

雄性柴达木根田鼠断奶后对亲本尿气味的记忆

孙平 赵亚军 赵新全*

(河南科技大学动物科技学院 洛阳 471003; 中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001;
河南理工大学资源环境学院生物系 焦作 454000; 中国科学院动物研究所 北京 100101)

摘要: 为了研究亲子分开后雄性柴达木根田鼠 (*Microtus limnophylus*) 对亲本尿气味的记忆持续时间, 分别在未分开 (20 日龄), 以及分开 10 d (30 日龄)、20 d (40 日龄)、30 d (50 日龄)、40 d (60 日龄) 时, 以新鲜尿作为气味源, 在行为观察箱中记录雄性柴达木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, 雄鼠对父本气味的接近频次显著高于陌生雄鼠气味; 分开 10 d 时, 雄鼠对父本气味的访问时间显著多于对陌生雄鼠气味的访问时间; 分开 20 d 时, 雄鼠对陌生雄鼠气味的接近潜伏期极显著短于父本, 对陌生雄鼠气味的访问时间极显著长于父本, 其遭遇父鼠气味时的自我修饰频次显著少于陌生雄鼠气味。(2) 分开 30 d 后, 雄鼠对父本和陌生雄鼠气味的行为响应没有明显差异。以上结果表明, 在亲子分开 20 d 时, 雄鼠仍能识别父本与陌生雄鼠的气味; 在分开 30 d 后, 雄鼠不再能够识别父本与陌生雄鼠的气味。(3) 在未分窝时, 雄性柴达木根田鼠幼仔对母本和陌生雌鼠气味的行为响应没有任何差异。(4) 在分开 10 d 时, 雄性柴达木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; 分开 20~40 d 时, 雄鼠对母本与陌生雌鼠气味的行为响应没有任何差异。以上结果表明, 在亲子分开 10 d 时, 雄鼠仍能识别母本与陌生雌鼠的气味; 在分开 20 d 后, 雄鼠不再能够识别母本与陌生雌鼠的气味。因此, 雄鼠对父本气味的嗅觉记忆时间可以持续到亲子分开 20~30 d 之间; 其对母本气味的嗅觉记忆时间可以持续到亲子分开 10 d 时。

关键词: 柴达木根田鼠; 亲本尿气味; 记忆时间; 子亲识别

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2008)05-45-06

Retention to Parental Urine Odour of Postweaning Male Chaidamu Root Vole

SUN Ping ZHAO Ya-Jun ZHAO Xin-Quan*

(Henan University of Science and Technology, Animal Science and Technology College, Luoyang 471003;
Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001;
Department of Biology, School of Resources and Environment, Henan Polytechnic University, Jiaozuo 454000;
Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Memory retention of male offspring to their parental urine odors was studied on Chaidamu Root Voles (*Microtus limnophylus*). Male offspring weaned at 10 days in age. Experiments were conducted in 0, 10, 20, 30, and 40 days after weaning, male offspring were exposed to their parental urine and to unrelated adult male's urine. The results showed that: (1) male offspring approached to paternal odor more frequency than to strange one when they were not

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30500073, 30770289), 河南科技大学人才科研基金项目 (No. 05-129), 中国博士后科学基金项目 (No. 20070420525);

* 通讯作者, E-mail: xqzhao@nwpb.ac.cn;

第一作者介绍 孙平, 男, 博士; 研究方向: 动物生态和化学通讯; E-mail: pingsunny@msn.com.

收稿日期: 2008-03-10, **修回日期:** 2008-07-02

separate from their parents. The time difference in visiting their paternal and strange male's odor was significant in 10 d after weaning. There was a significant difference in duration of latency, visiting time and self-grooming frequency in 20 d after weaning between they approach to their paternal odor than to strange one; (2) no difference in behavioral responses to paternal and strange odor was found when subjects were separated 20 to 30 d with their paternal; (3) no difference was recorded in behavioral responses to the odor of their maternal and strange adults when subjects were not weaned; (4) male offspring performed different behavioral patterns to maternal odor than to strange female's odor in 10 d after weaning, while no difference in behavior was recorded when they were weaned in 20 d after weaning. In conclusions, the memory of male offspring to their paternal odor could last 20 - 30 d after weaning, while their memory to their maternal odor only last 10 d after weaning.

