

小型哺乳动物种群调节中社会行为与亲缘结构联动机制研究进展

邓可 刘伟* 王德华

(中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要 小型哺乳动物种群波动的内在机制备受生态学家关注。随着多态行为假说和亲缘选择理论的提出, 社会行为-亲缘关系整合驱动种群波动逐渐成为小型哺乳动物种群生态学和行为生态学研究的前沿问题之一。然而, 关于亲缘选择及其相关联的社会行为在种群波动中的内在联动机制研究较少, 现有的理论和经验数据尚存分歧。本文简要介绍了研究亲缘关系和社会行为的新方法即社会网络分析, 回顾了社会行为-亲缘结构相关理论及其亲缘效应假说, 着重评述了种群调节中由物种或环境差异及熟悉性导致的社会行为与亲缘结构联动模式的不同表现, 并提出未来研究应当综合考虑多个环境因子、野外调查与遗传数据相结合及考虑研究对象的个性特征。

关键词 多态行为假说; 亲缘选择理论; 熟悉性; 社会网络分析法

A review on social behavior-kinship linkage mechanisms in population regulation of small mammals. DENG Ke, LIU Wei*, WANG De-hua (*State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*).

Abstract: The intrinsic mechanisms underlying population fluctuations especially in small mammalian species have received much attention from ecologists and evolutionary biologists. According to the polymorphic behavior hypothesis and kin selection theory, integration between social behavior and kinship may play a major role in driving animals' population fluctuations, which has become one of the frontier topics in the field. However, controversies still exist mainly due to the lack of convincing data demonstrating the underlying mechanisms. In the present review, we introduce some of the new methodological tools available for studying social behavior and kinship, review related theories, and discuss the current literature with respect to the behavior-kinship linkage models and possible future directions.

Key words: polymorphic behavior hypothesis; kin selection theory; familiarity; social network analysis.

动物的社会行为(如领域争斗、标记、扩散和助亲行为)对其选择适宜生境、获取资源, 最大限度地利于自身生存和繁殖具有重要的意义(Hawkes, 2009; Akcay *et al.*, 2012); 其在动物种群调节中的作用, 自 Chitty (1960) 提出行为-遗传假说以来被众多行为和生态学者所关注(Krebs, 1996; Stenseth *et al.*, 1996, Krebs *et al.*, 2007)。社会行为可以通过控

制个体性成熟时间、杀婴、控制扩散以及直接争斗四种方式影响种群繁殖率、存活率及迁入和迁出, 进而影响种群动态(Krebs *et al.*, 2007)。与此同时, 在亲缘选择(kin selection)理论的启发下, 一些学者认为种群的行为-遗传作用应考虑亲缘效应, 并提出相应的社会生物学假说(socio-biological hypothesis): 即种群内相邻个体间的遗传关系会形成相应的亲缘结构(kin structure), 亲缘选择可作用于个体的利他表现, 降低缘于自然选择压力的个体空间等竞争, 影响种群个体间的社会行为表现, 继而影响个体存活、繁

殖以及扩散模式 (Charnov *et al.*, 1980; Kawata, 1990; Lambin *et al.*, 1991; Kelly, 1992; 刘震等, 2002; Krebs *et al.*, 2007)。近年来, 随着微卫星分子标记、基因组学以及社会网络结构分析 (social network analysis) 等方法应用于上述研究领域, 人们能够更直观地探讨种群内部社会行为和亲缘结构变化的联动模式, 以及其在种群调节中的作用强度与方式。这已成为动物行为学和种群生态学领域交叉研究的前沿问题之一 (Lacey *et al.*, 2007; Piertney *et al.*, 2008; Frank, 2010; Pilot *et al.*, 2010; Meshriy *et al.*, 2011; Akcay *et al.*, 2012; Innes *et al.*, 2012), 且受到野生动物管理 (如有害生物防治、保护动物种群重建等) 实践应用研究的重视 (Azandeme-Hounmalon *et al.*, 2014; Dharmarajan *et al.*, 2014)。

为此, 本文主要综述了小型哺乳动物种群调节中的 1) 亲缘及社会交往相关研究方法; 2) 社会行为-亲缘结构理论假说; 3) 社会行为的亲缘效应; 4) 动物存活和繁殖对亲缘-行为的响应模式及其与种群波动的关系等, 并展望其未来发展趋势。

1 研究方法的更新

1.1 分子技术

1964年, 当 Hamilton 提出他的理论时, 运用分子技术在自然种群中检验相关预测基本上还是不可实现的。随着 PCR 时代的到来、测序技术日趋成熟、成本不断降低, DNA 序列逐渐成为谱系研究中应用最多的分子标记。

在无法获得完整家系的情况下, 遗传估算是很有用的。比如, Queller 等 (1989) 提出的亲缘系数 (relatedness, r) 反映了在同一种群中, 某两个个体在一个特定的遗传位点上的相似程度。该计算方法得到广泛认可, 至今仍有不少研究用其估算个体间的亲缘关系 (Wang *et al.*, 2011; Hirsch *et al.*, 2013; Leclaire *et al.*, 2013)。随着研究逐渐深入和细化, 不断有新的计算方法或操作软件出现, 以满足科研人员日益增长的对个体亲缘关系估算准确度的需求 (Rollins *et al.*, 2012; Quirici *et al.*, 2013)。

微卫星 DNA 因其数量大、分布广、具高度多态性等优点, 逐渐成为种群遗传结构分析、亲缘关系及亲子关系鉴定、婚配制度等研究广泛采用的分子标记 (Gibson *et al.*, 2005; Hubner *et al.*, 2013; Owen *et al.*, 2013), 微卫星 DNA 分子标记技术为深入研究行为-亲缘关系提供了保障。虽然微卫星 DNA 现

