

基于交叉抚育的雄性根田鼠对异性同胞尿气味的识别

孙平^{1,3}, 赵亚军^{2,*}, 赵新全¹, 徐世晓¹, 李保明²

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001; 2. 中国农业大学设施农业生物环境工程农业部重点实验室, 北京 100083; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 通过交叉抚育建立室内繁殖种群, 在断奶后 (80 日龄) 分别取这些供体的新鲜尿气味作刺激物, 在行为观察箱中观察和记录雄性根田鼠对雌鼠气味的行为反应, 以研究根田鼠同胞识别的化学通讯机制。结果表明: ①在不同的发育时期 (2~70 日龄), 雄性同巢同胞与异巢同胞的体重没有显著差异。②雄性根田鼠对雌性同巢非同胞气味的接近潜伏期显著长于对异巢非同胞的接近潜伏期 ($P < 0.05$), 其对异巢非同胞气味的访问时间和嗅舔时间都显著高于同巢非同胞气味 ($P < 0.05$)。③雄性根田鼠对雌性异巢同胞和异巢非同胞气味的不存在明显偏好。其对两者的接近潜伏期、访问频次、访问时间、嗅舔频次和嗅舔时间等行为响应均无显著差异 ($P < 0.05$)。这些结果表明, 80 日龄时, 雄性根田鼠能够识别熟悉和陌生的无亲属关系雌性尿气味, 但不能区分陌生的亲属和非亲属, 因此, 其异性同胞识别的机制为共生熟悉模式。

关键词: 根田鼠; 交叉抚育; 同胞识别; 共生熟悉; 表型匹配; 配偶选择; 近交回避

中图分类号: Q959.837; Q958.12 文献标识码: A 文章编号: 0254–5853 (2005) 05–0460–07

Kin Recognition in Cross-fostered Colonies of Root Voles (*Microtus oeconomus*): Male Response to Urine Odor of Female Siblings

SUN Ping^{1,3}, ZHAO Ya-jun^{2,*}, ZHAO Xin-quan¹, XU Shi-xiao¹, LI Bao-ming²

(1. Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;

2. Ministry of Agriculture Key Laboratory for Agro-Biological Environmental Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China;

3. The Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The laboratory population was founded by the cross-fostering method. In order to investigate mechanisms of kin recognition by odor cues, we observed the behavioral responses of adult male root voles (*Microtus oeconomus*) to urine odors from females, which include non-siblings reared together (NSRT), non-siblings reared apart (NSRA), and siblings reared apart (SRA). The results showed that there are no significant differences in male vole body weight between siblings reared together and SRA during different developmental periods (age 2–70 days). Approach latency by males was significantly longer in response to NSRT than NSRA, whereas visiting time and sniff time by males were significantly shorter in response to NSRT than NSRA opposite-sex conspecifics. The behavioral responses of males to urine odors from SRA and NSRA had no relationship with the degree of genetic relatedness. In conclusion, male root voles 80 days in age can discriminate between familiar and unfamiliar non-kin by urine cues, but such males cannot discriminate between unfamiliar kin and non-kin. We conclude that male voles use an odor association mechanism for sibling recognition.

Key words: Root vole; Cross-foster; Sibling recognition; Association; Phenotype matching; Mate choice; Inbreeding avoidance

亲属识别与利亲行为 (nepotism behavior) 和配偶选择 (mate choice) 密切相关, 对亲属识别的理

* 收稿日期: 2005–02–22; 接受日期: 2005–06–30

基金项目: 国家自然科学基金 (30100016)

* 通讯作者 (Corresponding author), 北京市清华东路 17 号中国农业大学东区 67 信箱, E-mail: yajunzhao1@263.net, yak04@sina.com
第一作者简介: 孙平 (1975–), 男, 博士研究生, 研究方向为行为生态和化学通讯。Email: sun.ping@tom.com

解, 可为解释物种间在种群周期、亲属模式、扩散、配偶选择以及近交回避等方面的变异提供重要的理论依据 (Hepper, 1991; Pusey & Wolf, 1996; Sherman et al, 1997)。Hepper (1991)、Sherman et al (1997)、Tai et al (2000, 2002) 和 Zhao et al (2002a, b) 已对一些物种亲属识别进行了有益的探讨, 然而, 对绝大多数物种亲属识别的功能和机制还缺乏足够的了解。

