

鸟类婚配制度的生态学分类

倪喜军 郑光美 张正旺

(北京师范大学生命科学学院 北京 100875)

摘要:在 Emlen 和 Oring 鸟类婚配制度生态学分类系统^[1]的基础上,根据近年来鸟类行为生态学研究
的成果,对鸟类的婚配制度进行了补充分类,并强调了应以进化稳定策略的观念来认识鸟类的婚配制度。
补充的鸟类婚配制度生态类型包括:合作型一雄一雌制 (cooperative monogamy)、临界型一雄一雌制

第一作者介绍 倪喜军,男,28岁,博士;研究方向:鸟类生态学,古哺乳动物学;现在工作单位:中科院古脊椎动物与古人类研究所,北京,100044;

收稿日期:2000-05-23,修回日期:2000-06-21

(critical monogamy)、保卫雌性型一雄一雌制(female defense monogamy)、多领域型一雄多雌制(poly-territory polygyny)和社群繁殖制。合作型一雄一雌制的鸟类雌雄个体必须通力合作才能保证繁殖的成功;临界型一雄一雌制鸟类雌雄个体都有多配倾向,但迫于生态压力必须共同抚育后代才能繁殖成功;保卫雌性型一雄一雌制的鸟类雄鸟通过保卫一个雌鸟不被其它雄鸟占有而保证繁殖成功;多领域型一雄多雌制的雄鸟通过占有多个领域而与多个雌鸟交配;社群繁殖制的鸟类由三个以上个体参与或部分参与繁殖,所有个体共同抚育一批后代。现有的鸟类婚配制度可以归为一雄一雌制(monogamy)、一雄多雌制(polygyny)、一雌多雄制(polyandry)、快速多窝型多配制(rapid-multiple-clutch polygamy)和社群繁殖制(social breeding system)五大类型。

关键词:鸟类;婚配制度;生态学分类

中图分类号:Q958 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2001)01-47-08

Ecological Classification of Avian Mating System

NI Xi-Jun ZHENG Guang-Mei ZHANG Zheng-Wang

(College of Life Science, Beijing Normal University Beijing 100875, China)

Abstract: Basing on the Emlen-Oring ecological classification of avian mating system and the recent results of avi-behavior ecology researches, we presented a complementary classification. Birds of cooperative monogamy must keep close cooperation to ensure breeding success. For critical monogamy birds, both males and females have the tendency of polygamy, but it is still necessary to foster offspring together by the ecology force. The male-female proportions of female-defense monogamy birds are large, and to ensure breeding success, one male defend one female not to be possessed by other males. Poly-territory polygyny male birds copulate with multiple female birds by occupying multiple territories. Three or more birds of social breeding system participate or partly participate breeding, and all the participants foster offspring together. Existing avian mating system can be classed into 5 main types: monogamy, polygyny, polyandry, rapid-multiple-clutch polygamy and social breeding system. Additional ecological types of avian mating system include cooperative monogamy, critical monogamy, female defense monogamy, poly-territory polygyny and social breeding system.

Key words: Bird; Mating system; Ecological classification

动物的婚配制度是在动物进化过程中产生的,是与自然选择密切相关的一种现象。然而自达尔文提出性选择理论以后很长一段时间并未引起人们的重视,甚至曾错误地认为非一雄一雌的配对方式是由于繁殖期性比不等所造成的^[2],直到后来发现许多一雄多雌的种类在繁殖阶段雌雄比例并不偏倚,这才引起人们的注意,将婚配制度作为一种重要的生物学现象加以研究^[3]。与鸟类婚配行为相关的名词很多,如配对(pair-bond)、配偶结构(pair-formation)、配对型(type of pair-bond)、婚配习性(mating habit)等。婚配制度(mating system)是近年来在研究鸟类婚配行为中使用最为广泛的一个概念,也是行为生态学研究的重要内容^[4]。近年随着新的研究手段的广泛应用,对鸟类婚配制度的生态学分类也有了許多新的认识。

1 婚配制度的定义

Emlen 和 Oring^[1]明确地给出了婚配制度的定义,婚配制度是指在某一动物种群中,为获得配偶而普遍采用的行为策略,它包含如下含义:1)所获配偶数;2)获得配偶的方式;3)配偶联结存在与否及其特征;4)异性个体提供亲体照顾的方式。

这一概念强调了婚配制度是一种为种群内个体所广泛采用的行为策略。个体繁殖行为成功与否与动物体质、繁殖条件及其它个体的反应有关,但在特定环境、特定系统发生方式的条件下,总是有一种行为策略最为成功,为其它方式所不能替代,因此 Oring^[5]提出在定义、分类、分析婚配制度时应以“进化稳定策略”(evolutionarily stable strategies, ESS)的观点为基本思想。

