

不同社会等级雄性根田鼠对自身和同性陌生气味的辨别

孙平^{1, 2} 赵亚军^{3*} 徐世晓¹ 赵新全^{1*}

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

(2 河南科技大学动物科技学院, 洛阳, 471003)

(3 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)

摘要: 采用两两遭遇法确定雄性根田鼠的社会等级, 然后以新鲜尿作气味源, 在行为选择箱中观察不同社会等级雄性根田鼠对自身气味和非自身气味的行为响应模式, 结果表明: 种群中从属个体对自身尿液存在明显偏好, 其对自身尿液的接近潜伏期显著短于非自身尿液, 而访问时间、自我修饰频次都显著高于非自身尿液; 种群中优势个体则优先访问非自身尿液, 其对非自身尿液的访问时间、嗅舔时间、自我修饰及反标记均显著高于自身尿液; 对非自身尿液, 不同社会等级雄性个体之间存在明显不同的行为反应模式。这说明, 不同社会等级雄性根田鼠具有自我识别的能力且模式不同, 同时其对非自身尿气味响应模式的差异也与自身的社会等级有关。

关键词: 根田鼠; 尿气味; 社会等级; 自我识别

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2006) 03 - 0280 - 05

The discrimination to self and novel odours of male root voles (*Microtus oeconomus*) in different social status

SUN Ping^{1, 2}, ZHAO Yajun^{3*}, XU Shixiao¹, ZHAO Xinquan^{1*}

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

(2 Henan University of Science and Technology, College of Animal Science and Technology, Luoyang, 471003, China)

(3 Ministry of Agriculture Key Laboratory for Agro-Biological Environmental Engineering, China Agricultural University, Beijing, 100083, China)

Abstract: Social status of male root voles (*Microtus oeconomus*) was determined by dyadic interaction test. The behavioral patterns displayed by male root voles of different social status to fresh urine from self and non-self males were investigated in a behavioral choice maze. The results showed that Subordinates preferred odors of self to non-self ones. There was a significant difference in approach latency between scent of self and non-self. They spent more time visiting the scent of self than they did visiting non-self ones. In addition, they self-groomed more frequently in scent of self box than in non-self box. Dominants preferred odors of non-self to self odors, there were significant differences between the visit time to scent of self and non-self in the duration of sniffing/licking time, self-grooming, and countermarking. There was a significant difference between the dominants and subordinates in behavioral patterns in response to odors. The results indicate that male voles of different social status had the ability for self-recognition, it also suggested that male root voles' different discrimination patterns and the different response patterns to scents of non-self odors were related to their social status.

Key words: Root vole (*Microtus oeconomus*); Social status; Self-recognition; Urine scent

区分自我与非自我的能力是地球生命的基本组
织原则 (Tustusi, 2004)。在种类繁多的社交活动

中, 自我识别能力可以降低能量消耗, 减少不必要的
争斗和伤害, 因此 Grosberg (1988) 认为所有的

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30100016) 和 (30500073); 河南科技大学人才科研基金项目 (05 - 129); 河南科技大学学
校研究基金资助项目 (2006ZY054)

作者简介: 孙平 (1975 -), 男, 博士, 主要从事动物种群生态学和行为生态学研究. E-mail: pingsunny@msn.com.

收稿日期: 2005 - 10 - 19; 修回日期: 2006 - 02 - 13

* 通讯作者, correspondence author, E-mail: yajunzhao1@263.net, xqzhao@nwpb.ac.cn

自我/非自我识别都必须是精确的。自我识别就是以自身气味为模板将所遭遇的非自身气味(包括亲属和陌生气味)区别开来的能力,其机制为自我匹配(Self-matching)即动物通过学习记住自身表型的某些特征,并在以后的识别中以此为模板将其他亲属(亲属识别)或同种个体(种内识别)区分开来(Holmes and Sberman, 1982)。Mateo and Johnston (2000)的研究发现,出生后即被陌生非亲属饲养的金色中仓鼠(*Mesocricetus auratus*)能够识别陌生亲属与非亲属的气味。这就提示我们,金色中仓鼠在自身发育过程中,能够通过学习从而对自身气味的某些特征产生记忆,并以此为模板与陌生亲属的气味进行比对,对陌生亲属和非亲属气味进行有效识别。

