虎(*Panthera tigris altaica*)多雄交配与多重父权: 对猫科动物圈养种群遗传多样性保护的启示

刘丹^{①†}, 马跃^{②†}, 李慧一^②, 徐艳春^{②*}, 张妍^②, DAHMER Thomas^③, 白素英^②, 王剑^{①④}

① 黑龙江东北虎林园, 哈尔滨 150028;

② 国家林业局野生动植物检测中心, 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040;

③ Ecosystems Ltd., 香港;

④ 黑龙江省公安厅刑事技术总队, 哈尔滨 150008

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: xu_daniel@163.com

2012-11-23 收稿, 2012-12-05 接受

教育部新世纪人才计划(NCET-10-0280)和龙岩市科技开发项目(2011LY017)资助

摘要 虎(*Panthera tigris altaica*)在半散养条件下, 经常发生多只雄虎与同一只发情雌虎轮流交配的情况, 可能产生多重父权. 多重父权可以有效提高遗传多样性的保存能力. 本研究针对一个东北虎圈养种群采用的一雌一雄和一雌多雄交配体制, 通过微卫星分析了后代的父权和遗传多样性情况, 比较了两种交配体制之间的差异. 结果表明, 在两种交配体制中, 亲本群体之间和子代群体之间的等位基因数(A)、期望杂合度(H_e)、有效等位基因数(N_e)、标准个体杂合度(SH)等群体遗传学参数均没有显著差异($P>0.05$), 一雌多雄制在 66.7%的胎数中存在多重父权. 子代与亲代比较时, 两种交配体制的 A , H_e , N_e 也没有发生明显的下降($P>0.05$), 但一雌多雄体制的 SH 发生了明显的下降($P=0.029$). 然而, 采用有效标准个体杂合度(E_{SH})消除了各组双亲之间血缘关系的影响后, SH 未出现明显降低的趋势($P>0.05$). 上述结果表明, 在虎及其他猫科动物人工饲养种群中, 可以采用一雌多雄的交配体制, 提高多重父权比例, 从而提高遗传多样性的保存能力.

关键词

虎 *Panthera tigris altaica*
猫科动物
多雄交配
多重父权
个体杂合度

绝大多数猫科动物都被世界物种保护联盟(IUCN)列为易危(vulnerable)或濒危(endangered)(<http://www.iucnredlist.org>). 为了保护这些物种, 国际上建立了很多迁地保护(圈养)种群. 这些种群的目标是在 100 年内保存 90%的遗传多样性^[1]. 圈养种群通常规模有限, 容易产生强烈的遗传学波动, 包括出现近交衰退、遗传多样性的降低、有害突变的持续积累、对人工环境的遗传适应等. 所有的这些波动对物种的存活带来不利影响, 必须通过遗传管理加以遏制或改善^[2].

通常, 圈养种群都采用基于谱系的遗传管理. 比如, 在华南虎(*Panthera tigris amoyensis*)圈养种群中, 通过谱系及种群管理软件 SPARKS 及 PM2000 来预测每个配对方案可能的遗传产出, 包括近交系数、遗传多样性的变动幅度等. 根据最优配对方案, 把配对个体从不同的动物园迁移到同一个动物园来进行繁殖. 大多数猫科动物圈养种群中也同样采用这种管理方法. 但是, 操作起来经常面临很多困难, 如转移运输经常给动物带来严重的应激, 动物对新环境、新伙伴不适应等, 常常造成繁殖失败. 此外, 还有较突

引用格式: 刘丹, 马跃, 李慧一, 等. 虎(*Panthera tigris altaica*)多雄交配与多重父权: 对猫科动物圈养种群遗传多样性保护的启示. 科学通报, 2013, 58: 1539–1545

英文版见: Liu D, Ma Y, Li H Y, et al. Simultaneous polyandry and heteropaternality in tiger (*Panthera tigris altaica*): Implications for conservation of genetic diversity in captive populations of felids. Chin Sci Bull, 2013, 58: 2230–2236, doi: 10.1007/s11434-013-5722-5

出的配偶选择和遗传相容性的问题,也会严重影响繁殖的成功率^[3]. 较低的繁殖成功率进一步加大了遗传多样性的丢失速度. 所以,有必要研究更加可行的遗传管理策略,以便减少小种群遗传多样性丢失的风险.

