

# A Review on the Correlation between Extra-Pair Copulations and Genetic Diversity in Birds

Qingchen Zhang

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei  
Email: qingchen\_z@whu.edu.cn

Received: Apr. 23<sup>rd</sup>, 2018; accepted: May 7<sup>th</sup>, 2018; published: May 14<sup>th</sup>, 2018

---

## Abstract

Extra-pair copulations behavior of birds is one of the hot research fields in behavioral ecology. Many experts in ornithology have studied the mechanism of extra-pair copulations behavior in birds, and many aspects have been involved, one of which is to study the correlation between genetic diversity and extra-pair copulations behavior. On the basis of reviewing the historical development of extra-pair copulations, this paper introduced the related studies on genetic diversity and explored the relationship between genetic diversity and extra-pair copulations from the comparative study of intraspecies and interspecies. Additionally, some directions and problems for further research are also provided.

## Keywords

Birds, Extra-Pair Copulations, Genetic Diversity, Intraspecies, Interspecies

---

# 鸟类配偶外交配与遗传多样性的相关性研究进展

张清臣

武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉  
Email: qingchen\_z@whu.edu.cn

收稿日期: 2018年4月23日; 录用日期: 2018年5月7日; 发布日期: 2018年5月14日

## 摘要

鸟类的配偶外交配行为是当前行为生态学的热点研究领域。很多鸟类学专家对鸟类的配偶外交配行为发生的机制进行了研究，其关注的问题已经涉及到很多方面，其中之一是遗传多样性和配偶外交配行为的相关性。本文主要在回顾配偶外交配行为研究的历史发展基础上，介绍遗传多样性和配偶外交配行为的相关研究，从种内和种间的比较研究探索遗传多样性和配偶外交配行为的关系。最后针对性的提出一些存在的问题以及将来研究应侧重的方向。

## 关键词

鸟类，配偶外交配，遗传多样性，种内，种间

Copyright © 2018 by author and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

婚配制度(mating system)是指群体中的个体为获得配偶而普遍采取的行为策略。鸟类配偶外交配(extra pair copulations, EPC)是最近几十年发现的广泛发生于自然界中的现象。鸟类的婚配制度有四种类型[1]，包括单配制(monogamy)、一夫多妻制(polygyny)、一妻多夫制(polyandry)和混交制(polygyandry)。1968年，Lack 的研究发现 93%的雀形目鸟类是普通的单配制，未发现一妻多夫的现象。随着精子竞争理论(theory of sperm competition)的发展和分子遗传标记(molecular genetic marker)的应用，让我们对传统鸟类交配系统有了新的认识：鸟类并不仅仅是单配制，90%的鸟类发现有配偶外交配的行为。研究者发现真正的遗传单配制只发生在 14%的雀形目鸟类中，86%的鸟是遗传上的一妻多夫制[2]。

## 2. 配偶外交配的研究历程

自 20 世纪 70 年代以来，研究者在以前被认为是典型的单配制鸟类中发现了其社会配偶之外的交配行为。之后敏感的科学家意识到，这种配偶外交配的现象可能蕴涵极其重要的理论创新价值，进而引起了大家的广泛关注[3]。20 世纪 80 年代初，已记录 30 个科超过 100 种鸟类有配偶外交配的发生[4]。20 世纪 80 年代后期，研究者开始了对基本生态问题的关注，例如繁殖同步性对父系的影响[5]，父系与雌性后代照料的关系[6]等，但是判断配偶外交配的发生主要是通过直接行为观察的方式[7]。随后一些可遗传的形态指标如跗骨长度[8]、羽饰特征[9]以及等位酶[10]也被用于鉴定亲子关系。20 世纪 80 年代中后期，由于高度变异的串联重复的 DNA 序列(Short tandem repeats)在人类以及其它动物类群中发现，并以此为基础鉴别个体亲缘关系的分子标记技术的建立，极大刺激了鸟类配偶外交配的研究。自 Quinn 等[11] (1987)最早使用分子遗传技术研究雪雁(*Chen caerulescens*)的配偶外母权(extra-pair maternity, EPM)以来，更多种类和种群的配偶外母权接受了 DNA 指纹检测。Westneat 等[12] (2003)总结了一些研究领域，批判性地指出了一些方法和结论，提倡一种强调两性平衡的概念，为今后的研究激发了新的领域。

