

# 动物的婚配制度\*

张建军 张知彬\*\*

(中国科学院动物研究所农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100080)

**摘要:** 婚配制度是动物种群个体为获得配偶普遍采取的一种行为策略。一般分为单配制、一雄多雌制、一雌多雄制和混交制。作为动物的一种进化稳定对策,婚配制度又具有一定的可塑性,有时可以逆转,有时又是兼性的。配偶外交配主要存在于单配制物种中特别是单配制鸟类中。其发现表明通过观察个体间联系来确定的“社会性婚配制度”和通过个体实际上的交配对象来描述的“遗传性婚配制度”有可能存在差异。婚配制度影响有害动物的不育控制,在存在繁殖性竞争的情况下,对单配制和一雄多雌制而言,不育效果最佳。

**关键词:** 婚配制度; 配偶外交配; 不育控制

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2003)02-84-06

## Animal Mating Systems

ZHANG Jian-Jun ZHANG Zhi-Bin

(National Key Laboratory of Integrated Pest Management in Agriculture, Institute of Zoology,  
Chinese Academy of Science, Beijing 100080, China)

**Abstract:** The term “mating system” of a population refers to the general behavioral strategy employed in obtaining mates. It includes monogamy, polygyny, polyandry and promiscuity. As an evolutionary strategy, mating systems have some “flexibility”. The existence of extra-pair copulation shows that mating systems identified on the basis of behavioral observations may not accord with actual breeding systems as determined by genetic analysis. Mating systems influence the effectiveness of the contraceptive control of pest animals. This method of control is most effective in monogamous and polygamous species.

**Key words:** Mating systems; Extra-pair copulation; Contraceptive control

自 Darwin 首先用进化的观点研究婚配制度以来,遗传理论的迅速发展使我们对性比、性二型和育幼的不同形式有了更好的认识,这也为婚配制度的生态学研究奠定了基石<sup>[1]</sup>。婚配制度的研究经历了利用生态学、行为学、比较心理学、形态学等不同学科背景知识独立分析阶段和多门学科相互交叉的综合研究阶段<sup>[2]</sup>。近年来分子技术和野外方法相结合在动物社会行为学上的研究<sup>[3]</sup>,使婚配制度在分子水平上的近因机制得到了揭示,从基于个体联系上的社会性婚配制度(social mating system)和基于个体实际交配对象的遗传性婚配制度(genetic mating system)方面加深了对婚配制度的理解。

近年来,由于环保意识的加强和动物权益组织的呼吁,有害动物的不育控制重新引起人们的重视。而婚配制度影响动物的不育控制效果<sup>[4,5]</sup>。单配制和一雄多雌制动物其不育控制效果最佳。

\* 国家杰出青年科学基金项目(No. 39825105),中国科学院重要创新方向项目(No. KSCX2-1-03, KSCX2-SW-103),科技部招标项目(No. FS2000-009)资助;

\*\* 通讯作者, E-mail: zhangzb@panda. ioz. ac. cn;

