



性别分配及鸟类子代性比研究进展

刘洋^{1,2,3}, 唐丹妮^{1,2}, 詹祥江^{1*}

1. 中国科学院动物研究所, 中国科学院动物生态与保护生物学重点实验室, 北京 100101;

2. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049;

3. 北京市第八中学怡海分校, 北京 100070

* 联系人, E-mail: zhanxj@ioz.ac.cn

收稿日期: 2018-09-30; 接受日期: 2019-01-31; 网络版发表日期: 2019-03-21

国家重点研发计划(批准号: 2016YFC0503200)和国家自然科学基金(批准号: 31772479)资助

摘要 性别分配涉及物种生存策略、个体适合度以及种群动态等多方面因素影响, 一直受到研究人员的广泛关注. 鸟类是性别分配研究的理想对象. 当前, 有关鸟类性别分配已有较多研究, 其中, 子代性比作为性别分配最直接的观测指标受到研究者的普遍关注, 其影响因素对于性别分配问题的研究具有指向性的意义, 也因此成为该领域的一个研究热点. 有关子代性比影响因素的研究主要集中在环境、亲代和子代三大方面, 但是目前对于关键影响因素缺乏一般性结论, 亲鸟对子代性比的控制能力及其内在作用机制也尚不明确, 相关问题仍需不断探索. 本文以性别分配研究得以发展的4个重要观点作为基础, 对鸟类子代性比的相关研究及其进展进行了评述.

关键词 性别分配, 鸟类, 子代性比, 环境因素, 亲代因素, 子代因素

性比(sex ratio)是指两性物种中雌雄个体的比例, 通常用雄性个体数占总个体数的比例来表示^[1]. 性比差异是生活史进化研究中的基础性概念. 一直以来进化生物学家都将种群中个体在怀孕(primary sex ratio, 初级性比)、出生至成体(secondary sex ratio, 次级性比)、性成熟(adult sex ratio, 成体性比, 包含性成熟但不参与繁殖的个体; operational sex ratio, 有效性比, 即种群中可参与繁殖的雌雄个体比)各个时期的性比视为种群动态和生存策略进化的催化剂^[2]. 性比作为重要的生物学和生态学概念, 由于涉及物种生存策略、婚配策略、繁殖策略、种群动态、个体适合度和社会地位等多方面影响, 一直以来都受到研究人员的广泛

关注^[3-5].

子代性比(offspring sex ratio), 顾名思义, 是指物种在繁殖过程中产生的雄性后代与雌性后代个体的比例. 性别分配(sex allocation)是指物种繁殖中亲代对雌雄后代的资源分配^[6]. 子代性比是性别分配最直接的观测指标, 也是检验性别分配假说的关键量度. 在自然界中, 子代性比在物种和种群水平上都展现出了极大的差异, 产生差异的原因仍存在激烈的争论^[7,8]. 目前普遍被接受的进化理论认为, 当雌雄子代的繁殖价值不同时, 雌雄双亲为适应不同环境的自然选择或性选择作用, 提升其生存、繁殖竞争力, 会选择产生更多具有更高适合度和更具有繁殖优势性别的子代^[5,9,10], 从而导致子

引用格式: 刘洋, 唐丹妮, 詹祥江. 性别分配及鸟类子代性比研究进展. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 392-402

Liu Y, Tang D N, Zhan X J. Sex allocation and progress in the studies on offspring sex ratio of birds (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 392-402, doi: 10.1360/N052018-00199

代性比的偏移. 子代性比的影响因素既为性别分配的生理基础研究提供了线索, 又是性别分配研究的绝佳素材, 也因此成为该领域的重要研究方向.

近年来, 以分子性别鉴定为代表的分子生物学应用技术的发展, 为子代性比数据的获得提供了方便, 围绕子代性比开展的相关研究也在不断增加和深入. 基于此, 本文以性别分配发展中的4种主要观点为基础, 对子代性比的相关研究进展进行了评述, 并对未来的研究方向进行了展望.

1 性别分配主要观点

性别分配所探讨的核心问题是对两性物种而言, 如何将有限的资源分配给雌性和雄性后代, 从而获得最高的适合度回报. 最初, 达尔文意识到无偏离的性别分配与他提出的自然选择理论间的冲突, 于是试图寻找可能的解释, 但结果并不令人满意^[2]. 后来, Fisher^[1]也开始关注这一问题, 并提出性别分配的频率依赖选择和均衡假说, 为后续性比相关研究的发展奠定了基础. 对性别分配比较详细的现代研究始于Hamilton^[11]对昆虫和螨虫性别分配的观察. 经过几十年不断的野外和实验研究, 围绕性别分配提出了系列观点, 形成了比较完善的性别分配假说体系^[1,7,11,12]. 综合来讲, 性别分配假说体系的形成主要基于以下4个主要观点^[13].

1.1 费氏假说

费氏假说(Fisher's hypothesis)认为, 每个子代都有双亲, 同一繁殖对中雌雄亲本对子代的遗传贡献相等, 因而自然选择应该倾向于使雌雄双亲对雌雄子代投入相等^[1]. 假设雌雄个体的繁殖代价相同, 如果一个种群中雄性个体多于雌性个体, 则每个雄性个体平均获得的配偶数将会少于一个, 此时雌性个体的繁殖价值就会较高, 这将促使亲代生产相对较多的雌性子代, 反之亦然, 种群的雌雄比因此可以保持在1:1. Smith和Price^[14]将费氏假说进一步拓展为进化稳定对策(evolutionary stable strategy, ESS). 其主要观点为在繁殖过程中无论雌雄子代的繁殖代价是否相同, 亲代对雌雄子代的资源投资水平都应该是相等的, 若雄性子代的繁殖代价是雌性子代的两倍, 那么繁殖产生的雄性子代数量就应该是雌性子代的1/2.

费氏假说为性别分配研究提供了一个零假设. 当性比发生偏离时, 表明一定有某种原因导致了偏离的产生. 此外, 它也代表了一种性别分配的频率依赖选择观点(frequency-dependent selection): 当性别偏向某一性别时, 另一性别的繁殖价值就会变得相对更高, 这样就会促使亲代生产更多繁殖价值较高性别的个体, 从而使性比达到均衡. 频率依赖选择观点为后期性别分配的发展奠定了基础^[13].