目前, 有关亲属识别机制有几种假设 (Barnard, 1990; Holmes & Sherman, 1982; Mateo, 2003; Waldman et al, 1988), 并已得到大量研究的证实 (Mateo, 2003; Mateo & Johnston, 2000a, b, 2003), 同时, 也有研究报告不支持某个假设 (van der Jeugd, 2002)。第一种, 空间识别, 即动物根据其在特定区域内遇到的空间信号 (例如巢或洞口) 进行亲属识别 (Holmes & Sherman, 1982)。第二种, 共生熟悉模式, 即动物可根据共生熟悉关系进行亲属识别。在早期发育过程中 (如同胞和亲本), 动物获得其他个体的表型, 据此将不熟悉个体、熟悉个体区分开来 (Mateo & Johnston, 2000a, b, 2003; 亦见 Zhao et al, 2002b)。第三种, 表型匹配模式, 即共生熟悉过程中, 动物获得自身或其熟悉亲属的表型, 再将陌生动物的表型与其获得的模版比对。表型匹配需要分析所遭遇的表型与自身基因型的相关性, 因此, 与实验动物的模版最匹配的个体, 就是其遗传关系最近的亲属 (Holmes & Sherman, 1982; Sherman et al, 1997; 亦见 Zhao et al, 2002b)。第四种, 等位基因识别 (recognition alleles), 即等位基因可调控表型信号的表达, 对其他个体携带的信号进行识别, 并偏好携带类似信号的个体 (Holmes & Sherman, 1982; Waldman et al, 1988)。该识别机制并未得到广泛认可, 因为这需要也携带该信号的无亲属关系个体的协作, 然而, 此类协作不可能得到传播 (Mateo, 2003)。

根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 是研究亲属识别的好材料。我们过去的工作表明, 雌性根田鼠能够根据熟悉性 (Zhao et al, 1999, 2002a, b) 亲属关系、社会等级 (个体大小) (Zhao et al, 2003) 进行配偶选择和近交回避, 亦可根据同性个体社会等级的差异表现不同的行为模式 (Sun et al, 2005)。然而, 多配制根田鼠能否识别异性同胞的尿气味, 其同胞识别的机制是什么, 目前尚不清楚。

鉴于此, 本实验中, 我们以高寒草甸金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛优势动物根田鼠为实验动物, 比较不同发育时期雄性同巢同胞与异巢同胞体重的差异, 研究成年雄性根田鼠对不同来源异性气味的行为响应模式, 以探讨雄性根田鼠对异性同胞气味识别的机制。

1 材料方法

1.1 实验动物饲养与交叉育幼实验

野生根田鼠为捕自中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站 (37°29' ~ 37°45' N, 101°12' ~ 101°23') 附近的高寒草甸和高寒灌丛, 在西北高原生物研究所的动物饲养房内配对繁殖。根田鼠幼仔在 20 日龄时断奶, 雌雄同巢饲养 10 天后, 再雌雄分开饲养。本实验以无交配经历的 F1 ~ F3 代成体 (80 日龄) 为实验动物。动物饲养在 40 × 28 × 15 cm 的塑料箱内, 以清洁干燥的锯末作底物, 以棉花为巢材, 水供应充足, 食物主要为颗粒饲料 (北京科澳协力饲料有限公司) 并配以适量新鲜胡萝卜, 食物供给时间为 08:30, 室温控制在 22 ± 2 °C (控温仪为上海医学仪器厂生产), 光周期 14L:10D (上海卓一电子有限公司), 参照自然界的光照时间。

交叉育幼实验: 首先, 在幼仔出生后的 36 h 内, 选取出生时间相差不到 6 h、无亲属关系的两窝幼仔。交换前先将亲本圈起, 采用剪趾甲法标记被交换幼仔 (即寄养仔, 与无交叉抚育经历的亲生仔相比较), 然后将 2 只幼仔分别交换到对方饲养箱内; 用巢材在幼仔身体上来回擦数次, 藉此寄养仔沾上养父母巢内的气味, 可以减少因陌生个体进入而形成的杀婴行为。在寄养仔被交换 2 min 后再将养父母释放, 这样就形成了同巢非同胞 (non-sibling reared together, NSRT)、异巢非同胞 (non-sibling reared apart, NSRA) 和异巢同胞 (siblings reared apart, SRA) 3 种个体。在刚进行交叉抚育实验的前 30 min 内, 若发现养父母对寄养仔有攻击行为, 则立即取出寄养仔, 将其亲本圈起, 然后移回原巢箱再用巢材在幼仔身上涂抹数次, 以避免杀婴行为发生。为减少人为干扰对其发育的可能影响, 同时, 也为了检验交叉抚育对幼仔发育的效应, 在断奶前直至分窝 (20 日龄) 隔日 (此时幼仔体重变化较快) 测定幼仔体重, 而断奶后直至 70 日龄每 5 日测定一次 (断奶后根田鼠体重生长