第一作者介绍 张建军,男,26岁,博士生;研究方向:动物生态和动物行为。

收稿日期:2002-04-20,修回日期:2002-11-20

## 1 动物的婚配制度

**1.1 婚配制度的定义** 婚配制度(mating system)指动物种群中个体为获得配偶而采取的一种普遍行为对策<sup>[1]</sup>。它包括四方面含义:(1)获得配偶的数量;(2)得到配偶的方式;(3)是否存在配偶之间的联结(pair bonds)和联结方式;以及(4)两性在双亲投资上的形式。婚配制度作为一种进化稳定对策<sup>[6]</sup>,是动物对某一环境包括种群内部环境适应的结果。决定动物婚配制度特征和进化的主要生态因素可能是资源的分布,主要是食物和营巢地在时间和空间上的分布情况<sup>[7]</sup>。通常把婚配制度分为单配制(monogamy)和多配制(polygamy),后者包括一雄多雌制(polygyny)、一雌多雄制(polyandry)和混交制(promiscuity)。而且认为一雄一雌的单配制由原始的一雄多雌制进化而来,而一雌多雄制由单配制进化而来<sup>[8]</sup>。动物是选择多配制或单配制取决于两个前提<sup>[1]</sup>:(1)资源分布,资源分布对动物的婚配制度有很大影响,因为资源在很大程度上限制着雌性的繁殖<sup>[9]</sup>,而雌性又反过来控制雄性的繁殖。从空间上看,高质而均匀分布的资源有利于单配制的产生,高质而斑块分布的资源有利于多配制的产生。(2)动物利用或控制资源的能力,该能力与动物是否参与后代抚育有密切联系。如果两性个体一方可以从后代抚育中解脱出来,那么,它就可以在资源的利用或控制上投入更多的时间和精力,从而更容易形成多配制;如果两性个体都要积极参与后代的抚育工作,则很难再花费更多的时间去利用这些资源,也就更容易形成单配制,很多鸟类就是如此。

**1.2 婚配制度的类型** 随着对动物繁殖行为的深入研究,对动物婚配制度的认识也日见加深,现就对其各种类型加以详述。

**1.2.1 单配制(monogamy)** 雌雄结合成一种社会性配偶关系(pair-bonding),并排除其它配偶对。这种结合终身维持或维持一个或几个繁殖季节,或仅仅只在一次交配过程中维持(又称系列性单配制 serial monogamy)。单配制一般需要雌雄共同参与双亲照顾。91.6%的鸟类和3%的兽类是这种婚配制度<sup>[10, 11]</sup>。

啮齿动物中草原田鼠(*Microtus ochrogaster*)、松田鼠(*M. pinetorum*)和棕色田鼠(*M. mandarinus*)表现单配制特征<sup>[12-15]</sup>,北美鼠兔(*Ochotona princeps*)营独居,生活于裸岩环境,栖息条件贫瘠,种群数量又很低(8~15只/hm<sup>2</sup>),这些因素限制了雄鼠独占多只雌鼠,只能行一夫一妻制<sup>[16]</sup>。200种灵长类中37种(≈18%)具有这种制度(如旧大陆中的长臂猿类和叶猴中的门岛叶猴以及

新大陆猴中的伶猴类、夜猴类和绢毛猴类),灵长类存在单配制的原因可能与雌性的空间分布有关;鱼类单配制相对不常见。海马被认为是单配制鱼类,其分布于珊瑚礁周围或马尾藻类海藻中,雌性密度很低,雌性寻找并保护雄性<sup>[17]</sup>。

大部分鸟类营单配制,其原因可能为:(1)幼鸟需要雌雄双亲共同花费精力照顾才能存活,如一些晚成鸟(altricial),如果移走父母一方,幼鸟的存活率都要下降;(2)其它因素(如天敌捕食)导致幼鸟需父母共同照顾后代才能存活,如许多海鸟,如果移走父母一方,幼鸟就易被捕食;(3)性别内和性别间的相互作用限制了不能实行多配制,如松鸡类,雌性占有并积极保卫很大的领域,雄性不能成功的保卫足够大的领域来容许更多的雌性存在,即“空间出局雌性效应(spaced-out female effect)”;(4)雄性得到发情雌性的机会很少,如雌性分布过于分散或雌性本身数量就稀少。

**1.2.2 一雄多雌制(polygyny)** 一个雄性与多个雌性交配,但每个雌性只与一个雄性交配。这是动物界最常见的婚配制度,通常与雌性的育幼方式有关,雄性很少提供育幼,其大部分时间用于保护领域不受其它雄性的侵犯或者通过直接的争斗来获得雌性。有时它可以表现为顺序性一雄多雌制(sequential polygyny):一个雄性有顺序的访问雌性并与之交配。2%的鸟类和94%的兽类具备这种婚配制度。

