

Evolution and Genetic Model of Cooperative Breeding

Juanjuan Rao

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei
Email: 13277900484@163.com

Received: Apr. 20th, 2018; accepted: May 4th, 2018; published: May 11th, 2018

Abstract

Cooperative breeding has always been a hot topic in behavior ecology. Despite essential progress in cooperative breeding, we still lack detailed knowledge of its molecular mechanisms, genetic basis, evolutionary dynamics and ontogeny. In this paper, we summarize the concepts of genetic and non-genetic inheritance in cooperative breeding genetic model, as well as a genetic framework containing indirect genetic effects. In addition, we argue that non-genetic inheritance includes transgenerational epigenetic effects, parental effects, ecological and cultural inheritance, will provide a more detailed perspective of the evolutionary mechanism of cooperation.

Keywords

Cooperative Breeding, Evolution, Genetic Inheritance, Non-Genetic Inheritance

合作繁殖的进化与遗传模式

饶娟娟

武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉
Email: 13277900484@163.com

收稿日期: 2018年4月20日; 录用日期: 2018年5月4日; 发布日期: 2018年5月11日

摘要

合作繁殖一直是行为生态学的研究热点, 尽管合作繁殖的研究已经取得了重要进展, 但是我们仍然缺乏关于其分子机制、遗传基础、进化动力学和个体发生的详细知识。本文总结了关于合作繁殖遗传模式中基因和非基因遗传的概念, 以及一个包含间接遗传效应的遗传框架。此外, 我们认为非基因的遗传, 比如继代表观遗传效应、亲本效应、生态因素和文化遗传等, 会给我们透视合作繁殖的进化机制提供一个

更细腻视角。

关键词

合作繁殖, 进化, 基因遗传, 非基因遗传

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

合作繁殖(cooperative breeding)是指种群中性成熟的个体放弃自己的繁殖机会,帮助其他个体(尤其是亲属)繁殖的自然现象[1]。在真社会性昆虫、鸟类、哺乳动物、甚至是复杂的人类社会中,都有合作繁殖现象的存在。其中,合作繁殖现象在鸟类中最为广泛,约占鸟类物种总数的9% [1]。目前我们对合作繁殖现象的研究和认识都集中于鸟类中,对昆虫也有一定的了解。在鸟类合作繁殖系统中,性成熟的个体往往会放弃自身的繁殖机会,而去帮助繁殖者共同抚育幼鸟。这种利他行为引起了进化生态学家的广泛关注,经过一个世纪的资料累积,现已形成丰富的理论基础。

2. 合作繁殖的进化研究

合作繁殖的进化一直是进化生态学家的重大难题。迄今为止,尽管已经有了重大进展,它仍然是研究者面临的重要挑战。过去,大多数的研究都致力于合作繁殖的功能性意义,但是越来越多的科学家认为,为了更好地理解合作繁殖,应该使用一种更全面的结合功能和表型特征的方法[2] [3] [4]。这是因为,合作繁殖与生理、神经、分子和遗传等潜在机制有关[5]。因此,探索合作繁殖的潜在机制将有利于了解合作繁殖的进化模型[6] [7]。

在一个合作繁殖的系统中,帮助行为提高了帮助者的代价,导致帮助者的直接适合度下降而接受者的适合度增加[8]。例如,社会性昆虫中的不育个体会抚养“皇后”的后代。如果对所有参与的个体都产生了即时或延迟的适合度利益,合作繁殖就会进化。汉密尔顿法则对于这种高代价的利他行为是如何发展的提供了理解思路,汉密尔顿认为利他行为的进化符合广义适合度理论[9]。法则规定: $rb > c$ (r : 两个个体之间的亲缘度; b : 帮助行为接受者获得的利益; c : 帮助者付出的代价)。基于个体间的亲缘度,如果利益和代价符合汉密尔顿法则,那么合作就会发生。

尽管有了这富于启发的理论作为基础,依然没有明确的证据来确定物种间合作繁殖的进化动因。这是因为,亲属选择这一动因只是一个混合性的证据[10] [11],物种的代价和利益很难客观地评估和比较[12] [13]。探索合作繁殖背后的遗传、分子和生理机制,可以提高我们对合作繁殖进化的理解。例如,合作行为的遗传能够反映其进化潜力,即这些性状是如何应对自然选择的。进化论预测,如果合作行为像其他表型性状一样是适应性进化的产物,那么它应该有可遗传的基础[14] [15] [16],如西蓝鸫(*Sialia mexicana*)合作行为的遗传差异是可遗传的[17]。然而,个体的合作繁殖倾向也可能受到社会和非社会环境条件的额外影响,是为了在发育过程中保持可塑性,或在需要时对收支进行微调[18] [19] [20]。此外,通过社会交往和文化传播而实现的非基因遗传,可能会使合作繁殖进化的复杂程度更进一层[21]。因此,本文将从基因遗传和非基因遗传两个方面来探讨合作繁殖的潜在机制,以便更深入地理解合作繁殖的进化。

