



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

**Fakulteten för veterinärmedicin
och husdjursvetenskap**

Institutionen för anatomi, fysiologi
och biokemi

Monogami hos fåglar

Nina Kristoffersson

*Uppsala
2015*

Kandidatarbete 15 hp inom veterinärprogrammet

Kandidatarbete 2015:31

Monogami hos fåglar

Monogamy in birds

Nina Kristoffersson

Handledare: Lena Holm, institutionen för anatomi, fysiologi och biomedicin

Examinator: Eva Tydén, institutionen för biomedicin och veterinär
folkhälsovetenskap

Kandidatarbete i veterinärmedicin

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: grund nivå, G2E

Kurskod: EX0700

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2015

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Serienamn: Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen / Sveriges lantbruksuniversitet,
Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

Delnummer i serie: 2015:31

Nyckelord: Genetisk monogami, sexuell monogami, fåglar, EPP, EPC

Key words: Genetic monogamy, sexual monogamy, birds, EPP, EPC

Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap
Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

Sammanfattning	1
Summary	2
Inledning	3
Material och metoder	3
Litteraturoversikt	3
Typer av monogami	3
Fördelar och nackdelar	4
Reproduktion hos fåglar	4
Parbildning	4
Befruktning och äggbildning	4
Spermielagring	5
Faktorer som påverkar befruktningen	5
Monogami hos fåglar	5
Samband mellan EPP och andra egenskaper hos fåglar	5
Genetisk och sexuell monogami hos olika fågelarter	6
Diskussion	8
Referenser	9

SAMMANFATTNING

Man har förr trott att fågelpar inom många arter, t ex albatrosser och kungspingviner, är varandra trogna livet ut. Syftet med denna litteraturstudie är att ta reda på om det finns något vetenskapligt stöd för sexuell eller genetisk monogami hos någon fågelart.

Uttrycket ”monogami” kan ha flera betydelser. Social monogami är att en individ lever i ett parförhållande med endast en partner åt gången. Sexuell monogami innebär att ett par kopulerar bara med varandra, och detta baseras på observationer. För att ett par ska sägas vara genetiskt monogamt krävs DNA-tester som bevisar att paret reproducerar sig endast med varandra. EPC och EPP är kopulation respektive faderskap utanför den sociala parrelationen. EPP kan vara resultat av EPC eller av partnerbyte inom samma häckningssäsong. Det finns många potentiella fördelar med EPP; för honan är en möjlig fördel bättre gener hos hennes avkomma.

De flesta fågelarter lever i socialt monogama förhållanden, men DNA-studier har på senare år visat att social monogami inte behöver betyda genetisk eller sexuell monogami. Det finns ett positivt samband mellan arters nivå av EPP och hur nödvändigt hanens bidrag är för framgångsrik uppfödning av ungarna. Arter hos vilka dödligheten bland vuxna är låg har ofta låg nivå av EPP. Inom arter finns ett positivt samband mellan häckningstäthet och EPP. I litteraturstudien presenteras utvalda resultat av studier på olika fågelarters EPP-nivå, samt några exempel på studier på EPC, skilsmässa och partnerbyte.

Man fann jämförelsevis låg nivå av EPP hos många av de fåglar av vilka man kunde förvänta sig ett sådant resultat. Generella drag hos dessa arter är bl a att de lever länge och att hanen bidrar mycket till ungarnas omvårdnad. Flera arter är havsfåglar. Trots att vissa studier visade på 0 % EPP i studiepopulationen förekommer antagligen inte hundra procentig sexuell och genetisk monogami hos någon fågelart. I många av studierna undersöktes ett litet antal individer, och det är därför svårt att dra några säkra slutsatser utifrån deras resultat. Jag anser ändå att exempelvis kajan kan betraktas som en genetiskt monogam art, eftersom EPP hos den är så ovanligt att det kan ses som undantag. Sexuell monogami hos arten kan utifrån dessa studier dock inte bekräftas, då EPC-nivåerna hos studiepopulationerna är okända och EPC kan förekomma utan att resultera i EPP.