1.2 社会环境假说

在进化稳定对策的基础上, 若考虑到环境的选择作用, 种群的性比就可能无法保持平衡而产生偏移. 社会环境假说(social environment hypothesis)试图利用环境因素解释一些物种中的性比偏移现象, 包括局域配偶竞争(local mate competition)、局域资源竞争(local resource competition)和局域资源增强(local resource enhancement)三种观点. 局域配偶竞争的提出是将孟德尔遗传定律与达尔文自然选择理论相结合. 该观点认为, 当种群中同胞兄弟存在配偶竞争时, 性比会偏向竞争不激烈的雌性^[11]. 局域资源竞争的提出是基于不同性别子代的归家冲动不同而可能导致的性比偏离^[15]. 例如, 雀形目(Passeriformes)鸟类的扩散通常为偏雌扩散^[16], 而雁形目(Anseriformes)鸟类的扩散通常为偏雄扩散^[17]. 根据本地资源竞争的观点可以预测, 雀形目鸟类的子代性比应该偏向雌性, 而雁形目鸟类的子代性比则应该偏向雄性. 这一预测在喜鹊(*Pica pica*)、美洲潜鸭(*Aythya americana*)等物种的研究中得到了验证, 喜鹊的子代性比偏向雌性而美洲潜鸭的子代性比偏向雄性^[18]. 局域资源增强的提出是基于合作繁殖行为中的性别偏向. 该观点认为, 当种群缺少帮手时, 亲代会调整子代性比偏向更愿成为帮手的一方, 这在一些研究结果中得到了验证^[13], 如笑翠鸟(*Dacelo novaeguineae*)^[19]、赛岛苇莺(*Acrocephalus sechellensis*)^[20].

1.3 特里弗斯-威拉德假说

特里弗斯(Trivers)和威拉德(Willard)将社会环境假说延伸、归纳并进一步提出了整合性的假说. 他们认为在选择的作用下, 繁殖者会根据自身条件调整子代的性别分配^[12]. 其主要观点是, 繁殖雌雄子代的相对适合度代价和收益可能会随双亲自身条件或其他任

何变量的变化而变化, 这就会使亲代相应的调整子代性别分配^[12]。

他们以北美驯鹿(*Rangifer tarandus*)为模型来对结果进行预测。假设在一个北美驯鹿种群中, 身体状态好的雄性个体会竞争掉其他雄性个体, 使更多的雌性驯鹿受孕; 而身体状态好的雌性驯鹿虽然有更强的抚育后代能力, 但这不会对其繁殖成功率产生显著的影响。在该假设条件下, 一个身体状态良好的成年雌性个体繁殖产生雄性子一代比产生身体状态相同的雌性子一代会获得更多的存活子二代, 而一个身体状态较差的雌性繁殖产生雌性子代反而会获得更多的存活子二代。

繁殖者会根据自身条件或外界环境的变化而对子代性比进行调整是最常被验证的观点之一, 其适用条件也在不断地被扩展。Charnov等人^[21,22]将该假设运用于雌雄异体和雌雄同体的物种中, 进行了一系列的验证研究。在其中一个研究中, 他们预测在寄生蜂的繁殖中, 雌性个体会根据宿主的大小来调整子代性比, 这在米象娜金小蜂(*Lariophagus distinguendus*)的繁殖中得到了验证^[22]。有关鸟类合作繁殖的研究结果也表明, 亲代会根据帮手数量和配偶吸引力调整子代性比^[23,24]。

1.4 性别分配的遗传冲突

对于一些社会性昆虫, 性别分配会受到生活史和社会等级关系的约束, 这无法使用传统的选择理论解释。Trivers和Hare^[25]在社会性膜翅目(Hymenoptera)昆虫(蚂蚁、蜜蜂和黄蜂)的研究中将频率依赖选择理论^[1]和广义适合度理论(inclusive fitness theory)^[26]相结合, 探究了工蚁与蚁后、工蜂与蜂后(worker-queen conflict)之间性别分配的遗传冲突, 揭示了社会群体内的性别分配冲突。

膜翅目昆虫作为单倍二倍体生物, 在繁殖中, 未受精的卵会发育成单倍体雄虫, 受精卵则发育成双倍体雌虫。工蚁、工蜂与同胞姐妹之间共同享有来自父亲的全部基因和来自母亲的一半基因, 其亲缘关系为3/4, 而同胞兄弟之间只共同享有来自母亲的一半基因, 其亲缘关系为1/4。这样工蚁、工蜂就会倾向于将资源投入到亲缘关系近的同胞姐妹中, 而非亲缘关系较远的雄性同胞间, 这就会造成工蚁与蚁后、工蜂与蜂后之间的遗传冲突。这种假设在铺道蚁(*Tetralorium*

caespitum)和红弓背蚁(*Camponotus ferrugineus*)等物种中得到了验证, 其蚁巢中雌雄后代的比例约为3:1。而在悍蚁(*Polyergus breviceps*)巢中后代的性比接近1:1, 这与其全部工蚁均为掠夺所得, 与巢中后代没有亲缘关系的生活史特征相符。这些结果为亲缘选择理论和性比研究的发展提供了定量的证据。

2 鸟类子代性比调整的影响因素

鸟类性别分配研究作为一项基础性研究, 国内外研究者开展了大量的工作, 但目前我们对鸟类性别分配的理解仍比较有限^[27,28]。20世纪80年代以前, 研究者们还都认为鸟类的性别分配不存在显著差异^[29-31]。后来随着鸟类性别鉴定技术的发展, 鸟类性别的判断方法不再局限于简单的个体形态学, 分子生物学技术手段被越来越多地运用到实际研究中^[32], 有关鸟类性比状况的研究也逐渐变得精确和深入。研究者在证实了部分鸟类性别分配不存在显著差异现象的同时^[33-35], 也发现在鸟类繁殖中存在着多样的性别分配现象^[36,37]。

据统计, 全球60%的鸟类是雌雄同型的单态性鸟类, 在分子生物学技术出现之前, 即使是雌雄异型的鸟类, 判断个体性别也只有性成熟之后主要根据个体形态进行区别^[34], 这大大限制了鸟类性比研究的发展。在20世纪90年代前后, 分子生物技术被成熟地应用到鸟类性别鉴定中, 尤其是新出壳雏鸟性别的确定, 这使获得研究鸟类性比所需的数据变得更加容易, 有关鸟类性比的研究也从次级性比扩展到初级性比, 此后相关研究得到突飞猛进的发展^[36]。