率很小, Liang et al, 1982)。体重的测定全部用电子秤测量, 精度为 0.01 g。从第 2 日起, 根据幼仔外生殖器的不同, 判断其性别。本实验中仅统计雄性同巢同胞(无交叉抚育经历的亲生子)和异巢同胞(有交叉抚育经历的寄养仔)的体重, 并被用来进行气味识别实验。若原有同胞间的性比被改变, 则该窝幼仔体重不计算在内, 同时不用于本文中的气味识别实验。

所有的实验操作都佩带一次性医用橡胶手套,

以避免其他气味对实验造成的不必要的干扰。

1.2 实验器材

行为观察箱为吕字形(图 1), 材料为透明的有机玻璃, 由相同大小的气味源箱和中立箱(30 × 30 × 30 cm)组成, 中间由有机玻璃管(长 20 cm, 直径 7 cm)相连, 以闸门控制开关, 中立箱和气味源箱上方盖以透明的有机玻璃板。在气味源箱中央, 以培养皿盛有供体动物的新鲜尿作为气味源, 实验动物可以在中立箱和气味源箱之间自由穿行。

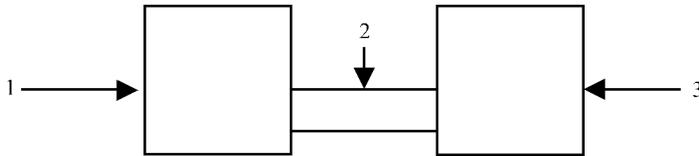


图 1 行为选择箱平面示意图

Fig. 1 The sketch map of behavior choice case

1. 中立箱 Neutral box; 2. 透明管 Transparent tube; 3. 气味源箱 Odorant box.

1.3 实验程序

1.3.1 气味源的制备 分别以实验鼠的异性 NSRT、SRA 和 NSRA 为刺激鼠, 以捕鼠笼将其放在清洁的饲养箱上, 饲养箱上铺有两层纱网以隔离粪尿。尿液用镊子夹着脱脂棉沾取, 在清洗干净的培养皿(直径 8 cm)内涂匀并放在培养皿中央。为保证气味源的新鲜度, 尿的排泄时间不超过 30 m。

为避免重复利用对实验的可能影响, 本实验中实验鼠和刺激鼠均只利用 1 次。

1.3.2 实验程序 根据 Liang et al (1982) 的研究和我们的观察, 雄性根田鼠性成熟的日龄为 48 d, 雌鼠在 51 d 时达到性成熟, 据此, 选取实验动物的日龄均为 80 日龄。所有实验都在行为观察室内进行, 其光照、温度和通风状况与饲养房一致。观察时间选在 09:00—21:00, 与光周期协调。首先, 将实验动物放入中立箱并能自由出入气味源箱, 适应 5 m; 然后用透明管将其固定在中立箱中央, 关闭闸门; 接着把气味源放入气味源箱中央, 静置 2 m; 最后打开闸门, 放开实验动物, 实验开始, 10 m 后结束实验。用 Sony Handcam TRV650 数码摄像机录像以记录实验过程。如在 5 m 内, 实验动物没能进入气味源箱, 则取消该实验; 如果动物在玻璃管内持续停留时间超过 3 m 亦取消本次实验。实验结束后, 将实验动物放回原位置, 用 75% 酒精擦洗观察箱, 并用大量清水冲洗, 然后烘干并间隔 30

m, 以除去各种气味对下组实验的可能影响。为避免其他气味对实验的影响, 所有实验操作都戴着医用橡胶手套进行。有关行为指标的定义描述参见 Sun et al (2004)。

1.4 数据处理和统计分析

为减少人为活动对根田鼠体重发育的影响, 以 2 日龄时的体重代表其交叉时的体重, 分析交叉前同巢同胞与异巢同胞体重的差异。从 2 日龄至 70 日龄, 用配对样本的 *t* 检验 (paired sample *t*-test) 逐次比较同巢同胞和异巢同胞之间体重的差异, 以确定交叉抚育对雄性根田鼠个体发育的可能影响。实验结果以均值 ± 标准误表示。当 $P < 0.05$ 时, 认为差异显著。

将记录在录像带上的文件输入计算机存贮为视频文件, 并通过视频行为记录与分析软件 THE OBSERVER BASIC 5.0 (Noldus Information Technology bv, Netherlands) 进行量化处理, 得到根田鼠的各种行为变量的潜伏期、持续时间以及频次等数据文件, 然后运用统计软件包 SPSS11.0 进行统计分析。运用单变量 K-S 检验 (One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test) 检验数据的分布型, 因行为数据的分布型均为非正态分布, 故用非参数独立样本检验 (Mann-Whitney *U*-test) 来比较实验动物对不同气味行为响应的差异。 $P < 0.05$ 被认为差异显著。

