

小型哺乳动物亲缘关系对其种群动态的作用

刘 震¹ 刘季科^{1*} 杨月伟²

(1 浙江大学生命科学院, 杭州, 310012)

(2 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘要: 主要综述小型哺乳动物亲缘关系对其种群动态的作用及其研究进展。与非亲缘个体比较, 亲缘个体间的相互作用趋于亲密、巢区共享程度高, 亲缘关系水平对扩散有明显的作用。亲缘关系水平的差异可改变种群增长速率及种群统计学特征, 对提高雌体存活率、后代断乳成功率、后代存活率及性比具有显著的作用。亲缘关系的分子生态学研究主要集中于亲权鉴定和种群遗传结构的分析。

关键词: 亲缘关系; 小型哺乳动物; 种群动态; 空间行为; 种群统计学特征; 分子生态学

中图分类号: Q958.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1050 (2002) 03-0218-07

亲缘关系 (relatedness) 为特定祖先繁衍的两个或两个以上后代之间的血缘联系, 是构建种群遗传结构的基础, 可为解释种群动态、性选择、婚配制度和抚育后代提供重要的信息^[1], 同时, 也是设计濒危物种育种和种群重建 (reintroduction) 的决定因素^[2]。种群动态是生态学家关注的中心, 亲缘关系对种群动态的作用已成为当前动物生态学研究热点之一^[3~8]。本文旨在阐述小型哺乳动物亲缘关系对其种群动态的作用, 并展望其发展趋势。

1 亲缘关系与空间行为

种群中相邻个体的特征可影响与之相互作用个体的行为。由于亲缘选择可减少个体间的攻击性, 因此, 特定个体的行为受相邻个体行为的制约, 两者之间的行为为其亲缘水平所决定^[4]。Hamilton 认为, 动物的扩散可降低个体间亲缘水平, 且能提高攻击行为^[3]。Charnov 等^[9]的假设指出, 亲缘关系对空间行为的作用受密度的制约, 在亲属之间种群密度降低, 且个体间的相互作用更专一时, 亲缘选择有利于亲密行为; 而当种群密度增高且扩散率及非亲缘个体的迁入增加时, 亲缘个体间相互作用水平降低, 亲缘选择将有利于攻击行为。Taitt 等^[10]认为, 个体间亲缘者亲密, 非亲缘者攻击。草甸田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 熟悉个体遭遇者的行为与陌生个体比较, 攻击行为少而亲密行为多^[11]。通常, 由于不能判别相邻熟悉的个体是否为确定性亲属; 因此, 需探讨亲缘关系与熟悉度 (familiarity) 之间的关系, 即熟悉个体间的行为是否明显较陌生个体更趋于亲密。McShea^[12]发现, 草甸田鼠冬季共栖群 (communal group) 中同巢个体表现出强

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39970133)

作者简介: 刘震 (1976-) 男, 硕士, 主要从事动物种群和进化生态学研究。

收稿日期: 2001-04-22; 修回日期: 2002-03-20

*通讯作者

的亲密行为, 当另一共栖群体个体迁入时, 攻击行为增加。然而, 这种共栖群并非总是由亲缘个体组成, 因此, 并非仅有亲缘关系能引起个体间的亲密行为。

已有的研究证明, 社群行为的相互作用可影响个体的存活和繁殖, 并能作用于个体的扩散, 以及种群统计学特征^[13]。田鼠亚科啮齿动物个体间的亲缘关系可影响其社群行为相互作用^[3]。在个体扩散的条件下, 若形成亲缘结构, 则扩散成为影响种群动态的重要因子之一^[14]。Greenwood^[15]提出, 初生扩散 (natal dispersal) 和繁殖扩散 (breeding dispersal) 可改变种群遗传结构与统计学特征, 进而影响整个种群的动态与进化。在Gandon^[16]的模型中, 种群亲缘结构 (kin structure of population) 可对扩散施加不同的选择压力; 同时, 遗传亲缘关系不是扩散的固定参数; 扩散可影响亲缘关系, 反之亦然; 且可产生不可预测的进化结果。

