

鸟类的父本行为及其内分泌调控机制研究进展

龚大洁 曹瑞东 陈卓 张明宇 缪菲 杨敏娜 于鹏*

(西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070)

摘要 飞翔能力帮助鸟类极大地扩展了生存空间,使其能够迅速移动来应对各种局部环境的变化。然而,个体发育早期,不具备这样的能力,使其极不适应环境,需要大量的亲本照顾。不同于哺乳类动物主要依赖母本行为,雄性鸟类表现出了大量的父本行为,诸如筑巢行为、孵卵行为和育雏行为等。针对这一系列行为及其调控机制,本文进行了归纳:1)筑巢行为常常伴随着雄性的求偶行为,睾酮对两种行为均有促进作用,加压素也促进筑巢行为。2)孵卵行为可以传递热量,保护和帮助子代发育;同时会刺激泌乳素释放,而泌乳素又会进一步促进孵卵行为;此时的睾酮水平下降。3)育雏行为与雏鸟的发育速度有关,晚成鸟需要更多的父本照顾;与孵卵行为的调控相似,泌乳素升高,睾酮降低;孕酮也参与调控父本行为。4)环境压力通过影响皮质酮和泌乳素水平的变化,调节鸟类的父本行为。综上,在鸟类父本行为形成和表现过程中,睾酮和泌乳素先后发挥着主要的调控作用,并且受到环境压力的影响。然而,在神经内分泌水平上,研究非常缺乏,需要加强。

关键词 筑巢; 求偶; 孵卵; 育雏; 泌乳素; 睾酮; 皮质酮

Paternal behavior of birds and the associated endocrine regulation mechanism. GONG Da-jie, CAO Rui-dong, CHEN Zhuo, ZHANG Ming-yu, MIAO Fei, YANG Min-na, YU Peng* (College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China).

Abstract: Flight ability greatly expands the distribution range of birds, allowing for a rapid response to local environmental changes. In the early stages of ontogenesis, chicks are unable to adapt to changes due to lacking flight ability, and thus require much parental care. Parental behavior of birds is different from that of mammals, which mainly relies on maternal care. Male birds have many paternal behaviors, such as nesting, brooding, and rearing fledglings. We summarized related studies on paternal behaviors and underlying mechanisms. (1) Nesting behavior is often accompanied by male courtship behavior. Testosterone promotes both nesting behavior and courtship behavior, while vasopressin promotes nesting behavior. (2) Incubation could transfer heat and thus could protect and support the development of offspring. Meanwhile, it stimulates the release of prolactin, which further promotes the incubation behavior. During this process, testosterone is reduced to a basic level. (3) The breeding behavior is related to the growth rate of young birds, with altricial birds needing more paternal care. Similar to the regulation of incubation behavior, prolactin increases and testosterone decreases. Progesterone is involved in regulating paternal behavior. (4) Environmental stress regulates the paternal behavior by changing corticosterone and prolactin levels. In conclusion, testosterone and prolactin could regulate the development and expression of paternal behavior of birds, which are affected by environmental pressure. Studies on the neuroendocrine mechanisms are limited and the mechanisms require further investigation.

Key words: nesting; courtship; brooding; rearing; prolactin; testosterone; corticosterone.

高等动物的父本行为(paternal behavior)是保证子代健康的存活和适应环境的重要保障,尤其是在鸟类和鱼类当中(Rosenblatt, 2003; Whiteman *et al.*, 2004)。如鸟类的祖先即兽脚亚目的恐龙,生活于三叠纪中期的它们就已经表现出了雄性的亲本照顾行为(Royle *et al.*, 2012)。Trivers (1972)对亲本行为给出了经典的定义,既“由亲本施加给子代的、能增加子代生存几率的任何投资”。可见,亲本行为具有明确的指向性和目的性,即亲本为增加子代适合度所表现出的所有行为,当然也包括父本行为。

父本行为和母本行为是脊椎动物为解决后代数量较少的一种补偿策略(Royle *et al.*, 2012)。在进化过程中,动物面临两种生殖对策的选择,*r*-选择(*r*-selection)和*K*-选择(*K*-selection)。在无脊椎动物中,大量的物种采用*r*-选择,它们的后代个体较小,却数量繁多。亲本将大量的能量消耗在产卵中,对子代后天成长过程中的投资就很少,比如照顾卵和保护子代安全方面。然而,大部分鸟类和哺乳类都是*K*-选择,它们的后代个体较大,数量却较少,所以在繁殖中分配的能量也较少,会将大量的能量消耗在对子代的照顾中,以提高子代的存活率。在这个过程中,脊椎动物会表现出各种亲本行为,比如雌雄个体的单独育幼或者双亲共同育幼。

在哺乳动物中,仅占不到5%的物种表现父本行为,但是在鸟类中却很普遍,比例高达95%~97%(Liker *et al.*, 2015)。鸟类是唯一一种以单一卵生模式繁殖的脊椎动物,因此雄鸟可以参与除了产卵之外的所有亲本行为,主要包括筑巢、孵卵、照顾雏鸟等。在鸟类中有高水平的双亲育雏行为,比例高达95%,即雌雄亲本共同参与育雏过程;雄性单独育雏的物种也占到了1%~2%(Liker *et al.*, 2015)。对鸟类亲本行为调控机制的研究多集中在内分泌系统,相关激素主要包括泌乳素(prolactin, PRL)、睾酮(testosterone, T)、皮质酮(corticosterone, CORT)、孕酮(progesterone, P)(Kitaysky *et al.*, 2001; Blas *et al.*, 2010; Ouyang *et al.*, 2013)。虽然对神经系统的研究较少,但是神经递质加压素(arginine vasopressin, AVP)和催产素(oxytocin, OT)在鸟类父本行为中的调控作用,也有报道(Klatt *et al.*, 2013)。