一雄多雌制又可以分为以下几个亚型:(1)资源保卫型一雄多雌制(resource-defense polygyny),雄性通过占有繁殖必需的资源间接获得与多个配偶交配的机会。如非洲中南部的黑斑羚(*Aepyceros melampus*)<sup>[18]</sup>,雄性竞争丰富的牧草场,形成各自的领域,雌性则成群觅食,当处于动情期的雌群来到某一雄性领域时,雄性就可以与她们交配。(2)雌性或后宫保卫型一雄多雌制(female or harem defense polygyny),雄性直接控制占有多个配偶,雌性通常集群生活。如北美沙漠中生活的树蜥(*Urosaurus ornatus*),通常3~4个雌性生活于一棵树上,雄性一般可以保2~3棵树<sup>[19]</sup>;黄腹旱獭(*Marmota flaviventris*)雌性在出生地聚集,其目的是为了防御丛林狼和鹰的袭击。雄性则占有一定的领域并保护若干只雌性<sup>[20]</sup>。(3)雄性优势型或求偶场一雄多雌制(male dominance or lek polygyny),雄性不能通过控制占有配偶或繁殖必需的资源来获得最适利益,雄性之间通过确立社会等级或在求偶场(lek)炫耀反映个体质量特征来竞争雌性,雄性在交配成功上差异很大,一个或很少的雄性与很多雌性交配,其余雄性不能交配。雌性从雄性得到的只是精子,然后到别的地方单独抚育后代。

Sick<sup>[21]</sup>对白须侏儒鸟(*Manacus manacus*)的研究发现,在10个求偶场发生的438次交配中,75%的交配由一只雄性完成,13%的交配由2只雄性参与,剩下的10次交配由6只雄性完成;锤头果蝠(*Hypsignathus monstrosus*)雄性夜晚沿着河沿表演发出鸣叫,6%的雄性占有80%的交配<sup>[22]</sup>。(4)争夺竞争型一雄多雌制(scramble competition polygyny),与领域无关。如多纹黄鼠(*Spermophilus tridecemlineatus*)雄性主要通过尽可能多的寻找发情雌性而不是与其它雄性直接争斗来得到交配<sup>[23]</sup>。

灵长类中一雄多雌制又特分为两类:(1)单雄一雄多雌制(one-male polygyny),雄性之间竞争不大,除非这个雄性被其它雄性替代,如吼猴;(2)多雄一雄多雌制(multi-male polygyny),雄性之间竞争激烈,性二型明显。如狐猴、猕猴和大猩猩。灵长类一雄多雌制的原因可能与其社会性有关,一般雌性多聚合且聚群不大,再加上雌性繁殖时间较长,这些都有利于雄性对雌性聚群的控制和保护。

那么,在有未交配雄性存在的情况下,雌性为什么还选择已交配的雄性作为配偶呢? Orians<sup>[24]</sup>提出了“一雄多雌制阈值模型(polygyny threshold model)”对此进行了解释:(1)雄性领域质量与其交配成功有关;(2)第一个来到繁殖地的雌性获得最好的雄性和质量最高的领域;(3)后来的雌性面临两种选择:占有好的生境但要充当“二房”或与领域质量较差的雄性单配;(4)如果资源分布相对均匀,则雌性倾向于第二种选择,否则选择前者;(5)块状生境一雄多雌制应该更普遍,因为生境质量变化更大。Verner和Willson<sup>[25]</sup>对北美278种雀形目鸟类的研究发现有14种为一雄多雌制,其中13种生活于沼泽和草地中。结果验证了该模型。

**1.2.3 一雌多雄制(polyandry)** 一个雌性与多个雄性交配。这种婚配制度在动物界最稀少。通常是雄性育幼。鸟类中该制度比其它种类多,但也只有0.4%的鸟类实行该制度,而且主要集中在鹤形目和鹬形目鸟类,其中研究最多的是水雉类。灵长类中一些绢毛猴和桧柳猴兼具这种婚配制度,这可能与它们的繁殖生物学有关:因为后代往往是双胞胎且幼猴出生后个体较大,雌性无力照顾,所以需要交给雄性或以前的后代来照顾。