在社群行为的相互作用中, 领域性是影响田鼠亚科啮齿动物种群动态最重要的因子之一^[17]。而雌体间亲缘关系的等级可影响繁殖期雌体及幼雏的巢间距, 换言之, 相邻雌体间的亲缘关系随巢地间距离的增大而减小。具有亲缘关系的草原田鼠 (*M. ochrogaster*)^[18]、草甸田鼠^[19]及黄颊田鼠 (*M. xanthognathus*)^[20]的个体能共享巢区 (share of home range)。草原田鼠亲缘处理种群中, 雌体的巢区及巢区重叠明显高于非亲缘处理种群^[8]。一些研究发现, 繁殖期亲缘个体间的空间共享 (space share) 程度较非亲缘个体间的高^[21, 22]。Ims^[23]认为, 此种现象是雌体强的归家冲动 (philopatry) 所致。然而, 对西岸田鼠 (*Microtus townsendii*) 而言, 个体年龄及季节性气候对繁殖期雌体的空间利用格局同样具有极强的作用^[24]。Saitoh^[25]发现棕背鼯鼠 (*Clethrionomys rufocanus*) 繁殖期雌体虽具有极强的领域性, 但亲缘个体间的空间利用似乎缺少可调和性 (flexibility)。而且, 在繁殖季节, 个体的扩散率可随种群密度的升高而增加, 因此, 归家冲动可增加相邻雌体间亲缘水平的假设, 面临着个体扩散的挑战。

总括上述, 小型哺乳动物亲缘关系与其空间行为之间存在错综复杂的相互作用, 而且这些相互作用亦依物种而有差异; 至今尚未获得一致的结论。

2 亲缘关系与种群动态

Lambin^[5]提出亲缘关系对田鼠亚科啮齿动物种群动态作用的模型 (图 1), 该模型指出, 亲缘水平低的初始种群, 由于攻击行为的作用将经历春季衰减 (spring decline), 且当年不会达到峰值; 相反, 亲缘水平高的初始种群则无春季衰减, 当年即可达到峰值。McShea^[12]证明, 有亲缘个体的种群, 其增长较由非亲缘个体组成的初始种群增长快。然而, 自然种群条件下, 就繁殖率及种群增长速率而言, 由亲缘个体组成的种群与由非亲缘关系个体组成的种群之间无明显差异。Boonstra 等^[26]及 Dalton^[27]发现, 加州田鼠 (*Microtus californicus*) 及犬尾田鼠 (*Microtus canicandus*) 围栏种群的熟悉个体和陌生个体表现出相似的增长曲线, 且种群补充量、胎数、胎仔数及幼体存活率均无显著差异。而棕背鼯鼠亲缘关系高的种群与亲缘关系低的种群个体比较, 其巢区及后代的雌体数量亦无显著差异^[28]。

当种群密度增大时, 相邻个体间亲缘水平降低, 亲缘选择 (kin selection) 可导致田鼠的种群循环^[9]。而Lambin 等^[5]则认为, 春季种群内雌体亲缘水平的改变可影响田鼠种群统计学特征。就本质而言, 在繁殖季节种群增长时, 由于归家冲动可使相邻雌体间