被广泛运用, 但无效等位基因 (null alleles) 的存在与其潜在影响是其重大缺陷之一。单核苷酸多态性 (single-nucleotide polymorphisms, SNPs) 的高通量、易转移、低基因分型错误等特点, 使其在分子生态学许多领域变得越来越受欢迎。SNPs 在亲缘鉴定方面的效力与微卫星 DNA 相当 (Hauser *et al.*, 2011), 且收集材料的过程耗时更少, 分析时所需的独立等位基因也更多, 已经在一些研究中取代了微卫星 DNA (Gudex *et al.*, 2014; Kraus *et al.*, 2015)。

1.2 社会网络分析法

动物的社会交往格局能够反映个体或群体的交往偏好 (如偏亲属)、配偶选择等生活史策略, 了解动物的社交特征等行为表现有助于探究种群动态变化的潜在机制。社会网络分析法是分析动物群体间及个体在群体中地位作用有用的方法 (Wey *et al.*, 2008; Rollins *et al.*, 2012), 通过建立社交网络和遗传网络, 能够直观展示个体间的交往和合作 (Crofoot *et al.*, 2011; Wolf *et al.*, 2011)、估算个体扩散 (Fenner *et al.*, 2011)、探讨社交格局与存活、繁殖 (Wey *et al.*, 2013) 等适合度收益以及种群波动之间的关系。社会网络分析法多用于大中型哺乳动物 (尤其灵长类) (Bret *et al.*, 2013; Shimada *et al.*, 2014) 社会动态的研究, 近来, 该方法正被广泛运用于小型哺乳动物 (Hirsch *et al.*, 2013; Wey *et al.*, 2013)、爬行类 (Fenner *et al.*, 2011)、鱼类 (Wilson *et al.*, 2014) 等行为学和种群、群落生态学研究。

2 种群调节中与社会行为-亲缘结构相关的理论假说

2.1 多态行为假说 (polymorphic behavior hypothesis)

多态行为假说是自动调节学派中最具代表性的假说 (Chitty, 1967)。该假说认为种群中具有行为多态现象, 且这种多态现象具有遗传基础, 即行为-遗传多型。在密度制约的种群变动过程中, 个体的行为-遗传型随种群面临的自然选择压力而变化——在高密度时自然选择有利于攻击性强、繁殖率低和倾向于迁出的个体; 而在低密度时自然选择有利于攻击性弱、繁殖率高和倾向于留居的个体 (Chitty, 1960, 1967)。可以看出, 多态行为假说强调了种群中的个体差异性, 它的两个核心要素是: (1) 种群遗传组成在种群波动过程中有明显变化, 在种群的不同时期, 占优势的遗传类型不同; (2) 以争斗性 (aggression) 为代表的社会行为是种群波动的驱动

因子(Krebs, 1996)。

2.2 亲缘选择理论(kin selection)

亲缘选择理论是 Hamilton 为回答“个体间为什么会合作”这个长期存在的进化难题而提出的(Hamilton, 1964)。该理论认为,个体对其亲属表现出更多的友好行为以及较弱的争斗性,缘于彼此共享基因,某个体能从助亲行为中获得广义适合度收益(inclusive fitness benefits)(Hamilton, 1963, 1964, 1972)。即,亲缘选择理论实则从基因层次解释了各种利他行为。目前,Hamilton 的星星之火已被学者们传播了半个世纪,涌现出大量的研究例证(Smith, 2014),并被种群生态学者们所关注(Ebensperger *et al.*, 2012; Jaatinen *et al.*, 2012; Sante-ma *et al.*, 2013; Montague *et al.*, 2014)。

2.3 社会生物学假说(socio-biological hypothesis)

Charnov 等(1980)最早考虑到亲缘选择在种群调节中的作用,有学者称之为社会生物学假说(Krebs, 1996)或亲缘假说(kinship hypothesis)(Piertney *et al.*, 2008)。该假说强调种群中亲缘结构的改变会引起种群波动,其相关预测认为:种群低密度时期个体少有扩散,近亲交配促使亲缘群(kin clusters)形成,亲缘群内的个体间因亲缘选择作用有利于它们的存活和繁殖,促进了种群增长;随着种群数量增加,个体扩散到非亲属群中的行为增加,打破了原有的亲缘结构;个体间的平均亲缘系数随之下降,导致争斗性增强,直接或间接的干扰和竞争增加,存活和繁殖降低,种群数量开始减少(Charnov *et al.*, 1980)。上述模型预测得到了一定实验数据的支持,如对小家鼠(*Mus musculus domesticus*)的研

究表明:在种群密度低时,近交的比例增加,种群内个体间显示较高的遗传亲近度(Sutherland *et al.*, 2005)。不过也有一些报道与预测不符,如亲缘关系对棕背䟽(*Myodes rufocanus*)(Kawata, 1987)和草原田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)的种群动态没有影响(Boonstra *et al.*, 1988)。基于前述研究分歧, Lambin 等(1991)提出了一个新的解释模型——“外因-亲缘-行为”。该模型同样强调亲缘选择在种群调节中的重要性,但除了考虑亲缘关系、社会行为等内部因素外,还加入了食物资源、捕食、迁入等外部因素(Lambin *et al.*, 1991)。与 Charnov-Finerty 模型不同, Lambin-Krebs 模型认为,雌性的恋家性(philopatry)促使亲缘群形成,亲缘集群增加了繁殖密度,使得种群增长;当种群所利用的资源匮乏、捕食作用或外来迁入增加时,将促使亲缘群破裂,个体间平均亲缘系数下降;进而导致社会容忍度降低、争斗性增强,种群数量减少。