3. 基因遗传和间接遗传效应

对于合作行为来说,要想被选择,必须要在个体之间有所不同。这种行为的差异应该导致适合度的不同,并且可遗传[22]。数量遗传模型使得研究人员可以通过估计遗传变异相对于总表型变异的比例来衡量遗传变异影响表型变异的程度。结合这些估计以及对变异产生的适应性后果的估计,我们可以预测一个性状会如何对自然选择做出反应[23]。

直接遗传效应(Direct genetic effect, DGE)是指个体的基因型直接影响其表型,间接遗传效应(Indirect genetic effects, IGEs)是指个体基因型的表达影响其他个体表型的表达。个体所处的社会环境包含与其他个体的互动,那么个体的行为也与其他社会伙伴的行为和基因有关,也就是说合作繁殖在一定程度上受到了社会伙伴之间的互动和它们的基因的影响[24]。例如:帮助者会根据其他个体的贡献来调整自己的投入[25];有帮助者存在时,双亲会降低它们的照料水平[26]。

詹森·沃尔夫在他的演讲《亲属选择的社会影响》中概述了汉密尔顿法则的数量遗传模式,不仅研究对象的表型对适合度有影响,合作伙伴的基因型对适合度也有影响[27]。该模型认为,由合作伙伴间的表型相似性收益大于代价时,那么选择将有利于利他行为的发生。如果表型相似性仅仅是由遗传相关性产生的,那么它就相当于汉密尔顿中表示相关性的术语——亲缘度[28]。然而,基因上不相关的个体也可能表型相似——即使合作伙伴之间没有亲缘关系,互惠行为依然可以进化,因为合作双方都会立即或延迟得到适合度利益[8]。鸟类[10]、鱼[29]等合作繁殖的例子都证实了合作繁殖伙伴之间可能是没有亲缘关系的。因此,亲属选择可能并不是推动合作繁殖进化的主要力量[11],而间接遗传效应的影响则可以被着重研究。

4. 非基因遗传

与合作繁殖有关的非基因的遗传变异也可遗传,广义的遗传不仅包括基因的遗传,也包括非基因的遗传[30]。区分不同形式的遗传力是非常重要的,因为遗传力的传递形式决定了后代继承了谁的信息及其遗传信息的可靠性。如果非基因的遗传信息能从父母传递到下一代,那么它也能对合作繁殖行为的进化产生影响。非基因遗传的定义是除了祖先的DNA序列以外的其他能影响后代表型的遗传因子[31],包括继代表观遗传效应,双亲效应,生态和文化遗传等[21]。

狭义的表现遗传是指基因在表达时发生遗传变异而产生的表型变异而不是DNA序列本身的不同,这种变异可由基因结构的变化而产生。例如,组蛋白的修饰或DNA中胞嘧啶碱基的甲基化可以上调、下调或沉默基因表达[32][33]。这些表型变异可由一代遗传到下一代[21][34]。比如说,习惯于害怕某种刺激性气味的老鼠,会把对这种气味的恐惧传递给后代。对于表现遗传是如何影响合作繁殖行为的,则需要进一步的调查。

亲本效应是指父母不是通过基因遗传而对后代表型产生的影响,也是一种非基因的遗传机制[35]。亲本效应已被广泛认可,并且被认为是遗传力的另一来源,有助于增加父母与后代的相似性,具有重要的进化意义。当父母的遗传变异成为影响后代发育的环境因素的原因时,亲本效应是可以遗传的[21]。例如,帮助者的帮助倾向可能受到母亲对卵大小和成分的资源配置的影响[36][37][38]。然而,亲本效应也可能是不可遗传的,例如父亲照顾质量对后代表型产生的后续影响[39]。

个体可能通过“生态位构建”的过程来改变环境,他们所经历的选择压力有可能因此而改变[40]。这些改良的环境会通过生态因子传给后代,从而增加了遗传力的维度。例如,白蚁协同工作形成白蚁丘,改变了温度和湿度,这种行为可在世代间遗传[41]。在这个过程中,合作伙伴的基因型改变了环境,从而影响了个体适合度,这种环境的改变是可以遗传的。