在鸟类繁殖中, 亲代调控子代性比偏离均衡的作用机制有两种, 一种是雌鸟产卵时对性比的调控, 即初级性比, 这种调控可能与一系列的生理机制或环境诱因有关^[35]; 另一种为不同卵出壳率或雏鸟死亡率所造成的雏鸟孵化后的性比调控, 即次级性比^[5,38]。在鸟类繁殖中, 影响子代性比的因素有多种, 大体可分为环境因素、亲代因素和子代因素。其中环境因素又包含繁殖时间、栖息地质量、帮手数量和公众信息等; 亲代因素包括雌雄亲鸟的繁殖经验、亲缘关系、身体状态和雄性吸引力等; 子代因素包括窝卵数、产卵顺序、孵化顺序等。

2.1 环境因素与子代性比

(1) 繁殖时间. 繁殖时间是研究者较早就关注到的一个影响鸟类子代性比的因素^[39-43]. 早在1977年研究者就发现在大尾拟八哥(*Quiscalus mexicanus*)的繁殖中, 随着繁殖季的推移, 子代性比会逐渐偏雌^[44]. 这可能是因为随着繁殖季的推移, 食物会变得越来越短缺, 造成雄性(体型较大)雏鸟的死亡率比雌性雏鸟更高. 在后期一些鸟类研究中也发现了子代性比受繁殖时间影响的现象^[7]. 例如, Korpimäki等人^[45]对芬兰一个红隼(*Falco tinnunculus*)种群的研究发现, 食物丰富度较低或适中的年份, 繁殖季晚期雄性子代(体型较小)的比例比繁殖季早期高.

不同物种间由于生态习性的不同, 繁殖时间对子代性比的影响通常会有差异^[46]. 例如, 矶鹬(*Actitis hypoleucos*)和斑腹矶鹬(*A. macularius*)的对比研究就发现, 随着繁殖季的推移, 矶鹬的子代性比会由繁殖季早期的偏雄转变为偏雌, 而斑腹矶鹬的子代性比不会随繁殖季节的推移而变化^[47]. 当然, 并不是所有鸟类的子代性比都会受到繁殖时间的影响, 如地山雀(*Pseudopodoces humilis*)在繁殖中, 子代性比就不受繁殖时间的影响^[48]. 对于同一物种的不同种群, 繁殖时间对子代性比的影响也可能是不同的. 例如, 环颈鸻(*Charadrius alexandrinus*), 国外研究者发现其子代性比与孵化日期间存在显著相关性^[49], 而国内研究者则发现在整个繁殖期内其雏鸟的子代性比均未出现明显的波动^[46].

(2) 栖息地质量. 栖息地质量也是影响鸟类子代性比的重要因素^[50-53]. 研究人员通常以间接的方式对栖息地质量进行分类来探究其对子代性比的影响. 在草地鹨(*Anthus pratensis*)的繁殖研究中^[54], 研究者将关注点聚焦在农业放牧活动对鸟类繁殖及子代性比的影响上. 他们根据农田生态系统中耕作方式的不同进行栖息地质量分类. 结果发现, 在高质量栖息地(受干扰程度低)繁殖的草地鹨子代性比会偏雄, 而在质量较差的栖息地(受干扰程度高)中繁殖的子代性比会偏雌. Bouvier等人^[55]对法国南部苹果园的一群大山雀(*Parus major*)的研究中将栖息地按照使用杀虫剂剂量划分为高剂量区、中等剂量区和有机区(即不使用杀虫剂). 结果发现, 在质量较差的栖息地(高剂量区)繁殖的大山雀子代性比会偏雌. 在蓝山雀(*Cyanistes caeruleus*)

的研究中, 子代性比会受栖息地质量和雄鸟身体质量的共同影响^[56]. 研究者以橡树数量来衡量栖息地质量, 结果发现在高质量(橡树数量多)的生境中, 子代性比与雄鸟身体质量间有很强的正相关关系, 但在低质量的生境中子代性比则不受雄鸟身体质量的影响.

(3) 帮手数量. 对于合作繁殖的鸟类, 子代通常会帮助亲代抚育后代, 这种帮手行为通常又有性别间的差异, 即某一种性别的子代比另一种性别的子代更偏向于向亲鸟提供帮助, 这种现象在一些物种中已得到了验证^[13,57]. Griffin等人^[57]对几项有关子代性比和帮手数量的研究进行综合分析发现, 亲鸟会根据帮手数量对子代性比进行调整. 但也有一些鸟类例外, 如矿吸蜜鸟(*Manorina melanophrys*)^[58]. 矿吸蜜鸟通常由几百只鸟共同组成一个大种群, 这个大种群又由很多小种群构成, 每个小群中有一到三只繁殖的雌性亲鸟和几只非繁殖帮手, 且帮手通常是雄性. 研究表明, 新形成的小群第一年的子代初级性比偏雌, 而结群一年以上的小群子代初级性比都是偏雄的, 但没有证据表明亲鸟会根据帮手的数量调整子代性比^[58]. 2013年, Stubblefield和Orzack^[36]综合几项已发表的研究通过元分析(Meta-analysis)对子代性比和帮手效力进行研究, 发现子代性比总会偏向更愿意提供帮助的一方, 繁殖者并不只是在愿意提供帮助的性别个体较少时才通过产生更多这一性别的后代来获得更多的帮助^[37]. 但是也有一些研究表明, 合作繁殖巢中帮手的出现不会使子代性比出现偏倚, 如地山雀^[48]、银喉长尾山雀(*Aeginthos caudatus*)和红头长尾山雀(*A. concinnus*)^[4]等. 2017年一项对合作繁殖鸟类的综合研究同样发现, 无论帮手数量充足还是缺乏, 子代性比和帮手性比均没有表现出显著的相关性^[59].