1 筑巢行为

巢是鸟类产卵、孵卵和雏鸟健康成长的必要场所。不同种类的鸟巢结构千差万别,可以从简单的

地面刨挖到制作精巧的洞穴,也可以从巨大的材料堆积到复杂的编织结构等。在繁殖季节,大部分鸟类都是在选择合适地点之后筑巢,如红头长尾山雀(*Aegithalos concinnus*)(郭贵云等, 2006)。但是一些鸟类的巢可以连续使用多年,比如家燕(*Hirundo rustica*)的巢(Collias *et al.*, 1984)。再如鸡形目(Galliformes)冢雉科(Megapodiidae)的巢,它们会在地面上构建一个大丘状结构的巢,可以有效地利用包括太阳辐射,地热能 and 有机物分解在内的热能来孵卵(Jones *et al.*, 1995)。并不是所有的鸟类在繁殖期间都会表现出筑巢行为。筑巢是为了提高后代存活率,在一些极端环境中,如果巢不能起到作用,便会被舍弃,例如,生活在南极的帝企鹅(*Aptenodytes forsteri*)(Cerchiara, 2018)。另外,还有一些巢寄生的鸟类,它们也没有筑巢行为,而是把卵产在其他鸟类的巢中,比如鹰鹑(*Cuculus sparveroides*)、大杜鹃(*Cuculus canorus*)等(霍娟等, 2016; 栗通萍等, 2017)。

1.1 筑巢行为伴随着求偶行为

多数情况下,筑巢行为与求偶行为紧密相连。在一些鸟类中,特别是在鸽形目(Columbiformes)中,筑巢行为会刺激与求偶相关激素的分泌(Cheng *et al.*, 1975)。比如雄性斑鸠(*Streptopelia risoria*)在筑巢和求偶行为中,促性腺激素释放激素(gonadotropin-releasing hormone, GnRH)、黄体生成素(luteinizing hormone, LH)的水平均会升高,这表明在斑鸠整个筑巢和求偶的过程中下丘脑-垂体-性腺(hecker phelan and guthrie interiors, HPG)轴被激活(Mantei *et al.*, 2008)。在雀形目的园丁鸟属(*Ptilonorhynchus*)中,雄性缎蓝园丁鸟(*P. violaceus*)不会为子代提供任何照顾行为,只有雌性会筑一个简单的巢用来孵卵。但是,雄性在求偶期间会建造一个类似凉亭的精致的结构用来求偶,这个行为被认为是从筑巢行为中进化而来的(Collias *et al.*, 1984),并且凉亭类似物的质量和求偶成功率都与睾酮水平呈正相关(Borgia *et al.*, 1991)。

1.2 筑巢行为的内分泌调控

性腺类固醇激素不仅会激发求偶行为和性行为,还会刺激筑巢行为(Collias *et al.*, 1984)。研究表明,在斑鸠(*Streptopelia risoria*)中,雄性筑巢行为的激发取决于雌性的行为提示(Cheng *et al.*, 1975);雌性首先建立一个平台巢,雄性随后会带来筑巢材料给雌性,但是被切除了睾丸的雄性不会表现出此

行为,需要注射睾酮才能重新激发筑巢行为(Martinez, 1974)。再如,给雄性红嘴奎利亚雀(*Quelea quelea*)(Crook *et al.*, 1968)和切除睾丸的黑头群栖织布鸟(*Ploceus cucullatus*)(Collias *et al.*, 1984)补充睾酮均会使它们的筑巢行为增加。雄性冬鹳鹬(*Troglodytes troglodytes*)雌性择偶之前数周内会建立多个巢穴,而且雄性筑巢数量的变化与睾丸大小呈正相关,这表明睾酮可能刺激雄鸟的筑巢行为(Evans *et al.*, 2000)。在一项关于性激素间接行为效应的实验中,用一定剂量的雌二醇(estradiol, E2)处理雌性或雄性斑胸草雀(*Taeniopygia guttata*)雏鸟,可以观察到它们成年后的筑巢行为均会变化;用高水平 E2 处理雏鸟,它们成年后筑的巢与对照组相比会更大,所用时间更少;相反,用低水平 E2 处理雏鸟,成年后筑巢行为会减弱。

外周 AVP 水平降低会减少雌性和雄性的筑巢行为,OT 水平降低仅会减少雌性的筑巢行为。这可能与外周 OT 和 AVP 通过影响体温调节从而间接影响到鸟类的筑巢行为有关(Klatt *et al.*, 2013)。该实验还研究了斑胸草雀神经中枢 OT 和 AVP-1 型受体在父本行为中的作用机理,结果表明,中枢 AVP 和 OT 均不会影响筑巢行为。然而,与哺乳动物相比,对 OT 和 AVP 在鸟类亲本行为中的神经内分泌机制仍旧缺少深入研究。

催产素和加压素是调节动物亲密行为的神经肽。两种分子的结构非常相似,且都是由视旁核(supraoptic nucleus)、视上核(paraventricular nucleus)和终纹床核(bed nucleus of the stria terminalis)的大细胞性神经元分泌,然后投射到垂体,再通过血液循环作用于外周(Carter, 1998)。对哺乳动物的研究表明,调控父本行为的主要是加压素系统,调控母本行为主要依赖催产素系统,呈现出典型的性二型(Wang *et al.*, 1994; Wang *et al.*, 2000)。例如,OT 的拮抗剂可以阻碍雌性橙腹田鼠(*Microtus ochrogaster*)配偶关系的形成和母本行为,而注射 AVP 拮抗剂不会(Insel *et al.*, 1995; Olazabal *et al.*, 2006)。注射 AVP 至隔外侧核(lateral septum)可以诱导没有性经验的雄性草原田鼠增加接触和蹲伏幼仔的行为,而注射 AVP 的拮抗剂时阻断该行为(Wang *et al.*, 1994)。因此,我们有理由推测,在鸟类父本行为中 OT 和 AVP 也发挥重要的作用,尽管目前还没有看到相关的研究报道。

