

DOI: 10.5846/stxb201312132947

马锐强, 常鹏, 万冬梅, 鞠静, 张雷, 李东来. 杂色山雀的婚外父权与配偶间的遗传相容性无关. 生态学报, 2015, 35(15): 5018-5025.

Ma R Q, Chang P, Wan D M, Ju J, Zhang L, Li D L. Extra-pair paternity is unrelated to the spouse's genetic compatibility in varied tit (*Parus varius*). Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(15): 5018-5025.

杂色山雀的婚外父权与配偶间的遗传相容性无关

马锐强, 常 鹏, 万冬梅*, 鞠 静, 张 雷, 李东来

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

摘要: 婚配制度作为一种进化稳定对策是动物对某一环境包括种群内部环境适应的结果。据统计, 约 92% 的鸟类为社会性单配制, 但单配制鸟类中很多都存在婚外父权现象, 表现出社会性婚配制度与遗传性婚配制度的不一致性。杂色山雀 (*Parus varius*) 是一种社会性单配制的小型森林洞巢鸟, 其是否存在婚外父权现象至今尚未见报道。通过对杂色山雀进行亲权鉴定以确定其有无婚外父权现象及婚外父权的比例, 结果显示: 45.45% (20/44) 的巢存在婚外父权, 14.39% (38/264) 的后代为婚外子代, 说明杂色山雀具有较高的婚外父权水平。进一步探究其婚外父权的发生原因, 结果如下: (1) 有、无婚外父权巢的社会性亲本之间的遗传相似性无显著差异 ($P=0.504$); (2) 有婚外父权巢中婚内子代和无婚外父权巢中子代的杂合度 ($P=0.118$) 以及有婚外父权巢中婚外子代与婚内子代的杂合度 ($P=0.206$) 均无显著差异。 (3) 有婚外父权巢中的婚内子代与婚外子代间 8 项体征指标比较, 差异均不显著 ($P_s > 0.05$)。综上, 社会性单配制杂色山雀婚外父权的发生与配偶间的遗传相容性无关, 还有待从其他角度进行探究。

关键词: 婚配制度; 婚外父权; 遗传相似性; 杂合度; 杂色山雀

Extra-pair paternity is unrelated to the spouse's genetic compatibility in varied tit (*Parus varius*)

MA Ruiqiang, CHANG Peng, WAN Dongmei*, JU Jing, ZHANG Lei, LI Donglai

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

Abstract: Mating system of animals, as a stable evolutionary strategy, is the result of adaptation to the surroundings as well as their inter-specific environment. About 92% of birds are social monogamous; however, many social monogamous birds have extra-pair paternity (EPP), which shows the difference between social mating system and genetic mating system. Varied tits (*Parus varius*) are social monogamous, but their genetic mating system is not ascertained. Our research indentified the EPP and determined its ratio. The results showed that 20 of 44 broods (45.45%) had extra-pair nestlings and 38 of 264 nestlings (14.39%) were the result of extra-pair fertilization, which indicated that varied tit was not strictly socially monogamous but with a high level of EPP. Further studies of EPP occurrence in varied tit showed that there was no significant difference between the broods with EPP and without EPP ($P=0.504$). Comparison of heterozygosity between within pair offspring (WPO) from the broods with EPP and without EPP also showed no significant difference ($P=0.118$). The same was observed between the extra-pair offspring (EPO) and WPO in the broods with EPP ($P=0.206$) and additional eight physical indicators of WPO and EPO in broods with EPP ($P_s > 0.05$). In summary, the emergence of EPP in varied tit was not in favor of the genetic compatibility, which warrants further exploration of other aspects.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31071927, 31100171)

收稿日期: 2013-12-13; 网络出版日期: 2014-09-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wandongmei@lnu.edu.cn

Key Words: mating system; extra-pair paternity; genetic similarity; heterozygosity; varied tit

