

雌性根田鼠断奶后对亲本尿气味的记忆

孙平^{1,2}, 于鸿浩², 赵新全^{2,*}, 徐楠⁴, 赵亚军^{3,*}

- (1. 河南科技大学 动物科技学院, 河南 洛阳 471003; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001;
3. 中国农业大学 农业部设施农业生物环境工程重点开放实验室, 北京 100083;
4. 山东师范大学 生命科学院, 山东 济南 250014)

摘要: 为研究亲子分开后雌性根田鼠对亲本气味的记忆持续时间, 分别在未分开 (20 日龄)、分开 10 d (30 日龄)、20 d (40 日龄)、30 d (50 日龄)、40 d (60 日龄) 时, 以新鲜尿作气味源, 在行为观察箱中记录雌性根田鼠对不同气味源的行为响应模式, 结果表明: (1) 未分开时, 雌鼠遭遇父本气味时自我修饰的频次极显著高于陌生雄鼠气味, 在分开 10 d 时, 雌鼠接近父本气味的频次显著多于接近陌生雄鼠气味的频次, 其对前者反标记显著少于后者; (2) 分开 20 d 后, 雌鼠对父本和陌生雄鼠气味的行为响应无明显差异; (3) 未分窝时, 雌性根田鼠幼仔对母本和陌生雌鼠气味的行为响应无差异; (4) 分开 10—40 d 时, 雌性根田鼠对母本和陌生雌鼠气味表现出不同的行为响应模式。以上结果表明, 在亲子分开 10 d 时, 雌鼠仍能识别父本和陌生雄鼠的气味; 分开 20 d 后, 雌鼠不再能够识别父本和陌生雄鼠的气味; 在亲子分开 40 d 时, 雌鼠仍能识别母本和陌生雌鼠的气味。因此, 雌鼠对父本气味的嗅觉记忆时间可以持续到亲子分开 10—20 d 之间; 而对母本气味的嗅觉记忆时间则可以持续到亲子分开 40 d 以上。

关键词: 根田鼠; 亲本尿气味; 记忆时间; 子亲识别

中图分类号: Q959.837; Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 0254-5853(2007)02-0141-08

Retention of Parental Urine Odour of Postweaning Female Root Vole

SUN Ping^{1,2}, YU Hong-hao², ZHAO Xin-quan^{2,*}, XU Nan⁴, ZHAO Ya-jun^{3,*}

- (1. College of Animal Science and Technology, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China;
2. Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;
3. Ministry of Agriculture Key Laboratory for Agro-Biological Environmental Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China;
4. College of Life Sciences, Shandong Normal University, 250014, China)

Abstract: To research the retention of parental odours of female root voles (*Microtus oeconomus*), the behavioural responses to urine from parents were recorded 0, 10, 20, 30, and 40 days after weaning (20, 30, 40, 50, 60 days of age respectively). The results showed that: (1) The frequency of self-grooming in the presence of paternal or a strange male's odour was significantly different when subjects were 20 days of age. The frequency of approach to paternal odour was higher than to a stranger's odour. In addition, the counter-mark frequency for paternal odours was less than for strange odours when subjects were 30 days of age. (2) There was no difference between the behavioural responses to paternal and strange odours when subjects were 40 days of age. (3) There was no difference between the behavioural responses to maternal and strange odours when subjects were 20 days of age. (4) Females showed different behavioural patterns to maternal and strange odours 10–40 d after weaning. In conclusion, the retention of paternal odour can continue until 10–20 d after weaning, and maternal odour can continue until 40 d after weaning.

Key word: Root vole; Parental odour; Retention; Offspring-parent recognition

* 收稿日期: 2006-11-01; 接受日期: 2007-01-31

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30100016, 30500073)

* 通讯作者 (corresponding authors), E-mail: yajunzhao@126.com; xqzhao@nwipb.ac.cn

第一作者简介: 孙平, 男, 博士。研究方向: 行为生态和化学通讯。E-mail: pingsunny@msn.com

对所有物种而言, 辨认熟悉个体的能力是其所有社会交往的基础。在有些情况下, 仅需记住其他个体非常普通的特征(如性别或繁殖状态)就足够了。而在另外一些情况下, 记住其他个体的社会状态或亲属关系等特有细节, 则显得非常必要(Ferguson et al, 2002)。对生活于复杂社会系统中的几乎所有的动物而言, 能编码并记忆特有的个体信息实属必要。嗅觉通讯在大多数哺乳动物, 尤其是啮齿类的社交识别中占据了主导地位, 啮齿动物的主要气味源有尿、粪便及特化腺体的分泌物。对多种啮齿类的研究发现, 尿气味具有明显的个体特征, 种内个体识别是通过尿气味来完成的(Sun et al, 2004)。最新研究发现, 80日龄时, 交叉抚育的雄性根田鼠对异性同胞尿气味的识别机制为共生熟悉模式, 即能够识别熟悉和陌生的无亲缘关系雌性尿气味, 但不能区分陌生的亲属和非亲属(Sun et al, 2005c)。而雌性根田鼠同胞尿气味识别的机制可能为共生熟悉和表型匹配两种模式的协同作用(Sun et al, unpublished data)。