猫科动物中除了非洲狮(*Panthera leo*)和猎豹(*Acinonyx jubatus*)以外,都是独行性动物. 但是,在圈养条件下又都可以建立社群生活. 野外的家猫(*Felis catus*)或城市流浪猫在独行性和社会性生活之间相互转换:当食物很分散或比较贫乏时,它们营独行性生活;而食物比较丰富时,就会转换成社群生活,并形成一定的社群结构,个体之间彼此熟悉,并表现出丰富的社群行为^[4]. 繁殖竞争是影响社群形成和稳定的重要因素,但是,雄性个体在竞争一个发情雌性个体时并不一定发生激烈的打斗,相反,经常采用轮流交配的方式(称之为轮替一雌多雄制, simultaneous polyandry). 这种行为使交配关系变得混乱,一只雌性与多只雄性轮替交配,而一只雄性也可以和多只雌性轮替交配^[4]. 雌性往往倾向于优先与血缘关系较远的雄性交配,而避免与血缘关系很近的雄性交配^[5]. 这种交配体制降低了竞争代价,每只雄性个体都可以获得繁殖机会,而且,经常在一胎中产生多重父权^[6].

在胎动物中,如果雌性在一个发情周期中排出多枚卵子,并与多个雄性轮替交配,就可能产生多重父权^[7-10]. 多个雄性个体的精子在雌性的输卵管中混合,并在受精过程中发生竞争,高质量的精子有较高的受精机会. 卵子也会选择血缘关系远,且在单倍型上与自己差异较大的精子^[3,11]. 因此,多重父权的后代比单一父权的后代具有更高的遗传多样性^[12-16]. 此外,雌性还可以在多雄交配中控制父权,提高后代的遗传相容性^[17,18],从而提高后代的适合度,降低繁殖失败的风险^[19]. 多雄交配还常常使雄性受到交配的迷惑,造成父权模糊,在一些物种中有效降低了雄性杀婴的风险^[20].

鉴于多雄交配的上述优点,猫科动物圈养种群就可以采取这一策略,将多个个体共同饲养在一起以便在繁殖时发生多雄交配,从而达到自然避免近交、保持杂合度和减少因遗传相容性低而造成的繁殖失败的目的.

野外的成年虎除了在交配季节两性能够短暂地生活在一起之外,其他时期都是营独行性生活^[21].

雄虎的领地不会重叠,但可与雌虎的领地重叠^[22]. 野生虎基本是一雄多雌的婚配制度,雄虎可以与领地内的多只雌虎交配^[22,23]. 但是,当食物非常丰富,或者虎的种群密度过大时,其领地也可以相互重叠^[24,25],这一行为在动物园中尤为常见,多只虎可以生活在一个区域内,只要食物充分供应,种群就可以保持稳定. 因此,虎可以作为理想的猫科动物模型来研究社群生活和多雄交配体制遗传效果.

推测如果雄虎淡化了领域性,也不通过冲突去独占发情雌虎,允许其他雄虎与发情雌虎交配,并且雌虎接受多只雄虎的交配,那么,就很可能在一胎内产生多重父权,进而可以降低从亲代到子代遗传多样性丧失的速度. 如果这一推测正确,那么就可以把这种体制引入到虎和其他猫科动物的遗传管理当中,提高遗传多样性的保存能力,避免操作上的风险和不便.

1 材料与方法

1.1 实验虎与多雄交配

本研究是在黑龙江东北虎林园中开展的,体重、年龄相近的多只虎饲养在一个较大的区域内,形成一个群体. 虎可以自由活动,食物供应充分. 每个群体中,雄虎的数量为5~11只,雌虎的数量为5~12只,性比(雄:雌)为1:0.8~1:1.5. 每个群体的成员都在一起生活5年以上,而且没有迁入和迁出.

雌虎的发情期持续4~6 d. 黑龙江东北虎林园采取两种配对体制,一种是单配制,即在谱系数据的基础上,选择雄虎和雌虎进行配对;另一种是一雌多雄制,即雌虎发情时不施加人工干预,当一只雌虎发情时,每只雄虎都可以自由地接近. 雄虎跟随雌虎游走5~10 min后,咬住其枕部皮肤,雌虎俯卧下来接受雄虎爬跨. 交配完成以后,雌虎仰卧数分钟后起来继续游走,其他雄虎接近并跟随,重复上述步骤. 在发情初期和末期,雌虎的交配次数仅有几次,但在发情的第3,4天,每天可交配56~62次,一个发情周期总共可交配100多次.

当雌虎发情时,雄虎不断地向周围物体上喷洒尿液以宣示领地和雌虎的占有权. 但其他雄虎对这种宣示不以为然,而是在前一只虎喷洒尿液的地方喷洒自己的尿液,最终任何一只虎都没有独占任何一个地方,而且也没有发生激烈的打斗.

