

社会性单配制鸟类婚外父权的发生和影响因素

郝思佳 万冬梅* 鞠 静

辽宁大学生命科学学院 辽宁省动物资源与疫病防治重点实验室 沈阳 110036

摘要: 一雌一雄单配制鸟类中, 雌性个体与配偶外雄性发生交配的行为称为婚外交配, 继而导致了婚外受精产生婚外子代的现象称为产生了婚外父权。婚外父权广泛存在于鸟类中, 针对其发生和影响因素已经成为了鸟类行为生态研究的热点。本文收集了近十年社会性单配制鸟类婚外父权方面的研究文献, 从婚外父权的发生及其影响因素两个方面综述了单配制鸟类婚外父权的研究进展。婚外父权发生原因的探讨主要包括: 1、从两性的角度探讨雌雄两性在婚外行为中不同的进化繁殖策略。雄性策略旨在增加自身的繁殖输出; 有关雌性策略则提出了确保受精假说、食物供给假说、遗传利益假说等, 但目前尚存争议; 2、在遗传利益假说中较常见的又分为 3 个假说: “优秀基因”假说、“遗传相容性”假说和“遗传多样性”假说, 该三种假说是针对雌性从遗传方面获得的利益而提出的, 不断有报道指出雌性配偶选择会被潜在的雄性遗传特性所影响; 3、非遗传利益——母系效应影响婚外父权的进化。一些研究指出遗传质量参数, 如体重、身体大小、存活率和免疫应答等方面可能会存在母系效应。婚外父权发生的影响因素这里主要指环境因素, 包括繁殖同步性、繁殖密度、栖息地环境、产卵及孵化时机等。由于物种不同, 受到环境压力不同, 导致婚外父权发生率千差万别。最后本文针对未来的研究方向做出了展望。尽管近十年的研究进一步解释了鸟类婚外父权现象, 但是该领域仍然存在并且产生了许多新的未解决的问题, 而相关实验操作和理论的完善是深入探讨这些问题的关键。

关键词: 鸟类; 社会性单配制; 婚外父权; 综述

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2014)06-938-14

The Occurrence and Factors of the Extra-pair Paternity in Socially Monogamous Birds

HAO Si-Jia WAN Dong-Mei* JU Jing

Key Laboratory of Animal Resource and Epidemic Disease Prevention Department of Life Sciences,
Liaoning University, Shenyang 110036, China

Abstract: Researchers have found that extra-pair paternity prevails among socially monogamous birds and this phenomenon challenges traditional views of mating system by using molecular technology. Contrary to prior expectations, birds are very rarely sexual monogamous since extra-pair offspring has been found in approximately 90% of species. Even among socially monogamous species, over 11% of offspring are extra-pair paternity on average. Extra-pair paternity arises when female birds engage in extra-pair copulations with males other than their social mates, frequently resulting in broods with multiple paternity which contain offspring sired by the social male and offspring sired by extra-pair males. A large and solid body of evidence has impressively

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31071927);

* 通讯作者, E-mail: wandongmei@lnu.edu.cn;

第一作者介绍 郝思佳, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: mmsilencemm@sina.com。

收稿日期: 2014-03-26, **修回日期:** 2014-08-18

demonstrated that extra-pair paternity is the rule rather than the exception in birds (especially in passerines), and a number of synthetic contributions have reviewed this field with its various ramifications over the last decade. Extra-pair paternity is widespread in avian species so that the reason for the occurrence of extra-pair paternity and the influence has become the focus researches in the behavioral ecology of avian species. Based on the researches about avian extra-pair paternity over the past decade, this paper reviews the research progress and summarizes two major aspects on causes and effects of extra-pair paternity. Investigating the causes of extramarital paternity includes: 1, we explore the different sexes in the evolution of reproductive strategies from gender perspective. Male reproductive strategies are designed to increase their output; female strategies are proposed to ensure that female fertility hypothesis, the food supply hypothesis, the hypothesis of genetic benefits, etc., but still controversial. 2, the genetic benefit hypothesis (“good genes” hypothesis, “genetic compatibility” hypothesis, the hypothesis of genetic diversity) proposes that extra-pair sires provide alleles of superior quality and/or better compatibility compared to the social mate, resulting in offspring of higher reproductive value. One frequently adopted approach to test this idea is to compare the performance of maternal half-siblings in broods with multiple paternities. However, results did not come to a conclusion, some studies failed to reveal any systematic differences in maternal half-sibling performance, even in the same or in closely related species. Furthermore, application of identical experimental protocols (e.g. the phytohemagglutinin test of cellular immunocompetence) in different species with similar extra-pair mating systems produced mixed results. The inconsistencies of results across extra-pair paternity studies may be caused by methodological challenges and/or reflect true and meaningful differences in the respective study systems. 3, non-genetic benefit-maternal effects influence the evolution of extrapair paternity. Some studies indicated that genetic quality, such as weight, body size, survival and immune responses, etc may be effected by maternal effects. We also summarize environmental factors affecting the occurrence of extra-pair paternity include reproductive synchrony, breeding density, habitat, etc. Different species have different environmental pressures resulting in the difference of extra-pair paternity rate. Finally, we make prospects for the future research. Despite nearly a decade of researches to further explain the phenomenon of extra-pair paternity in birds, a certain reason is still unknown. Experimental operation and the improvement of the theory are keys to reach a more comprehensive solution for these problems.

Key words: Bird; Social monogamy; Extra-pair paternity; Review

动物的婚配制度在动物进化过程中产生,并与自然选择密切相关。鸟类的婚配制度大致可分为四类:一雌一雄单配制(monogamy)、一雄多雌多配制(polygyny)、一雌多雄多配制(polyandry)和混交制(promiscuity)(Gray 1997)。一雌一雄单配制是在鸟类中普遍存在的婚配方式,鸟类中有 92% 的物种都为单配制(倪喜军等 2001)。在一雌一雄单配制鸟类中,雌性个体与配偶外雄性发生交配的行为称为婚外交配(extra-pair copulations, EPC),继而导致了婚外受精产生婚外子代(extra-pair offspring, EPO)的现象称为产生了婚外父权

(extra-pair paternity, EPP)(Gray 1997)。

早期对于鸟类婚外父权的研究使用了包括鸟类羽毛多态性(Birkhead et al. 1988)、多态性酶(Gowaty et al. 1984)和不同性别估测可遗传表型特征(Alatalo et al. 1984)等方法。尽管每个方法都可以大致估测一个种群中是否产生了婚外父权,但没有一个方法充分地提供有意义的跨种比较分析。以上所列方法都有各自不同的缺陷,由于这些迥异的缺陷,现今对于鸟类婚外父权的研究都是基于 DNA 的方法,即多基因座的小卫星指纹图谱、单个位点的小卫星指纹图谱和微卫星基因分型,尤其是微卫