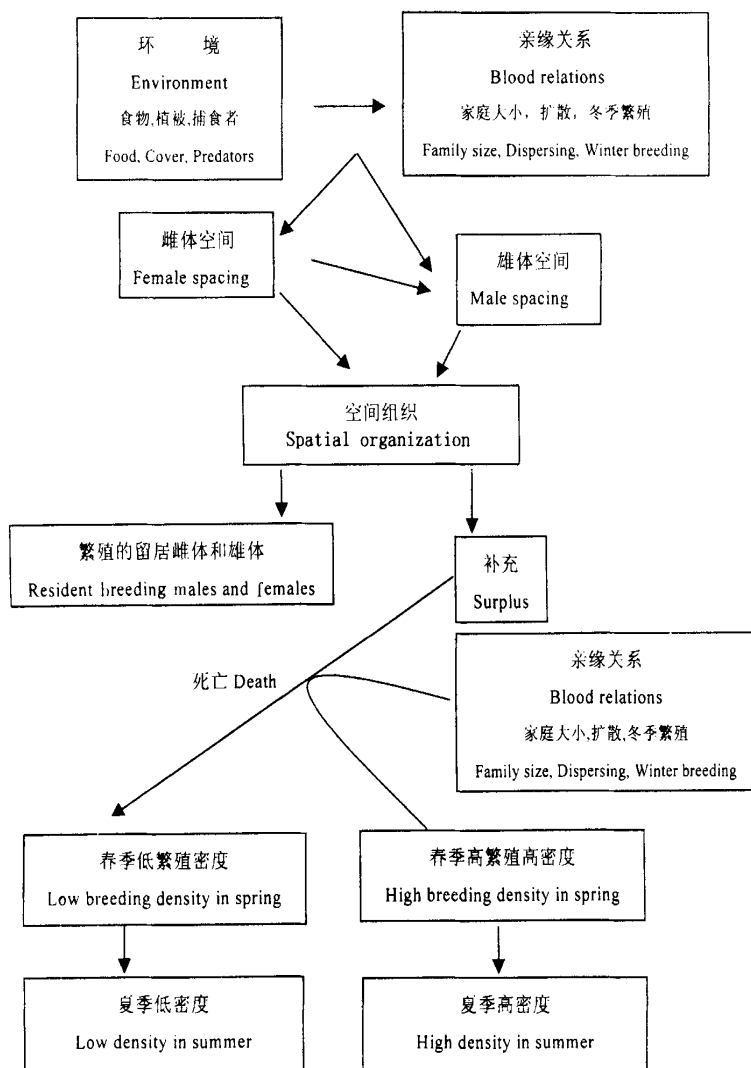


图1 亲缘关系对田鼠亚科啮齿动物种群动态作用的模型

Fig.1 Model of microtine population dynamics influenced by blood relations

平均亲缘水平增加。从而在繁殖季节末种群平均亲缘水平和密度高。若冬季死亡率较高, 由于亲属死亡及非亲缘个体的替代, 相邻个体间的亲缘水平将降低。若冬季死亡率较低, 亲缘水平则保持不变^[4]。

在种群增长的初始阶段, 相邻个体间亲缘水平较高; 而当种群密度增高时则降低^[9]。在繁殖季节, 由于归家冲动使相邻雌体的平均亲缘水平增加, 种群密度高亲属间的相互作用更普遍, 并可导致种群增长的正反馈^[5]。当加州田鼠种群密度低时, 可形成小而隔离的同类群 (deme), 但当密度增加时, 种群变的更大且更为连续; 虽然, 某一特定同类群内亲缘个体数量少, 但群体内亲缘水平较高; 而当群体连续时, 亲缘水平则

降低^[29]。Pugh 等^[30]发现, 草甸田鼠种群密度低时, 可产生近交; 因此, 由于各种社群成分的作用, 密度与亲缘关系间这种关系并非普遍^[31]。

Kawata^[28]发现, 与母亲、姊妹或女儿相邻生活的棕背鼠个体, 在春季衰减期的存活率较非亲缘个体高, 繁殖力更强; 而且其亲缘关系近的雌性集群 (cluster) 出现的频率更高^[31]。Ylönen 等^[32]研究了熟悉度 (familiarity) 对欧鼠 (*Clethrionomys glareolus*) 种群统计学特征的作用。由该种实验室雌体建立的熟悉种群和陌生种群间, 在熟悉度对繁殖特征无明显作用的条件下, 每只雌体哺乳的幼体数量间无明显差异; 但 2 个月后差异则达到 4 倍 (熟悉种群 非熟悉种群 = 4)。西岸田鼠亲缘处理雌体的存活率及春季第一次繁殖的幼体断乳成功率显著高于非亲缘处理种群^[6]。与母体共同集群生活的布氏田鼠 (*Microtus brandti*) 幼体, 其体重增长速度显著高于与陌生个体共栖的幼体^[33]。

一些研究表明, 小型啮齿动物幼体的存活率与补充数受繁殖期雌体密度、行为等影响, 而雄体密度对其影响较小, 甚至无影响^[34,35]。在母亲的废弃巢内生活的红松鼠 (*Tamiasciurus hudsonicus*) 幼体, 其存活率高^[36]。Galindo 等^[35]发现, 在去除或诱捕繁殖雌性拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 后, 幼体数量增加。说明雌体可通过杀死无亲缘关系幼体来降低幼体存活率。Mappes 等^[37]认为, 处理间幼体存活率的差异是非亲缘雌体杀婴行为 (infanticide) 的结果。雌体数量与其繁殖力之间的密度制约关系, 可反映社会因子使小型啮齿动物种群保持稳定的机制^[37]。由于小型哺乳动物具有强烈的归家冲动, 因此, 繁殖期雌体为其归家亲属所包围^[37,38]。若雌体仅抑制非亲缘雌体后代的存活率, 而不影响其亲缘个体后代的存活, 其社群行为可导致种群动态的时滞型密度制约^[7]。时滞的发生与亲缘集群 (kin-cluster) 密切相关, 繁殖成功、雌体的归家补充及高存活率可形成亲缘集群, 降低集群内个体的死亡。若幼仔的存活率和补充数不受亲缘集群中雌体密度的制约, 则该种群将暂时避免高密度引起的社会性后果。然而, 小型哺乳动物的存活率普遍较低, 因此, 亲缘集群的存在是保证种群稳定的因子之一, 雌体间的亲缘关系使田鼠亚科啮齿动物的生活史特征及社群具有明显的可塑性。尽管, 亲缘选择理论所推测的亲缘关系和杀婴行为间的关系, 与亲缘、非亲缘个体间行为的观察结果一致, 但至今尚无令人置信的方法测度自然种群中杀婴行为的数据, 此类研究仍需进一步深入。