Key words: *Microtus limnophilus*; Parental odour; Retention; Offspring parent recognition

辨认熟悉个体的能力是所有物种社会交往的基础。对生活于复杂的社会系统中的几乎所有个体而言,能够编码并记起特有的个体信息完全必要。对人类和其他灵长类而言,个体识别主要通过视觉及听觉信号。在其他大多数哺乳动物中,社会通讯主要通过嗅觉或信息素信号进行。

根据有机体对其他个体(譬如亲本、同胞、配偶等)的记忆时间,可将记忆分成短期记忆和长期记忆两种类型。已有的研究发现,某些啮齿动物可以对刚刚遭遇的个体形成暂时的、短期(short-term)的记忆^[1-4],并对其配偶选择产生不同程度的影响^[5,6]。因为采用的判断标准的差异,对草原田鼠(*Microtus ochrogaster*)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^[7],而 Cavish 等^[8]的研究则显示,亲属识别仅仅是一个持续 8 ~ 15 d 的短暂现象,亲属识别随时间的延长而消失^[9,10],因此,田鼠一旦扩散,个体间逐渐分离,就会“忘掉”其亲属。

短期记忆(60 min 左右)仅是社交记忆的一种表现形式,而对配偶、亲属的记忆都可持续数天、数周甚至数月,并且涉及到与短期社交识别截然不同的认知和神经系统。亲属识别、配偶对(pair bond)的形成以及优势等级等,都依赖于个体的长期(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^[11-13]。

尽管有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,有关其社交记忆时间的研究,开展的工作仅仅涉及某些鸟类和昆虫。已有的研究发现,断奶后不久,田鼠也会扩散迁移^[14-16]。有些个体不迁移,即留居个体^[14],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,即母本巢区内个体^[17],而有些个体迁移距离达几千米^[18,19]。在对根田鼠(*M. oeconomus*)的研究中发现,断奶的根田鼠幼仔存在长距离扩散和短距离扩散两种类型^[20]。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,也发现雄性柴达木根田鼠(*M. limnophilus*,产自我国青藏高原及周边地区的根田鼠过去被鉴定为根田鼠的柴达木亚种 *M. oeconomus limnophilus*,但是,根据目前世界各国分类学界的最新研究,柴达木根田鼠被确认为独立物种 *M. limnophilus*,此前相关研究中的此物种均应订正为柴达木根田鼠 *Microtus limnophilus*)可能存在迁移扩散的现象^[21],因此,会存在遭遇过去熟悉个体的可能。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,减少个体间因食物、配偶以及领域等资源的竞争而导致的时间、能量的投入,避免不必要的伤害。

柴达木根田鼠是研究嗅觉记忆的好材料。我们过去的工作表明,该鼠能够根据熟悉性、个体大小或气味中携带的各种信息进行配偶选择和近交回避^[6,22-24],并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^[25-29]。此外,雌性能对亲本气味形成记忆,且对父本和母本气味的记忆时间存在差异^[29],但雄鼠能否

对亲本气味形成记忆,且对父本和母本气味的记忆时间是否存在差异,尚不清楚。

鉴于此,本实验中,我们以高寒草甸金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛优势动物柴达木根田鼠为实验动物,分别研究雄性柴达木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,探讨雄性柴达木根田鼠对亲本气味的嗅觉记忆时间。

1 材料与方 法

1.1 实验动物 野生柴达木根田鼠捕自青海省海北州的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' E)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,以 F1 ~ F3 代不同年龄的健康雄性柴达木根田鼠为实验动物。20 日龄时,幼鼠与亲本分窝。动物饲养在 40 cm × 28 cm × 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 时,室温控制在 (22 ± 2) °C,光周期 14L 10D,参照自然界的光照时间。