根据动物对其他个体(譬如亲本、同胞、配偶等)的记忆时间, 可将记忆分成短时记忆和长时记忆两种类型。已有研究发现, 某些啮齿动物可以对刚刚遭遇的个体形成暂时的、短时(short-term)记忆(Gheusi et al, 1994; Popik & van Ree, 1998; Thor & Holloway, 1981, 1982), 并对其配偶选择产生不同程度的影响(Zhao et al, 1999, 2002)。由于采用判断标准的差异, 在对草原田鼠的研究中发现, 对分离不超过20d的同性同胞, 他们仍能识别, 20d以后, 其亲近行为减少而竞争行为增加(Paz y Miño & Tang-Martinez, 1999a); 而Gavish et al (1984)的研究则显示, 亲属识别仅仅是一个持续8—15d的短暂现象(亲属识别随时间消失; Ferkin, 1990; Lambin & Mathers, 1997), 因此, 田鼠一旦扩散, 个体间逐渐分离, 将会“忘掉”其亲属。

短时记忆(60 min左右)仅是社交记忆的一种表现形式, 但对配偶、亲属识别的记忆则可持续数天, 数周乃至数月, 并且涉及到与短期社交识别截然不同的认知神经系统。亲属识别、配偶对(pair bond)的形成以及优势等级等, 都将依赖于个体的长时(long-term)记忆能力, 籍此对熟悉的、曾经遭遇的同种个体进行区分(Demas et al, 1997; Kaba et al, 1989; Keeverne, 1998)。

尽管有了迁移物种或留居物种的长期社交关系

的证据, 然而迁移扩散或冬眠容易导致个体间长期的分离。经过8个月的越冬期后, 雄性 *Wilsonia citrina* 仍能将邻居鸟的鸣声和领域联系起来(Godard, 1991), 这表明动物对其他个体的声音和领域而非其个体本身有较长时间的记忆。经过26周的越冬期和99天的隔离后, 社会性的 *Polistes metricus* 仍能将巢伴和非巢伴分开(Ross & Gamboa, 1981), 然而在春季, 它们是否能够区分同巢个体, 目前尚不清楚。

已有研究发现, 断奶后不久, 田鼠也会扩散迁移(Boonstra et al, 1987; Ims, 1990; Lambin, 1994)。有些个体不迁移——留居个体(Boonstra et al, 1987); 而有些个体的迁移距离很短, 并在其出生区域附近建立自己的巢——母本巢区内个体(Lambin et al, 1992); 另有些个体可迁移达几千米的距离(Liro & Szacki, 1987; Steen, 1994)。Gundersen & Anderassen (1998)在对根田鼠(*M. oeconomus*)的研究中发现, 断奶根田鼠幼仔存在长距离扩散和短距离扩散两种类型。Sun et al (2005a)在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站中对根田鼠的野外观察发现, 雄性也可能存在迁移扩散的现象, 由此而存在遭遇过去熟悉个体的可能性。迁移鼠对熟悉和(或)亲本气味的记忆, 将有助于个体判断其与所遭遇个体的关系, 以减少个体间因食物、配偶以及领域等资源方面的竞争而导致在时间、能量上的投入, 避免不必要的伤害。

根田鼠可作为研究嗅觉记忆的好材料。Zhao et al (1999, 2002a, b, 2003)研究表明, 根田鼠能够根据熟悉性、个体大小或气味中携带的各种信息进行配偶选择以及近交回避; Sun et al (2004, 2005a, b, c)也指出, 根田鼠还能根据刺激气味中蕴涵的信息表现出不同的行为响应模式; 但有关根田鼠对亲本气味嗅觉记忆时间的研究, 尚未见报道。

鉴于上述, 本实验以高寒草甸金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛的优势动物根田鼠为实验动物, 分别研究雌性根田鼠对不同来源气味(包括亲本和陌生个体的尿)的行为响应模式, 探讨雌鼠对亲本气味的嗅觉记忆时间, 这将有助于我们对根田鼠亲属识别能力和机制方面的理解。

1 材料和方法

1.1 实验动物

野生根田鼠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, 将其置于西北高原生物研究所的动物饲养房内配对繁殖, 挑选 F1—F3 代不同年龄的健康雌性根田鼠作为实验动物。在其 20 日龄时, 将幼鼠与亲本分窝。所有动物饲养于 40 cm × 28 cm × 15 cm 的塑料箱内, 以清洁干燥的锯末作垫料, 棉花为巢材, 饮水充足, 食物主要为颗粒饲料 (北京科澳协力饲料有限公司), 另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, 光周期 14L:10D, 参照自然界的光照时间。

