

Research on Quantitative Genetics in Cooperative Breeding

Wuyuan Pan

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei
Email: 2017202040008@whu.edu.cn

Received: Mar. 23rd, 2020; accepted: Apr. 6th, 2020; published: Apr. 13th, 2020

Abstract

Although a few studies have used quantitative genetics to prove the genetic basis of cooperative breeding, there is still a lack of studies trying to disentangle the effects of components of cooperative behavior. This paper briefly summarizes the present situation and problems of quantitative genetic study in cooperative reproduction, and provides a possible direction for using quantitative genetic methods to estimate genetic and non-genetic components of genetic variance under a framework of inclusive inheritance.

Keywords

Cooperative Breeding, Inclusive Inheritance, Quantitative Genetics, Animal Model

合作繁殖的数量遗传学研究

潘务远

武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉
Email: 2017202040008@whu.edu.cn

收稿日期: 2020年3月23日; 录用日期: 2020年4月6日; 发布日期: 2020年4月13日

摘要

尽管已经有少数研究开始使用数量遗传学方法证明了合作繁殖的遗传基础, 然而尝试理清各种遗传组分对合作行为影响的研究还很缺乏。本文简单总结了合作繁殖的数量遗传学研究的现状, 以及面临的问题, 并为在广义遗传的框架下使用数量遗传学方法估计遗传变异中各种基因和非基因组分提供了可能的方向。

关键词

合作繁殖, 广义遗传, 数量遗传学, 动物模型

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

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



Open Access

1. 引言

合作繁殖(cooperative breeding)是指部分个体放弃了自身的繁殖机会而去帮助其他同种个体抚育后代的一种自然现象[1]。这一现象广泛地存在于许多动物类群中, 包括甲壳类, 如十足目枪虾科的部分物种[2]; 社会性昆虫, 如蚂蚁、蜜蜂、白蚁等; 鱼类中的非洲慈鲷; 鸟类中的合作繁殖现象最为广泛, 约占鸟类总物种数的9% [1], 代表性的有西蓝鸫、地山雀、蓝鹀等; 哺乳动物的合作繁殖主要存在于食肉目、灵长目和啮齿目的部分物种中。合作繁殖在不同的类群中表现出的合作方式也具有多样性, 包括孵卵、饲育幼体、保卫领域、抵御天敌等。

这一利他行为吸引了许多行为和进化生态学领域学者的广泛关注, 开展了大量研究, 积累了丰富的理论。过去大多数研究都专注于合作繁殖的适应性价值, 随着研究技术和方法的成熟, 越来越多的科学家开始探索合作繁殖背后的分子、生理和遗传机制[3] [4]。弄清楚合作繁殖这一现象背后的潜在机制, 将有利于我们深入地理解合作繁殖的进化[5]。

达尔文在物种起源中说道: “任何不遗传的变异, 对我们来说都不重要。” 如果合作行为是选择的结果, 那么它就应当在个体间存在差异, 这种差异带来适合度的不同并且可以被遗传[6]。性状的变异是否可遗传决定了其在选择的作用下进化的潜力和速度[7] [8] [9]。在数量遗传学框架下研究合作繁殖行为, 将使我们能够理清遗传、环境和学习对这一行为的影响, 从而充分理解其进化潜力及维持机制。

2. 数量遗传学与动物模型

数量遗传学是一门应用了统计学和群体遗传学研究数量性状遗传的学科, 由英国统计学家和遗传学家 Fisher、美国遗传学家 Wright 和英国生理学家和遗传学家 Haldane 奠定了理论基础, 发展完善至今已经有近百年的历史, 一开始由于计算遗传力等遗传参数需要在已知种群遗传家系的基础上完成, 因此最初多只运用于动植物育种的研究中。但亲本鉴定技术等分子生物学手段的出现和发展, 使得我们有可能通过长期积累的数据解决野生种群进化动态的一些问题。

2.1. 数量遗传学的相关概念

2.1.1. 遗传力(Heritability)

