藏北高原一个地山雀种群9年的野外数据的初步分析表明, 种群中合作繁殖的比例随着上年降水水平的降低而升高, 而与当年繁殖季节的降水无关。这种模式的发生是由于干旱导致高的雌鸟冬季死亡率, 从而引起次年群体中的雄性个体缺乏配偶。这种对上年降水效应在合作繁殖方面的响应, 不同于流行的强调当前生态压力对独立繁殖限制的假说^[8,9]。如果这项发现被更长期的数据所证实, 它将提供一个对生态压力与合作繁殖关系更具有普遍意义的解释。

人们也通过寻求不同物种合作繁殖与否与气候条件的关系, 试图阐明生态因素在合作繁殖进化中的作用。棕鸟组包括117个物种, 那些分布于非洲、欧洲和亚洲的热带和温带地区沙漠或雨林的种类都不采取合作繁殖, 而合作行为更可能发生在年降雨高度变异的不可预测的Savanna稀树草原^[38]。一项对全球鸟类的分析得出同样的结论^[39]。然而, 对于犀鸟(*Bucerotidae*)而言, 稳定的环境有利于合作繁殖的进化^[40]。近年来, 人们倾向于相信, 合作繁殖行为更可能取决于物种间的进化关系, 即这种行为更可能出现在一个特定的类群是因为它们具有共同的起源^[41]。Rubenstein 和 Lovette^[38]对非洲棕鸟的分析则说明, 就提倡合作繁殖行为进化的原因而言, 种系因素与生态因素之间并不存在根本的矛盾。前者是内因, 即合作繁殖已经在进化中获得; 后者是外因, 只有在一定条件下内因才能够表达。

广泛分布于青藏高原不同气候条件下的地山雀, 提供了一个从种群间比较来检验合作繁殖的发生率与气候因子关系的难得机会。特别地, 如果把气候-性别差异死亡率的思想扩展到这一空间尺度, 将能够揭示气候因子作用于种群统计特征而影响合作繁殖进化的根本机制。我们已经获得的12个研究点的数据表明, 年总降水量在600 mm以上的青藏高原东部的地山雀种群, 合作繁殖的水平要明显低于年总降水量在300~400 mm的高原中部和北部的种群。不过, 在更为干旱的地区, 合作繁殖的水平并没有像期望的那样进一步增加。推测可能的原因是, 在更为严酷的环境中, 成体雄性增加了其繁殖投入, 从而降低了死亡率的性别差异。不过, 幼体死亡率在决定种群性比上所起的作用可能更大。那么, 幼体死亡率的性

别差异是否在严酷的环境也缩小呢, 尚无证据和合适的解释。在这方面, 需要20个以上种群的数据。

3.3 合作繁殖系统的婚外父权: 遗传单配制作为合作繁殖行为进化的驱动力

基于大量观测资料, Lack^[41]得出“90%以上鸟种为单配制”的结论。后来的行为研究发现, 已配对的雄鸟或雌鸟可以与其社会配偶以外的个体发生交配(extra-pair copulation)。随着精子竞争理论的建立, 婚外交配被归结为来自不同雄性的精子企图使单一雌性的卵受精的过程。自20世纪90年代以来, 分子遗传技术为父系检测提供了快速准确的工具。证据显示, 社会关系并不能真实反映交配关系, 婚外父系(extra-pair paternity)比例远比以前所预想的高。这些令人惊奇的发现, 向传统婚配体制和性选择进化理论提出巨大挑战^[42]。

合作系统内的婚外父权具有特殊的进化意义。种间比较表明, 在合作繁殖系统, 群体外婚外父权的发生率远比非合作系统要低。这个事实形成了关于合作繁殖进化起源的单配制假说(monogamy hypothesis): 群体外婚外父权的存在, 将限制作为繁殖者亲属的帮助者获得更多广义适合度利益, 从而降低帮助努力, 因此, 低水平的窝内婚外父权有利于合作繁殖行为的进化。换言之, 具有高水平婚外父权的物种, 可能代表从社会单配制到合作繁殖的进化转变过程中的祖先状态^[10]。显然, 更有力的证据应当来自种内分析, 这是因为, 同一物种的不同种群经历不同的选择压力, 是自然选择的基本单位, 种内变异是自然选择的基础。合作繁殖行为具有强烈的谱系印记(phylogenetic sign)^[22], 种内分析显得尤其有说服力。然而, 目前这种研究尚未开展, 主要原因是从多个种群取样繁殖个体和它们的后代是一件非常困难的事情。

