

生命百态

Amazing lives

野生鸟类的频率依赖性选择 丰富了**蝾螈**的多态性

种群在进化过程中保持遗传变异这一现象，一直是困扰进化论学者的一个经典悖论。因为，按照自然选择（natural selection）和遗传漂变（genetic drift）的观点，最终都是希望将遗传变异从种群中清除。如果某种遗传变异（表型）具有优势效应，比如可以帮助物种更好地隐蔽，那么它就有可能取代其它表型而成为该物种中的优势表型。同样，随机遗传漂变（random genetic drift）作用在基因遗传率（fitness）相同的前提下，最终也会将某个优势表型固定下来，淘汰其它的表型。要在某个物种中保持一个稳定的多态性现象，物种就必须经常（周期性）发生基因突变，即在种群中的分散选择（dispersal selection）和趋异选择（divergent selection）作用之间达到一种平衡，或者在种群内的各个多样性之间达到一种平衡的自然选择状态。举个例子来说，如果食肉动物在捕食过程中，总是更容易捕捉到某一种猎物，而不是同时捕食两种或更多的猎物，那么，这些食肉动物就会形成一种以最容易获得的猎物为食的捕食模式。如果这些食肉动物捕食所有猎物的能力都一样，那么就会对被捕食的猎物种群造成频率依赖性选择效应（frequency-dependent selection）。目前，我们对这种频率依赖性选择假说所进行的实验验证还很少，且捕食者的捕食行为模式与猎物的遗传变异保持之间的关系还很难确定。本文将要介绍的是，使用固定地域实验方法（manipulative field experiment），研究鸟类捕食者的捕食行为是否能够通过频率依赖性选择效应对陆栖蝾螈（terrestrial salamanders）产生影响。

在自然界中有多种小型的、栖息于林地的蝾螈，他们背部条纹的颜色、形状等都各不相同（图1），为什么会出现这种多态性我们至今还不得而知。这种多态性无论从系统发生学（phylogenetically）的角度还是从地理学（geographically）的角度来说都是非常常见的一种现象。在北美洲的很多种蝾螈种群中都能发



图 1 撒拉门德无肺螈 (plethodontid salamanders) 种群多态性。图中每一对撒拉门德无肺螈都是同一时间从同一地点捕获的。a 南部红背螈 (Southern Red-backed Salamanders, *Plethodon serratus*) 取自美国田纳西州大烟山国家公园 (Great Smoky Mountains National Park)。b 南部锯齿形螈 (Southern Zigzag Salamanders, *P. ventralis*) 取自美国田纳西州诺克斯维尔市 (Knoxville Tennessee, USA)。c 加利福尼亚细长螈 (California Slender Salamanders, *Batrachoseps attenuatus*)，取自美国加利福尼亚纳帕县 (Napa County California, USA)。

现这种多态性现象，除了北美洲太平洋沿岸的肺螈属无肺螈 (*Plethodon*) 和亚洲的韩国裂缝螈 (*Karsenia*)。因此，这种体表图案的多态性绝不仅仅只代表处于不同进化过程中的螈。东部红背螈 (*Plethodon cinereus*) 背部是否有红色条纹与其性别无关，只表示它们个体之间基因水平的差异。

这些貌似不同的各种螈都有一个共同点，那就是个体体积小，身体细长，种群数量多。这些螈往往在温带森林 (temperate forests) 中会构成动物生物量 (animal biomass) 中的绝大部分，被在地面觅食的鸟类和其它捕食者捕食。对东部红背螈 (*Plethodon cinereus*) 种群多态性的研究表明它们在行为学、生理学以及地理分布丰度等方面都有差异。不过这些多态性中没有一条能直接说明为什么在螈种群中会有如此高的多态性程度，也没有证据表明在其它多态性物种中具有类似的表型相关性。实际上，在南部锯齿形螈种群中，位于海拔越高的地方，出现条纹形态的频率越低；而在东部红背螈种群中，位于海拔越高的地方出现条纹形态的频率越高。因此，物种外表上的表型和生理上并不总是保持一致的，这也说明螈背部条纹和它们的代谢或温度适应性 (螈都喜欢在阴凉的地方活动) 无关。