数据搜集时,为了减少由于胎仔效应(litter effects)造成的行为选择偏好^[30],我们从一窝幼仔中选择健康雌、雄性柴达木根田鼠各一只作为实验动物。陌生鼠是与实验鼠的亲本年龄类似、体重相差不大的个体,并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,材料为透明的有机玻璃,由 1 个气味源(odorant)箱(30 cm × 30 cm × 30 cm)和 1 个起始箱(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,以闸门控制开关。为防止气味的随意扩散,起始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,实验动物可以在起始箱和气味源箱之间自由穿行^[27]。

1.3 实验程序 气味源的制备:以实验鼠的亲

本以及陌生鼠为刺激鼠,以捕鼠笼将其放在饲养箱上,饲养箱上铺有两层纱网以隔离粪便。手戴外科手套,用镊子夹着脱脂棉沾取尿液,在清洗干净的培养皿(直径 8 cm)内涂匀并将沾取尿液的脱脂棉放在培养皿中央。为保证气味源的新鲜度,以排泄时间不超过 20 min 的尿液为材料。

所有实验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 时,与光周期协调。首先,将气味源放入气味源箱中央,静置 2 min,关闭闸门,然后放入实验动物,适应 5 min,用塑料管将其固定在起始箱中央,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时间。如在 5 min 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 min 则取消本次实验。10 min 后结束实验,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外科手套进行。有关行为指标的定义描述已有介绍^[25],不再赘述。

1.4 数据分析 数据的统计分析采用 SPSS 10.0 软件包。运用 One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test(单变量 K-S 检验)检验数据的分布型,对于呈正态分布的变量,则用 *t*-检验;若数据的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),比较雄性柴达木根田鼠对亲本和陌生气味的行为响应差异。

2 结 果

2.1 不同分开时间雄性柴达木根田鼠对父本气味的嗅觉记忆时间 分开 0 d 时,雄鼠对父本气味的接近频次显著多于陌生雄鼠($F_{(1,10)} = 2.995, P = 0.005$),其他行为指标没有明显差异。分开 10 d 时,雄鼠对陌生雄鼠气味的访问时间显著少于对父本气味的访问时间($F_{(1,10)} = 2.325, P = 0.021$),其他行为指标没有明显差异。与分开 10 d 时的行为响应不同的是,分开

20 d 时,雄鼠对陌生雄鼠气味的接近潜伏期极显著短于父本 ($F_{(1,11)} = 24.993, P = 0.009$), 而其对陌生雄鼠气味的访问时间却极显著长于父本 ($F_{(1,11)} = 5.007, P = 0.006$), 其遭遇父鼠气味的自我修饰频次显著少于陌生雄鼠气味

($F_{(1,11)} = 4.038, P = 0.034$)。在其他行为指标上没有明显差异。分开 30 d 及 40 d 时,雄鼠对父本气味和陌生雄鼠气味的响应均无显著差异(表 1)。

表 1 不同分开时间雄性柴达木根田鼠对父本和陌生雄鼠的气味识别 (Mean ±SE, n = 12)

Table 1 Discrimination for paternal and strange male's odor by male offspring after weaning