婚配制度作为一种行为策略,在动物繁殖过程中具有重要意义,种群内某一个体在繁殖过程中所采取的行为方式并不能完全决定该动物的繁殖成功与否,还要看种群内其它个体对这一行为的反应。如果某一行为方式为种群内大多数个体所接受,那么必定是使得种群内大多数个体繁殖成功率最高的策略。

2 鸟类婚配制度的生态学分类

2.1 Emlen 和 Oring 的婚配制度生态学分类 传统的婚配制度分类是依据某一时期内雄鸟或雌鸟占有的配偶数量来划分的。例如, Verner 和 Willson^[6]曾指出,当一种动物中有 5% 以上的雄性个体获得两个或两个以上的配偶,则认为这种动物是一雄多雌制的。据此划分婚配制度往往会产生相当狭义的认识,如认为某一种群内某一个体为单配制而另一个体为一雄多雌制

等,这种认识具有很大的局限性和模糊性。仅依据配偶数划分婚配制度类型还会将一些功能上有明显差异的类型混在一起^[5]。

婚配制度是一种行为策略,对其分类应该反映出它作为行为策略的性质和特点,这就要全面地考虑配偶联结、配偶数目、亲体投入等婚配制度的多方涵义。而配偶数目只能反映动物采取某种行为策略的一种结果。

Emlen 和 Oring^[1]曾依据行为生态上独占配偶的潜力和独占配偶的方式对婚配制度进行生态学分类,给出了 4 种类型和一系列亚型,其结果不但较好地反映出婚配制度各种生态学类型的特征,而且有助于理解婚配制度与生态环境之间的关系。这一婚配制度生态学分类现已被广泛接受。Emlen 和 Oring 的婚配制度生态学分类见表 1,该表是 Oring^[5]修正后的结果。

表 1 Emlen 和 Oring 的婚配制度生态学分类(自 Oring^[5])

单配制 Monogamy	雌雄均没有机会独占多个配偶,雌雄共同承担育幼职责所获适合度最大
一雄多雌制 Polygyny	雄性个体可以控制多个配偶或可以获得与多个雌性交配的机会
保卫资源型一雄多雌制 Resource-defense polygyny	雄性个体通过占有繁殖必需的资源间接地获得与多个雌性交配的机会
保卫雌群型一雄多雌制 Female (or harem) defense polygyny	雄性个体直接控制占有多个配偶,雌性通常集群生活
雄性优势型一雄多雌制 Maledominance polygyny	雄性个体不能通过控制占有配偶或繁殖必需资源获得最适利益。雄性个体间通过确立社会等级或炫耀反映个体质量的特征来竞争雌性。领域大小和雄性聚集程度因雌性活动区大小不同而不同。形成求偶场(lek)的一雄多雌制是雄性个体高度集中的一个极端,这样的种类中雌性的活动区具有很高的流动性,雌性进化出选择优势雄性的行为策略
快速多窝型多配制 Rapid-multiple-clutch polygamy	雌雄有相对均等的机会来通过快速连续的多窝繁殖增大适合度,雌雄个体独自承担一窝卵的孵化、育幼职责
一雌多雄制 Polyandry	雌性个体可以控制占有多个配偶或者与多个雄性个体交配
保卫资源型一雌多雄制 Resource-defense polyandry	雌性个体通过控制繁殖必需的资源间接地获得与多个雄性交配的机会
雌性控制型一雌多雄制 Female access polyandry	雌性不保卫雄性所必需的资源,雌性个体间相互干扰限制对方与雄性交配,致使雌性个体间获得配偶的机会产生差异
合作型一雌多雄制 Cooperative polyandry	一只雌性个体与一群雄性个体形成繁殖社群,社群中所有雄性个体都有机会与雌性个体交配。雄性个体间合作有利于繁殖成功

2.2 婚配制度的补充分类 近年来,随着对鸟类婚配行为研究的不断深入,对于鸟类婚配制度生态类型及其生态学成因也有了许多新的认识。本文根据近年来鸟类行为生态学研究成果,对 Emlen 和 Oring 鸟类婚配制度生态学分类系统做了补充。

2.2.1 合作型一雄一雌制 (cooperative monogamy)

有些单配制的形成是由于雄鸟的照顾对雌鸟的繁殖成功极为重要。例如,在极地繁殖的皇企鹅 (*Aptenodytes*

forsteri) 常在 -40℃ 的低温环境中孵卵,亲鸟必须对卵进行连续地孵化,否则正在发育的胚胎就会受到损害,而且繁殖地与取食地间有着相当长的距离,所以雌雄鸟需要在繁殖上有所分工:雌企鹅产下卵以后由雄企鹅孵化,雌企鹅到远方的取食地觅食。等雌企鹅取食归来以后,雄鸟已将小企鹅孵出,于是由雌企鹅继续照顾后代,体重消耗近一半的雄企鹅则去海中觅食^[7]。雌雄必须通力合作,持续地监护卵,这是皇企鹅繁殖成

