

DOI: 10.5846/stxb201405201030

叶彬, 鲍毅新, 王艳妮, 章书声, 方平福. 基于亲权鉴定的千岛湖社鼠家群遗传结构与亲缘关系特征研究. 生态学报, 2016, 36(3): - .

Ye B, Bao Y X, Wang Y N, Zhang S S, Fang P F. Genetic structure and relatedness based on parentage analysis in family groups of Chinese white-bellied rats (*Niviventer confucianus*) in Thousand Island Lake. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(3): - .

基于亲权鉴定的千岛湖社鼠家群遗传结构与亲缘关系特征研究

叶 彬, 鲍毅新*, 王艳妮, 章书声, 方平福

浙江师范大学生态研究所, 金华 321004

摘要:于 2009 年 7 月至 2010 年 11 月, 对浙江千岛湖两个岛屿上的社鼠(*Niviventer confucianus*) 种群进行标志重捕, 并采用 8 个高多态性的微卫星位点, 对两个岛屿的社鼠种群进行家群分析和亲权鉴定, 探讨了社鼠家群的亲缘关系特征。结果显示, 8 个微卫星位点能可靠地对两个岛屿社鼠种群进行亲权鉴定, A 岛已确定亲缘关系的 71 只社鼠分为 12 个家群, 家群中的个体数最多达到 19 个, B 岛已确定的 49 只社鼠个体共分为 11 个家群, 家群中的个体数最多达到 14 个。家群内部成员之间的亲缘关系表现为配对繁殖的个体对间亲缘系数最小, 揭示了社鼠倾向于选择亲缘关系较远的异性作为配偶。家群中雄性后代个体之间与雌性个体之间的亲缘关系相比, 两岛表现情况相反, 该结果暗示两岛屿上社鼠扩散行为可能有所不同。通过计算与同一雄性(或同一雌性)交配的个体间的亲缘系数, 发现两个岛屿上的社鼠在与不同异性交配时也存在选择性, 即避免选择亲缘关系较近的异性作为混交的对象。

关键词:社鼠; 微卫星位点; 亲权分析; 家群; 亲缘系数; 千岛湖地区

Genetic structure and relatedness based on parentage analysis in family groups of Chinese white-bellied rats (*Niviventer confucianus*) in Thousand Island Lake

YE Bin, BAO Yixin*, WANG Yanni, ZHANG Shusheng, FANG Pingfu

Institute of Ecology, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

Abstract: We analyzed the parentage of Chinese white-bellied rats (*Niviventer confucianus*) that were mark-recaptured from July 2009 to November 2010 on two islands in Thousand Island Lake, Zhejiang Province, by using eight highly polymorphic microsatellite loci, and explored the characteristics of the relatedness between family groups. These eight loci can indicate the parentage of Chinese white-bellied rat populations on the two islands reliably. According to the results, 71 individuals from island A were divided into 12 family groups, the largest of which contained 19 members. The 49 individuals from island B were divided into 11 family groups, the largest of which contained 14 members. The relatedness of male-female pairs for reproduction (M-F pair) was lowest compared with other pairwise comparison, suggesting that the Chinese white-bellied rats could avoid inbreeding. Relatedness of male-male (M-M) and female-female (F-F) among offspring showed inconsistent performances between island A and island B, suggesting different dispersal particularities. Relatedness of the individual pairwise mating with the same male or female provided some information regarding mate choices. We considered that Chinese white-bellied rats preferred to choose the mates with low relatedness.

Key Words: *Niviventer confucianus*; microsatellite; parentage analysis; family group; relatedness; Thousands Island Lake

基金项目:浙江省自然科学基金(Y507080); 国家自然科学基金项目(31200323); 浙江省自然科学基金青年基金(LQ12C04001)

收稿日期:2014-05-20; **网络出版日期:**2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sky90@zjnu.cn

动物的婚配制度是对栖息地环境生态因子长期适应的结果,资源分布的时空异质性和多变性、动物利用资源能力的变化性等外部因素和内部因素的共同作用,形成了动物一定的婚配制度,并伴随着环境条件的改变而不断适应和进化,揭示了自然种群对复杂多变环境条件的适应机制。由具有亲缘关系的亲代和子代构成的家群(family group),是动物社群行为的表现方式之一^[1-2],动物家群会随着家群内部成员的竞争、繁殖、扩散等而发生变化^[3],且这些行为势必会影响家群以至整个种群的遗传结构和个体间的亲缘关系,研究种群的家群结构对判定种群个体间相互关系、婚配制度、资源利用及对复杂栖息地环境的适应等方面有重要意义^[4-7]。因此,本文以千岛湖地区岛屿上的社鼠种群为研究对象,采用微卫星分子标记与野外标志重捕数据相结合的方法,对岛屿的社鼠(*Niviventer confucianus*)野生自然种群进行个体识别、亲权鉴定和亲缘关系分析,构建岛屿社鼠的家群谱系关系,在揭示岛屿社鼠种群亲权关系和家群特征的同时,探索岛屿上社鼠种群对复杂栖息地环境的适应性,为岛屿社鼠种群的种内关系及扩散等生态学的研究奠定基础。

1 方法

1.1 研究地区及其自然状况

研究样地位于浙江省淳安县千岛湖地区。千岛湖位于浙江省西部淳安县和建德市境内($N29^{\circ}22'—29^{\circ}50'$, $E118^{\circ}34'—119^{\circ}15'$),是1959年因建设新安江电站大坝而形成的大型人工湖泊,湖内有2500 m²以上岛屿1078个,为典型的岛屿化生境。湖中岛屿的地带性植被类型为亚热带常绿林,现有森林植被以天然次生马尾松(*Pinus massoniana*)为主。岛屿上的小型哺乳动物优势种为社鼠,在各岛屿上都有栖息^[8-12]。