星基因分型技术在近期的研究中应用广泛 (Wan et al. 2013)。

目前已经在 150 多种单配制鸟类中发现了婚外父权现象 (Griffith et al. 2002)。如红嘴鸥 (*Larus ridibundus*) 33% 的巢中存在婚外父权, 20% 的子代为婚外子代 (Ležalová-Piálková 2011); 白腰树燕 (*Tachycineta leucorrhoa*) 77% 的巢中出现婚外父权, 56% 的雏鸟为婚外子代 (Ferretti et al. 2011); 绿头鸭 (*Anas platyrhynchos*) 48% 的巢中出现婚外子代, 婚外子代比例为 9.3% (Kreisinger et al. 2010); 山蓝鸫 (*Sialia currucoides*) 72% 的巢中存在婚外子代 (Balenger et al. 2009) 等。婚外父权的水平通常在特定的物种显著地高于其他物种, 四分之一的社会性单配制雀形目鸟类都具有超过 25% 的子代婚外父权比率 (Griffith et al. 2002)。迄今为止研究的社会性单配制物种中, 婚配制度最混乱的被认为是芦鹀 (*Emberiza schoeniclus*), 研究显示, 其 55% 的子代是婚外父亲的后代, 86% 的繁殖巢中具有至少一个婚外子代 (Dixon et al. 1994)。不难看出婚外父权广泛存在于鸟类中, 对它的研究已经成为鸟类行为学的热点研究课题。因此, 本文将从婚外父权的发生以及影响因素两大方面对社会性单配制鸟类的婚外父权现象进行综述, 从亲本角度阐释雌雄两性在婚外父权中的利益博弈以及雌雄的非利益效应, 从时间、空间以及与子代相关的影响等方面分析影响婚外父权发生率的因素。

1 婚外父权的发生原因

1.1 两性中婚外父权的进化 在鸟类婚外交配行为的进化过程中, 无论是雌性主导发生婚外交配还是雄性主导发生婚外交配, 雌雄个体都会在婚外交配行为中对付出与利益进行权衡, 这种利益的权衡是婚外父权这一现象进化的本质 (Eliassen et al. 2008)。因此, 了解婚外交配中雌雄个体的利益权衡, 以及雌雄两性在婚外交配行为进化中分别扮演了怎样的角色是十分关键的 (Arnqvist et al. 2005)。

1.1.1 雄性繁殖进化策略 同一个种群中, 产生婚外父权会导致雄性在繁殖成功率上具有差异 (Griffith et al. 2002)。作为有配偶的雄性个体, 进行婚外交配必然会从中获得利益, 而未配对的雄性也可以通过婚外交配来达到繁殖后代的目的 (Ewen et al. 1999, Brekke et al. 2012)。Canal 等 (2012) 的研究在一定程度上证实了婚外交配是雄性的一种繁殖进化策略: 在雌性的繁殖高峰期, 雄性配偶会在其周围进行保卫, 当雌性过了繁殖高峰期后, 雄性配偶会离巢寻求婚外交配, 从而增加了繁殖收益。此外, Westneat 等 (2003) 总结了 43 种有雄鸟入侵其他雌鸟繁殖领域的研究, 发现 39 种产生了婚外父权。

强迫交配也被认为是雄性繁殖策略的一种进化。强迫交配是性冲突导致的极端繁殖策略, 可能是婚外交配发生的另一种形式。大部分关于强迫交配的研究都是关于雄性的婚外强迫交配行为 (Hogg et al. 1997, Mckinney et al. 1998)。研究发现, 这种婚外强迫交配现象在鱼类 (Kahn et al. 2010)、爬行动物 (Lee et al. 2004)、哺乳动物 (Smuts et al. 1993) 和鸟类 (Mckinney et al. 1998) 中都有报道。同非强迫交配相比, 这种强迫交配形式在鸟类中很少被发现, 目前仅在水鸟 (Adler 2010) 和海鸟 (Burg et al. 2006, Jouventin et al. 2007, Genevieve et al. 2012, Quillfeldt et al. 2012) 等非雀形目鸟类和少数雀形目鸟类 (Westneat et al. 2003) 中报道过, 如缝叶吸蜜鸟 (*Notiomystis cincta*) (Brekke et al. 2012)。因此, 婚外交配为雄性提供了一个与社会伴侣以外的雌性进行繁殖的机会, 作为一种繁殖进化策略, 它增加了雄性自身子代的输出, 提高了繁殖成功率 (Westneat et al. 2003)。

1.1.2 雌性繁殖进化策略 目前, 关于雌性是否主动追求婚外交配并产生了婚外父权的解释还是有争议的 (Westneat et al. 2003, Arnqvist et al. 2005, Griffith 2007)。为探究雌性参与婚外交配中的原因, 研究者提出几种假说进行解释, 例如确保受精假说、食物供给

或遗传利益假说等 (Jennions et al. 2000)。许多研究已经证明,在单配制鸟类中,雌性会与非社会性配偶进行婚外交配并且从婚外子代中获得某些利益 (Griffith et al. 2002),这些利益包括婚外子代拥有更好的基因,进而表现在体征、生存率等方面。这些研究结果同时反映出雌性进行婚外交配的目的 (Tschirren et al. 2012)。一些研究认为雌性是不适应婚外繁殖方式的,因为从确保受精或是提高婚外子代遗传质量上得到的利益远小于参与婚外交配付出的代价 (Westneat et al. 2003, Arnqvist et al. 2005)。但对另外一些物种的研究却又发现雌性是积极追求婚外交配的 (Forstmeier 2007, Cockburn et al. 2009)。那么雌性追求婚外交配行为是如何进化的呢?

两种基于遗传束缚的假说揭示了这个进化谜题,即两性间和两性内遗传相关性假说。两性间遗传相关性假说认为雌性和雄性的婚外繁殖行为可能是受到相同的一套遗传变异的影响 (Halliday et al. 1987)。雄性中能增强婚外交配行为的位点会被选择出来 (Albrecht et al. 2009),这些性别特异选择的位点也在雌性中引起婚外交配行为。研究指出婚外交配行为是可以遗传的 (Reid et al. 2010, 2011),而且在性别间是有积极的遗传相关性的。两性间的这种性选择产生的冲突促使这种机制的进化并且削弱性别间的遗传相关性 (Bonduriansky et al. 2007),但是任何剩余的相关性都可以作为一种遗传束缚,阻止它们各自达到进行婚外交配行为的最佳条件。在这种状况下,即使婚外繁殖对于雌性是不利的,雌性婚外交配行为会通过雄性婚外交配行为的间接选择而进化 (Kirkpatrick et al. 1997)。

两性内遗传相关性假说认为雌性对于婚内、外雄性的求爱行为所产生的应答都是受同一个位点的影响 (Arnqvist et al. 2005, Forstmeier 2007)。因此,雌性拒绝婚外求偶的同时也拒绝了社会配偶的求爱行为,因为同样的位点会对婚内配偶发出同样的拒绝信号最后导致不育。研究结果显示,拒绝婚外求偶行为

是不会发生的,因为它与婚内求偶应答是不可分割的。Forstmeier 等 (2011) 研究表明,在社会单配制斑胸草雀 (*Taeniopygia guttata*) 中婚外繁殖行为的个体差异存在遗传因素影响。雌雄两性都存在这种遗传偏差,并通过雌雄婚外繁殖行为之间强大的遗传相关性表现出来。因此,雌性积极去选择婚外雄性导致增加婚外繁殖的行为是一种相关的进化表达。于是产生了一个与之前本质不同的婚外繁殖观点:尽管雌性没有获得利益,婚外繁殖也会存在,仅仅是因为雄性祖先选择了这种等位基因。

1.2 婚外繁殖的遗传利益假说 不断有报道指出雌性配偶选择会被潜在的雄性遗传特性所影响 (Neff et al. 2005, Kempenaers 2007, Puurtinen et al. 2009)。针对雌性从遗传方面获得的利益,目前较流行的有以下 3 种假说。

1.2.1 “优秀基因”假说 “优秀基因”假说提出雌性发生婚外交配的比例很有可能与雄性的遗传差异有一定关系。雌性会与比其社会伴侣更优秀的雄性发生婚外交配来提高子代的适应性 (Petrie et al. 1998)。然而,最近很多研究都提出了与优秀基因假说相反的结论。在对歌带鸫 (*Melospiza melodia*) 的研究中,发现婚内、外子代未见有显著性差异,婚外雄性没有在表型上表现得更优秀 (Sardell et al. 2012)。Reid 等 (2012) 在对歌带鸫的研究中发现,与预期相反,婚外子代有较低的繁殖价值。