SUMMARY

In the past it was believed that in many bird species, pairs remain faithful to each other throughout their entire lives. The purpose of this paper is to find out whether there is any proof of sexual or genetic monogamy in any bird species.

The expression “monogamy” can have several different meanings. Social monogamy means that two individuals live together as a pair, and that each individual has only one partner at a time. Sexual monogamy means that a pair copulates only with each other; this is based on observations. A pair is said to be genetically monogamous when DNA tests have shown that they reproduce only with each other. EPC means copulation outside the social pair bond, and EPP means that a male outside the social pair bond has fathered the offspring. EPPs may result either from EPCs or from mate switching. There are many potential benefits from EPPs; for the female one example is better genes in her offspring.

Most bird species are socially monogamous, but lately DNA studies have revealed that social monogamy does not have to imply genetic or sexual monogamy. There is a positive relationship between species’ EPP rates and the importance of male contribution to offspring rearing. Species with a low adult mortality rate tend to have low EPP rates. Within species there is a positive correlation between breeding density and EPP. In this paper I present a number of results from studies on EPP rates in various bird species, and also some examples of studies on EPC, divorce and mate switching.

There was a relatively low EPP rate in many of the bird species in which such a result was expected. These species are generally long-lived and the male contributes a lot to the rearing of offspring. Many are seabirds. Despite that some authors reported 0 % EPP in their study populations, total sexual and genetic monogamy is not likely to occur in any bird species. Many of the studies used small samples, and it is therefore difficult to draw any conclusions from their results. Still, I think that for example the jackdaw can be considered genetically monogamous, since EPP in this species is so low it can be regarded as an exception. Sexual monogamy in jackdaws can, however, not be confirmed through these studies, since the rates of EPCs in the study populations are unknown and EPC can occur without resulting in EPP.

INLEDNING

Det brukar sägas att vissa fågelarter bildar par som håller genom hela livet. Svanar nämns ofta som ett exempel. Andra fåglar man brukar tala om är korpar, kajor, albatrosser, emuer och kungspingviner. Konrad Lorenz (1952) gjorde många studier av kajors beteende. Han fann genom dessa att par som börjat reproducera sig var varandra trogna hela livet, och han trodde att partnerbyte inte förekom över huvud taget hos denna art. Han påstod även att grågäss aldrig byter partner, inte ens när deras partner dött. Hur bra stämmer dessa påståenden med verkligheten? Finns det fåglar som är strikt monogama?

Lorenz slutsatser grundade sig på observationer. Med hjälp av DNA-tekniker är det sedan slutet av 80-talet möjligt att undersöka faderskap hos fåglar (Burke och Bruford, 1987). Syftet med detta arbete är att ta reda på om det finns något vetenskapligt stöd för livslång sexuell eller genetisk monogami hos någon fågelart.

MATERIAL OCH METODER

Sökning efter artiklar till denna litteraturstudie har gjorts främst i Web of Science och i Wildlife & Ecology Studies Worldwide. Den ursprungliga sökfråga som användes var (monogam* OR fidel* OR polygam*) AND (proof* OR evidence* OR gene* OR DNA* OR patern*) AND (strict* OR life-long OR sexual* OR genetic* OR social* OR “extra-pair copulation*” OR serial*) AND (bird* OR emu* OR crow* OR corv* OR raven* OR jackdaw* OR swan* OR cygnus OR albatross* OR diomed* OR thalassarche OR phoebastria OR phoebetria OR dromai* OR aptenodytes). Andra källor hittades genom artiklars referenslistor eller genom databasers rekommendationer.Handledaren har också kommit med förslag på många användbara böcker och artiklar.