1.2 样地选择

根据对千岛湖的实地调查,并确保获得足够的样本数据和便于对比分析,选取了千岛湖桐子坞乡范围内面积适当、生境类型相似的两个岛屿作为研究样地(图1),分别记做A岛($N29^{\circ}33'12.01''—N29^{\circ}33'21.44''$, $E118^{\circ}52'51.55''—E118^{\circ}53'13.60''$)、B岛($N29^{\circ}33'56.37''—N29^{\circ}33'42.45''$, $E118^{\circ}53'30.43''—E118^{\circ}53'51.22''$),两岛面积分别为5.54 hm²和5.80 hm²,相距约1.2 km,且中间隔有多个岛屿,两岛植被类型相似,均由阔叶林、针叶林及灌木组成,岛屿上植被优势种包括马尾松(*Pinus massoniana*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、石栎(*Lithocarpus glabra*)及青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)等^[10-12]。

1.3 标志重捕

2009年7—11月及2010年3—11月,使用捕鼠笼(24 cm×12 cm×12 cm)分别对A岛、B岛的社鼠个体进行标志重捕。由于千岛湖地区冬季气温较低,进笼社鼠的死亡率较高,故未在冬季进行诱捕。两岛分别放置205个和206个捕鼠笼,笼距10 m,捕鼠笼布放位置以编号的塑料桩定位,如图1所示,尽量满足全岛均匀布笼,并避开岛屿上陡峭的岩石裸露区、岛屿外围经常被水淹没以及无植被区域等不适于布笼的区域(图中用虚线表示)。每月标志重捕10天,以足够量的红枣为饵料,当日下午将捕鼠笼按桩号放置,次日上午检查捕获状况。对首次捕获的社鼠个体采用改进的切趾法(Toe-clipping)进行标记并编号^[13],作为鉴别每只社鼠个体的身份依据。将切趾肌肉样本保存于无水乙醇,用于遗传分析。同时记录捕获位置桩号、捕获日期、社鼠切趾编号、性别、体重(精确到0.1 g)、雄鼠睾丸是否下降、雌鼠是否怀孕(检查阴道开闭状况、有无分泌物及乳头特征)和其他形态特征(如体长、尾长、后足长以及受伤、体毛脱落等,可作为个体身份鉴别的辅助依据)^[10-12, 14]。根据社鼠的睾丸下降和怀孕等繁殖特征,判断社鼠

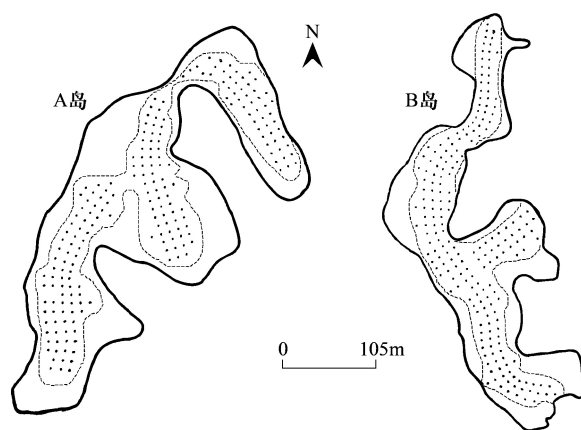


图1 A岛和B岛捕鼠笼布放方式示意图(虚线外表示岛屿上不适于布笼的区域)

Fig. 1 Location of cages for trapping in island A and B (Areas outside the dotted line is not applicable to locating cages)

的繁殖状况^[15]。

1.4 野外估计候选亲本

将每月捕获的社鼠个体分别按体重划分年龄组,其中体重 ≤ 35.0 g 为幼年组,35.0 g<体重 ≤ 50.0 g 为亚成年组,50.0 g<体重 ≤ 80.0 g 为成年组,体重 >80.0 g 为老年组^[15-17]。根据以往的研究,千岛湖地区的繁殖社鼠主要是成年和老年个体,部分亚成年个体也参与繁殖^[13],从出生到完成发育约 30 天,孕期约 20 天,哺乳期约 25—30 天^[16]。因此,在判断个体的候选亲本时,大致根据捕获时间推断个体的候选亲本:1)幼年个体的候选亲本为当月及之前若干月捕获的成体,还包括约 1 个月前捕获的亚成年和 2 个月前捕获的幼年;2)亚成年个体的候选亲本为 1 个月前捕获的成体,以及约 2 个月前捕获的亚成年和 3 个月前捕获的幼年;3)成年和老年个体的候选亲本则是约 2—3 个月前捕获的成体及更早捕获的幼年和亚成年。将两岛整个研究阶段的所有后代个体及相应候选亲本整合,用于亲权鉴定。

1.5 DNA 提取和微卫星扩增

社鼠个体的基因组 DNA 提取参照鲍毅新等^[18]的方法。选取 8 个社鼠的高度多态微卫星位点 CAT、D9Mit23、IGFBBP、D14Mit5、LCA、D15Mit5、PKC、TNF^[19],分别用荧光基团 5'-FAM(CAT、D9Mit23、IGFBBP)、5'-TAMRA(D14Mit5、LCA)、5'-HEX(D15Mit5、PKC、TNF)对各位点引物进行荧光标记(上海生工生物工程有限公司)。使用宝生物工程有限公司(TAKARA)的 PCR 试剂盒进行 PCR 扩增。对各引物进行预实验和体系筛选,确定 25 μ L PCR 扩增体系为:0.4 μ L 引物 R(10 μ mol/L)、0.4 μ L 引物 L(10 μ mol/L)、2.5 μ L 10 $\times$ buffer、2.0 μ L dNTP(2.5 mmol/L)、1.0—2.0 μ L MgCl₂(25 mmol/L)、1.0 μ L DNA、0.2 μ L Taq DNA 聚合酶(5U/ μ L)、17.0—18.0 μ L H₂O。扩增程序为:94 °C 预变性 5 min;94 °C 变性 30 s,51.9—58.3 °C 退火 35 s(各引物具体退火温度见表 2.2),72 °C 延伸 35 s,35 个循环;循环结束后 72 °C 延伸 8—10 min;4 °C 保存。将 PCR 扩增产物在 ABI 3700 DNA 序列测定仪上进行微卫星分型(上海生工生物工程有限公司)。每一位点均重复扩增、分型检测 2 次。分型结果使用 GeneMarker 1.91 软件判读,使用 CREAT 1.34 软件进行各种分子软件数据格式的转换^[20]。

