

分子标记技术在灵长类繁殖行为研究中的应用——应用*

张树义 王晓燕

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

关键词 分子标记技术 灵长类 繁殖行为

分子标记(Molecular Marker)技术在这一领域中的应用主要集中于动物的性选择策略、交配策略、繁殖成功度等方面的研究。作为自然选择进化论的中心机理,种内的繁殖竞争一直是行为生物学最为关注的焦点之一^[1~2]。近年来关于灵长类繁殖行为为一个引人入胜的主题就是优势等级(Dominance Rank)与繁殖成功率(Reproductive Success)相关性的探讨。在繁殖竞争中,优势雄性是否如对它有限资源(如食物)的占据一样享有占据成年雌性的优势?¹考察该问题的关键在于繁殖成功度的评价尺度。早期依靠直接观察的方法审度二者关系时都基于一个似乎合理的假说,即繁殖成功度正比于交配成功率。Curie-Cohen等^[3]以长达8年的野外观察和血型标记技术对这个假说提出一个疑问。他发现,尽管雄性猴王有高达67%的交配成功率,但它们只是群体中13%~32%子代的父亲;而次猴王虽只有14%的交配成功率,即是30%~48%子代的父亲。这意味着基于行为观察的交配成功度不再能作为评价繁殖成功度的尺度。分子标记技术在亲子鉴定中卓越的贡献,终于使人们能直接而准确的评价繁殖成功度。优势等级与繁殖成功度的关系也因此衍变成优势等级、交配成功与繁殖成功度三者的关系,而且这种关系在多雄群体和几个雄性与一个雌性在后者排卵的高峰期同时交配的群体中显得尤其复杂。

分子标记技术在灵长类繁殖行为学研究中的应用最初似乎是零乱和令人迷惑的。行为学家们首先发现了圈养和野生群体中的不同。圈

养条件下,优势等级与繁殖成功度没有明显持续的相关性^[4];或者只是在群体形成的早期有所相关,随着群体的壮大这种相关性也随之消失^[5~8]。在对一个狐猴群体进行研究时,Pereira和Weiss^[9]发现优势等级与繁殖成功度存在着负相关。而在野生条件下,Melnick^[10]的研究表明猕猴的一个群体中优势等级与繁殖成功度存在正相关。Pope^[11]在一个较小野生红吼猴群体中发现优势等级,交配成功率与繁殖成功率均存在正相关。De Ruiter等^[12]对野生尾猕猴长期的行为观察和分子标记(用七种血清蛋白和DNA指纹图谱分析)亦表明:优势等级与繁殖成功度存在明显的正相关。在野生群体中二者之间是否总能保持相关,尚待大量的研究工作去证明。有趣的是,DNA指纹图谱亦揭示:介于野生与圈养生境条件的自由活动的猕猴优势等级与繁殖成功度不相关^[13]。

影响三个变量关系的另一个因素是群体大小和群体中的雌雄比例。Melnick^[10]和Pope^[11]所研究的野生群体都非常小,正是因此,猴王相对的更容易垄断群体中较少的雌性。同样,一些新建群体最初的正相关^[7]随着群体壮大而消失,也正是受该因素的影响^[14]。

分子标记技术在灵长类行为学研究中的逐步渗入使人们发现不同种、不同种群甚至不同家族群中灵长类的繁殖策略是如此不同。早期

* 中国科学院“百人计划”资助;

第一作者介绍:张树义,男,33岁,研究员,博士;

收稿日期:1997-02-28,修回日期:1997-06-20

的研究正如人们所预想的那样表明,一定的社会地位影响繁殖成功率。因为低等级的雄性被排挤出繁殖竞争,高等级雄性则享有高的繁殖成功率^[15~16],即所谓“优先接近”模式(Priority-of-access Model)。DNA 指纹图谱所作的一些研究也支持该论点^[14]。Paul 等^[17]对自由活动的无尾猕猴在三个繁殖季节的研究中发现优势等级正相关于交配成功度和繁殖成功度;同样,野生长尾猕猴的三个家族群中,第一和第二雄性是群体中 87%~91% 子代的父亲^[14]。然而,后来也有的工作显示社会地位与繁殖成功率无必然联系^[18]。Inoue^[19]所研究的一个日本猴家族群中,尽管交配成功度与优势等级相关,产生子代的数目并不持续反映八年来雄性的等级次序。Smith^[20]对圈养猕猴 15 年的跟踪观察与分子标记表明:优势等级与繁殖成功度只在其中的两年里明显相关。由此提示,除了雄性等级,一定有另外的繁殖策略影响交配行为和繁殖成功度。