1.2 微卫星的群体遗传学分析

借例行体检之机采集 130 只虎的静脉血, 用 0.5 mmol/L 的 EDTA 抗凝, 在 4℃ 下保存数小时后采用酚-氯仿法提取总 DNA. 从家猫 STR 12-plex (Meow-Plex)^[26]组合中选择 10 个微卫星位点, 分别是 F53, C08, B04, G11 new, FCA441, F124, C12, C09, F85 和 D06. 在 109 只个体组成的群体中测定每个位点的群体遗传学特征. 每个位点的引物序列和荧光标记见表 1.

PCR 反应采用 10 μL 体系, 包括 1×Easy Taq 缓冲液、1.5 mmol/L 的 MgCl₂(全式金生物技术有限公司, 北京)、250 mmol/L 的 4 种 dNTP(宝生物, 大连)、0.16 mg/mL 的 BSA(Sigma, 美国)、4 pmol/L 的上下游引物、0.5 U 的 easy TaqE DNA 聚合酶(全式金生物技术有限公司, 北京)和约 20 ng 的总 DNA. PCR 反应在 ABI9700 型扩增仪上进行, 反应程序为 94℃ 5 min; 94℃ 30 s, 59℃ 30 s, 72℃ 45 s, 30 个循环; 72℃ 10 min. PCR 反应产物在 ABI PRISM 3100 型遗传分析仪 (Applied Biosystems, Inc. Foster, CA, USA)上测定片段大小, 通过 GeneScan 3.7 和 GenoTyper 3.7 软件 (Applied Biosystems, Inc.)进行基因分型. 每个位点的等位基因根据文献[27]的方法进行确定. 所有的位点, 如果是纯合子, 且电泳信号不够好时均进行了重

复扩增, 以确保基因型的正确性.

群体遗传学参数每位点的等位基因数(A)、有效等位基因数(N_e)、观察杂合度(H_o)、期望杂合度(H_e)、多态信息含量(PIC)等用 POPGENE Version 1.32 软件进行统计^[28]. 每个位点的非父排除率(EP)和 10 个位点的累积非父排除率(CEP)根据文献[29]的方法计算. 无效等位基因采用 GENEPOP Version 3.3 软件的 Dempster's EM 方法检测^[30].

1.3 父权鉴定与子代杂合度检测

选择 7 个人工配对的单配制家庭和 15 个一雌多雄制家庭比较子代遗传多样性水平. 幼虎出生 3 个月 后采集幼虎、母亲及潜在父亲的静脉血. 单配家庭中有 22 个子代幼虎和 12 个父母, 一雌多雄制家庭有 39 只子代幼虎和 29 个父母(包括潜在父亲). 这 102 份样品包含在 1.2 中描述的 130 个样品中.

所有的样品均采用前述步骤进行微卫星的基因分型. 按照父-子-母进行基因型的比对来确定雄虎的父权, 如果基因型比对不排除父子关系时, 则通过计算雄虎的父权指数(paternity index, PI)及父子相对机会(relative chance of paternity, RCP)定量评估父权的可靠性, 这 2 个指标的计算基于 130 只虎的基因型数

表 1 本研究使用的微卫星引物序列及荧光标记方案

位点	引物序列(5'→3')	荧光标记
F53	F: CCTATGTTGGGAGTAGAGATCACCT R: GTGTCTTGAGTGGCTGTGGCATTTC	5'-6FAM
C08	F: GATCCATCAATAGGTAAATGGATAAAGAAGATG R: TGGCTGAGTAATATTCCTACTGTCTCTC	5'-6FAM
B04	F: TGAAGGCTAAGGCACGATAGATAGTC R: GTGTCTTCCACCCAGGTGTCCTGCTTC	5'-6FAM
G11new	F: ATCCATCTGTCCATCCATCTATT R: GGTCAGCATCTCCACTTGAGG	5'-6FAM
FCA441	F: GTGTCTTGATCGGTAGGTAGGTAGATATAG R: ATATGGCATAAGCCTTGAAGCAAA	5'-VIC
F124	F: TGTGCTGGGTATGAAGCCTACTG R: GTGTCTTCCATGCCATAAAGGCTCTGA	5'-VIC
C12	F: GAGGAGCTTACTTAAGAGCATGCGTTC R: GTGTCTTAAACCTATATTCGGATTGTGCCTGCT	5'-VIC
C09	F: AAATTTCAATGTCTTGACAACGCATAAG R: GTGTCTTCCAGGAACACCATGTTGGGCTA	5'-NED
F85	F: TAAATCTGGTCCTCACGTTTTTC R: GCCTGAAAATGTATCCATCACTTCAGAT	5'-NED
D06	F: CCAAGGAGCTCTGTGATGCAAA R: GTTCCACAGGTAAACATCAACCAA	5'-NED

据,采用文献[31]中的简化方法.