1.6 数据分析

1.6.1 遗传结构和亲权鉴定

使用 Cervus 3.0 分析 2 个岛屿社鼠种群的遗传结构^[21],包括种群的等位基因频率(Alelle frequency)、等位基因数目(Number of alleles, A)、期望杂合度(Expected heterozygosity, He)和观测杂合度(Observed heterozygosity, Ho)、多态信息含量(Polymorphic information content, PIC)、无效等位基因频率(Null allele frequency)等。有模拟研究显示,在无效等位基因频率小于 0.2 时,不会造成亲权分析中的偏差^[22],因而本研究在进行亲权判定时将无效等位基因频率大于 0.2 的位点去除。通过社鼠的体重、捕获时间等估计候选亲本后,使用 Cervus 3.0 判定社鼠的亲权关系,计算出 80%和 95%置信水平下的 Delta(Δ)值标准等,计算性别已知情况下的最似候选亲本对,若后代和候选亲本不匹配的基因型位点数大于 2 个,则将该候选亲本排除^[23]。

1.6.2 家群判定和亲缘系数计算

根据本研究社鼠最大活动距离的结果,社鼠在性成熟之前(幼年和亚成年)的最大活动距离显著小于成年和老年个体,且成年雌鼠的最大活动距离显著低于成年雄鼠^[11, 24]。这表明幼年社鼠在成年之前、雌性社鼠在繁殖时更可能具有留居行为。因此,结合上述亲权判定结果,将在一个世代周期内,同一母本所产后代与其两亲本一并视为一个家群。由于社鼠营非群居生活^[25],故本研究视一个家群不包含多个世代个体。使用 Kingroup v2^[26]计算两个岛屿上社鼠个体之间的亲缘系数,并比较整个岛屿上社鼠种群个体之间的亲缘系数。计算家群内部成员不同性别个体之间的亲缘系数;比较由同一雄鼠联系的两个家群之间亲缘关系(本研究中社鼠呈现混交制,同一雄鼠可能分布在不同家群)。

1.6.3 统计方法

数据统计和比较分析采用 SPSS13.0 和 Origin8.0 进行。个体间亲缘系数的差异采用独立样本 *t* 检验、配

对样本 t 检验及单因素方差分析等。检验数据须符合正态分布,对于非正态分布的数据需进行对数或其他形式的转换。若方差分析中出现方差不同质的情况,则进行 Mann-Whitney U 检验,其中 $P \leq 0.05$ 为差异显著水平, $P \leq 0.01$ 为差异极显著水平。

2 结果

2.1 亲权关系的确立

由于取样过程和基因分型中的误差, A 岛和 B 岛实际获得的已进行基因分型的社鼠样本量分别为 80 和 58, 两岛社鼠种群的遗传多样性见表 1。两岛种群 8 个微卫星位点的无效等位基因频率均小于 0.1, 亲权判定过程中无需剔除位点。A 岛 80 个已知等位基因的社鼠样本中, 确定了 58 只社鼠的父母本, 仍有 22 只社鼠未确定父、母本, 亲子关系确定率为 72.5%, 共涉及 71 只个体之间的亲缘关系, 其中作为父本的个体 15 只, 作为母本的个体 12 只(这些父本和母本个体可能也作为另一些亲本对的后代); B 岛 58 个已知等位基因的社鼠样本中, 确定了 33 只社鼠的父、母本, 仍有 25 只社鼠未确定父、母本, 亲子关系确定率为 56.9%, 共涉及 49 只个体之间的亲缘关系, 其中作为父本的个体 10 只, 作为母本的个体 11 只(这些父本和母本个体可能也作为另一些亲本对的后代)。结果显示, 两岛社鼠种群均呈现混交的婚配制度。

表 1 两岛屿社鼠种群的遗传多样性

Table 1 Genetic diversity of *Niviventer confucianus* populations in each of 2 islands

位点 Loci	A 岛 A island							B 岛 B island						
	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>PIC</i>	<i>F-null</i>	<i>HWE</i>	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>PIC</i>	<i>F-null</i>	<i>HWE</i>
CAT	73	20	0.986	0.932	0.921	-0.033	0.000	49	17	0.918	0.931	0.916	+0.002	0.000
D9Mit23	79	27	0.911	0.951	0.943	+0.018	0.018	57	26	0.789	0.940	0.928	+0.085	0.000
IGFBBP	79	11	0.759	0.848	0.825	+0.051	0.074	56	10	0.714	0.868	0.845	+0.095	0.000
D14Mit5	79	13	0.873	0.875	0.857	-0.005	0.000	57	17	0.965	0.902	0.886	-0.040	0.001
LCA	80	11	0.988	0.790	0.755	-0.125	0.000	57	8	1.000	0.788	0.750	-0.134	0.000
D15Mit5	80	22	0.975	0.927	0.916	-0.030	0.000	57	19	0.982	0.907	0.891	-0.048	0.000
PKC	79	14	0.987	0.852	0.828	-0.080	0.000	58	17	0.983	0.910	0.895	-0.045	0.000
TNF	79	17	0.962	0.902	0.888	-0.037	0.000	58	15	0.983	0.900	0.882	-0.051	0.000

N 为基因分型的个体数; *A* 为位点等位基因数; *Ho* 为位点观测杂合度; *He* 为位点期望杂合度; *PIC* 为位点多态信息含量; *F-null* 为位点无效等位基因频率; *HWE* 为 Hardy-Weinberg 平衡检验的 P 值。

2.2 家群内部成员间的亲缘关系

2.2.1 亲代与后代的亲缘关系

两岛社鼠种群亲代和后代间的亲缘系数计算结果如下: A 岛家群中父本与母本间的亲缘系数(relatedness between mother and father, MO-FA)为 0.12 ± 0.02 (Mean $\pm$ SE, 下同), 母本与后代间的亲缘系数(relatedness between mother and its offsprings, MO-OF)为 0.25 ± 0.02 , 父本与后代间的亲缘系数(relatedness between mother and its offsprings, FA-OF)为 0.23 ± 0.02 , 三组间差异极显著($F_{2,125} = 10.677, P = 0.001$), 其中仅 MO-OF 与 FA-OF 间不存在显著性差异($P = 0.491$), 其他两两比较均呈极显著差异(图 2)。B 岛家群中 MO-FA 的亲缘系数为 0.10 ± 0.03 , MO-OF 的亲缘系数为 0.31 ± 0.03 , FA-OF 的亲缘系数为 0.24 ± 0.02 , 三组间差异极显著($F_{2,88} = 14.233, P = 0.001$), 与 A 岛相似, 仅仅 MO-OF 与 FA-OF 间不存在显著性差异($P = 0.051$), 其他两两比较均呈极显著差异(图 2)。