2 孵卵行为

80%以上的鸟类是双亲共同孵卵。大约 1%的鸟类由雄性单独孵卵和照顾雏鸟,它们分布在 12 个科中,这种模式在鸫亚目里较多(Cockburn, 2006)。在许多雀形目鸟类中,雄性喂养正在孵卵的雌性从而间接参与孵卵,补偿雌性因孵卵而错过的觅食机会和代谢成本,如灰喜鹊(*Cyanapica cyana*)(仁青苗, 2017)。

孵卵的主要目的是将热量从亲本直接传递到卵上,将卵的温度升高到 34~38 °C (Webb, 1987)。卵在被孵化时,温度是最重要的一个参数,因此如果外部环境能够维持卵孵化时所需的温度,那么亲本可以不直接参与孵卵。例如,在豕雉科的鸟类中,卵的热量可以来自太阳能或地热能,也可以来自有机物质的分解热(Jones *et al.*, 1995)。在眼斑豕雉(*Leipoa ocellata*)中,雌鸟将卵产在由雄性建造的高度精细的丘状巢中,由雄鸟来照顾卵,但不会表现出孵卵行为。由于卵被埋在土中,不与空气直接接触,影响气体流通。而且在不同孵化阶段,卵所需要的氧气浓度不同,土壤中微生物分解有机物的耗氧速率远大于胚胎呼吸耗氧速率。因此,雄鸟要在可接受范围内维持土丘内的气体成分和卵的温度(Seymour *et al.*, 1986)。在此过程中,雄鸟的能量消耗远远高于常规孵卵时的消耗(Frith, 1956)。更加有趣的是,土丘中不均匀的温度分布会影响幼体的性别比例(Goth *et al.*, 2005)。

泌乳素(PRL)促进雌性和雄性的孵卵行为。在雄性主要负责或者完全由雄性负责孵卵的鸟类中,雄性的 PRL 水平通常高于雌性,如威尔逊瓣蹼鹬(*Phalaropus tricolor*)(Oring *et al.*, 1988)。在雌雄共同孵卵或雌性主要负责的物种中,雌性的 PRL 水平通常高于雄性(Angelier *et al.*, 2007),如阿德利企鹅(*Pygoscelis adeliae*)。虽然雄性阿德利企鹅在孵卵过程中的 PRL 水平低于雌性,但仍表现出大量的孵卵行为,使得雌雄分工大致相同(Vleck *et al.*, 2000),雌性的 PRL 仍旧略高于雄性。再如,雌性墨西哥灰胸丛鸦(*Aphelocoma ultramarina*)PRL 水平在高峰期高于雄性 20%,雄性不直接参与孵卵,但是会喂养正在孵卵的雌性(Brown *et al.*, 1998),从而间接地帮助孵卵。哺乳动物当中也有类似的研究结果,例如,在单配制的坎贝尔侏儒仓鼠(*Phodopus campbelli*)中,幼仔出生 1 天后,父本 PRL 水平增加;

那些 PRL 水平低的父本不会表现携回行为 (Reburn *et al.*, 1999)。

鸟类的 PRL 由垂体前叶释放,主要通过血管活性肠肽 (vasoactive intestinal peptide, VIP) 和多巴胺来调控 (Christensen *et al.*, 2008)。多巴胺随浓度的不同起着完全相反的作用,低剂量多巴胺抑制 VIP,从而减少 PRL 的分泌;但在多巴胺高剂量时,则起促进作用,增加 PRL 的分泌 (Youngren *et al.*, 2002)。在许多物种中,这个控制系统同时被光周期影响,长日照条件促进 PRL 水平升高,为鸟类的繁衍做准备 (Chaiseha *et al.*, 1998)。

大量研究表明,鸟类的孵卵行为会升高 PRL 水平,而高水平的 PRL 又促进孵卵行为,在这个过程中亲本与卵之间的触觉刺激十分重要 (El Halawani *et al.*, 1980; Hall, 1987; Sharp, 1988)。然而,海鸟的情况比较特殊,雌雄海鸟均表现孵卵行为,即使雌雄亲本较长时间离开巢,中断了与卵的触觉刺激,其血浆中的 PRL 仍会维持在相当高的水平,以便回巢后能继续孵卵 (Hector *et al.*, 1985; Vleck *et al.*, 2000)。如在帝企鹅 (*Aptenodytes forsteri*) 中,雌性在产卵后离开栖息地去觅食,由雄性孵卵,而在 2 个月后,当雌性最终回来喂养雏鸟时,雌性的 PRL 水平比离开时还要高 (Lormée *et al.*, 1999)。

有趣的是,表现父本行为的雄鸟通常在进入孵卵阶段时, T 水平会显著下降 (Lynn *et al.*, 2002)。如阿德利企鹅,在雄性开始第一次长期孵卵的时候, T 水平会下降到求偶阶段的 2% 以下 (Vleck *et al.*, 1999)。在黄眼企鹅属 (*Megadyptes*) 中,甚至巢中人造蛋的刺激也会引起其 T 水平下降 (Massaro *et al.*, 2007)。原因可能是,适度水平的 T 会刺激性腺发育和引发求偶行为,而较高水平的 T 则会增加雄性的攻击行为 (Lynn *et al.*, 2002)。所以为了保证有效的孵卵时间,孵卵期间雄鸟的 T 水平会降低, PRL 水平会升高。由此可见,在雄鸟育雏过程中, T 与 PRL 可能存在一定程度的拮抗作用,然而具体机制尚未见报道。