主要组织相容性复合体 (major histocompatibility complex, MHC) 基因 被认为在雌性配偶选择时起作用 (Richardson et al. 2005, Bonneaud et al. 2006, Schwensow et al. 2008, Promerová et al. 2011)。黄喉地莺 (*Geothlypis trichas*) 雌性会选择脸部斑块大的雄性,因为这可能与个体间的 MHC 基因的差异、免疫功能有关 (Garvin 2008, Dunn et al. 2010)。同样还是针对黄喉地莺的研究,这次是检验繁殖模式是否与 MHC 基因的多样性或是相似性有关,结果发现婚外子代与雄性的 MHC 多样性或是相似性没有关系,而且婚外雄性没有比婚内雄性更具多样性或是与雌性更

相似。该物种 MHC 基因多样性非常高,这就会限制雌性在雄性中选择 MHC 多样性。但是,研究结果确实证实了雌性对配偶的选择是以装饰物为基础的,例如斑块尺寸,因为这些装饰物能够显示出雄性的健康状况或是基因质量 (Bollmer et al. 2012)。

最近关于优秀基因又有了新的理解。Brouwer 等 (2010) 对 MHC 基因与婚外父权发生率的关系进行了研究,旨在证明是否较高的 MHC 多样性可以增加平均寿命和提高子代的存活率,使得婚外受精获得额外的优势。长达 10 年的研究结果证明了高 MHC 基因多样性确实对平均寿命有积极的影响,但是婚外受精并没有获得额外的优势;具有特殊等位基因 (*Ase-ua4*) 的个体比正常个体的寿命多出 5 倍。并且该研究证明了性选择和致病菌之间的竞争性关系是影响 MHC 多样性的重要因素。因此该研究结果是支持自然界中依据 MHC 基因多样性进行的婚外交配可以导致后代基因获利这一假说的。然而,遗传利益有时可能是隐蔽的,表型优秀的婚外雄性可能在遗传上的其他位点上没有社会配偶优秀,因此雌性虽然选择了一个表型优秀的婚外雄性,但并没有最大限度地从婚外配偶中得到更多的遗传利益,甚至跟社会配偶相比可能反倒损失了一部分遗传利益,这就限制了雌性进行婚外交配。换言之,配偶是否优秀是相对的,优秀基因很可能是隐蔽的,无法通过表型判断,即使与表型优秀的雄性配对的雌性也有婚外父权产生,精子竞争仍然趋向于有更好适应性或更高兼容性的精子。所以从这个角度上来说,雌性在可能的情况下会与任意雄性发生婚外交配 (Hasson et al. 2011)。

1.2.2 “遗传相容性”假说 “遗传相容性”假说认为雌性与雄性的基因型相互作用影响子代的适应性,因此雌性会选择那些与自己基因型更加融合的雄性交配而获得利益 (Tregenza et al. 2000, Mays et al. 2004, Kempenaers 2007)。基因相容可能会包含一些特殊的基因,如组织相容性基因 (MHC) (Thoss et al. 2011),或是

核外物质 (Zeh et al. 1996, 1997)。基因相容性在许多物种中有重要的适应性意义,基因相似对于子代有着重要影响 (Mulard et al. 2009),也影响着配偶选择 (Stow et al. 2004, Thuman et al. 2005),尤其是在那些配偶选择受到某种限制的物种中。婚外配偶的选择提供给雌性一个二次选择的机会,去选择那些与自己基因更相容的配偶 (Freeman-Gallant et al. 2006)。因此,遗传相容性在一些物种中推动着物种的进化 (Brouwer et al. 2010)。

然而目前还没有明确证据去解释基因相容是如何影响婚外繁殖的。研究者假设了两种可能性:第一,如果杂合度是影响后代适应性的重要因素,那么雌性应该会选择基因最大限度不同的雄性进行交配以此来获得子代杂合度的最大化 (Mays et al. 2004),那么与近亲配对的雌性会更易产生婚外子代,并且婚外雄性与雌性之间的基因相似度很低 (Griffith et al. 2002, Tarvin et al. 2005)。第二,如果杂合度对于子代的适合度没有那么极端的影响,那么与亲缘关系较近的个体繁殖产生的近亲后代适合度会较低 (Hansson 2004, Spottiswoode et al. 2004, Rodríguez-Muñoz et al. 2009),因此与相似雄性配对的雌性会与婚外雄性交配来避免这种近交,而不是为了扩大子代的杂合度。与近亲配对的雌性会选择与自己亲缘度较远的雄性发生婚外交配,但是被选中的这个婚外雄性可能不会比种群中平均的亲缘度水平高 (Tarvin et al. 2005)。

红背细尾鹩莺 (*Malurus melanocephalus*) 会通过婚外交配来避免近亲繁殖 (Varian-Ramos 2012)。同样的结论也出现在大山雀 (*Parus major*) (Kawano et al. 2009)、灰冠弯嘴鹛 (*Pomatostomus temporalis*) (Blackmore et al. 2008) 中。这些结果似乎都证实了遗传相容性假说的存在。然而,一些研究认为,有的鸟类会与比自己的社会配偶在遗传上更相似的婚外配偶交配,以此来反驳遗传相容性假说。在对裸颈鸛 (*Jabiru mycteria*) 的研究中发现,亲本间的遗传相似度越高,即双亲间的亲缘关系越

近,出现婚外父权的比例越低(Lopes et al. 2013)。在对漂泊信天翁(*Diomedea exulans*)的研究中也得到了类似的结论(Jones et al. 2012)。这里也不排除一些研究中使用的微卫星数量较少,限制了对个体相关度和杂合度的生物特异性检测,从而导致结果的偏差(Wetzel et al. 2009)。加之,这些研究都是针对野外种群,没有进行实验操作来控制其他的影响因素(Griffith et al. 2002),而控制野外种群的实验操作是有难度的(Pryke et al. 2011),因此上述结论的真实性现在还不好估计。

最近一些学者认为优秀基因假说和遗传相容性假说很可能是共同作用于雌雄亲本双方,进而产生了婚外父权(Neff 2005)。这两种假说是相互融合的,雌性可能同时基于这两种假说在不同的环境或是不同的时间下进行配偶选择。Kawano 等(2009)认为雌性在交配前后两个阶段使用了不同的选择标准:交配前性选择机制促使雌性选择优秀基因,交配后性选择机制促使产生相容性基因的子代,在同一时间段,与不同个体的交配也产生了不同的繁殖结果。Neff 等(2005)的研究认为雌性与不同的婚外雄性进行交配从而获得不同的遗传利益,与邻近雄性的交配可能是追求产生优秀子代的结果,与非邻近雄性的交配可能是为了增加子代杂合性的结果。认为“优秀基因”和“遗传相容性”假说结合的办法可以解释雌性与同一种群中不同雄性进行交配的真正原因。

1.2.3 “遗传多样性”假说 “遗传多样性”假说认为雌性会与尽可能多的雄性进行交配来提高子代的杂合度,增加子代的适应性。该假说与“优秀基因”假说的区别在于优秀基因假说的出现前提是只在雌性的社会配偶没有优秀基因时,雌性才会寻找有更优秀基因的婚外雄性进行交配,最后产生婚外父权,因此,基于遗传多样性假说发生的婚外父权的分布是随机的,婚外子代的分布是随机的;而基于优秀基因假说发生的婚外父权是非随机的,子代也是在特定的巢中才会出现。与“遗传相容性”假说的区别在于遗传相容性假说是基于雌性与婚