2.2.2 亲代与后代不同性别间的亲缘系数

A 岛家群的亲代雌雄之间的亲缘系数(relatedness between males and females in parents, P-P M-F)即父本与母本间亲缘系数 MO-FA 为 0.12 ± 0.02 , 家群中后代雌雄个体之间的亲缘系数(relatedness between males and females in offsprings, O-O M-F)为 0.21 ± 0.02 , 亲代个体与后代个体雌雄之间的亲缘系数(relatedness between

parent males and offspring females or relatedness between offspring males and parent females, P-O M-F) 为 0.26 ± 0.02 。B 岛家群中, P-P M-F 即 MO-FA 的亲缘系数为 0.10 ± 0.03 , O-O M-F 的亲缘系数为 0.17 ± 0.04 , P-O M-F 的亲缘系数为 0.26 ± 0.03 。2 岛上雌雄性别对 3 组间均呈现极显著差异 (A 岛: $F_{2,167} = 9.037, P = 0.001$; B 岛: $F_{2,80} = 6.478, P = 0.002$) 2 岛亲代—亲代、后代—后代、亲代—后代雌雄之间的亲缘系数均表现为亲代—亲代最小, A 岛 P-P M-F 间的亲缘系数极显著小于 O-O M-F 间 ($P = 0.005$) 和 P-O M-F 间 ($P = 0.000$) 的亲缘系数, B 岛 P-P M-F 间的亲缘系数极显著小于 P-O M-F 间 ($P = 0.001$) 的亲缘系数, 而与 O-O M-F 间亲缘系数无显著性差异 ($P = 0.058$)。即配对繁殖的雌雄个体之间的亲缘系数极显著小于非配对繁殖的雌雄之间 (图 3)。

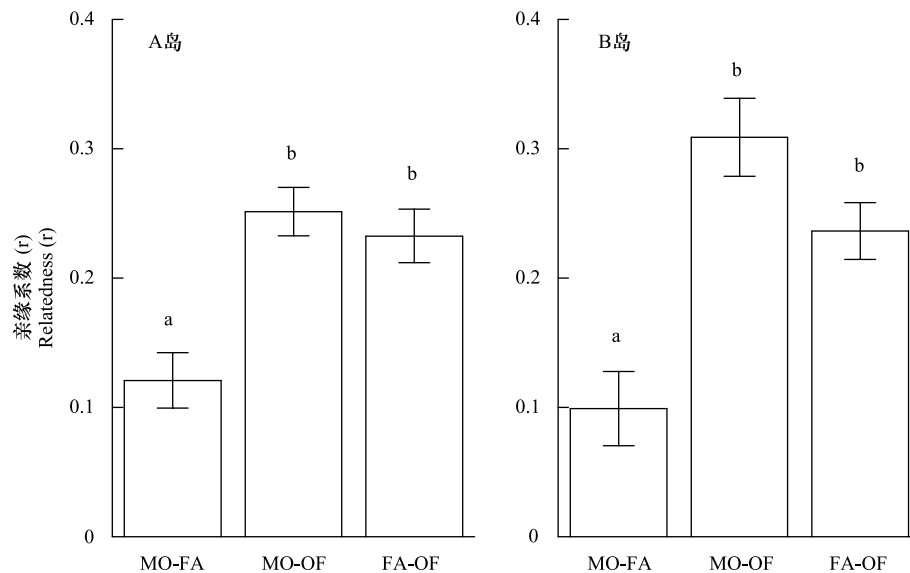


图 2 两岛亲代与后代个体间的亲缘系数 (字母 a\ b\ c 表示是否有显著性差异, 下同)

Fig. 2 Relatedness between parent and offspring in A island and B island (Letter a\ b\ c means significant differences, similarly hereinafter)

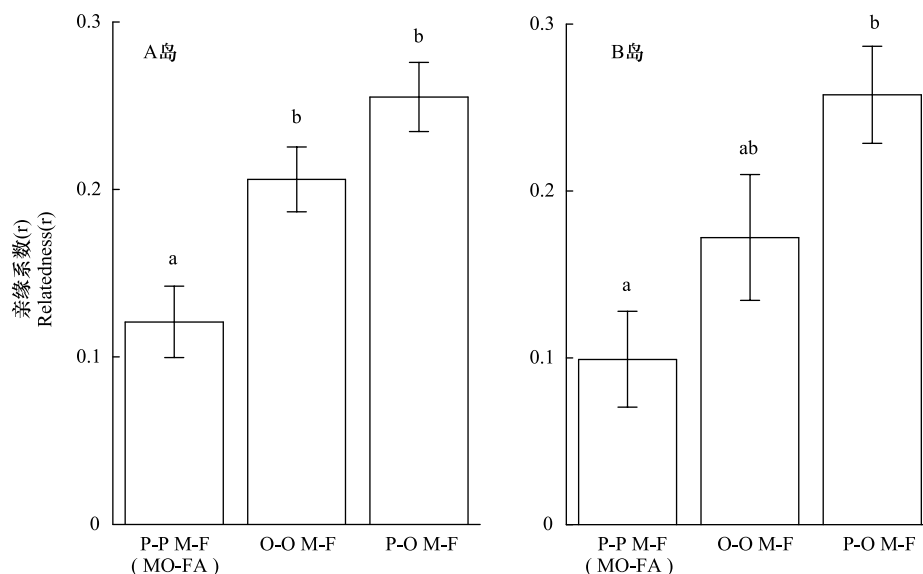


图 3 两岛亲代与子代个体雌雄之间的亲缘系数

Fig. 3 Relatedness between opposite sex of parent-offspring pair in A island and B island