2 研究结果

2.1 不同发育时期同巢同胞与异巢同胞体重的差异

配对样本的 t 检验表明, 在交叉抚育实验中, 同巢同胞与异巢同胞之间的体重无明显差异。亲仔分窝前后, 雄性同巢同胞和异巢同胞的体重也没有显著差异 (图 2)。尽管, 在 6—30 日龄, 同龄同巢同胞的体重比异巢同胞高; 30—70 日龄, 同巢同胞的体重比异巢同胞低, 但二者之间的差异均未达到显著水平。

2.2 雄鼠对雌性 NSRT 和 NSRA 的行为响应

结果发现, 成年雄鼠对雌性 NSRA 存在明显偏好 (表 1)。其对 NSRT 的接近潜伏期显著长于对 NSRA 的接近潜伏期 ($P < 0.05$), 对 NSRT 的访问

时间和嗅舔时间也都显著少于对 NSRA 的访问时间 ($P < 0.05$) 和嗅舔时间 ($P < 0.05$), 而在访问频次和嗅舔频次上, 二者之间的差异并不显著 ($P > 0.05$)。

2.3 雄鼠对雌性 SRA 和 NSRA 的行为响应

Mann-Whitney 检验表明, 在接近潜伏期、访问频次、访问时间、嗅舔频次以及嗅舔时间等行为指标上, 二者之间的差异均未达到显著水平 ($P > 0.05$), 雄鼠对雌性 SRA 和 NSRA 的气味不存在明显偏好 (表 2)。

3 讨论

对所有物种来说, 辨认熟悉个体的能力是其所有社交活动的基础。大量研究证明, 亲属识别可以调节动物的利亲行为和配偶选择 (Hepper, 1991;

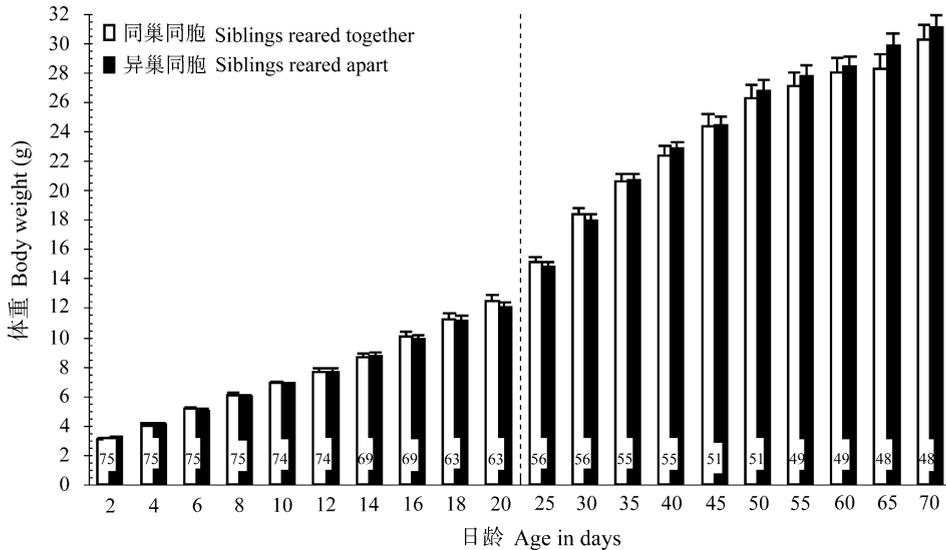


图 2 根田鼠雄性同巢同胞与异巢同胞在断奶前及断奶后的体重

Fig. 2 Difference in body weight between male siblings reared together and siblings reared apart during different developmental periods in root voles

虚线为断奶前后分界线, 图中数字为样本量数 (The broken line stands for the boundary of weaning, the number in the figure indicates the sample size)

表 1 雄鼠对雌性同巢非同胞和异巢非同胞的行为响应* (平均值 ± 标准误)

Tab. 1 Behavioral responses to females of non-siblings reared together and apart by male voles* (mean ± SE)

行为 Variable	同巢非同胞 Non-siblings reared together	异巢非同胞 Non-siblings reared apart	Z-值 Z-Value	P-值 P-Value
接近潜伏期 Approach Latency (s/10 m)	112.51 ± 34.19	40.33 ± 24.32	-2.075	0.038
访问频次 Visit frequency (No/10 m)	16.00 ± 3.14	12.89 ± 2.80	-0.752	0.452
访问时间 Visit duration (s/10 m)	322.55 ± 28.26	402.96 ± 27.51	-1.987	0.047
嗅舔频次 Sniff frequency (No/10 m)	4.56 ± 0.67	10.00 ± 1.95	-1.876	0.061
嗅舔时间 Sniff duration (s/10 m)	7.75 ± 1.41	34.71 ± 11.86	-2.340	0.019

