

INSTITUTE OF ZOOLOGY UZBEK ACADEMY OF SCIENCES
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ АН РУЗ

UGAM-CHATKAL NATIONAL PARK & CHATKAL STATE BIOSPHERE NATURE
RESERVE
УГАМ-ЧАТКАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК
И ЧАТКАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

THE MARMOTS OF EURASIA: ORIGIN AND CURRENT STATUS



СУРКИ ЕВРАЗИИ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

INTERNATIONAL MARMOT NETWORK
МЕЖДУНАРОДНАЯ СЕТЬ ПО ИЗУЧЕНИЮ СУРКОВ

TASHKENT, 2007
ТАШКЕНТ, 2007

The Marmots of Eurasia: Origin and Current Status. Proceedings of the Fifth International Conference on Genus *Marmota*. Tashkent, 2007. 132 pp.

The proceedings include full reports made at the Fifth International Conference on Genus *Marmota*. The presented works are devoted to studies in the sphere of ecology, systematics, phylogenesis, ethology, evolution, morphology, as well as re-introduction and methods of counts of marmots. Besides, marmots are used as the example when considering the questions of ecological education, creation and keeping the bibliography and some aspects of the history of zoology.

This edition is addressed to a wider circle of specialists – zoologists, ecologists, employees of environmental organizations, students etc.

Editorial board:

Esipov A.V.

Bykova E.A.

Brandler O.V.

Ramousse R.

Vashetko E.V.

Reviewers:

Nikol'skii A.A.

Armitage K.B.

Translator:

Khojaev J. (excluding papers sent in both Russian and English)

© Ugam-Chatkal National Park & Chatkal State Biosphere Nature Reserve

© International Marmot Network

Сурки Евразии: происхождение и современное состояние. Доклады 5-ой Международной конференции по суркам. Ташкент, 2007. 132 с.

В сборник вошли полные тексты докладов, сделанных на 5 Международной конференции по суркам (2005). Представленные работы посвящены исследованиям в области экологии, систематики, филогенезу, этологии, эволюции, морфологии, а также реакклиматизации и методам учета сурков. Кроме того, на примере сурков рассматриваются вопросы экообразования, создания и ведения библиографии и некоторые аспекты истории зоологии.

Это издание рассчитано на широкий круг специалистов - зоологов и экологов, сотрудников природоохранных организаций, студентов и др.

Редакционная коллегия:

Есипов А.В.

Быкова Е.А.

Брандлер О.В.

Рамюс Р.

Вашетко Э.В.

Рецензенты:

Никольский А.А.

Армитейдж К.Б.

Перевод:

Ходжаев Ж. (за исключением статей, присланных на двух языках)

© Угам-Чаткальский государственный природный национальный парк и
Чаткальский государственный биосферный заповедник

© Международная сеть по изучению сурков

EXTRA-PAIR PATERNITY IN ALPINE MARMOTS: DO FEMALES COME FROM VENUS AND MALES FROM MARS?

ВНЕБРАЧНОЕ ОТЦОВСТВО У АЛЬПИЙСКИХ СУРКОВ: ЯВЛЯЮТСЯ ЛИ САМКИ РОДОМ С ВЕНЕРЫ, А САМЦЫ – С МАРСА?

Cohas A.* and Allainé D.

Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR CNRS 5558, Université Claude Bernard Lyon 1, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France; *Correspondence author: (e-mail: cohas@biomserv.univ-lyon1.fr)

Abstract: Extra-pair paternity (EPP) can result from both male-male competition and female mate choice. If evidence suggests that females try to obtain extra-pair copulations (EPC) in order to gain genetic benefits when mated to a homozygous and/or to a related male, females may not be able to choose freely among extra-pair mates since male-male competition may drive possibilities of EPC. We first investigated, in a highly social and monogamous mammal, the alpine marmot, how EPP depended on male-male competition measured as the number of subordinate males in the family group. Second, we investigated how EPP depended on female mate choice for genetic benefits measured as male mate-heterozygosity and pair-mate relatedness. Our results reveal that (i) the frequency of EPP depended on social settings, increasing with the number of subordinate males; (ii) the frequency of EPP depended on relatedness between mates and within-pair male heterozygosity; and (iii) extra-pair males were found to be more heterozygous than within-pair males. Thus, male-male competition may constrain female choice by limiting the possibilities of EPC. However, after accounting for social confounding factors, choice for genetic benefits may be a likely mechanism driving EPP in monogamous species.

Резюме: Внебрачное отцовство (ВБО) может стать результатом как конкуренции между самцами, так и выбора партнера самкой. Если имеются доказательства того, что самки пытаются достичь внебрачной копуляции (ВБК) для того, чтобы получить генетические преимущества перед спариванием с гомозиготным и/или родственным самцом, то тогда они не могут иметь свободный выбор между внебрачными партнерами, поскольку конкуренция между самцами может сделать возможной ВБК. Сначала мы исследовали, как у высоко социального и моногамного животного – альпийского сурка ВБО зависело от конкуренции между самцами, которое измерялось в виде числа подчиненных самцов в семейной группе. Затем мы исследовали, как ВБО зависело от выбора самкой напарника для извлечения генетической выгоды, которое измерялось как гетерозиготность самца-партнера и связь с партнером. Наши результаты обнаружили, что: 1) частота ВБО зависела от социального окружения и росла в зависимости от числа подчиненных самцов; 2) частота ВБО зависела от связи между партнерами и гетерозиготностью самца в паре; и 3) было обнаружено, что внебрачные самцы оказались более гетерозиготными, чем семейные самцы. Таким образом, конкуренция между самцами может ограничить выбор самки через уменьшение возможности ВБК. Однако, после рассмотрения социальных факторов смешивания, выбор генетической выгоды может оказаться вероятным механизмом, запускающим ВБО в моногамных семьях.

Key words: mating system, monogamy, reproductive tactic, constrained-female hypothesis, microsatellite, social factors, skew theory.

Ключевые слова: система спаривания, моногамия, репродуктивная тактика, гипотеза об ограничениях в спаривании самок, микросателлит, социальные факторы, теория асимметрии.

Extra-pair paternities (EPP) are widespread among monogamous species (for a review, see Griffith *et al.*, 2002) and result from two intricate interacting processes: male-male competition and female mate choice.

Extra-pair copulations (EPC) depend on the ability of males to monopolise breeding (Gowaty, 1996; Westneat and Stewart, 2003) and thus to outcompete other males. As the number of subordinates increases, dominant males expend more efforts to monopolize breeding (Shellman Reeve and Reeve, 2000). Moreover, competition with subordinates may indirectly

increase EPC by reducing both mate guarding (Johnsen *et al.*, 1998; Hoi Leitner *et al.*, 1999) and control of extra-group males. The number of subordinates may thus be used as a proxy of male-male competition.