LITTERATURÖVERSIKT

Typer av monogami

Uttrycket ”monogami” kan ha flera olika betydelser. Social monogami innebär att en hane och en hona lever tillsammans som ett par, delar revir med varandra och tar hand om ungar tillsammans, och att de har endast en partner av motsatt kön vardera vid ett och samma tillfälle. Social monogami behöver inte innefatta kopulation. Seriell social monogami är en form av social monogami, men med flera partners, efter varandra, t ex om den ena partnern dör och det tillkommer en ny partner. Sexuell monogami innebär kopulation med endast en individ, baserat på observationer. Genetisk monogami kallas det när DNA-analyser har bekräftat att ett par reproducerar sig endast med varandra (sammanfattat av Reichard & Boesch, 2003).

Kopulation utanför den sociala parrelationen kallas EPC, efter det engelska uttrycket extra-pair copulation. EPP, extra-pair paternity, kan översättas till faderskap utanför den sociala parrelationen. Hos socialt monogama fåglar kan EPP vara resultat av antingen EPC eller partnerbyte under en och samma häckningssäsong, som sker t ex hos kungspingvinen (*Aptenodytes patagonicus*) (Olsson *et al.*, 2001).

Fördelar och nackdelar

Fördelar med EPP för honan kan vara bättre gener hos avkomman, genetisk kompatibilitet, försäkring mot infertilitet hos hennes partner, och undvikande av inavel (sammanfattat av Kokko & Morrell, 2005). En annan möjlig fördel som brukar anges är en ökad genetisk variation hos avkomman (sammanfattat av Birkhead, 1998). EPC, med eller utan EPP, kan ge honan möjlighet att utvärdera potentiella framtida partners (Sammanfattat av Gilbert *et al.*, 1998), och ge honan ökad tillgång till resurser hanen besitter, samt till hans tjänster (sammanfattat av Huyvaert *et al.*, 2000). En nackdel med EPC för honan kan vara risk för den sociala partners minskade engagemang i, eller övergivande av, sin kull vid eventuell upptäckt (sammanfattat av Henderson *et al.*, 2000).

Fördelar för hanar som får möjlighet till EPP är ett ökat antal avkommor till låg kostnad (Gonzalez-Solis *et al.*, 2001). Det motsatta gäller för hanar som inte får möjlighet till EPP utan istället tar hand om ungar som inte är hans egna.

Reproduktion hos fåglar

Parbildning

Ägg bildas i fågelhonan först när hon fått tillräcklig stimuli genom t ex parbildning och bobyggande. Många fågelarter bildar par lång tid innan könsmognaden. Praktiskt taget alla fågelarter som bildar par har en sådan ”förlovningsperiod” som dock varierar i längd mellan arter. Den kan vara bara några dagar hos vissa flyttfåglar, men är längre hos många arter. Inom vissa fågelarter behåller fågeln partnern den först valt, medan andra ofta behöver byta innan de är nöjda.

En del fågelarter lever i par under hela året. De flesta av dessa är stannfåglar. Andra arter lever i par bara under häckningssäsongen, vilket är vanligast hos flyttfåglar. En tredje kategori utgörs av de fågelarter som inte bildar par alls, utan bara möts för att kopulera (sammanfattat av Skutch, 1976).

Befruktning och äggbildning

Fågelhonors reproduktionsorgan består oftast av vänster äggledare och vänster äggstock. Äggledaren utgörs av fem segment, infundibulum, magnum, istmus, uterus och vagina. Efter ovulation tas ägget upp av infundibulum, där spermier redan är på plats innan ovulation sker. Efter att ägget har befruktats börjar den första äggvitan att bildas i den kaudala delen av detta segment. I nästa segment, magnum, bildas majoriteten av äggvitan. I istmus bildas det inre och det yttre skalmembranet. Därefter transporteras ägget vidare till uterus, eller skalkörteln som det också kan kallas. Först tar äggvitan upp joner och vätska från körtlarna som finns här, och därefter bildas kristallisationspunkter som är förankrade i det yttre skalmembranet. Med utgångspunkt i dessa bildas äggskalet. Sista delen av äggledaren är vagina, som inte bidrar till bildandet av ägget, men samverkar med uterus vid utstötning av det (sammanfattat av Johnson, 2000).