一雌多雄制又可以划分为下面几种亚型:(1)资源保卫型一雌多雄制(resource-defense polyandry),雌性通过控制繁殖必需的资源间接获得与多个雄性交配的机会。如矶鹬(*Actitis macularia*),其雌性生殖代价较低(卵比较小),后代存活率也较低。雄性建立领域并负责孵卵,雌性与雄性呆在一起直至至少产3枚卵以后才离

开,然后再与别的雄性交配繁殖;(2)雌性控制型一雌多雄制(female-access polyandry),雌性通过个体间的相互干扰来取得对雄性配偶的交配。如红颈瓣蹼鹬(*Phalaropus lobatus*)<sup>[26]</sup>;(3)雄性或“后宫”保卫型一雌多雄制,美洲驼和产于南美洲的几种走禽具有该制度<sup>[1]</sup>。

一雌多雄制个体常常呈现性逆转现象:雌性个体比雄性个体大且体色鲜艳,雄性孵化并照顾后代。一般认为一雌多雄制进化的关键因子是固定的窝卵数。如一些海鸟每窝固定4枚卵,雌性要提高自己的繁殖成功唯一的办法是产更多的卵。首先是产双倍窝(double-clutching),其中一窝让雄性孵化,一窝自己孵化。一旦雄性加入双亲照顾并完全独立照顾幼鸟时,则一雌多雄制就从此进化而来。

**1.2.4 混交制(promiscuity)** 不加选择的性关系,雌性个体不形成固定的配对关系,即使形成,持续时间也很短,双亲抚育缺失或只有雌性提供双亲照顾,雄性很少具有双亲抚育特征。大约6%的鸟类是该婚配制度,兽类如分布在苏格兰东北部的里氏田鼠(*Microtus richardsoni*)和一些灵长类如猩猩也营该婚配制度,对于雄性而言可能是为了减少彼此之间的进攻性,对于雌性而言则可能是为了保证繁殖成功或防止雌性“杀婴(infanticide)”。

**1.3 动物的配偶外交配(extra-pair copulation, EPC)** 在单配制物种中,发现配对外个体常常与其它配对外个体交配的现象<sup>[27, 28]</sup>,表明在动物行为表现上的婚配制度与其实际遗传上的繁殖制度不是完全一致<sup>[3]</sup>。配偶外交配主要发现于单配制物种,但也存在于多配制物种中。配偶外交配的发现与分子技术在动物社会行为学上的应用是密不可分的,最新证据表明,即使没有观测到配偶外交配行为,利用DNA标记技术发现其存在于许多物种之中。在配偶外交配中,动物往往具有“鬼祟行为(sneaky behavior)”,显然是为了避免自己的配偶发现和报复自己。配偶外交配可以导致“配偶外受精(extra-pair fertilization, EPF)”。

配偶外交配的例子很多,尤其在鸟类中更为普遍<sup>[29, 30]</sup>。阿德列企鹅是鸟类中第一个被报道发现配偶外交配的例子。因为干燥的大石头在企鹅孵化后代时起关键的作用,雄性之间冒着被主人攻击的风险相互偷窃石块。而雌性则躲开配偶引诱未交配雄性与之交配,此后就可以不受干扰的把该雄性的石块拿走,而该雄性也有了繁殖后代的可能性;Johnsen等<sup>[31]</sup>对蓝喉歌鸲(*Luscinia svecica*)的研究表明,虽然它们是单配制物种,但许多雌性与相邻领域的雄性发生交配,其配偶外交配的后代(extra-pair yearling, EPY)具有更高的免疫

力;一雄多雌制美洲红翼鹀 (*Agelaius phoeniceus*) 28% 的后代是配偶外繁殖的结果<sup>[32]</sup>;犬科动物中很多是单配制,但是对草原胡狼 (*Canis simensis*) 的研究表明,其后代中存在配偶外交配的结果<sup>[33]</sup>。