When opportunities exist, females can actively seek EPC (Westneat and Stewart, 2003 for a review). Thus, it has been proposed that engaging in EPC is a way for females to modify their mate choice and some evidence suggests that females seek EPP for genetic benefits (Griffith *et al.*, 2002). All the three main genetic benefits proposed (genetic diversity, genetic compatibility, good genes, Griffith *et al.*, 2002) imply that females engage in EPC to produce offspring that are more competitive. Assuming that heterozygosity at key or at many loci correlates with survival (Foerster *et al.*, 2003, Da Silva *et al.*, 2006) and with traits favoured in mate choice (Ditchkoff *et al.*, 2001; Hansson and Westerberg 2002), females may choose their extra-pair mates to promote offspring heterozygosity (Brown, 1997; Foerster *et al.*, 2003). We then expect that females engage in EPC when mated to a homozygous and/or to a related male, two features that reduce the likelihood of producing competitive heterozygous offspring (Brown, 1997).

In this paper, we investigated how the frequency of EPP depended on male-male competition (i.e. number of subordinate males) and on female choice (i.e. on the male genetic characteristics) in a highly social and monogamous mammal: the alpine marmot *Marmota marmota*. Alpine marmots live in family groups composed of a dominant pair, subordinates, yearlings, and juveniles of the year, and all family members share a common home range and hibernate together (Allainé, 2000). The alpine marmot is particularly appropriate for our purpose because – although socially monogamous – EPP occurs (Arnold, 1990; Goossens *et al.*, 1998). Only one litter is raised in the family group during a given year. If dominant females monopolise reproduction (Goossens *et al.*, 1998) through physiological suppression of subordinate reproduction (Hackländer *et al.*, 2003), dominant males do not completely monopolise breeding and EPP occurs in about one-third of litters (Goossens *et al.*, 1998). Arnold and Dittami (1997) showed that attempts by the dominant male to inhibit reproduction are mainly directed towards non-sons. We therefore expect that only sons of the dominant male may sire extra-pair young (EPY) within their social group. Moreover, heterozygosity at the set of microsatellites studied is an indicator of individual's quality in this population: heterozygosity positively correlates with juvenile survival, especially under harsh conditions (Da Silva *et al.*, 2006).

Here, we first re-examined the genetic mating system of the alpine marmot using 12 microsatellite loci. Then, we investigated whether the number of subordinate males within the family groups was a determinant of EPP and whether subordinate males – related or not to the dominants – sired extra-pair young. Finally, we analysed the pattern of female choice. We tested the two following predictions: (i) EPP should be more frequent when the pair male is homozygous and/or related to the female, and (ii) extra-pair fathers should be more heterozygous and/or less related to the female.

Study site and field methods

The study site is located at 2350 m a.s.l in La Grande Sassièrre Nature Reserve (French Alps, 45°29'N, 6°59'E). From 1990 to 2002, alpine marmots were caught from the beginning of April to the end of July. Marmots were trapped using two-doors, live-capture traps baited with dandelion *Taraxacum densleonis*. Once caught, individuals were tranquilized with Zolétil 100 (0.1 mL.Kg⁻¹) and then individually marked with a numbered ear tag and a transponder (model ID100, TrovanTM, Germany). For genetic analysis, hair samples (before 1998) and skin biopsies (after 1998) were collected and stored at room temperature in individual tubes filled with 96% ethanol.

The composition of 20 family groups was assessed from capture-recapture data and from intensive observation (Cohas *et al.*, 2006). For each group, the number of yearlings, two-year-olds and adult individuals of each sex and their social status were recorded. The date and the size of litters emerging from the natal burrow were carefully monitored from additional daily observations.

Paternity analysis

253 individuals were typed at five microsatellite loci: SS-Bib18, SS-Bib14, SS-Bib131, SS-Bib120, SS-Bib111, 148 individuals were typed for three additional microsatellite loci: MS45, MS47, MS53, and 98 individuals were typed for four more loci: Ma001, Ma018, Ma066, Ma091. Details of the DNA microsatellite methods and characteristics are given in Cohas *et al.* (2006).

The genotypes of each young and of the dominant pair were used to check maternity of the dominant female (always verified in our study) and then, paternity of the dominant male. We defined a young as within-pair young (WPY) if its genotype matched the dominant male's genotype and as extra-pair young (EPY) if it did not. The EPY genotype was then compared to the genotype of all sexually mature males of the population. We defined an EPY as a within-group extra-pair young (WG-EPY) if its genotype was compatible with the genotype of a subordinate male of the group and as an extra-group extra-pair young (EG-EPY) if it did not. The true father of an EG-EPY may thus be identified or unknown.

Heterozygosity and pairwise relatedness

Since all individuals were not typed for the same number of loci, we used standardised individual heterozygosity (Coltman *et al.*, 1999). We also compute Queller and Goodnight's estimator of relatedness (R_{qg}, Queller and Goodnight, 1989).

Modelling extra-pair paternity

We investigated the effect of fixed terms on the occurrence and proportion of EPY within litters. To account for repeated measures (17 pairs were present for two to five years in the dataset), we used generalized estimating equations (GEE) (Diggle *et al.*, 2002). This procedure is likely to be more robust (as compared to generalized mixed models) because it makes broad hypotheses about data structure, and is particularly adapted to departures from normality and small sample sizes within clusters (Carlin *et al.*, 2001). Thus, we ran GEE (Liang and Zeger, 1986) with the pair as the clustering factor. We choose an exchangeable correlation matrix specifying the same correlation between all observations of a same cluster (Horton and Lipsitz, 1999).

We used GEE with a logit link and a binomial variance (as in a logistic regression) to examine the effects of the number of subordinate males in the family group, pair-mates relatedness, male-mate standardized heterozygosity, and their interactions on the occurrence and proportion of EPY. We examine also the effect of litter size on the proportion of EPY. The significance of fixed terms was assessed using the robust z statistics of parameter estimates (Diggle *et al.*, 2002).

All statistical analyses were performed using R 1.8.1 software and the gee library (R development core team 2003). Unless otherwise stated, all tests were two-tailed, the level of significance was set to 0.05 and parameter estimates are given $\pm$ s.e.

Genetic paternity analysis

Only families in which both parents and all offspring were known and typed were considered. Thus, the dataset included 322 individuals (87 adults and 235 offspring born to 68 litters, table 1). Thirty-six ($15.9 \pm 2.3\%$) of the 235 offspring were EPY, and 21 ($30.9 \pm 5.6\%$) litters contained at least one EPY (table 2). No litters were fathered by more than two males. Among the 21 litters containing EPY, 18 ($85.7 \pm 7.6\%$) were fathered by two males, the resident male.