内、外雄性配偶的亲缘度而产生的,只有婚外雄性的亲缘度较社会配偶有明显的差别或是极其相似时,才会发生婚外交配,而且婚外子代的遗传质量会有所提高;而基于遗传多样性发生的婚外父权,则是雌性会试图与尽可能多的婚外雄性进行交配,婚外父本可能有 2 或 2 个以上个体。

遗传多样性假说认为由于当地的遗传结构造成雌性会从婚外父权中获得利益,因此种群中大多数雌性会与多个雄性发生婚外交配,以增加子代的遗传多样性。对芦鹀(Suter et al. 2007)、双色树燕(*Tachycineta bicolor*)(Stapleton et al. 2007)的相关研究均支持这一假说。但在棕头鸦雀(*Paradoxornis webbianus*)的研究中发现,婚外父权在雌性中的分布不是随机的,当地种群无论是遗传多样性还是亲本的遗传相似性都与婚外父权的发生没有关联性,这些遗传相关指标都不能解释棕头鸦雀婚外父权分布的不均衡性(Lee 2012)。

最简单的方法来检测遗传利益假说就是比较多父权巢中婚内外子代的表现(Sheldon et al. 1997)。同巢中的婚内外子代共享早期环境,例如亲代的抚育技巧和巢中寄生虫状况。因此,任何表型特质上的差异只能归因于亲本的遗传差异。一系列婚外子代的优秀表现强烈地支持了遗传利益假说(Sheldon et al. 1997, Griffith et al. 2002)。然而,对于优秀基因假说和遗传相容性假说的解释仅仅针对婚内、外子代的比较是远远不够的,因为婚内、外配偶之间存在着繁殖经验差异、环境条件差异等,尤其母系效应是不能够被忽视的。

1.3 非遗传利益假说——母系效应 尽管有研究指出母系效应不能够引起质量上的差异,但这只是在非常少的经验主义研究的基础上提出的,并且这些研究只关注了产卵前(Whittingham et al. 2003),忽略了产卵后潜在的投入。一些研究已经报道了婚外子代在体重(Freeman-Gallant et al. 2006)、身体大小(Bouwman et al. 2007)、存活率(Kempenaers et al. 1997)和免疫应答(Garvin et al. 2006)等方

面都比婚内子代有突出表现。这些都可以说明雌性通过提高子代的遗传质量从婚外交配中得到了间接利益。然而,这些遗传质量参数可能会被母系效应如产卵和孵化顺序所混淆。事实上,母系效应已经在很多物种中被证实,如蓝山雀(*Parus caeruleus*) (Magrath et al. 2009), 西蓝鸲 (Ferree et al. 2010), 白领姬鹀 (*Ficedula albicollis*) (Krist et al. 2005)。其中有关蓝山雀和西蓝鸲的研究是值得注意的,它们的结果都证明了在非同步繁殖的雀形目鸟类中,母系效应影响产卵顺序与孵化顺序,婚外子代比婚内子代较早孵出,雌性偏爱婚外子代。研究者认为这可能与较早孵化会增强竞争力,获得更多快速生长的利益有关。事实上,这些研究结果中婚外子代较快的生长和较高的存活率就可以充分解释孵化顺序差异的作用,证明婚内、外子代中存在微妙的母系作用。然而,关于婚外子代的突出表现是由于它本身的质量还是由于较早产卵或孵化的影响,目前尚没有明确的解释 (Magrath et al. 2009)。

一些研究,甚至在一些相同或是相近物种中,没有找到婚内外子代具有差异性的证据 (Edly-Wright et al. 2007, Rosivall et al. 2009, Dunn et al. 2009)。而且,在有相似婚外繁殖体系的不同物种中,利用相同的实验方法却得出了不同的结果 (Forsman et al. 2008, Wilk et al. 2008, Butler et al. 2009)。这些婚外父权研究相悖的结果可能是由方法上的不同引起的,也可能是各自不同的研究体系确有差异 (Schmoll 2011)。

2 影响婚外父权发生的因素

鸟类婚外父权的研究还集中在了解婚外父权发生的影响因素。在许多鸟类物种中均有发现婚外交配行为,但产生的婚外父权比例却千差万别,产生这一差异的原因目前尚不明确。在长期的自然选择过程中,不同的物种受到的选择压力不同,因而具有种特异性。目前,影响鸟类婚外父权发生因素的研究主要集中在对环境因子的探讨上,如繁殖同步性、繁殖密度、

栖息环境等生态大环境及亲本抚育、产卵及孵化时机等微环境。

2.1 繁殖密度 繁殖密度被认为是影响鸟类婚外父权多样性的生态因素之一。繁殖密度假说认为,增加了物种的繁殖密度就提高了雌雄两性相遇的几率,因而增加了繁殖机会。Mayer 等 (2013) 对芦鹀 (*Emberiza schoeniclus*) 的 13 个亚种进行了长达 4 年的研究,结果显示,相同的亚种中,集中婚外子代的比率与当地繁殖密度有关;不同亚种间,婚外子代的比例也与种群密度即繁殖密度有关。同样的结论也在缝叶吸蜜鸟的研究中得到证实 (Brekke et al. 2013)。然而,无论是在物种间还是物种内的比较研究,繁殖密度是否影响婚外父权仍存在争议 (Moller et al. 1998, Griffith et al. 2002)。仅有一些实验性研究 (Charmanier et al. 2004, Stewart et al. 2010) 和观察性研究 (Yezerinac et al. 1999, Ryder et al. 2012) 在种间水平上验证了繁殖密度对婚外父权的影响,其他则未见报道。Mayer 等 (2013) 认为检测密度假说是一种挑战,因为繁殖密度未必一定会反映出婚外交配机会,并且配偶保卫效应也会随着密度的改变而发生变化,不同的研究种群会因迁徙行为和天气条件不同而产生相异结果,密度的差异很可能成为次要的生态影响因素。

2.2 繁殖同步性 大量的文献中都报道了婚外父权比率与繁殖同步性 (在种群内或是种群间的一个繁殖群体中同时处于繁殖期的雌性的比例) 的相关性 (Weatherhead et al. 1998)。繁殖同步性假说认为更高的繁殖同步性会产生更高的婚外父权比率。繁殖机遇的高度集中促使雄性同时表现出求偶行为与繁殖需求,使处在繁殖期的雌性能更正确地选择优秀质量的婚外配偶。

繁殖同步性与婚外父权比率的关系是微妙的。例如,在缝叶吸蜜鸟的研究中发现,婚外交配比率和婚外子代比例都与繁殖同步性无关 (Brekke et al. 2013)。绿头鸭的同种巢寄生和婚外父权发生比率的研究结果也表明婚外父权

的发生不受繁殖同步性影响 (Kreisinger et al. 2010)。麻雀 (*Passer domesticus*) 的研究结果同样显示繁殖同步性与婚外父权比率之间无关联性 (Václav et al. 2007)。在金厚头啸鹑 (*Pachycephala pectoralis*) 的繁殖同步性与婚外繁殖成功率的研究中发现, 当越多的雌性处于繁殖高峰期时, 在同一领域内的雄性就会有更少的婚外子代 (van Dongen et al. 2009)。然而, 在热带鸟类的研究中却证明婚外父权比率与繁殖同步性之间存在正相关关系 (Stutchbury et al. 2008)。LaBarbera 等 (2010) 对广泛存在婚外父权现象的莺鹋鹑 (*Troglodytes aedon*) 种群进行了婚外父权比率与当地繁殖同步性的关系研究, 研究中选取具有许多生活史差异的两个种群, 一个是迁徙到北部温和地带的种群, 另一个是定居在南部温和地带的种群, 结果显示北部种群有较高的婚外父权比率和较高的繁殖同步性, 种群整体繁殖同步性在这两个种群中没有差别; 巢内婚外子代的比例与种群整体或是当地任何一个种群的繁殖同步性指数没有关联。表明繁殖同步性不能够解释该物种跨越不同生活史的两个种群之间婚外父权比率差异的原因。推测造成这种不一致的原因可能是影响婚外父权比率的其他生活史因素在所研究的物种中存在着差异。但这类研究很少, 缺乏综合全面的比较性研究。