合作繁殖行为也可以通过文化来遗传。文化遗传有几个特点:社会学习;代代相传或者年老的个体

传递给年幼的个体；年幼的个体总结这些知识并灵活运用[42]。例如，在合作繁殖的银喉长尾山雀 (*Aegithalos glaucogularis*) 中，帮助者会优先帮助有亲缘关系的繁殖者，亲属识别和帮助的意愿是通过早期发育过程中习得的发声的相似性来确定的[43]。如果鸟类仅仅通过发声就能识别它们以前从未见过的亲属，那么亲属识别取决于鸟类鸣叫文化的遗传差异。

所有非基因遗传机制的一个重要考虑因素是它们相对于基因遗传机制的重要性。非基因遗传的作用可能因性状和物种的不同而差异很大，它们对进化的速度和方向以及性状的维持有着显著的影响[44]。例如，非基因的遗传可以解释遗传力的缺失——在某些性状上没有遗传标记来解释父母和后代之间的相似性。非基因的遗传在新等位基因的传递、适应不良行为和重大的组织转变中也起到了重要的作用。未来与实证研究相结合的理论研究，应该有助于进一步阐明和量化合作繁殖行为的非基因遗传。

5. 展望

基于现有理论对合作繁殖进化的研究，我们意识到合作繁殖是一种非常复杂的现象。本文从基因和非基因遗传的角度上概述了合作行为进化的方向，但是控制合作繁殖行为的基因以及分子、神经、生理等各方面潜在机制还不可知，合作繁殖进化的演变过程还有待进一步的研究。

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] Bshary, R. and Rui, F.O. (2015) Cooperation in Animals: Toward a Game Theory within the Framework of Social Competence. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, **3**, 31-37. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.01.008>
- [3] Taborsky, M. and Taborsky, B. (2015) Evolution of Genetic and Physiological Mechanisms of Cooperative Behaviour. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, **6**, 132-138. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.11.001>
- [4] Weitekamp, C.A. and Hofmann, H.A. (2014) Evolutionary Themes in the Neurobiology of Social Cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, **28**, 22. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.06.005>
- [5] 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>
- [6] McNamara, J.M. and Houston, A.I. (2009) Integrating Function and Mechanism. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 670. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.011>
- [7] Soares, M.C., Bshary, R., Fusani, L., Goymann, W., Hau, M., Hirschenhauser, K., *et al.* (2010) Hormonal Mechanisms of Cooperative Behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **365**, 2737. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0151>
- [8] Lehmann, L. and Keller, L. (2006) The Evolution of Cooperation and Altruism—A General Framework and a Classification of Models. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 1365. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01119.x>
- [9] Hamilton, W. D. (1964) The Genetical Evolution of Social Behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 17-52. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)
- [10] Riehl, C. (2013) Evolutionary Routes to Non-Kin Cooperative Breeding in Birds. *Proceedings Biological Sciences*, **280**, 20132245. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2245>
- [11] Taborsky, M., Frommen, J.G. and Riehl, C. (2016) Correlated Pay-Offs Are Key to Cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **371**, 20150084. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0084>
- [12] Hatchwell, B.J. and Komdeur, J. (2000) Ecological Constraints, Life History Traits and the Evolution of Cooperative Breeding. *Animal Behaviour*, **59**, 1079-1086. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1394>
- [13] Sachs, J.L., Mueller, U.G., Wilcox, T.P. and Bull, J.J. (2004) The Evolution of Cooperation. *Science*, **79**, 135. <https://doi.org/10.1086/383541>
- [14] Hofmann, H.A., Beery, A.K., Blumstein, D.T., Couzin, I.D., Earley, R.L., *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>
- [15] Komdeur, J. (2006) Variation in Individual Investment Strategies among Social Animals. *Ethology*, **112**, 729-747. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01243.x>