婚配制度在动物繁殖过程中具有重要意义,它是动物在进化过程中产生的与自然密切相关的现象,作为一种进化稳定对策是动物对某一环境包括种群内部环境适应的结果^[1]。单配制是鸟类中最普遍的一种婚配方式,现存鸟类中有 92% 的种类为单配制^[2]。鸟类中的雌性与配偶外的雄性发生交配的行为称为婚外交配或婚外配(Extra-Pair Copulations, EPC),把发生了婚外交配并且导致了婚外受精产生婚外子代(Extra-Pair Offspring, EPO)称为产生了婚外父权(Extra-Pair Paternity, EPP),非婚外受精的子代称为婚内子代(Within-Pair Offspring, WPO)^[3]。近年来研究发现,单配制鸟类的婚外配现象非常普遍,表明动物行为表现上的社会性婚配制度(social mating system)与其实际遗传上的繁殖制度(genetic mating system)不是完全一致的,尤其在一些社会性单配制的小型雀形目鸟类中^[4]。如:双色树燕(*Tachycineta bicolor*)^[5]、大苇莺(*Acrocephalus arundinaceus*)^[6]、大山雀(*Parus major*)^[7]、黄色林莺(*Dendroica petechia*)^[8]、莺鹪鹩(*Troglodytes aedon*)^[9]等。

目前国际上研究鸟类婚外配的文章很多,但对鸟类婚外配发生原因的解釋却无统一说法,“遗传相容性”假说是其中被广泛讨论的一个。该假说认为如果雌性与婚外雄性的基因比雌性与配偶雄性的基因更相容,那么雌性可能从 EPCs 中获得间接遗传利益^[10]。交配对象间的遗传相似性(关联度)是度量遗传相容性的重要指标^[11-12],亲本间单倍型的差异将会增加子代位点的杂合性。根据“遗传相容性”假说推断,婚外父本的基因组将会与雌性的基因组更相容,同时使得婚外子代比婚内子代杂合度更高^[13-14],并且表达出更多有利基因产物,使子代具有更强的生存竞争力^[15-16]。

杂色山雀(*Parus varius*)是雀形目山雀科的小型森林洞巢鸟类,主要分布于东亚,呈斑块状分布^[17-18]。一直以来,杂色山雀都被认为是单配制鸟类,在繁殖季节一雌一雄组成一个家庭,筑巢、孵卵、育幼等工作都由双亲共同承担。但通过我们对杂色山雀长期的野外观察发现,偶尔在繁殖旺季时会有 3 只成鸟一起活动的现象,于是对其婚配制度产生了怀疑,是存在婚外配还是存在帮手现象?为此进行了前期的预实验,结果显示杂色山雀存在婚外父权现象,为了进一步明确其婚外父权比例及婚外父权的发生原因,进行了该研究,并从“遗传相容性”假说出发,探讨杂色山雀婚外父权的发生原因。

1 材料与方 法

1.1 样本采集

辽宁仙人洞国家级保护区位于辽东半岛大连市庄河境内的北部山区,该地区植物资源丰富多样,总面积 3574.7 hm²。辽宁老秃顶子国家级自然保护区位于辽宁东部,地处长白植物区系与华北植物区系的交错地带,具有中山植被垂直分布带,总面积 15217.3 hm²。2011—2013 年 2—3 月杂色山雀开始繁殖之前,在两个自然保护区悬挂人工巢箱进行繁殖招引,4—7 月对所有巢箱进行系统监测,记录各巢箱被利用情况。在杂色山雀雏鸟长到 5—8 日龄时采用本实验组发明的人工巢箱成鸟捕捉器对进巢喂食的成鸟进行抓捕,然后进行环志和翅下肱静脉取血,同时测量成鸟的 9 种体征参数(体重、体长、翅长、尾长、嘴长、嘴宽、跗蹠长、后趾长及中趾长),全部工作结束后将成鸟放飞;在雏鸟 10 日龄时进行雏鸟环志、血样采集和体征参数测量工作。血液样本用无菌滤纸吸附后干燥保存。若个体意外死亡,取其胸部肌肉样本,剪碎后用 95%乙醇脱水后保存。所有样本-20℃冰箱保存。

1.2 实验方法

1.2.1 杂色山雀全基因组的提取

剪取保存的滤纸血样或肌肉样本约大米粒大小(用滤纸吸干无水乙醇),采用常规酚-氯仿抽提法提取样品 DNA,提取的基因组 DNA 经 0.8%琼脂糖电泳检测,-20℃保存备用。