2.3 栖息地环境 城市化和相关的人类活动对于生态系统有重要影响, 尤其是通过化学物质、噪音和光污染等造成的栖息地破坏。随着世界性都市化的不断发展, 人造光污染成为一个重要的生态问题。然而, 我们对于光污染所造成的影响却知之甚少。Kempnaers 等 (2010) 调查了人造光源对 5 种森林繁殖鸣鸟的晨鸣、婚外父权和孵化时间的影响。其中 4 种鸟与街道光源靠近, 其雄性比森林中的雄性晨鸣开始时间明显要早, 这种影响在自然界中较早晨鸣的物种中更明显。研究证明了在街道灯光的影响下, 雌性产卵时间比平均提前了 1.5 d; 处在领地边界, 接近街道灯光的雄性获得婚外配偶的成功率比它们的邻居或是处在领

地中心的雄性高出 2 倍。此研究结果证明光污染对鸟类繁殖行为的时机和个体繁殖模式确有实质性的影响。

2.4 亲本抚育 亲本抚育是许多动物生活史中的重要部分 (Clutton-Brock 1991), 至少 81% 的物种中呈现出双亲抚育 (Cockburn 2006)。雄性在双亲抚育中扮演的角色不是唯一的看护者 (Reynolds et al. 2002) 或只是与雌性进行交配。雄性的亲本抚育呈现出不同的形态, 而且在亲本抚育程度上, 不同物种间雄性和雌性间的差别也是不同的 (Webb et al. 2010)。社会婚配制度决定雄性在亲本抚育中的贡献 (Adrian et al. 2005)。在一雄多雌制物种中, 大部分是雌性提供抚育, 但在单配制物种中, 亲本抚育通常是由繁殖双方共同承担的 (Székely et al. 2007)。

亲本抚育是需要消耗能量的, 因此父权的确定和雄性抚育的程度可能存在相关性 (Queller 1997, Sheldon 2002)。这种相关性可能产生两种水平: 第一, 雄性与子代亲缘关系的平均水平之间存在着一种亲本投入的进化性应答, 子代与自己的亲缘关系远近不会影响雄性对巢内所有子代的抚育程度 (Kokko et al. 2008); 第二, 这种关联可能是行为上的, 雄性通过判断与其子代相关度的程度来调整自己的亲本投入 (Sheldon 2002)。这两种机制都需要在繁殖期时有高昂的亲本抚育投入。早期认为, 孵化期的抚育与孵化期之后的亲本抚育不同, 双亲是不需要投入较高额外成本的 (Walsberg 1983)。然而, 现在已经证明了孵化期同样是需要能量和高投入的。在孵化期, 所有的抚育强度是受环境因素影响的, 例如环境温度或是其他鸟类对巢的掠夺 (Conway et al. 2000, Fontaine et al. 2006, Matysioková et al. 2011)。到目前为止, 只有一个对比性研究分析了孵化期雄性对子代的抚育与婚外父权的关系, 结果显示两者没有相关性 (Schwagmeyer et al. 1999)。

长久以来, 雌性的遗传保真度 (忠诚度) 被视为是影响雄性抚育程度的重要因素, 雌性在

高遗传保真度的情况下,会从其配偶得到更多的帮助来抚养子代。该理论已经在鸣鸟的研究中利用鸟类孵化期时的行为作为模式体系被证明了,孵化期雄性帮助的程度会因为婚外父权比率的降低而增加,雌性遗传保真度是影响雄性亲本抚育进化的一个重要因素(Matysioková et al. 2013)。

2.5 产卵与孵化时机 一些研究认为雌性在产卵时减少了发生婚外交配的机会,或者说因为卵的刺激导致孵化期的开始从而抑制了雌性对于婚外交配的需求(Magrath et al. 2009, Vedder et al. 2010)。要想知道鸟类这种婚外父权比率因产卵时机不同而变化的原因,就应该充分了解鸟类的繁殖策略。同种鸟类一般都具有相对固定的窝卵数,鸟类的繁殖特性可以决定产卵时机和婚外父权比率之间的关系。例如,如果雌性在产第一枚卵时就停止婚外交配行为,继续与社会配偶交配,那么受精成功与否就取决于最后哪个雄性精子优先(Birkhead 1987),那么婚外子代的数量与窝卵数无关。如果婚外子代的比例保持不变或是随着窝卵数的增加而增加,那么婚外交配行为将不会随着雌鸟产卵而停止。然而,要区分这两者的分离特征,婚外交配时机和完成窝卵行为上应该形成一种与雌性生理特性相关的联系。Vedder等(2012)采取人为干涉蓝山雀雌性的产卵期来研究产卵时机与婚外子代出生率之间的关系是否受婚外交配的影响,结果表明人为操作的产卵时机没有对婚外父权产生影响,认为雌性的生理条件决定婚外父权的需求,与最后的窝卵数没有相关性。

一些研究认为婚外子代在出生顺序上不是随机的,通常婚外子代的卵会较早产下(Krist et al. 2005, Magrath et al. 2009, Ferree et al. 2010);对知更鸟(*Sialia mexicana*)的产卵顺序是否影响婚内、外子代质量的研究结果显示,婚内、外子代间不存在遗传差异也不依赖于孵化顺序。尽管这些相同的研究结果最终都归因于母系影响,但是婚外子代在产卵和孵化顺序上的模式是否是由雌性或是其社会配偶还是婚

外雄性的投入模式决定的还不清楚。该研究还强调,如果要全面分析产卵的顺序与婚外父权的关系,需要了解所有研究中存在的潜在影响因素以及它们之间复杂的相互影响;并且要了解在同一家族中,这些因素是如何导致婚内、外子代差异的(Ferree et al. 2010)。

3 展 望

繁殖行为一直是动物行为学研究的热点问题,动物根据自身的不同需要而采取不同的婚配制度,产生不同的繁殖行为。因此,研究动物的繁殖行为对了解动物的物种结构、生活史、进化等方面都有重要的意义。鸟类婚外交配行为作为一种特殊的繁殖行为,越来越受到国内外鸟类学者的关注,它的出现挑战了传统被认知的鸟类婚配制度。目前虽然已经有了大量的野外研究来解释婚外交配行为导致的婚外父权产生的原因和结果。但究竟是哪种性别促使婚外父权的产生、雌性与雄性在婚外父权中到底是获得利益还是全无收获、产生的婚外子代到底有没有比婚内子代有更大的适应性优势、生态因素是否对婚外父权的发生有影响等问题仍然没有明确的答案。基于几种假说解释婚外父权的产生似乎已经远远不能满足不断出现的新问题。因此,经典假说正在面临着前所未有的巨大挑战。值得庆幸的是,已经有一些学者关注到了这些问题,并进行了深入的思考和积极的研究。