上述两种模型的根本区别在于:前者认为,亲缘集群是被动形成、稳定性较低,种群增长后亲缘集群便很难维持,个体间平均亲缘系数与种群密度呈负相关关系(Charnov *et al.*, 1980);后者认为,亲缘集群是由于生物自身特性主动形成、稳定性较高,亲缘系数呈季节性波动,且在高种群密度时达到最大值,它与种群密度、社会行为相互作用,形成逐步的动态变化(Lambin *et al.*, 1991; Krebs, 1996)。随着研究的深入,两种模型对行为-遗传与种群波动间关系的相关预测更为细化(表 1)。需要指出的是,模型最初提出是基于田鼠种群,由于田鼠类多为雌性恋家、偏雄扩散,故预测中的亲缘集群暗指雌性亲缘群,有

表 1 两种社会生物学假说模型关于遗传和亲缘格局在密度制约下变化的预测

Table 1 Predictions of two models of socio-biological hypothesis concerning density-dependent changes in genetic and kinship patterns

参数	Charnov-Finerty 模型	Lambin-Krebs 模型
亲缘集群缘于	低密度种群中低扩散率和近亲交配	恋巢性和缺乏迁入
亲缘系数降低	由种群增长引起的高扩散率所致	捕食和外来迁入所致
亲缘系数升高	因亲缘选择导致较高的繁殖成功率	通过减少亲缘雌性个体在春季的空间竞争,从而导致繁殖密度增加
亲缘集群数量	与密度负相关	与密度正相关
平均亲缘系数	与密度负相关	与密度呈逐步动态变化
雌性亲属间的空间距离	低密度时更近	高密度时更近
雌鼠恋家性	在高密度时减小	始终处于高水平
争斗性/容忍度	与亲缘系数负相关	与亲缘系数呈逐步动态变化
迁入率	与密度正相关	与密度负相关
种群遗传多样性	随时间显著变化,因为低密度时低迁入率造成的遗传多样性丧失	随时间无明显变化,大量迁入补偿了低密度时丧失的遗传多样性
种群遗传变异年变化	明显,由于遗传瓶颈	不明显,迁入具有相似基因个体

资料来源于文献(Charnov *et al.*, 1980; Lambin *et al.*, 1991; Pilot *et al.*, 2010)。

关雄性亲缘群个体间的行为作用尚需深入探讨。

3 社会行为的亲缘效应

Hamilton(1963,1964,1972)的亲缘选择理论预测,个体对亲属有较高的社会容忍性、更多的利他行为和合作行为。具体来说,社会行为的亲缘效应主要体现在增加亲密行为(如金背黄鼠 *Callospermophilus lateralis*: Mateo, 2002)、减少杀婴行为(如白足鼠 *Peromyscus leucopus*: Wolff *et al.*, 1989; 旱獭 *Marmota marmota*: Coulon *et al.*, 1995)、偏亲属交往格局(如大棕蝠 *Eptesicus fuscus*: Kilgour *et al.*, 2013; 松鼠猴 *Saimiri sciureus macrodon*: Montague *et al.*, 2014)等。在此,主要对与种群存活和繁殖密切相关的社会行为进行简要介绍。

3.1 亲属间的合作

在社会性哺乳动物中,大多数种类的雌性个体都留居于其出生集群中(Clutton-Brock *et al.*, 2012),这种雌性恋家、偏雄扩散格局促成了雌性亲缘集群(Solomon, 2003)。亲缘集群是群居性动物社会系统的核心(Emlen, 1995),如对长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)社群结构的研究表明,该鼠自然种群中社群间遗传分化真实存在,不同社群具有明确的遗传结构(Wang *et al.*, 2011)。群间遗传分化可能使社会行为的亲缘效应表现得更加突出,尤其是合作行为。

长爪沙鼠(Ågren *et al.*, 1989)、红松鼠(*Tamiasciurus hudsonicus*) (Gorrell *et al.*, 2010)、狐獴(*Suricata suricatta*) (Carter *et al.*, 2014)等群居性啮齿动物能从一些合作中获得直接或间接的适合度收益,利于社群和种群发展。其中,较有代表性的涉及合作育幼(cooperative breeding)、集体觅食(collective foraging)、放哨(sentinel)等。合作育幼使得每只成年雌鼠都能有更多的时间外出觅食(Auclair *et al.*, 2014),而轮流放哨可减少组内其他成员的警戒投资(Santema *et al.*, 2013)。更为精细的研究表明,动物能够视具体情况调整合作投资策略。例如,智利八齿鼠(*Octodon degus*)是一种典型的合作育幼啮齿动物,雌鼠能够根据亲缘系数或哺乳能量代价调整对窝内不同幼仔的哺育对策(Jesseau *et al.*, 2009)。又如,在具分离聚合(fission-fusion)动态特征的物种种群中(多见于大中型哺乳动物,如灵长类、有蹄类、食肉类动物),亚群体的大小和成员组成均不稳定,个体间的亲缘关系时刻发生着变化。动物能够

根据与潜在受助者的亲缘关系等多种信息,对是否参与合作灵活地做出决定(Smith *et al.*, 2008, 2010)。当然,由于即时的共享收益或互惠作用(reciprocity),非亲属个体间也具合作行为,但其稳定性和持久性通常低于亲缘个体间的合作(Clutton-Brock, 2009)。