1.2.2 微卫星 DNA 的 PCR 扩增

本课题组之前通过从杂色山雀近缘物种中交叉扩增获得了 10 个微卫星位点,本实验选取了 7 个具有高

度多态性的微卫星位点: Pava09、Pava10、Pava14、Pma179、PmaD22、Pma48、Pocc6^[19-21]用于亲权鉴定(表1)。荧光引物合成委托上海生工生物科技有限公司完成,微卫星基因分型委托上海美吉生物医药科技有限公司完成。

PCR反应体系为20 μ L,其中5个位点(Pava09、Pava10、Pava14、PmaD22、Pocc6)的反应体系为:10 \times Ex Taq buffer 2 μ L、dNTP 1.6 μ L、Ex Taq 0.2 μ L、ddH₂O 14.1 μ L、DNA 0.5 μ L、5P Primer 0.8 μ L \times 2,PCR反应程序为:94 $^{\circ}$ C预变性5min,94 $^{\circ}$ C变性30s,59 $^{\circ}$ C退火30s,72 $^{\circ}$ C延伸30s,35个循环,72 $^{\circ}$ C延伸10min;其他2个位点(Pma48、Pma179)的反应体系为:2 \times GC buffer I 10 μ L、10 \times Ex Taq buffer 2 μ L、dNTP 1.6 μ L、Ex Taq 0.2 μ L、ddH₂O 4.7 μ L、DNA 0.5 μ L、5P Primer 0.5 μ L \times 2,PCR反应程序为:94 $^{\circ}$ C预变性5min,94 $^{\circ}$ C变性30s,Pma48 58 $^{\circ}$ C退火45s,Pma179 61 $^{\circ}$ C退火30s,72 $^{\circ}$ C延伸30s,35个循环,72 $^{\circ}$ C延伸10min。

1.2.3 基因分型及父权鉴定

PCR产物的基因分型在ABI3730XL自动测序仪上进行,以ROX-500(红色)作为分子量内标,利用GeneMapper 4.0软件进行等位基因分析和判读,并辅以人工校对。利用Cervus 3.0软件计算杂色山雀样本在7个微卫星位点上的等位基因数目(N),期望杂合度(H_e),观察杂合度(H_o),多态信息含量(PIC),非父排除率以及无效等位基因频率。

结合野外观察记录和微卫星等位基因数据,利用Cervus 3.0软件对44巢杂色山雀繁殖巢内所有子代进行父权鉴定。Cervus3.0软件使用最大似然性的算法指派亲权,对于一个给定的子代,该软件考虑到了所有可能的雌性-雄性对,并且它计算了三者间的可能值。在一个特定的置信水平下,把得到的似然性值与模拟得到的极值相比,就可以得到亲子关系。根据任一子代和该子代母本的数据,从建立的父本基因库中指派该子代遗传学上的父本,若所指派的父本是巢内配偶,则该子代为婚内子代,否则认定该子代为婚外子代。

表1 7个微卫星位点信息表

Table 1 Information of 7 microsatellite markers

位点 Locus	引物序列(5'-3') Primer sequences(5'-3')	荧光标记 Fluorescent mark	荧光颜色 Fluorescent color	重复序列 Repeat type	参考长度 Reference length (bp)
Pava09	F-TGTGGACCTTATTACCTTGG R-GTTTAAGAATGCATTGAAACATAGC	FAM	蓝色	(ATCT)13	213
Pava10	F-GTTTCTCCCTGAAGAAAGGAACAAG R-ACACAGACTTCAAAATGGAAT	TAMRA	黄色	(AGAT)11 (ATAG)2	246
Pava14	F-ACTGACCAAAGGAGCAAATA R-GTTTCTCTTTCCTTCTGTCTTCCAA	TAMRA	黄色	(AGAT)15	196
Pma179	F-GGA GGC TTA AAC ATT CTG TGTC R-GGGCTGAAGGAGTTTGCTAC	FAM	蓝色	(TG)14	176—193
Pmad22	F-GATCAGAGCTTGCCCTCAACAC R-TCTGGGCTGAAATACCTACCC	FAM	蓝色	(CTAT)15 (CCAT)12	403
Pma48	F-CACTCAGCCTCTCAGATCTG R-CGGGCTGCTACTTATTGGGAGCC	TAMRA	黄色	(TG)11	178—199
Pocc6	F-TCACCCTCAAAAACACACACA R-ACTTCTCTCTGAAAAGGGGAGC	TAMRA	黄色	(CA)16	156—174