为了阐明这个问题，我们基于自然选择在其中直接发挥了作用这样一个假设进行了研究。螈背部彩色条纹最有可能起到的作用就是帮助螈隐蔽 (图1)，虽然这只是我们的一个假设。当然，也有人认为东部红背螈背部的红色是一种警戒色。不过Brodie和Brodie发现野生鸟类更喜欢捕食东部红背螈，而且发现和苍白脊口螈 (*D. ochrophaeus*) 的被捕食率是相当的，但后者是一种喜欢呆在阴暗处活动，非常隐蔽的螈。还有一种通体红色的东部红背螈，外表与有毒的红色斑点绿红东美螈 (*Notophthalmus viridescens*) 非常类似，不过我们研究的重点是放在更常见的有条纹还是无条纹这一多态性现象上。如果不同的体表颜色能和相应的栖息地相互匹配的话，那么隐蔽性 (cryptic) 物种种群可能是通过物种迁徙选择平衡 (migration-selection balance) 来保持其物种多态性，或者是通过捕食者的频率依赖选择行为对不同的体表颜色表型进行选择。

对隐蔽物种 (cryptic prey) 的频率依赖性捕食行为 (frequency-dependent foraging) 研究得还非常少，其中开展得最好的研究就是对自由放养的 (free-ranging) 鸟类

给以彩色食物喂养和让受过训练的冠蓝鸦 (Blue Jay, *Cyanocitta cristata*) 挑选出代表不同月份的图片。这些研究表明, 鸟类具有频率依赖选择效应, 比如冠蓝鸦就能学会选择数量丰富的猎物, 而且他们还会根据猎物数量的多少及时作出相应的调整。自然放养的野生鸟类对猎物的骤变选择 (Apostatic selection) 会造成猎物颜色上的差异、是否会出现条纹的差异以及与蜗牛壳有关的染色体带型 (banding pattern) 的差异。不过在其他研究中发现, 从负向频率相关选择模式 (negative frequency-dependence) 向正向频率相关选择模式 (positive frequency-dependence) 发生转变的过程中, 如果人工喂养物的量增多, 那么罕见表型出现的频率就会减少, 而且这是与食物的数量多少相关的。最近对特立尼达孔雀鱼 (Trinidadian guppies) 展开的一项研究表明, 彩色雄性鱼群中发生频率相关存活的现象对于保持彩色雄性鱼群的多态性非常重要。不过我们还不清楚这种现象是否对捕食者的捕食模式会造成重要影响, 也不清楚是否有其它因素会影响到鱼群的性别多态性性状。因此, 频率相关性捕食行为是否能解释物种多态性问题还需要进一步仔细验证。在此, 我们只能说鸟类捕食者对于蝾螈来说起到了一个频率相关性的选择作用。

为了验证鸟类捕食者的这种频率相关性选择效应, 我们使用了能模拟这种多态性的标准化的撒拉门德无肺蝾螈 (*Plethodon salamanders*) 模型 (图2)。我们将半个花生作为食物奖励粘在每一条蝾螈的底部, 然后把这些蝾螈放养到美国田纳西州诺克斯县 (Knox county, Tennessee) 一处林地边约 10×10 m 的场地中, 我们人为控制了有条纹蝾螈和无条纹蝾螈的相对比例, 每天都会通过数一数还粘在蝾螈身上的花生的数量来判断有多少蝾螈还活着未被捕食。

我们对至少5只冠蓝鸦 (Blue Jay, *Cyanocitta cristata*) 以及其它捕食者例如北部红雀 (Northern Cardinals, *Cardinalis cardinalis*)、美洲乌鸦 (American Crows, *Corvus brachyrhynchos*)、美洲画眉 (American Robins, *Turdus migratorius*) 以及东部红眼雀 (Eastern Towhees, *Pipilo erythrophthalmus*) 等鸟类进行了观察。不过只有冠蓝鸦会从蝾螈身上取食花生。