亲属间的合作通过减少单个个体的能量投资、时间投资等,有利于个体和集群的存活和繁衍,极大程度保障了种群发展。通常,人们以广义适合度来解释众多助亲行为。但有研究表明,合作获得的间接收益似乎被人们过于看重,而很可能忽略了合作带给施助者的直接收益(Clutton-Brock, 2002)。动物表现出的“合作行为”确实是受亲缘选择驱动,还是主要依靠互惠关系维持?合作行为背后的机制需要更进一步的研究。

3.2 亲缘关系对领域性和扩散的影响

小型哺乳动物的巢区(或领域性)变化反映了其生活史策略及种群的动态变化。它与外部因子(如生境质量,包括资源分布)和内部因素(如繁殖活力、社群状况等)密切相关,但巢区状况与各因子的相关程度有种间差异。因而,综合考量领域性在时空、个体甚至社群尺度上特征是全面了解动物社会行为的适应及种群变化规律的重要环节。集群生活的小型哺乳动物,因其种群内常形成亲缘集群,群内成员共享巢域、共同防御领地(Matocq *et al.*, 2004),群内的亲缘结构在一定程度上可以通过社群屏障(social fence)作用限制了陌生个体的迁入,增强了群内个体的恋家性(如浣熊 *Procyon lotor*: Dharmarajan *et al.*, 2014)。另一方面,配偶资源竞争(Perez-Gonzalez *et al.*, 2009)或避免近交衰退(inbreeding depress) (Lukas *et al.*, 2011; Banks *et al.*, 2014)通常又会驱动个体向外扩散(包括初生扩散 natal dispersal 和繁殖扩散 breeding dispersal),以维持亲属间广义适合度收益。有趣的是,草原犬鼠(*Cynomys* spp.)表现出与其他多数类群相反的扩散格局——当出生地缺乏亲属时,它们反而倾向于外迁(Hoogland, 2013)。若在出生地与亲属合作的收益超过了亲属间竞争代价,亲属的存在会增强初生恋家性,而缺乏亲属便应当促进初生扩散(Hoogland, 2013)。动物在恋家与扩散间的权衡(留居出生地与亲属相处或外迁避开竞争者),可能受即时的资源及社会环境影响,因此能够影响个体适合度,如生存和繁殖(Arnaud *et al.*, 2012)。

3.3 熟悉性(familiarity)在社会交往中的作用

社会行为的亲缘效应在其实际存在中必须基于亲缘个体间的亲缘辨别(kin discrimination),目前有关亲缘辨别涉及以下5种可能机制:空间分布(Beecher *et al.*, 1981)、基于先前交往的熟悉性(Reeve, 1989)、表型匹配(Lacy *et al.*, 1983)、识别等位基因(Keller *et al.*, 1998)和拒绝非熟悉信号(Guerrieri *et al.*, 2009)。其中,多数小型哺乳动物主要依靠熟悉性来辨别亲属(Mateo, 2003),即个体将其发育关键期(如哺乳期)接触到的或与之长期交往的同类视作亲属。因此,熟悉性可被看作是亲缘替代品,能够避免近亲繁殖、调节个体在社会交往中的偏好或争斗性。比如,智利八齿鼠分辨亲属与非亲属时用得最多的是基于熟悉性的辨别机制(Villavicencio *et al.*, 2009);相较于表型匹配,熟悉性对橙腹田鼠(*M. ochrogaster*)来说是更为重要的近交回避机制(Lucia *et al.*, 2012)。

基于先前熟悉性的亲缘辨别机制有个重要前提,即亲缘系数与社会交往高度相关。某些独居性啮齿动物对待亲属与非亲属在行为上并没有显著差异,个体间亲缘关系对它们社会交往的影响甚微。如旱獭的争斗频率不随亲缘关系的远近而改变(Maher, 2009);暗足林鼠(*Neotoma fuscipes*)共享巢穴的现象同时发生在近亲、远亲甚至非亲缘个体之间(Innes *et al.*, 2012),表明暗足林鼠的共巢行为不具亲缘偏好。因此,对不同生活史类群啮齿动物社会交往格局中的亲缘效应,以及它们根据具体的环境背景在竞争与合作之间权衡对策进行比较,将为全面阐释种群波动中社会行为效应提供颇有价值的研究资料。

4 种群波动中动物存活和繁殖对亲缘-行为的响应

4.1 亲缘关系与动物存活、繁殖

在亲缘选择作用下,亲缘个体间更高的社会容忍性和较少的社会冲突(争斗、杀婴等),最终会作用于动物的存活与繁殖表现。比如,个体间亲缘系数较高的欧鼯(*M. glareolus*)种群幼体补充率和存活率更高(Ylönen *et al.*, 1990)、母系亲缘群有利于棕背鼯来年的繁殖输出(Ishibashi *et al.*, 1998)、雄性根田鼠(*M. oeconomus*)频繁更替(留居鼠被外来不熟悉个体取代)会导致种群补充率和雌鼠存活率显著下降(Andreassen *et al.*, 2006)。但也有研究发现,亲缘关系对种群动态并没有影响,具有不同亲缘组

成的围栏种群间的各种群统计学参数(如种群最终大小、存活率、补充率等)没有显著差异(Kawata, 1987; Boonstra *et al.*, 1988; Ims, 1989; Dalton, 2000)。上述研究均基于围栏实验,由于围栏效应可能对实验结果产生了不同影响,而难以得到统一的结论。此外,亲缘集群获得的收益不一定足以促进繁殖(Dalton, 2000),且导致繁殖力和存活率降低的因素不仅是社会冲突,社会地位同样抑制雌鼠繁殖,如东美松田鼠(*M. pinetorum*)(Solomon *et al.*, 2006)。