(4) 公众信息. 研究发现, 公众信息(public information)是动物做出一些行为选择的重要依据, 如鸟类在取食、栖息地选择、配偶选择等方面都可能会利用公众信息做出决策^[60]. 因此, 公众信息也可能是影响鸟类性比的潜在因素. 秦玉芳^[61]以鸟类声音作为公众信息的载体, 研究了大山雀声音回放对子代性比影响情况. 结果发现, 公众信息对大山雀子代的初级性比和次级性比都有一定程度的影响, 在繁殖前回放雄性个体的声音会使子代性比偏雌. 该研究表明, 大山雀会根据雄性个体的声音判断种群的性比情况, 从而对子代性比进行调整. 当前, 已有较多关于公众信息对

鸟类行为选择的影响研究, 但鲜有人考虑公众信息对鸟类子代性比的影响, 秦玉芳^[61]的研究为鸟类性比的研究提供了新的思路。

2.2 亲代因素与子代性比

(1) 繁殖经验和年龄. 繁殖经验通常与年龄密切相关, 随着年龄的增长而更加丰富, 两者都可能是影响鸟类子代性比的重要因素^[62,63]. 研究发现, 漂泊信天翁(*Diomedea exulans*)年轻、繁殖经验较少的繁殖个体比年老、繁殖经验较多的繁殖个体更倾向于产生更多的雄性子代^[63]. 研究者指出, 漂泊信天翁雄性雏鸟通常比雌性雏鸟大, 抚养雄性雏鸟可能要花费更多的能量, 年长而经验丰富的繁殖对倾向于生产更多雌性后代以此降低繁殖代价. Benito等人^[24]对普通燕鸥(*Sterna hirundo*)的研究发现, 雌鸟的繁殖经验会对子代性比产生影响, 具有较多繁殖经验的雌鸟会产生更少的雄性后代. 猛禽的繁殖经验和年龄也可能是影响子代性比的重要因素. 例如, 在西班牙雕(*Aquila adalberti*)的繁殖中, 繁殖者年龄会影响子代的次级性比, 当种群处于下降期时, 亚成体参与繁殖的比例会增高, 而有亚成体的繁殖对会产生更多的雄性子代^[64]. 在库氏鹰(*Accipiter cooperii*)的研究中则发现, 首次参与繁殖的二年龄雌性个体偏向产生更多体形较小的雄性后代, 而大于二年龄雌性个体所产子代性比较为均衡^[65].

(2) 亲缘关系. 当前, 有关鸟类亲缘关系对子代性比的影响研究相对较少, 但亲缘关系也可能是影响子代性比的因素^[66,67]. 根据远缘雄性假说(outbred son hypothesis), 当远缘杂交的雄性比近交雄性具有更高适合度, 且交配成功率在雄性个体间的变异比在雌性个体间的变异大时, 雌性个体可能就会通过产生更多的雄性子代来获得更高的适合度回报. 因此, 当雌性个体与亲缘关系较远的雄性配对时, 应该对子代投入更多且产生更多的雄性后代. 这在尖尾娇鹀(*Chiroxiphia lanceolata*)的繁殖研究中得到了验证^[67]. 尖尾娇鹀是一种一夫多妻制的雀形目鸟类, 在繁殖中, 雌性尖尾娇鹀所产卵的体积会随配偶间亲缘关系的增进而减小, 子代为雄性的可能性也会随配偶间亲缘关系的增进而降低, 但子代性比并不会随雌性亲鸟的年繁殖成功率和遗传异质性而改变. 同时, 也有研究表明亲缘关系不会对子代性比产生影响, 如歌带鹀(*Melospiza melodia*)无论是刚孵化时的子代性比还是即将出飞时

的子代性比, 与配偶间的亲缘关系都不存在相关关系^[68].

(3) 雌鸟身体状况. 雌鸟身体状况, 包括体重等形态学指标、年存活率或寿命等生存指标, 也包括激素水平等生理指标, 也可能是影响子代性比的重要因素^[12,69]. Romano等人^[70]对意大利北部23个繁殖聚集地家燕(*Hirundo rustica*)的研究表明, 雌性亲鸟的年存活率与雄性子代的比例呈正相关关系. 研究者认为, 根据个体寿命可以预测其一生的繁殖次数, 因此个体寿命是反映总繁殖成功率的一个重要指标. 在该研究中, 研究者通过人为控制部分家燕巢的窝雏数, 发现窝雏数和子代性比的改变不会对雌性亲鸟的年存活率造成影响, 但雌性亲鸟的寿命却可以很好地预测雄性子代的寿命, 却不能预测雌性子代的寿命. 该研究表明雌性家燕会根据自身状态对子代性比进行调整而获得更高的繁殖产出. 对日本家燕(*Hirundo rustica gutturalis*)的研究则证实体型更大的雌鸟倾向于产生更多的雄性后代^[71]. 在红头长尾山雀的繁殖中, 雌鸟会根据自身与雄鸟的共有特征(尾长和附肢粗)差异调控子代性比^[4]. 也有研究表明雌鸟身体状态不会对子代性比产生影响. 例如, 雌性蓝脸鹦雀(*Erythrura trichroa*)会根据实验者所提供的喂食质量来调整子代初级性比, 但不会根据自身身体状态来调整子代性比^[72]. 在斑尾榛鸡(*Bonasa sewerzowi*)的繁殖中, 雌鸟的身体状态不会对子代的性别产生影响^[73]. 对于黄腹山鹪莺(*Prinia flaviventris*), 子代性比与双亲身体质量无显著相关性^[35]. Riechert等人^[74]对普通燕鸥的研究结果发现, 雌性亲鸟体内的皮质酮含量水平不会对子代的初级性比造成影响. Merklings等人^[75]综合前人的研究发现, 雌鸟受孕期间的睾酮水平与子代的雄性比例呈现出微弱的正相关关系.

(4) 雄性吸引力. 一些研究发现, 雄性后代的比例与雄性亲鸟的吸引力间有显著的正相关关系^[76,77]. 对于雄性繁殖者而言, 更具吸引力的个体, 如拥有更大的体格、更大的装饰羽或更快表演频率, 通常会更受雌性的青睐而获得多于平均值的交配机会. Burley^[76]据此预测, 与吸引力更大的雄性进行交配的雌性应该优先生产雄性后代, 因为与雌性后代相比, 雄性后代遗传这些可增加吸引力的基因所获得的优势更大.