实验内容分以下两组:(1) 雌性根田鼠对父本气味嗅觉记忆时间的研究;(2) 雌性根田鼠对母本气味嗅觉记忆时间的研究。

数据收集时, 为了减少由于胎仔效应 (litter effects) 造成的行为选择偏好 (Martin & Bateson, 1993), 从每窝幼仔中仅选择健康雌性根田鼠 1 只作为实验动物。陌生鼠与实验鼠的亲本年龄类似、体重相近, 且保证至少生过一胎幼仔。

1.2 实验器材

行为观察箱为吕字形, 箱体为透明有机玻璃材料制作, 由 1 个气味源 (odorant) 箱 (30 cm × 30 cm × 30 cm) 和 1 个中立箱 (30 cm × 30 cm × 30 cm) 组成, 中间由透明的有机玻璃管 (长 25 cm, 直径 7 cm) 相连, 以闸门作为空气控制开关。以防止气味随意扩散。中立箱和气味源箱上方以透明的有机玻璃板作盖。在气味源箱中央, 置有一培养皿, 用以盛供体动物的新鲜尿, 并以其作为气味源。实验动物可在中立箱和气味源箱之间自由穿行 (Sun et al, 2005b)。

1.3 实验程序

气味源的制备: 用实验鼠的亲本及陌生鼠作为刺激鼠, 刺激鼠放于捕鼠笼中并将其放置于饲养箱上, 饲养箱上铺有两层纱网以分离粪尿。操作时, 手戴外科手套, 用镊子夹脱脂棉蘸取尿液后, 在洁净的培养皿 (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 20 min。

所有实验均在行为观察室内进行, 室内光照、温度和通风状况与饲养房一致。为了与光周期协调, 每天观察时间定为: 09:00—21:00。先将实验箱闸门关闭, 而后将气味源放入气味源箱中央, 静置 2 min, 随后用塑料管将实验动物固定在中立

箱中央让其适应 5 min 后, 打开闸门, 放开实验动物, 此时开始实验观察, 以秒表记录动物各种行为发生的时间, 若 5 min 内, 实验动物尚未进入气味源箱, 则取消该实验; 如动物在玻璃管内持续停留时间超过 3 min, 也将取消本次实验。实验期为 10 min, 实验结束后, 将实验动物放回原位置, 用酒精擦洗观察箱, 并用大量清水冲洗, 以避免各种残留气味对下组实验可能造成的影响。因此, 所有实验操作均戴外科手套。有关行为指标的定义描述参照 Sun et al (2004)。

1.4 数据分析

以秒表记录各种行为变量持续的时间, 数据输入计算机。数据统计分析采用 SPSS10.0 软件进行。运用 One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test (单变量 K-S 检验) 检验数据的分布型, 对其呈正态分布的变量, 用单因素方差分析 (one-way ANOVA); 若分布型为非正态分布, 则用 Mann-Whitney 检验 (非参数的独立样本检验) 以比较雌性根田鼠对亲本和陌生气味的行为响应差异。

2 结果

2.1 不同分开时间雌性根田鼠对父本气味的嗅觉记忆时间

分开 0 d 时, 除自我修饰 (在遭遇父本气味时自我修饰的频次极显著高于陌生雄鼠气味) 外, 雌鼠对父本和陌生雄鼠气味的响应无显著差异; 分开 10 d 时, 雌鼠对父本接近频次显著多于对陌生雄鼠气味的接近频次, 相反其对前者反标记显著少于后者, 其他行为指标间无明显差异; 分开 20 d 时, 雌鼠对父本和陌生雄鼠气味的行为反应无明显差异; 分开 30 d 时, 雌鼠对父本气味和陌生雄鼠气味的响应无任何显著差异; 分开 40 d 时, 雌鼠对父本气味和陌生雄鼠气味的响应无显著差异 (表 1)。

2.2 不同分开时间雌性根田鼠对母本气味的嗅觉记忆时间

比较不同分开时间雌性根田鼠对母本和陌生雌性个体气味行为响应后发现, 在未分窝时, 雌性根田鼠幼仔对母本和陌生雌鼠气味的行为响应无任何差异。分开 10 d 时, 雌鼠对陌生雌鼠气味的接近频次显著高于母本, 在其他行为指标上, 两者之间的差异并不明显。分开 20 d 时, 雌鼠对陌生雌鼠气味的接近潜伏期显著短于母本, 而其对陌生雌鼠气味的访问频次却显著多于母本。在其他行为指标上,

表 1 不同分开时间雌性根田鼠对父本和陌生雄鼠的气味识别(平均值 ± 标准误差)
 Tab. 1 Discrimination of paternal and strange male odours by females for different behaviours(mean ± SE)