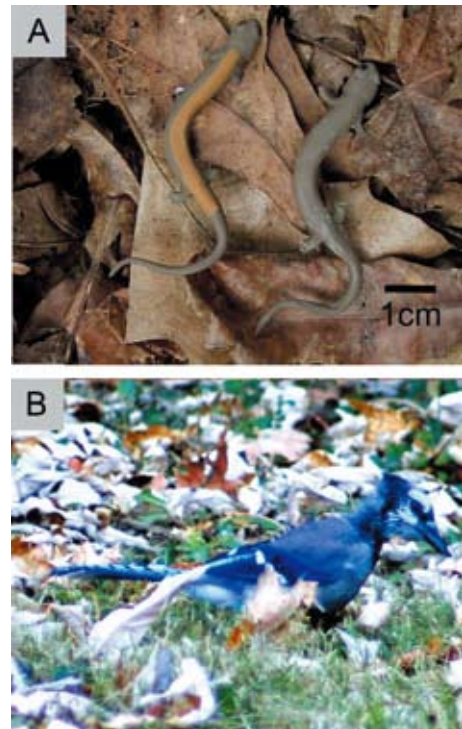


图2 实验材料 (A) 用于模拟种群多态性的蝾螈动物模型; (B) 捕食者冠蓝鸦 (Blue Jay, *Cyanocitta cristata*)

表1 蝾螈动物模型存活率t

日期	有条纹蝾螈	无条纹蝾螈
7月 6日	1/5	17/45
7月 7日	4/5	21/45
7月 8日	4/5	20/45
7月 9日	4/5	30/45
7月10日	5/5	35/45
7月11日	4/5	24/45
7月12日	19/25	9/25
7月13日	35/45	3/5
7月14日	25/45	3/5
7月15日	16/45	3/5
7月16日	26/45	4/5
7月17日	26/45	4/5
7月18日	25/45	4/5
7月19日	6/25	14/25

表中数据表示每一天投放蝾螈中有多少存活下来，如1/5表示投放5条蝾螈，有1条存活。

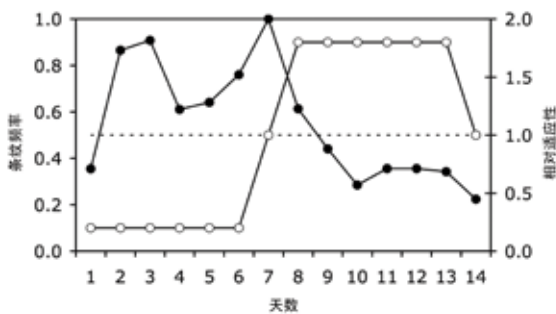


图3 蝾螈动物模型的相对基因遗传率。有条纹蝾螈相对无条纹蝾螈每天的存活率（图中右手边轴空心标志）和有条纹蝾螈数量多少（图中左手边轴空心标志）之间的关系。虚线表示的是平均数量和平均基因遗传率。

在试验的第一天，无条纹的蝾螈数量远远超过有条纹的蝾螈数量，两者之间的比例是9:1（该比例维持了6天）。我们观察到无条纹的蝾螈被攻击的数量要远远超过有条纹的蝾螈被攻击的数量，每25条无条纹的蝾螈中有16条被攻击，而每25条有条纹的蝾螈中只有6条被攻击， $P = 0.0096$ 。而改变无条纹的蝾螈和有条纹的蝾螈数量比（1:9）6天之后再观察，我们发现，无条纹的蝾螈被攻击的数量要远远少于有条纹的蝾螈被攻击的数量，每25条无条纹的蝾螈中有11条被攻击，而每25条有条纹的蝾螈中却有19条被攻击， $P = 0.0421$ 。我们发现，种群中数量相对较少的蝾螈具有存活优势，见表1。

图3表明有条纹蝾螈在数量相对少数的情况下具有相对较高的基因遗传率，而在数量相对多数的情况下具有相对较低的基因遗传率。多次逻辑回归分析（Multiple logistic regression）表明，不考虑实验天数的情况下，在相对数量与存活率之间具有明显的关联效应，似然比（likelihood ratio） $G^2 = 6.37$ ， $df = 1$ ， $P = 0.0116$ 。天数对实验结果也有明显的影响， $G^2 = 58.27$ ， $df = 12$ ， $P < 0.0001$ ，这可能表示的是鸟类捕食者捕食行为上的差异（在雨天时捕食活动会减少）或者表示鸟类有学习延迟效应（delay in learning）。我们没有发现蝾螈存活率与其表型（morph）之间有明显相关性，似然比（likelihood ratio） $G^2 = 0.225$ ， $df = 1$ ， $P = 0.635$ 。实验发现，在种群中相对数量（有无条纹）发生改变后1至2天内，就会观察到相对少数的蝾螈表现出生存优势（图3）。这些野生鸟类就好像被我们训练得只捕食一种蝾螈一样，但这些被捕食的蝾螈本身并没有什么特异性。