1.2.4 遗传相似性分析

使用Kingroup 2.0计算个体间亲缘系数 R ,个体间关联度值可以用亲缘系数来表示,负值意味着两个个体的关联度值低于种群中随机抽取的两个个体的关联度值。Kingroup 2.0软件中有5个关于配偶间遗传相似性(亲缘系数)的指标,其中的 r_{QC} (Queller & Goodnight's estimator)指标是近年来普遍采用的,因此本文也采用该指标进行遗传相似性分析。为了确保7个微卫星位点给出的 R 值接近预期值,计算了母子组的 R 值均值(预期值接近于0.5)。然后,计算了以下几种类型两两关系的关联度值:父/子(由Cervus3.0软件鉴定)、雌/雄(配偶)、雄/雄(任意雄性与其他所有雄性)、雌/雌(任意雌性与其他所有雌性)^[22]。因为亲缘系数取决于当前种群的基因型,而这种基因型随年份会有变化,所以种群中每对成年个体的关联度值按年份分别计算。

1.2.5 杂合度分析

利用 Cervus3.0 得到的微卫星位点的杂合性信息,结合人工统计分析方法,计算杂色山雀的标准个体杂合度值(standardized individual heterozygosity, SH),标准个体杂合度的计算方法为杂合位点的比例/种群中采用位点的平均杂合度^[23]。

1.2.6 统计分析

在得到亲权鉴定结果后,进行以下几方面的统计分析:(1)用 U 检验(Mann-Whitney U test)分析有、无婚外父权巢中配偶间的遗传相似性;(2)用 U 检验分析有、无婚外父权巢中子代个体杂合度;用 T 检验(Paired t tests)分析有婚外父权巢中的婚内子代和婚外子代的杂合度(3)用巢式方差分析法对有婚外父权巢中的婚内子代与婚外子代体征参数(12 日龄)进行比较:包括体重、体长、翅长、尾长、嘴长、嘴宽、跗蹠长、后趾长及中趾长。所有的数据分析都在 SPSS17.0 中完成。

2 结果

2.1 微卫星位点多态性

7 个微卫星位点在杂色山雀样本中均表现出有效的扩增和多态性。根据 Botstein 等提出的 PIC 衡量等位基因多态性的标准:当 $PIC > 0.5$ 时,微卫星位点的等位基因具有高多态性;当 $0.25 < PIC < 0.5$ 时,微卫星位点的等位基因具有中等程度的多态性;当 $PIC < 0.25$ 时,微卫星位点的等位基因具有低多态性^[24]。本文所使用的 7 个微卫星位点的 PIC 均大于 0.5,说明选用的 7 个微卫星位点均具有高度的多态性,具有较高的识别能力。7 个微卫星位点的累积非父排除率 Excl1 为 99%,累积非父排除率 Excl2 为 99.95%(表 2);也就是说,使用这 7 个微卫星位点,对任意一个子代确定父权的准确率为 99%,而在母本已知的情况下确定父权的准确率可以达到 99.95%。可以有效地对杂色山雀进行父权鉴定。

表 2 7 个微卫星位点的多态性参数

Table 2 Polymorphism parameters of 7 microsatellite loci

位点 Loci	等位基因数 N	观察杂合度 H_o	期望杂合度 H_e	多态信息含量 Pic	非父排除率 Excl 1	非父排除率 Excl 2	无效等位基因 频率 $F(\text{Null})$
Pava09	12	0.816	0.828	0.803	0.517	0.345	-0.0008
Pava10	11	0.848	0.825	0.801	0.516	0.344	-0.0151
Pava14	7	0.772	0.753	0.717	0.637	0.391	-0.0181
Pma179	10	0.810	0.855	0.835	0.459	0.295	0.0270
PmaD22	12	0.785	0.849	0.829	0.472	0.306	0.0383
Pmad48	7	0.722	0.723	0.671	0.695	0.524	-0.0089
Pocc6	16	0.722	0.882	0.867	0.391	0.242	0.1013
平均值 Mean	10.71	0.782	0.816	0.789	0.527	0.350	
总量 Total					0.99000	0.99948	

N : 等位基因数 Number of allele; H_o : 观察杂合度 Observed heterozygosity; H_e : 期望杂合度 Expected heterozygosity; Pic: 多态信息含量 Polymorphism information content; F : 无效等位基因频率 Null allele frequency