Spermielagring

Vid övergången mellan vagina och uterus finns ett område som kallas uterovaginala övergången. Där finns de s k spermielagringskörtlarna, som är en samling körtlar vilka fungerar som lagringsplats för befruktningsdugliga spermier; döda spermier kommer inte in. Dessa körtlars funktion påvisades för första gången av Fujii och Tamura (1963) i en histologisk studie på höns. Här kan spermier lagras ca 6-45 dagar efter kopulation, beroende på art. Det saknas dock data på lagringstid hos de flesta vilda fågelarter (sammanfattat av Birkhead, 1998).

Spermier från olika inseminationer fyller spermielagringskörtlarna i ordning efter varandra, utan att blandas, vilket gör att det är mest sannolikt att spermier från den senaste parningen befruktar ägget. Mekanismen för tömning av spermielagringskörtlarna är okänd (sammanfattat av Johnson, 2000); man har dock sett att spermier transporteras kontinuerligt mot infundibulum, även när ett ägg bildas och transporteras i motsatt riktning (Bakst, 1981).

Faktorer som påverkar befruktningen

Spermier från sista inseminationen i en serie, naturlig eller artificiell, befruktar majoriteten av äggen, enligt de flesta studier. Tidpunkt för inseminationen påverkar också chansen till befruktning; t ex resulterar generellt parningar under perioden några timmar innan och några timmar efter äggläggning i färre befruktningar. Det har visats i vissa fågelarter att honor stöter ut en stor andel av spermierna vid defekering strax efter insemination och att en mycket liten del tar sig in i spermielagringskörtlarna. Om honor kan styra när de defekerar, och därmed hur många spermier de gör sig av med, kan de påverka faderskapet. Detta är en föreslagen mekanism för s k cryptic female choice hos fåglar, men det har hittills inte blivit bevisat (sammanfattat av Birkhead, 1998).

Ett sätt för hanen att, i sin egen kull, öka andelen ägg befruktade av honom är att kopulera ofta med sin partner. Mate guarding, eller att vakta sin partner för att undvika EPC, är också ett alternativ, men det fungerar inte lika bra hos arter där fåglarna häckar synkront. Dessutom kan honor lagra sperma, vilket leder till att perioden då kopulation kan leda till befruktning förlängs (sammanfattat av Kokko & Morrell, 2005).

Monogami hos fåglar

Samband mellan EPP och andra egenskaper hos fåglar

Ett antal studier har genomförts, på olika fågelarter, i vilka man har gjort DNA-analyser på ungar i bon för att undersöka andelen EPP. Trots att de flesta fågelarter är socialt monogama har dessa undersökningar visat på höga nivåer av EPP hos majoriteten, särskilt bland tättingar (sammanfattat av Birkhead, 1998). Hos den vitbukade blåsmygen (*Malurus cyaneus*) är så många som 76 % av ungarna resultat av EPC och hela 95 % av kullarna innehåller minst en sådan unge (Mulder *et al.*, 1994).

Man har sett att det finns samband mellan EPP och vissa andra egenskaper hos fåglar. Baserat på en analys av över 150 DNA-studier på EPP hos fåglar drar Griffith *et al.* (2002) slutsatsen att det inte finns några starka bevis för att skillnader i häckningstäthet leder till skillnader i

EPP-nivåer mellan arter. Däremot förefaller det finnas ett positivt samband mellan häckningstäthet och EPP inom populationer, och möjligen mellan populationer av samma art. Arter med hög dödlighet bland vuxna tenderar att ha hög EPP-nivå, och tvärtom. Andra teorier om skillnader i EPP-nivåer är att fåglar med hög häckningssynkronicitet, d v s att många honor är fertila samtidigt, och arter med hög genetisk variation, har höga nivåer av EPP.