虽然早期围栏实验对亲缘关系促进个体繁殖、有利于幼体存活的验证结果存在差异,但后来的一些围栏操控实验(Ishibashi *et al.*, 1997; Lambin *et al.*, 1998)以及近年来对自然种群的研究(Charpentier *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2015)大多支持个体的成长具亲缘效应(如存活率和成长速率增加、繁殖年龄提前等)。亲缘效应带来的收益与竞争代价随种群密度不断变化,动物在不同密度制约下有不同的行为表现,因而对该问题的研究应考虑环境条件和生态背景,并关注种群的动态特征。

4.2 亲缘-行为-种群波动

在密度制约的种群动态中,个体的遗传型随种群面临的自然选择压力而变化,并表达适应于不同种群密度条件的空间行为(如攻击、扩散等);同时,种群的亲缘结构也会随种群密度和个体间遗传关系的时序变化而改变。反过来,亲缘结构的建立和破裂可以通过基于亲缘选择的助亲和社群容忍行为,影响种群动态的关键参数,上述社群作用在种群参数与密度间的时滞结果可能导致种群调节(Lambin *et al.*, 1998)。

目前,动物种群波动过程中亲缘关系-社会行为的作用已在某些鸟类(Martinez-Padilla *et al.*, 2014; Scandolaro *et al.*, 2014)和哺乳动物(Pilot *et al.*, 2010; Meshriy *et al.*, 2011; Hoogland, 2013)中被证实,但对其作用机制的认识尚难统一。社会生物学假说的两个经典模型描述了原理相似却又有本质区别的种群动态过程(见1.3),学者们在实践研究中验证这两种模型,并不断改进(Sutherland *et al.*, 2005, 2006)。

不同物种的生活史、生境偏好、生存策略等均存在差异,它们的社会行为、亲缘结构对种群密度变化的响应也有所不同。如多数田鼠类栖息于不可预测生境,它们会不断繁殖直到生境被破坏,扩散行为的增加导致种群密度剧烈下降;而鼯类栖居于资源相

对少但可预测的生境,它们在高密度期呈现出较高的恋家性和较为严格的社会生理学调节,因而其种群调节机制可能主要为亲缘选择(以及熟悉性)而非扩散(Ylönen *et al.*, 1990)。另一方面,群居性和独居性啮齿动物种群中的行为-遗传特征通常具有差异——多数群居性啮齿动物种群中的行为-遗传作用表现出明显的亲缘效应(Lacey *et al.*, 2007; Frank, 2010),而独居者往往缺乏,如旱獭个体间的争斗频率不随亲缘关系的远近而改变(Maher, 2009)。但也有研究发现相反的现象,如集群生活的八齿鼠种群中缺乏亲缘结构(Quirici *et al.*, 2011),且亲缘选择对其集群觅食时的警戒行为没有影响(Quirici *et al.*, 2013)。又如,独居性的大更格卢鼠(*Dipodomys ingens*)会随种群密度增加而缩短其扩散距离,进而形成亲缘集群,增加个体间社会交往(Meshriy *et al.*, 2011)。因此,未来还需要更多不同类群物种的实践研究,以丰富人们对种群波动过程中亲缘-行为作用机制的认识。

总的来说,在自然种群中对社会生物学假说的验证仍然缺乏。对种群调节内在机制的深入探究,需做到在比较种群高低密度时期下亲缘结构作用的同时,兼顾种群增长或下降的时序特征。要达到此目的,得依赖于对具不同生活史特征动物种群的长期动态监测,并将行为观察数据、种群统计学资料和分子材料相结合。此外,目前对种群遗传多样性时序变化的研究甚少(Pilot *et al.*, 2010),种群遗传多样性与亲缘结构之间的相互作用机制、与种群统计学参数间的关系等是今后需要探讨的问题。

5 展 望

纵观国内外有关社会行为和亲缘结构联动模式对动物种群调节的研究,亲缘选择在种群调节中起着关键作用,甚至可以驱动动物自然种群的周期性波动(如柳雷鸟 *Lagopus lagopus scoticus*: Piertney *et al.*, 2008)。但针对小型哺乳动物种群调节内在机制的研究,要么多为短期围栏操控实验,要么虽有长期种群统计学资料但缺乏亲缘关系数据。分子测序技术(如微卫星 DNA 和 SNPs)的运用,为鉴定亲子关系、建立家群谱系提供了更可靠的依据,目前已应用于多种哺乳动物的自然种群(Smith, 2014),而社会网络分析法也正被逐渐运用于小型哺乳动物等类群的行为学和种群、群落生态学研究。近来,动物的个性特征(personality traits)成为动物行为学中被关

注的一个热点,包括个体和群体两个层面。它与多态行为类似,具不同个性特征的个体或群体其行为表现、生存、繁殖等特征存在显著差异性、稳定性及遗传性(Wright *et al.*, 2014),尤其是在真社会性动物类群中(Cronin, 2015)。在集群生活、合作育幼、群体觅食的小型哺乳动物种群中动物个性特征是否具有稳定差异性?个性特征的差异对社交格局及种群发展有怎样的影响?对此类科学问题的探索,需要将来更多的实践研究。当然,种群的发展依赖于多因子共同驱动,许多因子之间往往起连锁反应。比如亲缘关系影响社会行为、社会行为影响种群密度、种群密度影响资源竞争等。因此,小型哺乳动物种群调节中社会行为和亲缘结构联动模式并不是一个封闭系统,对该机制的研究,仍需综合考虑多种因素。通过整合新的实验手段和研究方法,结合长期监测数据和分子材料,并以具不同生活史策略的物种为研究对象,必能将种群调节内在机制研究继续向前推进。同时,对有害动物治理以及对珍稀濒危物种保护的应用研究,也将推动该领域的发展。