雌性选择(Female Choice)策略被认为在灵长类繁殖竞争中有重大影响^[21~22]。行为学观察表明,在日本猕猴中,雌性与高等级雄性的伙伴关系(Consortship)由雄性维持,而雌性与中低级雄性的伙伴关系由雌性维持^[23]。一些雌性主动接近中低级雄性,尤其在排卵期。尽管是如此明显的选择,与这些被偏爱雄性交配的频率也并不与其子代数目相关^[9]。精子竞争被认为在其中扮演重要角色。Inoue^[24]不仅以指纹图谱判别群体中子代的双亲,而且以对雌猴性激素的监测跟踪其性周期。研究结果显示:雄性的交配次数正比于其等级,而与其子代数目无关;而且,在排卵期与雌性交配的次数并不正比于雄性等级,甚至在排卵期所见的交配次数仍不能准确的预知子代的父亲。该工作另一个出色的成就是将分子监测引入行为生物学的研究。伴随着分子标记技术,分子监测也在灵长类繁殖行为研究中崭露头角。同样有意义的工作来自 Gust^[25]研究组,两个多位点探针所产生的指纹图谱均表明:雄性所产生的子代数目与其等级相关,依等级次序的子代数目为 0,

3, 0, 8, 2。精子实验的结果提示:第一雄性精液中无精子存在,而同样无子代的第三雄性却有精子存在。即使去除不育的第一雄性,该群体仍不具备雄性等级与繁殖成功度的相关性。此外,雌性交替繁殖策略(Alternate Male Strategies)也影响着猕猴的雄性繁殖成功度。Melnick^[10]用 DNA 指纹所作的工作指出:在小的野生猕猴群中雄性次猴王参与了繁殖成功。

究竟是什么原因使得不同群体选择不同的交配策略和繁殖策略,其间是否蕴藏着一定的遗传、生理甚至心理机制,是一个耐人寻味的问题。De Ruiter 提出,三个变量:优势等级、交配成功率和繁殖成功度中存在着四种关系:(1)三者均呈正相关,意味着等级地位低的雄性被排挤出交配或者存在基于雄性等级与交配频率相关的精子竞争。(2)只有优势等级与交配成功度相关,即排卵期前后存在着选择交配,是雌性选择和/或雌性交替策略的结果;(3)只有优势等级与繁殖成功度的相关,优势雌性在生育高峰期选择交配,这可能源于高等级雄性在雌性最大生育能力时优先接近的能力或雌性在此时对高等级的雄性有所偏爱;(4)只有交配成功率与繁殖成功度相关,表明雌性不能为高等级的雄性保护,低等级雄性成功地交配,同时可能有低等级雄性的交替策略或雌性选择的参与。

优势等级、交配成功度与繁殖成功度的关系亟待大量的研究工作给予详细的答案,然而行为学的观察和分子标记的应用仍然提示:雄性等级本身并不能解释灵长类繁殖行为的模式,而是和动物群体的生境条件、群体大小、群中的雌雄比例以及群体的选择的繁殖策略等因素相互关联,彼此制约,最终影响了群体的交配成功度和繁殖成功度。

Beard^[13]的研究提示一个有趣的问题。他们用寡聚探针所作的指纹分析表明:一个来自外群的低等级雄性与该群体中的第一、第二雄性享有同样的最大数目。在灵长类的社会生物学中,是否存在对异域异性的偏爱心理是个饶有趣味的问题。该领域一个极富挑战性的问题来自 Smith^[20]的工作:高繁殖成功度是优势等

级的原因还是结果? 1977~1991年间对圈养猕猴行为学观察数据和DNA指纹图谱分析结果表明:那些获得高等级地位的雄性是在低等级时经历过高繁殖成功度的雄性;而高等级雄性在经历一段持续的低等级才保持了其等级。也正是如此,优势等级与繁殖成功度并不具统计学上的明显相关。