一个群体内某种由遗传原因(对环境影响而言)引起的变异在表型变异中所占的比重。单个性状的表型变异(phenotypic variance, V_P)可以分解为遗传方差(genetic variance, V_G)和环境方差(environmental variance, V_E), 广义遗传力(broad sense heritability, H^2)是指通过基因传递给下一代的表型变异的比重, 即 $H^2 = V_G/V_P$ 。 V_G 还能分解为加性遗传方差(additive genetic variance, V_A), 显性遗传方差(dominance genetic variance, V_D)和上位遗传方差(epistatic genetic variance, V_I)。在实际情况中 V_D 和 V_I 两部分很难计算出且占比很小, 因此科学家往往主要关注加性遗传变异 V_A 在总的表型变异 V_P 中的大小比重, 即狭义遗传力(narrow sense heritability, h^2): $h^2 = V_A/V_P$ 。遗传力表示了一个性状可被遗传的程度, 使我们能够估计一个性状的进化潜力。

2.1.2. 重复力(Repeatability)

当对种群中个体的表型值有多次重复测量时，重复测量值的组内相关系数就是重复力，对于重复力的计算还有公式：

$$R = \frac{V_G + V_{Eg}}{V_P} = \frac{V_A + V_D + V_I + V_{Eg}}{V_P}$$

V_{Eg} 为永久环境效应(permanent environmental effect)，是环境效应中能长期甚至永久影响个体表型值的部分。从公式中可以看出，遗传力不可能大于重复力，因此重复力可以看作是遗传力的一个上限值。

2.1.3. 遗传相关(Genetic correlation)

表型方差可分为遗传方差与环境方差，同样的表型协方差也可分为遗传协方差与环境协方差，其中加性遗传协方差所占的比重就是性状间的遗传相关。在育种实践中，可以通过遗传相关的性状来间接对某一性状进行选择。通过计算遗传相关也可以解决一些生物学问题。例如 Brooks 等人通过研究发现雄性孔雀鱼的性吸引力与其寿命存在一个负的遗传相关，验证了性选择和自然选择的冲突与权衡[10]。

2.2. 遗传力的计算与动物模型

遗传力的计算方法有多种，包括子亲回归法、半同胞相关法、混合家系相关法等，而动物模型计算遗传力的原理与以上经典方法一样，但是功能更为强大。动物模型因最早是运用在动物育种中而得名，它不仅可以整合利用种群中各种亲缘关系，能够允许少量亲缘关系不明的个体的存在，还能添加其它随机变量和固定变量，计算出的遗传参数更为准确[11]，因此已经被广泛地运用在野生种群的进化生态学研究。常见的可以运行动物模型软件有 ASReml 和 VCE，也可以通过 R 语言软件的 MCMCglmm 和 ASReml-R 程序包来运行。动物模型使用的算法有限制性最大似然法(restricted maximum likelihood, REML)和贝叶斯理论的马尔可夫链蒙特卡洛方法(Markov chain Monte Carlo, MCMC)。两种算法各有优劣，REML 算法运行速度更快，MCMC 方法需要的运算时间更长，且需要设置合适的先验。当表型值为高斯分布的变量时，选择使用 REML 更好，但当表型值为二项变量时，MCMC 有更好的表现[12]。

国外已经有许多研究运用了长期积累的数据，利用数量遗传学解决了许多自然条件下种群进化动态的问题，也有少量对合作繁殖相关行为的数量遗传学研究。例如在对西蓝鹀(*Sialia mexicana*)野生种群中帮助行为的个体变异的遗传力为 0.76，而接受帮助的倾向的遗传力为 0.32，同时两个性状有着较高的遗传相关[13]。一项对合作繁殖的红狼(*Canis rufus*)延迟扩散(在种群中成为帮助者的先决条件)的研究发现在雄性中这一性状有着近于 1 的遗传力[14]。对塞舌尔苇莺(*Acrocephalus sechellensis*)的研究中，探索新环境的倾向有着 0.17 的遗传力，这一倾向可能影响个体是否成为帮助者的抉择[15]。国内的生态学研究起步较晚，而数量遗传学运用到野外种群需要的针对一个种群长期而稳定的数据积累，而且需要准确的遗传家系，因此相关的研究较少，例如 Wang & Lu 对地山雀(*Pseudopodoces humilis*)种群合作繁殖行为的遗传力进行了计算，得出了其帮助行为的遗传力为 0.47 [16]。这些研究表明，作为帮助者提的倾向在个体之间的差异不仅仅是因为个人根据当前成本和收益的估计做出选择，而且在一定程度有着遗传的基础。因此合作繁殖性状的快速微进化是可能的，如果我们结合适合度与合作性状的相关性，将可能预测合作繁殖行为在种群中的进化方向。遗传基础的存在也是检验汉密尔顿的亲缘选择假说的一个必要前提。