## 3. 遗传多样性研究

鸟类配偶外父权(Extra-pair paternity, EPP)的遗传学研究已经将鸟类一夫一妻制的研究从曾经被称为

“平淡无奇”的研究领域转变为一个充满有趣、混乱和矛盾的热点领域。

遗传多样性对于物种的适合度和进化过程有着重要影响。遗传多样性假说认为雌性可以通过配偶外交配获得遗传上的间接收益，如增加后代的遗传质量、增加后代的杂合度、增加子代的适应性，出于这样的目的，雌性尽可能与更多的雄性交配来增加后代的遗传多样性，这里的雄性与雌性是随机相遇，没有一定的选择性。

经过多年的比较研究，遗传多样性假说的真实性值得更多的人去研究，笔者总结了关于遗传多样性假说的验证，发现众口不一。对 EPP 发生率和遗传多样性关系的研究目前可以分为两大类：种间的研究和种内的研究。

### 3.1. 种间的比较研究

在社会单配制的鸟类中，配偶外交配发生的比例从 0%~76%不等，这种种间变异的原因是未知的[2]。但种间遗传多样性变异可能与种间 EPP 发生率的变异是相关的。Gohli 等[13] (2013)在雀形目的种间比较研究中，发现雌性的滥交与遗传多样性呈正相关(all introns:  $R^2 = 0.41$ ,  $p = 0.006$ ; autosomal:  $R^2 = 0.30$ ,  $p = 0.023$ )。

性选择是一种重要的进化因子，通常和遗传变异相关，性选择主要通过两种途径影响遗传多样性：一是直接选择等位基因，作用于等位基因频率；二是间接选择有效种群的大小[14]。

Petrie [15] (1998)使用等位酶和 RAPD 的方法研究表明多态性基因座的变异水平与种间 EPP 发生率呈正相关，种群的遗传多样性越高，EPP 发生率越高，但群体的遗传变异量可能是影响交配模式的一个重要因素。后来的研究发现，多配率高的物种，其常染色体内含子的核苷酸多样性高，表明了雌性对配偶外交配的选择可能靶向更兼容的基因[13]。EPP 与免疫应答有关的 MHC (major histocompatibility complex, MHC)基因的序列多样性呈显著的正相关关系。MHC 是由几个在免疫过程中起重要作用的高多态性的基因组成，他们编码在免疫响应中的糖蛋白。MHC 基因的高多样性对个体应对环境中的病原体有重要的作用，因而在自然选择中，MHC 基因高多样性的个体生存下来，MHC 基因低多样性的个体则被淘汰。在性选择的过程中雌性起着重要的作用，比如选择与健康的雄性发生配偶外交配，雌性也能通过识别 MHC 基因避免近亲交配[16] [17]。

MHC 的高度变异性可能是和某种“优质基因”相互关联的，也间接说明雌性寻求 EPP 是为后代积累优质的基因，这一想法通过对白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)的研究得到证实。基于两个世系，对白尾鹿的外显子 2MHC DRB 位点的分析表明其可分为三个类型，其中包含有两个等位基因的雄性个体比只有一个等位基因的雄性个体有较大的鹿角[18]，而鹿角的大小则是雄鹿在群体中社会地位和获得最大交配成效的重要衡量证据。从另一方面看，拥有两个等位基因的雄性被病原体寄生的发生率较低，从而也证明这样的雄性抵抗力比较强，有较高的 MHC 基因遗传多样性。

### 3.2. 种内的比较研究

雌性寻求配偶外交配是为了提高后代的遗传质量，当雄性的遗传质量有比较大的差异时，应该有更多的雌性寻求改变亲子关系以改变其后代的遗传质量，但是通过配偶外交配雌性无法获得直接收益限制了雌性的配偶外交配[19]。基于 EPP 对雌性遗传利益的假设，一些研究者预测，EPP 的发生率与种群的遗传多样性水平呈正相关。这是因为，在一个遗传多样化的种群中，雌鸟遇到合适的 EPP 伙伴的几率要高[15]。