行为变量 Behavioral variable	0 天 0 day		10 天 10 day		20 天 20 day		30 天 30 day		40 天 40 day	
	父本 Father n = 12	陌生 Strange n = 11	父本 Father n = 12	陌生 Strange n = 14	父本 Father n = 13	陌生 Strange n = 10	父本 Father n = 12	陌生 Strange n = 12	父本 Father n = 12	陌生 Strange n = 12
接近潜伏期 Approach latency (s/10 mins)	114.06 ± 28.02 ^a	132.82 ± 26.08 ^a	103.61 ± 31.02 ^a	94.19 ± 22.03 ^a	101.42 ± 22.50 ^a	41.60 ± 12.47 ^a	43.42 ± 16.10 ^a	43.02 ± 12.52 ^a	85.30 ± 26.12 ^a	97.88 ± 26.00 ^a
访问频次 Visit frequency (No./10 mins)	13.75 ± 2.02 ^a	15.91 ± 2.35 ^a	8.91 ± 1.70 ^a	14.54 ± 2.47 ^a	11.08 ± 2.01 ^a	16.11 ± 3.49 ^a	16.83 ± 3.52 ^a	15.55 ± 3.27 ^a	10.27 ± 1.41 ^a	10.36 ± 2.56 ^a
访问时间 Visit time (s/10 mins)	334.10 ± 28.97 ^a	273.23 ± 19.20 ^a	366.16 ± 32.70 ^a	351.00 ± 27.99 ^a	350.19 ± 23.41 ^a	386.99 ± 33.14 ^a	407.80 ± 26.99 ^a	387.47 ± 25.24 ^a	362.41 ± 22.14 ^a	357.43 ± 21.41 ^a
嗅闻频次 Sniff/lick frequency (No./10 mins)	6.42 ± 1.69 ^a	4.91 ± 1.34 ^a	6.82 ± 1.52 ^a	7.62 ± 0.81 ^a	6.00 ± 1.29 ^a	7.89 ± 1.02 ^a	9.00 ± 1.30 ^a	7.73 ± 0.80 ^a	8.09 ± 1.29 ^a	7.82 ± 1.89 ^a
嗅闻时间 Sniff/lick time (s/10 mins)	16.44 ± 4.74 ^a	14.93 ± 4.30 ^a	22.08 ± 5.63 ^a	28.72 ± 3.95 ^a	17.79 ± 4.03 ^a	20.16 ± 4.48 ^a	20.15 ± 3.74 ^a	20.02 ± 2.76 ^a	28.84 ± 7.39 ^a	23.19 ± 4.50 ^a
接近频次 Approach frequency (No./10 mins)	2.17 ± 0.65 ^a	1.09 ± 0.44 ^a	3.55 ± 0.67 ^a	1.85 ± 0.53 ^b	2.33 ± 0.57 ^a	3.44 ± 0.82 ^a	3.08 ± 0.79 ^a	3.00 ± 0.47 ^a	3.18 ± 0.83 ^a	2.36 ± 0.45 ^a
自我修饰 Self-grooming (No./10 mins)	6.67 ± 1.74 ^a	2.00 ± 0.56 ^b	4.55 ± 1.25 ^a	3.77 ± 0.84 ^a	5.75 ± 1.12 ^a	4.78 ± 0.97 ^a	9.67 ± 1.94 ^a	8.36 ± 1.50 ^a	8.64 ± 1.87 ^a	4.09 ± 1.00 ^a
反标记 Counter mark (No./10 mins)	1.50 ± 0.47 ^a	1.45 ± 0.40 ^a	1.18 ± 0.33 ^a	2.92 ± 0.64 ^b	1.00 ± 0.33 ^a	1.56 ± 0.53 ^a	3.17 ± 0.99 ^a	2.27 ± 0.68 ^a	0.91 ± 0.31 ^a	1.73 ± 0.63 ^a

相同字母表示两者之间的差异不显著; 不同字母表示两者之间差异显著 (Mann-Whitney 检验)。

Two letters the same between paternal and strange odours indicates insignificant difference; Different letters between paternal and strange odours indicates significant difference (Mann-Whitney test).

表 2 不同分开时间雌性根田鼠对母本和陌生雌鼠的气味识别 (平均值 \pm 标准误)

Tab. 2 Discrimination of maternal and strange female odours by females for different behaviours (mean \pm SE)