上述观点在一些研究中得到了验证. 例如, 白领姬鹀(*Ficedula albicollis*)的研究就发现, 雌性白领姬鹀与

第二性征更明显的雄性个体交配所产子代性比会偏雄^[77]。白领姬鹀的配对方式是一雄多雌制, 雄性个体前额和翅上的白斑可以显示个体的身体状况, 白斑越大意味着个体质量越高。因此, 与第二性征更明显的雄性个体配对的雌性产生偏雄后代可以得到更高的繁殖回报。Bookmythe等人^[5]运用元分析的方法对已发表的相关研究进行综合分析发现, 总体上与雄性吸引力更强的个体进行交配的雌性个体后代会偏雄, 与Burley的观点相一致。但进一步将雄性吸引力细分为装饰物、行为展现、雌性偏好分数、身体条件、雄性年龄、身体大小和是否为婚外父权等指标再进行分析, 则只有装饰物和身体大小显著地预测了子代性比。

2.3 子代因素与子代性比

(1) 窝卵数。当前, 有关窝卵数对鸟类子代性比的影响研究较多^[78,79]。Øigarden和Lifjeld^[79]对河乌(*Cinclus cinclus*)的研究发现, 当窝卵数较大(窝卵数=6)时, 子代中仅27%的个体为雄性, 性比偏雌; 当窝卵数为5时, 则子代中有47%的个体为雄性, 性比相对均衡。河乌是一种社会性单配制的雀形目鸟类, 通常雄性河乌要比雌性重20%左右, 因此养育雄性后代要比养育雌性后代消耗更多的能量。研究者分析亲鸟可能会权衡当前与未来的繁殖投入, 适度限制当前繁殖不至消耗过多能量, 在当前繁殖中窝卵数较大时, 亲鸟会偏向产生较少的高消耗后代——雄性后代^[79]。黄嘴白鹭(*Egretta eulophotes*)在繁殖中也会根据窝卵数的变化而调整子代性比^[80]。除野外观察研究外, 也有研究者开展了相关的实验研究。Bowers等人^[81]对莺鹋鹀(*Troglodytes aedon*)开展过窝卵数控制实验研究。莺鹋鹀通常产6~7枚卵, 实验中研究人员人为移除部分卵, 使亲鸟产生更多的卵, 总窝卵数变成8~10枚。结果表明, 产生更大窝卵数的雌鸟会产生更多的雄性后代, 相较而言, 产生较小窝卵数的雌鸟会产生更多的雌性子代。窝卵数也可能与其他因素一同影响子代性比。家燕的产卵日期会影响子代性比, 但这种影响会因窝卵数的变化而不同^[82]。具体来讲, 当窝卵数较大时, 随着产卵日期的推移, 子代中雄性比例会增加; 当窝卵数适中时, 性比不会随产卵日期变化; 当窝卵数较小时, 随产卵日期的推移, 子代中雄性比例又会降低。当然, 也有一些研究表明窝卵数与子代性比间不存在相关性关系, 如大山雀^[61]。

(2) 孵化顺序。有关孵化顺序对鸟类子代性比的影响已有较多研究^[32,83]。巢内共享假说(intra-brood sharing-out hypothesis)认为, 最后孵化的个体可得到的资源最少, 所以亲代的最优选择是将在孵化顺序靠后的个体调整为繁殖代价较低的性别, 从而降低最后孵化个体的死亡率^[84]。而巢内竞争假说(intra-brood competitive equilibrium hypothesis)认为, 最后孵化的子代是个体较大的一方才是对亲鸟更为有利的选择, 这样最后孵化个体可以更好地参与竞争从而降低其死亡率^[85]。现有关于孵化顺序和子代性比的研究并没有得出一致的结论。Tryjanowski等人^[86]对白鹳(*Ciconia ciconia*)的研究结果显示, 孵化较早的个体主要是雄性(繁殖代价较高的一方); Moreno-Rueda等人^[83]对南灰伯劳(*Lanius meridionalis*)的研究表明, 孵化顺序对子代性比会造成影响, 但这种影响同时受窝卵数的影响: 当窝卵数为5时, 最后孵化个体偏雄(繁殖代价较低的一方); 而当窝卵数为6时, 处于孵化中间位置的个体会偏雌(繁殖代价较高的一方); Bonter等人^[87]对银鸥(*Larus argentatus*)的研究则发现, 孵化顺序对子代的初级性比和次级性比都不会产生影响。

3 总结与展望

性别分配是动物在繁殖中亲代对子代的资源分配, 涉及物种生存策略、婚配策略、繁殖策略、种群动态、个体适合度和社会地位等多方面影响。自达尔文以来, 研究者们围绕性别分配的产生和维持机制提出了比较完善的假说体系^[1,7,11,12]。其中, 费氏假说是性别分配体系建立的重要基础, 他的主要观点是在选择的作用下动物种群会产生均衡的性比。该假说能够解释种群性比均衡的原因, 但不能解释性比偏离的现象。社会环境假说的提出解释了环境因素是一些物种性比偏离的原因。特里弗斯-威拉德假说在社会环境假说的基础上进行了延伸, 认为繁殖者自身条件或外界环境的变化都可能使子代性比出现偏离。上述假说的提出都是基于二倍体动物, 无法解释单倍二倍体昆虫繁殖中性别分配与遗传间的冲突。Trivers和Hare^[25]利用频率依赖选择理论和广义适合度理论解释了上述冲突, 表明了亲缘关系也会是影响子代性比的重要因素。

当前, 动物在繁殖中对子代性比的调控已经成为了进化生物学和生态学相关研究的热点, 但也是充满

挑战的研究方向^[88-90]。研究者们围绕鸟类性别分配影响因素开展了广泛研究, 在已有的研究中, 研究者们对研究周期较短的野外观察研究开展的较为深入, 如繁殖时间^[39-43]、栖息地质量^[50-53]、帮手数量^[13,36,57]、窝卵数^[78-82]和孵化顺序^[84-87]等对子代性别分配的影响; 而针对野外研究周期较长的研究开展得较少, 如亲鸟的繁殖经验^[62,63]、亲鸟身体状态^[12,33,69]等对子代性别分配的影响。由于研究数据获取难度较大, 有关亲缘关系^[66,67]和公众信息^[60,61]等因素对鸟类子代性比的影响研究也比较少。在后期相关研究中, 还应增强对当前研究相对薄弱的领域开展工作。

目前的研究表明, 动物对子代性别的调控机制是非常复杂的, 既可能有外界环境因子的参与, 也可能受到繁殖者自身状态的影响, 还可能与同胞间的竞争与合作相关^[5,7,13], 影响鸟类子代性比的影响因素大体可以总结为环境因素、亲代因素和子代因素三大类。在以往研究中, 研究者大多针对单一因素或单个物种开展研究, 回答的问题也往往是片面和不完整的。因而当前对性别分配的研究还未形成完整的理论体系。我们建议在研究中将环境、亲代和子代等多方面因素综合考虑, 更加全面地探究相关因素对子代性比的影响, 通过获取充分而全面的数据并进行综合分析, 才可能对某一物种的子代性比和性别分配策略有一个较全面的了解。