I en jämförande studie med data från 52 fågelarter visade det sig inte finnas något negativt samband mellan EPP och hanens bobyggande, matning av partner, eller ruvning. Däremot matade hanar hos arter med stor andel EPP ungarna i boet signifikant mindre än hanar av arter med låg andel EPP (Møller & Birkhead, 1993). Hur nödvändigt hanens bidrag till ungarernas omvårdnad är förefaller vara den viktigaste faktorn som påverkar variation av EPP mellan arter, enligt en jämförande studie av data från 31 arter, mestadels från studier på effekten av avlägsnande av hanen på antal flygfärdiga ungar (Møller, 2000).

Genetisk och sexuell monogami hos olika fågelarter

Måsfåglar (*Laridae*) är en familj havsfåglar. Havsfåglar är normalt sett långlivade och socialt monogama. En måsfågel hos vilken EPP har studerats är västtruten (*Larus occidentalis*). Den häckar synkront i kolonier och hanarna vaktar inte sina partners, vilket ger möjlighet till EPC. Mycket riktigt förekom EPC i en studie gjord av Gilbert *et al.* (1998) på västtrutar i Kalifornien, dock hittades ingen EPP vid tester av 33 ungar från 22 kullar.

Den amerikanska svarttärnan (*Chlidonias niger surinamensis*) och fisktärnan (*Sterna hirundo*) är två andra måsfåglar. Man fann samma nivå av EPP hos den amerikanska svarttärnan som hos västtruten i en studie av Shealer *et al.* (2014) där man testade 11 familjer (22 vuxna och 28 ungar). Fåglarna som testades fanns i Wisconsin på två olika platser som skilde sig med avseende på botäthet och miljö. Man kom dock, genom kontroll av ringmärkta fåglar, fram till att denna underart bytte partner ofta. Bara ca 20 % behöll partnern de hade haft året innan. Inga frånskilda partners till de kontrollerade fåglarna påträffades dock, vilket tyder på att partnerbytena orsakas av dödsfall eller den ena partnerns försvinnande snarare än frivillig skilsmässa. Inte heller Griggio *et al.* (2004) fann några bevis för EPP hos måsfåglar i sin studie av tio familjer i en koloni av fisktärnor i norra Italien. I studien DNA-testades tio hanar, åtta honor, och 29 ungar. I en annan studie gjord på samma art i en koloni i Tyskland fann dock Gonzalez-Solis *et al.* (2001) EPP i en av 34 kullar, och två av 76 försök till kopulation var inte inom paret (varav ett misslyckat, då hanen avvisades av honan).

Albatrosser är stora havsfåglar som häckar i kolonier. Vid varje häckningsförsök läggs ett enda ägg. Albatrosser är mycket långlivade, och det tar lång tid innan de uppnår könsmodnhet. Båda föräldrarna deltar i ruvning och matning av ungen. I en studie av den gråkindade albatrossen (*Thalassarche cauta*) fann Abbott *et al.* (2006) en EPP-nivå på minst 7-10 %. I studien DNA-testades 29 ungar. Både hanar och honor sågs ta initiativ till EPC i beteendestudier av arten. Nivåerna av EPP var av ungefär samma omfattning i tre andra arter av albatross där fler ungar undersöktes (Burg & Croxall, 2006). Galapagosalbatrossen (*Phoebastria irrorata*) skiljer sig från de andra undersökta arterna av albatross. DNA-tester på 16 familjer (16 ungar och deras föräldrar) visade att fyra av ungarna var resultat av EPC

(Huyvaert *et al.*, 2000). Det tyder på en ovanligt hög EPP-frekvens hos just denna albatrossart, jämfört med liknande fåglar. De försök till EPC som observerades i kolonin var aggressiva, men det är möjligt att andra former av EPC också förekommer.