行为变量 Behavioral variable	0 天 0 day (n = 11)		10 天 10 day (n = 11)		20 天 20 day (n = 11)		30 天 30 day (n = 11)		40 天 40 day (n = 11)	
	母本 Mother	陌生 Strange								
接近潜伏期 Approach latency (s/10 mins)	97.60 \pm 22.74 ^a	79.83 \pm 18.72 ^a	76.35 \pm 16.08 ^a	34.20 \pm 31.99 ^a	110.36 \pm 23.98 ^a	37.32 \pm 8.85 ^b	23.48 \pm 6.18 ^a	104.64 \pm 30.82 ^a	46.14 \pm 18.48 ^a	54.07 \pm 16.19 ^a
访问频次 Visit frequency (No./10 mins)	12.92 \pm 1.40 ^a	15.92 \pm 2.99 ^a	13.67 \pm 1.82 ^a	10.60 \pm 1.37 ^a	9.08 \pm 1.07 ^a	14.70 \pm 2.42 ^b	20.73 \pm 3.59 ^a	9.00 \pm 0.96 ^b	19.40 \pm 2.77 ^a	10.27 \pm 1.66 ^b
访问时间 Visit time (s/10 mins)	308.54 \pm 23.24 ^a	319.14 \pm 31.05 ^a	350.55 \pm 33.44 ^a	284.23 \pm 24.14 ^a	350.02 \pm 22.50 ^a	409.12 \pm 35.48 ^a	426.85 \pm 22.77 ^a	326.92 \pm 40.52 ^b	397.00 \pm 28.14 ^a	415.08 \pm 25.12 ^a
嗅舔频次 Sniff/lick frequency (No./10 mins)	6.17 \pm 0.67 ^a	6.53 \pm 1.92 ^a	8.17 \pm 1.56 ^a	7.20 \pm 1.78 ^a	9.50 \pm 1.66 ^a	8.20 \pm 0.88 ^a	10.00 \pm 2.61 ^a	5.36 \pm 1.23 ^a	9.30 \pm 2.46 ^a	9.18 \pm 1.48 ^a
嗅舔时间 Sniff/lick time (s/10 mins)	20.29 \pm 4.11 ^a	31.11 \pm 16.98 ^a	30.85 \pm 7.72 ^a	30.91 \pm 10.08 ^a	34.94 \pm 9.18 ^a	22.17 \pm 4.61 ^a	37.65 \pm 14.85 ^a	28.65 \pm 11.02 ^a	31.76 \pm 12.82 ^a	33.71 \pm 7.49 ^a
接近频次 Approach frequency (No./10 mins)	3.67 \pm 0.64 ^a	2.42 \pm 0.47 ^a	2.50 \pm 0.45 ^a	1.20 \pm 0.42 ^b	2.67 \pm 0.45 ^a	4.00 \pm 0.80 ^a	4.36 \pm 0.70 ^a	1.00 \pm 0.45 ^b	3.90 \pm 0.69 ^a	2.09 \pm 0.48 ^b
自我修饰 Self-grooming (No./10 mins)	4.42 \pm 1.03 ^a	3.00 \pm 0.51 ^a	6.33 \pm 1.84 ^a	3.10 \pm 0.84 ^a	7.33 \pm 2.22 ^a	5.40 \pm 1.24 ^a	11.45 \pm 1.88 ^a	5.18 \pm 1.46 ^b	7.80 \pm 1.47 ^a	6.91 \pm 1.73 ^a
反标记 Counter-mark (No./10 mins)	1.58 \pm 0.56 ^a	1.03 \pm 0.29 ^a	2.08 \pm 0.50 ^a	1.00 \pm 0.49 ^a	1.92 \pm 0.83 ^a	1.10 \pm 0.46 ^a	1.70 \pm 0.63 ^a	0.55 \pm 0.28 ^a	0.90 \pm 0.50 ^a	1.36 \pm 0.34 ^a

相同字母表示两者之间的差异不显著; 不同字母表示两者之间差异显著 (Mann-Whitney 检验)

Two letters the same between paternal and strange odours indicates insignificant difference; Different letters between paternal and strange odours indicates significant difference (Mann-Whitney test).

两者之间的差异并不明显。分开 30 d 时,对母本和陌生雌鼠气味的访问频次、访问时间、接近频次和自我修饰间的差异均达到显著水平,其对母本气味的反标记频次也多于陌生雌鼠,但尚未达到显著水平。分开 40 d 时,对母本气味的访问频次和接近频次仍显著多于陌生雌鼠,其他指标间无明显差异(表 2)。

3 讨论

对草原田鼠的研究发现,对分离不超过 20 d 的同性同胞,草原田鼠仍能识别,20 d 以后,其亲近行为减少,而竞争行为增加(Paz y Miño & Tang-Martinez, 1999b);在以自我修饰为指标、以巢材为气味源为条件,对草甸田鼠和草原田鼠的对比研究中发现,分开 20 d 后,雌雄草甸田鼠丧失了对异性同胞气味的记忆;在分开 30 d 后,雄性草原田鼠不再能够识别其异性同胞的气味,而雌鼠仍能识别的其异性同胞的气味(Paz y Miño et al, 2002)。以上研究结果显示,两种田鼠嗅觉记忆时间的差异可能与其婚配制度的不同有关。

本文第一组实验结果表明,在亲子分开 10 d 以内时,雌性根田鼠对父本和陌生雄鼠气味的行为响应模式存在差异,因此,雌性根田鼠仍能够将父本气味与陌生雄鼠气味分开;亲子分开 20—40 d 时,雌性根田鼠对父本和陌生雄鼠气味的行为响应模式无任何差异,因此,分开 20 d 后,雌性根田鼠失去了对父本气味的识别能力。而雌性根田鼠对父本气味的嗅觉记忆时间可以持续到亲子分开 10—20 d。第二组实验的结果表明,在亲子分开 40 d 以内时,雌性根田鼠对母本和陌生雌鼠气味的行为响应模式存在显著差异,因此,雌性根田鼠仍能够将母本气味与陌生雌鼠气味分开。故而,雌性根田鼠对母本气味的嗅觉记忆时间可以持续到亲子分开 40 d。