对哺乳动物父本行为的研究也有类似的结果。如在单配制啮齿类动物中,成年雄性在幼仔出生前的睾酮水平升高,但是在幼仔出生后显著降低 (Brown *et al.*, 1995; Reburn *et al.*, 1999)。研究还表明,睾酮在哺乳动物体内可以转化成雌二醇,在神经中枢的核团——内侧视前区 (medial preoptic area) 参与父本行为的调控 (Rosenblatt *et al.*, 1998; Timo-

nin *et al.*, 2008)。一项对雌激素受体的研究表明,哺乳类动物父本的杀婴行为和对入侵者的攻击行为有不同的调控机制。雌激素受体- α 不足的小鼠在入侵实验中很少攻击入侵者,甚至每天注射睾酮也不会攻击,然而杀婴行为显著增加 (Ogawa *et al.*, 1998)。研究表明,睾酮能够通过雄激素受体,或者雌激素受体- β 参与杀婴行为的调控,而发动对入侵者的攻击则是通过雌激素作用于雌激素受体- α 来调控的 (Ogawa *et al.*, 1998)。在鸟类中,睾酮是否作用于雌激素受体- β ? 发挥什么样的作用? 雌激素受体- α 又发挥着哪些作用,均有待研究。

3 育雏行为

刚孵化的雏鸟必须接受成鸟的照顾,直到能够自己调节体温和具备觅食能力。相比于晚成鸟,早成鸟需要的亲本照顾相对较少,只需要被成鸟保护到能够独立觅食即可,如鸭科的鸟类。但是,在雏鸟刚孵化后几天内,亲本的孵窝行为是必要的 (Dzus *et al.*, 1997)。在大多数早成鸟中,比如冢雉,刚孵化的雏鸟就有较强的生存能力,甚至可以在几天内具备飞行能力 (Goth, 2002)。当然,如果缺乏亲本的照顾,它们的死亡率也很高 (Goth *et al.*, 2002)。在育雏阶段,雄性同样会表现出高水平的照顾行为,比如火斑鸠 (*Streptopelia tranquebarica*),雄性火斑鸠育雏时间多于雌性 (周友兵等, 2004),再如,在威尔逊瓣蹼鹬中,由雄性完全负责产卵之后所有的照料,包括孵化之后的孵窝、喂养等 (Oring *et al.*, 1988)。

在许多晚成鸟中,雏鸟一旦具备一定的独立生活能力,就会和亲本分开,失去直接的亲本照顾 (Harper, 1985)。但是在一些鸟类中,即使雏鸟已经不再需要成鸟喂食,它们仍然与成鸟保持着密切的联系,甚至在雏鸟羽毛丰满后,亲本行为会变得更加复杂。例如,在合作繁殖的斑鵐 (*Turdoides bicolor*) 中,成鸟会发出特殊的叫声来吸引距离它最近、羽毛丰满的雏鸟到食物丰富的地方,同时这些成鸟会驱逐其他响应呼叫而来的鸟种 (Radford *et al.*, 2006)。有雌鸟存在时,雄鸟的叫声会明显增强,在原鸡 (*Gallus gallus*) 中尤为明显 (Evans *et al.*, 1994)。崖海鸦 (*Uria aalge*) 的雏鸟,在只有大约成鸟四分之一大小时,会在成鸟 (通常是雄性) 的带领下离开栖息地;跟随成鸟游过长达几百千米、高度危险的沿海地区进入远海去寻找食物 (Camphuysen, 2002),而在这期间成鸟也会经历一个换羽期,与它

们的后代一样没有飞行能力。

鸟类的孵卵行为与孵化后的育雏行为均受到 PRL 的调控。育雏阶段,虽然雄鸟 PRL 水平和育雏行为之间的相关性仍然很高,但是由于在孵化后成鸟再不会受到卵持续的触觉刺激,以及雏鸟复杂多样的行为,所以这种相关性与孵卵期相比会有所降低 (Opel *et al.*, 1988; Richard-Yris *et al.*, 1998)。

在几乎所有的早成鸟中,无论是雌雄合作育雏还是雄性单独育雏,亲本的血浆 PRL 水平会在雏鸟孵化后会迅速下降。但是在半早成和晚成的物种中,亲本 PRL 水平下降更慢 (表 1),因为雏鸟需要成鸟的孵窝行为来维持体温,这与孵卵行为的调控机制相似 (Buntin, 1996)。成鸟的 PRL 水平通常在雏鸟能独立调节体温 (Goldsmith, 1991) 才开始迅速下降。比如雄性威尔逊瓣蹼鹬,在雏鸟能独立调节体温时雄鸟的 PRL 会下降到基底水平,这个时间大约是 9 天 (Oring *et al.*, 1988)。

在合作繁殖的物种中 PRL 水平的变化与个体扮演的角色有关。如哈里斯鹰 (*Parabuteo unicinctus*) 的亲本完成孵卵之后,它们的 PRL 水平会下降;但除亲本之外其他帮助者的 PRL 水平却会升高 (Vleck *et al.*, 1991)。同样的,在一个灰喜鹊的群体中当亲鸟开始孵卵后,其他所有成员的 PRL 水平在数周内会开始升高,并且维持在高水平,而且在第一个巢孵卵完成之后仍旧不会下降 (Brown *et al.*, 1998)。

与孵卵时相似,育雏时大部分雄性鸟类的 T 水平也处在较低水平 (表 1),不同的是,育雏期的雄性鸟类对 T 的敏感性会降低甚至丧失。例如,在非育雏期内,雄性栗领铁爪鹀 (*Calcarius ornatus*) 的 T 水平会影响其攻击行为,注射 T 会加强它们的攻击性;但是在育雏期间却没有类似的现象。这表明当雏鸟存在时,雄性栗领铁爪鹀可能会丧失对 T 的敏感性 (Lynn *et al.*, 2002)。然而,相关机制仍需要进一步研究。