动物为什么选择配偶外交配?对雄性来说,配偶外交配可能带来以下好处:(1)增加本身适合度;(2)与之发生配偶外交配的雌性可能会在将来成为其配偶获得者;(3)防止自己配偶的不育。对雌性而言,配偶外交配可能带给她的好处是:(1)繁殖保证;(2)增加后代的遗传多样性;(3)提高后代的遗传质量;(4)获得资源。但是,配偶外交配同样需要发生交配的个体付出代价。对于雄性,需要付出的代价是:(1)精子的损耗和射精的投入;(2)被带“绿帽(cuckoldry)”的危险;(3)育幼的减少和(4)与配偶“离婚”的可能性增大。对于雌性,则有以下的代价:(1)来自雄性配偶的“报复”;(2)自己受害的危险;和(3)来自配偶外雄性的干扰。是缺乏配偶守护还是配偶选择导致配偶外交配,目前还不确定。

**1.4 婚配制度的研究方法** 传统的研究方法主要通过野外观察和室内择偶行为及繁殖实验来确定动物的婚配制度。野外不容易直接观察到动物的交配行为,更多的是通过对动物社群结构或空间分布的研究来间接推断动物的婚配制度。如张洁和钟文勤<sup>[34]</sup>对布氏田鼠洞群内群体结构的研究;房继明和孙儒泳<sup>[35]</sup>对布氏田鼠空间结构的时空变化研究以及宛新荣等<sup>[36]</sup>对布氏田鼠野外家庭结构的研究。室内对婚配制度的研究主要通过动物的择偶实验和繁殖实验来进行。如谢小明等<sup>[37]</sup>在实验条件下对布氏田鼠不同性别配对下的繁殖研究。Dewsbury<sup>[38]</sup>认为动物的许多个体特征与其婚配制度有密切的关系,相同婚配制度的物种其个体特征相近或类似,所以,也可以从个体特征反推动物的婚配制度。这些特征包括个体的形态、发育和雄性射精能力等。Dixon<sup>[39]</sup>通过对灵长类阴茎形态的研究表明:多雄或混交制婚配制度的雄性个体其阴茎结构要比单配制和一雄多雌制物种的雄性个体阴茎结构复杂。近几年,分子技术也广泛应用到动物社会行为学的研究当中。通过分子标记和微卫星技术,不仅证实了配偶外交配的广泛存在,也对很多物种的婚配制度加以了确定。

## 1.5 影响动物婚配制度选择的因素

**1.5.1 生理上的限制因素** 雌雄配子数量和质量上的差别就已经暗示了以后动物在繁殖策略上的不同。对于雌性而言,其繁殖策略受到她产生配子数的限制,所以她挑选雄性;对于雄性而言,其繁殖策略受到雌性数量的限制,所以雄性之间为得到更多的雌性而竞争。

## 1.5.2 生态上的限制因素

**1.5.2.1 资源的分布** 包括两方面的含义:资源的分布型和资源的丰富度。对于前者,如果资源集中分布,但又不是高度集中,那么一个雄性足够保护该资源获得多个配偶,即资源保卫型一雄多雌制;如果资源高度集中,则竞争激烈,动物就难以保护该资源;如果资源平均分布,一个雄性只能占有得到一个雌性的资源,即形成单配制;如果资源高度分散,则该资源同样难以被保护,形成雄性优势型一雄多雌制。对于后者,如果食物丰富,则双亲中的一员(通常是雌性)就可能提供全部双亲照顾,雄性就可以从中解放出来,形成一雄多雌制;如果食物不丰富,或者食物难以获取和处理,则双亲必需,有时还需帮助者的存在,形成单配制。

**1.5.2.2 配偶的分布和可利用程度** 影响动物保卫配偶的因子有:(1)有效性比,如果有效性比不平衡(如雌性少),则雄性不能占有多于一个的雌性,形成单配制;(2)配偶在时间上的可利用性,如果种群中雌性同时发情,则雄性不能抛弃配偶去寻找其它配偶,形成单配制;(3)配偶的空间分布,如果配偶集群,易形成雌性保卫型一雄多雌制;如果雌性均匀分布,则雄性只能保护一个雌性,形成单配制。