功的保障。大多数的犀鸟为防止灵长类、蛇和其它动物盗食卵和干扰孵化,雌鸟独自或在雄鸟的帮助下,在巢洞口垒起一堵墙,仅留一个小口供传递食物用,孵卵及育雏期间雌鸟和雏鸟的食物完全由雄鸟供给^[8]。这种情况也见于营群巢的鸥类,如果卵或雏鸟被单独留在巢中,就会被其它成鸟吃掉。

类似的情况在鸟类中还是比较普遍的,鸢形目(Procellariiformes)的所有种类、军舰鸟科(Fregatidae)、鸬鹚科(Phaethontidae)、鹭鹤科(Rhynchotidae)、蟹鸻科(Dromadidae)、林鸱科(Nyctibiidae)、凤头雨燕科(Hemiprocnidae)以及产1~2枚卵的猛禽等等。这些鸟在整个繁殖过程中必须保持密切的配偶关系才能保证繁殖成功。这也是这类鸟所形成的单配制的主要特点。这种单配制是鸟类为适应环境特点在自然选择过程中产生的一种行为策略,故而称之为合作型一雄一雌制。

许多合作型一雄一雌制鸟类可以经年保持原配。Richdale^[9]通过对新西兰王信天翁(*Diomedea epomophora*)连续16年的观察,推断该种可能终生维持原配;Minton^[10]对疣鼻天鹅(*Cygnus olor*)连续7年的研究发现,每年繁殖对的离婚率低于5%。对暴风鹱(*Fulmarus glacialis*)、暴风海燕(*Hydrobates pelagicus*)、普通鹱(*Procellaria puffinus*)、黄蹼洋海燕(*Oceanites oceanicus*)等的研究也表明,这些种类的大多数个体都经年保持原来的配偶关系^[11-13]。另外,一些鸬鹚、鹰类也长期保持原配偶关系。维持原有的配偶关系不但可以节约求偶炫耀所需的能量和时间,而且更重要的是雌雄鸟都回到原来的繁殖地对环境和配偶更加熟悉,也增强了雌雄间的默契程度,因此可以认为这是雌雄鸟为了彼此适应的一种“合作”。

2.2.2 临界型一雄一雌制(critical monogamy) 许多单配制的鸟类中非配偶对的雌雄个体发生交配关系是一种很普遍的现象^[14],这就是所谓的婚外交配行为(extra-bond copulations或extra-pair copulation, EPC)。在鸟类中有相当多的种类存在EPC现象,尤其是在一些小型雀形目鸟类中,如白领姬鹀(*Ficedula albicollis*)^[15]、家燕(*Hirundo rustica*)^[16]、靛蓝彩鹀(*Passerina cyanea*)^[17, 18]、白冠带鹀(*Zonotrichia leucophrys*)^[19]等,有20%~40%的后代是EPC的结果。在以往的研究中,有用观察法判断EPC现象的,但这种方法受限很大,因为EPC行为常常非常隐蔽并且短暂,不易观察。后来有利用跗跖长和翅长的遗传特性判断EPC现象的^[15, 16, 18, 20],也有利用羽色多态性和同功酶来研究的^[21-25]。近年来DNA指纹(DNA fingerprinting)技术

也已应用到这方面研究,更加准确地揭示出这一现象的存在,如在对芦鹀(*Emberiza schoeniclus*)的研究中发现93%(33/34)的雌鸟至少产生过1只EPC后代,该鸟是一种地面营巢、双亲共同抚育雏鸟、两性异形的小型雀类,在一个繁殖季中EPC雏鸟比例高达55%^[26]。

雄性动物在繁殖过程中有获得多个配偶的倾向,这已形成一种共识。而雌性动物亦有多配倾向却很少引起人们的注意。单配制鸟类中存在EPC现象应引起人们对这方面的重视。EPC产生后代并不是雄鸟强迫进行交配的结果,许多研究都表明,雌鸟的行为对控制交配成功具有重要意义^[14],雌鸟必须与雄鸟相配合才能保证EPC受精成功。例如在对双色树燕(*Tachycineta bicolor*)的研究中已证实雌鸟确能控制EPC和EPC受精机率,该种群中约有一半的雌鸟有EPC行为^[27]。