A 岛家群亲代与后代同性别个体间的亲缘系数为: 亲代—后代个体雄性间的亲缘系数 (relatedness between parent males and offspring males, P-O M-M) 为 0.21 ± 0.03 , 亲代—后代个体雌性间的亲缘系数

(relatedness between parent females and offspring females, P-O F-F) 为 0.26 ± 0.02 , 后代个体雄性间的亲缘系数 (relatedness between brothers, O-O M-M) 为 0.19 ± 0.02 , 后代个体雌性间的亲缘系数 (relatedness between sisters, O-O F-F) 为 0.28 ± 0.08 ; 经 Mann-Whitney U 非参数检验, 表明家群中同性别个体之间, 仅母女间 (P-O F-F) 的亲缘系数与后代兄弟间 (O-O M-M) 有极显著性差异 ($U = 453.000, P = 0.010$), 其他性别对间无显著性差异。B 岛家群中, P-O M-M 的亲缘系数为 0.28 ± 0.03 , P-O F-F 的亲缘系数为 0.29 ± 0.04 , O-O M-M 的亲缘系数为 0.34 ± 0.05 , O-O F-F 的亲缘系数为 0.19 ± 0.04 ; 该岛亲代与后代 4 个同性别对的亲缘系数无显著性差异 ($F_{3,65} = 2.687, P = 0.054$); 而该岛家群中后代姊妹间 (O-O F-F) 的亲缘关系显著小于母女间 (P-O F-F) 的亲缘关系 ($P = 0.042$), 且显著小于后代兄弟间 (O-O M-M) 的亲缘关系 ($P = 0.019$) (图 4)。

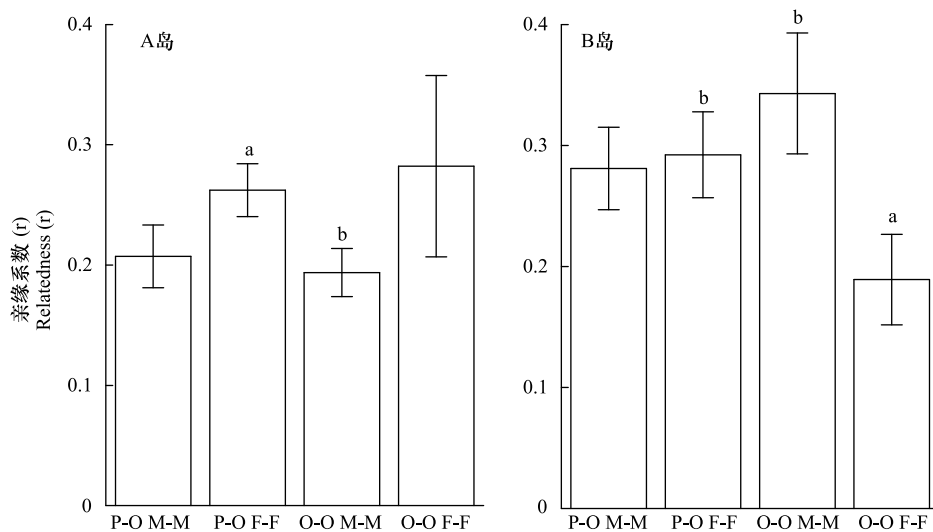


图 4 两岛亲代与子代个体同性别之间的亲缘系数

Fig. 4 Relatedness between the same sex of parent-offspring pair in A island and B island

2.2.3 不同性别间的亲缘系数

将家群不同性别间的亲缘系数分为配对繁殖的雌雄之间 (relatedness between males and females in parent pairs, M-F Pair) 即父本与母本间 MO-FA、非繁殖的雌雄之间包括亲代与后代个体雌雄间和后代个体雌雄间 (relatedness between other males and females excluding parent pairs, M-F other)、雄性之间 (relatedness between males, M-M)、雌性之间 (relatedness between females, F-F) 4 个方面进行比较。

A 岛家群中, M-F pair 即 MO-FA 的亲缘系数为 0.12 ± 0.02 , M-F other 的亲缘系数为 0.23 ± 0.01 , M-M 的亲缘系数为 0.20 ± 0.17 , F-F 的亲缘系数为 0.24 ± 0.19 ; 不同性别间的亲缘系数呈现极显著差异 ($F_{3,314} = 5.102, P = 0.002$), 其中 M-F pair 的亲缘系数均极显著的小于 M-F other ($P = 0.001$)、M-M ($P = 0.010$) 及 F-F ($P = 0.002$) 的亲缘系数, 即配对繁殖的雌雄鼠间的亲缘关系相对较远 (图 5)。B 岛家群中, M-F pair 即 MO-FA 的亲缘系数为 0.10 ± 0.03 , M-F other 的亲缘系数为 0.22 ± 0.02 , M-M 的亲缘系数为 0.31 ± 0.03 , F-F 的亲缘系数为 0.23 ± 0.12 ; 经 Mann-Whitney U 检验, 组间的两两比较显示, M-F pair 的亲缘系数均极显著的小于 M-F other ($U = 358.500, P = 0.001$)、M-M ($U = 59.500, P = 0.001$) 及 F-F ($U = 310.500, P = 0.001$) 的亲缘系数, 与 A 岛相同; 另外 M-M 与 M-F other 的亲缘系数也有显著性差异 ($U = 464.500, P = 0.032$) (图 5)。由此可见, 两岛不同性别个体间亲缘系数表现相同, 均为配对繁殖的雌雄鼠之间亲缘系数最低。

2.3 家群间的亲缘关系

2.3.1 不同家群的母本间的亲缘关系

两岛屿社鼠种群的婚配制度均是混交型, 有的雄鼠在繁殖时期与多个不同的雌鼠交配, 从而形成以不同母本雌鼠为基础的家群可能包含同一个或一些父本雄鼠, 为了解这些与同一雄鼠有关的家群间的亲缘关系,