研究还表明,增加 T 水平可以破坏或降低许多鸟类的育雏行为 (Clotfelter *et al.*, 2007),如增加求偶行为、性行为或者领土防御行为,从而间接减少育雏行为。例如,紫翅椋鸟 (*Sturnus vulgaris*) 的婚配制度复杂,一些种群是单配制,单配制雄性亲鸟会表现出长时间的孵卵行为和育雏行为;另一些是一雄多雌制,它们中的雄性亲鸟不会长时间孵卵。值得一提的是,不同婚配制度的雄性紫翅椋鸟花费在孵卵

表 1 鸟类父本行为及其血清激素的可能作用机制
Table 1 Paternal behavior of birds and possible mechanism of action of serum hormone

血清激素	筑巢行为 Nesting behavior	孵卵行为 Incubation behavior	育雏行为 Brooding behavior
T	升高 Increase	降低至基础水平 Reduce to base level	降低至基础水平 Reduce to base level
PRL	基础水平 Base level	迅速升高 Rapidly Rising	早成鸟迅速降低 Rapidly reducing in precocial bird 晚成鸟缓慢降低 Slowly reducing in altrices
OT	基础水平 Base level	-	-
AVP	升高 Increase	-	-
CORT	-	降低 Reduce	降低 Reduce
P	-	-	升高 Increase

注: T: 睾酮; PRL: 泌乳素; OT: 催产素; AVP: 加压素; CORT: 皮质酮; P: 孕酮; -, 尚无报道。
Note: T: Testosterone; PRL: Prolactin; OT: Oxytocin; AVP: Arginine vasopressin; CORT: Corticosterone; P: Progesterone; -, no report.

和育雏上的时间均会随着 T 水平的增加而减少 (Pinxten *et al.*, 2007)。然而,也有些特殊情况,比如被 T 处理过的雄性大山雀 (*Parus major*) 并不会减少对雏鸟的照顾行为,却表现出了更强的攻击行为 (Van Duyse *et al.*, 2002)。给合作繁殖的雄性灰喜鹊 (*Cyanopica cyanus*) 补充 T 的行为效应取决于这个个体是繁殖者还是帮助者,当 T 升高时,繁殖者会减少照顾行为,但是帮助者却增加对雏鸟的照顾行为 (Cruz *et al.*, 2003)。

孕酮 (progesterone) 也参与调控雄性的育雏行为。一项对黑鸢 (*Milvus migrans*) 的研究表明,在育雏的后期,雄性黑鸢体内的孕酮会出现季节性的高峰,同时雄性会表现出大量的照顾行为 (Blas *et al.*, 2010)。孕酮作为一种重要的生殖激素,大量研究集中在雌性中,对雄性体内孕酮作用的研究很少,因此孕酮对鸟类父本行为的作用影响还需要进一步研究。

对单配制哺乳动物父本行为的研究,有关睾酮和泌乳素的功能与鸟类的研究结果非常相似,其中有橙腹田鼠、加州白足鼠 (*Peromyscus californicus*)、棕色田鼠 (*Microtus mandarinus*)、坎贝尔侏儒仓鼠 (*Phodopus campbelli*) 等 (Brown, 1993; Lonstein *et al.*, 2000; Wynne-Edwards *et al.*, 2007)。然而哺乳动物的研究表明,父本经历可以改变神经中枢 OT 水平,改变伏核 (nucleus accumbens)、杏仁内侧核 (me-

dial amygdaloid nucleus)多巴胺受体表达,表明 OT 和多巴胺系统均参与父本行为调控 (Wang *et al.*, 2015)。幼仔暴露可以增加内侧视前区 (medial pre-optic area) 神经元活性,与幼仔刺激母本相似 (Stack *et al.*, 2000; de Jong *et al.*, 2009)。与没有性经历的雄性棕色田鼠相比,雄性父本有高水平的血清 OT, 在内侧视前区有高水平的 OTR 表达;微注射 OTR 拮抗剂可以有效减少父本行为 (Yuan *et al.*, 2019)。然而,相关的机制研究在鸟类中均未见到。

4 父本行为的应激反应及其内分泌调控

精力是有限的,如果雄鸟在孵卵或者照顾雏鸟上花费了大量时间,那么用来觅食的时间则会减少。鸟类会面临各种挑战,比如环境剧烈变化或资源紧张等,这时鸟类需要做出取舍,到底是继续孵卵、照顾雏鸟还是减少亲本行为或者放弃亲本行为。皮质酮 (corticosterone, CORT) 是一种压力激素,当 CORT 水平升高时,鸟类会通过减少父本投入以提高自己的生存几率,而不是照顾雏鸟。例如,给三趾鸥 (*Rissa tridactyla*) 注射 CORT 后,会观察到较多雏鸟的乞食行为,而亲本并没有增加相应的喂食行为 (Kitaysky *et al.*, 2001)。因此,应激导致 CORT 的升高会阻断亲本行为,如果 CORT 水平持续升高,甚至会导致成鸟弃巢。然而,也有研究表明,CORT 水平在较低范围内的升高则可能会增加鸟类的父本行为 (Ouyang *et al.*, 2013)。

高纬度地区或恶劣环境会给鸟类的生存带来严重的挑战,生活在这些地区鸟类的繁殖季较短,如果一次繁殖失败则很难有第二次繁殖的机会。因此,为了使繁殖成功率最大化,在这些地区生活的鸟类,在不同繁殖阶段面对同等压力会表现出不同的反应。比如在北极地区生活的雄性黄林莺 (*Dendroica petechia*),它们在孵卵期间的应激反应会大于育雏期间的应激反应;与雄性不同,雌性在孵卵和育雏期间受到应激均会抑制亲本行为 (Wilson *et al.*, 2005)。