分开时间 Depart time (d)	接近潜伏期 Approach latency (s/10 min)	访问频次 Visit frequency (No/10 min)	访问时间 Visit time (s/10 min)	嗅舔频次 Sniff/lick frequency (No/10 min)	嗅舔时间 Sniff/lick time (s/10 min)	接近频次 Approach frequency (No/10 min)	自我修饰 Self-grooming (No/10 min)	反标记 Counter-mark (No/10 min)	
0	父本 Father	81.48 ±20.24 ^a	16.55 ±2.80 ^a	371.48 ±25.26 ^a	5.64 ±0.82 ^a	20.17 ±2.85 ^a	3.91 ±0.73 ^a	5.27 ±1.70 ^a	0.82 ±0.63 ^a
	陌生 Strange	154.31 ±33.15 ^a	10.31 ±1.44 ^a	308.73 ±24.63 ^a	4.38 ±0.93 ^a	15.81 ±3.14 ^a	1.23 ±0.51 ^b	2.62 ±0.58 ^a	0.50 ±0.22 ^a
10	父本 Father	73.58 ±13.52 ^a	11.46 ±1.96 ^a	414.41 ±21.47 ^a	6.38 ±0.72 ^a	23.19 ±4.86 ^a	4.08 ±0.75 ^a	8.92 ±3.00 ^a	2.08 ±0.57 ^a
	陌生 Strange	121.63 ±22.22 ^a	12.64 ±1.83 ^a	316.29 ±34.75 ^b	5.64 ±0.95 ^a	15.73 ±3.71 ^a	2.64 ±0.65 ^a	5.91 ±2.23 ^a	1.18 ±0.52 ^a
20	父本 Father	103.16 ±20.30 ^a	11.64 ±1.61 ^a	337.72 ±26.57 ^a	7.21 ±1.00 ^a	26.47 ±4.70 ^a	3.29 ±0.58 ^a	5.21 ±1.75 ^a	0.64 ±0.25 ^a
	陌生 Strange	36.17 ±12.32 ^b	11.22 ±2.45 ^a	446.37 ±16.10 ^b	9.11 ±1.03 ^a	34.64 ±6.96 ^a	2.78 ±0.43 ^a	8.22 ±1.96 ^b	1.00 ±0.55 ^a
30	父本 Father	29.10 ±7.16 ^a	19.00 ±2.81 ^a	376.95 ±26.99 ^a	9.30 ±1.89 ^a	20.53 ±5.08 ^a	3.40 ±0.73 ^a	10.10 ±3.65 ^a	2.60 ±0.85 ^a
	陌生 Strange	60.79 ±16.83 ^a	18.91 ±2.78 ^a	375.36 ±26.88 ^a	6.82 ±1.14 ^a	17.07 ±4.65 ^a	2.64 ±0.49 ^a	8.27 ±1.51 ^a	0.91 ±0.46 ^a
40	父本 Father	31.56 ±7.97 ^a	14.60 ±2.25 ^a	401.77 ±34.08 ^a	8.60 ±1.48 ^a	26.38 ±5.58 ^a	2.90 ±0.57 ^a	11.70 ±2.70 ^a	3.00 ±1.25 ^a
	陌生 Strange	84.64 ±29.08 ^a	13.00 ±2.60 ^a	408.49 ±36.15 ^a	10.88 ±2.92 ^a	59.99 ±21.72 ^a	1.75 ±0.59 ^a	8.00 ±2.41 ^a	0.63 ±0.42 ^a

Mann-Whitney 检验,字母相同时,表示两者之间的差异不显著,字母不同时,表示两者之间差异显著, $P < 0.05$ 。

Mann-Whitney test, different letters in the upside of value indicates significant at $P < 0.05$ 。

2.2 不同分开时间雄性柴达木根田鼠对母本气味的嗅觉记忆时间 分开 0 d 时,对母本和陌生雌鼠气味的行为响应无明显差异。分开 10 d 时,对母本气味的嗅舔频次显著高于陌生雌鼠气味 ($F_{(1,11)} = 1.073, P = 0.042$), 其对母本气味的接近潜伏期也短于陌生雌鼠,对前者的接近频次多于后者,但尚未达到显著水平。其他行为指标没有明显差异。分开 20 d、30 d 和 40 d 时,雄鼠对母本与陌生雌鼠气味的行为响应均无明显差异(表 2)。

3 讨论

第一组实验的结果发现,在亲子分开 20 d 时,雄性柴达木根田鼠对父本与陌生雄鼠气味

的行为响应模式存在差异(表 1),即亲子分开 20 d 时,雄性柴达木根田鼠仍能区分父本与陌生雄鼠的气味;亲子分开 30 d 以后时,雄性柴达木根田鼠对父本与陌生雄鼠气味的行为响应模式没有明显差异(表 1),即亲子分开 30 d 以后,其不再能够识别父本与陌生雄鼠的气味。因此,雄性柴达木根田鼠对父本气味的嗅觉记忆时间可以持续到亲子分开 20~30 d 时。

第二组实验的结果发现,在亲子分开 10 d 时,雄性柴达木根田鼠对母本和陌生雌鼠气味的嗅舔行为频次存在显著差异,而两者间访问频次、访问时间和嗅舔时间的差异也接近显著水平(表 2),故而,可以认为亲子分开 10 d 时,雄性柴达木根田鼠仍能区分母本与陌生雌鼠的