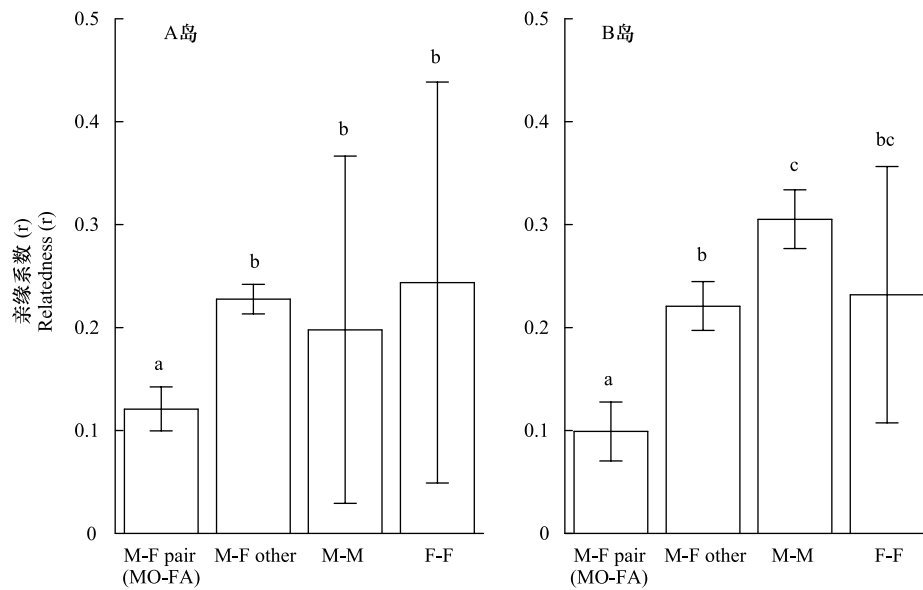


图 5 两岛不同性别个体间的亲缘系数

Fig. 5 Relatedness of different sex pair in A island and B island

计算了与同一父本雄鼠有关的不同家群母本之间的亲缘系数 (relatedness between mother and mother that mating with the same father, MO-MO), 结果显示, A 岛共 10 只父本雄鼠分别与不同雌鼠交配, 这些雌鼠之间的亲缘系数平均为 0.16 ± 0.03 , 且与每只父本雄鼠交配的不同雌鼠之间的亲缘系数均在 0.20 以下 (图 6); B 岛共 7 只父本雄鼠分别与不同雌鼠交配, 这些雌鼠之间的亲缘系数平均为 0.14 ± 0.04 , 且除了与 B41 父本雄性交配的雌鼠之外, 其余与每只父本雄鼠交配的不同雌鼠之间的亲缘系数也低于 0.20 (图 6)。

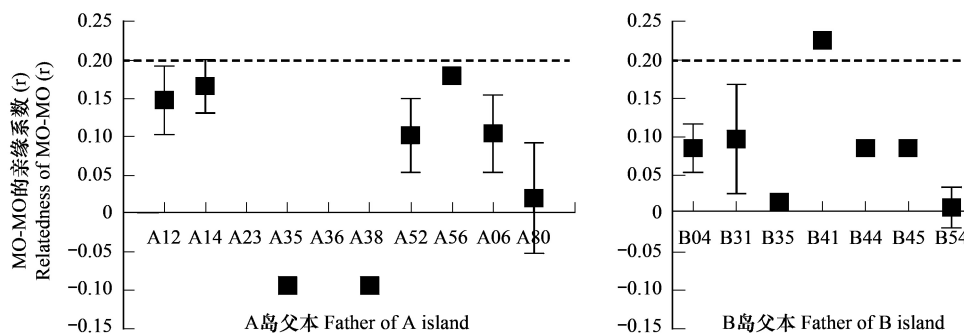


图 6 两岛与同一父本交配的不同家群母本之间的亲缘系数

Fig. 6 Relatedness between mothers that mating with the same father

2.3.2 家群中与同一母本交配的父本间的亲缘关系

与上述类似, 同一母本在不同繁殖期与不同雄鼠交配, 为了解同一雌鼠选择作为交配对象的不同雄鼠之间的亲缘关系如何, 计算了与同一雌鼠交配的不同雄鼠之间的亲缘系数 (relatedness between father and father that mating with the same mother, FA-FA), 结果显示, A 岛共 9 只母本雌鼠与不同的雄鼠交配, 这些雄鼠之间的亲缘系数平均为 0.14 ± 0.02 , 且除了与母本雌鼠 A41 和 A53 交配的雄鼠外, 其余与每只雌鼠交配的不同雄鼠之间的亲缘系数均低于 0.20 (图 7); B 岛共 7 只母本雌鼠与不同的雄鼠交配, 这些雄鼠之间的亲缘系数平均为 0.10 ± 0.04 , 且除了与母本雌鼠 B02 和 B46 交配的雄鼠外, 其余与每只雌鼠交配的不同雄鼠之间的亲缘系数也均低于 0.20 (图 7)。