雌鸟为什么要进行EPC呢?性选择理论认为雌性选择雄性是为了获得资源^[28]或是为下一代获得优秀基因^[29, 30]。在单配制的种类中,雌性个体与非配偶雄性交配往往不能获得资源上的好处,但这些有EPC行为鸟类的后代在基因型上表现有多配特征,有人称之为“遗传一雄多雌制^[17, 31]”。一般认为单配制鸟类中的EPC现象是为了从优秀的雄性个体那里获得优良基因^[32-37],或是为了提高精子竞争强度^[38, 39]。由于单配制中EPC现象的存在,致使单配制的雄性个体亦受到性选择压力,这有助于解释单配制中性二型性特征的形成,例如Hill等^[40]提出EPC可能通过两条途径影响性二型特征:一是性二型特征较好的个体可能获得较多的EPC机会;二是与性二型较差的个体配对的雌性个体会进行较多的EPC。

单配制中有EPC后代产生意味着雄性个体可能将亲体照顾投资于没有血缘关系的雏鸟,这对于雄性个体来说是不利的,因此雄性个体可能会守护雌鸟,减少其发生EPC的机会。在对毛脚燕(*Delichon urbica*)的研究中发现,产卵之前雄鸟有守护雌鸟的行为,但当雌鸟产下第一枚卵以后,雄鸟的这种行为会明显减弱, EPC发生机率则随之增加,一窝中较晚孵出的雏鸟往往是EPC产生的后代^[41]。Smith等^[42]做过一个有趣的实验,即将一些雄家燕(*Hirundo rustica*)的外侧尾羽加长,发现这些雄燕获得配偶较早,这样便有机会在一个繁殖季繁殖两次,但这些雄燕的飞翔能力却大大地受到障碍,守护配偶的能力减弱了,结果用DNA指纹分析发现,尾羽加长的雄燕巢中EPC雏鸟占到41%,而尾羽未加长的雄燕巢中EPC雏鸟仅有4%,这进一步说明雄鸟可能会抑制配偶雌鸟的EPC。

有人曾推测巢中的EPC雏鸟数会影响雄鸟亲体投

人的大小,并提出了基于投资、获益的最适数学模型^[43],也确有研究表明 EPC 雏鸟数会影响雄鸟亲体投入^[26],但这样的报道还不多见。

雄性个体对无亲缘关系的后代的亲体投入可以通过与非配偶雌性进行 EPC 得到补偿,但当雄鸟以大量精力致力于 EPC 时,自己集中的 EPC 雏鸟比例也同样会增加,而且可能由于雄鸟亲体投入的减少最终导致与配对雌鸟的繁殖失败。对于雌鸟来说,不可能直接通过 EPC 增加后代数量,因为雌鸟的产卵能力是一定的。如前所述,雌鸟进行 EPC 是选择优良基因的过程,这有利于提高雌鸟的适合度。但增加 EPC 也同样面临分配精力的矛盾,而且雌鸟的产卵期一般较短,EPC 的适机会较少。基于上述原因,尽管雌雄均有多配倾向,但在环境压力的作用下彼此相互制约,使得群体中的大多数个体稳定于具有一定比例 EPC 的单配制。

单配制的鸟类有 EPC 行为,表明该种鸟的雌雄个体都有多配倾向,即与多个异性交配的倾向,但由于受到环境压力的影响,雌雄必须共同参与孵卵、育雏等繁殖活动才能保证繁殖成功,表现出单配制的特性。当环境发生一定变化,这种单配制就可能向其它婚配形式转化,有 EPC 现象的单配制尤如一雄多雌制与一雌多雄制之间的临界状态,因此建议称之为临界型一雄一雌制。

2.2.3 保卫雌性型一雄一雌制 (female defense monogamy) 在某些没有领域行为的种类中,雄性个体保卫一只雌性个体的繁殖成功率最大,这种情况下形成单配制,这类单配制的雄性个体一般不参与抚育后代。这种情况往往是由于不必保护领域资源、雄性个体较多、性比失衡的原因。在某些雀形目鸟类和大多数的鸭类中,雌鸟的死亡率比雄鸟高,使得性比偏于雄性,雄鸟占有雌鸟的竞争非常激烈,这种情况下,雌雄个体在繁殖前的前几个月就配对,雄鸟保卫雌鸟不被其它雄鸟占有,直至产卵。

2.2.4 多领域型一雄多雌制 (poly-territory polygyny)

大多数的一雄多雌制鸟类雄鸟只占有一个领域,每一雌鸟只拥有领域资源的一部分^[44, 45],但有些多配制的雄鸟是通过占有多个领域来获得多个配偶。多领域型一雄多雌制的典型代表是斑鹑 (*Ficedula hypoleuca*)^[46-48]。一些斑鹑雄鸟在繁殖季迁来较早,占有一块领域并吸引雌鸟到它的领域中与之交配;当雄斑鹑获得一只雌鸟以后会再次占有一块领域并吸引其它雌鸟到它的领域中去。雄性斑鹑所占据的多个领域之间往往有一定的距离,并常有其它雄鸟的领域相间隔。雄鸟占有两个或两个以上的领域可以获得较大的利