当然, 子代性比的分配在大类群上也可能存在着一些普遍模式^[5,90], 但目前学术界尚未将现有成果综

合并形成统一理论。元分析是一种系统化地收集已有研究中的大类群数据进行统一化研究的方法, 相较于传统的文献引用, 元分析在数据收集和数值分析上都更加客观, 更具有指示性^[91], 研究成果也更加可靠并具有说服力。在后期研究中, 除对单一物种的性比开展研究外, 利用元分析等其他统计学方法对大类群子代性比进行分析研究也是未来研究的一种方向。此外, 当前对于性别分配的研究多限于生态学领域, 遗传学因素或亲代体内的生化调控对子代性比有多大的调控力也是一个值得考虑的问题。随着实验技术的不断创新和测序技术的蓬勃发展, 若能将实验数据、组学数据与生态学数据整合运用在性别分配的研究中, 可能会对子代性比的研究起到巨大的推动作用。

在鸟类性比研究方面, 国内的相关研究起步晚于国外, 在研究数量和深度方面都与国外相关研究存在一定的差距。但近年来随着新的技术手段, 尤其是分子生物学技术的广泛应用, 国内关于鸟类性比的研究陆续展开, 涉及的鸟类物种日益增多, 研究的方向和领域也在不断得到拓展^[4,35,46,75]。更为值得一提的是, 相较于国外, 我国的鸟类研究有着得天独厚的优势: 广袤的国土和多样的气候环境为研究者提供了丰富的研究地域; 丰富的鸟类数量和多样的鸟类物种, 尤其是许多中国特有种, 为研究者提供了大量不可多得的研究对象。随着国内鸟类学研究范围的扩大, 研究力度的深入, 相关研究数据和科研成果都在不断增加, 有关鸟类性比的研究水平也会不断提高。

参考文献

- 1 Fisher R A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Oxford University Press, 1930
- 2 Darwin C. The Descent of Man and Selection In Relation To Sex. 2nd ed. London: John Murray, 1871
- 3 Kokko H, Jennions M D. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J Evol Biol*, 2008, 21: 919-948
- 4 Li J Q. The breeding behavior and sex ratio of black-throated tit (*Aegithalos concinnus*) and long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*). Dissertation. Beijing: Beijing Normal Univ, 2010 [李建强. 红头长尾山雀(*Aegithalos concinnus*)和银喉长尾山雀(*Aegithalos caudatus*)的繁殖行为与性比的研究. 博士学位论文. 北京: 北京师范大学, 2010]
- 5 Booksmythe I, Mautz B, Davis J, et al. Facultative adjustment of the offspring sex ratio and male attractiveness: a systematic review and meta-analysis. *Biol Rev*, 2017, 92: 108-134
- 6 Charnov E L. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1979, 76: 2480-2484
- 7 Komdeur J, Pen I. Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory and practice. *Philos Trans R Soc Lond B Biol*, 2002, 357: 373-380
- 8 Donald P F. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 2007, 149: 671-692
- 9 Benvenuti B, Walsh J, O'Brien K M, et al. Annual variation in the offspring sex ratio of saltmarsh sparrows supports Fisher's hypothesis. *Auk*,

- 2018, 135: 342–358
- 10 Vanthournout B, Busck M M, Bechsgaard J, et al. Male spiders control offspring sex ratio through greater production of female-determining sperm. *Proc R Soc B*, 2018, 285: 20172887
 - 11 Hamilton W D. Extraordinary sex ratios. *Science*, 1967, 156: 477–488
 - 12 Trivers R L, Willard D E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 1973, 179: 90–92
 - 13 West S A. Sex Allocation. Princeton: Princeton University Press, 2009
 - 14 Smith J M, Price G R. The logic of animal conflict. *Nature*, 1973, 246: 15–18
 - 15 Hamilton W D, May R M. Dispersal in stable habitats. *Nature*, 1977, 269: 578–581
 - 16 Greenwood P J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav*, 1980, 28: 1140–1162
 - 17 Lessells C M. Natal and breeding dispersal of Canada geese *Branta canadensis*. *Ibis*, 1985, 127: 31–41
 - 18 Gowaty P A. Differential dispersal, local resource competition, and sex ratio variation in birds. *Am Nat*, 1993, 141: 263–280
 - 19 Legge S, Heinsohn R, Double M C, et al. Complex sex allocation in the laughing kookaburra. *Behav Ecol*, 2001, 12: 524–533
 - 20 Komdeur J, Daan S, Tinbergen J, et al. Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature*, 1997, 385: 522–525
 - 21 Charnov E L, Bull J J, Maynard Smith J. Why be an hermaphrodite? *Nature*, 1976, 263: 125–126
 - 22 Charnov E L, Los-den Hartogh R L, Jones W T, et al. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, 1981, 289: 27–33
 - 23 West S A, Sheldon B C. Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science*, 2002, 295: 1685–1688
 - 24 Benito M M, Schielzeth H, González-Solís J, et al. Sex ratio adjustments in common terns: influence of mate condition and maternal experience. *J Avian Biol*, 2013, 44: 179–188
 - 25 Trivers R L, Hare H. Haploidploidy and the evolution of the social insect. *Science*, 1976, 191: 249–263
 - 26 Hamilton W D. The genetical evolution of social behavior. II. *J Theor Biol*, 1964, 7: 17–52
 - 27 Sheldon B C. Recent studies of avian sex ratios. *Heredity*, 1998, 80: 397–402
 - 28 Pen I. Sex Allocation: In a Life History Context. Groningen: Rijksuniversiteit Groningen, 2000
 - 29 Charnov E L. The Theory of Sex Allocation. Princeton: Princeton University Press, 1982
 - 30 Clutton-brock T H. Sex ratio variation in birds. *Ibis*, 2008, 128: 317–329
 - 31 Bull J J, Charnov E. How fundamental are Fisherian sex ratios? *Oxf Surv Evol Bio*, 1988, 5: 96–135
 - 32 Hasselquist D, Kempenaers B. Parental care and adaptive brood sex ratio manipulation in birds. *Philos Trans R Soc Lond B Biol*, 2002, 357: 363–372
 - 33 Ding Z, Ji F, Huang Q, et al. Brood sex ratio in the Yellow-bellied Prinia (*Prinia flaviventris*). *Avian Res*, 2017, 8: 15
 - 34 Griffiths R, Double M C, Orr K, et al. A DNA test to sex most birds. *Mol Ecol*, 1998, 7: 1071–1075
 - 35 Alonso-Alvarez C. Manipulation of primary sex-ratio: an updated review. *Avian Poul Biol Rev*, 2006, 17: 1–20
 - 36 Stubblefield J W, Orzack S H. Resource transfers and evolution: helpful offspring and sex allocation. *Theor Popul Biol*, 2013, 83: 64–81
 - 37 Ewen J G, Cassey P, Møller A P. Facultative primary sex ratio variation: a lack of evidence in birds? *Proc R Soc B*, 2004, 271: 1277–1282
 - 38 Mainwaring M C, Lucy D, Hartley I R. Parentally biased favouritism in relation to offspring sex in zebra finches. *Behav Ecol Sociobiol*, 2011, 65: 2261–2268
 - 39 Dijkstra C, Daan S, Buker J B. Adaptive seasonal variation in the sex ratio of kestrel broods. *Funct Ecol*, 1990, 4: 143–147
 - 40 Olsent P D, Cockburn A. Female-biased sex allocation in peregrine falcons and other raptors. *Behav Ecol Sociobiol*, 1991, 28: 417–423
 - 41 Daan S, Dijkstra C, Weissing F J. An evolutionary explanation for seasonal trends in avian sex ratios. *Behav Ecol*, 1996, 7: 426–430
 - 42 Smallwood P D, Smallwood J. Seasonal shifts in sex ratios of fledgling American kestrels (*Falco sparverius paulus*): the early bird hypothesis. *Evol Ecol*, 1998, 12: 839–853
 - 43 Mora O, del Mar Delgado M, Penteriani V. Secondary sex ratio in Eurasian Eagle-owls: early-breeding females produce more daughters. *J Raptor Res*, 2010, 44: 62–65
 - 44 Howe H F. Sex-ratio adjustment in the common grackle. *Science*, 1977, 198: 744–746
 - 45 Korpimäki E, May C A, Parkin D T, et al. Environmental- and parental condition-related variation in sex ratio of kestrel broods. *J Avian Biol*, 2000, 31: 128–134
 - 46 Que P J. Breeding success and population genetic structure of Kentish plover (*Charadrius alexandrinus*) in China (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Beijing: Beijing Normal Univ, 2015 [阙品甲. 中国环颈鸻(*Charadrius alexandrinus*)的繁殖成功率与种群遗传结构研究. 博