此外, 由于性比的亲权调控 (parental manipulation) 受亲缘关系或其它生态因子的作用, 亲缘关系可影响种群的性别比率^[39]。Lambin^[40]发现, 由归家的亲缘雌体组成的西岸田鼠越冬种群, 在春季繁殖, 且种群密度相对较低时, 雌性幼体的比率明显高于雄性, 当相邻个体亲缘水平相对较低, 且种群密度高时, 由于所有个体对有限资源的总竞争 (global competition) 增加, 幼体的性别比例趋于平衡。

3 亲缘关系的分子生态学研究

尽管亲缘关系与种群动态密切相关, 但在自然条件下, 要准确检验亲缘关系, 特别是种群的亲缘结构、亲权及婚配制度却甚为困难。随着技术的进步, 这些问题将逐一得到解决。1992 年分子生态学的问世, 促进了分子技术在生态学研究中的应用。现在, 分子遗传学方法已成为研究种群动态不可或缺的工具之一^[2]。

20 世纪 80 年代以来, 分子技术在小型哺乳动物种群生态学研究中的应用, 主要集

中于亲权鉴定和种群遗传结构的分析。Gordon 等^[41]以聚合酶链反应 - 随机扩增多态 DNA (polymase chain reaction - random amplified polymorphies DNA, PCR - RAPD) 测定犬尾田鼠的遗传亲缘关系。Desacali 等^[42]通过 DNA 指纹技术 (DNA finger printing) 检验刚毛棉鼠 (*Sigmodon hispidus*) 已知亲缘关系的个体间的相似度。Ishibashi 等^[31]通过线粒体 DNA (mitochrodial DNA, mtDNA) 和微卫星技术 (microsatellite) 检测犬尾田鼠春季种群与性别相关的空间亲缘结构, 同时以微卫星 DNA 标记棕背鼯鼠断乳幼体, 发现普遍存在由亲缘个体组成的越冬种群^[43]。Aars 等^[44]以 mtDNA 序列分析了线性栖息地中欧鼯鼠种群的限制性基因流 (restricted gene flow), 并揭示了该种种群的遗传结构。

虽然众多分子技术提高了测定亲缘关系的精确度, 但是生态学家仍面临技术选择的难题。配对个体间亲缘关系的估计, 需要测定个体间最大遗传变异的标记物, 而探讨不同社群或亚种群间的差异, 则需要用于进行大样本处理的遗传技术^[45]。然而, 目前应用的技术存在明显不足, 迄今, 尚无一项普通的技术可用于生态学更大范围的研究^[1]。

综上所述, 有关亲缘关系对种群调节作用的研究为探讨种群动态提供了许多新的途径。但由于研究者的假设及目标各异, 方法也不尽相同, 得出的结论亦不一致, 甚至大相径庭。因此, 该领域的研究尚需进一步拓展。在数年前, 应用分子技术解释这些问题是不可想象的, 而且, 似乎每个新的研究都引出新的问题^[2]。将分子技术与明智的实验设计相结合将带来更大的成就。我们诚望本文能为生态学家提供有意义的信息, 对未来的动物种群生态学研究有所裨益。

参考文献:

- [1] Webster M S, Westneat D F. The use of molecular markers to study kinship in birds: techniques and question [A]. In: Desalle R, Schiewater B eds. Molecular Approches to Ecology and Evolution [C]. Birkhauster Boston Berlin. 1998, 7 - 28.
- [2] Schroth W, Streit B, Schierwater B. Evolutionary handicap for sea turtles [J]. *Nature*, 1996, 384: 521 - 522.
- [3] Kawata M. Fluctuating populations and kin interaction in mammals [J]. *TREE*, 1990, 15: 17 - 20.
- [4] Ostfeld R S. Do changes in female relatedness determine demographic patterns in microtine rodents [J]? *Okios*, 1992, 65: 531 - 534.
- [5] Lambin X, Krebs C J. Can changes in female relatedness influence microtine population dynamics [J]. *Okios*, 1991, 61: 126 - 132.
- [6] Lambin X, Krebs C J. Influence of female relatedness on the demography of Townsend 's voles, *Microtus townsendii* [J]. *J. Ani Ecol*, 1993, 62: 536 - 550.
- [7] Lambin X, Yoccoz N. The impact of population kin structure on nesting survival in Townsend 's voles, *Microtus townsendii* [J]. *J. Ani Ecol*, 1998, 67: 1 - 16.
- [8] Sera W, Gains M S. The effect of relatedness on spacing behavior and fitness of female prairie voles [J]. *Ecology*, 1994, 75: 1560 - 1566.
- [9] Charnov E L, Finerty J P. Vole population cycles: a case of kin selection [J]? *Oecologia*, 1980, 45: 1 - 2.
- [10] Taitt M J, Krebs C J. Population dynamics and cycles [A]. In: Tanarin R H ed. Biology of new world Microtus [C]. Spec Pub Am Soc Mammal, 1985. 8: 567 - 620.
- [11] Ferkin M H. Kin recognition and social behavior in microtine rodents [A]. In: Tamarin R H, Ostfeld R S, Pugh S R, Burjalska G eds. Social systems and population cycles in voles [C]. Birkhauster Verlag. Boston. Massachusetts. USA. 1990. 11 - 24.

- [12] McShea W J. Social tolerance and proximate mechanisms of dispersal among groups of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Ani Behav*, 1990, 39: 346 - 351.
- [13] Krebs C J, Davies N B. An introduction of behavioral ecology [M]. 2nd. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1987.
- [14] Saitoh T, Bjornstod O N, Stenseth N C. Density-dependence in voles and mice: a comparative study [J]. *Ecology*. 1999, 80: 638 - 650.
- [15] Greenwood P J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals [J]. *Ani Behav*, 1980, 28: 1146 - 1162.
- [16] Gordon S. Evolving dispersal: where to go next [J]? *TREE*, 2000, 15: 5 - 7.
- [17] Ostfeld R S. Limiting resources and territoriality in microtin rodents [J]. *Amer Nat*, 1985, 126: 1 - 15.
- [18] McGurie B, Getz L L. Communal nesting in prairie vole (*Microtus ochrogaster*): an evolution of cost and benefits based on patterns of dispersal and settlement [J]. *Can J Zool*, 1995, 73: 383 - 391.
- [19] Madison D M, McShea W J. Seasonal changes in productive tolerance, spacing, and social organization in meadow voles: a microtine model [J]. *Amer Nat*, 1987, 27: 899 - 908.
- [20] Wolff J O, Lidicker W Z. Communal winter nesting and food sharing in taiga voles [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1981, 9: 237 - 240.
- [21] Lambin X, Krebs C J, Scott B. Spacing system of the tundra vole (*Microtus oeconomus*) during the breeding season in Canada's Western arctic [J]. *Can J Zool*, 1992, 70: 2068 - 2072.
- [22] Salvioni M, Lidicker W Z. Social organization and space use in california voles: seasonal, sexual and age-specific strategies [J]. *Oecologia*, 101: 426 - 438.
- [23] Ims R A. Kinship and original effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocannus* [J]. *Ecology*, 1989, 70: 607 - 616.
- [24] Agrel J. A shift in female social organization independent of relatedness: an experimental study on the field vole (*Microtus agrestis*) [J]. *Beha Eco*, 1995, 6: 182 - 191.
- [25] Saitoh T. Communal nesting and spaitial structure in early population of the red-back vole, *Clethrionomys rufocannus bedfordae* [J]. *J Mamm Soc Jan*, 1989, 14: 27 - 41.
- [26] Boonstra R, Hogg F H. Friends and strangers: a test of the Charnov-Finerty hypothesis [J]. *Oecologia*. 1988, 77: 95 - 100.
- [27] Dalton C L. Effects of female kin groups on reproduction and demography in the gray-tailed vole, *Microtus canicandus* [J]. *Oikos*, 2000, 90 (1): 153 - 159.
- [28] Kawata M. Pregnancy failure and suppression by female-female interaction in enclosed population of red-backed vole, *Clethrionomys rufocannus bedfordiae* [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1987, 20: 89 - 97.
- [29] Lidicker W J, Patton J L. Patterns of dispersal and genetic structure in population of small rodent [A]. In: Chepko-Sade B D, Halpin Z T eds. Mammalian dispersal patterns [C]. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1987.
- [30] Pagh S R, Tamarin R H. Inbreeding in population of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Can J Zool*, 1988, 66: 1831 - 1834.
- [31] Ishibashi Y, Saitoh T, Abe S, Yoshida M C. Sex-related spatial kin-structure in a spring population of grey-tailed voles, *Clethrionomys rufocannus* revealed by mitochondrial DNA analysis [J]. *Molecular Ecology*, 1996, 5: 152 - 162.
- [32] Yönen H, Ronkainen H. Breeding suppression in the bank voles as antipredation in a predictable environment [J]. *Evolutionary Ecology*, 1994, 8: 658 - 666.
- [33] 施大钊, 海淑珍, 郑双悦, 张卓然, 刘雪龙. 布氏田鼠社群亲缘关系的研究 [J]. *草地学报*, 1998, 6 (1): 53 - 58.
- [34] Lambin X. Natal philopatry, competetion for resources and inbreeding avoidance in Townsend's vole (*Microtus townsendii*) [J]. *Ecology*, 1994, 75: 224 - 235.
- [35] Galindo C, Krebs C J. Population regulation in deer mice: the role of females [J]. *J Ani Ecol*, 1987, 56: 11 - 24.