毫无疑问,这是个有很多困惑,也因此具有很大挑战的领域。但我们相信:使灵长类学者从根本上弄清这些动物繁殖行为本质的仍将是分子标记技术。

参 考 文 献

- 1 Darwin, C. The Decent of Man, and Selection in Relation to Sex. J. Murray, New York. 1871.
- 2 West-Eberhard, M. J. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc. Amer. Soc.*, 1979, 123:222~234.
- 3 Curie-Cohen, M., D. Yoshihara, L. Lutterell, K. Benfarado, J. W. MacCluer, W. H. Stone. The effects of dominance and mating behavior and paternity in a captive troop of rhesus monkeys. *Amer. J. Primatol.*, 1983, 5:127~138.
- 4 Shively, c., D. G. Smith. Social status and reproductive success in male *Macaca fascicularis*. *Amer. J. Primatol.*, 1983, 9:129~135.
- 5 Stern, B. R., D. G. Smith. Sexual behaviour and paternity in three captive group of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim. Behav.*, 1984, 32:23~32.
- 6 Smith, D. G., S. Smith. Paternal rank and reproductive success of natal rhesus male. *Anim. Behav.*, 1988, 36:554~562.
- 7 Curie-Cohen, M., J. L. Vardberg, W. H. Stone. Opportunities for genetic in research on non-human primates. *Evolution* 1983, 12:573~585.
- 8 Inoue, M., A. Takenaka, S., Tanaka, R. Kominami, O. Takenaka. Paternity discrimination in a Japanese macaque troop by DNA fingerprinting. *Primates* 1990, 31:563~570.
- 9 Pereira, M., M. L. Weiss. Female choice, male migration and the threat of infanticide in ring-tailed lemurs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1991, 28:141~152.
- 10 Melnick, D. J. The genetic consequence of primate social organization: a review of macaques, baboons and vervet monkeys. *Genetic* 1987, 73:117~135.
- 11 Pope, T. R. The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: Paternity exclusion in multi and single male troops using genetic marker. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1990, 27:439~446.
- 12 De Riter, J. R., J. A. R. A. M. Von Hoof, W. Scheffrahn. Social and genetic aspects of paternity in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour* 1994, 129:203~223.
- 13 Berard, J. D., P. Nurnberg, J. T. Eppten, J. Schmidtke. Male rank, reproductive behaviour and reproductive success in free-ranging Rhesus Macaques. *Primates* 1993, 34:481~489.
- 14 De Riter, J. R., W. Scheffrahn, A. G. Uitterlinden, J. A. R. A. M. Van Hoff. Social rank, mating patterns and paternity in Wide long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). Paper presented at the XIV Congress of the International Primatological Society. Strasbourg, France. 1992.
- 15 Silk, J. B. Social behavior in evolutionary perspective. 318~329. In: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Worangham, & T. T. Struhsaker (eds). Univ. of Chicago Press, Chicago. 1986.
- 16 Cowlshaw, G and R. I. M. Dunber. Dominance rank and mating success in male primates. *Anim. Behav.* 1991, 41:1045~1056.
- 17 Paul, A., J. Kuester, A. Timme, J. Arhemann. The association between rank, mating effort and reproductive success in male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). Paper presented at the XIVth Congress of the International Primatological Society. Strasbourg, France. 1992.
- 18 Inoue, M., F. Mitsunaga, H. Ohasawa, A. Takenaka, Y. Sugiyama, A. G. Soumah, O. Takenaka. Paternity testing in captive Japanese macaques (*Macaca fuscata*) using DNA fingerprinting. 131~140. In: *Paternity in Primates: Genetic Tests and Theories*, R. D. Martin, A. F. Dixson, & E. J. WickingsZ(eds). Karger, basel. 1992.
- 19 Inoue, M., F. Mitsunaga, H. Ohasawa, A. Takenaka, Y. Sugiyama, S. A. Gaspard, O. Takenaka. Male mating behaviour and paternity discrimination by DNA fingerprinting in a Japanese macaque group. *Folia primatol.* 1991, 56:202~210.
- 20 Smith, D. G. Male dominance and reproductive success in a captive group of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behaviour* 1994, 129:225~247.
- 21 Huffman, M. A. Mate Selection and partner preferences in female Japanese macaques. 101~122. In: *The Monkeys of Arashigama: Thirty-five Years of Study in the East and the West*. L. M. Fedigan, & D. J. Asquith(eds.) State University of New York. 1991.
- 22 Manson, S. H. Measuring female mate choice in Cago Santiago rhesus macaques. *Anim. Behav.* 1992, 44:405~416.
- 23 Perloe, S. J. Male mating competition, female choice and dominance in a free ranging group of Japanese macaques. *Primates* 1992, 33:289~304.
- 24 Inoue, M., F. Mitsunaga, M. Nozaki, H. Ohasawa, A. Taken-

- naka, Y. Sugiyama, K. Shomizu and O. Takenaka. Male dominance rank and reproductive success in an enclosed group Macaques; with special reference to post conception mating. *Primates* 1993, 34: 503-511.
- 25 Gust, D. A., T. P. Gordon, W. F. Gergits, N. J. Casna, K. G. Gowed, H. M. McCluer. Male dominance rank and offspring-initiated affiliative behaviors were not predictors of paternity on a captive group of pigtail Macaques (*Macaca nemestrina*). *Primates* 1996, 37: 271-278.
- 26 De Ruiter, J. R., J. A. R. A. M. Van Hoff. Male dominance rank and reproductive success in primate groups. *Primates* 1993, 34: 513-523.