Hos kungspingvinen (*Aptenodytes patagonicus*) tar båda föräldrarna lika stort ansvar för ungen. Den lägger ett ägg per häckningsomgång, som tar över ett år att fullborda. Kungspingvinen har inget bo, utan förvarar ägget och sedan ungen på sina fötter. Olsson *et al.* (2001) gjorde en studie av kungspingviner i Sydgeorgien och kunde då inte finna några EPCs eller försök till det bland de 44 honorna med partner som observerades. Partnerbyte var däremot vanligt; i genomsnitt 38 % av fåglarna bildade par med åtminstone en annan partner innan de bytte till partnern de bildade familj med. Som par definierades i studien de fåglar som tillbringat minst en dag tillsammans, eller de som hade kopulerat. Av de observerade kopulationerna var 22 % med en första, tillfällig partner, och övriga med den slutgiltiga partnern. Ingen DNA-analys gjordes av ungarna i denna studie, så EPP-nivån hos gruppen är okänd. Den genomsnittliga skilsmässofrekvensen hos kungspingvinen var också hög (81 %) (Olsson 1998).

Nilsson och Persson (2001) studerade skilsmässa hos en population grågäss (*Anser anser*) under 15 år. Den årliga skilsmässofrekvensen under dessa år var 10,5 %. Totalt slutade 29,7 % (158 st) av alla partnerskap i skilsmässa. Fåglarna bildade också nya par efter både skilsmässa och partnerns död; färre än 20 % hade inte hittat en ny partner fyra månader efteråt. Svanar är släktingar till gäss och hör till samma underfamilj sjöfåglar som dessa, *Anserinae*. I en studie på svart svan (*Cygnus atratus*) fann man att 10-17 % inte var avkomma till hanen i paret, och att 37,6 % av kullarna hade minst ett fall av EPP. Boparasitism förekom också; 3,6 % av ungarna var inte avkomma till vare sig hanen eller honan i paret vars bo de kläckts i. I studien ingick 332 svanungar i 85 kullar under tre häckningssäsonger (Kraaijeveld *et al.*, 2004).

En övervägande socialt monogam art är Emun (*Dromaius novaehollandiae*), hos vilken hanen ensam ruvar äggen och tar hand om ungarna. Med tanke på att hanen lägger så mycket tid och energi på sina ungar borde en stor del av dem vara hans egen avkomma. Taylor *et al.* (2000) DNA-testade 106 ungar från 18 bon och deras sociala föräldrar, ur en flock hägnad emu. Av dessa var 54 avkommor inte den ruvande faderns. I 56 % av bona var mer än hälften av ungarna inte hans och i endast två av bona var alla ungar hanens avkomma. Detta kan jämföras med att den ruvande hanens partner var moder till samtliga ungar i boet i hela 66 % av fallen, och att tolv ungar inte var avkomma till henne. Det var alltså mer sannolikt att honan i paret var moder till ungarna än att hanen var deras fader. Nio av ungarna var resultat av boparasitism.

Kajan (*Corvus monedula*) är en långlivad tätting där bägge föräldrarna deltar i vården av ungarna; förlust av den ena föräldern leder till totalt misslyckad häckning. I en studie på kajor i en holkkoloni med 40 holkar i Storbritannien fann man inga fall av EPP då man DNA-testade 20 kullar med totalt 74 ungar. I 16 familjer testades båda föräldrarna och i fyra bara den ena (Henderson *et al.*, 2000). I en annan studie på kajor (Liebers & Peter, 1998) fann man ett fall av EPP bland 39 ungar i 15 kullar. Man testade 18 % av det totala antalet

framgångsrikt häckande paren och deras kullar för EPP-förekomst. Kopulationer observerades inte, då de nästan alltid skedde inuti holkar. I studiepopulationen sågs också två fall av partnerbyte efter att den första partnern dött.

DISKUSSION

De flesta studierna visade att EPP förekom hos dess studiepopulation, även om förekomsten hos vissa var låg. I de studier där man inte kunde finna någon EPP alls, t ex hos amerikansk svarttärna (Shealer *et al.*, 2014) och västtrut (Gilbert *et al.*, 1998), kan förklaringen vara, förutom att hela arten faktiskt är genetiskt och sexuellt monogam, att just den undersökta underarten eller populationen är det. T ex skulle skillnader i häckningstäthet (Griffith *et al.*, 2002), eller skillnader i miljön, kunna ge skillnader i EPP-nivå mellan populationer.