1.4 两种交配体制对遗传多样性保存的效果

首先计算每只子代个体的标准个体杂合度(standardized individual heterozygosity, SH),即该个体杂合位点的比例与所有位点期望杂合度的平均值的比值^[32].通过独立样本 t 检验来比较两种交配体制下后代个体 SH 的差异,显著水平 $\alpha=0.05$.通过 ML-RELATE 软件计算每对双亲之间的亲缘系数 r ^[33],为了消除双亲之间亲缘关系对子代 SH 比较结果的影响,引入有效标准个体杂合度(effective standardized individual heterozygosity, E_{SH}),即子代 E_{SH} 为双亲标准杂合度中无血缘关系部分的平均值,可用下式表示

$$E_{SH} = \frac{1}{2}(SH_{sire} + SH_{dam})(1-r),$$

其中, SH_{sire} 为父亲的 SH , SH_{dam} 为母亲的 SH , r 为双亲的亲缘系数.

通过 STATISTICA 9 (StatSoft)中独立样本 t 检验比较双亲群体的 SH , 子代群体的 SH 及亲代与子代群体的 SH , 用同样的方法也比较了两种交配体制下子代群体的 E_{SH} , 差异显著性水平设为 0.05.

2 结果

2.1 微卫星的群体遗传学特征

10 个微卫星位点在 130 只个体中均得到可靠的分型. GENEPOP 分析中无效等位基因在 C08 和 G11new 两个位点发生的概率分别为 0.8593 和 0.4689, 在其他位点的概率为 0~0.0618. 因此, 在后面的分析中去掉了 C08 和 G11new, 其余 8 个位点的群体遗传学特征见表 2. 各位点的等位基因数(A)为 4~10 个, 平均

7.13 个; 有效等位基因数(N_e)为 1.834~7.131 个, 平均 4.422 个; 观察杂合度(H_o)为 0.539~0.969, 平均 0.803; 期望杂合度(H_e)在 B04 位点最低, 为 0.457, 在 C09 位点最高, 为 0.863, 平均 0.730; 多态信息含量(PIC)为 0.368~0.844, 平均 0.685; 随机个体的非父排除率(EP)为 0.216~0.731, 平均 0.537, 8 个位点累积非父排除率(CEP)为 0.9953.

2.2 父权鉴定

在父-子-母的基因型比较中, 如果雄虎的基因型在所有位点均与子-母按照亲子关系匹配, 则可认定其父权, 反之, 只要有 1 个位点上不符合亲子关系, 就排除其父权. 本研究中排除父权的位点数为 2~6 个(基因型数据未给出). RCP 值在每对认定的父权中为 0.9403775~0.9999883, 平均 0.9933478. 在 15 个一雌多雄制家庭中, 有 5 胎(33.3%)为单一父权, 其余 10 胎(66.7%)出现多重父权, 同胎幼虎有 2~3 个生物学父亲.

2.3 等位基因数与杂合度的变化

表 3 表明在一雌多雄制家庭中, 每个位点亲代群体的 A 为 3~10 个, 平均 6.25 个, 子代群体 A 为 2~9 个, 平均 5.75 个, 从亲代到子代平均每个位点丢失 0.08 个等位基因. 亲代群体的 N_e 为 2.097~7.250 个, 平均 4.282 个, 子代群体 N_e 为 1.938~7.493 个, 平均 4.180 个, 从亲代到子代平均每位点丢失 0.02 个有效等位基因. 亲代群体的 H_e 为 0.532~0.877, 平均 0.738, 而子代群体的 H_e 为 0.490~0.878, 平均 0.720, 从亲代 N_e 到子代下降 0~0.08, 平均 0.02. 但是亲代和子代之间的 A , N_e 和 H_e 差异均不显著($|t_A|=0.416$, $d.f.=14$, $P=0.684$; $|t_{N_e}|=0.108$, $d.f.=14$, $P=0.915$; $|t_{H_e}|=0.280$,

表 2 东北虎种群 10 个微卫星的群体遗传学特征($n=130$)