我希望使用20个以上的地山雀种群, 分析婚外父权的发生率与合作繁殖的发生率来检验这一理论。

3.4 外源与内源调节机制的整合: 研究合作繁殖物种社群动态的理论意义

种群动态(population dynamics)是指种群数量在时间和空间上的变化, 种群动态及其调控机制是种群生态学的核心内容^[43,44]。关于调节种群动态的因素, 外源论者把种群看作一个整体, 或认为种群内个

体的繁殖、存活和扩散能力没有差异, 对外界环境的反应是等同的; 内源论者则强调个体在表型、生理和生态适应性的差异对种群动态的影响. 尽管已有理论和经验研究, 对种群动态调节机制的理解依然远远不够. 一个重要的原因在于没有很好地把环境和种群内部自我调节方式联系起来进行综合分析. 这是因为, 非生物因子(abiotic factor)特别是温度和降水对种群动态的影响往往首先作用于生物因子(biotic factor), 尤其是植被条件、食物丰富度、疾病的易感性, 后者再影响种群统计参数; 同时, 这些生物因子可以通过影响种群内个体间的社会相互作用, 进一步介导统计参数的表达. 因此, 外源和内源性调节因素的作用并非相互排斥、不可调和的, 它们之间有着内在的逻辑联系, 这对于社会生活的物种尤其如此. 以往种群动态的研究主要集中在非社会性物种, 没有进行长期系统的个体标记, 因而未能建立在充分了解个体社会身份的基础之上.

合作系统的种群动态涉及环境因子和社会因子, 可以很好地体现有关动物种群数量调节的各种外源和内源机制的综合作用(表 2). 因此, 对合作繁殖物种的深入研究, 可以为理解动物种群动态方面的诸多关键问题提供线索.

虽然合作繁殖行为已有大量长期系统的研究, 但研究者只是关注于合作行为本身的进化与适应意

表 2 合作繁殖物种作为动物种群数量调节机理研究的理想系统的几个要素

外源因子	社会属性	相关种群统计参数	联合影响
	群体领域行为	种群密度	
	帮助者的存在	群体生产力、繁殖者存活率	
环境	扩散决定	迁出与迁入	种群动态
栖息地	成体存活	种群周转	
地质	群体父权	后代适合度	
量	后代性比	帮助的发生和性选择强度	

义, 而没有就种群调节的理论问题进行探讨. 同时, 这些早期的长期研究并没有获取血液或其他组织样本, 用于社会组织基础上的分子生态学分析. 此外, 对种群动态驱动力(driving force)的理解, 主要来自小尺度(small scale)的研究, 也就是对特定地方种群的长期监测. 然而, 大尺度的、基于种群水平的分析可以改进对种群调节机制的理解(图 2). 我相信, 以青藏高原极端环境生态压力的时空变异为背景, 选择地山雀这种高度社会化的合作繁殖物种为对象, 考虑婚外父权和后代性别分配的作用, 整合外源选择压力与种群内部社会结构, 必将能够辨识驱动种群动态的关键选择压力, 透视其作用的方式和机制, 从而为动物种群动态调节理论研究注入新的活力.

进化生物学家说, 诸多生态学和进化生物学领域的重要问题, 只能通过长期的数据来回答^[45]. 纵观自然种群的经典研究范例, 无一不是十多年乃至几十年的持续探索. 地山雀的研究, 由于地处偏远、空气稀薄和紫外线强烈, 条件十分艰苦. 尽管如此, 我一直在坚持, 地山雀社会的神秘将促使我用一生的努力去探索. 作为一个青藏高原鸟类学者, 我的愿望是: 让地山雀的故事成为鸟类生活史和社会行为进化领域的经典. 期待令人惊喜而激动的发现.