社会性可以影响种群的遗传多样性[12]：如果 EPP 有利于好的基因，那么繁殖机会将被种群中的少数个体拥有，从而降低了种群的遗传多样性；如果 EPP 有利于兼容的基因，则可以保持种群的遗传多样

性。目前，只有两例种间研究检验并支持这一理论[13][15]。

种群水平上直接研究 EPP 和遗传多样性的关系很少，其中 Irene [20] (2015)对黄肩黑鹇遗传多样性的研究表明：种群水平上的遗传多样性变异并不能解释配偶外父权发生率的变异，但结果却支持了大陆种群的遗传多样性要显著高于岛屿种群。在遗传多样性比较低的种群中，雌性面临着低收益高支出；在遗传多样性比较高的种群中，雌性将有比较高的收支平衡率。

当然也有一些研究验证了杂合度与配偶外交配的关系。例如：对芦鹀(*Emberiza schoeniclus*)的研究表明配偶外父权的后代比婚内的后代有更高的杂合度，同样其体重和身体体型指标也更高[21]；双色树燕(*Tachycineta bicolor*)的研究显示了 47%是配偶外母权的后代，并且对配偶外的后代和巢内后代的比较分析得出配偶外后代有更高的杂合性，配偶外母权的遗传收益大于其用于寻求配偶外交配的支出[22]；棕头鸦雀(*Paradoxornis webbianus*)的遗传交配系统的研究结果表明：遗传多样性与 EPP 发生率没有相关性，而且雌性不会通过寻求 EPP 去增加自己的间接遗传收益。

#### 4. 存在的问题及未来研究的方向

配偶外交配的研究迄今为止已经有近五十年的发展，许多理论经历了质的飞跃。但是有关配偶外交配与遗传多样性机制的研究还是较少，通过比较分析发现存在以下问题：

1) 地理种群少，证据不足。例如 Irene A. [20] (2015)对红翅黑鹇的研究表明遗传多样性不能解释配偶外交配的发生，但这个研究只有 8 个种群的数据，其中还只有 3 个种群的数据，其他的数据来源于文献阅读。从统计学上看，缺乏基本的统计学意义。

2) 缺乏长期而系统的研究。针对遗传多样性和配偶外交配的研究缺少年间的纵向分析[13][15][20]，因此种间和种群间的比较研究缺少这种年间的变异，而年间的变异很可能影响 EPP 的发生。

3) 研究方法过时。现在种群间比较的遗传多样性研究大多采用微卫星、RAPD、等位酶等方法，SNPs 的遗传多样性与 EPP 的关系的研究几乎没有，研究方法的限制了 EPP 发生机制的探索。

针对上述研究问题的不足之处，笔者建议未来的研究方向：

1) 开展大尺度的物种研究，建立长期而系统的比较研究。通过这种横向和纵向的研究能更好理解 EPP 的发生机制。

2) 应用先进的分子生物学技术。目前的研究仅仅停留在某些表型的相关性上，对于 EPP 遗传本质的研究还没有。虽然影响 EPP 行为的基因可能比较复杂，但先进分子生物学技术的应用可能会帮助我们找到控制 EPP 行为的基因。

#### 参考文献

- [1] Perrins, C.M. and Birkhead, T.R. (1983) *Avian Ecology*. Ergodebooks US (US), New York, 221.
- [2] Griffith, S.C., Owens, I.P.F. and Thuman, K.A. (2002) Extra Pair Paternity in Birds: A Review of Interspecific Variation and Adaptive Function. *Molecular Ecology*, **11**, 2195-2212. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01613.x>
- [3] Erickson, C.J. and Zenone, P.G. (1976) Courtship Differences in Male Ring Doves: Avoidance of Cuckoldry? *Science*, **192**, 1353-1354. <https://doi.org/10.1126/science.192.4246.1353>
- [4] McKinney, F., Cheng, K.M., Bruggers, D.J., et al. (1984) Sperm Competition in Apparently Monogamous Birds. *Sperm Competition & the Evolution of Animal Mating Systems*, 523-545. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-652570-0.50022-1>
- [5] Birkhead, T.R. and Biggins, J.D. (2010) Reproductive Synchrony and Extra-Pair Copulation in Birds. *Ethology*, **74**, 320-334. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1987.tb00942.x>
- [6] Møller, A.P. (1988) Paternity and Paternal Care in the Swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, **36**, 996-1005. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80059-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80059-9)
- [7] Frederick, P. (1987) Responses of Male White Ibises to Their Mate's extra-Pair Copulations. *Behavioral Ecology &*