位点	等位基因及其频率										H_o	H_e	A	N_e	PIC	EP
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J						
F53	0.023	0.100	0.173	0.289	0.112	0.300	0.004				0.862	0.777	7	4.422	0.739	0.584
B04	0.004	0.669	0.312	0.015							0.539	0.457	4	1.834	0.368	0.216
FCA441	0.119	0.039	0.358	0.212	0.192	0.081					0.792	0.771	6	4.312	0.734	0.579
F124	0.039	0.019	0.035	0.419	0.331	0.115	0.035	0.008			0.800	0.700	8	3.303	0.649	0.481
C12	0.073	0.127	0.119	0.231	0.054	0.046	0.073	0.008	0.189	0.081	0.915	0.862	10	7.073	0.843	0.730
C09	0.035	0.042	0.162	0.158	0.104	0.058	0.115	0.219	0.104	0.004	0.969	0.863	10	7.131	0.844	0.731
F85	0.092	0.104	0.108	0.200	0.358	0.123	0.008	0.008			0.823	0.789	8	4.670	0.759	0.612
D06	0.350	0.481	0.162	0.008							0.723	0.623	4	2.633	0.545	0.367
均值											0.803	0.730	7.13	4.422	0.685	0.537

$d.f.=14, P=0.784$).

单配制家庭中, 每个位点亲代群体的 A 为 3~8 个, 平均 5.50 个, 子代群体的 A 为 3~8 个, 平均 5.38 个, 从亲代到子代平均每位点丢失 0.02 个等位基因. 亲代群体的 N_e 为 1.767~6.261 个, 平均 3.957 个, 子代群体的 N_e 为 1.501~6.676 个, 平均 3.758 个, 从亲代到子代平均每位点丢失 0.05 个有效等位基因. 亲代群体的 H_e 为 0.453~0.877, 平均 0.737, 而子代群体的 H_e 为 0.341~0.870, 平均 0.695, 从亲代到子代下降 0~0.25, 平均 0.06 (表 3). 但是亲代和子代之间的 A , N_e 和 H_e 差异均不显著 ($|t_A|=0.144, d.f.=14, P=0.887$; $|t_{N_e}|=0.253, d.f.=14, P=0.804$; $|t_{H_e}|=0.551, d.f.=14, P=0.590$).

两种交配体制下的亲代群体之间的 A , N_e 和 H_e 均没有显著差异 ($|t_A|=0.727, d.f.=14, P=0.479$; $|t_{N_e}|=0.389, d.f.=14, P=0.703$; $|t_{H_e}|=0.019, d.f.=14, P=0.985$). 2 个子代群体之间这 3 个指标也没有显著差异 ($|t_A|=0.353, d.f.=14, P=0.730$; $|t_{N_e}|=0.469, d.f.=14, P=0.647$; $|t_{H_e}|=0.341, d.f.=14, P=0.739$). 同样, 从亲代到子代, 3 个参数下降的量在两种交配体制之间亦无显著差异 ($|t_A|=1.793, d.f.=14, P=0.095$; $|t_{N_e}|=1.238, d.f.=14, P=0.236$; $|t_{H_e}|=0.720, d.f.=14, P=0.483$).

2.4 个体杂合度的变化

在一雌多雄制交配家庭中, 亲代群体的个体 SH 为 0.846~1.354, 平均 1.173, 子代群体的个体 SH 为

0.5205~1.3881, 平均 1.081; 在单配制家庭中, 亲代群体的个体 SH 为 0.679~1.357, 平均 1.131, 子代群体的个体 SH 为 0.540~1.439, 平均 1.104. 独立样本 t 检验表明, 两种交配体制的亲代群体之间的 SH 没有显著差异 ($|t_{SH}|=0.735, d.f.=39, P=0.467$), 子代群体之间的 SH 亦无显著差异 ($|t_{SH}|=0.410, d.f.=59, P=0.683$). 在一雌多雄制家庭中, 子代群体的 SH 较亲代群体有显著的下降 ($|t_{SH}|=2.239, d.f.=66, P=0.029$), 但单配制家庭中子代群体的 SH 较亲代群体下降不显著 ($|t_{SH}|=0.319, d.f.=32, P=0.752$).