益,在一年中,多领域的雄鸟比单领域的雄鸟产生的后代多^[44, 46]。在雄鸟第二领域中繁殖的雌鸟与在雄鸟第一领域繁殖的雌鸟一样,独自享有领域中的资源,但占有领域的雄鸟通常只帮助第一雌鸟抚育后代,因此第二领域中的雌鸟繁殖成功率往往较低^[44]。

多领域一雄多雌制在鸟类中并不罕见,在对欧洲 47 种一雄多雌制雀形目鸟类的研究中发现有 17 种为多领域型一雄多雌制^[49]。穗鹑 (*Oenanthe oenanthe*)、红尾鸲 (*Phoenicurus phoenicurus*)、灰白喉林莺 (*Sylvia communis*) 等都是很好的例子^[44]。

Alatalo 等^[48]提出了“欺骗”假说 (deception hypothesis),用以解释多领域一雄多雌现象。该假说认为,雄鸟通过占有彼此相隔较远的多个领域,掩盖了其“有妇之夫”的身份,诱使其它雌鸟到它的领域中与之交配,而雄鸟又很少或根本不帮助第二雌鸟抚育后代,因此说雄鸟“欺骗”了第二雌鸟,使第二雌鸟适合度降低,但提高了自己的适合度。“欺骗”假说认为在雌雄性间利益冲突中,多领域一雄多雌的雄鸟是胜利者。Alatalo 等^[48]对斑鹑的研究发现,雌鸟选择已配对雄鸟不是由于雄鸟所占比例较低,也不是由于雄鸟拥有高质量的领域,不能按 Verner-Willson-Orians 模型来解释。依据这一模型,雌鸟选择已有配偶的雄鸟,是因为该雄鸟的领域质量较高,雌鸟从中获得的适合度大于或等于从其它没有配偶的雄鸟领域中获得^[3, 6, 50]。获得多配偶的多领域雄鸟往往是年长且形体较大的个体,但 Alatalo 等^[48]认为这也不能按“sexy son”假说来解释,因为第二雌鸟的利益损失是显著的。也有一些学者对“欺骗”假说提出质疑,如 Jarvi 等^[51]认为 Alatalo 等^[48]关于“斑鹑的第二雌鸟利益损失不能从优良基因得到补偿”的看法尚有疑问。

Møller 等^[49]研究了欧洲 47 种一雄多雌制雀形目鸟类,发现单领域一雄多雌制与多领域一雄多雌制种类之间的栖息环境和营巢地点并无显著差异,这一结果支持 Alatalo 等^[48]认为不能按 Verner-Willson-Orians 模型解释多领域现象的看法。研究同时发现多领域一雄多雌的种类往往在热带地区越冬,迁徙距离较远,由此使得某些雄鸟有可能较早迁至繁殖地,从而有机会获得多个领域。在营群巢的种类中从未发现有多领域一雄多雌现象,这可能是由于在营群巢的种类中,繁殖对彼此相隔不远,即使有“欺骗”行为也容易被第二雌鸟发现,不利形成多领域一雄多雌制。此外,该研究还发现,具有羽色性二型特征的种类在多领域一雄多雌类型中占有较高比例 (8/9),显著高于单领域类型中的比例 (5/24),而多领域一雄多雌型中雌雄间的体重性

二型不明显($\delta/\eta = 1.01 \pm 0.12$), 低于单领域一雄多雌的种类($\delta/\eta = 1.08 \pm 0.09$, $t = 2.25$, $P < 0.05$)。

Slagsvold 和 Lifjeld^[52] 提出了资源竞争假说(resource competition hypothesis), 用以解释为什么多领域雄鸟得以“欺骗”成功。该假说认为有利于形成多领域一雄多雌制的重要原因有三: 一是雄鸟领域范围较小; 二是雄性间竞争较弱; 三是雄鸟保卫资源的时期较短。与之相反, 在单领域一雄多雌制种类中, 资源往往呈斑块状分布, 雄性个体间竞争激烈, 保卫资源时期较长。