Numbers of litters are given in brackets being always one of them (table 1). The three ($14.3 \pm 7.6\%$) remaining litters were exclusively fathered by an extra-pair male. These three litters were produced in two different groups and all three excluded males sired young other years.

Modelling extra-pair paternity

The occurrence of EPP depended both on the number of subordinate males in the family group and on the relatedness with the sexual partner (table 2). It increased with the number of subordinate males in the family group and it depended on a quadratic relationship with the

relatedness with the sexual partner. Occurrence of EPP was high when relatedness was either very high or very low and decreased with intermediate relatedness until reaching a minimum for a relatedness equal to zero (table 2, fig. 1). The occurrence of EPP did not depend on male heterozygosity (table 2).

Table 1. Distribution of the different kind of offspring among the different types of litters. WPY: within-pair young. EPY: extra-pair young. WG-EPY: within-group extra-pair young. EG-EPY: extra-group extra-pair young.

	Litter	WPY	EPY		Total
			WG-EPY	EG-EPY	
Young from	Within-pair	161 (47)	-	-	161 (47)
	Mixed	38 (18)	4 (2)	25 (16)	67 (18)
	Extra-pair	-	6 (2)	1 (1)	7 (3)
Total		199 (65)	10 (4)	26 (17)	235 (68)

Table 2. Generalized estimation equation models showing the effects of terms on the occurrence of EPP, the proportion of EPY per litter and the number of EPY per litter. Significant values at the 0.05 level label with an asterisk

	Coefficients	Standard error	p-value
Occurrence of EPP (presence/absence)			
Number of subordinate males	-0.588	0.233	0.012*
Male heterozygosity	-1.229	1.151	0.285
(Relatedness of pair) ²	-5.102	1.603	0.001*
Proportion of EPY per litter			
Number of subordinate males	-2.010	0.857	0.019*
Male heterozygosity	-0.783	1.186	0.509
(Relatedness of pair) ²	-5.023	1.030	0.000*
Litter size	-0.375	0.251	0.134
Number of subordinate males x Male heterozygosity	-1.301	0.665	0.049*

The proportion of EPY depended again on a quadratic relationship with the relatedness with the sexual partner (table 2). It also depended on an interaction between the number of subordinate males in the family group and dominant male heterozygosity (table 2, fig. 2). It increased with the number of subordinate males in the family group. But, it was low whatever the male heterozygosity when few subordinate males were present, and increased only among less heterozygous males when the number of subordinate males increased. The litter size did not affect the proportion of EPY (table 2).

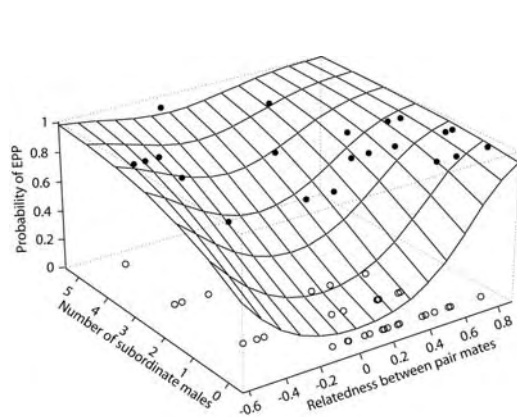


Figure 1. Occurrence of EPY as a function of the number of subordinate males in the family group and of the relatedness between the pair mates. The black circle represents observed data greater than predicted values, the open circle represents observed data lower than predicted data, the surface represents the fitted model.

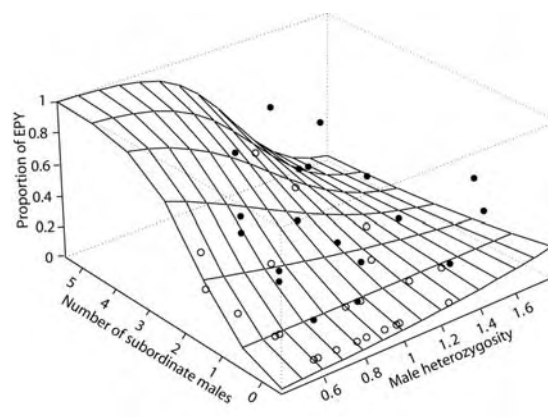


Figure 2. Proportion of EPY per litter as a function of male heterozygosity and of the number of adult subordinate males present in the family group. The black circles represent observed data lower than predicted values, the open circles represent observed data greater than predicted values, the surface represents the fitted model for the mean value of relatedness between pair mates.

Рисунок 1. Встречаемость ОВСП как функции числа подчиненных самцов в семейной группе и как связи между партнерами в паре. Черные кружки представляют собой данные более высокие, чем ожидаемые значения; кружки означают, что полученные данные оказались ниже, чем ожидаемые, а поверхность представляет собой эмпирическую модель.

Рисунок 2. Соотношение ОВСП на помёт как функция гетерозиготности самца и числа взрослых подчиненных самцов, имеющих в семейной группе. Черные кружки – это данные, оказавшиеся ниже, чем прогнозируемые значения; кружки представляют собой наблюдаемые данные, оказавшиеся выше прогнозируемых значений; плоскость представляет собой эмпирическую модель среднего значения связи между напарниками.

Who sires EPY?

Among the 36 EPY from complete families, no male from a neighbouring group, regardless of social status, was identified as an extra-pair mate. Ten ($27.8 \pm 7.5\%$) EPY, were born to within-group extra-pair mates (WG-EPM) in four ($19.0 \pm 8.6\%$) of the litters, and 26 ($72.2 \pm 7.5\%$) EPY were inferred to be born to extra-group extra-pair mates (EG-EPM) in 17 ($81.0 \pm 8.6\%$) of the litters (table 2).

Among the nine identified EPM, six were subordinate group-members and three were transient individuals. Subordinate EPM were related neither to the dominant female nor to the dominant male, except in one case in which the brother of the dominant male sired several offspring.

These EPM did not have a relatedness to the female closer to 0 than the pair-male (absolute value of the difference between the pair and 0: EPM median = 0.27 vs within pair mates (WPM) median = 0.41, $z = 0.24$, $N = 9$, $p = 0.81$; binomial test: $n_{\text{successes}} = 4$, $N = 9$, $p = 1$) but they were more heterozygous (EPM median = 1.35 vs WPM median = 0.67, $z = 2.55$, $N = 9$, $p = 0.01$; binomial test: $n_{\text{successes}} = 9$, $N = 9$, $p = 0.004$).