ML-RELATE 软件计算的双亲亲缘系数 r , 在一雌多雄制家庭中, 41.67% 的双亲之间的 r 值大于 0, 最大值为 0.612, 平均 0.101. 在单配制家庭中, 28.57% 的双亲之间的 r 值大于 0, 而且最大值为 0.247, 平均 0.039, 明显小于一雌多雄制家庭. 为了消除双亲的血缘关系对分析遗传多样性变动的影响, 引入了有效标准个体杂合度 (E_{SH}). 结果显示, 一雌多雄制子代的 E_{SH} 为 0.427~1.270, 平均 1.041, 单配制家庭子代的 E_{SH} 为 0.8307~1.272, 平均 1.072, 二者之间基本相同 ($|t_{E_{SH}}|=0.335, d.f.=27, P=0.740$).

3 讨论

动物园的经验表明, 只要食物充分、空间有限, 虎可以从独行性转变为社群性. 繁殖竞争中也从雄

表 3 一雌多雄制和单配制亲代与子代群体遗传多样性变化情况

位点	亲代 A	子代 A	A 的变化量	亲代 N_e	子代 N_e	N_e 的变化量	亲代 H_e	子代 H_e	H_e 的变化量
一雌多雄制 ($n=15$)									
F53	6	6	0.00	4.163	4.003	-0.04	0.773	0.760	-0.02
B04	3	2	-0.33	2.097	1.938	-0.08	0.532	0.490	-0.08
FCA441	6	5	-0.17	4.143	4.133	0.00	0.772	0.768	-0.01
F124	5	5	0.00	3.009	2.773	-0.08	0.679	0.648	-0.05
C12	10	9	-0.10	7.250	7.493	0.03	0.877	0.878	0.00
C09	8	8	0.00	6.596	6.472	-0.02	0.863	0.857	-0.01
F85	8	8	0.00	4.426	4.237	-0.04	0.788	0.774	-0.02
D06	4	3	-0.25	2.572	2.390	-0.07	0.622	0.589	-0.05
均值	6.25	5.75	-0.08	4.282	4.180	-0.02	0.738	0.720	-0.02
单配制 ($n=7$)									
F53	5	5	0.00	3.646	3.482	-0.04	0.757	0.729	-0.04
B04	3	3	0.00	1.767	1.501	-0.15	0.453	0.341	-0.25
FCA441	6	6	0.00	3.165	2.696	-0.15	0.714	0.644	-0.10
F124	6	6	0.00	4.114	3.409	-0.17	0.790	0.723	-0.08
C12	7	6	-0.14	5.143	5.068	-0.01	0.841	0.821	-0.02
C09	8	8	0.00	6.261	6.676	0.07	0.877	0.870	-0.01
F85	6	6	0.00	5.053	4.654	-0.08	0.837	0.803	-0.04
D06	3	3	0.00	2.504	2.581	0.03	0.627	0.627	0.00
均值	5.50	5.38	-0.02	3.957	3.758	-0.05	0.737	0.695	-0.06

虎独占雌虎转变为共同占有雌虎, 轮替交配. 这种转变有 2 种结果: (1) 把遗传物质传递给后代的机会扩大到所有的雄虎, 有利于遗传多样性的保存; (2) 一雌多雄制大大降低了对雄虎遗传质量的选择, 可能带来后代遗传质量的衰退. 只要虎自己能够克服这一缺点, 社群生活和轮替一雌多雄制的繁殖体制才有可能成为一种比较好的遗传管理策略.

轮替一雌多雄制并不意味着雌虎对雄虎失去了选择性. 相反, 绝大多数交配都发生在血缘关系较远的个体之间. 据动物园管理人员的不完全统计, 只有 5.8%~16.5% 的交配发生在亲兄妹之间. 这种配偶选择也见于野外的家猫^[5]和猎豹^[34], 雌性总是倾向于与血缘关系较远的个体交配. 与野外的家猫不同的是, 本研究观察的雄虎也有自动避免近亲交配的倾向, 这说明虎能够自然避免近亲交配.

个体杂合度越高, 有害等位基因的效应越难以发挥, 有益基因的产物越易于发挥效应^[35]. 一个典型的例子就是斯堪的纳维亚的一个狼(*Canis lupus*)的近交种群, 无论在哪个近交水平上看, 都是杂合子的繁殖力高. 即使近交水平不断上升, 这种自然选择仍会大大减缓杂合度降低的速度^[36]. 在本研究中, 轮替一雌多雄制交配出现了多重父权, 这使得所有的雄虎都有机会把基因遗传给后代, 同时影响了后代的杂合度.