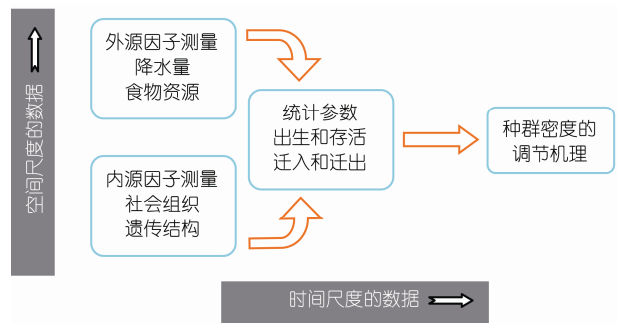


图 2 长期的、大尺度的数据以探索地山雀种群动态的基本思路

参考文献

- Cockburn A. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc Biol Sci*, 2006, 273: 1375–1383
- Dugatkin L A. Cooperation in animals: an evolutionary overview. *Biol Philos*, 2002, 17: 459–476
- Hamilton W D. The genetical evolution of social behaviour. I. and II. *J Theor Biol*, 1964, 7: 1–52
- Brown J L. *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton: Princeton University Press, 1987
- Stacey P B, Koenig W D. *Cooperative Breeding in Birds: Long-Term Studies of Ecology and Behavior*. Cambridge: Cambridge

- University Press, 1990
- 6 Koenig W D, Dickinson J L. Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds. Cambridge: Cambridge University Press, 2004
 - 7 Emlen S T. Predicting family dynamics in social vertebrates. *Behav Ecol*, 1997, 4: 228–253
 - 8 Emlen S T. The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am Nat*, 1982, 119: 29–39
 - 9 Emlen S T. Benefits, constraints and the evolution of the family. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 282–285
 - 10 Cornwallis C K, West S A, Davis K E, et al. Promiscuity and the evolutionary transition to complex societies. *Nature*, 2010, 466: 969–972
 - 11 James H F, Ericson P G P, Slikas B, et al. *Pseudopodoces humilis*, a misclassified terrestrial tit (Paridae) of the Tibetan Plateau: evolutionary consequences of shifting adaptive zones. *Ibis*, 2003, 145: 185–202
 - 12 Qu Y, Zhao H, Han N, et al. Ground tit genome reveals avian adaptation to living at high altitudes in the Tibetan plateau. *Nat Commun*, 2013, 4, doi: 10.1038/ncomms3071
 - 13 Du B, Lu X. Bi-parental vs. cooperative breeding in a passerine: fitness-maximizing strategies of males in response to risk of extra-pair paternity? *Mol Ecol*, 2009, 18: 3929–3939
 - 14 Du B, Lu X. Sex allocation and paternity in a cooperatively breeding passerine: evidence for the male attractiveness hypothesis? *Behav Ecol Sociobiol*, 2010, 64: 1631–1639
 - 15 Johannessen L E, Ke D, Lu X, et al. Geographical variation in patterns of parentage and relatedness in the co-operatively breeding Ground Tit *Parus humilis*. *Ibis*, 2011, 153: 373–383
 - 16 Lu X, Huo R, Li Y, et al. Breeding ecology of ground tits in northeastern Tibetan plateau, with special reference to cooperative breeding system. *Curr Zool*, 2011, 57: 751–757
 - 17 Wang C, Lu X. Female ground tits prefer relatives as extra-pair partners: driven by kin-selection? *Mol Ecol*, 2011, 20: 2851–2863
 - 18 Lu X, Yu T, Ke D. Helped ground tit parents in poor foraging environments reduce provisioning effort despite nestling starvation. *Anim Behav*, 2011b, 82: 861–867
 - 19 Lu X, Wang C, Du B. Reproductive skew in an avian cooperative breeder: an empirical test for theoretical models. *Behav Ecol*, 2011: arr143
 - 20 Wang C, Lu X. Dispersal in kin coalition throughout the non-breeding season to facilitate fine-scale genetic structure in the breeding season: evidence from a small passerine. *Ethology*, 2014, 120: 1003–1012
 - 21 Wang C, Lu X. Extra-pair paternity in relation to breeding synchrony in ground tits: an individual-based approach. *J Avian Biol*, 2014, doi: 10.1111/jav.00318
 - 22 Koenig W D, Dickinson J L, eds. Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds. Cambridge: Cambridge University Press, 2004
 - 23 Ekman J, Ericson P G P. Out of Gondwanaland; the evolutionary history of cooperative breeding and social behaviour among crows, magpies, jays and allies. *Proc Biol Sci*, 2006, 273: 1117–1125
 - 24 Ke D, Lu X. Burrow use by Tibetan ground tits *Pseudopodoces humilis*: coping with life at high altitudes. *Ibis*, 2009, 151: 321–331
 - 25 Birkhead T R, Møller A P. Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences. London: Academic Press, 1992
 - 26 Komdeur J. Experimental evidence for helping and hindering by previous offspring in the cooperative-breeding Seychelles warbler *Acrocephalus sechellensis*. *Behav Ecol Sociobiol*, 1994, 34: 175–186
 - 27 Griffin A S, West S A. Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science*, 2003, 302: 634–636
 - 28 Magrath R D, Whittingham L A. Subordinate males are more likely to help if unrelated to the breeding female in cooperatively breeding white-browed scrubwrens. *Behav Ecol Sociobiol*, 1997, 41: 185–192
 - 29 Bergmüller R, Taborsky M. Experimental manipulation of helping in a cooperative breeder: helpers ‘pay to stay’ by pre-emptive appeasement. *Anim Behav*, 2005, 69: 19–28
 - 30 Komdeur J. Variation in individual investment strategies among social animals. *Ethology*, 2006, 112: 729–747
 - 31 Stacey P B, Ligon J D. The benefits-of-philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: variation in territory quality and group size effects. *Am Nat*, 1991, 137: 831–846
 - 32 Kokko H, Johnstone R A, Clutton-Brock T H. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc Biol Sci*, 2001, 268: 187–196
 - 33 Wright J. Altruism as a signal: Zahavi’s alternative to kin selection and reciprocity. *J Avian Biol*, 1999: 108–115
 - 34 Clutton-Brock T. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 2002, 296: 69–72
 - 35 Komdeur J. Influence of age on reproductive performance in the Seychelles warbler. *Behav Ecol*, 1996, 7: 417–425
 - 36 Hawn A T, Radford A N, du Plessis M A. Delayed breeding affects lifetime reproductive success differently in male and female green woodhoopoes. *Curr Biol*, 2007, 17: 844–849