- 士学位论文. 北京: 北京师范大学, 2015]
- 47 Andersson M, Wallander J, Oring L, et al. Adaptive seasonal trend in brood sex ratio: test in two sister species with contrasting breeding systems. *J Evol Biol*, 2003, 16: 510–515
- 48 Chen W. Breeding strategies of Tibetan ground tit, (*Pseudopodoces humilis*) from the northern Tibetan Plateau (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Wuhan: Wuhan Univ, 2011 [陈伟. 藏北高原地山雀繁殖策略研究. 博士学位论文. 武汉: 武汉大学, 2011]
- 49 Szekely T, Cuthill I C, Yezerinac S, et al. Brood sex ratio in the Kentish plover. *Behav Ecol*, 2004, 15: 58–62
- 50 Suorsa P, Helle H, Huhta E, et al. Forest fragmentation is associated with primary brood sex ratio in the tree creeper (*Certhia familiaris*). *Proc R Soc B*, 2003, 270: 2215–2222
- 51 Rutz C. Brood sex ratio varies with diet composition in a generalist raptor. *Biol J Linn*, 2012, 105: 937–951
- 52 Katzner T E, Jackson D S, Ivy J, et al. Variation in offspring sex ratio of a long-lived sexually dimorphic raptor, the Eastern Imperial Eagle *Aquila heliaca*. *Ibis*, 2014, 156: 395–403
- 53 Santoro S, Green A J, Speakman J R, et al. Facultative and non-facultative sex ratio adjustments in a dimorphic bird species. *Oikos*, 2015, 124: 1215–1224
- 54 Prior G L, Evans D M, Redpath S, et al. Birds bias offspring sex ratio in response to livestock grazing. *Biol Lett*, 2011, 7: 958–960
- 55 Bouvier J C, Boivin T, Charmanier A, et al. More daughters in a less favourable world: breeding in intensively-managed orchards affects tertiary sex-ratio in the great tit. *Basic Appl Ecol*, 2016, 17: 638–647
- 56 Bell S C, Owens I P F, Lord A M. Quality of breeding territory mediates the influence of paternal quality on sex ratio bias in a free-living bird population. *Behav Ecol*, 2014, 25: 352–358
- 57 Griffin A S, Sheldon B C, West S A. Cooperative breeders adjust offspring sex ratios to produce helpful helpers. *Am Nat*, 2005, 166: 628–632
- 58 Ewen J G, Crozier R H, Cassey P, et al. Facultative control of offspring sex in the cooperatively breeding bell miner, *Manorina melanophrys*. *Behav Ecol*, 2003, 14: 157–164
- 59 Khwaja N, Hatchwell B J, Freckleton R P, et al. Sex allocation patterns across cooperatively breeding birds do not support predictions of the repayment hypothesis. *Am Nat*, 2017, 190: 547–556
- 60 Valone T J, Templeton J J. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philos Trans R Soc Lond B Biol*, 2002, 357: 1549–1557
- 61 Qin Y F. Effects of “Public information” on offspring sex ratio in great tit (*Parus major*) (in Chinese). Dissertation for Master’s Degree. Changchun: Northeast Normal Univ, 2010 [秦玉芳. “公众信息”对大山雀子代性比的影响. 硕士学位论文. 长春: 东北师范大学, 2010]
- 62 Blank J L, Nolan V Jr.. Offspring sex ratio in red-winged blackbirds is dependent on maternal age. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1983, 80: 6141–6145
- 63 Weimerskirch H, Barbraud C, Lys P. Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology*, 2000, 81: 309–318
- 64 Ferrer M, Newton I, Pandolfi M. Small populations and offspring sex-ratio deviations in eagles. *Conserv Biol*, 2009, 23: 1017–1025
- 65 Rosenfield R N, Stout W E, Giovanni M D, et al. Does breeding population trajectory and age of nesting females influence disparate nestling sex ratios in two populations of Cooper’s hawks? *Ecol Evol*, 2015, 5: 4037–4048
- 66 Arct A, Rutkowska J, Martyka R, et al. Kin recognition and adjustment of reproductive effort in zebra finches. *Biol Lett*, 2010, 6: 762–764
- 67 Sardell R J, DuVal E H. Differential allocation in a lekking bird: females lay larger eggs and are more likely to have male chicks when they mate with less related males. *Proc R Soc B*, 2014, 281: 20132386
- 68 Potvin D A, MacDougall-Shackleton E A. Paternal song complexity predicts offspring sex ratios close to fledging, but not hatching, in song sparrows. *Wilson J Ornithol*, 2010, 122: 146–152
- 69 Spelt A, Pichegru L. Sex allocation and sex-specific parental investment in an endangered seabird. *Ibis*, 2017, 159: 272–284
- 70 Romano A, Costanzo A, Caprioli M, et al. Better-surviving barn swallow mothers produce more and better-surviving sons. *Evolution*, 2016, 70: 1120–1128
- 71 Arai E, Hasegawa M, Ito S, et al. Sex allocation based on maternal body size in Japanese barn swallows. *Ethol Ecol Evol*, 2018, 30: 156–167
- 72 Pryke S R, Rollins L A. Mothers adjust offspring sex to match the quality of the rearing environment. *Proc R Soc B*, 2012, 279: 4051–4057
- 73 Wang J, Zhao J M, Yang C, et al. Parental investment in male and female offspring in the Chinese grouse (in Chinese). In: Twelfth China ornithological conference and tenth cross-strait avian symposium. Hangzhou. 2013 [王杰, 赵金明, 杨陈, 等. 斑尾榛鸡对雌雄后代的投资比较.