表 2 不同分开时间雄性柴达木根田鼠对母本和陌生雌鼠的气味识别 (Mean \pm SE, $n = 10$)

Table 2 Discrimination for maternal and strange females odor by male in different depart time

分开时间 Depart time (d)	接近潜伏期 Approach latency (s/10 min)	访问频次 Visit frequency (No/10 min)	访问时间 Visit time (s/10 min)	嗅舔频次 Sniff/lick frequency (No/10 min)	嗅舔时间 Sniff/lick time (s/10 min)	接近频次 Approach frequency (No/10 min)	自我修饰 Self-grooming (No/10 min)	反标记 Counter-mark (No/10 min)	
0	母本 Mother	98.21 \pm 28.03 ^a	13.36 \pm 2.16 ^a	256.32 \pm 26.15 ^a	4.27 \pm 1.14 ^a	10.97 \pm 3.66 ^a	1.45 \pm 0.25 ^a	3.00 \pm 1.14 ^a	0.27 \pm 0.14 ^a
	陌生 Strange	144.49 \pm 36.93 ^a	11.80 \pm 2.13 ^a	246.27 \pm 26.82 ^a	6.40 \pm 1.03 ^a	18.86 \pm 5.66 ^a	1.80 \pm 0.66 ^a	1.50 \pm 0.45 ^a	0.50 \pm 0.22 ^a
10	母本 Mother	97.80 \pm 20.37 ^a	15.54 \pm 3.02 ^a	366.15 \pm 13.84 ^a	7.54 \pm 0.98 ^a	23.76 \pm 5.09 ^a	3.15 \pm 0.50 ^a	4.69 \pm 0.67 ^a	2.15 \pm 0.50 ^a
	陌生 Strange	174.47 \pm 36.38 ^a	9.67 \pm 1.94 ^a	315.27 \pm 25.89 ^a	4.33 \pm 1.05 ^b	16.36 \pm 5.70 ^a	1.56 \pm 0.63 ^a	4.38 \pm 2.03 ^a	1.67 \pm 0.97 ^a
20	母本 Mother	59.41 \pm 15.48 ^a	11.55 \pm 1.52 ^a	404.93 \pm 27.41 ^a	9.09 \pm 1.98 ^a	45.86 \pm 14.10 ^a	3.91 \pm 0.68 ^a	7.27 \pm 1.43 ^a	1.18 \pm 0.50 ^a
	陌生 Strange	42.75 \pm 14.48 ^a	17.20 \pm 6.14 ^a	404.57 \pm 29.29 ^a	11.90 \pm 1.57 ^a	54.34 \pm 11.97 ^a	2.20 \pm 0.61 ^a	7.80 \pm 1.10 ^a	1.90 \pm 0.64 ^a
30	母本 Mother	91.32 \pm 32.68 ^a	10.60 \pm 2.42 ^a	354.10 \pm 35.50 ^a	10.50 \pm 2.21 ^a	33.71 \pm 8.15 ^a	2.90 \pm 0.69 ^a	9.10 \pm 2.13 ^a	0.50 \pm 0.31 ^a
	陌生 Strange	53.53 \pm 9.06 ^a	12.00 \pm 1.61 ^a	416.77 \pm 22.24 ^a	9.30 \pm 2.15 ^a	39.61 \pm 16.60 ^a	3.00 \pm 0.61 ^a	6.80 \pm 1.23 ^a	1.80 \pm 0.80 ^a
40	母本 Mother	29.08 \pm 10.66 ^a	7.56 \pm 1.78 ^a	456.88 \pm 40.37 ^a	11.78 \pm 2.66 ^a	49.09 \pm 12.49 ^a	4.00 \pm 0.94 ^a	16.56 \pm 3.90 ^a	0.89 \pm 0.35 ^a
	陌生 Strange	51.10 \pm 17.76 ^a	10.50 \pm 1.16 ^a	401.33 \pm 18.60 ^a	12.10 \pm 1.93 ^a	59.25 \pm 17.38 ^a	2.60 \pm 0.76 ^a	7.70 \pm 1.00 ^a	1.40 \pm 0.31 ^a