* Mann-Whitney 检验 (Mann-Whitney U-test), $n = 10$ 。

表 2 雄鼠对雌性异巢同胞和异巢非同胞的行为响应* (平均值 ± 标准误)

Tab. 2 Behavioral responses to females of siblings and non-siblings reared apart by male voles* (mean ± SE)

行为 Variable	异巢同胞 Siblings reared apart	异巢非同胞 Non-siblings reared apart	Z - 值 Z-Value	P - 值 P-Value
接近潜伏期 Approach Latency (s/10 m)	13.41 ± 5.04	40.33 ± 24.32	-0.227	0.821
访问频次 Visit Frequency (No/10 m)	13.10 ± 2.22	12.89 ± 2.80	-0.076	0.940
访问时间 Visit Duration (s/10 m)	449.68 ± 26.07	402.96 ± 27.51	-0.832	0.406
嗅舔频次 Sniff Frequency (No/10 m)	11.00 ± 1.77	10.00 ± 1.95	-0.683	0.495
嗅舔时间 Sniff Duration (s/10 m)	47.54 ± 21.58	34.71 ± 11.86	-0.265	0.791

* Mann-Whitney 检验 (Mann-Whitney *U*-test), $n = 10$ 。

Sherman et al, 1997)。已有的研究表明, 在亲属识别实验中, 熟悉性和亲属关系都对配偶选择有重要影响 (Isles et al, 2001; Zhao et al, 2002a, b)。

3.1 交叉抚育经历对雄性根田鼠体重发育的影响

早期发育时, 不利的生活环境可能影响动物的生长 (Birkhead et al, 1999; de Kogel, 1997)。并且, 个体发育受到外界干扰的时间越早, 其影响也越强烈 (Desai & Hales, 1997)。还有研究发现, 在个体发育早期, 母本、父本的影响是导致个体差异的重要原因 (Mousseau & Fox, 1998)。本实验中, 尽管交叉抚育经历导致根田鼠幼仔生活环境从有利 (熟悉) 到不利 (陌生) 的改变, 然而亲子分窝前后同巢同胞与异巢同胞的体重并无显著差异 (图 2)。这表明交叉抚育经历对雄性根田鼠早期个体发育没有明显影响; 该结果也暗示, 亲本对雄性亲生仔与寄养仔的亲本投资相差不多。

3.2 熟悉性与配偶选择

熟悉性是研究择偶行为的重要依据, 根据动物对熟悉性不同的异性个体行为的差异, 可以推断动物的婚配制度 (Tai et al, 2001; Zhang et al, 2002; Zhao et al, 2000, 2002a, b)。我们过去的工作表明, 雄性根田鼠对熟悉性不同的雌性根田鼠表现出相同的选择取向, 这符合其一雄多雌制的婚配制度 (Zhao et al, 2002a, b, 2003)。本实验结果发现, 成年雄鼠能够识别雌性 NSRT 和 NSRA 的气味, 并对不同气味表现出明显不同的行为模式 (表 1), 这表明, 成年雄鼠能够对曾经熟悉个体的气味 (雌性 NSRT) 形成记忆, 并根据记忆模版与遭遇个体表型比对, 将拥有共同生活经历的 NSRT 个体当作异性同胞, 而将 NSRA 当成陌生个体, 故而, 对 NSRT 与 NSRA 采取截然不同的行为模式, 这可能与近交回避机制有关, 同时也提示, 成年雄鼠对同胞识别的机制可能为共生熟悉。

迁移扩散或冬眠容易导致同种个体间的分离, 因此, 其对熟悉个体气味的记忆和识别能力, 将对其社交行为产生重要影响。已有的研究发现, 断奶后不久, 田鼠就会扩散迁移 (Ims, 1990; Lambin, 1994)。对根田鼠的研究发现, 断奶的根田鼠雌雄幼仔均存在长距离扩散和短距离扩散两种类型 (Gundersen & Anderassen, 1998), 我们在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站的野外观察, 也发现雄性根田鼠可能存在迁移扩散的现象 (未发表数据—孙平), 所以, 迁移个体有可能遭遇过去熟悉的个体, 因此, 对后者气味的记忆, 将有助于个体判断其与所遭遇个体的关系, 减少不必要的繁殖投入, 顺利避免近亲繁殖。