**1.6 婚配制度的可塑性(flexibility)** 作为动物的一种进化稳定对策,婚配制度不是固定不变的<sup>[1, 6, 40]</sup>。有时婚配制度可以逆转<sup>[41]</sup>,有时又是兼性的<sup>[42]</sup>。再加上动物的配偶外交配等原因,使动物的婚配制度更加复杂。一些物种,种内所有个体都表现为同一婚配制度,如单配制鸥类和一雄多雌制美洲红翼鹀;而其它很多物种,不同个体交配制度并不一样,如 Armstrong<sup>[43]</sup>提出某些单配制的鸟类,由于丧偶等原因可能导致多配制;一些鸟类是社群繁殖制(social breeding system)<sup>[44]</sup>,这种制度一般认为包括单配制、一雌多雄制和一雄多雌制<sup>[6, 45]</sup>;在鼠类中,加州田鼠在低密度下是单配制,在高密度下为一雄多雌制<sup>[46]</sup>;高原鼠兔兼具单配制和多雌制,并且认为是一雄多雌制向单配制演化的中间过渡类型<sup>[47]</sup>。婚配制度的这种“可塑性”是内因(如个体间年龄、经验和能力)和外因(如食物的可获得性和捕食压力)共同作用的结果。

## 2 婚配制度与有害动物的不育控制

随着环境保护意识的加深和动物权益保护组织对动物保护的呼吁,传统的有害动物防治方法受到了挑战,人们更需要一种温和的方法来达到对有害动物防治的目的。不育控制的研究也因此受到世人的关注<sup>[4]</sup>。张彬彬<sup>[5]</sup>在不育控制的研究上提出了 ZHI-BIN

模型,该模型认为婚配制度影响有害动物的不育控制效果,如果考虑到竞争性交配干扰的存在,单配制和一雌多雄制动物其不育控制效果最佳。该模型存在一个竞争性交配干扰系数  $c = (1 - P_s^n)$ ,  $c$  值越大,表明不育效果越佳,  $P_s$  代表不育率,  $n$  代表雌性动物的雄性配偶数。对于一雌多雄制或单配制动物来说,  $n \leq 1$ , 如

果是一雌多雄制动物,则  $n > 1$ , 显然,前者的交配干扰系数更大,不育效果也更好。举例说明,将一个体重为 100 g 的小型鼠类控制在其原有容纳量的 1/10、2/10、3/10……8/10 和 9/10 的水平,对不同婚配制度的鼠类来说,为达到相同的控制效果,单配制动物其种群所要求的不育率( $P_s$ )要低于一雌多雄制动物,如表 1。

表 1 婚配制度与不育控制的关系

n	$P_s$								
	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9
1	0.940 4	0.873 5	0.797 3	0.709 1	0.604 3	0.475 5	0.308 7	0.072 7	0
5	0.971 4	0.93 9	0.901 5	0.856 2	0.798 9	0.721 2	0.608 7	0.429 3	0.081 7
10	0.971 4	0.939 1	0.902 2	0.859 2	0.807 2	0.743 2	0.654 4	0.512 7	0.218 6
$\infty$	0.971 4	0.939 1	0.902 2	0.859 3	0.808 2	0.745	0.662 8	0.546 1	0.344

### 3 展 望

婚配制度是动物个体之间相互作用和对外界环境适应的综合表现。野外对婚配制度的研究比较困难,一般都是通过一些间接的现象(如空间分布)来推测婚配制度,缺乏对交配行为的直接观察,所以,婚配制度的很多研究集中在室内完成。但是,未来对婚配制度的研究应该注意室内研究的局限性。由于室内研究受时间和空间以及不确定因素的影响,动物所处的环境与野外实际情况有很大差别,所以,从室内研究的结果来推断动物的婚配制度一定要小心。另外,过去的很多研究动物往往利用药物动情,这很难反映动物野外的实际状况。随着行为遗传学的发展,分子手段越来越多的应用到动物婚配制度的研究上来,利用分子生物学技术可以解决许多野外观察和室内研究不能解决的问题,如动物的配偶外交配。今后的研究,应该把野外和室内、宏观和微观技术的研究结合起来,这样或许才能比较确切地了解动物的婚配制度。不育控制是未来有害动物防治的一个相对安全和可靠的方法,婚配制度影响动物不育控制的效果,因此,加深对婚配制度的理解,也有助于为动物的不育控制提供理论上的基础。