Mann-Whitney 检验,字母相同时,表示两者之间的差异不显著,字母不同时,表示两者之间差异显著, $P < 0.05$ 。

Mann-Whitney test, different letters in the upside of value indicates significant at $P < 0.05$ 。

气味;亲子分开 20 d 以后,雄性柴达木根田鼠对母本与陌生雌鼠气味的行为响应模式没有明显差异(表 2),故而,认为亲子分开 20 d 以后,其不再能够识别母本与陌生雌鼠的气味。因此,雄性柴达木根田鼠对母本气味的嗅觉记忆时间可以持续到亲子分开 10~20 d 时。

雄鼠对父本气味的嗅觉记忆时间可能与根田鼠偏雄扩散有关。野外调查的结果发现,柴达木根田鼠的粪便主要分布在地面跑道的交叉处和跑道终点^[25],这表明,柴达木根田鼠在该处的活动较为活跃,因此,其遭遇周围个体(如父本、同胞)及其气味的可能性也增加。尽管扩散导致分离时间延长,但这种简短遭遇为其对亲属社会记忆和持续时间提供了可能^[9]。

雄鼠对母本气味的嗅觉记忆时间与个体发育程度一致。根据梁杰荣等^[31]的研究,雄性柴达木根田鼠睾丸从 35 日龄起开始明显膨大,45 日龄以后陆续出现可游动精子,50 日龄达到性成熟,就可以进行交配并产生后代。在亲子分开以前,雄性幼仔对母本气味的识别仅仅用来

判断亲属关系,断奶(20 日龄)后,随分离时间的延长,其对母本气味的记忆逐渐消失。本实验结果也表明,雄性柴达木根田鼠在 30 日龄后,对母本气味的记忆逐渐消失。该结果也提示,雄性柴达木根田鼠对母本气味的识别符合共生熟悉机制,这与 Jesseau 等^[32]对智利八齿鼠(*Octodon degus*)的研究结果类似。

总之,雄性柴达木根田鼠对亲本气味的记忆时间受到其迁移扩散模式和个体发育水平的综合影响,也是其进化适应的结果。该结果有助于评价分离对柴达木根田鼠子亲识别的可能影响,探讨分开后雄性柴达木根田鼠对识别信号记忆时间的可能机制。

参 考 文 献

- [1] Gheusi G, Bluthé R M, Goodall G, et al. Social and individual recognition in rodents: methodological aspects and neurobiological bases. *Behav Process*, 1994, **33**: 59~87.
- [2] Popik P, van Ree J M. Neurohypophysial peptides and social recognition in rats. *Prog Brain Res*, 1998, **119**: 415~436.
- [3] Thor D H, Holloway W R. Persistence of social investigatory