2.2 父权鉴定

44 个繁殖巢中有 20 巢(45.45%)存在婚外父权现象。婚外子代数(38)占总子代数(264)的 14.39%; 2011、2012 和 2013 年 3a 婚外子代比例分别为:11.1%、16.8%、15.07%。

2.3 关联度系数检验

杂色山雀样本间关联度系数检验结果见表 3,母子间以及父子间的关联度值接近于 0.5($R \pm SE$),这与预期相符,因此,用 Kingroup 2.0 软件的关联度指标 r_{QC} 评价杂色山雀个体间关联度是有效的。雄/雄和雌/雌间的关联度值也符合预期,因此,所采集的样本可以反映杂色山雀种群真实情况。

表 3 父子、母子、雄性成鸟以及雌性成鸟间关联度值(Mean \pm SE)和 95% 置信区间

Table 3 Correlation values between father and offspring, mother and offspring, male and male, female and female and 95% confidence intervals

关系种类 Relation type	数量 Number of dyads	关联度 \pm 标准误差 Relation \pm Squares of error	95% 置信区间 95% Confidence interval
父/子 Father and offspring	142	0.505 \pm 0.012	-0.019—0.029
母/子 Mother and offspring	206	0.519 \pm 0.010	0.000—0.039
雄/雄 Male and male	26	-0.051 \pm 0.039	-0.130—0.029
雌/雌 Female and female	29	-0.057 \pm 0.029	-0.117—0.002

2.4 配偶间遗传相似性比较

有婚外父权巢和无婚外父权巢配偶之间的遗传相似性无显著差异(Mann-Whitney U test: $U = 83.00$, $P = 0.504$),即杂色山雀配偶间的遗传相似性与巢中是否有婚外父权无关(图 1)。

2.5 子代杂合度比较

有婚外父权巢中婚内子代与无婚外父权巢中子代的杂合度没有显著差异(Mann-Whitney U test: $U = 2323.00$, $P = 0.118$)(图 2);有婚外父权巢中婚外子代与婚内子代的杂合度之间亦无显著差异(Paired t tests: $t = -1.300$, $P = 0.206$)(图 3)。

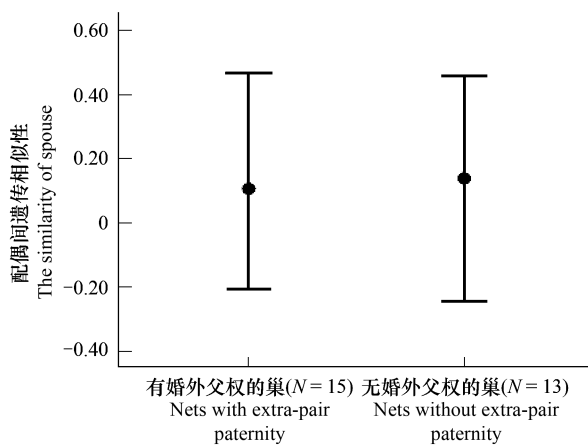
图 1 配偶间的遗传相似性($R \pm SE$)与婚外父权的关系

Fig.1 The relationship between spouse's genetic similarity and EPP

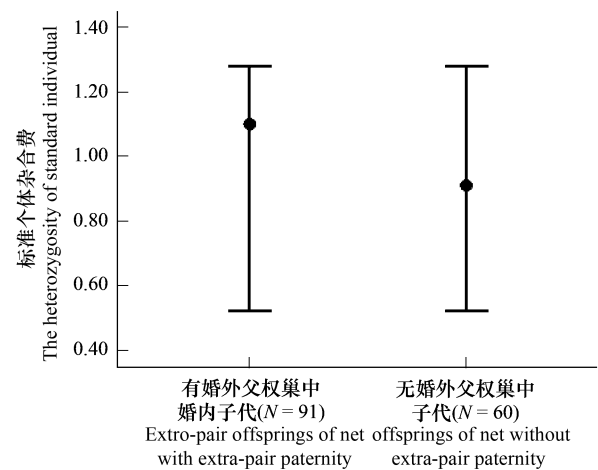


图 2 有婚外父权巢中婚内子代与无婚外父权巢中子代杂合度

Fig.2 The heterozygosities of offspring between the nests with EPP and without EPP