Our results confirm that the genetic mating system of the alpine marmot departs from monogamy expected from the social system. Although monogamy predominates, EPP often occurs.

Male-male competition outcome: a determinant of opportunities for EPC

Male-male competition outcome drives opportunities for EPC (Peters *et al.* 2001; Richardson *et al.* 2001; Double and Cockburn 2003). In this study, we used the number of subordinate males within family groups as a proxy of male-male competition intensity for breeding. Our results indicate that the intensity of male-male competition is a determinant of opportunity for EPC in the alpine marmot: when few subordinate males were present, EPP rarely occurred, but as the number of subordinates increased, EPP increased (see also Arnold *et al.*, 1994). It is then tempting to conclude that as the number of competitors within a family increased, dominants expend more efforts to monopolise breeding (Shellman Reeve and Reeve, 2000), and then the probability that subordinates extort reproduction increased. However, subordinate males rarely sired extra-pair young (see also Arnold, 1990; Goossens *et al.*, 1998) and EPP was mainly due to extra-group males. We therefore suggest that as the number of subordinate males increased, dominant males kept control over subordinates, but because this control was time and energy-consuming, they lost the control over competitors from outside the family and/or became unable to guard their mates. Dominants and subordinates of neighbouring groups were never identified as extra-pair mates, confirming the control of subordinates and the high cost associated with this control. Dominant males probably faced a trade-off between ensuring paternity within their own family and seeking extra-pair copulations since reproduction was synchronized over adjacent territories. It seems that these two alternatives are mutually exclusive strategies and we can reasonably propose that dominant males do not engage in EPC. This may explain why transient individuals sired $11.6 \pm 2\%$ of young in no less than $25 \pm 5.2\%$ of litters.

In the alpine marmot, the presence of subordinate males during hibernation increases survival of both offspring (Grimm *et al.*, 2003; Allainé and Theuriau, 2004) and dominants (Grimm *et al.*, 2003) thereby increasing the fitness of the dominant male (usually the father of the offspring). However, subordinate dispersal entails high costs (Arnold, 1993; Frey-Roos, 1998) that are enhanced by the high density of our population. Thus, even if dominants may have interest in keeping subordinate males within the group, the strength of ecological constraints may allow reproductive concession to be null due to benefits for subordinates to remain in the group. Moreover, this may explain why only one subordinate male, among the six that sired EPY of their family group, was related to the dominant male, the others being unrelated both to the dominant male and to the dominant female.

Female mate choice: another determinant of EPC

For females to engage in EPC, two assumptions must be fulfilled. First, the choice of the social mate must have been constrained leading to the necessity for the female to adjust the quality of its partner through EPP (Slagsvold and Dale, 1994; Jennions and Petrie, 2000). Second, an extra-pair mate of sufficiently higher quality than the pair mate must be available (Shellman Reeve and Reeve, 2000). In the alpine marmot, female choice is likely to be constrained. Indeed, as in other territorial species where social status determines access to reproduction (e.g. Calf *et al.*, 2003), female alpine marmots may compete over territory rather than over mates. Thus, engaging in EPC could be a mean by which the female marmot can adjust the quality of the sexual partner.

Contrary to our prediction, EPP did not increase linearly with the relatedness between pair-mates. Our results rather suggest that female alpine marmots may engage in EPC to choose an EPM with an intermediate level of genetic similarity to produce young having an optimal inbreeding/outbreeding. Evidence of inbreeding avoidance in the alpine marmot relies on the fact that dominant females probably avoid incestuous mating (only one case involving a mother-son pair has been observed in 12 years of study) and, consequently, only few subordinate males, not related to her, and a majority of transient individuals probably originating within distant populations sired EPY. However, relatedness of EPM to the female was not closer to the optimal level than relatedness of WPM. Possibly, the comparison was not done with a sample representative of the social status of EPM. Indeed, in this sample, 66.7% and 33.3% of individuals are subordinates and transient individuals respectively, compared to 1.9% and 98.1% among all EPM. Clearly, more data are needed to compare the relatedness of EPM and WPM to the dominant female.

Female alpine marmots may also engage in EPC to choose an EPM more heterozygous than their WPM mates. Indeed, the proportion of EPY depends on an interaction between the number of subordinate males within the family group and pair male heterozygosity. Because the proportion of EPY should express female choice more closely than occurrence of EPP, we suggest that females invest all the more in the production of EPY that the probability to find a better extra-pair males than their pair males is high. Moreover, extra-pair mates were significantly more heterozygous than within-pair mates. Thus, when the constraints bearing on female choice are relieved, females tend to express a choice for highly heterozygous mates.

Male-male competition outcome and female mate choice: two intricate processes

EPP occur (i) when the necessity for EPC did exist (i.e. female not paired with a preferred male: optimally related and highly heterozygous male), and (ii) when the availability of a high quality EPMs was not constrained (i.e. groups with several subordinate males and females not paired to an optimally related or highly heterozygous male). Therefore, female choice may interact with dominant male control of reproduction. Indeed, the effect of relatedness with the pair male and of number of subordinates were additive. However, given this additive effect, to decide which of male control or of female mate choice drive predominantly EPC and its outcome required further investigations. Nevertheless, Arnold et al. (1994) suggested that sons of the dominant male are the best EPM candidates. However, the few subordinate males that sired EPY were not the sons of the dominant male. Dominant females may avoid mating with sons of the dominant male if they were related to her. Then, females avoidance to mate with relatives may be an alternative explanation for the low percentage of subordinates since they have a high probability to be related to the females and, consequently, for the high percentage of transient individuals that sired EPY.

In conclusion, we suggest that high levels of male-male competition within alpine marmot family groups favour opportunities for EPC not by limiting the control of subordinates but by reducing the ability of the dominant male to control his mate and extra-group males. Both social settings and female choice allow EPC to occur, and seeking EPP could be a means by which female alpine marmot can adjust the genetic quality of the sexual partner.

Внебрачное отцовство (ВБО) широко распространено у моногамных видов (обзор в статье Griffith S. *et al.*, 2002). Оно является результатом сложных и взаимосвязанных процессов: конкуренции между самцами и выбор самца самкой.

Внебрачная копуляция (ВБК) зависит от способности самцов монополизировать процесс размножения (Gowaty, 1996; Westneat and Stewart, 2003) и таким образом одерживать верх в конкуренции над другими самцами. Поскольку число подчиненных особей растет, то доминирующие самцы прилагают больше усилий для монополизации

процесса размножения (Shellman Reeve and Reeve, 2000). Более того, конкуренция с подчиненными особями может косвенно увеличить ВБК через ослабление как охраны напарницы (Johnsen *et al.*, 1998; Hoi Leitner *et al.*, 1999), так и контроля посторонних самцов. Ряд подчиненных особей могут таким образом использоваться в качестве «заместителей» в конкуренции между самцами.

