

《脊椎动物的“配偶制度”》一文，是工作在加拿大英国哥伦比亚大学动物系的郑子健先生不远万里投寄本刊的。希望在《动物学杂志》上发表，为尊重作者用词习惯，我们对文章未作大的改动，现刊出，供交流和参考。

# 脊椎动物的“配偶制度”

郑子健

(加拿大英国哥伦比亚大学动物系)

大家都知道，有性动物需要与异性交配才能繁殖。在交配之前，它们必须找寻配偶，而1只动物的配偶数目、求偶过程、对配偶的选择<sup>1)</sup> (mate choice)、以及对下一代的产出 (parental investment)，可以总括称为繁殖习性。

由于以上各种繁殖行为各有不同，可以组合成非常之多的繁殖习性。为了简单起见我将1只动物配偶的多少称为“配偶制度”。本简介主要限于脊椎动物，因为我们对这些动物认识比较多，无脊椎动物的生殖方法很复杂，有待更深入的研究和整理。还有，外文作者所用的术语和定义并不清楚一致，往往造成了很多混乱，例如，英文的“mating system”（我翻译为“配偶制度”，亦有人译为“交配系统”或“交配制度”）没有明确的定义，一些作者包括以上繁殖习性的各项目，有些作者则用本文“配偶制度”的定义<sup>[20]</sup>，“一雄一雌制”又有不同的解释<sup>[23]</sup>。

每一种配偶制度的形成，与它的自然环境，是息息相关的。即动物的环境能够影响到它们的行为、生理和形态。繁殖习性当然也不例外，动物在进化过程中采取了一种适合环境的配偶制度，这样便可以繁殖最多自己的后代，换言

之，后代便可从得到最多自己的基因(genes)。虽然配偶制度有不同的分类<sup>[3,6,25,26]</sup>，我将它分为以下各类：

## 一、多雄多雌制 (Polygamy)

在一个繁殖期内，雌雄各与1只以上的异性交配，这便是多雄多雌制。在低等动物中，雌雄对异性不作任何选择，有些根本两性不接近，便大量输精排卵，作体外受精，但通常两性在输精产卵前都会接近，来提高受精率，很多水生动物就是这样繁殖的，鱼类中有鲤鱼、鲫鱼、鳊鱼等。这些动物产卵量大，但后代生存率低，只有极少数才能生长到生殖的阶段，父母对卵置之不理，如果被它们发现，甚至会当食物吃掉。

不少动物，对下代亦作一些贡献，以增加后代的生存率。有些动物将卵隐藏在沙石中，如鲑鱼等；海龟将卵埋藏在陆上的泥土里，让它们自行孵化；有些鱼将卵隐藏在活贝壳、蟹或海鞘

1) 配偶选择，又可称为异性选择或性间选择 (intersexual selection 或 epigamic selection)，与性选择 (sexual selection) 有别。性选择包括同性竞争 (intrasexual competition) 或同性选择 (intrasexual selection) 或性内选择和异性选择。

的体内,如鲑鳟鱼等。

有些动物付出更大的代价,为卵营巢、帮助卵孵化、保护卵和雏等,这些动物产卵量比较少,卵的体积亦较大,环境困难,卵、雏需要料理才能生存。

因为卵子和精子在陆地上不容易生存和结合,所以陆居动物实行体内受精,这样亦减少了卵遭危害的机会。孔雀鱼虽是体内受精和胎生,但它们对仔鱼和食物是不分的。

## 二、一雄一雌制 (Monogamy)

实行此制的动物,在一个繁殖期内,1只雄与1只雌交配。属于此制的动物多数是鸟类,而鸟类中有90%以上是一雄一雌的<sup>[4]</sup>,如乌鸦、海鸥、鹤类等。因为自然环境和雌性生理及形态等的限制,雌雄实行此制,下代的生存率会比实行其它制度高。

鸟类为了飞行,采取了很多适应的途径,骨骼轻又强,体形大小有了一个限制(大的鸟类如鸵鸟等不能飞行,但它们能飞的祖先却细小些),产卵后才孵出雏鸟,省去了雏鸟在体内的时间,限制了胎生的可能性。卵内有大量的营养来供应雏鸟的孵出,一枚卵约占雌鸟体重的15—20%,一巢卵可达雌鸟体重的一半<sup>[4]</sup>,可见雌鸟对卵本身是付出很大代价的。还有,雌鸟在孵卵和喂雏上都作出很大的贡献,如果幼鸟不能生长到繁殖期,那么雌鸟的付出便白白浪费,所以雌鸟对配偶往往作谨慎的选择,雌雄鸟都要经过一个很长和非常仪式化的求偶阶段,才进行交配<sup>[4]</sup>,交配之后,雄鸟继续帮助雌鸟修巢、护雏、喂雏、护领域等工作。此制鸟类多数两性外表相似,色彩平淡,很少鲜艳夺目的。可以推想,这个制度往往存在于一个竞争大、天敌多的地方。竞争对象可为食物或领域,竞敌可为同种或非同种,幼鸟多属晚成(altricial),需要父母长期的护理才能自立。很多这些鸟类繁殖期短暂,交配后很少有机会再能与别鸟交配,例如白腹蓝[姬]鹀<sup>[1]</sup>。