2.2.5 社群繁殖制(social breeding system) 有些种类在繁殖期结成小群体, 一些个体帮助同一群体中其它个体抚育后代, Oring^[5] 称之为“帮手系统”。现已知道约有 200 种鸟类有这种现象, 这些种类大多生活在澳洲或其它热带地区, 仅有少数生活于欧洲和北美^[5, 53]。在集成群体繁殖的鸟类中, 只有一对繁殖个体产生后代的情况比较普遍, 但也有繁殖个体为一雄多雌关系, 如鵞鹅(*Anseranas semipalmata*)^[54] 和一雌多雄关系的, 如橡树啄木鸟(*Melanerpes formicivorus*)^[55]、紫水鸡(*Porphyrio porphyrio*)^[56]; 有一些种类形成的群体由几个保持单配关系的繁殖对组成, 如沟嘴犀鸟(*Crotophaga sulcirostris*)^[57, 58]、滑嘴犀鸟(*C. ani*)^[59]; 还有一些种类以上各种情况都有可能发生, 比如林岩鹳(*Prunella modularis*)^[60]、绿骨顶(*Tribonyx mortieri*)^[61]。

关于这种集成社群繁殖鸟类的婚配制度, 一般认为包括单配制、一雄多雌制和一雌多雄制多种类型^[5, 62]。这种繁殖方式的成因可能非常复杂, 会涉及到亲缘选择(kin selection)等一系列理论。近年 DNA 指纹等分子生物学技术在这方面研究中也有所应用^[61], 揭示了一些以前认识模糊的现象, 但就其形成机制来说仍需进一步探讨和研究。

鉴于集群繁殖鸟类的行为有很大的特殊性, 本文建议应将其划成独立的一类, 称为社群繁殖制。社群繁殖制的特点是 3 个以上个体参与或部分参与繁殖, 所有个体共同抚育一批后代。

3 婚配制度的可塑性(flexibility of mating system)

婚配制度在一定时期、一定环境压力下会保持相对的稳定性, 但是一种行为策略只能适应一种或一类生态环境。如前所述, 随着环境因素的改变婚配制度亦可能发生改变, 同一物种生活于不同环境下的不同种群完全可能采用不同的婚配制度^[1], 这一说法在许多著作中都有所提及^[63, 64]。

许多关于进化论的著作都有关于 ESS 稳定性的论述, 这种稳定性的本身是一种相对的稳定。物种在进化过程中由于受到环境因素的影响, 会从一种 ESS 转向另一种 ESS, 或者失去平衡以至物种绝灭。各种婚配制度正是物种采用的相对平衡的行为策略, 在环境因素干扰下完全可能由一种形式向另一种形式转化。婚配制度发生转变是环境改变达一定程度引起的, 而最终向哪一种形式转变则是动物原有行为特点(内因)与环境因子(外因)共同作用的结果。正如 Oring^[5] 所说, 这种可变性本身就是进化的一种稳定策略。

应强调的是, 婚配制度不能从某个个体来看, 而要注意这个种群中的大多数情况, 而且更应强调雌雄性的求偶方式、亲体照顾等特点。有些关于婚配制度可塑性的认识可能源于对婚配制度概念的狭义理解, 例如, Armstrong^[65] 曾提到某些单配制的鸟类, 由于丧偶等原因可能导致多配制。

4 结 语

本文从 ESS 观点出发, 强调了婚配制度是动物在繁殖过程中所采取的行为策略, 在对婚配制度进行分类时应注重婚配制度作为行为策略的性质和特点, 不应只以配偶数目为标准。

在 Emlen 和 Oring 的婚配制度生态学分类的基础上, 本文还对鸟类的婚配制度进行了补充分类。现有的各种婚配制度归为 5 种类型即一雄一雌制、一雄多雌制、一雌多雄制、快速多窝型多配制和社群繁殖制, 各种类型又有若干亚型。一雄一雌制包括合作型一雄一雌制、临界型一雄一雌制和保卫雌性型一雄一雌制; 一雄多雌制包括保卫资源型一雄多雌制、保卫雌群型一雄多雌制、雄性优势型一雄多雌制和多领域型一雄多雌制; 一雌多雄制包括保卫资源型一雌多雄制、雌性控制型一雌多雄制和合作型一雌多雄制。快速多窝型多配制和社群繁殖制暂不分亚型。

参 考 文 献

- [1] Emlen, S. T., L. W. Oring. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 1977, 197: 215~223.
- [2] Mayr, E. The sex ratio in wild birds. *Am. Nat.*, 1939, 73: 156~179.
- [3] Orians, G. H. Ecological aspects of behavior. In: Farner D. S., J. R. King ed. *Avian Biology*. New York: Academic, 1971. 513~546.
- [4] 郑光美编著. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 1995. 212~219.