3.3 亲属关系与配偶选择

Bateson (1978) 提出最佳远亲繁殖理论, 将亲属识别与配偶选择联系起来, 阐明亲属识别在近交回避和防止远亲繁殖风险权衡中的重要作用。为了增加后代杂合子和变异的数量 (Penn et al, 2002), 哺乳动物选择亲属关系较远的异性作为配偶, 而回避亲属关系较近的个体 (Isles et al, 2001)。主要组织相容性复合体 (major histocompatibility complex, MHC) 具有高度多态性, 几种可以表现个体特性的化学感觉信号都受其影响 (Penn & Potts, 1998a; Brennan, 2004)。研究表明, 雌雄鼠都选择 MHC 类型不同的个体作为配偶 (Potts et al, 1991), 然而, 学习可以影响家鼠的配偶选择, 有研究发现, MHC 不匹配型 (MHC - disassortative) 的配偶偏好被交叉抚育的家鼠幼仔逆转, 这表明, 成体选择配偶的根据不是其自身 MHC 类型, 而是记忆中亲本和同胞的气味 (Penn & Potts, 1998b)。我们的实验也发现, 雄鼠对雌性 SRA 和 NSRA 气味的行为响应, 并不存在显著差异 (表 2), 表明其同胞识别与亲属关系无明显联系, 这进一步说明, 成年雄鼠

对同胞识别的机制为共生熟悉而非表型匹配。

3.4 亲属识别机制的研究

有关亲属识别的机制已经提出了多种假设 (Barnard, 1990; Mateo, 2003)。但为大多数人所接受并已在许多物种中得到验证的主要有两种：即表型匹配和共生熟悉模式。例如，金黄地鼠 (*Mesocricetus auratus*) 气味标记实验提示亲属识别是以自身为模板的表型匹配 (Todrank et al, 1998)，而山地田鼠 (*M. montanus*) 交叉育幼实验说明，亲属识别是离乳前共生获得的熟悉，并非遗传识别 (Berger et al, 1997)。共生熟悉和表型匹配都涉及到陌生表型与记忆模板的比对，共生熟悉导致动物识别过去遭遇的熟悉个体，而表型匹配则通过识别模板的模式化而识别不熟悉的亲属 (Sherman et al, 1997)。

尽管有争论说，所有的亲属识别机制都类似 (Sherman et al, 1997)，然而，对大多数物种来说，我们仍然不能确定其利亲行为和配偶选择的机制是否有共同点。况且，考虑到雄鼠扩散现象的存在，有人认为近交回避机制（譬如亲属识别）是不必要的 (Faulkes & Bennett, 2001; Ferkin et al, 1992)，但是，也有人持相反的意见 (Hoogland, 1995; Potts et al, 1991; Pusey & Wolf, 1996)。因此，进

一步的研究将集中在：亲属识别能力是如何影响配偶选择行为的，包括对较远亲属的选择 (Ryan & Lacy, 2003)。

综上所述，在 80 日龄时，雄性根田鼠能够识别不同熟悉程度的无亲属关系雌鼠尿气味，但不能区分有无亲属关系的陌生雌鼠尿气味，因此，早期共同生活的环境影响雄性根田鼠的亲属识别，最终导致雄性成体选择配偶的根据可能不是其自身的气味类型，而是根据记忆中的亲本和巢伴的气味；雌性根田鼠是否能够识别不同熟悉程度和亲属关系的雄性个体，其同胞识别的机制是什么，尚不清楚。目前，我们对啮齿动物亲属识别过程及其功能的理解还远远不够。就大多数物种而言，我们对其亲属识别能力的理解是通过种群结构、近交回避或栖息地模式来完成的，但是，我们对其确切的识别能力所知甚少 (Mateo, 2003)。尽管，两两遭遇 (dyadic encounters) 实验时，田鼠不能根据亲属关系进行识别，被认为是识别能力缺乏的证据，但是，识别的多重检验将有助于揭示其亲属识别能力 (Mateo, 2002)。另外，野外根田鼠的社群结构以及其不同性别个体迁移扩散情况的调查也有利于加深对其亲属识别能力和机制的理解。