- Sociobiology*, **21**, 223-228. <https://doi.org/10.1007/BF00292503>
- [8] Birkhead, T.R., Hunter, F.M. and Pellatt, J.E. (1989) Sperm Competition in the Zebra Finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, **38**, 935-950. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80135-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80135-6)
- [9] Møller, A.P. (1989) Frequency of Extra-Pair Paternity in Birds Estimated from Sex-Differential Heritability of Tarsus Length: Reply to Lifjeld and Slagsvold's Critique. *Oikos*, **56**, 247-249. <https://doi.org/10.2307/3565343>
- [10] Westneat, D.F. (1987) Extra-Pair Fertilizations in a Predominantly Monogamous Bird: Genetic Evidence. *Animal Behaviour*, **35**, 877-886. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80123-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80123-9)
- [11] Quinn, T.W., Quinn, J.S., Cooke, F., et al. (1987) DNA Marker Analysis Detects Multiple Maternity and Paternity in Single Broods of the Lesser Snow Goose. *Nature*, **326**, 392-394. <https://doi.org/10.1038/326392a0>
- [12] Stewart, I.R.K., Westneat, D.F. and Barrick, R.L. (2015) Food Supplementation and Extrapair Paternity in House Sparrows. *American Midland Naturalist*, **174**, 278-289. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-174.2.278>
- [13] Gohli, J., Anmarkrud, J.A., Johnsen, A., et al. (2013) Female Promiscuity Is Positively Associated with Neutral and Selected Genetic Diversity in Passerine Birds. *Evolution*, **67**, 1406-1419. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/evo.12045>
- [14] Chenoweth, S.F. and Mcguigan, K. (2010) The Genetic Basis of Sexually Selected Variation. *Social Science Electronic Publishing*, **41**, 81-101. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144657>
- [15] Petrie, M. (1998) Extra-Pair Paternity in Birds: Explaining Variation between Species and Populations. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 52. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01232-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01232-9)
- [16] Gaudieri, S., Dawkins, R.L., Habara, K., et al. (2000) SNP Profile within the Human Major Histocompatibility Complex Reveals an Extreme and Interrupted Level of Nucleotide Diversity. *Genome Research*, **10**, 1579. <https://doi.org/10.1101/gr.127200>
- [17] Robinson, J., et al. (2003) IMGT/HLA and IMGT/MHC: Sequence Databases for the Study of the Major Histocompatibility Complex. *Nucleic Acids Research*, **31**, 311-314. <https://doi.org/10.1093/nar/gkg070>
- [18] Ditchkoff, S.S., Lochmiller, R.L., Masters, R.E., et al. (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.
- [19] Kempnaers, B., Verheyen, G., Broeck, M.V.D., et al. (1992) Extra-Pair Paternity Results from Female Preference for High-Quality Males in the Blue Tit. *Nature*, **357**, 494-496. <https://doi.org/10.1038/357494a0>
- [20] Liu, I.A., Johndrow, J., Abe, J., et al. (2015) Genetic Diversity Does Not Explain Variation in Extra-Pair Paternity in Multiple Populations of a Songbird. *Journal of Evolutionary Biology*, **28**, 1156-1169. <https://doi.org/10.1111/jeb.12644>
- [21] Suter, S.M., Keiser, M., Feignoux, R., et al. (2007) Reed Bunting Females Increase Fitness through Extra-Pair Mating with Genetically Dissimilar Males. *Proceedings Biological Sciences*, **274**, 2865. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0799>
- [22] Stapleton, M.K., Kleven, O., Lifjeld, J.T., et al. (2007) Female Tree Swallows (*Tachycineta Bicolor*) Increase Offspring Heterozygosity through Extrapair Mating. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **61**, 1725-1733. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0404-4>

### 知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>  
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2330-1724, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>  
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: [ojs@hanspub.org](mailto:ojs@hanspub.org)