参考文献

- 刘震,刘季科,杨月伟. 2002. 小型哺乳动物亲缘关系对其种群动态的作用. 兽类学报, **22**(3): 218-224.
- Ågren G, Zhou Q, Zhong W. 1989. Ecology and social-behavior of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot, Inner-Mongolia, China. *Animal Behaviour*, **37**: 11-27.
- Akçay E, Van Cleve J. 2012. Behavioral responses in structured populations pave the way to group optimality. *American Naturalist*, **179**: 257-269.
- Andreassen HP, Gundersen G. 2006. Male turnover reduces population growth: An enclosure experiment on voles. *Ecology*, **87**: 88-94.
- Arnaud CM, Dobson FS, Murie JO. 2012. Philopatry and within-colony movements in Columbian ground squirrels. *Molecular Ecology*, **21**: 493-504.
- Auclair Y, König B, Ferrari M, *et al.* 2014. Nest attendance of lactating females in a wild house mouse population: Benefits associated with communal nesting. *Animal Behaviour*, **92**: 143-149.
- Azandeme-Hounmalon GY, Fellous S, Kreiter S, *et al.* 2014. Dispersal behavior of *Tetranychus evansi* and *T. urticae* on tomato at several spatial scales and densities: Implications for integrated pest management. *PLoS One*, **9**: e95071.
- Banks SC, Lindenmayer DB. 2014. Inbreeding avoidance, patch isolation and matrix permeability influence dispersal and settlement choices by male agile antechinus in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, **83**: 515-524.
- Beecher MD, Beecher IM, Hahn S. 1981. Parent-offspring rec-

- ognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. Development and acoustic basis. *Animal Behaviour*, **29**: 95–101.
- Boonstra R, Hogg I. 1988. Friends and strangers: A test of the Charnov-Finerty hypothesis. *Oecologia*, **77**: 95–100.
- Bret C, Sueur C, Ngoubangoye B, et al. 2013. Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): A social network analysis. *PLoS One*, **8**: e83015.
- Carter AJ, English S, Clutton-Brock TH. 2014. Cooperative personalities and social niche specialization in female meerkats. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**: 815–825.
- Charnov EL, Finerty JP. 1980. Vole population-cycles: A case for kin-selection. *Oecologia*, **45**: 1–2.
- Charpentier MJE, Huchard E, Widdig A, et al. 2012. Distribution of affiliative behavior across kin classes and their fitness consequences in mandrills. *Ethology*, **118**: 1198–1207.
- Chitty D. 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canadian Journal of Zoology*, **38**: 99–113.
- Chitty D. 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, **2**: 51–78.
- Clutton-Brock T. 2002. Behavioral ecology-breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, **296**: 69–72.
- Clutton-Brock T. 2009. Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, **462**: 51–57.
- Clutton-Brock TH, Lukas D. 2012. The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology*, **21**: 472–492.
- Coulon J, Graziani L, Allainé D, et al. 1995. Infanticide in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Ethology Ecology & Evolution*, **7**: 191–194.
- Crofoot MC, Rubenstein DI, Maiya AS, et al. 2011. Aggression, grooming and group-level cooperation in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*): Insights from social networks. *American Journal of Primatology*, **73**: 821–833.
- Cronin AL. 2015. Individual and group personalities characterise consensus decision-making in an ant. *Ethology*, **121**: 1–11.
- Dalton CL. 2000. Effects of female kin groups on reproduction and demography in the gray-tailed vole, *Microtus canicaudus*. *Oikos*, **90**: 153–159.
- Dharmarajan G, Beasley JC, Fike JA, et al. 2014. Effects of landscape, demographic and behavioral factors on kin structure: Testing ecological predictions in a mesopredator with high dispersal capability. *Animal Conservation*, **17**: 225–234.
- Ebensperger LA, Rivera DS, Hayes LD. 2012. Direct fitness of group living mammals varies with breeding strategy, climate and fitness estimates. *Journal of Animal Ecology*, **81**: 1013–1023.
- Emlen ST. 1995. An evolutionary-theory of the family. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**: 8092–8099.
- Fenner AL, Godfrey SS, Bull CM. 2011. Using social networks to deduce whether residents or dispersers spread parasites in a lizard population. *Journal of Animal Ecology*, **80**: 835–843.
- Fernandes WPA, Griffiths SW, Ibbotson AT, et al. 2015. The role of density and relatedness in wild juvenile Atlantic salmon growth. *Journal of Zoology*, **295**: 56–64.
- Frank SA. 2010. Demography and the tragedy of the commons. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**: 32–39.
- Gibson RM, Pires D, Delaney KS, et al. 2005. Microsatellite DNA analysis shows that greater sage grouse leks are not kin groups. *Molecular Ecology*, **14**: 4453–4459.
- Gorrell JC, McAdam AG, Coltman DW, et al. 2010. Adopting kin enhances inclusive fitness in asocial red squirrels. *Nature Communications*, **1**: 22, doi: 10.1038/ncomms1022.
- Gudex B, Walker M, Fisher P, et al. 2014. Validation of a single-nucleotide polymorphism panel for parentage testing of farmed red deer. *Animal Genetics*, **45**: 142–143.
- Guerrieri FJ, Nehring V, Jørgensen CG, et al. 2009. Ants recognize foes and not friends. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**: 2461–2468.
- Hamilton WD. 1963. The evolution of altruistic behavior. *American Naturalist*, **97**: 354–356.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, **7**: 1–16.
- Hamilton WD. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**: 193–232.
- Hauser L, Baird M, Hilborn R, et al. 2011. An empirical comparison of SNPs and microsatellites for parentage and kinship assignment in a wild sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 150–161.
- Hawkes C. 2009. Linking movement behaviour, dispersal and population processes: Is individual variation a key? *Journal of Animal Ecology*, **78**: 894–906.
- Hirsch BT, Prange S, Hauver SA, et al. 2013. Genetic relatedness does not predict racoon social network structure. *Animal Behaviour*, **85**: 463–470.
- Hoogland JL. 2013. Prairie dogs disperse when all close kin have disappeared. *Science*, **339**: 1205–1207.
- Hubner K, Gonzalez-Wanguemert M, Diekmann OE, et al. 2013. Genetic evidence for polygyny in the black-striped pipefish *Syngnathus abaster*: A microsatellite-based parentage analysis. *Journal of Heredity*, **104**: 791–797.
- Ims RA. 1989. Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus*. *Ecology*, **70**: 607–616.
- Innes RJ, McEachern MB, Van Vuren DH, et al. 2012. Genetic relatedness and spatial associations of dusky-footed woodrats (*Neotoma fuscipes*). *Journal of Mammalogy*, **93**: 439–446.
- Ishibashi Y, Saitoh T, Abe S, et al. 1997. Sex-related spatial