3. 广义遗传框架下的合作繁殖

过去，人们往往专注于基因在遗传和进化中的作用，已经有研究发现了似乎影响社会行为的基因，例如在火蚁(*Solenopsis invicta*)的种群中，单雌和多雌群体之间的区别似乎是由于单个基因 GP-9 的等位基因变异[17]；南非的海角蜜蜂(*Apis mellifera capensis*)中出现有孤雌产雌(thelytoky)能力的自私工蜂是由 LOC409096 的基因上一个位点的单核苷酸多态性(SNP)导致的[18]。对西蓝鹀和地山雀的研究也表明帮助

倾向的差异是可遗传的。但也有越来越多的证据表明遗传往往不仅限于遗传信息通过基因从父母传给后代,进而提出了广义遗传的概念[19]:遗传信息不仅通过基因传递,从祖先到后代的DNA序列以外的其他因素也会影响后代的表型[20] [21] [22]。其中的一些机制包括表观遗传效应、亲本效应、生态(或栖息地)继承和文化(社会)遗传。表观遗传效应在合作繁殖中的作用尚有待研究,而亲本效应影响合作繁殖的方式可能是母亲对卵的大小或者成分的调整以及提供照顾的质量[23] [24]。

在合作繁殖等行为的广义遗传中,文化或者说社会学习,是十分重要的部分[25]。行为性状要满足通过文化来继承,必须要满足以下条件:1) 可以通过社会学习习得;2) 世代间应当有重叠从而使得年轻个体可以向年老的个体学习;3) 要有足够长的表达时间使得可以被年轻个体学习;4) 个体必须能够概括社会信息并在新的环境中运用[19]。通过对银喉长尾山雀的研究我们可以推测文化在合作繁殖中的作用:帮助者会倾向于帮助有亲缘关系的个体,研究表明它们的亲属识别是通过鸣叫的相似性来决定的,而鸣叫是个体发育过程中学习的结果[26],因此文化很可能在这其中发挥作用。

4. 使用数量遗传学框架研究非基因遗传

基因遗传和非基因遗传往往相互联系而且容易被混淆[27] [28]。例如之前一项对慈鲷的择偶研究中发雌性的择偶倾向是可遗传的,可能具有很高的遗传力[29],然而后来交换寄养实验中这一倾向发生了逆转,证明它们的择偶倾向是受到后天的性印记影响的[30]。在使用数量遗传学方法研究合作繁殖时,如果不能将基因遗传与非基因的影响区分开,将导致对合作或帮助行为性状的遗传力估算产生偏差。一种可能的情况是部分文化的遗传发生在父母与子女之间,如果没有婚外亲权、种内巢寄生的情况下,基因谱系和文化谱系会发生重叠。这种重叠使动物模型同时捕获了由于遗传和文化遗传而引起的变异而导致了狭义遗传力计算的误差[31]。如何估计文化或社会因素在遗传中的作用?它是如何与基因遗传相互作用的?对西澳大利亚州海豚野生种群中行为传播的研究或许可以给我们启发:研究者使用观察到的个体之间的成对互动建立了社会关系矩阵来代替传统的基因家谱,通过动物模型来估计了社会关系在行为遗传中的作用[32]。

目前对合作或帮助行为遗传变异的基因和非基因成分进行区分的研究还很缺乏,因为对合作繁殖的研究主要是基于对野外种群的观察,相关的数据难以收集。虽然对野生种群的研究提供了更现实的自然选择压力下的条件,但实验室环境使我们能更容易地控制混杂的非遗传效应。最近一项关于合作繁殖的慈鲷中帮助行为的研究,使用了人工繁殖的半同胞家系,在实验条件下对环境因子进行控制,结合动物模型计算了加性遗传效应、母系效应、社会互动以及环境效应对帮助行为的影响[33]。尽管如此,在高度人工测试环境中个体可能不能正确地反应物种的实际生物学特性,可能导致生态或进化上无意义的结果,有一项研究发现实验室饲养条件下对黄蜂的基因表达、生理、行为和社会动态有影响[34]。此外,黑猩猩的亲社会性在实验室环境下也会受到影响[35]。因此如果条件允许,应当将野外观察和实验室研究结合起来[36]。

前面提到的交叉培养实验,已被广泛用于区分环境效应,以提取表型变异的遗传成分。对野生种群的合作繁殖行为进行研究时,使用交叉培养实验,使来自于相同父母的兄弟姐妹在不同的文化环境中长大,我们将有可能分离出社会学习或文化效应,建立基因家谱和社会家谱,从而量化广义遗传中的文化组成部分。通过嵌套的父系或母系半同胞实验设计,将使我们有可能分离出广义遗传中的亲本效应。