造成一雄一雌制较直接(行为上)的因素也有不同。很多鸟类对配偶有特别的认识,除配

偶外,任何其它鸟类都不能进入领域,如果配偶的身体有大的改变,那么它连配偶也会驱逐的,例如三趾鸥。鹤则只驱逐入侵领域的同性,如果将另一异性代替配偶、雌鸟或雄鸟均会若无其事。

一雄一雌制不只限于一个繁殖季节,有时亦有多多个季节的,甚至终生的也有。很多候鸟到春季便飞回旧领域,与往年的配偶作新一年的繁殖,如果旧配偶迟到或不到,它们才另找新的配偶,繁殖期过后,它们便各自分飞渡冬。长期一雄一雌的鸟类有生殖上的利益,它们可以减少再寻偶和求偶的时间,早日产卵,提高当年的生殖率。

有些寄生鸟虽然建立终生“雌雄联盟”(“Pair bond”),但它们产卵于别种鸟的巢内,让义鸟孵养它们的卵。

犀鸟于产卵前在树干上啄一个洞,雌鸟居住在洞内,然后用泥和果汁的混合物来填补入口,直至洞口很细小为止,干后的混合物很坚固,于是雌鸟便居住在一个防敌的堡垒,雌鸟将全部羽毛脱下作巢,自己即不能飞行,亦不能外出,雄鸟负责喂食雌雏。孵完蛋后,雌鸟羽毛复原,沿小洞啄一个出口,飞出巢外,然后再将出口修好,继续喂哺雏鸟。

## 三、一雄多雌制 (Polygyny)

在一个繁殖期内,1只雄与1只以上的雌交配,便属于一雄多雌制。

### (一) 父付出一雄多雌制 (Parental Investment Polygyny)

在一个资源分配不平均的地方,1只雄性如果能够保护一块稀少而又优良的领域或保护它的配偶和雏鸟,那么雌性们便聚集在该领域里,与这1只雄性交配。占有优良领域的雄性,因为它强健、体大、或具有其它优先条件,能够驱逐别的雄性和天敌出境,建立了高的“地位”(“status”);一块优良的领域,可在宜筑巢或宜雏生长的地方,虽然雄性不直接帮助雌性营巢和喂雏,但雌和雏皆可得到资源上的保障,又可得到雄性的庇护,间接的可得到那只雄性的“优秀

基因” (“good genes”), 比与没有领域或领域低劣的雄性交配, 即使雄性协助雌料理雏鸟, 雏鸟的生存率还会高些<sup>[22, 18]</sup>, 在这制度下, 雌雄都可以获得生殖上最大的利益。如果 1 只雄性只能够护卫 1 只雌性, 那么一雄一雌制便会形成了。

属于该制的鸟类有尼泊尔的 *Indicator xanthonotus*<sup>[25]</sup>, 兽类有南美的骆马<sup>[7]</sup>、非洲的一种羚羊 *Aepyceros melampus*<sup>[11]</sup>、欧洲的红鹿 *Cervus claphus* 等。哺乳动物多属此制, 雄性不能哺乳, 便与其它雌性交配, 留下许多后代。但肉食哺乳动物尚有例外, 雌性在怀孕时不便捕食, 于是有助于一雄一雌的形成<sup>[16]</sup>。

## (二) 纯地位一雄多雌制 (Pure Dominance Polygyny)

这类动物的雄性, 对雌性和后代, 都不作任何帮助。其实, 该制可以说是一个极端的父付出一雄一雌制, 父亲的唯一付出是将良好的基因给下一代。因为雄性们的地位不同, 所以他们的配偶数目亦随着不同。有些雄性有多只配偶, 而另一些则少或没有配偶。决定的因素包括体形、气力、特征、年龄、经验等。在性选择之下, 雌雄异形 (sexual dimorphism) 在这类动物中是很普遍的, 雄性多比雌性大和有明显的副性征 (secondary sexual characteristics), 雄性身体较大和特征较强者, 经过雄性竞争 (male competition), 夺得较多的雌性, 或经过雌性选择 (female choice), 被较多雌性选择为配偶, 所以这些雄性的生殖率较高。当性选择和非性选择的自然选择<sup>1)</sup>平衡时, 便是雄性体形和特征的一个限制。纯地位一雄多雌制又可以分为两种:

### 1. 争雌群一雄多雌制 (Female 或 Harem detence polygyny)

为了某些原因雌性们群居在一起, 或者雄性占据了雌性所聚集的地方, 那么一只雄性便很容易操纵一群雌性, 以成为它的交配对象, 占有了雌群的雄性, 必定要不断地看守巡逻着它们, 否则它们会溜走, 与入侵的雄性交配、或被别的雄性盗去, 所以雄性竞争往往是非常剧烈的。

加拿大的大盘羊 (*Ovis canadensis*) 通常以角的大小 (年纪) 来决定等级<sup>[8]</sup>, 当两只羊的角差不多大小时, 决斗便会开始, 互相用角向对方冲撞, 直至 1 只羊逃去为止。海狮每年都到海岛上繁殖, 这样可以避免了陆上天敌的侵害; 经过一个时间的纠纷, 雄性们便分割出领域来, 在争斗过程中, 颈部弄的血淋淋地是不足为奇的, 优胜者便可与多只雌性交配。

### 2. 陈列场地一雄多雌制 (Lek Polygyny)

这种雄性 (除付出精子外), 对雌或子不作任何帮助, 到繁殖日期, 雄性们便到一块“陈列场地” (“Lek”) 上显示自己的特征, 特征特别出众者便获得一块良好的土地, 吸引到很多雌性, 结果, 极少数的雄性与大数目的雌性交配, 其他较低等的雄性只有低劣的领域, 不能与雌性交配, 它们多是年幼的, 需要等一个时期, 才能够竞争到一块良地。这种动物的环境, 可属资源丰富, 母亲不需要很多时间和精力来找寻食物给下一代, 或者资源变幻无常, 雄性不能占有固定的领域或雌性。

美国中部的松鸡 (*Centrocercus urophasianus*)<sup>[24]</sup>, 每当繁殖期间 (二、三月), 雄性们首先聚集在一块传统的陈列场地上, 来决定它们的领域 (等级)。它们将胸前的气袋又吹又放, 造成呼呼声, 同时又将颈羽和尾羽树立, 陈列最显著、最久者便割得一块中心土地, 次等的在中心周围, 再次等的再离中心远些, 雌性聚集在场地中心。在一个有 50 只的雄性的集合中, 2 只雄性作 86% 的交配, 4 只作 14% 的交配, 其余的完全不交配; 雌性只交配一次, 交配后便独自离去, 以后自行筑巢、孵卵、觅食。其他例子有孔雀、雉、天堂鸟、多种松鸡、流苏鹬 (*Philomachus pugnax*) 等; 昆虫、鱼类和哺乳动物也有这个制度。

沙哈弗 (Zahavi)<sup>[27]</sup> 更用“不利理论” (“Handicap Principle”) 来解释这些雄性迷人特征的进化, 例如孔雀的屏, 往往吸引到天敌和阻碍孔雀飞行, 减低它们的生存率, 但这些特征亦能对

1) 有人认为性选择和自然选择各不相同, 有人认为性选择是自然选择的一种, 我同意后者的说法。

雌性表示出它们的成熟性及优良的基因,因为它们一定据有良好的条件,如逃跑得特别快、易发觉天敌等,才能逃避天敌,如果雌性选择特征强的雄性,即是1只“不利的”雄性,那么该雌性便可保证获得良好的基因给后代,于是,孔雀在雌性的选择之下,尾巴进化得越来越美丽直至现在的屏。

这理论带来几个问题,首先,沙哈弗没有把“不利”下定义,如果单纯在雄性生存方面来说,孔雀的屏,可能增加它们被杀的危险,带来不利,但如果它们被较多雌性选择,作多数交配,生下较多的下代,它们纯净(生殖上)的收获是有利的。象这类语法上所引起的问题,在动物行为学上是常见的。

其次,屏对孔雀的生存未必影响得那么大,在丛林中,收了屏可能还是一个很好的掩饰,而且,屏属于复羽(Covert),不是尾羽,所以对行为不做很大的障碍<sup>[19]</sup>,孔雀有良好的听视觉又能在森林里无声疾走。