自我识别要求极高的准确性,该准确性的获得是由识别时利用的表型特征极度多态性的维持决定的(Tustusi, 2004)。与利用巢伴或者亲本气味作模板的识别相比,自我匹配的识别具有许多潜在优势。首先,当幼仔中多父权存在时,自我匹配可以调节亲属识别,从而区分同等熟悉程度的母系全同胞和半同胞(Mateo and Johnston, 2000)。其次,当动物首次遭遇陌生亲属,比如第1次遭遇父系半同胞或者扩散导致的不同胎次间同胞相遇时,自我匹配可以调节其亲属识别(Holmes and Sberman, 1982)。再次,可以调节brood parasites的种内识别(Hauber *et al.*, 2000; Hauber and Sberman, 2003)。最后,在评价亲属关系时,自我匹配比以亲本或同胞气味为模板提供更加可靠的信息(Mateo, 2002),因为动物自身气味比其他亲属的气味更能反映自身的表型(Mateo and Johnston, 2003)。

尽管有机体自我/非自我识别已经得到广泛研究,但多集中在某些海生无脊椎动物(Oka, 1970; Hildemann *et al.*, 1979; Gröberg, 1988),社会性昆虫(Stuart and Herbers, 2000; Suarez *et al.*, 2002; Tustusi, 2004)等,对啮齿类动物的研究相对较少(Mateo and Johnston, 2000)。我们的研究发现,雄性根田鼠(*Microtus oeconomus*)具有社会等级,且处于不同等级的个体对陌生气味的响应模式存在差异(孙平等, 2005a),同时,80日龄时,基于交叉抚育的雄性根田鼠能够识别熟悉和陌生的无亲属关系雌性尿液气味,但不能区分陌生的亲属和非亲属(孙平等, 2005b),因此,经过一段时间的分隔后,有交叉抚育经历的雄鼠不能识别陌生的异性亲属和非亲属。然而,不同社会等级雄性根

田鼠是否能够辨别自身和同种其他个体的尿气味,其自我识别的模式如何,尚未见报道。

在中立竞技场中遭遇的两个体互动(dyadic interaction)是确定社会等级最简单的方法(Drews, 1993)。对于嗅觉通讯在其社会生活中具有重要作用的动物,例如啮齿动物,遭遇的2个个体也可以通过尿标记的多少确定其社会等级(Roszenfeld and Rasmont, 1991; Drickamer, 1992)。本实验中,首先采用两两互作法统计两雄性根田鼠互动竞争时尿标记的差异以确定优势鼠和从属鼠(孙平等, 2005a),然后,分别取自身和陌生雄性个体新鲜尿作为刺激性气味源,进行优势鼠和从属鼠对自身和非自身雄性尿气味的行为响应实验,分析雄性根田鼠的自我识别能力,并探讨处于不同社会等级的根田鼠自我识别的模式。

1 研究方法

1.1 实验动物

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°49'N, 101°12'~101°33'E)附近,在中国科学院西北高原生物研究所动物饲养室内繁殖的F1~F3代为实验种群。动物饲养在40 cm × 28 cm × 15 cm的塑料箱内,以干净的锯末为铺垫,棉花作巢材,为保证巢箱的清洁和卫生,每周至少更换1次铺垫和巢材,水和食物供应充足,并提供少量的胡萝卜,室温控制在22 ± 2,光周期为14L 10D,光亮始于08:00(孙平等, 2004)。实验动物为12对同巢饲养的雄性同胞,其日龄为90~120 d。实验动物在断奶(20 d)后就与亲本分开,两两饲养直至进行本项实验。已有的研究发现共养雄性同胞之间很少有攻击行为,可以形成拥有支配—从属关系的社会等级(赵亚军等, 2003)。