При возможности, самки могут активно добиваться ВБК (см. обзор Westneat and Stewart, 2003). Таким образом, предполагается, что своим участием в ВБК самки улучшают выбор самца, а некоторые данные говорят о том, что, добиваясь ВБК, самки извлекают генетические преимущества (Griffith *et al.*, 2002). Все три основных генетических преимущества (генетическое разнообразие, генетическая совместимость, качественные гены; Griffith *et al.*, 2002) подразумевают участие самок в ВБК для получения потомства, которое будет более конкурентоспособным. Если предположить, что гетерозиготность в ключевых или многих локусах связана с выживанием (Foerster *et al.*, 2003; Da Silva *et al.*, 2006) и с признаками, благоприятными для выбора партнера (Ditchkoff *et al.*, 2001; Hansson and Westerberg, 2002), тогда самки могут выбирать себе внебрачных партнеров для обеспечения гетерозиготности у своего потомства (Brown, 1997; Foerster *et al.*, 2003). Тогда можно ожидать, что самки участвуют во внебрачной копуляции, когда они связаны с гомозиготным самцом и/или самцом-родственником, поскольку обе эти связи уменьшают возможность получения конкурентного гетерозиготного потомства (Brown, 1997).

В настоящей работе мы исследовали зависимость ВБО от конкуренции между самцами (т.е. от числа подчиненных самцов) и от выбора партнера самкой (т.е. генетические характеристики самца) у высоко социального и моногамного млекопитающего – альпийского сурка *Marmota marmota*. Альпийские сурки живут семейными группами, состоящими из доминирующей пары, подчиненных особей, прошлогодок и сеголеток. Все члены семьи имеют общую территорию и зимуют вместе (Allainé, 2000). Альпийский сурок наиболее подходит для наших целей, потому что у этих зверьков отмечается внебрачное отцовство, несмотря на то, что они социально моногамны (Arnold, 1990; Goossens *et al.*, 1998). В семейной группе появляется только один выводок в год. Если доминирующие самки монополизируют репродуктивный процесс (Goossens *et al.*, 1998) через физиологическое подавление воспроизводства у подчиненных особей (Hackländer *et al.*, 2003), то доминантные самцы не полностью монополизируют воспроизводство, и внебрачное отцовство отмечается у одной трети пометов (Goossens *et al.*, 1998). Арнольд и Диттами (Arnold and Dittami, 1997) показали, что попытки доминантного самца подавить воспроизводство в основном направлены на особей, не являющихся его сыновьями. Тем самым мы предполагаем, что только сыновья доминантного самца могут производить внебрачное потомство (ВБП) в своей социальной группе. Более того, гетерозиготность в исследованном наборе микросателлитов является индикатором индивидуальных качеств в популяции: она позитивно соотносится с выживанием молодняка, особенно в неблагоприятных условиях (Da Silva *et al.*, 2006).

В данной работе мы сначала исследовали генетическую систему спаривания у альпийского сурка с использованием 12 локусов микросателлитов. Затем мы изучили вопрос о том, являлось ли число подчиненных самцов определяющим во внебрачном отцовстве, и производили ли потомство подчиненные самцы, независимо от того, состояли ли они в родстве с доминирующими особями или нет. И в завершение мы подвергли анализу модель выбора самкой партнера. Мы испытали следующие прогнозы: 1) ВБО должно быть более частым, если самец в паре является монозиготным и/или был родственником самки; 2) внебрачные отцы должны быть более гетерозиготными и/или находиться в менее близком родстве с самкой.

Место исследования и полевые методы

Место исследования находится на высоте 2350 м над у.м. в заповеднике La Grande Sassièrе (французские Альпы – 45°29'СШ, 6°59'ВД). С 1990 г. по 2002 г. сурки отлавливались с начала апреля до конца июля. Сурков ловили при помощи живоловок с двумя дверцами. В качестве приманки использовался одуванчик *Taraxacum densleonis*. Пойманным суркам вводили транквилизатор Zolétil 100 (0.1 мл/кг⁻¹), а затем к уху прикрепляли транспондеры и индивидуальные номерки (модель ID100, TrovanTM, Германия). Образцы волос и кожи (после 1998 г.) собирались и хранились при комнатной температуре в отдельных пробирках, заполненных 96% этанолом.

Состав 20 семейных групп была оценен на основе данных отловов и повторных отловов, а также на основе интенсивных наблюдений. (Cohas *et al.*, 2006). В каждой группе регистрировалось количество прошлогодок, двухлеток и взрослых особей каждого пола, а также их социальный статус. Дата рождения и размер помета в нательной норе тщательно регистрировались в течение дополнительных ежедневных наблюдений.

Анализ отцовства

253 особи были разбиты на типы по пяти локусам: SS-Bib18, SS-Bib14, SS-Bib131, SS-Bib120, SS-Bib111; 148 особей были разбиты на типы по трем дополнительным локусам микросателлитов MS45, MS47, MS53B и 98 были разбиты еще по четырем локусам: Ma001, Ma018, Ma066 и Ma091. Детали, описывающие методы работы с микросателлитами и их характеристики, даются Кохас и др. (Cohas *et al.*, 2006).

Генотипы каждой молодой особи и доминантной пары были использованы для проверки материнства доминантной самки (что всегда проверялось в нашем исследовании), а затем и доминантного самца. Мы определили молодую особь как особь, рожденную внутри семейной пары (ОСП), если её генотип совпадал с генотипом доминантного самца, и как особь, рожденную вне семейной пары (ОВСП), если её генотип не совпадал. Далее генотип ОВСП сравнивали с генотипом всех половозрелых самцов популяции. Мы определили ОВСП как молодую особь, рожденную внутри группы, но вне семейной пары (ВГ-ОВСП), если ее генотип был сопоставим с генотипом подчиненного самца группы, и как внегрупповую особь, рожденную вне семейной пары (ВНГ-ОВСП), если генотип не совпадал. Таким образом, настоящий отец ВНГ-ОВСП мог быть определен или остаться неустановленным.

Гетерозиготность и парная связь

Поскольку не все особи были разбиты по типам на основе одинакового числа локусов, мы использовали стандартизированную индивидуальную гетерозиготность (Coltman *et al.*, 1999). Мы также вычислили родственную связь по оценочной функции (Rqg, Queller and Goodnight, 1989).