我们的研究结果表明,雌性根田鼠对父本气味的记忆时间与其性成熟水平同步。根据 Liang et al (1982) 的研究和我们的观察,随着日龄的增加,雌性卵巢逐渐开始发育,但能够进行交配的日龄大约在 50 日龄以后,因为在此之前,雌性阴道尚未开口。让人疑惑的是:雌性根田鼠应该在性成熟以后仍然能够识别父本的气味,才有利于近交回避,增加自身的适合度,但由本实验结果却发现,雌鼠在性成熟以后逐渐失去了对父本气味记忆。我们推测,造成此种现象的原因可能有两个:其一,亲属

识别的压力主要由雄性承担,即父本对雌性后代气味的记忆时间长于雌性后代对父本气味的记忆时间;其二,由于利亲行为和合作育幼的需要,雌性后代根本没必要记住父本的气味。野外研究的结果也表明,根田鼠为母系群(Lambin et al, 1992; Ims et al, 1993; Aars et al, 1994, 1995; Santos et al, 1995; Andreassen et al, 1998; Bjornstad et al, 1998),雌性后代主要辅助母本照顾刚出生的同胞鼠。

雌性根田鼠对母本气味的记忆时间可能与其抚育后代机制有关。已有的研究也证实了这点,在野外,根田鼠主要以断奶雌鼠与母本共居组成的母系群为主(Lambin et al, 1992; Ims et al, 1993; Aars et al, 1994, 1995; Santos et al, 1995; Andreassen et al, 1998; Bjornstad et al, 1998)。在笼养条件下,对根田鼠亲本行为的研究发现,母本的在巢时间、抚育时间、修饰幼仔时间以及衔叼幼仔时间等亲本行为均显著大于父本,即在抚育后代时母本的投资较多,而父本的投资较少。

已有的工作表明,田鼠可能拥有不同类型的社会记忆。譬如,近交回避实验中,分开 8—15 d 时,21 日龄的草原田鼠同胞之间出现交配行为,同胞不分开时,此现象极少发生。出生后共养 50 d 的同胞间出现交配行为,需要 15 d 的分离才能实现(McGuire & Getz, 1981; Gavish et al, 1984)。在社会交往实验中,分开 20 d 以内时,草原田鼠同性同胞间仍可以识别(譬如较多的亲昵行为),分开时间超过 20 d 时,同胞间的亲昵行为减少,而攻击行为增加,已失去互相识别的能力(Paz y Miño & Tang-Martinez, 1999a, b)。总之,同胞间的识别不仅依赖于时间、空间因素(Firkin, 1990),还依赖于动物的年龄、性别、发育程度、繁殖状态等因子(Paz y Miño et al, 2002)。此外,子亲识别时嗅觉记忆时间的逐渐丧失与子亲识别的潜在机制有关。已有的研究指出:交叉抚育雄性根田鼠同胞识别的机制为共生熟悉模式(Sun et al, 2005c),而雌性根田鼠进行同胞识别时,既受遗传关系的影响,也受熟悉性的影响(Sun et al, unpublished data),这就提示我们,雌雄根田鼠在不同的社交试验中可能采取不同类型的亲属识别机制(即表型匹配和共生熟悉协同作用的模式)。这就部分地解释了为什么本实验中雌性根田鼠对雌雄亲本气味嗅觉记忆时间的差异问题。

总之,本项研究发现,雌鼠对父本气味的嗅觉

记忆时间可以持续到亲子分开 10—20 d 之间; 对母本气味的嗅觉记忆时间可以持续到亲子分开 40 d 以上。若想准确理解雌性根田鼠对亲本气味的记忆

时间及差异, 还需要开展大量的野外调查工作, 如根田鼠的迁移扩散模式、社群结构以及是否存在利亲行为和合作育幼现象等。

参考文献:

- Aars J, Andreassen HP, Ims RA. 1994. The use of fluorescent pigment for establishing mother-offspring relationships in small mammals [J]. *Mammalia*, **58**: 649–655.
- Aars J, Andreassen HP, Ims RA. 1995. Root voles (*Microtus oeconomus*): Litter sex ratio variation in fragmented habitat [J]. *J Anim Ecol*, **64**: 459–472.
- Andreassen HP, Hertzberg K, Ims RA. 1998. Space use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus* [J]. *Ethology*, **79**: 1223–1235.
- Bjornstad ON, Andreassen HP, Ims RA. 1998. Effects of habitat patchiness and connectivity on the spatial ecology of the root vole *Microtus oeconomus* [J]. *J Anim Ecol*, **67**: 127–140.
- Boonstra R, Krebs CJ, Gaines MS, Johnson ML, Craine ITM. 1987. Natal philopatry and breeding systems in voles (*Microtus* spp.) [J]. *J Anim Ecol*, **56**: 655–673.
- Demas GE, Williams JM, Nelson RJ. 1997. Amygdala but not hippocampal lesions impair olfactory memory for mate in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) [J]. *Am J Physiol*, **273**: 1683–1689.
- Ferguson JN, Young LJ, Insel TR. 2002. The neuroendocrine basis of social recognition [J]. *Front Neuroendocrinol*, **23**: 200–224.
- Ferkin MH. 1990. Scent marking by resource holder: Alternative mechanisms for advertising the costs of competition [A]. In: Macdonald DW, Muller-Schwarze D, Natynczuk SE. Chemical Signals in Vertebrates [C]. Oxford: Oxford University Press, 315–328.
- Gavish L, Hofmann JE, Getz LL. 1984. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster* [J]. *Anim Behav*, **32**: 362–366.
- Gheusi G, Bluth R-M, Goodall G, Dantzer R. 1994. Social and individual recognition in rodents: Methodological aspects and neurobiological bases [J]. *Behav Process*, **33**: 59–87.
- Godard R. 1991. Long-term memory of individual neighbours in migratory songbird [J]. *Nature*, **350**: 228–229.
- Gundersen G, Anderassen HP. 1998. Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus* [J]. *Anim Behav*, **56**: 1355–1366.
- 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.
- Ims RA, Rostad J, Wegge P. 1993. Predicting space use responses to habitat fragmentation: Can voles *Microtus oeconomus* serve as an experimental model system (EMS) for capercaillie grouse *Tetrao urogallus* in boreal forest [J]. *Biol Conserv*, **62**: 536–550.
- Kaba H, Rosser A, Keverne B. 1989. Neural basis of olfactory memory in the context of pregnancy block [J]. *Neuroscience*, **32**: 657–662.
- Keverne EB. 1998. Vomeronasal/accessory olfactory system and pheromonal recognition [J]. *Chem Senses*, **23**: 491–494.
- Lambin X, Krebs CJ, Scott B. 1992. Spacing system of the tundra vole *Microtus oeconomus* during the breeding season in Canada's western arctic [J]. *Can J Zool*, **70**: 2068–2072.
- Lambin X. 1994. Territory acquisition and social facilitation by litter-mate Townsend's voles (*Microtus townsendii*) [J]. *Ethol Ecol Evol*, **6**: 213–220.
- Lambin X, Mathers C. 1997. Dissipation of kin discrimination in Orkney voles *Microtus arvalis* orcadensis: A laboratory study [J]. *Ann Zool Fenn*, **34**: 23–30.
- Liang JR, Zeng JX, Wang ZW, Han YC. 1982. The growth and development of root vole (*Microtus oeconomus*) [J]. *Plateau Biol Sin*, **1**: 195–207. [梁杰荣, 曾缙祥, 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.]
- Liro A, Szacki J. 1987. Movement of field mouse *Apodemus agrarius* (Pallas) in a suburban mosaic of habitats [J]. *Oecologia*, **74**: 438–440.
- Martin P, Bateson P. 1993. *Measuring Behaviour*. 2nd ed [M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- McGuire M, Getz LL. 1981. Incest taboo between sibling *Microtus ochrogaster* [J]. *J Mammal*, **62**: 213–215.
- Paz y Miño G, Tang-Martinez Z. 1999a. Effects of isolation on sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster* [J]. *Anim Behav*, **57**: 1091–1098.
- Paz y Miño G, Tang-Martinez Z. 1999b. Effects of exposures to siblings or sibling odours on sibling recognition in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) [J]. *Can J Zool*, **77**: 118–123.
- Paz y Miño G, Leonard ST, Ferkin MH, Trimble JF. 2002. Self-grooming and sibling recognition in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, and prairie voles, *M. ochrogaster* [J]. *Anim Behav*, **63**: 331–338.
- Popik P, van Ree JM. 1998. Neurohypophyseal peptides and social recognition in rats [J]. *Prog Brain Res*, **119**: 415–436.
- Ross NM, Gamboa GJ. 1981. Nestmate discrimination in social wasps (*Polistes metricus*, Hymenoptera: Vespidae) [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **9**: 163–165.
- Steen H. 1994. Low survival of long distance dispersers of the root vole (*Microtus oeconomus*) [J]. *Ann Zool Fenn*, **31**: 271–274.
- Sun P, Zhao YJ, Zhao XQ. 2004. Sexual dimorphism of odour 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, Wei WH, Zhao YJ, Xu SX, Zhao TB, Zhao XQ. 2005a. Effects of locally environmental warming on root vole population in winter [J]. *Acta Theriol Sin*, **25**(3): 261–268. [孙平, 魏万红, 赵亚军, 徐世晓, 赵同标, 赵新全. 2005a. 局部环境增温对根田鼠冬季种群的影响. 兽类学报, **25**(3): 261–268.]
- Sun P, Zhao YJ, Zhao XQ, Li BM. 2005b. Male siblings competition and the 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. 2005b. 雌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.]
- Sun P, Zhao YJ, Zhao XQ, Xu SX, Li BM. 2005c. Kin recognition in cross-fostered colonies of root voles (*Microtus oeconomus*): Male response to urine odor of female siblings [J]. *Zool. Res*, **26**(5): 460–466. [孙平, 赵亚军, 赵新全, 徐世晓, 李保明. 2005c. 基于交叉抚育的雌性根田鼠对异性同胞尿气味的识别. 动物学研究, **26**(5): 460–466.]
- Thor DH, Holloway WR. 1981. Persistence of social investigatory behavior in the male rat: Evidence for long-term memory of initial copulatory experience [J]. *Anim Learn Behav*, **9**: 561–565.
- Thor DH, Holloway WR. 1982. Social memory of the male laboratory rat [J]. *J Comp Psychol*, **96**: 1000–1006.
- 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): 287–297. [赵亚军, 房继明, 孙儒泳. 1999. 根田鼠的熟悉性及其自然动情下的配偶选择. 兽