- behavior in the male rat: Evidence for long-term memory of initial copulatory experience. *Anim Learn Behav*, 1981, **9**: 561 ~ 565.
- [4] Thor D H, Holloway W R. Social memory of the male laboratory rat. *J Comp Psychol*, 1982, **96**: 1 000 ~ 1 006.
- [5] Zhao Y J, Fang J M, Sun R Y. Familiarity and mate choice of female and male root voles (*Microtus oeconomus*) in female natural estrus. *Acta Theriol Sin*, 1999, **19**(4): 287 ~ 297.
- [6] 赵亚军, 邵发道, 王廷正等. 熟悉性对棕色田鼠和根田鼠择偶行为的影响. *动物学报*, 2002, **48**(2): 167 ~ 174.
- [7] Paz Y, Miñó C G, Tang-Martinez Z. Effects of isolation on sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Anim Behav*, 1999, **57**: 1 091 ~ 1 098.
- [8] Gavish L, Hofmann J E, Getz L L. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Anim Behav*, 1984, **32**: 362 ~ 366.
- [9] Ferkin M H. Scent marking by resource holder: alternative mechanisms for advertising the costs of competition. In: Macdonald D W, Muller-Schwarze D, Natynczuk S E eds. *Chemical Signals in Vertebrates V*. Oxford: Oxford University Press, 1990, 315 ~ 328.
- [10] Lambin X, Mathers C. Dissipation of kin discrimination in Orkney voles *Microtus arvalis orcadensis*: a laboratory study. *Ann Zool Fenn*, 1997, **34**: 23 ~ 30.
- [11] Demas G E, Williams J M, Nelson R J. Amygdala but not hippocampal lesions impair olfactory memory for mate in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Am J Physiol*, 1997, **273**: 1 683 ~ 1 689.
- [12] Kaba H, Rosser A, Keverne B. Neural basis of olfactory memory in the context of pregnancy block. *Neuroscience*, 1989, **32**: 657 ~ 662.
- [13] Keverne E B. Vomeronasal/accessory olfactory system and pheromonal recognition. *Chem Senses*, 1998, **23**: 491 ~ 494.
- [14] Boonstra R, Krebs C J, Gaines M S, *et al.* Natal philopatry and breeding systems in voles (*Microtus* spp.). *J Anim Ecol*, 1987, **56**: 655 ~ 673.
- [15] Ims R A. Determinants of natal dispersal and space use in the greysided vole, *Clethrionomys rufocanus*: a combined laboratory and field experiment. *Oikos*, 1990, **57**: 106 ~ 113.
- [16] Lambin X. Territory acquisition and social facilitation by litter-mate Townsend's voles (*Microtus townsendii*). *Ethology, Ecology and Evolution*, 1994, **6**: 213 ~ 220.
- [17] Lambin X, Krebs C J, Scott B. Spacing system of the tundra vole *Microtus oeconomus* during the breeding season in Canada's western Arctic. *Can J Zool*, 1992, **70**: 2 068 ~ 2 072.
- [18] Liro A, Szacki J. Movement of field mouse *Apodemus agrarius* (Pallas) in a suburban mosaic of habitats. *Oecologia*, 1987, **74**: 438 ~ 440.
- [19] Steen H. Low survival of long distance dispersers of the root vole (*Microtus oeconomus*). *Ann Zool Fenn*, 1994, **31**: 271 ~ 274.
- [20] Gundersen G, Anderassen H P. Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus*. *Anim Behav*, 1998, **56**: 1 355 ~ 1 366.
- [21] 孙平, 魏万红, 赵亚军等. 局部环境增温对根田鼠冬季种群的影响. *兽类学报*, 2004, **24**(1): 42 ~ 47.
- [22] 赵亚军, 房继明, 孙儒泳. 田鼠属动物婚配制度的研究范式. *兽类学报*, 2000, **20**(1): 68 ~ 75.
- [23] 赵亚军, 赵新全, 李保明等. 雌性根田鼠的亲属识别与配偶选择. *动物学报*, 2002, **48**(4): 452 ~ 458.
- [24] 赵亚军, 孙儒泳, 房继明等. 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*, 2003, **49**(3): 303 ~ 309.
- [25] 孙平, 赵新全, 徐世晓. 根田鼠粪便排泄点及其生态学意义初探. *兽类学报*, 2004, **24**(3): 273 ~ 276.
- [26] 孙平, 赵亚军, 赵新全. 根田鼠气味识别的性二型. *兽类学报*, 2004, **24**(4): 315 ~ 321.
- [27] 孙平, 赵亚军, 赵新全等. 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*, 2005, **26**(3): 230 ~ 236.
- [28] 孙平, 赵亚军, 赵新全等. 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*, 2005, **26**(5): 460 ~ 466.
- [29] 孙平, 于鸿浩, 赵新全等. 雌性根田鼠断奶后对亲本尿气味的记忆. *动物学研究*, 2007, **28**(2): 141 ~ 148.
- [30] Martin P, Bateson P. *Measuring Behaviour* (2nd ed). Cambridge: Cambridge University Press, 1993.
- [31] 梁杰荣, 曾缙祥, 王祖望等. 根田鼠生长和发育的研究. *高原生物学集刊*, 1982, **1**: 195 ~ 207.
- [32] Jeseau S A, Holmes W G, Lee T M. Mother-offspring recognition in communally nesting degus, *Octodon degus*. *Animal Behaviour*, 2008, **75**: 573 ~ 582.