Моделирование внебрачного отцовства

Мы исследовали влияние фиксированного срока на появление и соотношение ОВСП внутри помета. Для того чтобы произвести вычисления повторных измерений (в базе данных имелось 17 пар от 2 до 5 лет), мы использовали обобщенные оценочные уравнения (ООУ) (Diggle *et al.*, 2002). Эта часть работы наиболее трудна (по сравнению с обобщенными смешанными моделями), потому что она выдвигает широкую гипотезу относительно структуры данных и особенно адаптирована к отклонениям от нормы и к малым размерам выборки и кластеров (Carlin *et al.*, 2001). Таким образом, мы решили ООУ (Liang and Zeger, 1986), где пара использовалась в качестве фактора кластера. Мы выбрали сменную корреляционную матрицу, устанавливающую одинаковую корреляцию между всеми наблюдениями одного и того же кластера (Horton and Lipsitz, 1999).

Мы использовали ООУ с логической связью и биномиальной вариансой (как в логической регрессии) для того, чтобы исследовать эффект числа подчиненных самцов в семейной группе, связи в парах, стандартизированной гетерозиготности «самец-партнер» и их взаимосвязь с частотой и соотношением ОВСП. Мы также исследовали влияние

размера помета на соотношение ОВСП. Значение фиксированного срока было обработано при помощи статистической программы z по оценке параметров (Diggle *et al.*, 2002).

Все статистические анализы производились при помощи статистического пакета «R 1.81» и библиотеки «Gee» (группа разработчиков «R» 2003). Если не указано иначе, все тесты были двусторонними, уровень значимости был установлен на 0,05, а оценки параметров даны как $\pm$ s.e.

Анализ генетического отцовства

Рассматривались только те семьи, в которых оба родителя и все потомство были известны и систематизированы. Таким образом, база данных включала 322 особи (87 взрослых и 235 молодых особей из 68 помётов) (табл. 1). Тридцать пять ($15.9 \pm 2.3\%$) из 235 особей были ОВСП и 21 ($30.9 \pm 5.6\%$) помёт содержал, как минимум, одну ОВСП. Ни в одном помёте не было более двух самцов. Из 21 помёта с ОВСП, у 18 ($85.7 \pm 7.6\%$) было два отца – резидентных самца.

Таблица 1. Распределение различных типов потомков в разнотипных помётах: WPY – молодые особи, рожденные внутри пары; EPY – молодые особи, рожденные вне пары. WG-EPY: молодые особи, рожденные внутри группы, но вне пары; EG-EPY – молодые особи, рожденные вне группы и вне пары; кол-во помётов приведено в скобках

	Помет	WPY	EPY		Всего
			WG-EPY	EG-EPY	
Молодые особи от:	Внутри пары	161 (47)	-	-	161 (47)
	Смешанный	38 (18)	4 (2)	25 (16)	67 (18)
	Вне пары	-	6 (2)	1 (1)	7 (3)
Всего		199 (65)	10 (4)	26 (17)	235 (68)

Три ($14.3 \pm 7.6\%$) оставшихся помёта эксклюзивно имели внебрачного отца. Эти три помёта были рождены в двух разных группах и во всех трех исключались самцы, давшие потомство в другие годы.

Моделирование отцовства вне пары

Частота ВБО зависела от числа подчиненных самцов в семейной группе и от связи с половым партнером (табл. 2). Она росла с числом подчиненных самцов в семейной группе и зависела от квадратического отношения к (родственной) связи с половым партнером. Частота ВБО была высокой, когда (родственная связь) была или очень высокой или очень низкой, снижалась при промежуточной связи, опускаясь до минимума, когда связь равнялась нулю (табл. 2, рис. 1). Частота ВБО не зависела от гетерозиготности (табл. 2).

Соотношение ОВСП опять же зависело от квадратического отношения к связи с половым партнером. Оно также зависело от взаимосвязи между числом подчиненных самцов в семейной группе и гетерозиготностью доминантного самца (табл. 2, рис. 2). Оно росло с числом подчиненных самцов в семейной группе. Но оно было низким при любой гетерозиготности самца, когда подчиненных самцов было мало и росло только при менее гетерозиготных самцах, когда число подчиненных самцов увеличивалось. Размер помета не влиял на соотношение ОВСП.

Таблица 2. Обобщенные модели оценочного уравнения демонстрируют условия появления ВБО, соотношение ОВСП на помёт и число ОВСП на помёт. Достоверные значения на уровне 0,05 отмечены звездочкой.

	Коэффициент	Стандартная ошибка	Значение «р»
Частота ВБО (наличие/отсутствие)			
Кол-во подчиненных самцов	-0,588	0,233	0,012*
Гетерозиготность самца	-1,229	1,151	0,285
(связь в паре) ²	-5,102	1,603	0,001*
Соотношение ОВСП в помёте			
Кол-во подчиненных самцов	-2,010	0,857	0,019*
Гетерозиготность самца	-0,783	1,186	0,509
(связь в паре) ²	-5,023	1,030	0,000*
Размер помёта	-0,375	0,251	0,134
Кол-во подчиненных самцов х гетерозиготность самца	-1,301	0,665	0,049*

Кто производит ОВСП?

Из 36 ОВСП от полных семей не было идентифицировано ни одного самца из соседней группы в качестве постороннего полового партнера, независимо от его социального статуса. Десять ($27,8 \pm 7,5\%$) ОВСП были рождены внебрачными партнерами внутри одной группы (WG-ERM) в четырех ($19,0 \pm 8,6\%$) помётах, и 26 ($72,2 \pm 7,5\%$) ОВСП считались рожденными внебрачными партнерами вне семейной группы (EG-ERM) в 17 ($81,0 \pm 8,6\%$) помётах (табл. 2).

Из 9 идентифицированных внебрачных партнеров (ВБН), 6 были подчиненными членами группы, а 3 были промежуточными особями. Подчиненные ВБН не были связаны ни с доминирующей самкой, ни с доминирующим самцом, кроме одного случая, когда брат доминирующего самца произвел на свет несколько детенышей. Эти самцы не имели связи с самкой, что ближе к нулю, чем у семейного самца (абсолютное значение различия между парой и 0: средняя ВБС = 0,27 против средней у брачных напарников (БН) = 0,41, $z = 0,24$, $N = 9$, $p = 0,81$; биномиальный тест: $n_{\text{успех}} = 4$, $N = 9$, $p = 1$), но они были более гетерозиготными (средняя ВБН = 1,35 против средней БН = 0,67, $z = 2,55$, $N = 9$, $p = 0,01$; биномиальный тест: $n_{\text{успех}} = 9$, $N = 9$, $p = 0,004$).

Наши результаты подтверждают, что генетическая система спаривания отходит от моногамии, имеющейся в социальных системах. Хотя таковая и доминирует, внебрачное отцовство – явление частое.