微卫星检测表明, 在两种交配体制下, 2 个亲代群体之间的个体标准杂合度 SH 没有显著差异 ($|t_{SH}|=0.735$, $d.f.=39$, $P=0.467$). 但是, 一雌多雄制家庭的双亲之间有着更近的血缘关系, 因而遗传多样性更容易丢失, 后代的个体标准杂合度 SH 也应该更低. 但是, 两种交配体制相比, 从亲代群体到子代群体, A , N_e 和 H_e 等参数的变化并不明显, 甚至一雌多雄制 N_e 和 H_e 的下降率较之单配家庭还有所放缓. 这表明, 一雌多雄制能够较好地减缓遗传多样性的丢失.

从个体标准杂合度 SH 的比较来看, 一雌多雄制家庭从亲代群体到子代群体, SH 显著降低 ($P=0.029$), 而在单配制家庭中, 这种下降不明显 ($P=0.752$). 但是, 采用有效标准杂合度 (E_{SH}) 来消除双亲之间亲缘系数的影响后, 一雌多雄制家庭中杂合度下降的趋势就不再明显了, 2 个子代群体的 E_{SH} 也没有区别 ($P=0.740$). 这表明, 一雌多雄制能够有效减少后代杂合度降低的速度. 在其他一雌多雄制物种中甚至观察到后代杂合度提高的现象^[16], 但本研究中并没有观察到子代比亲代的 SH 有所提高, 这可能还与亲代和子代群体样本量较小有关. 可以预期, 如果将来继续增加亲代和子代样本量, 应能进一步确认虎的轮替一雌多雄制对保持子代杂合度的重要作用.

综上所述, 本研究揭示了东北虎圈养种群通过一雌多雄制产生多重父权, 有效地保持了杂合度. 这说明, 在同一个区域内放置多只雄虎和雌虎, 无需通过人为控制, 会自然发生一雌多雄的繁殖体制, 产生多重父权, 其他猫科动物可能也有相似的效果. 本研究中的东北虎种群多重父权的胎数比例约为 67%, 而猎豹和野外的家猫分别为 43% 和 80%^[6,34]. 多重父权的比例受到很多因素影响, 如雄性对雌性的独占能力^[37]、种群结构^[6]、配偶选择^[38]、雌雄个体之间的血缘关系^[5]等. 但在种群的管理上调整这些因素并不困难, 可以有目的地提高多重父权的比例.

华南虎(*Panthera tigris amoyensis*)是最为濒危的虎亚种, 只在中国的动物园中保存了 108 个个体. 长期以来, 这一种群一直采用基于谱系的单配制管理. 研究表明, 所有的个体都有血缘关系, 遗传多样性下降速度较快, 同时伴随着明显的近交衰退, 如成年虎繁殖率和幼虎存活率持续低靡^[39]. 本研究预示着华南虎的管理可以采用将分散在各地的成年虎集中到一个或几个动物园中的措施, 效仿黑龙江东北虎林园的做法采用一雌多雄制, 以提高遗传多样性的保存效果.

参考文献

- 1 Wilcken J, Lees C. Managing Zoo Populations: Compiling and Analysing Studbook Data. Mosman, N.S.W.: Australasian Regional Association of Zoological Parks and Aquaria, 1998
- 2 Frankham R, Ballou J D, Briscoe D A. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 336-359
- 3 Tregenza T, Wedell N. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review. *Mol Ecol*, 2000, 9: 1013-1027
- 4 Crowell-Davis S L, Curtis T M, Knowles R J. Social organization in the cat: A modern understanding. *J Feline Med Surg*, 2004, 6: 19-28
- 5 Ishida Y, Yahara T, Kasuya E, et al. Female control of paternity during copulation: Inbreeding avoidance in feral cats. *Behaviour*, 2001, 138: 235-250