观察、实验、理论是生态学研究的三个基本途径。观察法是最直接获取研究数据的方法。实验是在观察的基础上,针对直接观察不能够达到的效果给予控制和补充。理论的价值体现在解释观察到的模式并结合实验结果给出理论解释。三者只有充分结合才能够完整地阐释研究问题,任何一方的缺失都会导致研究结果的错误和偏差。在本文总结的近10年的婚外父权研究中,已经有大量的野外研究,但缺乏人为操作性实验,不能够控制在婚外父权发生过程中的其他影响因子,因此很难明确这些非受控的潜在因子对于婚外父权是否有影响,以及

怎样的影响。但矛盾的是这些影响因子可能很难被发现,也很难在野外条件下进行人为控制,因此,实验性婚外父权的研究仍然是一个难点。

从近 10 年的研究中不难发现很多研究结果都与原来的理论相悖,新结果没有找到可行的理论去解释其本质问题。由此可以看出,理论的与时俱进是至关重要的。但是由于鸟类的种类繁多,生活史各样,加之目前的研究经验还远远不够,因而制约了婚外父权理论的进一步发展。但是研究者们依旧还在努力尝试着提出新的理论来更好地解释婚外父权现象,相信随着技术的不断成熟和经验的大量积累,一定会开辟出一条新的理论思路去更完美地解释婚外父权现象。

总而言之,鸟类婚外父权的研究仍然有很大的未知领域等待着研究者们去不断深入探索,未来仍然会是鸟类繁殖行为研究的热点问题。相信有了研究者们潜心研究和思考,人们一定会对鸟类的繁殖行为有更加深入详尽的了解。

参 考 文 献

Adler M. 2010. Sexual conflict in waterfowl: why do females resist extrapair copulations? *Behavioral Ecology*, 21 (1): 182 – 192.

Adrian O, Brockmann I, Hohoff C, et al. 2005. Paternal behaviour in wild guinea pigs: a comparative study in three closely related species with different social and mating systems. *Journal of Zoology*, 265 (1): 97 – 105.

Alatalo R V, Gustafsson L, Lundberg A. 1984. High frequency of cuckoldry in Pied and Collared Flycatchers. *Oikos*, 42 (1): 41 – 47.

Albrecht T, Schnitzer J, Kreisinger J, et al. 2007. Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in long-distant migratory passerines. *Behavioral Ecology*, 18 (2): 477 – 486.

Arnqvist G, Kirkpatrick M. 2005. The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: the strength of direct and indirect selection on extrapair copulation behavior in females. *The American Naturalist*, 165 (Suppl 5): S26 – S37.

Balenger S L, Johnson L S, Mays H L Jr, et al. 2009. Extra-pair paternity in the socially monogamous mountain bluebird *Sialia*

currucoides and its effect on the potential for sexual selection. *Journal of Avian Biology*, 40 (2): 173 – 180.

Birkhead T. 1987. Sperm competition in birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 2 (9): 268 – 272.

Birkhead T R, Pellatt J, Hunter F M. 1988. Extra-pair copulation and sperm competition in the zebra finch. *Nature*, 334 (6177): 60 – 62.

Blackmore C J, Heinsohn R. 2008. Variable mating strategies and incest avoidance in cooperatively breeding grey-crowned babbblers. *Animal Behaviour*, 75 (1): 63 – 70.

Bollmer J L, Dunn P O, Freeman-Gallant C R, et al. 2012. Social and extra-pair mating in relation to major histocompatibility complex variation in common yellowthroats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1748): 4778 – 4785.

Bonduriansky R, Chenoweth S F. 2009. Intralocus sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, 24 (5): 280 – 288.

Bonneaud C, Chastel O, Federici P, et al. 2006. Complex Mhc-based mate choice in a wild passerine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273 (1590): 1111 – 1116.

Bouwman K M, Van Dijk R E, Wijmenga J J, et al. 2007. Older male reed buntings are more successful at gaining extrapair fertilizations. *Animal Behaviour*, 73 (1): 15 – 27.

Brekke P, Cassey P, Ariani C, et al. 2013. Evolution of extreme-mating behaviour: patterns of extrapair paternity in a species with forced extrapair copulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67 (6): 963 – 972.

Brekke P, Wang J L, Bennett P M, et al. 2012. Postcopulatory mechanisms of inbreeding avoidance in the island endemic hihi (*Notiornis cincta*). *Behavioral Ecology*, 23 (2): 278 – 284.

Brouwer L, Barr I, Van De Pol M, et al. 2010. MHC-dependent survival in a wild population: evidence for hidden genetic benefits gained through extra-pair fertilizations. *Molecular Ecology*, 19 (16): 3444 – 3455.

Burg T M, Croxall J P. 2006. Extrapair paternities in black-browed *Thalassarche melanophris*, grey-headed *T. chrysostoma* and wandering albatross *Diomedea exulans* at South Georgia. *Journal of Avian Biology*, 37 (4): 331 – 338.

Butler M W, Garvin J C, Wheelwright N T, et al. 2009. Ambient temperature, but not paternity, is associated with immune response in Savannah Sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *The Auk*, 126 (3): 536 – 542.

Canal D, Jovani R, Potti J. 2012. Male decisions or female accessibility? Spatiotemporal patterns of extra pair paternity in a songbird. *Behavioral Ecology*, 23 (5): 1146 – 1153.

- Charmantier A, Perret P. 2004. Manipulation of nest-box density affects extra-pair paternity in a population of blue tits (*Parus caeruleus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56 (4): 360 – 365.
- Clutton-Brock T H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton: Princeton University Press.
- Cockburn A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592): 1375 – 1383.
- Cockburn A, Dalziel A H, Blackmore C J, et al. 2009. Superb fairy-wren males aggregate into hidden leks to solicit extragroup fertilizations before dawn. *Behavioral Ecology*, 20 (3): 501 – 510.
- Conway C J, Martin T E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54(2): 670 – 685.
- Dixon A, Ross D, O' Malley S L C, et al. 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature*, 371(6499): 698 – 700.
- Dunn P O, Garvin J C, Whittingham L A, et al. 2010. Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male quality in two populations of the common yellowthroat. *Functional Ecology*, 24(1): 149 – 158.
- Dunn P O, Lifjeld J T, Whittingham L A. 2009. Multiple paternity and offspring quality in tree swallows. *Behavior Ecology Sociobiology*, 63(1): 911 – 922.
- Edly-Wright C, Schwagmeyer P L, Parker P G, et al. 2007. Genetic similarity of mates, offspring health and extrapair fertilization in house sparrows. *Animal Behaviour*, 73(2): 367 – 378.
- Eliassen S, Kokko H. 2008. Current analyses do not resolve whether extra-pair paternity is male or female driven. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(11): 1795 – 1804.
- Ewen J G, Armstrong D P, Lambert D M. 1999. Floater males gain reproductive success through extrapair fertilizations in the stitchbird. *Animal Behaviour*, 58(2): 321 – 328.
- Ferree E D, Dickinson J, Rendell W, et al. 2010. Hatching order explains an extrapair chick advantage in western bluebirds. *Behavioral Ecology*, 21(4): 802 – 807.
- Ferretti V, Massoni V, Bulit F, et al. 2011. Heterozygosity and fitness benefits of extrapair mate choice in White-rumped Swallows (*Tachycineta leucorrhoa*). *Behavioral Ecology*, 22 (6): 1178 – 1186.
- Fontaine J J, Martin T E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9(4): 28 – 34.
- Forsman A M, Vogel L A, Sakaluk S K, et al. 2008. Female house wrens (*Troglodytes aedon*) increase the size, but not immunocompetence, of their offspring through extra-pair mating. *Molecular Ecology*, 17(16): 3697 – 3706.
- Forstmeier W. 2007. Do individual females differ intrinsically in their propensity to engage in extra-pair copulations? *PLoS One*, 2(9): e952.
- Forstmeier W, Martin K, Bolund E, et al. 2011. Female extrapair mating behavior can evolve via indirect selection on males. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(26): 10608 – 10613.
- Freeman-Gallant C R, Wheelwright N T, Meiklejohn K E, et al. 2006. Genetic similarity, extrapair paternity, and offspring quality in Savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Behavioral Ecology*, 17(6): 952 – 958.
- Garvin J C, Abroe B, Pedersen M C, et al. 2006. Immune response of nestling warblers varies with extra-pair paternity and temperature. *Molecular Ecology*, 15(12): 3833 – 3840.
- Garvin J C, Dunn P O, Whittingham L A, et al. 2008. Do male ornaments signal immunity in the common yellowthroat? *Behavioral Ecology*, 19(1): 54 – 60.
- Genevieve M, Jones W, Techow N M, et al. 2012. Dalliances and doubtful dads: what determines extra-pair paternity in socially monogamous wandering albatrosses? *Behavior Ecology Sociobiology*, 66(2): 1213 – 1224.
- Gowaty P A, Karlin A A. 1984. Multiple maternity and paternity in single broods of apparently monogamous Eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15 (2): 91 – 95.
- Gray E M. 1997. Do female red-winged blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? *Animal Behaviour*, 53(3): 605 – 623.
- Griffith S C. 2007. The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: neglected components of direct and indirect selection. *The American Naturalist*, 169(2): 274 – 281.
- 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 (11): 2195 – 2212.
- Halliday T, Arnold S J. 1987. Multiple mating by females-A perspective from quantitative genetics. *Animal Behaviour*, 35 (3): 939 – 941.
- Hansson B. 2004. Marker-based relatedness predicts egg-hatching failure in great reed warblers. *Conservation Genetics*, 5(3): 339 – 348.
- Hasson O, Stone L. 2011. Why do females have so few extra-pair offspring? *Behavioral ecology and sociobiology*, 65(3): 513