Результат конкуренции между самцами: определяющий фактор возможности ВБК

Конкуренция между самцами приводит к возможной внебрачной копуляции (Peters *et al.*, 2001; Richardson *et al.*, 2001; Double and Cockburn, 2003). В данном исследовании мы использовали ряд подчиненных самцов в семейной группе как заместителей при интенсивной конкуренции за размножение. Наши результаты показывают, что интенсивность конкуренции между самцами определяется возможностью ВБК у альпийского сурка: ВБО редко отмечалось при низкой численности подчиненных самцов, но по мере роста их численности, количество случаев ВБО также росло (Arnold *et al.* 1994). Возникает искушение сделать вывод о том, что поскольку количество конкурентов возросло, то доминирующие особи прилагают больше усилий для монополизации

размножения (Peters *et al.*, 2001; Richardson *et al.*, 2001; Double and Cockburn, 2003) и тогда вероятность репродуктивного успеха подчиненных особей возрастает. Однако подчиненные самцы редко производили внебрачных детенышей (Arnold, 1990; Goossens *et al.*, 1998) и внебрачная копуляция в основном имела место из-за самцов, не принадлежащих этой группе. Тем самым, мы можем предположить, что с ростом числа подчиненных особей, доминирующие особи контролировали их, но поскольку этот контроль конкурентов требовал времени и усилий, они теряли его вне семьи и/или становились неспособными контролировать своих партнеров. Доминирующие и подчиненные особи из соседних групп так и не были идентифицированы в качестве внебрачных партнеров, что подтвердило наличие контроля над подчиненными особями и высокие издержки этого контроля. Доминирующим особям, вероятно, пришлось пойти на компромисс между обеспечением отцовства внутри своих семей и поисками внебрачных копуляций, поскольку воспроизводство было синхронизировано на соседних территориях. Видимо, эти две альтернативы являются взаимоисключающими стратегиями, и мы можем закономерно предположить, что доминирующие самцы не участвуют во внебрачной копуляции. Это может объяснить, почему случайные особи давали потомство $11.6 \pm 2\%$ молодых в менее чем $25 \pm 5.2\%$ пометов.

У альпийских сурков наличие подчиненных самцов во время гибернации увеличивает шанс выживания как у потомства (Grimm *et al.*, 2003; Allainé and Theuriau, 2004), так и у доминирующих особей (Grimm *et al.*, 2003), тем самым, усиливая способность доминантного самца к воспроизводству (обычно отца потомства). Однако расселение подчиненных особей влечет большие издержки (Arnold, 1993; Frey-Roos, 1998), которые усиливаются при высокой плотности популяции. Таким образом, даже если доминирующие самцы могут быть заинтересованы в сохранении подчиненных самцов в семье, сила экологических ограничений может привести к тому, что репродуктивная уступка станет неэффективной из-за выгод, получаемых подчиненными особями, оставшимися в группе. Более того, это может объяснить, почему только подчиненный самец, среди шести других давших потомство ОВСП из своей семейной группы, был в родственной связи с доминантным самцом, тогда как другие не были в родстве ни с доминантным самцом, ни с доминантной самкой.

Выбор самкой партнера: еще один определяющий фактор ВБК

Для того чтобы самки участвовали в ВБК, необходимо сделать два допущения. Во-первых, выбор социального партнера, вероятно, ограничен, что приводит к тому, что самке приходится выбирать себе партнера через ВБО (Slagsvold and Dale, 1994; Jennions and Petrie, 2000). Во-вторых, должен иметься внебрачный партнер более высокого качества, чем брачный партнер (Shellman Reeve and Reeve, 2000). Выбор самок у альпийского сурка, вероятно, ограничен. В действительности, как и других территориальных видов, где социальный статус определяет возможность воспроизводства (напр., Calf *et al.*, 2003), самки могут конкурировать за территорию, а не за самцов. Таким образом, ВБК может быть средством, при помощи которого самки могут выбирать лучших самцов.

Вопреки нашим ожиданиям, ВБО не росло линейно вместе со связью между половыми партнерами. Наши результаты скорее предполагают, что самки альпийских сурков могут вовлекаться в ВБК для выбора внебрачного партнера с промежуточным уровнем генетического сходства для того, чтобы произвести потомство с оптимальным инбридингом/аутбридингом. Свидетельства случаев предотвращения инбридинга у альпийских сурков основаны на том, что доминирующие самки, вероятно, избегают близкородственного скрещивания (был отмечен только один случай спаривания матери и сына за 12 лет исследований), и как результат, только небольшое число подчиненных самцов, не связанных с ними, а также большинство случайных особей из отдаленных

популяций производили ОВСП. Однако, связь внебрачных партнеров с самкой не оказалась ближе к оптимальному уровню, чем связь семейных партнеров с таковой. Вероятно, сравнение не было проведено с примерами, представляющими социальный статус внебрачного партнера. Действительно, в этом случае 66,7% и 33,3% особей являются подчиненными и случайными особями по сравнению с 1,9% и 98,1% всех внебрачных партнеров. Ясно, что необходимо больше данных для сравнения связи внебрачных и семейных партнеров.

Самки альпийского сурка могут быть также вовлечены во внебрачную копуляцию для того, чтобы выбрать внебрачного партнера более гетерозиготного, чем их семейные партнеры. В самом деле, пропорция внебрачного потомства зависит от взаимоотношений между количеством подчиненных самцов внутри семейной группы и парной гетерозиготности самцов. Поскольку пропорция внебрачного потомства должна выражать выбор самки более близко, чем частота случаев внебрачного отцовства, то мы предполагаем, что самки вкладывают больше в рождение внебрачного потомства, что вероятность нахождения внебрачного самца, который будет лучше семейного, высока. Более того, внебрачные самцы оказались более гетерозиготными, чем семейные. Таким образом, если убрать препятствия, лежащие перед выбором самки, то последние показывают тенденцию к выбору высоко гетерозиготных партнеров.