Även om genetisk monogami existerar hos en population fåglar kan EPC ändå förekomma. EPC kan förekomma utan att resultera i EPP, t ex om EPC inte sker vid rätt tidpunkt för befruktning. Timmarna runt äggläggning är en period då sannolikheten för befruktning är lägre (sammanfattat av Birkhead, 1998). Om fåglarna parar sig mycket inom den sociala parrelationen kan nivån av EPP i parets kull minskas, trots att EPC förekommer (sammanfattat av Kokko & Morrell, 2005). En annan möjlighet är att cryptic female choice förekommer, t ex genom att honan kan styra när hon defekerar efter parning och därmed hur många spermier hon gör sig av med, vilket påverkar faderskapet (sammanfattat av Birkhead, 1998).

Fåglar kan ägna sig åt EPC i hemlighet, för att undvika att bli upptäckta av sin partner. Detta är en möjlig orsak till att EPC inte alltid observeras i en studie, trots att det förekommer. Hos vissa arter vaktar hanarna honorna noggrant, och det kan tänkas att EPC kan öka om vaktandet av någon anledning skulle utebli.

Utöver dessa möjliga orsaker till total avsaknad av EPP eller EPC i studierna kan ett för litet antal individer ha undersökts. Många av studierna använde sig av mycket små stickprov (t ex Griggio *et al.*, 2004), vilket gör det svårt att dra några säkra slutsatser utifrån deras resultat. EPC och EPP kan variera inom populationer från individ till individ och från par till par, beroende på häckningstäthet, individens och dess partners kvalitet i jämförelse med andra tillgängliga individer, och på andra skillnader individer emellan.

Sammanfattningsvis har man funnit jämförelsevis låg nivå av EPP hos många av de fåglar av vilka man kunde förvänta sig ett sådant resultat. Generella drag hos dessa arter är bl a att de lever länge och att hanen bidrar mycket till ungarnas omvårdnad. Flera arter är havsfåglar. Trots att vissa studier visade på 0 % EPP i studiepopulationen förekommer antagligen inte hundra procentig sexuell och genetisk monogami hos någon fågelart. I många av studierna undersöktes ett litet antal individer, och det är därför svårt att dra några säkra slutsatser utifrån deras resultat. Jag anser ändå att exempelvis kajan kan betraktas som en genetiskt monogam art, eftersom EPP hos den är så ovanligt att det kan ses som undantag. Sexuell monogami hos arten kan utifrån dessa studier dock inte bekräftas, då EPC-nivåerna hos studiepopulationerna är okända och EPC kan förekomma utan att resultera i EPP.