有些作者<sup>[17]</sup>更用基因上的模型来否定“不利理论”,当生存不利的基因和选择生存不利雄性的基因稀少时,这些基因会变得更加稀少。

#### 四、一雌多雄制 (Polyandry)

在一个繁殖期内,1只雌和1只以上的雄性交配,便是一雌多雄制。呵利仁斯(Orians)<sup>[18]</sup>曾预料过,一雌多雄制在动物中算是稀少的,在理论上,雄性应该拒绝与有配偶的雌性交配和料理下代,因为它很可能料理别的雄性的后代,而且它亦可以另找雌性,以增加自己的下代。无论如何,这制度应该在某一个环境之下,父母共得最多后代,否则这制度会在进化过程中被淘汰。在鸟类中,形成这制度的一个先备条件是父对下代的付出,使雌鸟有机会找寻别的配偶。和一雄多雌制相反,雌性竞争比较剧烈,而雄性因为付出一些代价,对雌性作某些选择。

住在中美洲哥斯达黎加(Costa Rica)雉鹑科的一种鸟 *Jacana spinosa*<sup>[12]</sup>,全年都能繁殖。1只雌性占有和保护一个超领域(superterritory),

而该超领域内,又有几个被雄性占有的领域。雌鸟忙于保卫超领域,又帮助雄性驱逐入侵的雄鸟,即使2只雄性都在它的超领域内。孵卵、营巢、料雏等工作由雄性负担,雌性个体比雄性大,而且色泽较鲜艳,这可能亦是同性竞争和异性选择的结果。

红颈瓣蹼鹬(*Phalaropus lobatus*)<sup>[10]</sup>的雄性担任全部料雏的工作,雌鸟聚集在繁殖中心,互相陈列竞争,而雄性就选择最上等的雌性作为配偶。

虽然有些作者<sup>[9,13]</sup>曾提议过一雌多雄鸟类的进化,但是因为对这些鸟类的实地观察少,在这方面是值得研究的。

一个有趣的一雌多雄制,在深海的角鮟鱇可以找到,因为在深海与异性相遇的机会少,所以当雄鱼找到比它大百倍的雌鱼时,它使用口附着雌鱼,从此不分离,一条雌鱼往往有数条雄鱼附着他,雄鱼现在的唯一用途便是输精,所有营养由雌鱼的血液中吸取。

当螳螂正在交尾中,雌性便把雄性从头吃下,因雄性的头被咬断时,它更容易输出精子。

一雌多雄制在动物中虽算稀少,但是在鱼类中,却有一个可观的数目,尤其是体外受精的鱼类,因为在排卵输精时雄鱼在雌鱼身边,保证了雄鱼是卵的父亲,所以一雌多雄的雄鱼往往对卵和幼鱼都起保护作用<sup>[2]</sup>,而雌鱼则多数产卵后离去,例如斗鱼、海马等。如果一个环境对卵很不利,亦需要雌鱼的帮助,那么一雄一雌制便可能实现。如果父鱼再与其他雌性交配,让另一组卵产在自己的巢里来增加它的后代,那么多雄多雌制便会形成了,如多刺鱼<sup>[2]</sup>等。

反观体内受精的鱼类,从交配到产卵(或产仔)时有一段时间在产卵时,雄鱼可能不在场<sup>[15]</sup>,而且,雄性亦不能确实它是否是卵的父亲<sup>[2]</sup>,所以雄性多在交配后离去,不作对下代的付出。

一雌多雄制在哺乳动物中,还未找到一个例子<sup>[16,18]</sup>,因为幼兽需要雌兽供乳和料理,所以减少了雌兽在繁殖期内与其它雄性交配的可能性。可能在人类中可以找到例子,但是一雌多

雄的民族亦属稀少,而且,这制度可能是一个文化下和环境下的结果。

其他“交配策略”(“mating strategies”)

以上讨论的配偶制度,在不同环境之下,被不同动物采用,但是一个制度并不是不变的,同一种动物,甚至同1只动物,在不同时间或地点之下,可以选择不同的制度,因为,有性动物是从无性动物中进化出来,而各配偶制度又由有性生殖中演变出来。

欧洲沿海的流苏鹬(*Philomachus pugnax*),多数属于陈列场地一雄多雌制,高等级的雄性在一个陈列场地上分割成几块领域,作陈列和交配之用,通常一块领域只有1只雄性,但有时亦有第二只雄性,这只“卫星”(“satellite”)雄性,只有平浅的颈羽,外表和行为都很象雌性,当该领域的雄性不留意,与其它雄性争斗或与雌性交配时,它便迅速与别的雌性交配。采取“偷交”(“sneak mating”)的低地位雄性,在一雄多雌的动物中,是相当普遍的,如乌干达的一种羚羊 *Ademota kob* 一些珊瑚鱼和昆虫等。