2.6 婚外子代和婚内子代体征参数比较

结果显示:在有婚外父权的巢中婚内外子代体重存在显著差异($P < 0.05$),而体长、翅长、尾长等 8 项体征均无显著差异($P_s > 0.05$)(表 4)。

3 讨论

亲权鉴定的方法主要有 3 种,分别是:排除法、最大似然法、亲本重建法^[25]。排除法简单快捷,但该方法的弊端是当基因型错误、无效等位基因和突变时会导致错误判定,特别是当数据量较大时,因为额外的位点或额外的个体将会加大数据中含有错误和突变的可能性,因此排除法在准确性上还有待商榷。Cervus3.0 软件使用最大似然法进行父权鉴定,在 95%和 80%置信水平下,通过模拟疑似父本的 LOD 值(似然率的自然对数)的临界差值,从已知父本库中选择出子代最大可能性的父亲。若该父亲与子代的社会父亲相同,则认定该子代为婚内子代,反之,则是婚外子代。在父权鉴定上,Cervus3.0 弥补了排除法在准确性上的不足,是目前

亲权鉴定中普遍采用的分析方法。

本研究中亲权鉴定结果显示在所有子代中有 14.39% 的个体是婚外子代,即直接说明杂色山雀具有婚外配行为,此结果也给野外工作中偶尔看到在繁殖旺季时会有 3 只成鸟一起活动的现象作出合理解释,其中一只可能为婚外配偶。

按照“遗传相容性”假说,雌性可能通过与更相容的婚外雄性交配以提高子代的遗传质量,一些研究支持“遗传相容性”假说作为雌性追求婚外交配的潜在重要机制^[26-28]。但也有一些研究不支持该假说,如 Tarvin 等对壮丽细尾鹩莺 (*Malurus cyaneus*) 的研究显示,雌性与婚外雄性之间的遗传相似性并不比它们与种群中一般雄性的遗传相似性更高,而且,对于每个雌性来说,其与研究地中很多雄性的关联度值比它们与婚外配对象

的关联度值更低。当雌性与遗传上相似的雄性配对时,雌性可能积极寻求婚外交配,但是并不从与不相似的婚外雄性中获益^[29]。Schmoll 等在对社会性单配制的煤山雀 (*Parus ater*) 的研究中得出配偶间的遗传相似性与巢中婚外父权的情况无关^[30]。本研究结果也显示有婚外父权巢和无婚外父权巢中配偶间的遗传相似性无显著差异,说明杂色山雀配偶间的遗传相似性与巢中是否出现婚外父权没有关系。即从亲本角度,研究结果不支持“遗传相容性”假说。

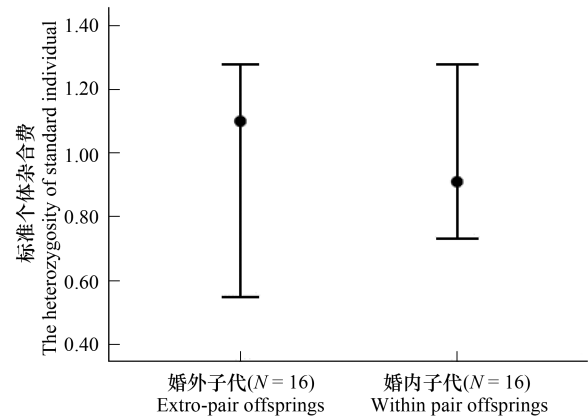


图 3 有婚外父权巢中婚内子代与婚外子代杂合度

Fig.3 The heterozygosities of offspring between the nests with EPP and without EPP

表 4 婚外子代与婚内子代体征参数统计表

Table 4 The comparison of body parameters between EPO and WPO

体征 Physical indicator	类别 Type	数量 Number	F	Sig	体征 Physical indicator	类别 Type	数量 Number	F	Sig
体长 Body length/mm	EPO	35	1.467	0.231	翅长 Wing length/mm	EPO	35	0.189	0.665
	WPO	49				WPO	49		
尾长 Tail length/mm	EPO	35	1.251	0.268	喙长 Beak length/mm	EPO	35	0.114	0.737
	WPO	49				WPO	49		
喙宽 Beak width/mm	EPO	35	0.425	0.517	跗趾长 Tarsal length/mm	EPO	35	1.605	0.210
	WPO	49				WPO	49		
中趾长 Middle toe length/mm	EPO	35	1.558	0.217	后趾长 Hind toe length/mm	EPO	35	0.123	0.727
	WPO	49				WPO	49		
体重 Weight/g	EPO	35	4.418	0.04					
	WPO	49							