- [5] Oring, L. W. Avian mating systems. In: Farner D. S., J. R. King ed. *Avian Biology* VI. New York: Academic, 1982. 1~92.
- [6] Verner, J., M. F. Willson. The influence of habitats on mating systems of north American passerine birds. *Ecology*, 1966, **47**: 143~147.
- [7] Rivoilier, J. ed. *Emperor Penguins*. New York: Spellers & Sons, 1958.
- [8] Kemp, A. C. A review of the hornbills: biology and radiation. *Living Bird*, 1978, **17**: 105~136.
- [9] Richdale, L. E. The post-egg period in albatrosses. *Biological Monographs*, Dunedin, New Zealand, 1952 (4): 1~5.
- [10] Minton, C. D. T. Pairing and breeding of Mute Swans. *Wildfowl*, 1968, **19**: 41~60.
- [11] Macdonald, M. A. Adult mortality and fidelity to mate and nest-site in a group of marked Fulmars. *Bird Study*, 1977, **24**: 165~168.
- [12] Fisher, J., R. M. Lockley ed. *Sea birds*. Boston: Houghton Mifflin Company, 1954.
- [13] Roberts, B. The life cycle of Wilson's Petrel, *Oceanites oceanicus* (Kuhl). *Scientific Reports of the British Graham Land Expedition 1934 - 1937*, London, 1940, **1**: 141~194.
- [14] Birkhead, T. R., A. P. Møller ed. *Sperm Competition in Birds: Evolution Causes and Consequences*. London: Academic, 1992.
- [15] Alatalo, R. U., L. Gustafsson, A. Lundberg. High frequency of cuckoldry in pied and collared flycatchers. *Oikos*, 1984, **42**: 41~47.
- [16] Møller, A. P. Behavioural aspects of sperm competition in swallows (*Hirundo rustica*). *Behav.*, 1987, **100**: 92~104.
- [17] Westneat, D. F. Extra-pair fertilizations in a predominant monogamous bird: genetic evidence. *Anim. Behav.*, 1987, **35**: 877~886.
- [18] Payne, R. B., L. L. Payne. Heritability estimates and behavior observations: extra-pair mating in indigo buntings. *Anim. Behav.*, 1989, **38**: 457~567.
- [19] Sherman, P. W., M. L. Morton. Extra-pair fertilization in mountain white-crowned sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1988, **22**: 412~420.
- [20] Norris, K. J., J. K. Blakey. Evidence for cuckoldry in the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 1989, **131**: 436~441.
- [21] Burns, J. T., K. M. Cheng, F. Mckinney. Forced copulation in captive mallards. I. Fertilization of eggs. *Auk*, 1980, **97**: 875~879.
- [22] Gavin, T. A., E. K. Bollinger. Multiple paternity in a territorial passerine: the bobolink. *Auk*, 1985, **102**: 350~355.
- [23] Mumme, R. L., W. D. Koenig, R. M. Zink *et al.* Genetic variation and parentage in a California population of acorn woodpeckers. *Auk*, 1985, **102**: 305~312.
- [24] Evarts, S., C. J. Williams. Multiple paternity in a wild population of mallards. *Auk*, 1987, **104**: 597~602.
- [25] Hoffenberg, A. S., H. W. Power, L. C. Romagnano *et al.* The frequency of cuckoldry in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Wilson Bull.*, 1988, **100**: 60~69.
- [26] Dixon, A., D. Ross, S. L. C. O'Malley *et al.* Parental investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature*, 1994, **371**: 698~700.
- [27] Lifjeld, J. T., R. J. Robertson. Female control of extra-pair-fertilization in tree swallows. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1992, **31**: 89~96.
- [28] Hoelzer, G. The good parent process of sexual selection. *Anim. Behav.*, 1989, **38**: 1 067~1 078.
- [29] Hamilton, W. D., M. Zuk. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 1982, **218**: 384~387.
- [30] Andersson, M. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preference: sexual selection based on viability difference. *Evolution*, 1986, **40**: 804~820.
- [31] Wetton, J. H., R. E. Carter, D. T. Parkin *et al.* Demographic study of a wild house sparrow population by DNA fingerprinting. *Nature*, 1987, **327**: 147~149.
- [32] Hamilton, W. D. Mate choice near and far. *Am. Zool.*, 1990, **30**: 341~352.
- [33] Westneat, D. F., P. W. Sherman, L. M. Morton. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Curr. Ornithol.*, 1990, **7**: 331~369.
- [34] Møller, A. P. Female choice selects for male sexual trait ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 1988, **322**: 640~642.
- [35] Møller, A. P. Frequency of female copulations with multiple males and sexual selection. *Am. Nat.*, 1992, **139**: 1 089~1 101.
- [36] Kempenaers, B., G. R. Verhegen, M. Van den Broeck *et al.* Extra-pair paternity results from female preference for high quality male in the blue tit. *Nature*, 1992, **357**: 494~496.
- [37] Wagner, R. H. The pursuit of extra-pair copulation by monogamous female razorbills: how do females benefit? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1992, **29**: 455~464.