- kin structure in a spring population of grey-sided voles *Clethrionomys rufocanus* as revealed by mitochondrial and microsatellite DNA analyses. *Molecular Ecology*, **6**: 63–71.
- Ishibashi Y, Saitoh T, Abe S, *et al.* 1998. Kin-related social organization in a winter population of the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Researches on Population Ecology*, **40**: 51–59.
- Jaatinen K, Noreikiene K, Merila J, *et al.* 2012. Kin association during brood care in a facultatively social bird; Active discrimination or by-product of partner choice and demography? *Molecular Ecology*, **21**: 3341–3351.
- Jesseau SA, Holmes WG, Lee TM. 2009. Communal nesting and discriminative nursing by captive degus, *Octodon degus*. *Animal Behaviour*, **78**: 1183–1188.
- Kawata M. 1987. The effect of kinship on spacing among female red-backed voles, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Oecologia*, **72**: 115–122.
- Kawata M. 1990. Fluctuating populations and kin interaction in mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **5**: 17–20.
- Keller L, Ross KG. 1998. Selfish genes: A green beard in the red fire ant. *Nature*, **394**: 573–575.
- Kelly JK. 1992. Kin selection in density regulated populations. *Journal of Theoretical Biology*, **157**: 447–461.
- Kilgour RJ, Faure PA, Brigham RM. 2013. Evidence of social preferences in big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Canadian Journal of Zoology*, **91**: 756–760.
- Kraus RH, vonHoldt B, Cocchiarraro B, *et al.* 2015. A single-nucleotide polymorphism-based approach for rapid and cost-effective genetic wolf monitoring in Europe based on noninvasively collected samples. *Molecular Ecology Resources*, **15**: 295–305.
- Krebs CJ, Lambin X, Wolff JO. 2007. Social behavior and self-regulation in rodents// Wolff JO, Sherma PW, eds. *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Chicago, USA: The University of Chicago Press: 173–181.
- Krebs CJ. 1996. Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy*, **77**: 8–24.
- Lacey EA, Sherman PW. 2007. The ecology of sociality in rodents// Wolff JO, Sherma PW, eds. *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Chicago, USA: The University of Chicago Press: 243–254.
- Lacy RC, Sherman PW. 1983. Kin recognition by phenotype matching. *American Naturalist*, **121**: 489–512.
- Lambin X, Krebs CJ. 1991. Can changes in female relatedness influence Microtine population-dynamics. *Oikos*, **61**: 126–132.
- Lambin X, Yoccoz NG. 1998. The impact of population kin-structure on nestling survival in Townsend's voles, *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology*, **67**: 1–16.
- Leclaire S, Nielsen JF, Thavarajah NK, *et al.* 2013. Odour-based kin discrimination in the cooperatively breeding meerkat. *Biology Letters*, **9**: 1–4.
- Lucia KE, Keane B. 2012. A field test of the effects of familiarity and relatedness on social associations and reproduction in prairie voles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66**: 13–27.
- Lukas D, Clutton-Brock TH. 2011. Group structure, kinship, inbreeding risk and habitual female dispersal in plural-breeding mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**: 2624–2630.
- Maher CR. 2009. Effects of relatedness on social interaction rates in a solitary marmot. *Animal Behaviour*, **78**: 925–933.
- Martinez-Padilla J, Redpath SM, Zeineddine M, *et al.* 2014. Insights into population ecology from long-term studies of red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Journal of Animal Ecology*, **83**: 85–98.
- Mateo JM. 2002. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**: 721–727.
- Mateo JM. 2003. Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *Journal of Mammalogy*, **84**: 1163–1181.
- Matocq MD, Lacey EA. 2004. Philopatry, kin clusters, and genetic relatedness in a population of woodrats (*Neotoma macrotis*). *Behavioral Ecology*, **15**: 647–653.
- Meshriy MG, Randall JA, Parra L. 2011. Kinship associations of a solitary rodent, *Dipodomys ingens*, at fluctuating population densities. *Animal Behaviour*, **82**: 643–650.
- Montague MJ, Disotell TR, Di Fiore A. 2014. Population genetics, dispersal, and kinship among wild squirrel monkeys (*Saimiri sciureus macronodon*): Preferential association between closely related females and its implications for insect prey capture success. *International Journal of Primatology*, **35**: 169–187.
- Owen RE, Whidden TL. 2013. Monandry and polyandry in three species of North American bumble bees (*Bombus*) determined using microsatellite DNA markers. *Canadian Journal of Zoology*, **91**: 523–528.
- Perez-Gonzalez J, Carranza J. 2009. Female-biased dispersal under conditions of low male mating competition in a polygynous mammal. *Molecular Ecology*, **18**: 4617–4630.
- Piertney SB, Lambin X, Maccoll ADC, *et al.* 2008. Temporal changes in kin structure through a population cycle in a territorial bird, the red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Molecular Ecology*, **17**: 2544–2551.
- Pilot M, Dabrowski MJ, Jancewicz E, *et al.* 2010. Temporally stable genetic variability and dynamic kinship structure in a fluctuating population of the root vole *Microtus oeconomus*. *Molecular Ecology*, **19**: 2800–2812.
- Queller DC, Goodnight KF. 1989. Estimating relatedness using genetic-markers. *Evolution*, **43**: 258–275.
- Quirici V, Faugeron S, Hayes LD, *et al.* 2011. Absence of kin structure in a population of the group-living rodent *Octodon degus*. *Behavioral Ecology*, **22**: 248–254.
- Quirici V, Palma M, Sobrero R, *et al.* 2013. Relatedness does not predict vigilance in a population of the social rodent *Octodon degus*. *Acta Ethologica*, **16**: 1–8.
- Reeve HK. 1989. The evolution of conspecific acceptance thresholds. *American Naturalist*, **133**: 407–435.