见: 第十二届全国鸟类学术研讨会暨第十届海峡两岸鸟类学术研讨会. 杭州. 2013]

- 74 Riechert J, Chastel O, Becker P H. Mothers under stress? Hatching sex ratio in relation to maternal baseline corticosterone in the common tern (*Sterna hirundo*). *J Comp Physiol A*, 2013, 199: 799–805
- 75 Merckling T, Nakagawa S, Lagisz M, et al. Maternal testosterone and offspring sex-ratio in birds and mammals: a meta-analysis. *Evol Biol*, 2018, 45: 96–104
- 76 Burley N. Sex ratio manipulation and selection for attractiveness. *Science*, 1981, 211: 721–722
- 77 Bowers E K, Munclinger P, Bureš S, et al. Cross-fostering eggs reveals that female collared flycatchers adjust clutch sex ratios according to parental ability to invest in offspring. *Mol Ecol*, 2013, 22: 215–228
- 78 Wu H, Wang H, Jiang Y, et al. Offspring sex ratio in Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) with reversed sexual size dimorphism. *Chin Birds*, 2010, 1: 36–44
- 79 Øigarden T, Lifjeld J T. Primary sex ratios vary with clutch size in the size-dimorphic White-throated Dipper *Cinclus cinclus*. *J Ornithol*, 2013, 154: 91–97
- 80 Lei W, Lin Q X, Chen X L. Hatching sex ratio varied with clutch size in the vulnerable Chinese egret (*Egretta eulophotes*) (in Chinese). *J Xiamen Univ (Nat Sci)*, 2016, 55: 510–514 [雷威, 林清贤, 陈小麟. 黄嘴白鹭初雏性比与窝卵数之间的变化规律. 厦门大学学报(自然科学版), 2016, 55: 510–514]
- 81 Bowers E K, Thompson C F, Sakaluk S K. Offspring sex ratio varies with clutch size for female house wrens induced to lay supernumerary eggs. *Behav Ecol*, 2013, 25: 165–171
- 82 Saino N, Martinelli R, Romano M. Ecological and phenological covariates of offspring sex ratio in barn swallows. *Evol Ecol*, 2008, 22: 659–674
- 83 Moreno-Rueda G, Campos F, Gutiérrez-Corcheró F, et al. Hatching order and sex ratio in Southern Grey Shrike *Lanius meridionalis* in relation to clutch size. *Ibis*, 2016, 159: 230–234
- 84 Carranza J. Sex allocation within broods: the intrabrood sharing-out hypothesis. *Behav Ecol*, 2004, 15: 223–232
- 85 Uller T. Sex-specific sibling interactions and offspring fitness in vertebrates: patterns and implications for maternal sex ratios. *Biol Rev*, 2006, 81: 207–217
- 86 Tryjanowski P, Sparks T H, Bochenski M, et al. Do males hatch first and dominate sex ratios in White Stork *Ciconia ciconia* chicks? *J Ornithol*, 2011, 152: 213–218
- 87 Bonter D N, Moglia M C, DeFisher L E. Sons do not take advantage of a head start: parity in herring gull offspring sex ratios despite greater initial investment in males. *J Avian Biol*, 2016, 47: 121–128
- 88 McDonald P G, Olsen P D, Cockburn A. Sex allocation and nestling survival in a dimorphic raptor: does size matter? *Behav Ecol*, 2005, 16: 922–930
- 89 Woolaver L G, Nichols R K, Morton E, et al. Nestling sex ratio in a critically endangered dimorphic raptor, Ridgway's Hawk (*Buteo ridgwayi*). *J Raptor Res*, 2013, 47: 117–126
- 90 Navara K J. Choosing Sexes: Mechanisms and Adaptive Patterns of Sex Allocation in Vertebrates. Berlin: Springer, 2018
- 91 Jones D R. Meta-analysis: weighing the evidence. *Stat Med*, 1995, 14: 137–149

Sex allocation and progress in the studies on offspring sex ratio of birds

LIU Yang^{1,2,3}, TANG DanNi^{1,2} & ZHAN XiangJiang¹

1 Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

2 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3 Beijing No.8 High School Yihai Campus International Department, Beijing 100070, China

Sex allocation has caught much attention because it is related to life strategies, individual fitness and population dynamics. Birds, a class of vertebrates with extremely high species diversity and abundance, are ideal subjects for the study of sex allocation. Several classic hypotheses have been proposed, such as evolutionary stable strategy and Trivers-Willard hypothesis. Offspring sex ratio is a direct observation of sex allocation, so the factors influencing offspring sex ratio are key to the understanding of sex allocation between males and females. Currently, the field focuses on the research of environmental, parental and offspring factors. However, up to date it is still an open question which factor determines the offspring sex ratio, and much work needs to be done before we know to what extent parents can regulate offspring sexes. In this review, we summarize the progress in the factors influencing the offspring sex ratio, presenting a spectrum of offspring sex ratio studies from the classic hypotheses to empirical studies.

sex allocation, birds, offspring sex ratio, environmental factor, parental factor, offspring factor

doi: [10.1360/N052018-00199](https://doi.org/10.1360/N052018-00199)