- [38] Harvey, P. H., R. M. May. Out for the sperm count. *Nature*, 1989, **337**: 508.
- [39] Bellis, M. A., R. R. Baker. Do females promote sperm competition? Data for humans. *Anim. Behav.*, 1990, **40**: 997~999.
- [40] Hill, G. E., R. Montgomerie, C. Roeder *et al.* Sexual selection and cuckoldry in a monogamous songbird: implications for sexual selection theory. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1994, **35**: 193~199.
- [41] Riley, H. T., D. M. Bryant, R. E. Carter *et al.* Extra-pair fertilizations and paternity defence in house martin, *Delichon urbica*. *Anim. Behav.*, 1995, **49**: 495~509.
- [42] Smith, H. G., R. Montgomerie, T. Poldmaa *et al.* DNA fingerprinting reveals relation between tail ornaments and cuckoldry in barn swallows, *Hirundo rustica*. *Behav. Ecol.*, 1991, **2**: 90~98.
- [43] Lan Owens, P. F. When kids just aren't worth it: cuckoldry and parental care. *T. R. E. E.*, 1993, **8**: 269~271.
- [44] Von Haartman, L. Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds. *Ornis Fenn.*, 1969, **46**: 1~12.
- [45] Wittenberger, J. F. The ecological factors selecting for polygyny in altricial birds. *Am. Nat.*, 1976, **110**: 779~799.
- [46] Von Haartman, L. Successive polygamy. *Behav.*, 1951, **3**: 256~274.
- [47] Von Haartman, L. Territory in the pied flycatcher *Muscicapa hypoleuca*. *Ibis*, 1956, **98**: 460~475.
- [48] Alatalo, R. V., A. Carlson, A. Lungberg *et al.* The conflict between male polygamy and female monogamy: the case of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Am. Nat.*, 1981, **117**: 738~753.
- [49] Møller, A. P. Mating systems among European passerines: a review. *Ibis*, 1986, **128**: 234~250.
- [50] Orians, G. H. On the evolution of mating systems in birds and animals. *Am. Nat.*, 1969, **103**: 598~603.
- [51] Jarvi, T., E. Roskaft, T. Slagsvold. The conflict between male polygamy and female monogamy: some comments on the "cheating hypothesis". *Am. Nat.*, 1982, **120**: 689~691.
- [52] Slagsvold, T., J. T. Lifjeld. Why are some birds polyterritorial? *Ibis*, 1988, **130**: 65~68.
- [53] Skutch, A. F. Helpers among birds. *Condor*, 1961, **63**: 198~226.
- [54] Frith, H. J., S. J. J. F. Davies. Ecology of the magpie goose, *Anseranas semipalmata* Latham (Anatidae). *CSIRO Wildl. Res.*, 1961, **6**: 91~141.
- [55] Koenig, W. D., P. B. Stacey. Acorn woodpeckers: group living and food storage under contrasting ecological condition. In: Stacey, P. B., W. D. Koenig ed. *Cooperative Breeding in Birds*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 415~453.
- [56] Craig, J. L., I. G. Jamieson. Pukeko: different approaches and some different answers. In: Stacey, P. B., W. D. Koenig ed. *Cooperative Breeding in Birds*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 385~412.
- [57] Vehrencamp, S. L. Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris*. *Science*, 1977, **197**: 403~405.
- [58] Vehrencamp, S. L. The adaptive significance of communal nesting in groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1978, **4**: 1~33.
- [59] Davis, D. E. Social nesting habits of the smoothbilled ani. *Auk*, 1940, **57**: 179~218.
- [60] Davies, N. B. Dunnock: cooperation and conflict among males and females in a variable mating system. In: Stacey P. B., W. D. Koenig ed. *Cooperative Breeding in Birds*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 415~453.
- [61] Gibbs, H. L., A. W. Goldizen, C. Bullough *et al.* Parentage analysis of multi-male social groups of tasmanian native hens (*Tribonyx mortierii*): genetic evidence for monogamy and polyandry. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1994, **35**: 363~371.
- [62] Stacey, P. B. Female promiscuity and male reproductive success in social birds and mammals. *Am. Nat.*, 1982, **120**: 51~64.
- [63] 孙儒泳编著. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社, 1992. 310~314.
- [64] Perrins, C. M., T. R. Birkhead ed. *Avian Ecology*. New York: Blackie, 1983.
- [65] Armstrong, E. A. Polygamy. In: Thomson A. L. ed. *A New Dictionary of Birds*. London: Nelson, 1964.