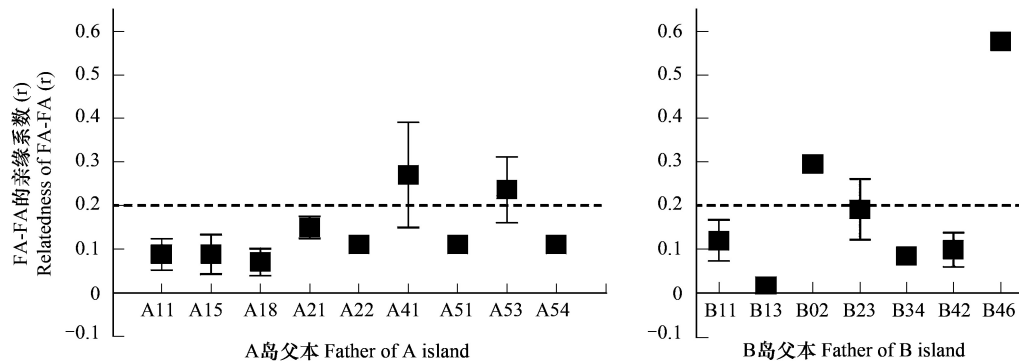


图7 两岛与同一母本交配的不同家群父本之间的亲缘系数

Fig. 7 Relatedness between fathers that mating with the same mother

3 讨论

3.1 家群内部成员间的亲缘关系

理论上,在种群处于 Hardy-Weinberg 平衡时,个体间亲缘系数为 0.5 时表明为直系关系,即亲本与后代关系或同胞父母兄弟姐妹关系(Full sibling),个体间的亲缘系数为 0.25 时表明为半同胞兄弟姐妹关系(Half sibling)^[27-28]。2 岛社鼠家群中父本和母本与后代间的亲缘系数均未达到 0.5,平均值范围在 0.23—0.31 之间,这可能揭示 2 岛社鼠种群均处于偏离 Hardy-Weinberg 平衡的状态。2 岛父本和母本间的亲缘系数在 0.1 左右,不仅与父母本和后代间直系的亲缘系数有极显著的差异($F_{2,125} = 10.677, P = 0.001$),而且极显著地低于其他非配对繁殖的雌雄鼠之间(M-F other)——包括亲代与后代雌雄间(P-O, M-F)和后代雌雄鼠间(O-O, M-F)——的亲缘系数(A 岛: $P = 0.001$; B 岛: $P = 0.001$),这很可能反映了处于繁殖期的雌鼠和雄鼠在挑选配偶时是有选择性的,即更倾向于挑选亲缘关系较远的异性作为配偶^[14, 29-30],这可能是避免近交的一种有效手段^[29-30],然而在限制性的生存环境中这一推测不是绝对的,因为已观察到 2 岛上存在后代与其亲本近交的现象,因此推测岛屿上的社鼠种群在封闭的“围栏”环境下避免近亲繁殖,同时可能在资源和配偶竞争较强的情况下出现一定程度的近交,这种复杂的交配关系与岛屿环境的复杂性和特殊性密切相关。另外,从处于 Hardy-Weinberg 平衡时种群个体间亲缘系数的理论值来看,无论是同胞兄弟姐妹还是半同胞兄弟姐妹关系,后代间亲缘系数的平均值将处于 0.25 到 0.5 之间,而亲本与后代间亲缘系数理论上都为 0.5,其平均值应高于后代之间亲缘系数。本研究中,除了 B 岛后代兄弟间(O-O, M-M)亲缘系数高于母女间(P-O, F-F)的之外(差异不显著)(图 4),在其他类似的比较中,均体现了亲本与后代间的亲缘系数高于后代间(图 3、图 4),与理论值的大小关系大致相同,然而实际的亲缘系数值可能由于种群个体近交的影响无法达到 Hardy-Weinberg 平衡时的理论状态,也反映了岛屿种群个体的近交及繁殖行为的复杂性。

一般认为种群中某一性别的个体间亲缘关系越远,该性别的个体的活动将更可能受到限制而倾向于扩散^[31-32],若雌性间的亲缘关系较雄性间的亲缘关系近,并且雌性的活动距离更短,这显然表示亲缘关系较近的雌性更倾向于集中、恋家^[14, 33]。A 岛家群雄性间(M-M)的亲缘系数平均值低于雌性间(F-F)(差异不显著),而 B 岛家群雄性间亲缘系数平均值高于雌性间(差异不显著)(图 5),A 岛同性别个体间(M-M 和 F-F)亲缘系数的标准误差较大,存在较大的系统误差,无法验证上述观点。A 岛家群后代兄弟间的亲缘系数最低,小于后代姊妹间的亲缘系数(差异不显著),表现出后代兄弟之间的亲缘关系相对较远,姊妹之间关系相对较近,而 B 岛家群后代姊妹间的亲缘系数最低,小于后代兄弟间的亲缘系数(差异极显著),表现出兄弟之间亲缘关系相对较近,姊妹之间关系相对较远,两岛情况相反(图 4)。这一结果可能反映了两岛个体扩散的差异,A 岛雌性个体更倾向于恋家,雄性个体更倾向于向外扩散,而 B 岛雌性与雄性可能在扩散方面的差异不大。以往研究显示,两岛雄性社鼠最大活动距离均大于雌性^[24],雄性为使繁殖成功最大化而将活动范围扩展地更

产^[34],表明两岛的雌鼠更倾向于恋家,本研究中 B 岛的结果与以往的推论矛盾,原因可能是 2 岛社鼠雌雄性比的差异,雌雄性比随着种群数量动态的变化造成雌雄个体数差异^[35],从而可能影响了亲缘关系及个体的活动及扩散行为。然而仅仅从亲缘系数、最大活动距离、性比等方面评价社鼠的扩散远远不够,2 岛雄性间亲缘系数与雌性间亲缘系数的差异表现不一致,可能只在某个方面暗示了 2 岛各自的微环境造成社鼠种群扩散活动的特殊性。因此关于 2 岛社鼠种群扩散的特征需进一步系统深入研究。

3.2 家群间的亲缘关系

本研究在 2 岛社鼠最大活动距离研究的基础上,根据雌雄鼠最大活动距离的差异初步判断雌鼠更倾向于恋家,幼鼠更倾向于在成年之前分布于出生地附近,由此划分家群时以母本为基础,将其后代以及与其交配的雄性(即父本)共同视为同一家群。混交的雌雄鼠之间,同一雄鼠与不同雌鼠混交,与同一雄鼠交配的不同雌鼠之间的亲缘系数几乎全部(A 岛 9/9, B 岛 6/7)低于 0.2(图 6);同一雌鼠与不同雄鼠混交,与同一雌鼠交配的不同雄鼠之间的亲缘系数大多数(A 岛 7/9, B 岛 5/7)也低于 0.2(图 7)。我们推测 2 岛混交制的社鼠种群中,个体在与不同异性交配时,可能不会选择相互之间亲缘关系较近的异性。然而雌鼠 B46 的不同交配对象之间的亲缘系数接近 0.6,是一个极端值,这可能是数据值不足造成的,因此上述推测仍需进一步研究验证。

参考文献(References):