根据“遗传相容性”假说,婚外父本的基因组将会与雌性更相容、携带更杂合或更多稀有等位基因,这将导致婚外子代比婚内子代具有更高的杂合度和生存竞争力,即雌性在婚外配中获得了间接遗传利益^[10]。Stapleton 等使用微卫星的方法在双色树燕中检验了“遗传相容性”假说,发现婚外子代比婚内子代杂合性更高^[14]; Suter 等在芦鹀的研究中也发现婚外子代的杂合度比婚内子代的杂合度更高^[31],这些研究结果都与“遗传相容性”假说相一致。本研究结果显示:无婚外父权巢中的子代和有婚外父权巢中的婚内子代的杂合度并没有显著差异,有婚外父权巢中婚内子代和婚外子代的杂合度亦无显著差异,即杂色山雀婚外父本并没有给婚外子代带来更明显的杂合度利益。因此从子代遗传利益的角度,本文数据也不支持“遗传相容性”假说。但在对有婚外父权巢中的婚内子代和婚外子代体征指标进行比较时,发现婚内、外子代在喙长、跗趾长、翅长等 8 项体征指标上均无显著差异,但在体重上却差异显著。遗传相容性假说的核心观点是雌雄配偶间的遗传

相似性差异跟产生婚外父权有关以及婚外子代比婚内子代具有更高的杂合度,而本文研究结果在这两个核心观点上是否定的,虽然在检验子代生存力上显示婚外子代的体重显著大于婚内子代,但在代表个体大小的体征如跗趾长等一些参数上两者却差异不显著,所以不能据此说明婚外子代比婚内子代具有更强的生存竞争力,况且引起鸟类体重差异的原因可能很多,如亲鸟喂食偏爱等,未必是由遗传相容性带来的,因此,从子代生存竞争力这个角度,支持“遗传相容性”假说的证据也不充分。

目前,基于子代遗传利益角度的鸟类婚外配发生原因研究中,除了本研究提到的“遗传相容性”假说外,还有“优秀基因”假说^[13,32]、“遗传多样性”假说^[34]、“受精确保”假说^[35]等,未来将会从其他角度对杂色山雀婚外父权的产生原因进行探究,以进一步丰富单配制鸟类的婚外配理论。

致谢:感谢仙人洞自然保护区管理局对野外工作的大力支持和协助。

参考文献 (References):