1.2 实验装置

气味识别实验的行为选择箱为品字形,材料为透明的有机玻璃,由2个气味源(odorant)箱(30 cm × 30 cm × 30 cm)和1个中立箱(45 cm × 30 cm × 30 cm)组成,中立箱由2根有机玻璃管(长20 cm,直径7 cm)与气味源箱相连,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,以培养皿(直径8 cm)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(孙平等, 2004, 2005a)。

1.3 实验程序

1.3.1 社会等级的判定

采用两两互作法,在气味选择实验前 5 d 进行。本实验中共用 12 对同巢饲养的雄性同胞,其中 1 只的体重明显比另外 1 只大。在室内,根田鼠 1 对雄性同胞在断奶后仍可共居至成年,而很少有伤害性攻击行为,表现出较高的社会容忍性;但是其社会等级较明显,可从体型和体重指标加以判断,在两两遭遇和配偶选择实验中,两者行为差异与它们的体型差异是一致的(赵亚军等, 2003; 孙平等, 2005a)。啮齿动物尿标记可以提供反映其社会等级的信息(Drickamer, 2001),而两两互作实验是判断社会等级无伤害性的、最简单的方法(Drews, 1993; 赵亚军等, 2003)。因此,本文通过两两互作法,分别统计二者尿标记的斑和条数(Roszenfeld and Rasmont, 1991; Drickamer, 1992, 2001; 孙平等, 2005a),以此来判断两者的社会等级。

1.3.2 气味源的制备

在气味识别实验的当天,以捕鼠笼将刺激鼠(包括实验雄鼠本身和同性陌生个体)分别放在清洗干净的饲养箱上,饲养箱上铺有两层纱网隔离粪尿。用镊子夹着脱脂棉沾取刺激鼠的尿液,在清洗干净的培养皿内涂匀并放在培养皿中央。为保证气味源的新鲜度,尿液取样不超过 20 min。为避免其他气味对实验的干扰,所有实验操作都戴橡胶手套进行。

气味源包括实验鼠自身气味和非自身气味(陌生气味)。实验前,实验鼠与非自身气味供体动物从未谋面也无任何亲属关系,避免了熟悉性和亲属关系对本实验的可能影响。

1.3.3 行为观察

实验在行为选择箱内进行,选择箱内的光照、温度和通风状况与饲养箱相同,行为观察时间为 09:00~18:00。首先,将实验动物放入中立箱并能自由出入两气味源箱,适应 5 min;然后用透明塑料管将其固定在中立箱中央,关闭闸门;接着把来自自身和陌生个体的气味源分别放入 2 个气味源箱中央,静置 2 min;最后打开闸门,放开实验动物,实验开始,观察并以秒表记录动物各种行为发生的频次和时间。如在 5 min 内,实验动物没有进入任一气味源箱,则取消该实验;如果动物在玻璃管内持续停留时间超过 3 min 亦取消该次实验。10

min 后结束实验,将实验动物放回原位置,用 75% 酒精擦拭观察箱,并用大量清水冲洗,以除去可能影响下组实验的各种气味。然后烘干并间隔 30 min 再进行下一次实验,本实验中共统计了接近潜伏期、访问时间、嗅舔时间、自我修饰频次和反标记频次等指标,有关行为指标的定义参见孙平等(2004)的描述。

1.4 数据分析

将观察记录行为变量的持续时间、发生频次数据输入计算机,统计分析利用 SPSS 11.0 软件包执行。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,故采用 Wilcoxon 检验比较实验动物对自身和非自身气味的行为响应差异;用 Mann-Whitney 检验(非参数的独立样本 U 检验)比较优势鼠和从属鼠对陌生气味的行为响应差异。 $P < 0.05$ 被认为差异显著。

2 结果

2.1 从属鼠的自我识别模式

Wilcoxon 检验结果表明,从属鼠对自身气味存在明显偏好。其对自身气味的接近潜伏期显著短于对非自身气味的接近潜伏期($P < 0.05$),其自身气味的访问时间显著多于非自身气味($P < 0.05$),对自身、非自身气味的嗅舔时间无明显差异(图 1 a);其自身气味的自我修饰频次也显著多于非自身气味($P < 0.05$),而反标记数量,二者之间无显著差异(图 1 b)。