### 参 考 文 献

[ 1 ] Emlen T, Oring L W. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 1977, **197** (4278): 215 ~ 223.  
 [ 2 ] 赵亚军, 房继明, 孙儒泳. 田鼠属动物婚配制度的研究范式. *兽类学报*, 2000, **20**(1): 67 ~ 75.  
 [ 3 ] Hughes C. Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results. *Ecology*,

1988, **79** (2): 383 ~ 402.  
 [ 4 ] 张知彬. 鼠类不育控制的生态学基础. *兽类学报*, 1995, **15**(3): 229 ~ 234.  
 [ 5 ] Zhang Z. Mathematical models of wildlife management by contraception. *Ecological Modelling*, 2000, **132** (1): 105 ~ 113.  
 [ 6 ] Oring L W. Avian mating system. In: Famer D S, King J R ed. *Avian Biology* (VI). New York: Academic Press, 1982. 1 ~ 92.  
 [ 7 ] 孙儒泳著. 动物生态学原理(第三版). 北京: 北京师范大学出版社, 2001.  
 [ 8 ] Winslow J T, Hastings N, Harbaugh C S, et al. A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles. *Nature*, 1993, **365** (6466): 545 ~ 548.  
 [ 9 ] Davies N B. Mating system. In: Krebs J R, Davies N B ed. *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1993. 263 ~ 294.  
 [ 10 ] Kleiman D F. Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 1977, **52** (1): 36 ~ 69.  
 [ 11 ] Zeveloff S, Boyce M S. Parental investment and mating system in mammals. *Evolution*, 1980, **34** (6): 973 ~ 982.  
 [ 12 ] Fitzgerald R W, Madison D M. Social organization of a free-ranging population of pine voles (*Microtus pinetorum*). *Behavior Ecology and Sociobiology*, 1983, **13** (2): 183 ~ 187.  
 [ 13 ] Getz L L, Carter C S. Social organization in *Microtus ochrogaster* population. *The Biologist*, 1980, **60** (1): 134 ~ 146.  
 [ 14 ] Getz L L, Hoffmann J E. Social organization in free living prairie voles (*M. ochrogaster*). *Behavior Ecology and Sociobiology*, 1986, **18** (2): 275 ~ 282.  
 [ 15 ] 邵发道, 王廷正, 赵亚军. 棕色田鼠的配偶选择和相关特征. *动物学报*, 2001, **47**(3): 266 ~ 273.  
 [ 16 ] Smith A T, Ivies B L. Spatial relationships and social organization in adult Pikas: a facultatively monogamous mammal.