类学报, 19(4):287-297.]

- 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 andarimus* and *M. oeconomus* [J]. *Acta Zool Sin*, 48(2):167-174. [赵亚军, 邵发道, 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, 邵发道, 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 pubes cent 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.]

(上接第 140 页)

- | | | | |
|----------|----------------------|-----|----------------------------|
| 李照会 | 山东农业大学植保学院 | 武正军 | 广西师范大学生命科学院 |
| 刘定震 | 北京师范大学生命科学院 | 夏庆友 | 西南农业大学蚕学与生物技术学院农业部蚕桑学重点实验室 |
| 刘海金 | 黑龙江水产研究所 | 肖春杰 | 云南大学生命科学学院 |
| 刘乃发 | 兰州大学生命科学学院动物研究所 | 谢 锋 | 中国科学院成都生物研究所 |
| 柳树群 | 云南大学生物资源保护与利用重点实验室 | 徐奎栋 | 中国科学院海洋研究所 |
| 龙勇诚 | 美国大自然保护协会中国项目部 | 徐兆礼 | 东海水产研究所 |
| 卢 欣 | 武汉大学生命科学学院 | 杨东山 | 内蒙古大学实验动物研究中心 |
| 陆健健 | 华东师范大学河口海岸国家重点实验室 | 杨 光 | 南京师范大学生命科学学院 |
| 吕雪梅 | 中山大学生命科学院 | 杨利国 | 华中农业大学动物科技学院 |
| 马合木提·哈力克 | 新疆大学生命科学与技术学院资源生物研究所 | 杨卫军 | 浙江大学生命科学学院生物技术系 |
| 马 岚 | 云南大学单克隆抗体工程技术中心 | 叶 辉 | 云南大学生命科学院生物系 |
| 马 鸣 | 中国科学院新疆生态与地理研究所 | 印象初 | 山东农业大学植保学院 |
| 马志军 | 复旦大学生命科学学院 | 尤永隆 | 福建师范大学生命科学学院 |
| 芮 荣 | 南京农业大学动物医学院 | 于华容 | 内蒙古民族大学农学院 |
| 史宪伟 | 云南农业大学 | 于 黎 | 云南大学生物资源保护与利用重点实验室 |
| 宋延龄 | 中国科学院动物研究所 | 于晓东 | 中国科学院动物研究所 |
| 邵发道 | 陕西师范大学生命科学学院 | 俞 英 | 中国农业大学动物科技学院 |
| 唐文乔 | 上海水产大学鱼类研究室 | 翟保平 | 南京农业大学昆虫学系 |
| 滕丽微 | 华东师范大学生命科学学院 | 张春光 | 中国科学院动物研究所 |
| 王小明 | 华东师范大学生命科学学院 | 张 立 | 北京师范大学生态研究所 |
| 王雅春 | 中国农业大学动物科技学院 | 张堰铭 | 中国科学院西北高原生物研究所 |
| 王彦平 | 中国科学院动物研究所 | 张正旺 | 北京师范大学生命科学学院 |
| 王雁玲 | 中国科学院动物研究所 | 章孝荣 | 安徽农业大学动物科技学院 |
| 王跃招 | 中国科学院成都生物研究所 | 赵金良 | 上海水产大学生命学院 |
| 魏辅文 | 中国科学院动物研究所 | 赵 俊 | 华南师范大学生命科学学院 |
| 吴孝兵 | 安徽师范大学生命科学学院 | 赵 亮 | 中科院西北高原生物所 |
| 吴应积 | 内蒙古大学哺乳动物生殖生物学及生物技术室 | 赵 文 | 大连水产学院辽宁省省级高校水生生物学重点实验室 |
| 吴跃峰 | 河北师范大学生命科学学院 | 赵欣如 | 北京师范大学 |

(下转第 166 页)