- [1] 张建军, 张知彬. 动物的婚配制度. 动物学杂志, 2003, 38(2): 84-89.
- [2] 倪喜军, 郑光美, 张正旺. 鸟类婚配制度的生态学分类. 动物学杂志, 2001, 36(1): 47-54.
- [3] Birkhead T. Sperm competition in birds. Trends in Ecology and Evolution, 1987, 2(9): 268-272.
- [4] Burke T, Bruford M W. DNA fingerprinting in birds. Nature, 1987, 327(6118): 149-152.
- [5] Kempnaers B, Everding S, Bishop C, Boag P, Robertson R J. Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 2001, 49(4): 251-259.
- [6] Hasselquist D, Bensch S, Von Schantz T. Low frequency of extrapair paternity in the polygynous great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. Behavioral Ecology, 1995, 6(1): 27-38.
- [7] Blakey J K. Genetic evidence for extra-pair fertilizations in a monogamous passerine, the Great Tit (*Parus major*) Ibis, 1994, 136(4): 457-462.
- [8] Yezerinac S M, Weatherhead P J, Boag P T. Extra-pair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous bird (*Dendroica petechia*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 1995, 37(3): 179-188.
- [9] Forsman A M, Vogel L A, Sakaluk S K, Johnson B G, Masters B S, Johnson L S, Thompson C F. Female house wrens (*Troglodytes aedon*) increase the size, but not immunocompetence, of their offspring through extra-pair mating. Molecular Ecology, 2008, 17(16): 3697-3706.
- [10] Tregenza T, Wedell N. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review. Molecular Ecology, 2000, 9(8): 1013-1027.
- [11] Blomqvist D, Andersson M, Cuthill I C, Kis J, Lanctot R B, Sandercock B K, Székely T, Wallander J, Kempnaers B. Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. Nature, 2002, 419(6907): 613-615.
- [12] Marshall R C, Buchanan K L, Catchpole C K. Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird. Proceedings of the Royal Society of London, 2003, 270(S2): 248-250.
- [13] Foerster K, Delhey K, Johnsen A, Lifjeld J T, Kempnaers B. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. Nature, 2003, 425(6959): 714-717.
- [14] Stapleton M K, Kleven O, Lifjeld J T, Robertson R J. Female tree swallows (*Tachycineta bicolor*) increase offspring heterozygosity through extra-pair mating. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2007, 61(11): 1725-1733.
- [15] Johnsen A, Andersen V, Sunding C, Lifjeld J T. Female blue-throats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. Nature, 2000, 406(6793): 296-299.
- [16] Fossey F, Johnsen A, Lifjeld J T. Multiple genetic benefits of female promiscuity in a socially monogamous passerine. Evolution, 2008, 62(1): 145-156.
- [17] 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录. 科学出版社, 2005: 328-329.
- [18] 万冬梅, 丁锋, 王爽, 金春日, 霍亚鹏. 杂色山雀的研究现状. 四川动物, 2008, 27(1): 157-160.
- [19] Taberlet P, Camarra J, Griffin S, Uhrès E, Hanotte O, Waits LP, Dubois-Paganon C, Burke T, Bouvet J. Noninvasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population. Molecular Ecology, 1997, 6(9): 869-876.
- [20] Kawano M K. Isolation of polymorphic microsatellite markers in the great tit (*Parus major*). Molecular Ecology Notes, 2003, 3(2): 314-315.
- [21] Saladin V, Bonfils D, Binz T, Richner H. Isolation and characterization of 16 microsatellite loci in the Great Tit (*Parus major*). Molecular Ecology, 2003, 3(4): 520-522.
- [22] Bensch S, Price T, Kohn J. Isolation and characterization of microsatellite loci in a Phylloscopus warbler. Molecular Ecology, 1997, 6(1): 91-92.
- [23] Borkowska A, Ratkiewicz M. Promiscuity, male reproductive success and mate relatedness in a natural population of the common vole. Journal of

- Zoology, 2010, 280(2): 195-201.
- [24] Coltman D W, Pilkington J G, Smith J A, Pemberton J M. Parasite-mediated selection against inbred soay sheep in a free-living island population. *Evolution*, 1999, 53(4): 1259-1267.
- [25] Gill P, Urquhart A, Millican E, Oldroyd N, Watson S, Sparkes R, Kimpton C P. A new method of STR interpretation using inferential logic-development of a criminal intelligence database. *International Journal of Legal Medicine*, 1996, 109(1): 14-22.
- [26] Brown J L. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology*, 1997, 8(1): 60-65.
- [27] Zeh J A, Zeh D W. The evolution of polyandry I: Intra-genomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1996, 263(1377): 1711-1717.
- [28] Colegrave N, Kotiaho J S, Tomkins J L. Mate choice or polyandry: reconciling genetic compatibility and good genes sexual selection. *Evolutionary Ecology Research*, 2002, 4(6): 911-917.
- [29] Tarvin K A, Webster M S, Tuttle E M, Pruett-Jones S. Genetic similarity of social mates predicts the level of extra-pair paternity in splendid fairy-wrens. *Animal Behaviour*, 2005, 70(4): 945-955.
- [30] Schmoll T, Quellmatz A, Dietrich V, Winkel W, Epplen J T. Genetic similarity between pair mates is not related to extrapair paternity in the socially monogamous coal tit (*Parus ater*). *Animal Behaviour*, 2005, 69(5): 1013-1022.
- [31] Suter S M, Keiser M, Feignoux R, Meyer D R. Reed bunting females increase fitness through extra-pair mating with genetically dissimilar males. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 2007, 274(1627): 2865-2871.
- [32] Kempenaers B, Verheyen G R, van den Broeck M, Burke T, van Broeckhoven C, Dhondt A. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Nature*, 1992, 357(6378): 494-496.
- [33] Petrie M, Kempenaers B. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 1998, 13(2): 52-58.
- [34] Neff B D, Pitcher T E. Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*, 2005, 14(1): 19-38.