2.2 优势鼠的自我识别模式

Wilcoxon 检验结果表明,优势鼠对非自身气味的接近潜伏期显著短于对自身气味的接近潜伏期($P < 0.05$),优势鼠对非自身气味的访问时间($P < 0.05$)和嗅舔时间($P < 0.01$)都明显高于自身气味(图 2 a)。而在对自身和非自身气味的自我修饰频次和反标记数量上,二者之间的差异均达到显著水平($P < 0.05$)(图 2 b)。

2.3 从属鼠和优势鼠对非自身气味的识别模式

Mann-Whitney 检验的结果表明,优势鼠和从属鼠对非自身气味的行为响应存在显著差异,从属鼠对非自身气味的接近潜伏期显著长于优势鼠($P < 0.05$),而其访问时间极显著少于对方($P < 0.01$),两者对非自身气味嗅舔时间的差异没有达到显著水平($P > 0.05$)。

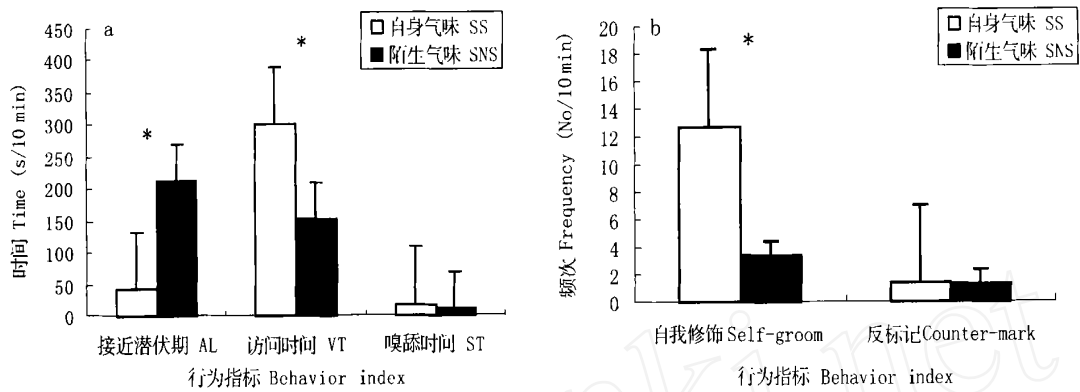


图1 从属鼠对自身和非自身雄性尿的行为响应 (平均值 \pm 标准误)

Fig. 1 Behavioral responses to scent of self and non-self male urine by subordinates (mean \pm SE). * $P < 0.05$; SS: Scent of self; SNS: Scent of non-self; AL: Approach latency; VT: Visit time; ST: Sniff time

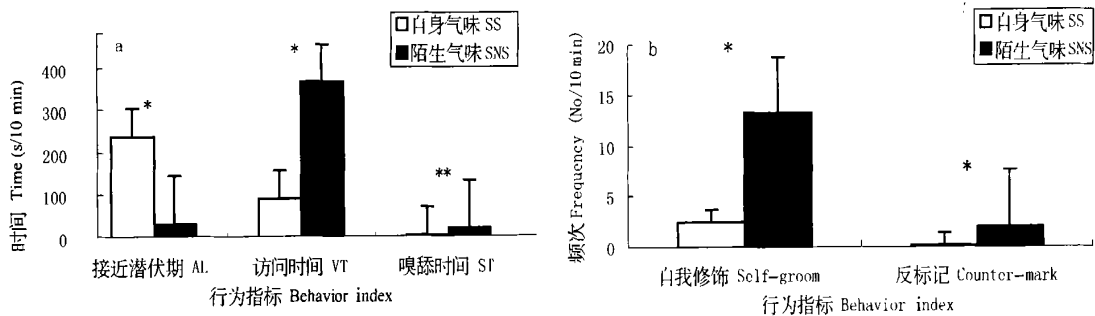


图2 优势鼠对自身和非自身雄性尿的行为响应 (平均值 \pm 标准)