- 523.
- Hogg J T, Forbes S H. 1997. Mating in bighorn sheep: frequent male reproduction via a high-risk “unconventional” tactic. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(1): 33–48.
- Jennions M D, Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75(1): 21–64.
- Jones M G W, Techow N M S M, Ryan P G. 2012. Dalliances and doubtful dads: what determines extra-pair paternity in socially monogamous wandering albatrosses? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(9): 1213–1224.
- Jouventin P, Charmantier A, Dubois M P, et al. 2007. Extra-pair paternity in the strongly monogamous wandering albatross *Diomedea exulans* has no apparent benefits for females. *Ibis*, 149(1): 67–78.
- Kahn A T, Mautz B, Jennions M D. 2010. Females prefer to associate with males with longer intromittent organs in mosquitofish. *Biology Letters*, 6(1): 55–58.
- Kawano K M, Yamaguchi N, Kasuya E, et al. 2009. Extra-pair mate choice in the female great tit *Parus major*: good males or compatible males. *Journal of Ethology*, 27(3): 349–359.
- Kempnaers B. 2007. Mate choice and genetic quality: a review of the heterozygosity theory. *Advanced Study Behavior*, 37(1): 189–278.
- Kempnaers B, Borgström P, Loës P, et al. 2010. Artificial Night Lighting Affects Dawn Song, Extra-Pair Siring Success, and Lay Date in Songbirds. *Current Biology*, 20(19): 1735–1739.
- Kempnaers B, Verheyen G R, Dhondt A A. 1997. Extra-pair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology*, 8(5): 481–492.
- Kirkpatrick M, Barton N H. 1997. The strength of indirect selection on female mating preferences. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 94(4): 1282–1286.
- Kokko H, Jennions M D. 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4): 919–948.
- Kreisinger J, Munclinger P, Javůrková V, et al. 2010. Analysis of extra-pair paternity and conspecific brood parasitism in mallards *Anas platyrhynchos* using noninvasive techniques. *Journal of Avian Biology*, 41(5): 551–557.
- Krist M, Nádvorník P, Uvřová L, et al. 2005. Paternity covaries with laying and hatching order in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(1): 6–11.
- LaBarbera K, Llambías P E, Cramer E R A, et al. 2010. Synchrony does not explain extrapair paternity rate variation in northern or southern house wrens. *Behavioral Ecology*, 21(4): 773–780.
- Lee J W. 2012. Females may not obtain indirect genetic benefits from extra-pair paternity in vinous-throated parrotbills, *Paradoxornis webbianus*. *Journal of Ethology*, 30(1): 53–59.
- Lee P L M, Hays G C. 2004. Polyandry in a marine turtle: females make the best of a bad job. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 101(17): 6530–6535.
- Ležalová-Píálková R. 2011. Molecular evidence for extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in the Black-headed Gull. *Journal of Ornithology*, 152(2): 291–295.
- Lopes I F, Miño C I, Rocha C D, et al. 2013. Inferred kinship patterns reveal low levels of extra-pair paternity in the endangered Neotropical Jabiru Stork (*Jabiru myzatteria*, Aves: Ciconiiformes). *Genetica*, 141(4/6): 195–203.
- Magrath M J L, Vedder O, Van Der Velde M, et al. 2009. Maternal effects contribute to the superior performance of extra-pair offspring. *Current Biology*, 19(9): 792–797.
- Matysioková B, Cockburn A, Remeš V. 2011. Male incubation feeding in songbirds responds differently to nest predation risk across hemispheres. *Animal Behaviour*, 82(6): 1347–1356.
- Matysioková B, Remeš V. 2013. Faithful females receive more help: the extent of male parental care during incubation in relation to extra-pair paternity in songbirds. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(1): 155–162.
- Mayer C, Pasinelli G. 2013. New support for an old hypothesis: density affects extra-pair paternity. *Ecology and Evolution*, 3(3): 694–705.
- Mays H L, Hill G E. 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(10): 554–559.
- Mckinney F, Evarts S. 1998. Sexual coercion in waterfowl and other birds. *Ornithological Monographs*, 49(1): 163–195.
- Moller A P, Ninni P. 1998. Sperm competition and sexual selection: a meta-analysis of paternity studies of birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43(6): 345–358.
- Mulard H, Danchin E, Talbot S L, et al. 2009. Evidence that pairing with genetically similar mates is maladaptive in a monogamous bird. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1): 147.
- Neff B D, Pitcher T E. 2005. Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*, 14(1): 19–38.