- Rollins LA, Browning LE, Holleley CE, *et al.* 2012. Building genetic networks using relatedness information: A novel approach for the estimation of dispersal and characterization of group structure in social animals. *Molecular Ecology*, **21**: 1727–1740.
- Santema P, Clutton-Brock T. 2013. Meerkat helpers increase sentinel behaviour and bipedal vigilance in the presence of pups. *Animal Behaviour*, **85**: 655–661.
- Scandolaro C, Lardelli R, Sgarbi G, *et al.* 2014. Context-, phenotype-, and kin-dependent natal dispersal of barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology*, **25**: 180–190.
- Shimada M, Sueur C. 2014. The importance of social play network for infant or juvenile wild chimpanzees at Mahale Mountains National Park, Tanzania. *American Journal of Primatology*, **76**: 1025–1036.
- Smith JE, Kolowski JM, Graham KE, *et al.* 2008. Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, **76**: 619–636.
- Smith JE, Van Horn RC, Powning KS, *et al.* 2010. Evolutionary forces favoring intragroup coalitions among spotted hyenas and other animals. *Behavioral Ecology*, **21**: 284–303.
- Smith JE. 2014. Hamilton's legacy: Kinship, cooperation and social tolerance in mammalian groups. *Animal Behaviour*, **92**: 291–304.
- Solomon NG, Steward LR, Ulrich KL. 2006. Asymmetry in age suppresses reproduction in female woodland voles, *Microtus pinetorum*. *Animal Behaviour*, **72**: 909–915.
- Solomon NG. 2003. A reexamination of factors influencing philopatry in rodents. *Journal of Mammalogy*, **84**: 1182–1197.
- Stenseth NC, Bjornstad ON, Falck W. 1996. Is spacing behaviour coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **263**: 1423–1435.
- Sutherland DR, Singleton GR. 2006. Self-regulation within outbreak populations of feral house mice: A test of alternative models. *Journal Animal Ecology*, **75**: 584–594.
- Sutherland DR, Spencer PB, Singleton GR, *et al.* 2005. Kin interactions and changing social structure during a population outbreak of feral house mice. *Molecular Ecology*, **14**: 2803–2814.
- Villavicencio CP, Marquez IN, Quispe R, *et al.* 2009. Familiarity and phenotypic similarity influence kin discrimination in the social rodent *Octodon degus*. *Animal Behaviour*, **78**: 377–384.
- Wang YN, Liu W, Wang GM, *et al.* 2011. Genetic consequences of group living in Mongolian gerbils. *Journal of Heredity*, **102**: 554–561.
- Wey T, Blumstein DT, Shen W, *et al.* 2008. Social network analysis of animal behaviour: A promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour*, **75**: 333–344.
- Wey TW, Burger JR, Ebensperger LA, *et al.* 2013. Reproductive correlates of social network variation in plurally breeding degus (*Octodon degus*). *Animal Behaviour*, **85**: 1407–1414.
- Wilson ADM, Krause S, James R, *et al.* 2014. Dynamic social networks in guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **68**: 915–925.
- Wolf JBW, Traulsen A, James R. 2011. Exploring the link between genetic relatedness r and social contact structure k in animal social networks. *American Naturalist*, **177**: 135–142.
- Wolff JO, Cicirello DM. 1989. Field evidence for sexual selection and resource competition infanticide in white-footed mice. *Animal Behaviour*, **38**: 637–642.
- Wright CM, Holobrook CT, Pruitt JN. 2014. Animal personality aligns task specialization and task proficiency in a spider society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**: 9533–9537.
- Ylönen H, Mappes T, Viitala J. 1990. Different demography of friends and strangers—an experiment on the impact of kinship and familiarity in *Clethrionomys glareolus*. *Oecologia*, **83**: 333–337.

作者简介 邓可,男,1988年生,博士研究生,主要从事鼠类行为和种群生态学研究。E-mail: dengke@ioz.ac.cn
责任编辑 魏中青