绿头鸭经过同性竞争,被雌鸭选择后交配,暂时实行一雄一雌制,帮助和保护雌鸭,当雌鸭产完蛋后,雄鸭便离去,让雌鸭独自孵蛋,料雏,雄鸭与其它雄性结成小组,与未产卵的雌鸭进行“强交”(“rape”)<sup>[4]</sup>。

有关动物的繁殖习性,无论在理论和观察上,我们目前只作了初步的工作,尤其是观察方面,尚需要更多的资料来支持或否定一些理论。

### 参 考 文 献

- [1] 赵正阶等 1981 白腹蓝(姬)鹀的繁殖生物学。动物学报, 27(4): 388—394。  
[2] 赵肯堂 1980 有关多刺鱼的繁殖简介。动物学杂志(3):20—21。  
[3] Alcock, J. P. 1979 Animal behavior: an evolutionary approach Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.  
[4] Barash D. P. 1977 Sociobiology of rape of mallards (*Anas platyrhynchos*): response of the mated male. *Science* 197: 788—789.  
[5] Cronin, E. W. and Sherman, P. W. 1976 A resource-based mating system: The orange-rumped honeyguide. *Living Bird* 15: 5—32.  
[6] Emlen, S. T. and Oring L. W. 1977 Ecology,

- sexual selection, and the evolution of mating system. *Science* 197(4300): 215—223.  
[7] Franklen, W. L. 1974 The social behaviour of the vicuña. In Giest, V. and walther, F. (eds.), The behaviour of ungulates and its relation to management, 1: IVCN Publications, Morges, Switzerland.  
[8] Geist, V. 1971 Mountain sheep. A study in behavior and evolution University of Chicago press, Chicago.  
[9] Graul, W. D. et al., 1977 The evolution of avian polyandry. *American Naturalist* 111: 812—816.  
[10] Hildin, O. and Vuollanto, S. 1972 Breeding Biology of the red-necked phalarope *Phalaropus lobatus* in Finland, *Oenis Fennica* 49: 57—85.  
[11] Jarman, P. J. and Jarman, M. V. 1973 Social behaviour, population structure and reproductive potential in Impala. *East African wildlife Journal* 11: 329—338.  
[12] Jenni, D. A. and Collier, G. 1972 Polyandry in the American Jacana (*Jacana Spinosa*). *The Auk* 89: 743—765.  
[13] Jenni, D. A. 1974 Evolution of polyandry in birds *American zoologist* 14: 129—144.  
[14] Lack, D. 1968 Ecological adaptations for breeding in birds Methuen Press, London.  
[15] Maynard Smith, J. 1978 The evolution of sex Cambridge University Press, Cambridge 178.  
[16] Maynard Smith, J. 1978 The evolution of sex Cambridge University Press, Cambridge 185.  
[17] Maynard Smith, J. 1976 Sexual Selection and The handicap Principle. *Journal of Theoretical Biology* 57: 239—242.  
[18] Orins, G. H. 1969 On the evolution of mating systems in birds and mammals, *American Naturalist* 103: 589—603.  
[19] Ridley, M. 1981 How the peacock got his tail. *New Scientist* 91: 398—403.  
[20] Thornhill, R. and J. Alcock, 1983 The evolution of insect mating systems Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 82.  
[21] Trivers, R. L. 1972 Parental investment and sexual selection. In Campbell, B. (ed.) Sexual selection and the descent of man Aldine Press, Chicago 136—179.  
[22] Verner, J. and M. L. Wilson, 1966 The influence of habitats on mating systems on North American Passerine birds. *Ecology* 47: 143—147.  
[23] Wickler, W. and U. Seibt, 1983 Monogamy: an ambiguous concept In Bateson, P. (ed.) Mate Choice Cambridge University Press, Cambridge 33—50.  
[24] Wiley, R. H. 1978 The lek mating system of the sage grouse. *Scientific American* 238(8): 114—125.

1) 这是一本介绍在进化观点上的动物行为学的书,易读清楚,值得向大家推荐。是1984年的一个新版本。

- [25] Wittenberger, J. F. 1981 *Animal social behavior*  
Duxbury Press, Boston.
- [26] Wittenberger, J. F. 1979 The evolution of mating  
systems in birds and mammals. In Marler, P.  
and Vanderbergh, J. *Handbook of behavioral neu-*  
*robiology, 3: social behavior and communication*  
plenum Press, New York 271—349.
- [27] Zahavi, A. 1975 Mate selection—a selection for  
a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**:  
205—214.