- [16] Tinbergen, N. (1963) On Aims and Methods of Ethology. *Ethology*, **20**, 410-433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>
- [17] Charmantier, A., Keyser, A.J. and Promislow, D.E. (2007) First Evidence for Heritable Variation in Cooperative Breeding Behaviour. *Proceedings Biological Sciences*, **274**, 1757-1761. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0012>
- [18] Kasper, C., Klliker, 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. Biological Sciences*, **284**, Article ID: 20170369. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0369>
- [19] Koenig, W.D., Pitelka, F.A., Carmen, W.J., Mumme, R.L. and Stanback, M.T. (1992) The Evolution of Delayed Dispersal in Cooperative Breeders. *Quarterly Review of Biology*, **67**, 111. <https://doi.org/10.1086/417552>
- [20] Sanderson, J.L., Stott, I., Young, A.J., Vitikainen, E.I.K., Hodge, S.J. and Cant, M.A. (2015) The Origins of Consistent Individual Differences in Cooperation in Wild Banded Mongooses, *Mungos Mungo*. *Animal Behaviour*, **107**, 193-200. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.06.022>
- [21] Étienne, D., 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>
- [22] 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>
- [23] Lande, R. and Arnold, S.J. (1983) The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution*, **37**, 1210. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1983.tb00236.x>
- [24] Moore, A.J., Brodie, E.D. and Wolf, J.B. (1997) Interacting Phenotypes and the Evolutionary Process: I. Direct and Indirect Genetic Effects of Social Interactions. *Evolution*, **51**, 1352-1362. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01458.x>
- [25] Adams, M.J., Robinson, M.R., Mannarelli, M.E. and Hatchwell, B.J. (2015) Social Genetic and Social Environment Effects on Parental and Helper Care in a Cooperatively Breeding Bird. *Proceedings Biological Sciences*, **282**, 1-9.
- [26] Clutton-Brock, T.H. and Parker, G.A. (1995) Punishment in Animal Societies. *Nature*, **373**, 209-216. <https://doi.org/10.1038/373209a0>
- [27] McGlothlin, J.W., Wolf, J.B., Iii, E.D.B. and Moore, A.J. (2014) Quantitative Genetic Versions of Hamilton's Rule with Empirical Applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **369**, Article ID: 20130358. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0358>
- [28] Queller, D.C. (1992) A General Model for Kin Selection. *Evolution*, **46**, 376. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb02045.x>
- [29] Wong, M. and Balshine, S. (2011) The Evolution of Cooperative Breeding in the African Cichlid Fish, *Neolamprologus Pulcher*. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **86**, 511-530. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00158.x>
- [30] Danchin, E., Wajnberg, E. and Wagner, R.H. (2014) Avoiding Pitfalls in Estimating Heritability with the Common Options Approach. *Scientific Reports*, **4**, 3974.
- [31] Bonduriansky, R. and Day, T. (2009) Nongenetic Inheritance and Its Evolutionary Implications. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, **40**, 103-125. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173441>
- [32] Jenuwein, T. and Allis, C.D. (2001) Translating the Histone Code. *Science*, **293**, 1074. <https://doi.org/10.1126/science.1063127>
- [33] Suzuki, M.M. and Bird, A. (2008) DNA Methylation Landscapes: Provocative Insights from Epigenomics. *Nature Reviews Genetics*, **9**, 465. <https://doi.org/10.1038/nrg2341>
- [34] Jablonka, E. and Raz, G. (2009) Transgenerational Epigenetic Inheritance: Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution. *Quarterly Review of Biology*, **84**, 131-176. <https://doi.org/10.1086/598822>
- [35] Mousseau, T.A. and Fox, C.W. (1998) The Adaptive Significance of Maternal Effects. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 403-407. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01472-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01472-4)
- [36] Robinson, G.E., Fernald, R.D. and Clayton, D.F. (2008) Genes and Social Behavior. *Science*, **322**, 896-900. <https://doi.org/10.1126/science.1159277>
- [37] 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>
- [38] 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>

- [39] Goodson, J.L., Saldanha, C.J., Hahn, T.P. and Soma, K.K. (2005) Recent Advances in Behavioral Neuroendocrinology: Insights from Studies on Birds. *Hormones & Behavior*, **48**, 461-473. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2005.04.005>
- [40] Laland, K., Matthews, B. and Feldman, M.W. (2016) An Introduction to Niche Construction Theory. *Evolutionary Ecology*, **30**, 191-202. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9821-z>
- [41] Odling-Smee, F.J., Laland, K.N. and Feldman, M.W. (2003) Niche Construction: The Neglected Process in Evolution (mpb-37). *American Naturalist*, **147**, 641-648. <https://doi.org/10.1086/285870>
- [42] Danchin, É. and Wagner, R.H. (2010) Inclusive Heritability: Combining Genetic and Nongenetic Information to Study Animal Culture. *Oikos*, **119**, 210-218. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17640.x>
- [43] Hatchwell, B.J., Ross, D.J., Fowlie, M.K. and McGowan, A. (2001) Kin Discrimination in Cooperatively Breeding Long-Tailed Tits. *Proceedings Biological Sciences*, **268**, 885-890. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1598>
- [44] Kirkpatrick, M. and Lande, R. (1989) The Evolution of Maternal Characters. *Evolution*, **43**, 485. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1989.tb04247.x>

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