CORT 还会影响 PRL 的水平,这种影响会随着鸟类年龄,生殖经验的增加而减少。CORT 与 PRL 的作用似乎相反,同时 CORT 会直接导致 PRL 的浓度降低。例如:给三趾鸥注射 CORT 会使它的 PRL 水平在两天内下降 30%,使它们的筑巢率和繁殖成功率均下降 (Angelier *et al.*, 2009)。雪海燕 (*Pagodroma nivea*) 的繁殖成功率会随着年龄的增加而增

加,一个很大的原因就是 PRL 水平稳定,面对相同压力时,年龄大的能够更好地维持 PRL 水平 (Angelier *et al.*, 2007)。

5 展望

父本行为是单配制婚配制度的典型特征。在单配制物种中,雄性通过高水平的父本行为来提高子代的适合度,是一种非常有效的行为策略。大约 95% 的鸟类为单配制,雌雄共同育雏,甚至还有 1%~2% 的物种为父本单独育雏 (Liker *et al.*, 2015)。然而,对鸟类父本行为及其神经内分泌机制的研究还不够深入,已有报道主要集中在外周 PRL、T 和 CORT 的调控作用,及其它它们之间的相互关系。对神经内分泌物质如 OT 和 AVP,功能脑区如下丘脑视前区、杏仁核、伏核,神经环路如多巴胺奖赏通路等的调控作用知之甚少,而这些神经内分泌物质及其作用机制在哺乳动物中已有明确报道,因此在研究鸟类父本行为的神经内分泌调控时,借鉴哺乳类父本行为的研究成果将是一种重要的研究思路。

参考文献

- 郭贵云,周友兵,张君,等. 2006. 四川南充市区红头长尾山雀的巢址选择、繁殖习性与帮手行为. 动物学杂志, **46**(6): 29-35. [Guo GY, Zhou YB, Zhang J, *et al.* 2006. Nest-site selection, breeding ecology and helper behavior of *Aegithalos concinnus* in Northeastern Sichuan, China. *Chinese Journal of Zoology*, **41**(6): 29-35.]
- 霍娟,栗通萍,姚小刚,等. 2016. 鹰鹃对白腹短翅鸫的巢寄生. 动物学杂志, **51**(6): 1101-1105. [Huo J, Su TP, Yao XG, *et al.* 2016. Brood parasitism on White-bellied Redstart (*Hodgsonius phaenicuroides*) by Large Hawk-cuckoo (*Cuculus sparveriioides*). *Chinese Journal of Zoology*, **51**(6): 1101-1105.]
- 任青苗. 2017. 灰喜鹊帮助者贡献及个性差异遗传基础研究 (硕士学位论文). 兰州: 兰州大学. [Ren QM. 2017. Helper Effects in the Azure-winged Magpie *Cyanopipa cyana* and the Genetic Bases of Personality (Master thesis). Lanzhou: Lanzhou University.]
- 栗通萍,霍娟,杨灿朝,等. 2017. 大杜鹃对家燕的巢寄生. 动物学杂志, **52**(2): 338-341. [Su TP, Huo J, Yang CC, *et al.* 2017. Brood parasitism on barn swallow (*Hirundo rustica*) populations in China by common cuckoo (*Cuculus canorus*). *Chinese Journal of Zoology*, **52**(2): 338-341.]
- 周友兵,青云,张君,等. 2004. 火斑鸠孵卵期和育雏期伴巢行为. 四川动物, **23**(2): 88-92. [Zhou YB, Qing Y, Zhang J. 2004. Attendance behavior of red turtle dove