Результаты конкуренции между самцами и выбор самца самкой: два запутанных процесса

ВБО происходит: 1) когда действительно есть необходимость во внебрачной копуляции (т.е. самка не была партнершей предпочитаемого самца – высоко гетерозиготного и оптимального с точки зрения родства) и 2) когда нет ограничений в выборе внебрачных партнеров (т.е. группы с несколькими подчиненными самцами и самками, не являющимися партнерами самцов, гетерозиготных и оптимальных с точки зрения родства). Тем самым, выбор самки быть связан с контролем репродукции доминирующим самцом. В действительности, влияние связи с парным самцом и количества подчиненных особей носило аддитивный характер. Однако, учитывая этот аддитивный эффект, необходимо провести дополнительные исследования, чтобы выяснить, является ли контроль со стороны самца или выбор самки решающим фактором внебрачной копуляции. Тем не менее, Арнольд и др. (Arnold *et al.*, 1994) предположил, что сыновья доминирующего самца являются наилучшими кандидатами на то, чтобы стать внебрачными партнерами. Однако, небольшое число подчиненных самцов, ставших отцами внебрачных сурков, не были сыновьями доминирующего самца. Доминирующие самки могут избегать спаривания с сыновьями доминирующего самца, если они находились в родственной связи. Тогда уклонение самок от спаривания с родственными особями может стать альтернативным объяснением низкого процента подчиненных особей, поскольку они имеют большую вероятность оказаться в родстве с самками и, следовательно, большого процента случайных особей, ставших отцами внебрачных молодых особей.

В заключение, мы полагаем, что высокая конкуренция между самцами в семейных группах альпийских сурков благоприятствует возможности внебрачной копуляции не через ограничение контроля подчиненных особей, а через уменьшение способности доминирующего самца контролировать свою самку и самцов извне. Как социальная среда, так и выбор самки приводят к ВБК, а поиск ВБО может быть средством, при помощи которого самки сурков регулируют генетические качества половых партнеров.

References / Список литературы

- Allainé D. and Theuriau F. 2004. Is there an optimal number of helpers in alpine marmot family groups? *Behav. Ecol.*, 15: 914-924.
- Allainé D. 2000. Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: evidence and hypotheses. *Behav. Process.*, 51: 21-34.
- Arnold W. 1993. Social evolution in marmots and the adaptive value of joint hibernation. *Ver. Deut. Gesell. Kr.*, 86: 79-93.
- Arnold W., Klinkitch M. and Tautz D. 1994. Molecular analysis of the mating system of alpine marmots (*Marmota marmota*). *Ver. Deut. Gesell. Kr.*, 87: 27.
- Arnold W. and Dittami J. 1997. Reproductive suppression in male alpine marmots. *Anim. Behav.*, 53: 53-66.
- Arnold W. 1990. The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 229-237.
- Brown J.L. 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behav. Ecol.*, 8: 60-65.
- Calf K., Downs C. and Cherry M. 2003. Territoriality and breeding success in the Cape Sugarbird (*Promerops cafer*). *Emu*, 103: 29-35.
- Cohas A., Yoccoz N., Da Silva A., Goossens B. and Allainé D. 2006. Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59: 597-605.
- Coltman D.W., Pilkington J.G., Smith J.A. and Pemberton J.M. 1999. Parasite-mediated selection against inbred soay sheep in a free-living island population. *Evolution*, 53: 1259-1267.
- Da Silva A., Luikart G., Yoccoz N., Cohas A. and Allainé D. 2006. Genetic diversity-fitness correlation revealed by microsatellite analyses in European alpine marmots (*Marmota marmota*). *Conservation Genetics*, 7, 371-382.
- Diggle P.J., Heagerty P.J., Liang K.Y. and Zeger S.L. 2002. Analysis of longitudinal data, second edition. Oxford University Press, Oxford.
- Ditchkoff S.S., Lochmiller R.L., Masters R.E., Hoofer S.R. and Van Den Bussche R.A. 2001. Major-histocompatibility-complex associated variation in secondary sexual traits of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): Evidence for good-genes advertisement. *Evolution*, 55: 616-625.
- Double M.C. and Cockburn A. 2003. Subordinate superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*) parasitize the reproductive success of attractive dominant males. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 270: 379-384.
- Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Lifjeld J.T. and Kempenaers B. 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, 425: 714-717.
- Frey-Roos F. 1998. Geschlechtsspezifisches Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). PhD thesis, Philipps University, Germany.
- Goossens B., Graziani L., Waits L.P., Farand E., Magnolon S., Coulon J., Bel M.C., Taberlet P. and Allainé D. 1998. Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 43: 281-288.
- Gowaty P.A. 1996. Battles of the sexes and origins of monogamy. *Partnerships in Birds*, Black J.M. ed. Oxford University Press, Oxford, 21-52.
- Griffith S., Owens I. and Thuman K. 2002. Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.*, 11: 2195-2212.
- Grimm V., Dorndorf N., Frey Roos F., Wissel C., Wyszomirski T. and Arnold W. 2003. Modelling the role of social behavior in the persistence of the alpine marmot *Marmota marmota*. *Oikos*, 102: 124-136.
- Hacklander K., Mostl E. and Arnold W. 2003. Reproductive suppression in female alpine marmots, *Marmota marmota*. *Anim. Behav.*, 65: 1133-1140.
- Hansson B. and Westerberg L. 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Mol. Ecol.*, 11: 2467-2474.

Hoi Leitner M., Hoi H., Romero-Pujante M. and Valera F. 1999. Female extra-pair behaviour and environmental quality in the serin (*Serinus serinus*): A test of the 'constrained female hypothesis'. Proc. R. Soc. Lond. B., 266: 1021-1026.

Horton N.J. and Lipsitz S.R. 1999. Review of software to fit generalized estimating equation regression models. Am. Stat., 53: 160-169.

Jennions M.D. and Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. Biol. Rev., 75: 21-64.

Johnsen A., Lifjeld J.T., Rohde P.A., Primmer C.R. and Ellegren H. 1998. Sexual conflict over fertilizations: Female bluethroats escape male paternity guards. Behav. Ecol. Sociobiol., 43: 401-408.

Liang K.Y. and Zeger S.L. 1986. Longitudinal data analysis using generalized linear models. Biometrika, 73: 13-22.

Peters A., Astheimer L. and Cockburn A. 2001. The annual testosterone profile in cooperatively breeding superb fairy-wrens, *Malurus cyaneus*, reflects their extreme infidelity. Behav. Ecol. Sociobiol., 50: 519-527.

Queller D. and Goodnight K. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. Evolution, 43: 258-275.

R development core team 2003. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Richardson D., Jury F., Blaakmeer K., Komdeur J. and Burke T. 2001. Parentage assignment and extra-group paternity in a cooperative breeder: The Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). Mol. Ecol., 10: 2263-2273.

Shellman Reeve J.S. and Reeve H.K. 2000. Extra-pair paternity as the result of reproductive transactions between paired mates. Proc. R. Soc. Lond. B., 267: 2543-2546.

Slagsvold T. and Dale S. 1994. Why do female pied flycatchers mate with already mated males: Deception or restricted mate sampling? Behav. Ecol. Sociobiol., 34: 239-235.

Westneat D.F. and Stewart I.R.K. 2003. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates and conflict. Annu. Rev. Ecol. Syst., 34: 365-396.