- Zeitschrift Tierpsychol*, 1984, **66** (2): 289 ~ 308.
- [17] Heather D M, Sera M L. Difference in potential reproductive rates of male and female seahorses related to courtship roles. *Animal Behavior*, 2000, **59**(1): 11 ~ 20.
- [18] Murray M G. The rut of impala: aspects of seasonal mating under tropical conditions. *Zeitschrift Tierpsychol*, 1982, **59** (2): 319 ~ 337.
- [19] Diana K H, Christopher W T, Ignacio T M, et al. Population frequency of alternative male phenotypes in tree lizards (*Urosaurus ornatus*): geographic variation and common garden rearing studies. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 1997, **41** (6): 371 ~ 380.
- [20] Armitage K B, Downhower J F. Demography of yellow-bellied marmot populations. *Ecology*, 1974, **55** (6): 1233 ~ 1245.
- [21] Sick H. Courtship dance of the white-bearded mankin. *Neotropical Birds*, 1967, **40**(2): 275 ~ 294.
- [22] Bradbury J. Lek mating behavior in hammer-headed bat. *Zeitschrift Tierpsychologie*, 1977, **45** (2): 225 ~ 255.
- [23] Foltz D W, Schwagmeyer P L. Sperm competition in the thirteen-lined ground squirrel: differential fertilization success under field conditions. *American Naturalist*, 1989, **13** (2): 257 ~ 265.
- [24] Orians G. On the evolution of mating system in birds and mammals. *American Naturalist*, 1969, **103** (4): 589 ~ 603.
- [25] Verner J, Willson M F. The influence of habitats on mating system of North American passerine birds. *Ecology*, 1996, **47** (1): 143 ~ 147.
- [26] Sandlock B K. The breeding biology of red-necked Phalaropes *Phalaropus lobatus* at Nome, Alaska. *Wader Study Group Bulletin*, 1997, **83**: 50 ~ 54.
- [27] Birkhead T. Sperm competition in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 1987, **2** (6): 268 ~ 272.
- [28] Westneat D F, Sherman P W, Morton M L ed. The Ecology and Evolution of Extrapair Copulations in Birds (VII). New York: Current Ornithology, Plenum, USA. 1990.
- [29] Burke T, Bruford M W. DNA fingerprinting in birds. *Nature*, 1987, **327** (5231): 149 ~ 152.
- [30] Mock D W, Fujioka M. Monogamy and long term pair bonding in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 1990, **5** (1): 39 ~ 43.
- [31] Johnsen A, Andersen V, Sunding C, et al. Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. *Nature*, 2000, **406** (7431): 296 ~ 299.
- [32] Gibbs H L, Weatherhead P J, Boag P T, et al. Realized reproductive success of polygynous red-winged blackbirds revealed by DNA markers. *Science*, 1990, **250** (5622): 1394 ~ 1397.
- [33] Sillero-Zubiri C, Gottelli D, Macdonald D W. Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1996, **38** (3): 331 ~ 340.
- [34] 张洁, 钟文勤. 布氏田鼠种群内群体结构的研究. 兽类学报, 1981, **1**(1): 51 ~ 56.
- [35] 房继明, 孙儒泳. 布氏田鼠空间分布格局的季节动态. 生态学报, 1991, **11**(2): 111 ~ 116.
- [36] 苑新荣, 钟文勤, 王梦军. 布氏田鼠的生态学及控制对策. 见: 张知彬, 王祖望主编. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社, 1998. 209 ~ 220.
- [37] 谢小明, 孙儒泳, 房继明. 布氏田鼠婚配制度和繁殖的实验研究. 动物学报, 1994, **40**(3): 262 ~ 265.
- [38] Dewsbury D A. The individual attributes generate contrasting degrees of sociality in voles. In: Tamarin R H, Ostfeld R S, Pugh S R, Bujalska G ed. Social Systems and Population Cycle in Voles. Basel: Birkhauser, 1990. 1 ~ 9.
- [39] Dixon A F. Observations on the evolution of the genitalia and copulatory behavior in male primates. *Journal of Zoology (Lond)*, 1987, **213** (3): 423 ~ 443.
- [40] Perrins C M, Birkhead T R ed. Avian Ecology. New York: Blackie, 1983.
- [41] Getz L L, Carter C S, Gavish L. The mating system of prairie voles, *Microtus pennsylvanicus*, field and laboratory evidence for pairbonding. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 1981, **8** (2): 189 ~ 194.
- [42] Wolff J D. Behavior. In: Tamarin R H. ed. Biology of New World *Microtus*. American Society of Mammalogy; Special Publication No.8. 1985. 341 ~ 372.
- [43] Armstrong E A. Polygamy. In: Thomson A L ed. A New Dictionary of Birds. London: Nelson, 1964.
- [44] 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.
- [45] Stacey P B. Female promiscuity and male reproductive success in social birds and mammals. *American Naturalist*, 1982, **120** (1): 51 ~ 64.
- [46] Lidicker W Z Jr. The social biology of the California vole. *The Biologist*, 1980, **62** (1): 46 ~ 55.
- [47] 王学高, Andrew T. Smith 高原鼠兔交配关系的研究. 兽类学报, 1989, **9**(3): 210 ~ 215.