- in incubation and brooding period. *Sichuan Journal of Zoology*, **23**(2): 88–92.]
- Angelier F, Moe B, Weimerskirch H, *et al.* 2007. Age-specific reproductive success in a long-lived bird; do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology*, **76**: 1181–1191.
- Angelier F, Clement-Chastel C, Welcker J, *et al.* 2009. How does corticosterone affect parental behaviour and reproductive success? A study of prolactin in black-legged kittiwakes. *Functional Ecology*, **23**: 784–793.
- Blas J, López L, Tanferna A, *et al.* 2010. Reproductive endocrinology of wild, long-lived raptors. *General and Comparative Endocrinology*, **168**: 22–28.
- Borgia G, Wingfield JC. 1991. Hormonal correlates of bower decoration and sexual display in the satin bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*). *Condor*, **93**: 935–942.
- Brown RE. 1993. Hormonal and experiential factors influencing parental behaviour in male rodents: An integrative approach. *Behavioural Processes*, **30**: 1–28.
- Brown RE, Murdoch T, Murphy PR. *et al.* 1995. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. *Hormones and Behavior*, **29**: 474–491.
- Brown JL, Vleck CM. 1998. Prolactin and helping in birds: Has natural selection strengthened helping behavior? *Behavioral Ecology*, **9**: 541–545.
- Buntin JD. 1996. Neural and hormonal control of parental behavior in birds. *Advances in the Study of Behavior*, **25**: 161–213.
- Camphuysen K. 2002. Post-fledging dispersal of common guillemots *Uria aalge* guarding chicks in the North Sea: The effect of predator presence and prey availability at sea. *Ardea*, **90**: 103–119.
- Carter SC. 1998. Neuroendocrine perspectives on social attachment and love. *Psychoneuroendocrinology*, **23**: 779–818.
- Cerchiara JA. 2018. Penguins, *Encyclopedia of Reproduction* (Second Edition). *Reference Module in Life Sciences*, **6**: 631–636.
- Chaiseha Y, Tong Z, Youngren OM, *et al.* 1998. Transcriptional changes in hypothalamic vasoactive intestinal peptide during a photo-induced reproductive cycle in the turkey. *Journal of Molecular Endocrinology*, **21**: 267–275.
- Cheng MF, Silver R. 1975. Estrogen-progesterone regulation of nest-building and incubation behavior in ovariectomized ring doves (*Streptopelia risoria*). *Journal of Comparative Physiological Psychology*, **88**: 256–263.
- Christensen D, Vleck CM. 2008. Prolactin release and response to vasoactive intestinal peptide in an opportunistic breeder, the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *General and Comparative Endocrinology*, **157**: 91–98.
- Clotfelter ED, Chandler CR, Nolan VJ, *et al.* 2007. The influence of exogenous testosterone on the dynamics of nestling provisioning in dark-eyed juncos. *Ethology*, **113**: 18–25.
- Cockburn A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, **273**: 1375–1383.
- Collias NE, Collias EC. 1984. *Nest Building and Bird Behavior*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Crook JH, Butterfield PA. 1968. Effects of testosterone propionate and luteinizing hormone on agonistic and nest building behaviour of *Quelea quelea*. *Animal Behaviour*, **16**: 370–390.
- Cruz CDL, Solis E, Valencia J, *et al.* 2003. Testosterone and helping behavior in the azure-winged magpie (*Cyanopica cyanus*): Natural covariation and an experimental test. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**: 103–111.
- de Jong TR, Chauke M, Harris BN. *et al.* 2009. From here to paternity: Neural correlates of the onset of paternal behavior in California mice (*Peromyscus californicus*). *Hormones and Behavior*, **56**: 220–231.
- Dzus EH, Clark RG. 1997. Brood size manipulation in mallard ducks: Effects on duckling survival and brooding efficiency. *Ecoscience*, **4**: 437–445.
- El Halawani ME, Burke WH, Dennison PT. 1980. Effects of nest-deprivation on serum prolactin level in nesting female turkeys. *Biology of Reproduction*, **23**: 118–123.
- Evans MR, Goldsmith AR, Norris S R, *et al.* 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **47**: 156–163.
- Evans CS, Marler P. 1994. Food calling and audience effects in male chickens, *Gallus gallus*: Their relationships to food availability, courtship and social facilitation. *Animal Behaviour*, **47**: 1159–1170.
- Frith HJ. 1956. Breeding habits in the family Megapodiidae. *Ibis*, **98**: 620–640.
- Goldsmith AR. 1991. Prolactin and avian reproductive strategies. *Acta Congressus Internationalis Ornithologici XX*, **4**: 2063–2071.
- Goth A, Vogel U. 2002. Chick survival in the megapode *Alectura lathami* (Australian brush-turkey). *Wildlife Research*, **29**: 503–511.
- Goth A, Booth DT. 2005. Temperature-dependent sex ratio in a bird. *Biology Letters*, **1**: 31–33.
- Goth A. 2002. Behaviour of Australian brush-turkey (*Alecturalathami*, Galliformes: Megapodiidae) chicks following underground hatching. *Journal für Ornithologie*, **143**: 477–488.
- Hall MR. 1987. External stimuli affecting incubation behavior and prolactin secretion in the duck *Anas platyrhynchos*. *Hormones and Behavior*, **21**: 269–287.
- Harper DGC. 1985. Brood division in robins. *Animal Behaviour*, **33**: 466–480.
- Hector JAL, Goldsmith AR. 1985. The role of prolactin during incubation: Comparative studies of three *Diomedea albatrosses*. *General and Comparative Endocrinology*, **60**: 236–243.
- Insel TR, Hulihan TJ. 1995. A gender-specific mechanism for pair bonding: Oxytocin and partner preference formation in