- 37 Hatchwell B J, Komdeur J. Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Anim Behav*, 2000, 59: 1079–1086
- 38 Rubenstein D R, Lovette I J. Temporal environmental variability drives the evolution of cooperative breeding in birds. *Curr Biol*, 2007, 17: 1414–1419
- 39 Jetz W, Rubenstein D R. Environmental uncertainty and the global biogeography of cooperative breeding in birds. *Curr Biol*, 2011, 21: 72–78
- 40 Gonzalez J C T, Sheldon B C, Tobias J A. Environmental stability and the evolution of cooperative breeding in hornbills. *Proc Biol Sci*, 2013, 280: 20131297
- 41 Lack D L. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen, 1968
- 42 Griffith S C, Owens I P F, Thuman K A. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol Ecol*, 2002, 11: 2195–2212
- 43 Turchin P. *Population regulation: old arguments and a new synthesis*. In Cappuccino N and Price PW (eds) *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis*. California: Academic Press, 1995. 19–40
- 44 Chamberlain D, Arlettaz R, Caprio E, et al. The altitudinal frontier in avian climate impact research. *Ibis*, 2012, 154: 205–209
- 45 Clutton-Brock T, Sheldon B C. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol Evol*, 2010, 25: 562–573

Evolution of Cooperative Breeding in Birds: A Long-Term Fieldwork with the Ground Tits Endemic to the Tibet Plateau as a Model System

LU Xin

School of Life Science, Wuhan University, Wuhan 430072, China

Cooperative breeding in birds has been interesting to behavioral and evolutionary biologists as many basic questions associated with the mysterious phenomenon remain unsolved. The wasteland and meadow on the Tibetan plateau represent extremely harsh environments in the world. Since 2004, we have studied cooperative breeding behaviors of the ground tits *Parus humilis* endemic to the plateau. After knowing the basic structure of this species' society, we are accumulating data to analyze lifetime fitness of helpers vs. independent breeders to test the kin-selection theory, cooperative breeding in relation to climate conditions to explore the mechanisms underlying ecological constraints, the relationship between cooperative breeding and extra-pair paternity across populations to elucidate genetic monogamy as the driver of helping behavior, and environmental conditions as extrinsic factors together with social interaction as intrinsic factors to give insight into population dynamics of avian cooperative breeders. Life-long efforts of researchers are required to uncover the mysteries of the ground tit society.

ground tit, Tibetan plateau, cooperative breeding, evolution, long-term research

doi: 10.1360/N052014-00300