REFERENSER

- Abbott, C. L., Double, M. C., Gales, R., & Cockburn, A. (2006). Copulation behaviour and paternity in shy albatrosses (*Thalassarche cauta*). *Journal of Zoology* 270, 628–635.
- Bakst, M. R. (1981). Sperm recovery from oviducts of turkeys at known intervals after insemination and oviposition. *Journal of Reproduction and Fertility*, Vol. 62, 159-164.
- Birkhead, T. R. (1998). Sperm competition in birds: Mechanisms and function. I: Birkhead, T. R. & Møller, A. P. (red). *Sperm competition and sexual selection*. San Diego och London: Academic Press, 579-622.
- Burg, T. M. & Croxall, J. P. (2006). Extrapair paternities in black browed *Thalassarche melanophris*, grey-headed *T. chrysostoma* and wandering albatrosses *Diomedea exulans* at South Georgia. *Journal of Avian Biology* 37, 331-338.
- Burke, T. & Bruford, M. W. (1987). DNA fingerprinting in birds. *Nature* Vol 327, 149-152.
- Fujii, S. & Tamura, T. (1963). Location of sperms in the oviduct of the domestic fowl with special reference to storage of sperms in the vaginal gland. *Journal of the Faculty of Fisheries and Animal Husbandry, Hiroshima University*, 5 (1): 145-163.
- Gilbert, L., Burke, T. & Krupa, A. (1998). No evidence for extra-pair paternity in the western gull. *Molecular Ecology* 7, 1549-1552.
- González-Solís, J., Sokolov, E. & Becker, P. H. (2001). Courtship feedings, copulations and paternity in common terns, *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour*, 61, 1125–1132.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F., Thuman, K. A. (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* 11, 2195-2212.
- Griggio, M., Matessi, G. & Marin, G. (2004). No evidence of extra-pair paternity in a colonial seabird, the common tern (*Sterna hirundo*). *Italian Journal of Zoology*, 71:3, 219-222.
- Henderson, I. G., Hart, P. J. B. & Burke, T. (2000). Strict monogamy in a semi-colonial passerine: the Jackdaw *Corvus monedula*. *Journal of Avian Biology* 31: 177–182.
- Huyvaert, K. P., Anderson, D. J., Jones, T. C., Duan, W. & Parker, P. G. (2000). Extra-pair paternity in waved albatrosses. *Molecular Ecology* 9, 1415–1419.
- Johnson, A. L. (2000). Reproduction in the female. I: Causey Whittow, G. (red), *Sturkie's Avian Physiology*, femte upplagan. San Diego, California, USA: Academic press, 569-596.
- Kokko, H. & Morrell, L. J. (2005). Mate guarding, male attractiveness, and paternity under social monogamy. *Behavioral Ecology* 16, 724-731.
- Kraaijeveld, K., Carew, P. J., Billing, T., Adcock, G. J. & Mulder, R. A. (2004). Extra-pair paternity does not result in differential sexual selection in the mutually ornamented black swan (*Cygnus atratus*). *Molecular Ecology* 13, 1625–1633.
- Liebers, D. & Peter, H.-U. (1998). Intraspecific interactions in Jackdaws *Corvus monedula*: a field study combined with parentage analysis. *Ardea*, 86, 221-235.
- Lorenz, K. (1952). The perennial retainers. I: Lorenz, K., Huxley, J., Wilson, M. K. *King Solomon's Ring: New light on animal ways*. London och New York: Routledge, 122-169.
- Møller, A. P. & Birkhead, T. R. (1993). Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol. 33, No. 4, 261-268.

- Møller, A. P. (2000). Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. *Behavioral Ecology*, Vol. 11, No. 2: 161-168.
- Mulder, R. A., Dunn, P. O., Cockburn, A., Lazenby-Cohen, K. A. & Howell, M. J. (1994). Helpers liberate female fairy-wrens from constraints on extra-pair mate choice. *Proceedings: Biological Sciences*, Vol. 255, No. 1344, 223-229.
- Nilsson, L. & Persson, H. (2001). Change of mate in a Greylag Goose *Anser anser* population: effects of timing on reproductive success. *Wildfowl*, 52, 31-40.
- Olsson, O. (1998). Divorce in king penguins: asynchrony, expensive fat storing and ideal free mate choice. *Oikos*, Vol. 83, No. 3: 574-581.
- Olsson, O., Bonnedahl, J. & Anker-Nilssen, P. (2001). Mate switching and copulation behaviour in King Penguins. *Journal of Avian Biology* 32: 139-145.
- Reichard, U. H. (2003). Monogamy: past and present. I: Reichard, U. H. & Boesch, C. (red), *Monogamy: mating strategies and partnership in birds, humans and other mammals*. Cambridge: Cambridge university press, 3-26.
- Shealer, D. A., Devbhandari, S. & Garcia-Mendoza, M. G. (2014). Evidence for Genetic Monogamy but Low Mate Retention in the North American Black Tern (*Chlidonias niger surinamensis*). *Waterbirds* 37(2): 129-135.
- Skutch, A. F. (1976). The formation of pairs. The stability of pairs. I: Skutch, A. F., *Parent birds and their young*. Austin och London: University of Texas Press, 1-24.
- Taylor, E. L., Blache, D., Groth, D., Wetherall, J. D., Martin, G. B. (2000). Genetic evidence for mixed parentage in nests of the emu (*Dromaius novaehollandiae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:359–364.