这种由鸟类捕食者造成的选择现象结果是多种多样的（heterogeneous），而且还需要在更多地点重复试验加以验证。不过，数十年的研究证明，人工饲养的（captive）和自然放养的（free-ranging）野生鸟类都会对它们的食物形成频率相关性选择效应，而不会根据它们食物的外形进行选择。我们的实验结果也表明这种普遍现象同样适用于蝾螈。

由于我们还没有对频率相关性捕食活动背后的感知机制（perceptual mechanisms）或行为学机制（behavioural mechanisms）展开研究，因此，我们

在试验过程中一直都避免出现鸟类特殊的捕食偏好行为以防止对实验结果造成干扰。无论如何，我们的这项实验结果表明，鸟类会经常根据食物的构成情况来改变它们的捕食习性（捕食数量较多的食物），这造成了它们食物种群中的多态性现象。该现象背后的鸟类认知机制还需要进一步研究。

此外，关于物种如何保持种群中的多态性还有一个重要问题，那就是食肉动物的频率相关性捕食选择行为在多大程度上能被其它选择行为所影响。种群中其它表型差异（如死亡率等）也有可能影响到种群保持多态性的问题。促进种群多态性和促进相似物种共存这两个概念之间是互相依存的，这种观念需要获得更多人的关注。

结论

在许多隐存种或叫做表型相似种（cryptic species）之间，由捕食者的频率相关性捕食选择效应带来的少数群体的生存优势是造成物种种群中多态性存在的原因。本文的研究结果表明，频率相关性捕食行为（frequency-dependent foraging）控制着自然界中各种猎物的种群密度。陆栖蝾螈（terrestrial salamanders）种群间体表颜色多态性的维持也是由频率相关性捕食选择效应造成的，因为捕食者往往会忽视这些群体中的“少数派”，因此它们获得了生存优势。

小词典

1.自然选择：自然选择是进化过程中决定某种突变在种群下一代中是更加普遍存在还是更为稀少的两大主要机制之一。在自然选择过程中，那些对周围发生有利变异的生物存活下来，不利变异的则被消灭。

2.遗传漂变（genetic drift）：遗传漂变则是物种基因产生随机突变的过程，是除自然选择之外的另外一个主要机制。遗传漂变是由于某种随机因素，某一等位基因的频率在群体（尤其是在小群体）中出现世代传递的波动现象。所发生的突变为中性突变，即对生物的生存和繁殖没有影响，因此自然选择对其不产生作用。它们在种群中的保存、扩散、消失是完全随机的，这种波动变化导致某些等位基因消失，另一些等位基因固定，从而改变了群体的遗传结构。

3.平衡选择（balancing selection）：自然选择朝多个方向进行，其结果是维持了遗传多态性在种群中的存在。

4.定向选择（directional selection）：自然选择的方向总是朝着某一种表型进行的进化过程。

5.基因遗传率：基因遗传率是进化理论中的一个核心概念。它标志着种群内某些个体内的基因型得以遗传下去的能力，且通常与种群下一代个体基因型在所有基因型中所占比例相等。当个体基因型的差异对基因遗传率产生影响时，该基因型频率在种群下一代中就会发生改变；那些具有高基因遗传率的基因型会更加普遍，这一过程就是自然选择。

6.频率依赖性选择效应：频率相关选择表示的是进化过程中的一个现象，某一基因表型的遗传率取决于该基因在种群中出现的频率。在正向频率相关选择中，如果某一表型在种群中出现的频率越高，则该基因表型的遗传率越高；而在负向频率相关选择中，如果某一表型在种群中出现的频率越高，则该基因表型的遗传率越低。负向频率相关选择是一种特殊的平衡选择机制。

原文检索：*BMC Ecology* 2009, 9:12doi:10.1186/1472-6785-9-12

筱玥/编译