- [1] 曲家鹏,李克欣,杨敏,李文靖,张堰铭, Smith A T. 高原鼠兔家群空间领域的季节性动态格局. 兽类学报, 2007, 27(3): 215-220.
- [2] 曲家鹏,杨敏,李文靖,李克欣,张堰铭, Smith A T. 高原鼠兔家群结构的季节变异. 兽类学报, 2008, 28(2): 144-150.
- [3] Husby A, Sæther B E, Jensen H, Ringsby T H. Causes and consequences of adaptive seasonal sex ratio variation in house sparrows (*Tachycineta bicolor*). Journal of Animal Ecology, 2006, 75(5): 1128-1139.
- [4] Lacey L A, Mesquita A L M, Mreadier G., Debire R, Kazmer D J, Leclant F. Acute and sublethal activity of the entomopathogenic fungus *Paecilomyces fumosoroseus* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) on adult *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). Environmental Entomology, 1997, 26(6): 1452-1460.
- [5] Festa-Bianchet M, Apollonio M. Animal Behavior and Wildlife Conservation. Washington: Island Press, 2003.
- [6] Poteaux C, Baubet E, Kaminski G, Brandt S, Dobson F S, Baudoin C. Socio-genetic structure and mating system of a wild boar population. Journal of Zoology, 2009, 278(2): 116-125.
- [7] Garg K M, Chattopadhyay B, Swami Doss D P, Kumar A K V, Kandula S, Ramakrishnan U. Promiscuous mating in the harem-roosting fruit bat, *Cynopterus sphinx*. Molecular Ecology, 2012, 21(16): 4093-4105.
- [8] 赵庆洋,鲍毅新,孙波,张龙龙,胡知渊. 千岛湖岛屿小型兽类群落的多样性. 兽类学报, 2009, 29(4): 406-412.
- [9] Wang J L. Effects of genotyping errors on parentage exclusion analysis. Molecular Ecology, 2010, 19(22): 5061-5078.
- [10] 沈良良,鲍毅新,张旭,魏德重,刘军. 千岛湖社鼠巢区面积的季节与性别差异. 浙江师范大学学报:自然科学版, 2011, 34(3): 328-332.
- [11] 沈良良. 千岛湖岛屿社鼠的巢区和领域研究[D]. 金华:浙江师范大学, 2011.
- [12] 张旭,鲍毅新,刘军,林杰君,沈良良,王艳妮. 陆桥岛屿环境下社鼠种群数量的估算方法. 生态学报, 2012, 32(5): 1562-1569.
- [13] 宛新荣,钟文勤. 一种简易的啮齿动物脚趾编码方法. 动物学杂志, 2000, 35(4): 22-24.
- [14] Wang Y N, Liu W, Wang G M, Wan X R, Zhong W Q. Home-range sizes of social groups of Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. Journal of Arid Environments, 2011, 75(2): 132-137.
- [15] 孙波,鲍毅新,张龙龙,赵庆洋. 千岛湖秋季社鼠种群年龄结构及繁殖状况初探. 兽类学报, 2009, 29(3): 112-119.
- [16] 鲍毅新,诸葛阳. 社鼠的年龄鉴定与种群年龄组成. 兽类学报, 1984, 4(2): 127-137.
- [17] 张洁. 社鼠种群生态研究. 兽类学报, 1993, 13(3): 198-204.
- [18] 鲍毅新,孙波,张龙龙,赵庆洋. 对动物组织 DNA 提取方法的改进及 PCR 检测. 浙江师范大学学报:自然科学版, 2009, 32(3): 317-321.
- [19] 孙波,鲍毅新,张龙龙,赵庆洋,许婧. 大鼠及小鼠微卫星引物在社鼠中的跨种扩增. 动物学杂志, 2009, 44(6): 145-150.
- [20] Coombs J A, Letcher B H, Nislow K H. CREATE: a software to create input files from diploid genotypic data for 52 genetic software programs. Molecular Ecology Resources, 2008, 8(3): 578-580.
- [21] Kalinowski S T, Taper M L, Marshall T C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. Molecular Ecology, 2007, 16(5): 1099-1106.

- [22] Dakin E E, Avise J C. Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity*, 2004, 93(5): 504-509.
- [23] Lane J E, Boutin S, Gunn M R, Slate J, Coltman D W. Female multiple mating and paternity in free-ranging North American red squirrels. *Animal Behaviour*, 2008, 75(6): 1927-1937.
- [24] 叶彬, 沈良良, 鲍毅新, 张旭. 年龄、性别及季节因素对千岛湖岛屿社鼠最大活动距离的影响. *生态学报*, 2013, 33(11): 3311-3317.
- [25] 鲍毅新. 社鼠的研究概要. *浙江师范大学学报: 自然科学版*, 1993, 16(2): 50-54.
- [26] Konovalov D A, Manning C, Henshaw M T. KINGROUP: a program for pedigree relationship reconstruction and kin group assignments using genetic markers. *Molecular Ecology Notes*, 2004, 4(4): 779-782.
- [27] Queller D C, Goodnight K F. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*, 1989, 43(2): 258-275.
- [28] Baxter B D, Mendez-Harclerode F M, Fulhorst C F, Bradley R D. A molecular examination of relatedness, multiple paternity, and cohabitation of the southern plains woodrat (*Neotoma Micropus*). *Journal of Mammalogy*, 2009, 90(4): 819-831.
- [29] Stow A J, Sunnucks P. Inbreeding avoidance in Cunningham's skinks (*Egernia cunninghami*) in natural and fragmented habitat. *Molecular Ecology*, 2004, 13(2): 443-447.
- [30] Charpentier M J, Fontaine M C, Cherel E, Renoult J P, Jenkins T, Benoit L, Barthès N, Alberts S C, Tung J. Genetic structure in a dynamic baboon hybrid zone corroborates behavioural observations in a hybrid population. *Molecular Ecology*, 2012, 21(3): 715-731.
- [31] Goudet J, Perrin N, Waser P. Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. *Molecular Ecology*, 2002, 11(6): 1103-1114.
- [32] Cutrera A P, Lacey E A, Busch C. Genetic structure in a solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal. *Molecular Ecology*, 2005, 14(8): 2511-2523.
- [33] Wolff J O. More on juvenile dispersal in mammals. *Oikos*, 1994, 71(2): 349-352.
- [34] Schradin C, Pillay N. Female striped mice (*Rhabdomys pumilio*) change their home ranges in response to seasonal variation in food availability. *Behavior Ecology*, 2006, 17(3): 452-458.
- [35] 张旭, 鲍毅新, 刘军, 沈良良, 叶彬, 施渭渭. 千岛湖岛屿社鼠的种群年龄结构和性比. *生态学报*, 2013, 33(16): 5000-5007.