参考文献：

- Barnard CJ. 1990. Kin recognition: Problems, prospects, and the evolution of discrimination systems [J]. *Advances in the Study of Behavior*, **19**: 29–81.
- Bateson P. 1978. Sexual imprinting and optimal out breeding [A]. In: Bateson P. *Mate Choice* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 257–277.
- Berger PJ, Negus NC, Day M. 1997. Recognition of kin and avoidance of inbreeding in the montane vole, *Microtus montanus* [J]. *J Mamm*, **78**: 1182–1186.
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ. 1999. Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in zebra finch [J]. *Proc R Soc London Ser B*, **266**: 385–390.
- Brennan PA. 2004. The nose knows who's who: Chemosensory individuality and mate recognition in mice [J]. *Hormones and Behavior*, **46**: 231–240.
- de Kogel CH. 1997. Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality of offspring [J]. *J Anim Ecol*, **66**: 167–178.
- Desai M, Hales CN. 1997. Role of fetal and infant growth in programming metabolism in later life [J]. *Biol Rev*, **72**: 329–342.
- Faulkes CG, Bennett NC. 2001. Family values: Groups dynamics and social control of reproduction in African mole-rats [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 184–190.
- Ferkin MH, Tamarin RH, Pugh SR. 1992. Cryptic relatedness and the opportunity for kin recognition in microtine rodents [J]. *Oikos*, **63**: 328–332.
- Gundersen G, Anderassen HP. 1998. Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus* [J]. *Anim Behav*, **56**: 1355–1366.
- Hepper PG (ED). 1991. Kin recognition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Holmes WG, Sherman PW. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels [J]. *American Zoologist*, **22**: 491–517.
- Hoogland JL. 1995. The black-tailed prairie dog: Social life of a burrowing mammal [M]. Chicago: University of Chicago Press.
- Ims RA. 1990. Determinants of natal dispersal and space use in the grey-sided vole, *Clethrionomys rufocanus*: A combined laboratory and field experiment [J]. *Oikos*, **57**: 106–113.
- Isles AR, Baum MJ, Ma D, Keverne EB, Allen ND. 2001. Urinary preferences in mice [J]. *Nature*, **409**: 783–784.
- Lambin X. 1994. Territory acquisition and social facilitation by litter-mate Townsend's voles (*Microtus townsendii*) [J]. *Ethology, Ecology and Evolution*, **6**: 213–220.
- Liang JR, Zeng JX, Wang ZW, Han YC. 1982. Studies on growth and development in the root vole (*Microtus oeconomus*) [J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **1**: 195–207. [梁杰荣, 曾继祥, 王祖望, 韩永才. 1982. 根田鼠生长和发育的研究. 高原生物学集刊, **1**: 195–207.]
- Mateo JM. 2002. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of