- 6 Say L, Pontier D, Natoli E. High variation in multiple paternity of domestic cats (*Felis catus* L.) in relation to environmental conditions. *Proc Royal Soc B*, 1999, 266: 2071–2074
- 7 James W H. The incidence of superfecundation and of double paternity in the general population. *Acta Genet Med Gemallol (Roma)*, 1993, 42: 257–262
- 8 Bercovitch F B, Widdig A, Berard J D, et al. Multiple sirehood in free-ranging twin rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Am J Primatol*, 2002, 57: 31–34
- 9 Radespiel U, dal Secco V, Drögemüller C, et al. Sexual selection, multiple mating and paternity in grey mouse lemurs, *Microcebus murinus*. *Anim Behav*, 2002, 63: 259–268
- 10 Ely J J, Frels W I, Howell S, et al. Twinning and heteropaternality in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Phys Anthropol*, 2006, 130: 96–102
- 11 Tregenza T, Wedell N. Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature*, 2002, 415: 71–73
- 12 Hanken J, Sherman P W. Multiple paternity in Belding's ground squirrel litters. *Science*, 1981, 212: 351–353
- 13 Murie J O. Mating behavior of Columbian ground squirrels: I. Multiple mating by females and multiple paternity. *Can J Zool*, 1996, 73: 1819–1826
- 14 Sillero-Zubiri C, Gottelli D, Macdonald D W. Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Behav Ecol Sociobiol*, 1996, 38: 331–340
- 15 Cordero P J. Extra-pair paternity in birds: 'Good-genes' and something else. *Trends Ecol Evol*, 1998, 13: 280
- 16 Foerster K, Delhey K, Johnsen A, et al. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, 2003, 425: 714–717
- 17 Jennions M D, Petrie M. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol Rev Camb Phil Soc*, 2000, 75: 21–64
- 18 Yasui Y. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecol Res*, 2001, 16: 605–616
- 19 Stockley P. Female multiple mating behaviour, early reproductive failure and litter size variation in mammals. *Proc Royal Soc B*, 2003, 270: 271–278
- 20 Wolff J O, Macdonald D W. Promiscuous females protect their offspring. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19: 127–134
- 21 Mazák V. *Panthera tigris*. *Mammal Sp*, 1981, 152: 1–8
- 22 Smith J L D, McDougal C W, Sunquist M E. Female land tenure system in tigers. In: Tilson R L, Seal U S, eds. *Tigers of the World: The Biology, Biopolitics, Management and Conservation of an Endangered Species*. New Jersey: Noyes Publications, 1987. 97–109
- 23 Panwar H S. Project tiger: The reserves, the tigers, and their future. In: Tilson R L, Seal U S, eds. *Tigers of the World: The Biology, Biopolitics, Management and Conservation of an Endangered Species*. New Jersey: Noyes Publications, 1987. 110–117
- 24 Schaller G B. *The Deer and the Tiger: A Study of Wildlife in India*. Chicago: University of Chicago Press, 1967
- 25 Bragin A P. Territorial behavior and possible mechanisms of regulation of the population density in the Amur tiger (*Panther tigris altaica*). *Zool Zh*, 1986, 65: 272–282
- 26 Butler J M, David V A, O'Brien S J, et al. The MeowPlex: A new DNA test using tetranucleotide STR markers for the domestic cat. *Profil DNA*, 2002, 5: 7–10
- 27 David V A, Menotti-Raymond M. *Automated DNA Detection with Fluorescent-Based Technologies*. Oxford: IRL Press, 1998
- 28 Yeh F C, Yang R C, Boyle T B J, et al. POPGENE: The user-friendly shareware for population genetic analysis. Version 1.32. Edmonton: Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta. 2001
- 29 DeNise S, Johnston E, Halverson J, et al. Power of exclusion for parentage verification and probability of match for identity in American kennel club breeds using 17 canine microsatellite markers. *Anim Genet*, 2003, 35: 14–17
- 30 Rousset F. GENETPOP'007: A complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol Ecol Resour*, 2008, 8: 103–106
- 31 Jamieson A. The effectiveness of using codominant polymorphic allelic series for (1) checking pedigrees and (2) distinguishing fullsib pair members. *Anim Genet*, 1994, 25: 37–44
- 32 Coltman D W, Pilkington J G, Smith J A, et al. Parasite-mediated selection against inbred soay sheep in a free-living, island population. *Evolution*, 1999, 53: 1259–1267
- 33 Kalinowski S T, Wagner A P, Taper M A L. ML-RELATE: A computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Mol Ecol Notes*, 2006, 6: 576–579
- 34 Gottelli D, Wang J L, Bashir S, et al. Genetic analysis reveals promiscuity among female cheetahs. *Proc Royal Soc B*, 2007, 274: 1993–2001
- 35 Brown J L. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behav Ecol*, 1997, 8: 60–65
- 36 Bensch S, Andrén H, Hansson B, et al. Selection for heterozygosity gives hope to a wild population of inbred wolves. *PLoS One*, 2006, 1: e72
- 37 Clutton-Brock T H. *Mammalian mating systems*. *Proc Royal Soc B*, 1989, 236: 339–372
- 38 Birkhead T. *Promiscuity*. Cambridge: Harvard University Press, 2000
- 39 Xu Y C, Fang S G, Li Z K. Sustainability of the South China tiger: Implications of inbreeding depression and introgression. *Conserv Genet*, 2007, 8: 1199–1207