5. 展望

为了更深入了解合作繁殖的进化潜力与机制,可以选择合适的系统,通过交叉寄养实验以及亲本鉴定技术获得社会家谱和遗传家谱,结合数量遗传学方法来解释和评估亲本效应和社会学系(文化)等非基因遗传因素的影响。随后还可以使用数量性状基因座(QTL)和全基因组关联研究方法来寻找造成合作倾向表型差异原因的遗传多态性。运用数量遗传学方法,我们将有机会更深入地了解合作繁殖的进化,突破传统生态学研究的瓶颈。

参考文献

- [1] Cockburn, A. (2006) Prevalence of Different Modes of Parental Care in Birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 1375-1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- [2] Hultgren, K.M., Macdonald III, K.S. and Duffy, J.E. (2011) Sponge-Dwelling Snapping Shrimps (Alpheidae: Synalpheus) of Barbados, West Indies, with a Description of a New Eusocial Species. *Zootaxa*, **2834**, 1-16. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2834.1.1>
- [3] Fawcett, T.W., Hamblin, S. and Giraldeau, L.A. (2013) Exposing the Behavioral Gambit: The Evolution of Learning and Decision Rules. *Behavioral Ecology*, **24**, 2-11. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars085>
- [4] Soares, M.C., Bshary, R., Fusani, L., Goymann, W., Hau, M., Hirschenhauser, K. and Oliveira, R.F. (2010) Hormonal Mechanisms of Cooperative Behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, **365**, 2737-2750. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0151>
- [5] McNamara, J.M. and Houston, A.I. (2009) Integrating Function and Mechanism. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 670-675. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.011>
- [6] Lewontin, R.C. (1970) The Units of Selection. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **1**, 1-18. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.000245>
- [7] Hofmann, H.A., Beery, A.K., Blumstein, D.T., Couzin, I.D., Earley, R.L. and Hayes, L.D., *et al.* (2014) An Evolutionary Framework for Studying Mechanisms of Social Behavior. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 581-589. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.008>
- [8] Ellegren, H. and Sheldon, B.C. (2008) Genetic Basis of Fitness Differences in Natural Populations. *Nature*, **452**, 169-175. <https://doi.org/10.1038/nature06737>
- [9] Kruuk, L.E.B., Slate, J. and Wilson, A.J. (2008) New Answers for Old Questions: The Evolutionary Quantitative Genetics of Wild Animal Populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 525-548. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173542>
- [10] Brooks, R. (2000) Negative Genetic Correlation between Male Sexual Attractiveness and Survival. *Nature*, **406**, 67. <https://doi.org/10.1038/35017552>
- [11] Wilson, A.J., Reale, D., Clements, M.N., Morrissey, M.M., Postma, E., Walling, C.A., Nussey, D.H., *et al.* (2010) An Ecologist's Guide to the Animal Model. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 13-26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01639.x>
- [12] De Villemereuil, P., Gimenez, O., Doligez, B. and Freckleton, R. (2013) Comparing Parent-Offspring Regression with Frequentist and Bayesian Animal Models to Estimate Heritability in Wild Populations: A Simulation Study for Gaussian and Binary Traits. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 260-275. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12011>
- [13] Charmantier, A., Keyser, A.J. and Promislow, D.E.L. (2007) First Evidence for Heritable Variation in Cooperative Breeding Behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1757-1761. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0012>
- [14] Sparkman, A.M., Adams, J.R., Steury, T.D., Waits, L.P. and Murray, D.L. (2012) Evidence for a Genetic Basis for Delayed Dispersal in a Cooperatively Breeding Canid. *Animal Behaviour*, **83**, 1091-1098. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.041>
- [15] Edwards, H.A., Burke, T. and Dugdale, H.L. (2017) Repeatable and Heritable Behavioural Variation in a Wild Cooperative Breeder. *Behavioral Ecology*, **28**, 668-676. <https://doi.org/10.1093/beheco/axx013>
- [16] Wang, C.C. and Lu, X. (2018) Hamilton's Inclusive Fitness Maintains Heritable Altruism Polymorphism through $rb = c$. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **115**, 1860-1864. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710215115>
- [17] Krieger, M.J. and Ross, K.G. (2002) Identification of a Major Gene Regulating Complex Social Behavior. *Science*, **295**, 328-332. <https://doi.org/10.1126/science.1065247>
- [18] Aumer, D., Stolle, E., Allsopp, M., Mumoki, F., Pirk, C.W. and Moritz, R.F. (2019) A Single SNP Turns a Social Honey Bee (*Apis mellifera*) Worker into a Selfish Parasite. *Molecular Biology and Evolution*, **36**, 516-526. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy232>
- [19] Danchin, É. and Wagner, R.H. (2010) Inclusive Heritability: Combining Genetic and Non-Genetic Information to Study Animal Behavior and Culture. *Oikos*, **119**, 210-218. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17640.x>
- [20] Piersma, T. and Drent, J. (2003) Phenotypic Flexibility and the Evolution of Organismal Design. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 228-233. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00036-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00036-3)
- [21] West-Eberhard, M.J. (2003) Developmental Plasticity and Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- [22] Jablonka, E. and Lamb, M.J. (2005) Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life. MIT Press, Cambridge.