- [36] Stenseth N C. Model of bank vole and wood mouse [A] . Symposium of the Zoological Society of London [C] . 1985. 55 : 339 - 376.
- [37] Mappes T, Ylonen H, Viitala J. Higher reproductive success among kin groups of bank voles *Clethrionomys glareolus* [J] . *Ecology* , 1995 , 76 : 1276 - 1282.
- [38] Berteaus D, Boutin S. Breeding dispersal in female North American red squirrels [J] . *Ecology* , 2000 , 81 : 1311 - 1326.
- [39] Gwaty P A. Different dispersal , local resource competition and sex ratio variation in birds [J] . *Amer Nat* , 1993 , 141 : 263 - 280.
- [40] Lambin X. Changes in sex allocation and female philopatry in voles [J] . *J Ani Ecol.* , 1994 , 64 : 945 - 953.
- [41] Gordon D A, Lattier D L, Silbiger R N, Torsella J, Wolff J O, Smith M K. Determination of genetic diversity and paternity in grey-tailed vole (*Microtus canicandus*) by RAPD - PCR [J] . *J Mamm* , 1998 , 79 : 604 - 611.
- [42] Desacali M, Camerun G N, Jacobson J W. Measuring similarity among hispid cotton (*Sigmodon hispidus*) of known relatedness with DNA fingerprinting [J] . *J Mamm* , 1998 , 79 : 594 - 603.
- [43] Ishibashi Y, Saitoh T, Abe S, Yoshida M C. Kin-related social organization in winter population of the vole *Clethrionomys rufocannus* [J] . *Research on Population Ecology* , 1998 , 40 : 51 - 59.
- [44] Aars J, Ims R A, Liu H P, Mulvey M, Smith M H. Bank voles in linear habitats show restricted gene flow as revealed by mitochondrial DNA (mtDNA) [J] . *Molecular Ecology* , 1998 , 7 : 1383 - 1389.
- [45] Parker P G, Snow A A, Schug M D, Booton G C, Fuerst P A. What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker [J] . *Ecology* , 1998 , 79 : 361 - 382.

EFFECTS OF BLOOD RELATIONS ON THE POPULATION DYNAMICS IN SMALL MAMMALS

LIU Zhen¹ LIU Jike¹ YANG Yuewei²

(1 College of Life Science , Zhejiang University , Hangzhou , 310012)

(2 Northwest Plateau Institute of Biology , the Chinese Academy of Sciences , Xining , 810001)

Abstract: Effects of blood relations between individuals on the population dynamics in small mammals were reviewed. A number of studies suggested that the interaction between related individuals showed more amicable behavior, higher level of nest sharing than between unrelated individuals. Blood relations can also influence territory and dispersal in microtine rodents. Some studies found the changes of the degree of relatedness can alter the growth rate of population. Lambin and Krebs suggested that relatedness can influence the demographic characters, such as density, female survival success, offspring weaning success, offspring viability and sex ratio, and this hypothesis has been tested by a number of studies. The tools of molecular genetics began to be used in the ecological research. At present, most of molecular research of blood relations were focused on parental identification and the analysis of the genetic structure of population.

Key words: Blood relations; Small mammals; Population dynamics; Spatial behavior; Population demographic character; Molecular ecology