- Petrie M, Kempenaers B. 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(2): 52–58.
- Promerová M, Vinkler M, Bryja J, et al. 2011. Occurrence of extra-pair paternity is connected to social male's MHC-variability in the scarlet rosefinch *Carpodacus erythrinus*. *Journal of Avian Biology*, 42(1): 5–10.
- Pryke S R, Rollins L A, Griffith S C. 2011. Females use multiple mating and genetically loaded sperm competition to target compatible genes. *Science*, 329(5994): 964–967.
- Puurtinen M, Ketola T, Kotiaho J S. 2009. The good-genes and compatible-genes benefits of mate choice. *The American Naturalist*, 174(5): 741–752.
- Queller D C. 1997. Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264(1388): 1555–1557.
- Quillfeldt P, Masello J F, Segelbacher G. 2012. Extra-pair paternity in seabirds: a review and case study of Thin-billed prions *Pachyptila belcheri*. *Journal of Ornithology*, 153(2): 367–373.
- Reid J M, Arcese P, Sardell R J, et al. 2011. Heritability of female extra-pair paternity rate in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1708): 1114–1120.
- Reid J M, Keller L F. 2010. Correlated inbreeding among relatives: occurrence, magnitude and implications. *Evolution*, 64(1): 973–985.
- Reid J M, Sardell R J. 2012. Indirect selection on female extra-pair reproduction? Comparing the additive genetic value of maternal half-sib extra-pair and within-pair offspring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734): 1700–1708.
- Reynolds J D, Goodwin N B, Freckleton R P. 2002. Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philosophical Transactions the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1419): 269–281.
- Richardson D S, Komdeur J, Burke T, et al. 2005. MHC-based patterns of social and extra-pair mate choice in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1564): 759–767.
- Rodríguez-Muñoz R, Tregenza T. 2009. Genetic compatibility and hatching success in the sea lamprey (*Petromyzon marinus*). *Biology Letters*, 5(2): 286–288.
- Rosvall B, Szöllösi E, Hasselquist D, et al. 2009. Effects of extrapair paternity and sex on nestling growth and condition in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour*, 77(3): 611–617.
- Ryder T B, Fleischer R C, Shriver W G, et al. 2012. The ecological-evolutionary interplay: density-dependent sexual selection in a migratory songbird. *Ecology and Evolution*, 2(5): 976–987.
- Sardell R J, Arcese P, Reid J M. 2012. Offspring fitness varies with parental extra-pair status in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1744): 4078–4086.
- Schmoll T. 2011. A review and perspective on context-dependent genetic effects of extra-pair mating in birds. *Journal of Ornithology*, 152(1): 265–277.
- Schwagmeyer P L, Clair R C St, Moodie J D, et al. 1999. Species differences in male parental care in birds: a reexamination of correlates with paternity. *The Auk*, 116(2): 487–503.
- Schwensov N, Fietz J, Dausmann K, et al. 2008. MHC-associated mating strategies and the importance of overall genetic diversity in an obligate pair-living primate. *Evolutionary Ecology*, 22(5): 617–636.
- Sheldon B C. 2002. Relating paternity to paternal care. *Philosophical Transactions the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1419): 341–350.
- Sheldon B, Gustafsson L, Ellegren H. 1997. Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proceedings of the Royal Society B*, 264(1): 297–302.
- Smuts B B, Smuts R W. 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior*, 22(1): 1–63.
- Spottiswoode C, Möller A P. 2004. Genetic similarity and hatching success in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1536): 267–272.
- Stapleton M K, Kleven O, Lifjeld J T, et al. 2007. Female tree swallows (*Tachycineta bicolor*) increase offspring heterozygosity through extrapair mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(11): 1725–1733.
- Stewart S L M, Westneat D F, Ritchison G. 2010. Extra-pair paternity in eastern bluebirds: effects of manipulated density and natural patterns of breeding synchrony. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(3): 463–473.
- Stow A J, Sunnucks P. 2004. Inbreeding avoidance in Cunningham's skinks (*Egernia cunninghami*) in natural and fragmented habitat. *Molecular Ecology*, 13(2): 443–447.
- Stutchbury B J M, Morton E S. 2008. Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds: the 2005 Margaret Morse Nice lecture. *The Wilson Journal of Ornithology*, 120(1):

- 26 – 37.
- Suter S M, Keiser M, Feignoux R, et al. 2007. Reed bunting females increase fitness through extra-pair mating with genetically dissimilar males. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1627): 2865 – 2871.
- Székely T Á, Kosztolányi A, Küpper C. 2007. Sexual conflict over parental care: a case study of shorebirds. *Journal of Ornithology*, 148(2): 211 – 217.
- Tarvin K A, Webster M S, Tuttle E M, et al. 2005. Genetic similarity of social mates predicts the level of extra-pair paternity in splendid fairy-wrens. *Animal Behaviour*, 70(4): 945 – 955.
- Thoss M, Ilmonen P, Musolf K, et al. 2011. Major histocompatibility complex heterozygosity enhances reproductive success. *Molecular Ecology*, 20(7): 1546 – 1557.
- Thuman K A, Griffith S C. 2005. Genetic similarity and the nonrandom distribution of paternity in a genetically highly polyandrous shorebird. *Animal Behaviour*, 69(4): 765 – 770.
- Tregenza T, Wedell N. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited Review. *Molecular Ecology*, 9(8): 1013 – 1027.
- Tschirren B, Postma E, Rutstein A N, et al. 2012. When mothers make sons sexy: maternal effects contribute to the increased sexual attractiveness of extra-pair offspring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1731): 1233 – 1240.
- van Dongen W F D, Mulder R A. 2009. Multiple ornamentation, female breeding synchrony, and extra-pair mating success of golden whistlers (*Pachycephala pectoralis*). *Journal of Ornithology*, 150(3): 607 – 620.
- Václav R, Hoi H. 2007. Experimental manipulation of timing of breeding suggests laying order instead of breeding synchrony affects extra-pair paternity in house sparrows. *Journal of Ornithology*, 148(4): 395 – 400.
- Varian-Ramos C W, Webster M S. 2012. Extrajoint copulations reduce inbreeding for female red-backed fairy-wrens, *Malurus melanocephalus*. *Animal Behaviour*, 83(3): 857 – 864.
- Vedder O, Magrath M J L, Harts A M F, et al. 2010. Reduced extrajoint paternity in response to experimental stimulation of earlier incubation onset in blue tits. *Behavioral Ecology*, 21(3): 9 – 15.
- Vedder O, Magrath M J L, Niehoff D L, et al. 2012. Declining extra-pair paternity with laying order associated with initial incubation behavior, but independent of final clutch size in the blue tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(4): 603 – 612.
- Walsberg G E. 1983. *Avian ecological energetics*// *Avian Biology*, Vol. 7. New York: Academic Press, 161 – 220.
- Wan D M, Chang P, Yin J X. 2013. Causes of extra-pair paternity and its inter-specific variation in socially monogamous birds. *Acta Ecologica Sinica*, 33(3): 158 – 166.
- Weatherhead E C, Reinsel G C, Tiao G C, et al. 1998. Factors affecting the detection of trends: Statistical considerations and applications to environmental data. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* (1984 – 2012), 103(D14): 17149 – 17161.
- Webb T J, Olson V A, Székely T, et al. 2010. Who cares? Quantifying the evolution of division of parental effort. *Ecology and Evolution*, 1(3): 221 – 230.
- Westneat D F, Stewart I R K. 2003. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*, 34(17): 365 – 396.
- Wetzel D P, Westneat D F. 2009. Heterozygosity and extra-pair paternity: biased tests result from the use of shared markers. *Molecular Ecology*, 18(9): 2010 – 2021.
- Whittingham L A, Dunn P O, Clotfelter E D. 2003. Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Animal Behaviour*, 65(6): 1203 – 1210.
- Wilk T, Cichon M, Wolff K. 2008. Lack of evidence for improved immune response of extra-pair nestlings in collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Journal of Avian Biology*, 39(5): 546 – 552.
- Yezerinac S M, Gibbs H L, Briskie J V, et al. 1999. Extrajoint paternity in a far northern population of yellow warblers *Dendroica petechia*. *Journal of Avian Biology*, 30(2): 234 – 237.
- Zeh J A, Zeh D W. 1996. The evolution of polyandry I: intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263(1377): 1711 – 1717.
- Zeh J A, Zeh D W. 1997. The evolution of polyandry II: post-copulatory defenses against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264(1378): 69 – 75.
- 倪喜军, 郑光美, 张正旺. 2001. 鸟类婚配制度的生态学分类. *动物学杂志*, 36(1): 47 – 54.