- sociality [J]. *Proc R Soc Lond B* , **269** : 721 – 727 .
- Mateo JM. 2003. Kin recognition in Ground squirrels and other rodents [J]. *J Mamm* , **84** (4) : 1163 – 1181 .
- Mateo JM , Johnston RE. 2000a. Retention of social recognition after hibernation in Belding's ground squirrels [J]. *Anim Behav* , **59** : 491 – 499 .
- Mateo JM , Johnston RE. 2000b. Kin recognition and the “ armpit effect ” : Evidence of self-referent phenotype matching [J]. *Proc R Soc Lond B* , **267** : 695 – 700 .
- Mateo JM , Johnston RE. 2003. Kin recognition by self-referent phenotype matching : Weighing the evidence [J]. *Anim Cogn* , **6** : 73 – 76 .
- Mousseau TA , Fox CW. 1998. Maternal effects as adaptations [M]. Oxford : Oxford University Press .
- Penn D , Damjanovich K , Potts W. 2002. MHC heterozygosity confers a selective advantage against multiple-strain infections [J]. *Proc Natl Acad Sci USA* , **99** : 11260 – 11264 .
- Penn D , Potts W. 1998a. How do major histocompatibility complex genes influence odor and mating preferences [J]. *Adv Immunol* , **69** : 411 – 436 .
- Penn D , Potts W. 1998b. MHC-disassortative mating preferences reversed by cross-fostering [J]. *Proc R Soc Lond B* , **265** : 1299 – 1306 .
- Potts WK , Manning CJ , Wakeland EK. 1991. Mating patterns in semi-natural populations of mice influenced by MHC genotype [J]. *Nature* , **352** : 619 – 621 .
- Pusey A , Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals [J]. *Trends in Ecology and Evolution* , **11** : 201 – 206 .
- Ryan KK , Lacy RC. 2003. Monogamous male mice bias behaviour towards females according to very small differences in kinship [J]. *Anim Behav* , **65** : 379 – 384 .
- Sherman PW , Reeve HK , Pfennig DW. 1997. Recognition systems [A]. In : Krebs JR , Davies NB. Behavioural ecology : An evolutionary approach [M]. Oxford : Blackwell Scientific Publications , 69 – 96 .
- Sun P , Zhao YJ , Zhao XQ. 2004. Sexual dimorphism of odoural discrimination in root voles [J]. *Acta Theriol Sin* , **24** (4) : 315 – 321 . [孙平 , 赵亚军 , 赵新全. 2004. 根田鼠气味识别的性二型. 兽类学报 , **24** (4) : 315 – 321 .]
- Sun P , Zhao YJ , Zhao XQ , Li BM. 2005. Male siblings competition and their recognition of odor between familiar and novel conspecifics of the same sex in root voles [J]. *Zool Res* , **26** (3) : 230 – 236 . [孙平 , 赵亚军 , 赵新全 , 李保明. 2005. 雄性根田鼠的同胞竞争及其对同性个体的气味识别. 动物学研究 , **26** (3) : 230 – 236 .]
- Tai F , Wang T , Zhao Y. 2000. Inbreeding avoidance and mate choice in the mandarin vole (*Microtus mandarinus*) [J]. *Can J Zool* , **78** : 2119 – 2125 .
- Tai FD , Wang TZ , Zhao YJ. 2001. Mate choice and related characteristics of mandarin vole (*Microtus mandarinus*) [J]. *Acta Zool Sin* , **47** (3) : 266 – 273 . [郜发道 , 王廷正 , 赵亚军. 2001. 棕色田鼠的配偶选择和相关特征. 动物学报 , **47** (3) : 266 – 273 .]
- Tai F , Sun R , Wang T. 2002. Does low fecundity reflect kin recognition and inbreeding avoidance in the mandarin vole (*Microtus mandarinus*) [J]. *Can J Zool* , **80** : 2150 – 2155 .
- Todrank J , Heth G , Johnston RE. 1998. Kin recognition in golden hamsters : Evidence for kinship odours [J]. *Anim Behav* , **55** : 377 – 386 .
- van der Jeugd HP , van der Veen IT , Larsson K. 2002. Kin clustering in barnacle geese : Familiarity or phenotype matching [J]. *Behav Ecol* , **13** (6) : 786 – 790 .
- Waldman B , Frumhoff PC , Sherman PW. 1988. Problems of kin recognition [J]. *Trends in Ecology and Evolution* , **3** : 8 – 13 .
- Zhang L , Sun RY , Fang JM. 2002. Odor preferences of adult male brandt's vole (*Microtus brandti*) — discrimination of female individual scents [J]. *Acta Zool Sin* , **48** (1) : 27 – 34 . [张立 , 孙儒泳 , 房继明. 2002. 雄性布氏田鼠对不同熟悉程度和动情状态下雌鼠气味的辨别. 动物学报 , **48** (1) : 27 – 34 .]
- Zhao YJ , Fang JM , Sun RY. 1999. Familiarity and mate choice of female and male root voles (*Microtus oeconomus*) in female natural estrus [J]. *Acta Theriol Sin* , **19** (4) : 288 – 297 .
- Zhao YJ , Fang JM , Sun RY. 2000. Study paradigms of mating systems in voles [J]. *Acta Theriol Sin* , **20** (1) : 68 – 75 . [赵亚军 , 房继明 , 孙儒泳. 2000. 田鼠属动物婚配制度的研究范式. 兽类学报 , **20** (1) : 68 – 75 .]
- Zhao YJ , Tai FD , Wang TZ , Zhao XQ , Li BM. 2002a. Effects of the familiarity on mate choice and mate recognition in *Microtus mandarinus* and *M. oeconomus* [J]. *Acta Zool Sin* , **48** (2) : 167 – 174 . [赵亚军 , 郜发道 , 王廷正 , 赵新全 , 李保明. 2002a. 熟悉性对棕色田鼠和根田鼠择偶行为的影响. 动物学报 , **48** (2) : 167 – 174 .]
- Zhao YJ , Zhao XQ , Li BM , Tai FD , Wang TZ. 2002b. Kin recognition and mate choice in estrous females root voles (*Microtus oeconomus*) [J]. *Acta Zool Sin* , **48** (4) : 452 – 458 . [赵亚军 , 赵新全 , 李保明 , 郜发道 , 王廷正. 2002b. 雌性根田鼠的亲属识别与配偶选择. 动物学报 , **48** (4) : 452 – 458 .]
- Zhao YJ , Sun RY , Fang JM , Li BM , Zhao XQ. 2003. Preferences of pubescent females for dominants vs subordinates in root voles [J]. *Acta Zool Sin* , **49** (3) : 303 – 309 . [赵亚军 , 孙儒泳 , 房继明 , 李保明 , 赵新全. 2003. 青春期雌性根田鼠初次择偶行为与雄性优势等级. 动物学报 , **49** (3) : 303 – 309 .]