- [23] Russell, A.F., Langmore, N.E., Cockburn, A., Astheimer, L.B. and Kilner, R.M. (2007) Reduced Egg Investment Can Conceal Helper Effects in Cooperatively Breeding Birds. *Science*, **317**, 941-944. <https://doi.org/10.1126/science.1146037>
- [24] Taborsky, B., Skubic, E. and Brintjes, R. (2007) Mothers Adjust Egg Size to Helper Number in a Cooperatively Breeding Cichlid. *Behavioral Ecology*, **18**, 652-657. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm026>
- [25] Danchin, É., Charmantier, A., Champagne, F.A., Mesoudi, A., Pujol, B. and Blanchet, S. (2011) Beyond DNA: Integrating Inclusive Inheritance into an Extended Theory of Evolution. *Nature Reviews Genetics*, **12**, 475-486. <https://doi.org/10.1038/nrg3028>
- [26] Hatchwell, B.J., Ross, D.J., Fowlie, M.K. and McGowan, A. (2001) Kin Discrimination in Cooperatively Breeding Long-Tailed Tits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **268**, 885-890. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1598>
- [27] Bonduriansky, R. and Day, T. (2009) Nongenetic Inheritance and Its Evolutionary Implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 103-125. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173441>
- [28] Helanterä, H. and Uller, T. (2010) The Price Equation and Extended Inheritance. *Philosophy and Theory in Biology*, **2**, 1-17. <https://doi.org/10.3998/ptb.6959004.0002.001>
- [29] Haesler, M. and Seehausen, O. (2005) Inheritance of Female Mating Preference in a Sympatric Sibling Species Pair of Lake Victoria Cichlids: Implications for Speciation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 237-245. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2946>
- [30] Verzijden, M.N. and ten Cate, C. (2007) Early Learning Influences Species Assortative Mating Preferences in Lake Victoria Cichlid Fish. *Biology Letters*, **3**, 134-136. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0601>
- [31] Danchin, E., Pujol, B. and Wagner, R.H. (2013) The Double Pedigree: A Method for Studying Culturally and Genetically Inherited Behavior in Tandem. *PLoS ONE*, **8**, e61254. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061254>
- [32] Frère, C.H., Krützen, M., Mann, J., Connor, R.C., Bejder, L. and Sherwin, W.B. (2010) Social and Genetic Interactions Drive Fitness Variation in a Free-Living Dolphin Population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 19949-19954. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007997107>
- [33] Kasper, C., Kölliker, M., Postma, E. and Taborsky, B. (2017) Consistent Cooperation in a Cichlid Fish Is Caused by Maternal and Developmental Effects Rather than Heritable Genetic Variation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **284**, Article ID: 20170369. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0369>
- [34] Jandt, J.M., Thomson, J.L., Geffre, A.C. and Toth, A.L. (2015) Lab Rearing Environment Perturbs Social Traits: A Case Study with Polistes Wasps. *Behavioral Ecology*, **26**, 1274-1284. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv082>
- [35] Tennie, C., Jensen, K. and Call, J. (2016) The Nature of Prosociality in Chimpanzees. *Nature Communications*, **7**, 1-8. <https://doi.org/10.1038/ncomms13915>
- [36] Kasper, C., Vierbuchen, M., Ernst, U., Fischer, S., Radersma, R., Raulo, A., Taborsky, B., *et al.* (2017) Genetics and Developmental Biology of Cooperation. *Molecular Ecology*, **26**, 4364-4377. <https://doi.org/10.1111/mec.14208>