- monogamous voles. *Behavioral Neuroscience*, **109**: 782–789.
- Jones DN, Dekker RWRJ, Roselaar CS. 1995. The Megapodes. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Liker A, Freckleton RP, Remeš V, *et al.* 2015. Sex differences in parental care: Gametic investment, sexual selection, and social environment. *Evolution*, **69**: 2862–2875.
- Kitaysky, John C, Wingfield JF, *et al.* 2001. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behavioral Ecology*, **12**: 619–625.
- Klatt JD, Goodson JL. 2013. Sex-specific activity and function of hypothalamic nonapeptide neurons during nest-building in zebra finches. *Hormones and Behavior*, **64**: 818–824.
- Lynn SE, Hayward LS, Benowitz-Fredericks ZM, *et al.* 2002. Behavioural insensitivity to supplementary testosterone during the parental phase in the chestnut-collared longspur, *Calcarius or natus*. *Animal Behaviour*, **63**: 795–803.
- Lormée H, Jouventin P, Chastel O, *et al.* 1999. Endocrine correlates of parental care in an Antarctic winter breeding seabird, the emperor penguin, *Aptenodytes forsteri*. *Hormones and Behavior*, **35**: 9–17.
- Lonstein JS, De Vries GJ. 2000. Influence of gonadal hormones on the development of parental behavior in adult virgin prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behavioural Brain Research*, **114**: 79–87.
- Mantei KE, Ramakrishnan S, Sharp PJ, *et al.* 2008. Courtship interactions stimulate rapid changes in GnRH synthesis in male ring doves. *Hormones and Behavior*, **54**: 669–675.
- Martinez-Vargas MC. 1974. Nest building in the ring dove (*Streptopelia risoria*): Hormonal and social factors. *Behaviour*, **50**: 123–151.
- Massaro M, Setiawan AN, Davis LS. 2007. Effects of artificial eggs on prolactin secretion, steroid levels, brood patch development, incubation onset and clutch size in the yellow-eyed penguin (*Megadyptes antipodes*). *General and Comparative Endocrinology*, **151**: 220–229.
- Olazabal DE, Young LJ. 2006. Oxytocin receptors in the nucleus accumbens facilitate “spontaneous” maternal behavior in adult female prairie voles. *Neuroscience*, **141**: 559–568.
- Ogawa S, Washburn T, Taylor J, *et al.* 1998. Modifications of testosterone-dependent behaviors by estrogen receptor- α gene disruption in male mice. *Endocrinology*, **139**: 5058–5068.
- Oring LW, Fivizzani AJ, Colwell MA, *et al.* 1988. Hormonal changes associated with natural and manipulated incubation in the sex-role reversed Wilson’s phalarope. *General and Comparative Endocrinology*, **72**: 247–256.
- Ouyang JQ, Muturi M, Quetting M, *et al.* 2013. Small increases in corticosterone before the breeding season increase parental investment but not fitness in a wild passerine bird. *Hormones and Behavior*, **63**: 776–781.
- Opel H, Proudman JA. 1988. Effects of poults on plasma concentrations of prolactin in turkey hens incubating without eggs or a nest. *British Poultry Science*, **29**: 791–800.
- Pinxten R, Ridder DE, Arckens L, *et al.* 2007. Plasma testosterone levels of male European starlings (*Sturnus vulgaris*) during the breeding cycle and in relation to song and paternal care. *Behaviour*, **144**: 393–410.
- Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M. 2012. The Evolution of Parental Care. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Radford AN, Ridley AR. 2006. Recruitment calling: A novel form of extended parental care in an altricial species. *Current Biology*, **16**: 1700–1704.
- Reburn CJ, Wynne-Edwards KE. 1999. Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal. *Hormones and Behavior*, **35**: 163–176.
- Richard-Yris MA, Guemene D, Lea RW, *et al.* 1998. Behaviour and hormone concentrations in nest deprived and re-nesting hens. *British Poultry Science*, **39**: 309–317.
- Rosenblatt JS, Olufowobi A, Siegel HI. 1998. Effects of pregnancy hormones on maternal responsiveness, responsiveness to estrogen stimulation of maternal behavior, and the lordosis response to estrogen stimulation. *Hormones and Behavior*, **33**: 104–114.
- Rosenblatt JS. 2003. Outline of the evolution of behavioral and nonbehavioral patterns of parental care among the vertebrates: Critical characteristics of mammalian and avian parental behavior. *Scandinavian Journal of Psychology*, **44**: 265–271.
- Seymour RS, Vleck D, Vleck CM. 1986. Gas exchange in the incubation mounds of megapode birds. *Journal of Comparative Physiology B*, **156**: 773–782.
- Sharp PJ, Macanabee MC, Sterling RJ, *et al.* 1988. Relationships between prolactin LH and broody behavior in bantam hens. *Journal of Endocrinology*, **118**: 279–286.
- Stack EC, Numan M. 2000. The temporal course of expression of c-Fos and Fos B within the medial preoptic area and other brain regions of postpartum female rats during prolonged mother-young interactions. *Behavioral Neuroscience*, **114**: 609–622.
- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection// Campbell B, Ed. Sexual Selection and the Descent of Man. Chicago: Aldine Publ: 136–179.
- Timonin ME, Wynne-Edwards KE. 2008. Aromatase inhibition during adolescence reduces adult sexual and paternal behavior in the biparental dwarf hamster *Phodopus campbelli*. *Hormones and Behavior*, **54**: 748–757.
- Van Duyse E, Pinxten R, Eens M. 2002. Effects of testosterone on song, aggression, and nestling feeding behavior in male great tits, *Parus major*. *Hormones and Behavior*, **41**: 178–186.
- Vleck CM, Mays NA, Dawson JW, *et al.* 1991. Hormonal correlates of parental and helping behavior in cooperatively breeding Harris’ hawks *Parabuteo unicinctus*. *Auk*, **108**: 638–648.
- Vleck CM, Brown JL. 1999. Testosterone and social and reproductive behaviour in *Aphelocoma jays*. *Animal Behaviour*, **56**: 943–951.
- Vleck CM, Ross LL, Vleck D, *et al.* 2000. Prolactin and paren-

- tal behavior in Adélie penguins: Effects of absence from nest, incubation length, and nest failure. *Hormones and Behavior*, **38**: 149–158.
 - Wang Z, Ferris CF, Vries GJ. 1994. Role of septal vasopressin innervation in paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **91**: 400–404.
 - Wang ZX, Liu Y, Young LJ, et al. 2000. Hypothalamic vasopressin gene expression increases in both males and females postpartum in a biparental rodent. *Journal of Neuroendocrinology*, **12**: 111–120.
 - Wang B, Li Y, Wu R. 2015. Behavioral responses to pups in males with different reproductive experiences are associated with changes in central OT, TH and OTR, D1R, D2R mRNA expression in mandarin voles. *Hormones and Behavior*, **67**: 73–82.
 - Webb DR. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: A review. *Condor*, **89**: 874–898.
 - Wilson CM, Holberton RL. 2005. Individual risk versus immediate reproductive success: A basis for latitudinal differences in the adrenocortical response to stress in yellow warblers (*Dendroica petechia*). *The Auk*, **122**: 378.
 - Whiteman EA, Côte IM. 2004. Monogamy in marine fishes. *Biological Reviews*, **79**: 351–375.
 - Wynne-Edwards KE, Timonin ME. 2007. Paternal care in rodents: Weakening support for hormonal regulation of the transition to behavioral fatherhood in rodent animal models of biparental care. *Hormones and Behavior*, **52**: 114–121.
 - Youngren O, Chaiseha Y, Al-Zailaie K, et al. 2002. Regulation of prolactin secretion by dopamine at the level of the hypothalamus in the turkey. *Neuroendocrinology*, **75**: 185–192.
 - Yuan W, He ZX, Hou WJ, et al. 2019. Role of oxytocin in the medial preoptic area (MPOA) in the modulation of paternal behavior in mandarin voles. *Hormones and Behavior*, **110**: 46–55.
-
- 作者简介

龚大洁,男,1961年生,博士,教授,主要从事保护生物学研究。E-mail: gongdj@nwnu.edu.cn
- 责任编辑

张敏
-