Fig. 2 Behavioral responses to scent of self and non-self male urine by dominants (mean \pm SE). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; SS: Scent of self; SNS: Scent of non-self; AL: Approach latency; VT: Visit time; ST: Sniff time

3 讨论

为表明在社群中的支配地位和竞争能力, 许多哺乳动物保卫领域时经常采用排放气味标记, 并对竞争者排放的标记进行反标记 (Desjardins *et al*, 1973; Johnson, 1973; Hurst, 1990)。尿标记模式 (包括数量和标记范围) 决定于该个体在社群中的社会等级 (Desjardins *et al*, 1973; 张立和房继明, 1996; 孙平等, 2005b), 并且极可能与个体防卫领域和保护配偶能力有关 (孙平等, 2005b)。本实验结果发现, 从属鼠对自身尿液和同性陌生个体尿液的反标记数量没有显著差异, 而优势鼠对以上两种气味反标记的差异达到显著水平 (图 1, 2)。

动物可以利用尿液中的信号物质来识别不同领域的所有者及其社会等级。对野生小家鼠 (*Mus domesticus*) 的研究发现, 从属鼠对优势雄鼠标记

物的回避行为, 与其在相邻个体的领域内被攻击和驱赶的经历有关; 这种经历也正是它们为何要回避该气味的原因 (Hurst, 1990)。我们的研究也发现, 为了避免种内其他个体的攻击, 从属鼠对非自身气味的接近潜伏期显著长于自身气味, 对非自身气味的访问时间显著少于对自身气味的访问时间, 且对非自身气味的自我修饰频次显著少于对自身气味的接近频次 (图 1)。

对所有物种来说, 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, 仅记住其他个体的非常普通的特征, 如性别或繁殖状态, 对其非常有利。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, 则非常必要 (Ferguson *et al*, 2002)。对生活于复杂社会系统中的几乎所有个体而言, 自我匹配的识别具有许多潜在优势, 因为动物自身气味比其他亲属的气味更能反映自身的表型 (Mateo and Johnston, 2003)。因此,

自我识别能力在动物的社交识别中扮演重要角色。已有的研究发现,金色中仓鼠能够以自身气味为模板将陌生亲属与非亲属的气味区别开来 (Mateo and Johnston, 2000)。本研究结果也发现,不同社会等级的雄性根田鼠能够识别自身气味和非自身气味且表现出不同的行为模式,并对非自身气味也表现出截然不同的行为响应模式 (图 1, 2)。

综上所述,雄性根田鼠具有自我/非自我识别的能力,不同社会等级的雄性个体其自我识别的模式不同,并且,对非自身气味的响应模式与其所处的社会等级有关。自我/非自我识别的研究既可以探讨动物自我识别能力的个体差异和性别差异,也可以探讨其自我识别能力的种间差异。慢性社会心理压力 (chronic psychosocial stress) 实验的结果表明,社会等级也是可以发生转变的 (Bartolmucci *et al.*, 2001), 因此,根田鼠自我识别能力的全面研究,为进一步探讨不同生境内行为进化适应模式的多样性提供资料,也必将促进对其个体识别能力、领域行为、配偶选择和近交回避的深入理解。

参考文献:

- Bartolmucci A, Palanza P, Gaspani L, Linioli E, Panerai A E, Ceresini G, Poli M D, Pamigiani S. 2001. Social status in mice: behavioral, endocrine and immune changes are context dependent *Physiology and Behavior*, **73**: 401 - 410.
- Desjardins C, Maruniak J A, Bronson F H. 1973. Social rank in the house mouse: differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking patterns *Science*, **182**: 939 - 941.
- Drews C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behavior *Behav*, **125** (3 - 4): 283 - 313.
- Drickamer L C. 1992. Oestrous female house mice discriminate dominant from subordinate males and sons of dominant from sons of subordinate males by odour cues *Anim Behav*, **32**: 293 - 305.
- Drickamer L C. 2001. Urine marking and social dominance in male house mice (*Mus musculus domesticus*). *Behav Proc*, **53**: 113 - 120.
- Ferguson J N, Young L T, Insel T R. 2002. The neuroendocrine basis of social recognition *Frontiers in Neuroendocrinology*, **23**: 200 - 224.
- Grosberg R K. 1988. The evolution of allorecognition specificity in clonal invertebrates *Quarterly Review of Biology*, **63**: 377 - 412.
- Hauber M E, Sheman P W. 2003. Designing and interpreting experimental tests of self-referent phenotype matching *Anim Cogn*, **6**: 69 - 71.
- Hauber M E, Sheman P W, Paprika D. 2000. Self-referent phenotype-matching in a brood parasite: the ampit effect in brown headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Anim Cogn*, **3**: 113 - 117.
- Hildemann W H, Bigger C H, Johnston I S. 1979. Histoincompatibility reactions in invertebrates *Transplantation Proceeding*, **11**: 1136 - 1142.
- Holmes W G, Sheman P W. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels *Am Zool*, **22**: 491 - 517.
- Hurst J L. 1990. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ruddy. I. Communication between males *Anim Behav*, **40**: 209 - 222.
- Johnson R P. 1973. Scent marking in mammals *Anim Behav*, **21**: 521 - 535.
- Mateo J M. 2002. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality *Proc R Soc Lond B*, **269**: 721 - 727.
- Mateo J M, Johnston R E. 2000. Kin recognition and the 'ampit effect': evidence of self-referent phenotype matching *Proc R Soc Lond B*, **267**: 695 - 700.
- Mateo J M, Johnston R E. 2003. Kin recognition by self-referent phenotype matching: weighing the evidence *Anim Cogn*, **6**: 73 - 76.
- Oka H. 1970. Colony specificity in compound ascidians. In: Yukawa Med. Profiles of Japanese science and scientists *Kodansha, Tokyo* 195 - 206.
- Roszenfeld F M, Rasmont R. 1991. Odor cue recognition by dominant male bank voles, *Clethrionomys glareolus* *Anim Behav*, **41**: 839 - 850.
- Stuart R J, Herbers J M. 2000. Nestmate recognition in ants with complex colonies: within- and between-population variation *Behavioral Ecology*, **11**: 676 - 685.
- Suarez A V, Holway D A, Liang D, Tsutsui N D, Case T J. 2002. Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant *Anim Behav*, **64**: 697 - 708.
- Sun P, Zhao Y J, Zhao X Q. 2004. Sexual dimorphism of odoural discrimination in root voles *Acta Theriologica Sinica*, **24** (4): 315 - 321. (in Chinese)
- Sun P, Zhao Y J, Zhao X Q, Li B M. 2005a. Male siblings competition and their recognition of odor between familiar and novel conspecifics of the same sex in root voles *Zoologica Research*, **25** (3): 230 - 236. (in Chinese)
- Sun P, Zhao Y J, Zhao X Q, Xu S X, Li B M. 2005b. Kin recognition in cross-fostered colonies of root voles (*Microtus oeconomus*): male response to urine odor of female siblings *Zoologica Research*, **26** (5): 460 - 466. (in Chinese)
- Tsutsui N D. 2004. Scent of self: The expression component of self/non-self recognition systems *Ann Zool Fennici*, **41**: 1 - 15.
- Zhang L, Fang J M. 1996. Discrimination of male adult Brandt's vole (*Microtus brandti*) on group odour during nonbreeding period *Acta Theriologica Sinica*, **16** (4): 285 - 290. (in Chinese)
- Zhao Y J, Sun R Y, Fang J M, Li B M, Zhao X Q. 2003. Preferences of pubescent females for dominants vs subordinates in root voles *Acta Zoologica Sinica*, **49**: 303 - 309. (in Chinese)
- 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.
- 孙平, 赵亚军, 赵新全, 李保明. 2005a. 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*, **25** (3): 230 - 236.
- 孙平, 赵亚军, 赵新全, 徐世晓, 李保明. 2005b. 基于交叉抚育的雄性根田鼠对异性同胞尿气味的识别. *动物学研究*, **26** (5): 460 - 466.
- 张立, 房继明. 1996. 非繁殖期布氏田鼠对群体气味的识别. *兽类学报*, **16** (4): 285 - 290.
- 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.